



Universidade Federal da Paraíba
Centro de Ciências Exatas e da Natureza
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas

Antônio Limeira Felinto de Araújo

**A INFLUÊNCIA DE DIFERENTES FATORES ESTRUTURAIS DO HABITAT
NAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES EM RECIFES COSTEIROS DA PARAÍBA,
NORDESTE BRASILEIRO**

João Pessoa

Agosto de 2021



Universidade Federal da Paraíba
Centro de Ciências Exatas e da Natureza
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas

Antônio Limeira Felinto de Araújo

**A INFLUÊNCIA DE DIFERENTES FATORES ESTRUTURAIS DO HABITAT
NAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES EM RECIFES COSTEIROS DA PARAÍBA,
NORDESTE BRASILEIRO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Ricardo de Souza Rosa

João Pessoa

Agosto de 2021

**Catalogação na publicação
Seção de Catalogação e Classificação**

A663i Araujo, Antonio Limeira Felinto de.

A influência de diferentes fatores estruturais do habitat nas assembleias de peixes em recifes costeiros da Paraíba, Nordeste brasileiro / Antonio Limeira Felinto de Araujo. - João Pessoa, 2021.

154 f. : il.

Orientação: Ricardo de Souza Rosa.
Tese (Doutorado) - UFPB/CCEN.

1. Habitat - Peixes recifais. 2. Estrutura recifal.
3. Microhabitat. 4. Ictiofauna. 5. Zoogeografia. I.
Rosa, Ricardo de Souza. II. Título.

UFPB/BC

CDU 591.9(043)

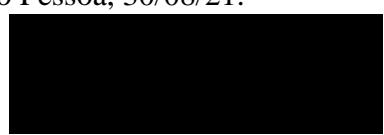
Ata da 143^a Apresentação e Banca de Defesa de Doutorado de Antônio Limeira Felinto de Araújo

Ao(s) Trinta dias do mês de agosto de dois mil e vinte e um, às 14:00 horas, no(a) Ambiente Virtual, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter desoleidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **Antônio Limeira Felinto de Araújo**, candidato(a) ao grau de Doutor(a) em Ciências Biológicas. A banca examinadora foi composta pelos seguintes membros: **Dr. Ricardo de Souza Rosa (Orientador - UFPB/PB); Dr. Guilherme Ortigara Longo (UFRN/RN); Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho (USP/SP); Dra. Manoela Marinho Koh (UFPB/PB); Dr. Bráulio Almeida Santos (UFPB/PB)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra ao(à) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **Antônio Limeira Felinto de Araújo**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado **“A influência de diferentes fatores estruturais do habitat nas assembleias de peixes em recifes costeiros do nordeste brasileiro”**. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito **APROVADO**. Perante o resultado proclamado, os documentos da banca foram preparados para trâmites seguintes. Encerrados os trabalhos, nada mais havendo a tratar, eu, orientador(a), como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

João Pessoa, 30/08/21.



Orientador(a)



Examinador(a)



Examinador(a)



Examinador(a)



Examinador



Antônio Limeira Felinto de Araújo
(discente ciente do resultado)

(Em modo de webconferência, as assinaturas digitalizadas são certificadas pelo presidente da banca)

À minha mãe, Sandra Limeira Araújo.
E àqueles que lutam pela Ciência no Brasil.
Dedico.

Agradecimentos

Primeiro, gostaria de agradecer à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa, fundamental para o desenvolvimento deste projeto de doutorado. Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (PPGCB) da Universidade Federal da Paraíba (UFPB), pela oportunidade de fazer parte de sua história. A Ricardo de Souza Rosa, meu orientador, por compartilhar suas experiências profissionais, e por estar sempre disposto a nos ajudar; e além de tudo, pela sua amizade. Meu respeito e admiração ao senhor!

Agradeço a toda a equipe do PPGCB e do Departamento de Sistemática e Ecologia (DSE) da UFPB: coordenadores, professores, pessoal da limpeza e técnicos. Especialmente a Josias, um grande exemplo de profissional, pela agilidade em resolver nossos problemas.

A Davi e a todos que fazem parte do Caribessa, pelo suporte em uma parte das minhas coletas realizadas nos recifes da Praia do Bessa. Muito obrigado por disponibilizarem os caiaques, e pelo incentivo na conservação dos ambientes recifais!

À equipe do Laboratório de Ictiologia da UFPB. Vocês contribuíram muito, meus parceiros de coleta, se aventurando no “*Yellow Submarine*” (meu bote inflável amarelo): Danilo, Felipe, Jade, Marcus, e especialmente à minha grande amiga Erika Santana, que além de me acompanhar em várias coletas, contribuiu emprestando equipamentos e dando dicas estatísticas. A Gabriela (Gabi) por sempre dar um *help* com a câmera. Aos meus amigos e companheiros de laboratório, e agregados: Aiara, Aline, Amanda, Camila (Camis), Fernanda, Jessé (Jess), Jonas, Katherine (Kath), Marianna (Mari), Viviana (Vivis) e Rafael (Rafa), pelas ajudas nas coletas, e principalmente por tudo que vocês representam na minha caminhada. Amo cada um!

Sou grato à minha família. Vocês são tudo para mim. Especialmente à mainha, Sandra Limeira Araújo, exemplo de força, coragem e determinação. Te amo! Ao meu pai Belmont Felinto de Araújo. A Maria do Céu de Sousa Silva (Dona Céu), uma mãe que a vida me deu, sinônimo de amor e simplicidade, por sempre me acolher. Às minhas irmãs: Anielly, Daniella, Emanuella e Gabriela, aos meus sobrinhos: João Alfredo, Sthefany, Grazielly, Raiffy, Ruan, João Henrique, Gabriel, Pedro e Heloísa. A Everaldo, pelo apoio nas minhas decisões e companheirismo, e por várias coisas da vida que têm me ensinado na nossa caminhada. Aos meus filhos, Nico e Apollo, por deixarem a vida mais leve.

Aos amigos de graduação da UEPB, do Laboratório de Ecologia de Peixes (LEP) e de Ecologia Marinha (LabMar), que carreguei pra vida: Bárbara, Carol, Fernando, Ellori (Lori), Gabriela (Gaby), Gitá, Lidiane (Lili), Macilene (Maci), Maria Rita, Natalice (Nati), Yasmin e Priscila. Vocês são especiais!

As pessoas que tive o prazer de conhecer ao longo desses anos no PPGCB, e que hoje são grandes amigos; especialmente: Alysson (Babalu), Emannuel Messias (Messi), Jéssica Prata (Jess), Thiele e Willian (Will). Obrigado pelas ótimas conversas de sempre e por me darem uma luz sempre que preciso.

Por fim, agradeço a um cara bastante especial, que sempre me incentivou, primeira pessoa a me aceitar no mundo da pesquisa, meu pai científico, André Luiz Machado Pessanha. Obrigado, meu amigo, por nunca esquecer da sua antiga equipe! Você é acolhimento, luz e amor.

*We are like islands in the sea,
separate on the surface but connected in the deep.*
(William James)

A influência de diferentes fatores estruturais do habitat nas assembleias de peixes em recifes costeiros da Paraíba, nordeste brasileiro

Resumo

Os recifes costeiros em todo o mundo estão ameaçados pela perda contínua de habitat, resultando em um declínio nas populações e mudanças na estrutura das comunidades. Os peixes são organismos que respondem rapidamente a esses impactos. Portanto, compreender o papel ecológico das espécies nesses ecossistemas é essencial para sua conservação, especialmente em relação à interação dos peixes com a estrutura dos recifes. Este estudo foi conduzido em três partes, abordando as seguintes questões: (1) Como as assembleias de peixes estão distribuídas em recifes com diferentes níveis de complexidade estrutural do habitat, e quais fatores influenciam a riqueza, abundância e grupos tróficos nesses ambientes? (2) Qual é a relação entre o microhabitat e as atividades dos peixes em diferentes zonas de um recife costeiro? (3) Existem variações na diversidade e uso do habitat pelas espécies de peixes entre recifes isolados (*patches*) e contínuos dentro de um mesmo sistema recifal? A coleta de dados foi realizada em recifes costeiros no nordeste do Brasil, entre os municípios de Cabedelo e João Pessoa, no estado da Paraíba. Os métodos de censo visual subaquático e de busca ativa foram empregados por um único observador, por meio de mergulho livre, para registrar as espécies de peixes e avaliar as características ambientais. Foram empregados transectos aleatórios e o método de mergulho cronometrado. Os resultados mostraram que os peixes são influenciados por diversos fatores, como tipo de substrato, cobertura viva, presença de abrigos e rugosidade, tanto em áreas com diferentes níveis de complexidade, quanto entre diferentes zonas dos recifes e entre recifes contínuos e isolados. Esses fatores, que caracterizam cada tipo de habitat, estão fortemente relacionados à estrutura das comunidades, moldando o padrão de distribuição espacial das espécies. Os recifes de alta complexidade apresentaram quatro vezes mais indivíduos em comparação com os de baixa complexidade, porém houve um registro considerável de espécies em comum entre esses ambientes. A composição e diversidade de espécies variaram entre diferentes zonas recifais, assim como o uso do microhabitat pelos peixes. Manchas recifais (*patches*) e recifes contínuos apresentaram variações na diversidade de espécies de peixes, apesar da baixa variação na composição bêntica desses ambientes. Pode-se observar que variações na estrutura física do habitat desempenham um papel determinante na distribuição das assembleias de peixes, indicando padrões de riqueza, abundância e diversidade de espécies nos ambientes recifais estudados. Logo, compreende-se que ambientes heterogêneos são importantes para a manutenção dos peixes recifais, visto que a conectividade entre habitats com diferentes características estruturais é fundamental. Essa conectividade garante maior eficiência em atividades como forrageio, reprodução e proteção das espécies, além de proporcionar maior resiliência aos ambientes recifais através do fluxo de energia.

Palavras-chave: Complexidade do habitat; estrutura recifal; microhabitat; ictiofauna.

The influence of different habitat structural factors on fish assemblages in coastal reefs of Paraíba, Northeastern Brazil

Abstract

Coastal reefs are threatened worldwide by constant habitat loss, causing a decline in the inhabiting populations, consequently changing community structure. Fish are organisms that respond quickly to these impacts. Therefore, understanding the ecological role of species in these ecosystems is essential for their conservation, especially concerning fish interaction with reef structure. This study was conducted in three parts, addressing the following questions: (1) How are fish assemblages distributed in reefs with different levels of structural habitat complexity, and what factors influence the richness, abundance and trophic groups in these environments? (2) What is the relationship between microhabitat and fish activities in different zones of a coastal reef? (3) Are there variations in the diversity and habitat use among fish species between patches and continuous reefs within the same reef system? Samples were carried out on coastal reefs in northeastern Brazil, between the municipalities of Cabedelo and João Pessoa, in the Paraíba State. Visual underwater census and active search methods were carried out by a single observer, using free diving, to record fish species and assess environmental characteristics. Random transects and the timed swim method were used. The results showed that fish are influenced by several factors, such as substrate type, live cover, presence of shelters, and rugosity, both in areas with different levels of complexity and among different reef zones and between continuous and patch reefs. These factors, which characterize each habitat type, are strongly related to community structure, shaping the spatial distribution pattern of species. High-complexity reefs had four times more individuals compared low-complexity reefs, but there was a considerable record of species in common between these environments. The composition and species diversity varied among different reef zones, as well as the use of microhabitats by the fish. Reef patches and continuous reefs showed variations in fish species diversity, despite low variation in benthic composition in these environments. It can be observed that variations in the physical structure of the habitat play a determining role in the distribution of fish assemblages, indicating patterns of species richness, abundance, and diversity in the studied reef environments. Therefore, it is understood that heterogeneous environments are essential for the maintenance of reef fishes, as connectivity between habitats with different structural characteristics is crucial. This connectivity ensures greater efficiency in activities such as foraging, reproduction, and species protection, as well as providing greater resilience to reef environments through the energy flow.

Keywords: Habitat complexity; reef structure; microhabitat; ichthyofauna.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	15
Macroeconomia e biogeografia da ictiofauna associada aos ambientes recifais	15
Ecologia aplicada ao estudo dos peixes recifais	17
Distribuição e aspectos ecológicos de peixes recifais no Brasil	19
Conservação do ecossistema marinho com ênfase na ictiofauna recifal do Brasil	22
PROBLEMAS E HIPÓTESES	43
CAPÍTULO 1	36
1. INTRODUÇÃO	38
1.2 OBJETIVOS	42
1.3 MATERIAIS E MÉTODOS	43
1.4 RESULTADOS	49
Avaliação dos fatores da complexidade	49
Riqueza, abundância e distribuição de espécies e grupos tróficos	51
Influência dos fatores ambientais na riqueza, abundância e grupos tróficos	59
1.5 DISCUSSÃO	65
CONCLUSÃO	70
CAPÍTULO 2	45
2. INTRODUÇÃO	82
2.1 OBJETIVOS	85
2.2 MATERIAIS E MÉTODOS	86
2.3 RESULTADOS	89
Frequência das espécies por zona recifal	89
Uso do microhabitat em diferentes zonas recifais	94
Relação entre microhabitat e atividades	99
2.4 DISCUSSÃO	106
CONCLUSÃO	109

CAPÍTULO 3.....	117
3. INTRODUÇÃO	118
3.1 OBJETIVOS	121
3.1 MATERIAIS E MÉTODOS	122
3.3 RESULTADOS.....	125
Variação dos fatores ambientais entre diferentes tipos de recifes	125
Riqueza, abundância e diversidade de peixes entre recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos	126
Influência dos fatores ambientais nas assembleias de peixes em recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos	133
3.4 DISCUSSÃO	136
CONCLUSÃO	139
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	148

LISTA DE FIGURAS

I - Figura 1. Localização dos ambientes recifais de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat, situados nos municípios de João Pessoa e Cabedelo, respectivamente, na costa do estado da Paraíba, no nordeste do Brasil.	43
I - Figura 2. Frequência de fatores ambientais em recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.	50
I - Figura 3. Análise de componentes principais para os itens da cobertura bêntica em recifes de alta complexidade estrutural (ACEH) e de baixa complexidade estrutural (BCEH).	51
I - Figura 4. Número de indivíduos registrados nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat (a); e abundância relativa (Ar) por classes de tamanho (b).	55
I - Figura 5. Abundância relativa por família nos recifes de alta (ACEH) (a) e baixa complexidade (BCEH) (b).	56
I - Figura 6. Abundância relativa (Ar) das espécies em recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.	57
I - Figura 7. Abundância relativa (Ar) por classes de tamanho das espécies em recifes de alta (ACEH) (a) e baixa (BCEH) (b) complexidade estrutural do habitat.	58
I - Figura 8. Abundância relativa dos grupos tróficos nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.	58
I - Figura 9. Influência dos fatores ambientais na riqueza de espécies em recifes de alta (ACEH) (a) e baixa (BCEH) (b) complexidade estrutural do habitat.	59
I - Figura 10. Influência dos fatores ambientais na abundância total dos peixes em recifes de alta (ACEH) (a) e baixa (BCEH) (b) complexidade estrutural do habitat.	60
I - Figura 11. Influência dos fatores ambientais na abundância dos peixes por classes de tamanho em recifes de alta complexidade (ACEH) e baixa complexidade (BCEH).	61
I - Figura 12. Influência dos fatores ambientais sobre as espécies mais abundantes e frequentes em recifes de alta complexidade (ACEH) e baixa complexidade (BCEH). ..	62
I - Figura 13. Influência dos fatores ambientais sobre os grupos tróficos em recifes de alta complexidade estrutural do habitat.	63
I - Figura 14. Influência dos fatores ambientais sobre os grupos tróficos em recifes de baixa complexidade estrutural do habitat.	64
II - Figura 1. Localização dos recifes do Bessa, situados no estado da Paraíba, no nordeste do Brasil.	86

II - Figura 2. Frequência de ocorrência total (a) e por classes de tamanho (b) entre as zonas recifais.	89
II - Figura 3. Relação da composição de espécies (presença/ausência) entre as zonas recifais, avaliada a partir do Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS), aplicando-se o índice de Jaccard.	90
II - Figura 4. Frequência de ocorrência (FO%) por espécie entre as zonas recifais (borda, loca e platô).	91
II - Figura 5. Análise de componentes principais para o uso do microhabitat dos peixes em diferentes zonas recifais.....	94
II - Figura 6. Uso do microhabitat pelas espécies mais frequentes nas zonas recifais. Frequência de uso do microhabitat por <i>S. fuscus</i> (a) e <i>S. axillare</i> (b)..	99
II - Figura 7. Frequência de atividades de forrageio, nado ativo e repouso entre as zonas recifais.	100
II - Figura 8. Frequência de forrageio por grupos tróficos entre as zonas recifais.....	100
II - Figura 9. Análises de redundância (RDA) para a relação entre microhabitat e atividades de forrageio (a), nado ativo (b) e repouso (c) entre as zonas recifais.....	101
II - Figura 10. Análises de redundância para a relação entre microhabitat e atividades de forrageio (a, b), nado ativo (c, d) e repouso (e, f) para indivíduos em diferentes classes de tamanho (< 10 cm; > 10 cm) entre as zonas recifais.	102
II - Figura 11. Análise de redundância (RDA) para a relação entre microhabitat e atividades de forrageio (a), nado ativo (b) e repouso (c) das espécies mais frequentes (<i>S. fuscus</i> e <i>S. axillare</i>) entre as zonas recifais..	103
III - Figura 1. Mapa da área de estudo demonstrando exemplos de recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos situados nas praias do Cabo Branco, Seixas e Penha, em João Pessoa, no estado da Paraíba.	122
III - Figura 2. Análise de componentes principais (PCA) para os fatores ambientais entre recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos.	125
III - Figura 3. Riqueza e número de indivíduos entre recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos.....	126
III - Figura 4. Diversidade de espécies entre recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos... 127	127
III - Figura 5. Número total de indivíduos por espécie em recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos.....	128
III - Figura 6. Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS), aplicando-se o índice de Jaccard para presença/ausência de indivíduos (a), e o Índice de Morisita-Horn para dados de abundância (b) entre recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos.	129

III - Figura 7. Análise de redundância (RDA) demonstrando a relação entre os fatores ambientais e a riqueza de espécies nos recifes isolados (*patches*) e contínuos..... 133

III - Figura 8. Relação entre o número de indivíduos e a diversidade bêntica (a), porcentagem de cobertura viva (b), número de abrigos (c), rugosidade (d) e profundidade (e) entre recifes isolados (*patches*) e contínuos 134

III - Figura 9. Relação entre o número de indivíduos de espécies comuns e raras com a diversidade bêntica (a), porcentagem de cobertura viva (b), número de abrigos (c), rugosidade (d) e profundidade (e) entre recifes isolados (*patches*) e contínuos. 135

LISTA DE TABELAS

I - Tabela 1. Fatores ambientais utilizados para a obtenção do Índice de Complexidade do Habitat (ICH) em recifes costeiros, adaptado de Medeiros et al. (2011).	46
I - Tabela 2. Medidas utilizadas na análise de “ <i>Boosted Regression Trees</i> ” (BRT), relacionada com a influência dos fatores ambientais na riqueza, abundância total e por classes de tamanho, espécies abundantes e grupos tróficos em recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.....	47
I - Tabela 3. Médias, desvio padrão (DP) e resultado (p) dos testes <i>t</i> e de <i>Wilcoxon</i> para os fatores ambientais aferidos nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.....	49
I - Tabela 4. Valores (PC1, PC2) da análise de componentes principais para os itens da cobertura bêntica.....	51
I - Tabela 5. Famílias e espécies de peixes registradas nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat, indicando a frequência de ocorrência (F_o), abundância relativa (A_r) e os grupos tróficos de cada espécie. Classificação baseada em Nelson (2016).....	52
II - Tabela 1. Espécies registradas em diferentes zonas recifais, indicando as classes de tamanho (CTs) observadas: < 10 cm e > 10 cm; e a frequência de ocorrência (Fo): MC (muito comum), CO (comum), OC (ocasional), IN (incomum) e RA (raro). NR: não registrado.	92
II - Tabela 2. Resultados da análise de componentes principais (PC1, PC2) para o uso do microhabitat entre as zonas recifais.....	94
II - Tabela 3. Médias e testes de ANOVA (dados paramétricos) e <i>Kruskal Wallis</i> (dados não paramétricos) para uso do microhabitat entre as zonas recifais (borda, loca e platô).	95
II - Tabela 4. Resultados da análise de redundância (RDA) (eixos 1, 2), indicando os valores de cada componente relacionado com atividades de forrageio, nado ativo e repouso para o total de indivíduos e entre as classes de tamanho (< 10 cm; > 10 cm). 104	
III - Tabela 1. Valores obtidos a partir da análise de componentes principais (PCA) para a diversidade bêntica, porcentagem de cobertura viva, número de abrigos, rugosidade (rug) e profundidade (prof) nos recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos.	125
III - Tabela 2. Médias e resultados dos testes <i>t</i> (dados paramétricos) e de <i>Wilcoxon</i> (dados não paramétricos).	126
III - Tabela 3. Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) indicando a contribuição por espécie entre recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos.	130
III - Tabela 4. Resultado da análise de redundância (RDA) para a influência dos fatores ambientais sobre a riqueza de espécies nos recifes isolados (<i>patches</i>) e contínuos.	133

INTRODUÇÃO GERAL

Macroecologia e biogeografia da ictiofauna associada aos ambientes recifais

Os recifes de corais ocorrem principalmente na costa dos países tropicais, com grande distribuição no Indo-Pacífico, que contribui com aproximadamente 90% da cobertura total de recifes do mundo. Nessa região, destaca-se a Grande Barreira de Corais, localizada na Austrália (Roberts et al., 2002). Em contrapartida, a região do Atlântico compreende cerca de 10% da cobertura mundial de recifes de corais, estando mais concentrado no Caribe (Spalding et al., 2001). Nesse cenário, o Brasil apresenta um percentual de apenas 0,5% (Moura et al., 2010; Ferreira et al., 2021).

A distribuição batimétrica dos recifes de corais é influenciada diretamente pela taxa de penetração de luz solar no mar, aspecto fundamental para a formação desses ambientes (Castro et al., 2011; Mies et al., 2020), enquanto a temperatura está relacionada com a sua distribuição geográfica (Kleypas et al., 1999; Hoegh-Guldberg et al., 2007). A crescente variação desses fatores ao longo da evolução, associada aos impactos antrópicos recentes, implicou uma série de mudanças na dinâmica recifal atual (Glynn, 1993; Hughes et al., 2003).

Desde a origem dos ecossistemas recifais, há aproximadamente 500 milhões de anos (Bellwood e Wainwright, 2002), diversas espécies têm se associado a esses ambientes, contribuindo com sua construção e funcionamento (Wood, 1998). Organismos como pólipos de corais, algas coralíneas, poríferos, ascídias, moluscos, equinodermos e peixes participam ativamente desses processos (Glynn e Enochs, 2010). Dentre algumas definições, os recifes de corais são classificados como estruturas físicas que crescem constantemente decorrente da acumulação de carbonato de cálcio proveniente de determinados organismos (Spalding et al., 2001).

No ecossistema recifal, os peixes destacam-se pela grande abundância e riqueza. Inúmeras espécies de peixes utilizam os recursos desses ambientes de forma efêmera ou contínua ao longo do ciclo de vida. Este último aspecto os define como residentes recifais. De acordo com Bellwood (1996), os “peixes recifais” são estritamente associados aos habitats recifais, independentemente de sua localização geográfica. Exemplos de famílias incluem Acanthuridae, Apogonidae, Blenniidae, Carangidae, Chaetodontidae, Holocentridae, Labridae, Mullidae, Pomacentridae e Scaridae.

Estima-se que existam aproximadamente 6.300 espécies de peixes associadas aos ambientes recifais em todo o mundo, o que corresponde a cerca de 40% do total de espécies de peixes marinhos (Parravicini et al., 2013; Cowman et al., 2017). Assim como para a grande parcela das espécies oceânicas e terrestres, a maior riqueza de peixes recifais está concentrada nos trópicos (Briggs, 1967; Macpherson, 2002; Roberts et al., 2002). Em nível global, diversos fatores influenciam na distribuição e diversidade dessas espécies, incluindo os eventos climáticos, tectônicos, eustáticos, oceanográficos e geológicos (Bellwood et al., 2012; Parravicini et al., 2013).

Conforme o modelo biogeográfico, a maioria dos peixes recifais teve origem no Cretáceo, sendo a região do Pacífico considerada o centro de endemismo e biodiversidade dessas espécies (Bellwood e Wainwright, 2002; Roberts et al., 2002; Cowman et al., 2017). Em uma delimitação global por regiões, Kulbicki et al. (2013) identificaram apenas 37 espécies em comum entre os domínios do Atlântico, Indo-Pacífico e Pacífico Oriental Tropical. O Indo-Pacífico e o Pacífico Oriental Tropical apresentaram maior similaridade, enquanto no Atlântico ocorrem mais espécies em comum com o Indo-Pacífico.

A maior diversidade de peixes recifais no Oceano Atlântico está concentrada na província do Caribe (Floeter et al., 2008; Kulbicki et al., 2013; Reis et al., 2016). Segundo Pinheiro et al. (2018), no Atlântico Sul Ocidental, aproximadamente 733 espécies, pertencentes a 129 famílias, estão associadas aos ambientes recifais, sendo 405 consideradas residentes. Os autores também observaram que as famílias Carangidae, Gobiidae, Epinephelidae, Serranidae, Scorpaenidae, Labridae, Haemulidae, Muraenidae e Ophichthidae são aquelas com os maiores números de espécies nessa província.

Fatores históricos e biogeográficos dos oceanos Atlântico e Pacífico, como a presença de grandes barreiras biogeográficas (Rocha e Bowen, 2008), a variação na disponibilidade de habitat e as diferenças no padrão de formação recifal afetam a estrutura taxonômica e ecologia das assembleias de peixes (Bellwood e Wainwright, 2002; Floeter et al., 2008; Luiz et al., 2011; Cowman e Bellwood, 2013; Bender et al., 2013). Além disso, os fatores biogeográficos influenciam a variação do tamanho corpóreo dos peixes recifais, a exemplo da diversidade de espécies de pequeno porte em regiões com alta complexidade recifal, como na Província do Caribe (Bender et al., 2013).

A temperatura da água, o tipo de formação recifal e o nível de complexidade também influenciam a estrutura trófica das assembleias de peixes recifais (Bender et al., 2013). Consequentemente, esses fatores afetam a abundância e distribuição das espécies

de acordo com a disponibilidade de recursos alimentares no habitat. Como exemplo, podemos citar os peixes herbívoros, que são mais abundantes em regiões tropicais em comparação às zonas temperadas (Floeter et al., 2004).

Ecologia aplicada ao estudo dos peixes recifais

A diversidade taxonômica, funcional e filogenética, bem como de hábitos e interações presentes nos ambientes recifais estão entre os principais aspectos que impulsionam os estudos ecológicos nesses ecossistemas (Sale, 1991; Halpern e Floeter, 2008; Leprieur et al., 2021). Os recifes de corais têm sido explorados durante décadas, o que tem impulsionado ainda mais o desenvolvimento de pesquisas de cunho ecológico voltadas à conservação desses ambientes marinhos (Hixon, 2011).

A complexidade estrutural presente nos recifes de corais possibilitou a adaptação de diversas espécies de peixes em seus habitats. Atualmente, esses organismos constituem parte integral desses ecossistemas, agindo diretamente no fluxo de energia e modificando a estrutura de sua comunidade bêntica (Bellwood e Wainwright, 2002), sendo um importante grupo funcional em pesquisas envolvendo a ecologia (Bellwood et al., 2019).

Mundialmente, a maioria das informações acerca da ecologia de peixes recifais está restrita a ambientes rasos, devido ao fácil acesso e observação das espécies (Sale, 1991). Por outro lado, estudos envolvendo espécies de grandes profundidades ainda estão em crescimento, com o desenvolvimento de novas tecnologias, como os veículos subaquáticos operados remotamente (Remotely Operated Vehicle - ROVs). No Brasil, pesquisas em recifes mesofóticos foram possíveis com o auxílio desse método (Pereira-Filho et al., 2011; Simon et al., 2016; Pimentel et al., 2020; Pereira et al., 2022).

Embora tenhamos mais estudos em recifes rasos, informações acerca das características do habitat, principalmente de espécies crípticas, permanecem incipientes; com destaque para o estudo de Depczynski e Bellwood (2004). Em ambientes recifais brasileiros, o estudo dessas espécies muitas vezes envolve a captura de indivíduos (Andrade et al., 2021). Vale considerar que a observação direta através de mergulho apresenta limitações em relação às condições ambientais da água, principalmente à visibilidade, dificultando o registro de determinadas espécies (Willis, 2001).

Desde o início dos estudos de ecologia de peixes recifais, o método de Censo Visual Subaquático (Brock, 1954) vem sendo aplicado por pesquisadores em diversas

partes do mundo. A partir desta técnica não-destrutiva, através da busca ativa e do censo visual estacionário (Bohnsack e Bannerot, 1986), dentre outros procedimentos utilizados, é possível registrar a riqueza, abundância e biomassa das espécies nos ambientes recifais (Sale e Douglas, 1981; Greene e Alevizon, 1989).

Os primeiros estudos sobre ecologia de peixes recifais foram publicados nos anos de 1950, quando o SCUBA foi introduzido nessa ciência, sendo esse período marcado pela exploração dos ambientes recifais para fins científicos. Nas décadas seguintes, houve um aumento de pesquisas sobre distribuição espacial das assembleias de peixes recifais, ecologia trófica e comportamental, e conectividade (Hixon, 2011).

No Brasil, os estudos em recifes costeiros tiveram início no século XIX (Spix e Martius, 1828; Darwin, 1841; Hartt, 1870), abordando aspectos gerais da geologia e biologia desses ambientes. Posteriormente, no século XX, estudos detalhados foram realizados, destacando-se os trabalhos de Branner (1904) e Laborel (1967) (Ferreira e Maida, 2006). Após esse período, as pesquisas nos recifes de corais tornaram-se cada vez mais frequentes, principalmente acerca da biologia, ecologia e conservação das comunidades presentes nesses habitats (Leão, 2003).

Durante a década de 1990 e início dos anos 2000 houve um aumento no estudo de ecologia de peixes associados a ambientes recifais brasileiros (Floeter et al., 2001; Feitoza et al., 2005), principalmente quando o SCUBA passou a ser utilizado com maior frequência para pesquisas no País, com destaque para o trabalho de Nunan et al. (1992), que avaliou a composição e distribuição de peixes recifais no Brasil. Nesse período, novas espécies foram descritas para a Província Brasileira (Sazima et al., 1997, 1998; Gasparini et al., 1999; Moura et al., 2001; Rocha e Rosa, 1999), e as investigações em áreas profundas e em ambientes remotos se tornaram cada vez mais frequentes (Rocha e Rosa, 2001; Feitoza et al., 2005; Vaske-Júnior et al., 2005).

Em um estudo realizado por Floeter et al. (2001), foi observado que a grande variação na composição das assembleias de peixes recifais ao longo da costa brasileira está relacionada com a sua longa extensão. Consequentemente, uma gama de guildas tróficas é observada nessa região (Ferreira et al., 2004; Longo et al., 2019).

Em áreas de grande relevância, a exemplo do Arquipélago de Abrolhos, investigações envolvendo o uso dos recursos pelos peixes recifais, como aponta os estudos de Ferreira et al. (2006) e Francini-Filho et al. (2010), são importantes para o entendimento acerca das relações entre as espécies e o habitat, bem como para a conservação ambiental.

Pesquisas em áreas remotas, como no Atol das Rocas e no Arquipélago de São Pedro e São Paulo, e em outras ilhas oceânicas, foram possíveis com o aumento dos recursos e desenvolvimento de novas tecnologias. A partir desses avanços, aspectos relacionados a estrutura das comunidades (Pereira-Filho et al., 2011; Krajewski e Floeter, 2011; Luiz et al., 2015), alimentação e uso do habitat recifal (Longo et al., 2015) pelos peixes nesses ambientes foram evidenciados.

O acesso aos recifes mesofóticos permitiu a exploração de um ambiente antes desconhecido (Rosa et al., 2015; Simon et al., 2016; Silva et al., 2021), com destaque para a exploração da grande faixa de recifes situada abaixo da pluma do rio Amazonas (Moura et al., 2016). No nordeste brasileiro, recifes mesofóticos estão conectados com recifes rasos de grande importância ecológica, apresentando uma alta biodiversidade (Pereira et al., 2022). Investigações sobre a ecologia de peixes recifais nesses habitats ainda estão em crescimento, dada a sua complexidade.

Distribuição e aspectos ecológicos de peixes recifais no Brasil

No Brasil, os ambientes recifais ocorrem a partir da região Norte, nas proximidades da foz do Rio Amazonas, estendendo-se até o Sul, na costa do estado de Santa Catarina. As maiores comunidades de corais estão concentradas no Nordeste, mais especificamente entre o Parcel de Manuel Luís, no estado do Maranhão, e Abrolhos, no sul da Bahia, incluindo também as ilhas oceânicas de Atol das Rocas e Fernando de Noronha (Castro e Pires, 2001; Leão, 2003; Ferreira e Maida 2006, Moura et al., 2016).

Na costa do nordeste brasileiro, a extensão dos recifes é de aproximadamente 3.000 km, com destaque para a APA Costa dos Corais, que é a maior unidade de conservação marinha desta região, situada entre os municípios de Tamandaré, no estado de Pernambuco, e Paripueira, em Alagoas (Ferreira e Maida, 2006). Quanto a sua formação estrutural, a maioria desses recifes é predominantemente arenítica (Mabesoone, 1964).

A turbidez da água, concentração de nutrientes e distribuição batimétrica são alguns dos fatores relacionados com a composição de corais no Atlântico Sul (Mies et al., 2020; Santana et al., 2022); atuando consequentemente sobre a riqueza e abundância de peixes recifais. Em seu estudo, Floeter et al. (2001) identificaram vários fatores relacionados com a distribuição das famílias de peixes recifais ao longo da costa brasileira, como a temperatura da água, largura da plataforma e distância da costa.

Biogeograficamente, esses aspectos refletem na estrutura e distribuição das comunidades presentes nesses ecossistemas, incluindo as famílias de peixes recifais dominantes ao longo da costa do Nordeste e Sudeste, assim como em ilhas oceânicas. No nordeste brasileiro, a composição das assembleias de peixes recifais varia ao longo da plataforma continental (Silva et al., 2021). De acordo com Pinheiro et al. (2018), o gradiente de profundidade desempenha um papel determinante na ocorrência dessas espécies, estando relacionado com a disponibilidade de recursos e aspectos biológicos.

Dentre as espécies de peixes recifais endêmicas do Atlântico Sul, uma porcentagem relevante é encontrada no Brasil (Kulbicki et al., 2013; Pinheiro et al., 2018). A barreira formada pela pluma de água doce e descarga de sedimento dos rios localizados no norte da América do Sul, especialmente do Amazonas e Orinoco, entre essa região e o Caribe, pode explicar o alto índice de endemismo de peixes recifais no país (Gilbert, 1972; Briggs, 1975, 1995; Greenfield, 1988, 1989; Rocha, 2003; Floeter et al., 2008). Segundo Gilbert (1972) e Luiz et al. (2011), a barreira Amazônica interfere apenas na migração das espécies associadas a ambientes com profundidades inferiores a 50 m.

No Brasil, a maioria das espécies de peixes recifais endêmicas ocorre na plataforma continental, geralmente habitando águas rasas e, quanto ao uso do habitat, são especialistas e generalistas intermediárias, sendo a maioria de pequeno e médio porte, a exemplo dos indivíduos da família Labridae (Rocha, 2003; Floeter et al., 2008; Pinheiro et al., 2018). Quanto as ilhas oceânicas brasileiras, há uma ocorrência considerável de peixes recifais endêmicos (Pinheiro et al., 2018).

A especiação de peixes recifais em ilhas oceânicas do Brasil tem sido um fator significativo para a alta diversificação da ictiofauna local, visto que entre esta região e o Caribe muitas espécies endêmicas são congenéricas (Floeter et al., 2008; Pinheiro et al., 2017, 2018). Nas ilhas de Fernando de Noronha e do Atol das Rocas ocorre uma maior porcentagem de espécies em comum com a costa brasileira, ao passo que na Ilha de Trindade e no Arquipélago de São Pedro e São Paulo verifica-se uma maior taxa de endemismo; tais aspectos possivelmente estão relacionados com a distância entre esses ambientes e o continente (Floeter e Gasparini, 2000).

Fatores relacionados à reprodução de peixes recifais, especificamente ao modo de desova e desenvolvimento larval, também podem esclarecer questões acerca do endemismo dessas espécies (Shulman e Bermingham, 1995). Os pomacentrídeos são um exemplo claro desse aspecto, uma vez que possuem um alto endemismo em ambientes recifais (Allen, 1991), como observado por Floeter e Gasparini (2000) em regiões cos-

teiras e insulares do Brasil, onde esses peixes apresentam um curto período larval (Wellington e Victor, 1989).

Segundo Floeter et al. (2001) e Pinheiro et al. (2018), as famílias de peixes recifais apresentam variações entre diferentes regiões do Brasil. No Nordeste, Haemulidae e Labridae apresentam maior riqueza de espécies, enquanto nos recifes do Sudeste Labridae e Epinephelidae se destacaram. Nas ilhas oceânicas, Muraenidae é mais representativa em termos de diversidade de espécies. O estudo considerou quatro recifes de corais para a região do Nordeste, abrangendo desde o Parcel de Manuel Luís até Abrolhos, incluindo a costa da Paraíba.

A distribuição das assembleias de peixes recifais no Atlântico Sul é influenciada por fatores como a Corrente Sul Equatorial, com águas quentes e oligotróficas, e pela alta diversidade de corais (Floeter et al., 2001). Consequentemente, esses aspectos refletem na distribuição das guildas tróficas ao longo da costa brasileira (Ferreira et al., 2004).

Em grande escala, a biomassa de grupos tróficos de peixes varia em ambientes recifais no Brasil, estando relacionado, possivelmente, com a variação das atividades de pesca e dos fatores climáticos e topográficos entre diferentes regiões (Morais et al., 2017). A partir de dados de distribuição vertical da ictiofauna na costa do Brasil, é possível observar que peixes de pequeno porte são abundantes em zonas rasas e com baixa complexidade estrutural, habitando locais e o interior de esponjas, enquanto os peixes maiores, como aqueles explorados pela pesca, a exemplo dos lutjanídeos, são mais frequentes em áreas profundas e com a presença de grandes abrigos recifais (Feitoza et al., 2005; Medeiros et al., 2021a).

Assim como para outras regiões tropicais, os peixes comedores de invertebrados móveis são dominantes no Brasil (Ebeling e Hixon, 1991; Jones et al., 1991; Ferreira et al., 2004). Ao analisar a estrutura trófica ao longo do gradiente latitudinal, é possível distinguir diferentes grupos tróficos. Os peixes herbívoros pastadores e comedores de invertebrados móveis são abundantes em baixas latitudes, enquanto os peixes onívoros gradualmente substituem os herbívoros pastadores à medida que latitude aumenta (Ferreira et al., 2004).

Quanto à variação dos grupos tróficos em diferentes profundidades, em um estudo realizado em ambientes recifais no Brasil, foi observado que, de modo geral, os herbívoros são abundantes em recifes rasos, enquanto o percentual de carnívoros é elevado

em recifes profundos (Feitoza et al., 2005); considerando o perfil de diversidade de peixes recifais entre essas faixas de profundidade (Medeiros et al., 2021a).

Conservação do ecossistema marinho com ênfase na ictiofauna recifal do Brasil

O ecossistema marinho, dentre diversas funções, fornece fontes de subsistência para o homem, principalmente por meio da pesca. À medida que a população humana cresce, a demanda por esses recursos aumenta (Sutherland et al., 2009). No entanto, apesar dos benefícios que esse ambiente proporciona à sociedade, os esforços para a sua conservação permanecem limitados (Halpern et al., 2008).

A exploração dos recifes de corais pelo homem é reflexo da biodiversidade e abundância de espécies encontradas nesses ambientes, que estão entre os mais produtivos e complexos do mundo (Connell, 1978; Crossland et al., 1991, Leão et al., 2016). No Brasil, mergulhos recreativos, pesquisas científicas, dentre outras atividades são frequentes nos ecossistemas recifais (Giglio et al., 2020a), além da extração de seus recursos naturais (Giglio et al., 2019).

Habitats importantes, como os estuários e recifes de corais, são alvos constantes de múltiplas atividades que ameaçam à vida marinha (Olson e Dinerstein, 2002; Giglio et al., 2020b), sendo um aspecto recorrente no Brasil (Mazzei et al., 2017; Magris e Giarrizzo, 2020). Impactos relacionados à pesca industrial e ao uso da terra, por exemplo, afetam diretamente esses habitats, além dos efeitos devastadores das mudanças climáticas (Magris et al., 2020), que resultou na mortalidade em massa de corais nos últimos anos nos recifes brasileiros (Duarte et al., 2020).

O aquecimento global, a poluição da água e o uso desenfreado dos recursos provenientes dos recifes têm causado um declínio nas populações desses ecossistemas ao longo dos anos, com destaque para a pesca de predadores de topo (Bak et al., 2005; De'ath et al., 2012; Gilmour et al., 2013; Cleary et al., 2014). Quanto ao branqueamento dos corais, geralmente os recifes rasos são mais suscetíveis a esse fenômeno, bem como às doenças de corais e ações antrópicas, resultando na perda da biodiversidade nesses ecossistemas (Pandolfi et al., 2003; Bak et al., 2005).

O desmatamento, a agricultura e o desenvolvimento urbano introduzem uma grande quantidade de sedimento e poluentes no mar, causando grandes impactos (Roberts et al., 2002). Além disso, a poluição por microplástico afeta drasticamente as cadeias tróficas nesse ambiente (Macieira et al., 2021). Desastres ambientais recentes

ocorridos no Brasil, como a descarga de rejeitos de mineração no rio Doce, em consequência do rompimento de uma barragem, e o derramamento de petróleo que afetou a costa, são outros agravantes para o ecossistema marinho no país (Francini-Filho et al., 2019; Magris et al., 2019; Coimbra et al., 2020; Magris e Giarrizzo, 2020; Sá et al., 2021).

O declínio da cobertura de corais causa uma mudança na composição das espécies recifais, desencadeia a redução dos estoques pesqueiros, afeta as taxas de recrutamento e interfere na conectividade entre habitats, impulsionando uma grande perda na economia em diversas partes do mundo (Bellwood et al., 2004). Previsões em relação ao aumento do branqueamento dos corais ao longo da costa brasileira alertam para a necessidade de proteção dos ambientes recifais (Bleuel et al., 2021).

Identificar zonas vulneráveis é essencial para o estabelecimento de áreas marinhas protegidas, visando à manutenção desses habitats, evitando danos ambientais drásticos no futuro (Gilmour et al., 2013; Magris et al., 2020). A biodiversidade, o potencial de conectividade e a extensão de determinadas áreas são variáveis importantes a serem consideradas na criação de planos de conservação e manejo no ambiente marinho (Guarderas et al., 2008), juntamente com os aspectos biológicos e ecológicos de suas espécies (Reynolds et al., 2005).

A vulnerabilidade das espécies oceânicas está relacionada com aspectos tais como maturação tardia, tamanho corpóreo, distribuição geográfica restrita e especialização de habitat (Weng et al., 2015). As reservas marinhas, conquanto ainda não possuam um manejo efetivo em diversos países (Chape et al., 2005), possibilitam o aumento da diversidade, abundância e biomassa de peixes, principalmente das espécies que sofrem grande pressão pela pesca, como aquelas de grande porte (Russ e Alcala, 1996; Roberts et al., 2005; Edgar et al., 2014).

No Brasil, as áreas marinhas protegidas compreendem uma pequena parcela da Zona Econômica Exclusiva (Vila-Nova et al., 2014; Magris et al., 2020). Isso significa que uma grande extensão de ambientes recifais, que abrigam uma alta biodiversidade, incluindo *hotspots* e espécies endêmicas, principalmente na região do Nordeste, não está devidamente protegida e requer maior atenção em termos de conservação.

Em áreas protegidas, é possível constatar, além de outros benefícios, uma maior biomassa de grandes predadores que são alvos da pesca nesses locais, como é o caso dos epinefelídeos (Morais et al., 2017). Por outro lado, em áreas não protegidas, é comum encontrar pequenos herbívoros e invertívoros móveis, o que reflete a ausência de

predadores de topo (Floeter et al., 2006). Embora as áreas protegidas ofereçam benefícios para as populações de peixes recifais, ainda é necessário implementar medidas de conservação mais abrangentes (Roos et al., 2020; Ferreira et al., 2022).

Ao longo da costa brasileira, a pesca comercial, artesanal e recreativa (Roos e Longo, 2021) tem como foco a captura de indivíduos de grande e médio porte, incluindo várias espécies de peixes recifais carnívoros, piscívoros e predadores de invertebrados móveis (Floeter et al., 2006). No entanto, muitas espécies de pequeno porte são exploradas pelo comércio ornamental, principalmente na região do Nordeste, com destaque para os peixes das famílias Chaetodontidae, Labridae, Pomacanthidae e Pomacentridae, incluindo uma parte considerável de organismos endêmicos e ameaçados de extinção, capturados ilegalmente (Gasparini et al., 2005).

Considerando esses impactos, avaliar a distribuição dos peixes por meio de sua interação com o habitat é um meio imprescindível para a sua conservação na natureza (Chapman e Kramer, 1999). Essa abordagem permite determinar as exigências ambientais das espécies, contribuindo especialmente para aquelas que estão vulneráveis e ameaçadas de extinção. Estudos realizados no Brasil apontam que a presença de recifes com estruturas variadas influencia na abundância das espécies, incluindo aquelas de interesse econômico (Hackradt et al., 2011).

A migração das espécies entre diferentes ambientes é comum entre os peixes recifais, sendo influenciada principalmente pela estrutura do habitat (Munday et al., 2008). Muitas espécies associadas aos recifes costeiros no nordeste brasileiro também utilizam outros habitats complexos, como as raízes dos manguezais, tanto para alimentação quanto para reprodução, devido a sua maior proteção (Bastos et al., 2022). Nesse sentido, é importante compreender a relação entre a estrutura do habitat e as assembleias de peixes nesses ambientes.

A estrutura dos recifes costeiros no nordeste brasileiro desempenha um papel crucial na distribuição, riqueza, abundância e biomassa das espécies de peixes (Roos et al., 2019). Corroborando Hixon e Beets (1993), a complexidade estrutural dos recifes de corais está diretamente relacionada à disponibilidade de refúgios e fontes de alimento.

Os peixes recifais utilizam diversos tipos de habitats naturais ao longo da plataforma continental na Paraíba (Silva et al., 2021), além de recifes artificiais (Medeiros et al., 2021b) e estuários (Vendel et al., 2022). É fundamental avaliar a relação desses indivíduos com a estrutura do habitat. Segundo Cardoso et al. (2020), a complexidade do habitat exerce uma forte influência sobre a diversidade de peixes nos recifes artificiais

da Paraíba. Portanto, é necessário avaliar o papel desse fator nos recifes naturais rasos dessa região, dada sua importância para a conservação das espécies nesses habitats altamente impactados.

Atividades irregulares comprometem a saúde dos habitats recifais no nordeste brasileiro (Magris et al., 2018), especialmente aqueles próximos à costa, que são atraentes devido ao fácil acesso e a sua biodiversidade. Estudos realizados nas últimas décadas na Paraíba têm apontado uma grande diversidade de peixes associada aos habitats recifais (Rosa e Rocha, 1997; Rocha et al., 1998; Honório et al., 2010). No entanto, a exploração desses ambientes, incluindo as atividades recreativas (Souza et al., 2007; Medeiros et al., 2007) e a introdução de espécies invasoras, ameaçam esses ecossistemas (Rocha et al., 2015; Ferreira et al., 2015).

Compreender a ecologia das espécies abundantes em recifes costeiros, como os peixes, é fundamental, pois esses organismos são essenciais para a manutenção desses ecossistemas, além de serem fonte de renda para muitas famílias que dependem da pesca. Portanto, o objetivo deste estudo foi avaliar a influência dos componentes físicos e biológicos nas assembleias de peixes em recifes com diferentes níveis de complexidade, localizados na costa da Paraíba, Brasil. Além disso, pretendemos analisar a utilização dos habitats nas zonas recifais, bem como nos recifes contínuos e isolados dessa região.

Referências Bibliográficas

- Allen, G. R. 1991. *Damselfishes of the World*. Melle, Mergus Publishers, 271 p.
- Andrades, R., Joyeux, J. C., Macieira, R. M., Godoy, B. S., Reis-Filho, J. A., Jackson, A. L., & Giarrizzo, T. 2021. Niche-relationships within and among intertidal reef fish species. *Frontiers in Marine Science*, 574.
- Bak, R. P., Niewland, G., & Meesters, E. H. 2005. Coral reef crisis in deep and shallow reefs: 30 years of constancy and change in reefs of Curacao and Bonaire. *Coral Reefs*, 24, 475-479.
- Bastos, R. F., Lippi, D. L., Gaspar, A. L. B., Yogui, G. T., Frédou, T., Garcia, A. M., & Ferreira, B. P. 2022. Ontogeny drives allochthonous trophic support of snappers: Sea-

scape connectivity along the mangrove-seagrass-coral reef continuum of a tropical marine protected area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 264, 107591.

Bellwood, D. R. 1996. The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs*, 15, 11-19.

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

Bellwood, D. R., Renema, W., & Rosen, B. R. 2012. Biodiversity hotspots, evolution and coral reef biogeography: a review. In Gower, D., Johnson, K., Richardson, J., Rosen, B., Ruber, L., Williams, S., ed. *Biotic evolution and environmental change in Southeast Asia*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K, p. 216-245.

Bellwood, D. R., Streit, R. P., Brandl, S. J., & Tebbett, S. B. 2019. The meaning of the term 'function' in ecology: A coral reef perspective. *Functional Ecology*, 33 (6), 948-961.

Bellwood, D. R., & Wainwright, P. C. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. In: Sale, P. F., *Coral Reef Fishes*. Academic Press, Londres, p. 5-32.

Bender, M. G., Pie, M. R., Rezende, E. L., Mouillot, D., & Floeter, S. R. 2013. Biogeographic, historical and environmental influences on the taxonomic and functional structure of Atlantic reef fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1173-1182.

Bleuel, J., Pennino, M. G., & Longo, G. O. 2021. Coral distribution and bleaching vulnerability areas in Southwestern Atlantic under ocean warming. *Scientific Reports*, 11 (1), 1-12.

Bohnsack, J. A., & Bannerot, S. P. 1986. A Stationary Visual Census Technique for Quantitatively Assessing Community Structure of Coral Reef Fishes. *NOAA Technical Report NMSF*, 41, 1-15.

Briggs, J. C. 1967. Relationship of the tropical shelf regions. Study in Tropical Oceanography, Miami, 5, 569-578.

Briggs, J. C. 1975. Marine Zoogeography. McGraw-Hill, New York, 475 p.

Briggs, J. C. 1995. Global Biogeography. Developments in Paleontology and Stratigraphy, 14. Amsterdam: Elsevier.

Brock, V. E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management*, 18, 297-308.

Cardoso, A. P. L. R., Matos, M. R. S. B. C., Rosa, R. S., Alvarado, F., Medeiros, A. P. M., & Santos, B. A. 2020. Increased fish Diversity over day and night in structurally complex habitats of artificial reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 522, 151244.

Castro, A. P., Araújo, S. D. J., Reis, A. M. M., Marques, C. L., Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Thompson, F., & Krüger, R. H. 2011. Recifes coralíneos: da diversidade microbiana à exploração biotecnológica. *Microbiologia in foco*, p. 34-41.

Castro, C. B., & Pires, D. O. 2001. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. *Bulletin of Marine Science*, 69 (2), 357-371.

Chape, S., Harrison, J., Spalding, M., & Lysenko, I. 2005. Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 360, 443-455.

Chapman, M. R., & Kramer, D. L. 1999. Gradients in coral reef fish density and size across the Barbados Marine Reserve boundary: effects of reserve protection and habitat characteristics. *Marine Ecology Progress Series*, 181, 81-96.

Cleary, D. F. R., Polónia, A. R. M., Renema, W., Hoeksema, B. W., Wolstenholme, J., Tuti, Y., & Voogd, N. J. 2014. Coral reefs next to a major conurbation: a study of temporal

change (1985 - 2011) in coral cover and composition in the reefs of Jakarta, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series*, 501, 89-98.

Coimbra, K. T. O., Alcântara, E., & Souza-Filho, C. R. 2020. Possible contamination of the Abrolhos reefs by Fundao dam tailings, Brazil – New constraints based on satellite data. *Science of the Total Environment*, 733, 138101.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.

Costa, F. C., Sassi, R., Costa, M. A. J., & Brito, A. C. L. 2007. Recifes costeiros da Paraíba, Brasil: usos, impactos e necessidades de manejo no contexto da sustentabilidade. *Gaia Scientia* 1 (1), 37-45.

Cowman, P. F., & Bellwood, D. R. 2013. The historical biogeography of coral reef fishes: Global patterns of origination and dispersal. *Journal of Biogeography*, 40, 209-224.

Cowman, P. F., Parravicini, V., Kulbicki, M., & Floeter, S. R. 2017. The biogeography of tropical reef fishes: endemism and provinciality through time. *Biological Reviews*, 92 (4), 2112-2130.

Crossland, C. J., Hatcher, B. G., & Smith, S. V. 1991. Role of coral reefs in global ocean production. *Coral Reefs*, 10, 55-64.

De'ath, G., Fabricius, K. E., Sweatman, H., & Puotinen, M. 2012. The 27-year decline of coral cover on the Great Barrier Reef and its causes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109 (44), 17995-17999.

Depczynski, M., & Bellwood, D. R. 2004. Microhabitat utilization pattern in cryptobenthic coral reef fish communities. *Marine Biology*, 145, 455-463.

Duarte, G. A., Villela, H. D., Deocleciiano, M., Silva, D., Barno, A., Cardoso, P. M., & Peixoto, R. S. 2020. Heat waves are a major threat to turbid coral reefs in Brazil. *Frontiers in Marine Science*, 7, 179.

Ebeling, A. W., & Hixon, M. A. 1991. Tropical and temperate reef fishes reef fishes: comparison of community structures. The ecology of fishes on coral reefs (Ed. Sale, P. F.), Academic Press, San Diego, 509-563.

Edgar, G. J., Stuart-Smith, R. D., Willis, T. J., Kininmonth, S., Baker, S. C., Banks, S., Barrett, N.S., Becerro, M.A., Bernard, A.T.F., Berkhout, J., Buxton, C.D., Campbell, S.J., Cooper, A.T., Davey, M., Edgar, S.C., Forsterra, G., Galvan, D. E., Irigoyen, A. J., Kushner, D. J., Moura, R., Parnell, P. E., Shears, N. T., Soler, G., Strain, E. M. A., & Thomson, R. J. 2014. Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature* 506 (7487), 216-220.

Feitoza, B. M., Rosa, R. S., & Rocha, L. A. 2005. Ecology and zoogeography of deep reef fishes in northeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 76, 725-742.

Ferreira, B. P., Coxey, M. S., Gaspar, A. L. B., Silveira, C. B. L., Negrão, F., Matheus, Z., Feitosa, C. V., Maida, M., Prates, A. N., Strenzel, G. M. R., Messias, L. T. 2021. Status and trends of coral reefs of the Brazil region. In: Souter, D., Planes, S., Wicquart, J., Logan, M., Obura, D., & Staub, F. *Status of Coral Reefs of the World: 2020. Global Coral Reef Monitoring Network*, p. 140-149.

Ferreira, C. E., Luiz, O. J., Floeter, S. R., Lucena, M. B., Barbosa, M. C., Rocha, C. R., & Rocha, L. A. 2015. First record of invasive lionfish (*Pterois volitans*) for the Brazilian coast. *PloS one*, 10 (4), e0123002.

Ferreira, B. P., & Maida, M. 2006. Monitoramento dos Recifes de Coral do Brasil – situação atual e perspectivas. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília, 116 p.

Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P., & Joyeux, J. C. 2004. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of biogeography*, 31, 1093-1106.

Ferreira, H. M., Magris, R. A., Floeter, S. R., & Ferreira, C. E. 2022. Drivers of ecological effectiveness of marine protected areas: A meta-analytic approach from the Southwestern Atlantic Ocean (Brazil). *Journal of Environmental Management*, 301, 113889.

Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., Dominici-Arosemena, A., & Zalmon, I. R. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology*, 64 (6), 1680-1699.

Floeter, S. R., & Gasparini, J. L. 2000. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology*, 56, 1099-1114.

Floeter, S. R., Guimarães, R. Z. P., Rocha, L. A., Ferreira, C. E. L., Rangel, C. A., & Gasparini, J. L. 2001. Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 423-433.

Floeter, S. R., Halpern, B. S., & Ferreira, C. E. L. 2006. Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation*, 128, 391-402.

Floeter, S. R., Rocha, L.A., Robertson, D. R., Joyeux, J. C., Smith- Vaniz, W. F., Wirtz, P., Edwards, A. J., Barreiros, J. P., Ferreira, C. E. L., Gasparini, J. L., Brito, A., Falcón, J. M., Bowen, B. W., & Bernardi, G. 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, 35, 22-47.

Francini-Filho, R. B., Cordeiro, M. C., Omachi, C. Y., Rocha, A. M., Bahiense, L., Garcia, G.D., Tschoeke, D., Almeida, M. G., Rangel, T. P., Oliveira, B. C. V., Almeida, D. Q. R., Menezes, R., Mazzei, E. F., Joyeux, J. C., Rezende, C. E., Thompson, C. C., & Thompson, F. L. 2019. Remote sensing, isotopic composition and metagenomics analyses revealed Doce River ore plume reached the southern Abrolhos Bank Reefs. *Science of The Total Environment*, 697, 134038.

Francini-Filho, R. B., Ferreira, C. M., Coni, E. O. C., Moura, R. L., & Kaufman, L. 2010. Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90 (3), 481-492.

Gasparini, J. L., Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., & Sazima, I. 2005. Marine ornamental trade in Brazil. *Biodiversity & Conservation*, 14, 2883-2899.

Gasparini, J. L., Moura, R. L., & Sazima, I. 1999. *Stegastes trindadensis* n. sp. (Pisces: Pomacentridae), a new damselfish from Trindade Island, off Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 10, 3-11.

Giglio, V. J., Luiz, O. J., & Ferreira, C. E. 2020b. Ecological impacts and management strategies for recreational diving: A review. *Journal of environmental management*, 256, 109949.

Giglio, V. J., Moura, R. L., Gibran, F. Z., Rossi, L. C., Banzato, B. M., Corsso, J. T., & Motta, F. S. 2019. Do managers and stakeholders have congruent perceptions on marine protected area management effectiveness? *Ocean & Coastal Management*, 179, 104865.

Giglio, V. J., Suhett, A. C., Zapelini, C. S., Ramiro, A. S., & Quimbayo, J. P. 2020a. Assessing captures of recreational spearfishing in Abrolhos reefs, Brazil, through social media. *Regional Studies in Marine Science*, 34, 100995.

Gilbert, C. R. 1972. Characteristics of the western Atlantic reef-fish fauna. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, Gainesville 35, 130-144.

Gilmour, J. P., Smith, L. D., Heyward, A. J., Baird, A. H., & Pratchett, M. S. 2013. Recovery of an isolated coral reef system following severe disturbance. *Science*, 340, 69-71.

Glynn, P. W. 1993. Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral reefs*, 12, 1-17. Greene, L. E., & Alevizon, W. S. 1989. Comparative accuracies of visual assessment methods for coral reef fishes. *Bulletin of Marine Science*, 44 (2), 899-912.

Glynn, P. W., & Enochs, I. C. 2010. Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. *Coral reefs: an ecosystem in transition*, 273-325.

Greenfield, D. W. 1988. A review of the *Lythrypnus mowbrayi* complex (Pisces: Gobiidae), with a description of a new species. *Copeia*, 460-470.

- Greenfield, D. W. 1989. *Priolepis dawsoni* n. sp. (Pisces: Gobiidae), a third Atlantic species of *Priolepis*. Copeia 1989, 397-401.
- Guarderas, A. P., Hacker, S. D., & Lubchenco, J. 2008. Current status of marine protected areas in Latin America and the Caribbean. *Conservation Biology*, 22 (6), 1630-1640.
- Hackradt, C. W., Félix-Hackradt, F. C., & García-Charton, J. A. 2011. Influence of habitat structure on fish assemblage of an artificial reef in southern Brazil. *Marine environmental research*, 72 (5), 235-247.
- Halpern, B. S., & Floeter, S. R. 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 364, 147-156.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R., & Watson, R. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319 (5865), 948-952.
- Hixon, M. 2011. 60 years of coral reef fish ecology: past, present, future. *Bulletin of Marine Science*, 87 (4), 727-765.
- Hixon, M. A., & Beets, J. P. 1993. Predation, prey refuges and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs*, 63, 77-101.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A., & Hatzolos, M. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318 (5857), 1737-1742.

Honório, P. P. F., Ramos, R. T. C., & Feitoza, B. M. 2010. Composition and structure of reef fish communities in Paraíba State, north-eastern Brazil. *Journal of Fish Biology*, 77 (4), 907-926.

Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., & Roughgarden, J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635), 929-933.

Jones, G. P., Ferrell, D. J., & Sale, P. F. 1991. Fish predation and its impact on the invertebrates of coral reefs and adjacent sediments. *The ecology of fishes on coral reefs* (Ed. Sale, P. F.), Academic Press, San Diego, 156-179.

Kleypas, J. A., McManus, J. W., & Meñez, L. A. 1999. Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *American zoologist*, 39 (1), 146-159.

Krajewski, J. P., & Floeter, S. R. 2011. Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Environmental Biology of Fishes*, 92, 25-40.

Kulbicki, M., Parravicini, V., Bellwood, D. R., Arias-Gonzalez, E., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., McPherson, J., Myers, R. E., Vigliola, L., & Mouillot, D. 2013. Global biogeography of reef fishes: a hierarchical quantitative delineation of regions. *PloS ONE*, 8 (12), e81847.

Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., Ferreira, B. P., Neves, E. G., Sovierzoski, H. H., Oliveira, M. D. M., Maida, M., Correia, M. D., & Johnsson, R. 2016. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. *Brazilian journal of oceanography*, 64, 97-116.

Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., & Testa, V. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. *Latin American Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam, p. 9-52.

Leprieur, F., Pellissier, L., Mouillot, D., & Gaboriau, T. 2021. Influence of historical changes in tropical reef habitat on the diversification of coral reef fishes. *Scientific Reports*, 11 (1), 20731.

Longo, G. O., Hay, M. E., Ferreira, C. E., & Floeter, S. R. 2019. Trophic interactions across 61 degrees of latitude in the Western Atlantic. *Global Ecology and Biogeography*, 28 (2), 107-117.

Longo, G. O., Morais, R. A., Martins, C. D. L., Mendes, T. C., Aued, A. W., Cândido, D. V., Oliveira, J. C., Nunes, L. T., Fontoura, L., Sissini, M. N., Teschima, M. M., Silva, M. B., Ramlov, F., Gouvea, L. P., Ferreira, C. E. L., Segal, B., Horta, P. A., & Floeter, S. R. 2015. Between-habitat variation of benthic cover, reef fish assemblage and feeding pressure on the benthos at the only atoll in South Atlantic: Rocas Atoll, NE Brazil. *PloS one*, 10 (6), e0127176.

Luiz, O. J., Madin, J. S., Robertson, D. R., Rocha, L. A., Wirtz, P., & Floeter, S. R. 2011. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1730), 1033-1040.

Luiz, O. J., Mendes, T. C., Barneche, D. R., Ferreira, C. G., Noguchi, R., Villaça, R. C., Rangel, C. A., Gasparini, J. L. & Ferreira, C. E. L. 2015. Community structure of reef fishes on a remote oceanic island (St Peter and St Paul's Archipelago, equatorial Atlantic): the relative influence of abiotic and biotic variables. *Marine and Freshwater Research*, 66 (8), 739-749.

Mabesoone, J. M. 1964. Origin and age of the sandstone reefs of Pernambuco (North-eastern Brazil). *Journal of Sedimentary Research*, 34 (4), 715-726.

Macieira, R. M., Oliveira, L. A. S., Cardozo-Ferreira, G. C., Pimentel, C. R., Andrade, R., Gasparini, J. L., Sarti, F., Chelazzi, D., Cincinelli, A., Gomes, L. C., & Giarrizzo, T. 2021. Microplastic and artificial cellulose microfibers ingestion by reef fishes in the Guarapari Islands, southwestern Atlantic. *Marine Pollution Bulletin*, 167, 112371.

Macpherson, E. 2002. Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society*, 269, 1715-1720.

Magris, R. A., & Giarrizzo, T. 2020. Mysterious oil spill in the Atlantic Ocean threatens marine biodiversity and local people in Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, 153, 110961.

Magris, R. A., Costa, M. D. P., Ferreira, C. E. L., Vilar, C. C., Joyeux, J. C., Creed, J. C., Copertino, M. S., Horta, P. A., Sumida, P. Y. G., Francini-Filho, R. B., & Floeter, S. R. 2020. A blueprint for securing Brazil's marine biodiversity and supporting the achievement of global conservation goals. *Biodiversity Research*, 27 (2), 198-215.

Magris, R. A., Grech, A., & Pressey, R. L. 2018. Cumulative human impacts on coral reefs: Assessing risk and management implications for Brazilian coral reefs. *Diversity*, 10 (2), 26.

Magris, R. A., Marta-Almeida, M., Monteiro, J. A., & Ban, N. C. 2019. A modelling approach to assess the impact of land mining on marine biodiversity: Assessment in coastal catchments experiencing catastrophic events (SW Brazil). *Science of the Total Environment*, 659, 828-840.

Mazzei, E. F., Bertoncini, A. A., Pinheiro, H. T., Machado, L. F., Vilar, C. C., Guabiroba, H. C., Costa, T. J. F. Bueno, L. S., Santos, L. N., Francini-Filho, R. B., Hostim-Silva, M., & Joyeux, J. C. 2017. Newly discovered reefs in the southern Abrolhos Bank, Brazil: Anthropogenic impacts and urgent conservation needs. *Marine pollution bulletin*, 114 (1), 123-133.

Medeiros, A. P., Ferreira, B. P., Alvarado, F., Betancur-R, R., Soares, M. O., & Santos, B. A. 2021a. Deep reefs are not refugium for shallow-water fish communities in the Southwestern Atlantic. *Ecology and evolution*, 11(9), 4413-4427.

Medeiros, A. P., Ferreira, B. P., Betancur-R, R., Cardoso, A. P., Matos, M. R., & Santos, B. A. 2021b. Centenary shipwrecks reveal the limits of artificial habitats in protecting regional reef fish diversity. *Journal of Applied Ecology*, 59 (1), 286-299.

Medeiros, P. R., Grempel, R. G., Souza, A. T., Ilarri, M. I., & Sampaio, C. L. S. 2007. Effects of recreational activities on the fish assemblage structure in a northeastern Brazilian reef. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 2 (3), 288-300.

Mies, M., Francini-Filho, R. B., Zilberberg, C., Garrido, A. G., Longo, G. O., Laurentino, E., Güth, A. Z., Sumida, P. Y. G., & Banha, T. N. S. 2020. South Atlantic coral reefs are major global warming refugia and less susceptible to bleaching. *Frontiers in Marine Science*, 7, 514.

Morais, R. A., Ferreira, C. E. L., & Floeter, S. R. 2017. Spatial patterns of fish standing biomass across Brazilian reefs. *Journal of Fish Biology*, 91 (6), 1642-1667.

Moura, R. L., Amado-Filho, G. M., Moraes, F. C., Brasileiro, P. S., Salomon, P. S., Mahiques, M. M., Bastos, A. C., Almeida, M. G., Silva-Júnior, J. M., Araujo, B. F., Brito, F. P., Rangel, T. P., Oliveira, B. C. V., Bahia, R. G., Paranhos, R. P., Dias, R. J. S., Siegle, E., Figueiredo-Júnior, A. G., Pereira, R. C., Leal, C. V., Hajdu, E., Asp, N. E., Gregoracci, G. B., Neumann-Leitão, S., Yager, P. L., Francini-Filho, R. B., Fróes, A., Campeão, M., Silva, B. S., Moreira, A. P. B., Oliveira, L., Soares, A. C., Araujo, L., Oliveira, N. L., Teixeira, J. B., Valle, R. A. B., Thompson, C. C., Rezende, C. E., & Thompson, F. L. 2016. An extensive reef system at the Amazon River mouth. *Science Advances*, 2, e1501252.

Moura, R. L., Figueiredo, J. L., & Sazima, I. 2001. A new parrotfish (Scaridae) from Brazil, and revalidation of *Sparisoma amplum* (Ranzani, 1842), *Spalisoma frondosum* (Agassiz, 1831), *Spalisoma axillare* (Steindachner, 1878) and *Scarus trispinosus* Valenciennes, 1840. *Bulletin of Marine Science*, 68 (3), 505-524.

Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Minte-Vera, C. V., Sumida, P. Y. G., Amado, G. M. F., Amaral, J., Bastos, A. C., Motta, S. F., Thompson, F. L., Kruger, R., & Dutra, G. F. 2010. Pesquisa no oceano: desafios e oportunidades. *Scientific American Brasil*, p. 30-35.

Munday, P. L., Jones, G. P., Pratchett, M. S., & Williams, A. J. 2008. Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fisheries*, 9 (3), 261-285.

Nunan, G. W. 1992. Composition, species distribution and zoogeographical affinities of the Brazilian reef-fish fauna. *Tese de Doutorado*. University of Newcastle upon Tyne.

Olson, D. M., & Dinerstein, E. 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89 (2), 199-224.

Pandolfi, J. M. Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R., & Jackson, J. B. C. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reefs ecosystems. *Science*, 301 (5635), 955-958.

Parravicini, V. Kulbicki, M. Bellwood, D. R., Friedlander, A. M., Arias-Gonzalez, J. E., Chabanet, P., Floeter, S. R., Myers, R., Vigliola, L., D'Agata, S., & Mouillot. D. 2013. Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness, *Ecography*, 36, 1254-1262.

Pereira, P. H., Lima, G. V., Araujo, J. C., Gomes, E., Côrtes, L. G., Pontes, A. V., Recinos, R., Cardoso, A., Seoane, J. C., & Brito, C. C. P. 2022. Mesophotic Reefs of the Largest Brazilian Coastal Protected Area: Mapping, Characterization and Biodiversity. *Diversity*, 14 (9), 760.

Pereira-Filho, G. H., Amado-Filho, G. M., Guimarães, S. M., Moura, R. L., Sumida, P. Y., Abrantes, D. P., Bahia, R. G., Güth, A. Z., Jorge, R. R., & Francini Filho, R. B. 2011. Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, southwestern Atlantic. *Brazilian Journal of Oceanography*, 59, 201-212.

Pimentel, C. R., Rocha, L. A., Shepherd, B., Phelps, T. A., Joyeux, J. C., Martins, A. S., Stein, C. E., Teixeira, J. B., Gasparini, J. L., Reis-Filho, J. A., Garla, R. C., Francini-Filho, R. B., Delfino, S. D. T., Mello, T. J., Giarrizzo, T., & Pinheiro, H. T. 2020. Mesophotic ecosystems at Fernando de Noronha Archipelago, Brazil (South-western Atlantic), reveal unique ichthyofauna and need for conservation. *Neotropical Ichthyology*, 18 (4).

Pinheiro, H. T., Bernardi, G., Simon, T., Joyeux, J., Macieira, R. M., Gasparini, J. L., Rocha, C., & Rocha, L. A. 2017. Island biogeography of marine organisms. *Nature*, 549, 82-85.

Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., Macieira, R. M., Carvalho-Filho, A., Anderson, A. B., Bender, M. G., Di Dario, F., Ferreira, C. E. L., Figueiredo-Filho, J., Francini-Filho, R., Gasparini, J. L., Joyeux, J. C, Luiz, O. J., Mincarone, Michael M., Moura, R. L., Nunes, J. A. C. C., Quimbayo, J. P., Rosa, R. S., Sampaio, C. L. S., Sazima, I., Simon, T., Vila-Nova, D. A., & Floeter, S. R. 2018. South-Western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*, 24, 951-965.

Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P., & Rocha, L. A. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of fish biology*, 89 (1), 12-47.

Reynolds, J. D., Dulvy, N. K., Goodwin, N. B., & Hutchings, J. A. 2005. Biology of extinction risk in marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272 (1579), 2337-2344.

Roberts, C. M., Hawkins, J. P., & Gell, F. R. 2005. The role of marine reserves in achieving sustainable fisheries. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360 (1453), 123-132.

Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E. N., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., Mittermeier, C. G., Schueler, F. W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C., & Werner, T. B. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, 295, 1280-1284.

Rocha, L. A. 2003. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *Journal of Biogeography*, 30, 1161-1171.

Rocha, L. A., & Bowen, B. W. 2008. Speciation in coral-reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 72(5), 1101-1121.

Rocha, L. A., Rocha, C. R., Baldwin, C. C., Weigt, L. A., & McField, M. 2015. Invasive lionfish preying on critically endangered reef fish. *Coral Reefs*, 34, 803-806.

Rocha, L. A., & Rosa, I. L. 2001. Baseline assessment of reef fish assemblages of Paracel Manuel Luiz Marine State Park, Maranhão, northeast Brazil. *Journal of Fish Biology*, 58 (4), 985-998.

Rocha, L. A., & Rosa, I. L. 1999. New species of *Haemulon* (Teleostei: Haemulidae) from the Northeastern Brazilian Coast. *Copeia*, 447-452.

Rocha, L. A., Rosa, I. L., & Rosa, R. S. 1998. Peixes recifais da costa da Paraíba, Brasil. *Revista brasileira de Zoologia*, 15, 553-566.

Roos, N. C., & Longo, G. O. 2021. Critical information for fisheries monitoring may be available in social media. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31 (9), 2420-2428.

Roos, N. C., Longo, G. O., Pennino, M. G., Francini-Filho, R. B., & Carvalho, A. R. 2020. Protecting nursery areas without fisheries management is not enough to conserve the most endangered parrotfish of the Atlantic Ocean. *Scientific Reports*, 10 (1), 19143.

Roos, N. C., Pennino, M. G., Carvalho, A. R., & Longo, G. O. 2019. Drivers of abundance and biomass of Brazilian parrotfishes. *Marine Ecology Progress Series*, 623, 117-130.

Rosa, M. R., Alves, A. C., Medeiros, D. V., Coni, E. O. C., Ferreira, C. M., Ferreira, B. P., Rosa, R. S., Amado-Filho, G. M., Pereira-Filho, G. H., Moura, R. L., Thompson, F. L., Sumida, P. Y. G., & Francini-Filho, R. B. 2015. Mesophotic reef fish assemblages of the remote St. Peter and St. Paul's Archipelago, Mid-Atlantic Ridge, Brazil. *Coral Reefs*, 35, 113-123.

Rosa, R. S., Rosa, I. L., & Rocha, L. A. 1997. Diversidade da ictiofauna de poças de maré da praia do Cabo Branco, João Pessoa, Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14, 201-212.

Russ, G. R., & Alcalá, A. C. 1996. Marine reserves: rates and patterns of recovery and decline of large predatory fish, 6 (3), 947-961.

Sá, F., Longhini, C. M., Costa, E. S., Silva, C. A., Cagnin, R. C., Gomes, L. E. O., Lima, A. T., Bernardino, A. F., & Neto, R. R. 2021. Time-sequence development of metal (loid) s following the 2015 dam failure in the Doce river estuary, Brazil. *Science of the Total Environment*, 769, 144532.

Sale, P. F. 1991. *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press: San Diego.

Sale, P. F., & Douglas, W. A. 1981. Precision and accuracy of visual census technique for fish assemblages on coral patch reefs. *Environmental Biology of fishes*, 6, 333-339.

Santana, E. F., Mies, M., Longo, G. O., Menezes, R., Aued, A. W., Luza, A. L., Bender, M. G., Segal, B., Floeter, S. G., & Francini-Filho, R. B. 2022. Turbidity shapes shallow Southwestern Atlantic benthic reef communities. *Marine Environmental Research*, 183, 105807.

Sazima, I., Gasparini, J. L., & Moura, R. L. 1998. *Gramma brasiliensis*, a new basslet from the western South Atlantic (Perciformes: Grammatidae). *Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, 3 (1), 39-43.

Sazima, I., Moura, R. L., & Rosa, R. S. 1997. *Elacatinus figaro* sp. n. (Perciformes: Gobiidae), a new cleaner goby from the coast of Brazil. *Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, 2, 33-38.

Shulman, M. J., & Bermingham, E. 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of caribbean reef fishes. *Evolution*, 49 (5), 897-910.

Silva, M. B., Rosa, R. S., Menezes, R., & Francini-Filho, R. B. 2021. Changes in reef fish assemblages in a cross-shelf euphotic-mesophotic gradient in tropical SW Atlantic. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 259, 107465.

Simon, T., Pinheiro, H. T., Moura, R. L., Carvalho-Filho, A., Rocha, L. A., Martins, A. S., Mazzei, E., Francini-Filho, R. B., Amado-Filho, G. M., & Joyeux, J. C. 2016. Mesophotic fishes of the Abrolhos Shelf, the largest reef ecosystem in the South Atlantic. *Journal of fish biology*, 89 (1), 990-1001.

Souza, A. T., Ilarri, M. I., Medeiros, P. R., Grempel, R.G., Rosa, R. S. & Sampaio, C. L. S. 2007. Fishes (Elasmobranchii and Actinopterygii) of Picãozinho reef, northeastern Brazil, with notes on their conservation status. *Zootaxa*, 1608, 11-19.

Spalding, M. D., Ravilious, C., & Green., E. P. 2001. *World Atlas of Coral Reefs*. United Nations Environmental Program, World Conservation Monitoring Center, Cambridge, Inglaterra, 424 p.

Sutherland, W. J., Adams, W. M., Aronson, R. B., Aveling, R., Blackburn, T. M., Broad, S., Ceballos, G., Côté, I. M., Cowling, R. M., Fonseca, G. A. B., Dinerstein E., Ferraro, P. J., Fleishman, E., Gascon, C., Hunter, M. Jr., Hutton, J., Kareiva, P., Kuria, A., Macdonald, D. W., Mackinnon, K., Madgwick, F. J., Mascia, M. B., McNeely, J., Milner-Gulland, E. J., Moon, S., Morley, C. G., Nelson, S., Osborn, D., Pai, M., Parsons, E. C., Peck, L. S., Possingham, H., Prior, S. V., Pullin, A. S., Rands, M. R., Ranganathan, J., Redford, K. H., Rodriguez, J. P., Seymour, F., Sobel, J., Sodhi, N. S., Stott, A., Vance-Borland, K., & Watkinson, A. R. 2009. One Hundred Questions of Importance to the Conservation of Global Biological Diversity. *Conservation Biology*, 23 (3), 557-567.

Vaske-Jr, T., Lessa, R. P., Nóbrega, M., Montealegre-Quijano, S., Marcante Santana, F., & Bezerra-Jr, J. L. 2005. A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul archipelago, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 21 (1), 75-79.

Vendel, A. L., Macêdo, A. K. S., Silva, J. R. P. D., Santos, J. D. A., Alves, V. E. D. N., & Rosa, R. D. S. 2022. Fish species of the Paraíba River estuary, northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 22.

Vila-Nova, D. A., Ferreira, C. E. L., Barbosa, F. G., & Floeter, S. R. 2014. Reef fish hotspots as surrogates for marine conservation in the Brazilian coast. *Ocean & Coastal Management*, 102, 88-93.

Wellington, G. M., & Victor, B. C. 1989. Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Marine Biology*, 101, 557-567.

Weng, K. C., Pedersen, M. W., Del Raye, G. A., Caselle, J. E., & Andrew, E. G. 2015. Umbrella species in marine systems: using the endangered humphead wrasse to conserve coral reefs. *Endangered Species Research*, 27, 251-263.

Willis, T. J. 2001. Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 59 (5), 1408-1411.

Wood, R. 1998. The ecological evolution of reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29 (1), 179-206.

PROBLEMAS E HIPÓTESES

A tese foi estruturada em três capítulos, com a finalidade de responder os seguintes questionamentos, e testar as respectivas hipóteses:

(1) Como as variáveis do substrato influenciam as assembleias de peixes em recifes com diferentes níveis de complexidade na costa da Paraíba?

H1: A estrutura recifal exerce uma forte influência sobre o padrão de distribuição das assembleias de peixes em recifes costeiros da Paraíba. Os fatores do substrato, como a cobertura viva, rugosidade e presença de abrigos, atuam de acordo com a complexidade do habitat. Dessa forma, a riqueza, a abundância e os grupos tróficos são influenciados por diferentes variáveis entre recifes com níveis distintos de complexidade.

(2) Qual é a relação entre o uso do microhabitat e as atividades dos peixes entre diferentes zonas de recifes costeiros na Paraíba?

H1: A alta concentração de espécies de peixes em determinados habitats recifais gera uma forte competição por alimento e abrigo nesses ambientes, assim a associação a diferentes microhabitats entre as zonas recifais (platô, loca e borda) ocorre como uma estratégia de coexistência entre as espécies, resultando em variações intraespecíficas e interespecíficas no uso dos recursos.

(3) Existem variações na diversidade e uso do habitat pelas espécies de peixes entre recifes isolados (*patches*) e contínuos localizados em um sistema recifal na costa da Paraíba?

H1: Pequenas manchas recifais isoladas apresentam menor disponibilidade de recursos, como abrigo, alimento e sítios de desova, em comparação com recifes contínuos. Como resultado, há variações na composição das assembleias de peixes recifais e, consequentemente, na forma como os indivíduos utilizam o habitat entre esses ambientes.

CAPÍTULO 1

**COMO AS VARIÁVEIS DO SUBSTRATO INFLUENCIAM AS ASSEMBLEIAS
DE PEIXES EM RECIFES COM DIFERENTES NÍVEIS DE COMPLEXIDADE
ESTRUTURAL DO HABITAT?**

1. INTRODUÇÃO

As assembleias de peixes recifais, independentemente da localização geográfica, são fortemente influenciadas por aspectos físicos e biológicos do ecossistema, como profundidade, parâmetros físico-químicos da água, hidrodinâmica, competição, predação e complexidade estrutural do habitat (Done, 1982; Jones, 1988; Hixon e Beets, 1993; Beets, 1997); sendo o último um forte determinante na seleção do habitat pelas espécies (Roberts e Ormond, 1987; Friedlander e Parrish, 1998).

Investigações acerca da complexidade estrutural do habitat recifal comumente envolvem um único aspecto, como a rugosidade do substrato recifal, composição bêntica, porcentagem de cobertura de corais vivos ou o número de abrigos (Gratwicke e Speight, 2005b; Medeiros et al., 2011). Porém, determinados autores consideram o conjunto desses fatores como uma medida de complexidade (Gratwicke e Speight, 2005b).

Nesse contexto, a complexidade do habitat é classificada como a estrutura tridimensional que integra os componentes flexíveis (e. g. algas frondosas) e rígidos do substrato (e. g. corais) (Graham e Nash, 2013; Eggertsen et al., 2020), podendo ser considerados como parâmetro a porcentagem de cobertura desses componentes, assim como a sua quantidade e tamanho em um determinado ambiente.

Fatores isolados, como os mencionados anteriormente, podem explicar variações nas assembleias de peixes recifais. No entanto, compreender como esses fatores interagem em função da complexidade estrutural de um determinado ambiente - isto é, a relação entre cada fator ambiental com o nível de complexidade - pode proporcionar um maior entendimento sobre o uso do habitat pelas espécies (Gratwicke e Speight, 2005).

Em habitats recifais, os fatores ambientais agem sobre as espécies conforme a estrutura física do recife e da natureza do seu substrato (Medeiros et al., 2011; Pittman e Olds, 2015). As assembleias de peixes variam em função do tipo de recife, como acontece em recifes em mancha (*patches*), pináculos recifais e recifes em franja (Araújo et al., 2020). Logo, é importante que a relação das espécies com esses fatores estruturais do habitat seja considerada de acordo com o ambiente e avaliada individualmente (Nanami e Nishihira, 2003). Compreender a influência das variáveis ambientais sobre as assembleias de peixes entre recifes com diferentes níveis de complexidade é fundamental para entendermos os processos ecológicos nesses ecossistemas.

A proteção das espécies e a disponibilidade de alimentos nos ambientes recifais estão intimamente relacionadas à presença de abrigos e rugosidade do substrato

(Luckhurst e Luckhurst, 1978). Habitats complexos geralmente dispõem de uma maior quantidade de abrigos, reduzindo a taxa de encontro entre predadores e presas (Murdoch e Oaten, 1975; Almany, 2004b). Entretanto, ocorre uma competição entre os peixes por esses recursos, induzida pela ameaça de predação (Hixon e Beets, 1989).

A escassez de abrigos, assim como sua qualidade, pode ser um fator limitante para algumas espécies (Hixon e Beets, 1989; Bell et al., 1991), resultando na exclusão de muitos indivíduos devido à ausência desses refúgios. Fendas e locais recifais podem ser utilizadas ao longo de todo o ciclo de vida por certos grupos de peixes recifais. No entanto, existem espécies que dependem desses abrigos apenas em fases iniciais de desenvolvimento, tornando isso um fator crucial na redução da taxa de predação de larvas e jovens (Beukers e Jones, 1997; Almany, 2004a; Harborne et al., 2012).

Por estarem suscetíveis aos predadores, os peixes de pequeno porte, incluindo os jovens, são favorecidos pela abundância de abrigos nos ambientes recifais (Rahel e Stein, 1988). Espécies maiores, noturnas e sedentárias também são influenciadas por essas estruturas, utilizando-as como refúgio (Carpenter et al., 1981). Geralmente, os peixes se abrigam em fendas e locais com medidas proporcionais ao seu tamanho corporal (Hixon e Beets, 1989), garantindo maior proteção.

A predação e competição estão entre os principais processos que regulam o tamanho das populações (Beukers e Jones, 1997; Hixon e Carr, 1997). Considerando esses dois fatores, a complexidade do habitat pode exercer funções distintas para cada espécie de peixe recifal, bem como sobre as diferentes classes de tamanho dos indivíduos (Almany et al., 2004b), uma vez que em determinados ambientes algumas espécies são mais beneficiadas do que outras pela disponibilidade e qualidade de refúgios, refletindo na taxa de mortalidade dos indivíduos (Hixon e Beets, 1989).

Em recifes costeiros do nordeste brasileiro, o aumento da complexidade depende, principalmente, da presença de fundo consolidado contendo aberturas, como fendas e locais recifais, utilizadas por diversas espécies de peixes (Cunha et al., 2008; Medeiros et al., 2010). Quanto à cobertura viva desses habitats, sua composição é formada basicamente por macroalgas frondosas e algas *turf*, com uma baixa cobertura de corais pouco complexos (i. e. menos ramificados), sendo *Siderastrea*, *Montastraea* e *Mussismilia* os gêneros mais frequentes (Aued et al., 2018; Santana et al., 2022).

Embora apresentem uma baixa cobertura de corais, os ambientes recifais do nordeste brasileiro estão conectados aos manguezais, que desempenham importantes funções nas atividades de diversas espécies de peixes recifais (Moura et al., 2011; Menezes

et al., 2022). Do mesmo modo, habitats menos complexos, como os bancos de algas, fanerógamas e rodolitos, são utilizados por essas espécies (Vila-Nova et al., 2011; Xavier et al., 2012; Moura et al., 2021). A variação no uso desses habitats ao longo do ciclo de vida é essencial para a manutenção de espécies vulneráveis, a exemplo dos peixes papagaio, distribuídos ao longo da costa brasileira (Roos et al., 2019).

Pesquisas apontam efeitos positivos do aumento da complexidade do habitat para as comunidades recifais e serviços ecossistêmicos, especialmente para a pesca (Graham e Nash, 2013). Geralmente, esses estudos são realizados em locais com alta riqueza e abundância de corais, a exemplo do Caribe e da Grande Barreira de Corais, sendo incipientes em regiões com baixa cobertura de corais complexos. Assim, sabendo que a complexidade é uma forte preditora nos habitats recifais, avaliar ambientes com baixa diversidade de corais é necessário para compreendermos o seu papel na dinâmica das assembleias de peixes (Gratwicke e Speight, 2005b).

Considerando os diferentes níveis de complexidade dos ambientes recifais, é imprescindível analisarmos a relação entre os componentes do substrato e as espécies em cada tipo de habitat. Os recifes ao longo da costa do nordeste brasileiro, por apresentarem diversas variações estruturais (Araújo et al., 2020), necessitam de maiores estudos acerca dessas relações envolvendo a sua ictiofauna. Em princípio, investigar esses aspectos contribui para entendermos como as populações e comunidades podem responder aos impactos nesses habitats morfológicamente distintos (Almany et al., 2004b).

Aqui, pretendemos responder aos seguintes questionamentos: (1) A composição das assembleias de peixes varia entre recifes com alta complexidade estrutural do habitat e recifes com baixa complexidade em ambientes costeiros do nordeste brasileiro? (2) Qual o padrão de riqueza, abundância e dos grupos tróficos entre recifes de alta e baixa complexidade? (3) A abundância por classes de tamanho das espécies varia em função da complexidade estrutural do habitat? (4) Como as variáveis do substrato influenciam as assembleias de peixes, especialmente a riqueza, abundância e grupos tróficos, entre recifes de alta e baixa complexidade?

1.2 OBJETIVOS

Objetivo geral

Analisar a distribuição das assembleias de peixes em quatro ambientes recifais da Paraíba, nordeste brasileiro, com diferentes níveis de complexidade estrutural do habitat, e avaliar a influência dos componentes físicos e biológicos desses recifes na riqueza, abundância e nos grupos tróficos dos peixes.

Objetivos específicos

- (1) Determinar a complexidade estrutural de quatro ambientes recifais da Paraíba;
- (2) Registrar a riqueza e abundância dos peixes e as características físicas e biológicas do habitat em recifes costeiros de alta e baixa complexidade estrutural na Paraíba;
- (3) Avaliar a influência dos fatores ambientais na riqueza, abundância e distribuição de peixes em recifes costeiros de alta e baixa complexidade estrutural;
- (4) Analisar como os fatores ambientais determinam a abundância e distribuição de peixes de diferentes classes de tamanho em recifes costeiros de alta e baixa complexidade estrutural;
- (5) Verificar a influência dos fatores ambientais sobre os grupos tróficos em recifes costeiros de alta e baixa complexidade estrutural.

1.3 MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

As coletas foram realizadas em recifes costeiros situados no nordeste do Brasil, entre os municípios de Cabedelo e João Pessoa, no estado da Paraíba, mediante a respectiva licença emitida pelo Sisbio (nº 58598). Quatro locais foram selecionados de acordo com as características do substrato, aferidas no presente estudo. Os recifes das praias do Bessa ($7^{\circ}4'32.65''S$, $34^{\circ}49'24.60''O$) e da Penha ($7^{\circ}10'16.4''S$, $34^{\circ}47'04.1''O$), ao sul, foram classificados aqui como recifes de alta complexidade estrutural do habitat (ACEH). Os recifes de Cabedelo, ao norte, em frente às praias da Ponta de Matos ($6^{\circ}57'36.97''S$, $34^{\circ}49'6.39''O$) e Formosa ($6^{\circ}59'0.02''S$, $34^{\circ}48'53.59''O$), foram definidos como recifes de baixa complexidade estrutural do habitat (BCEH) (Fig. 1).

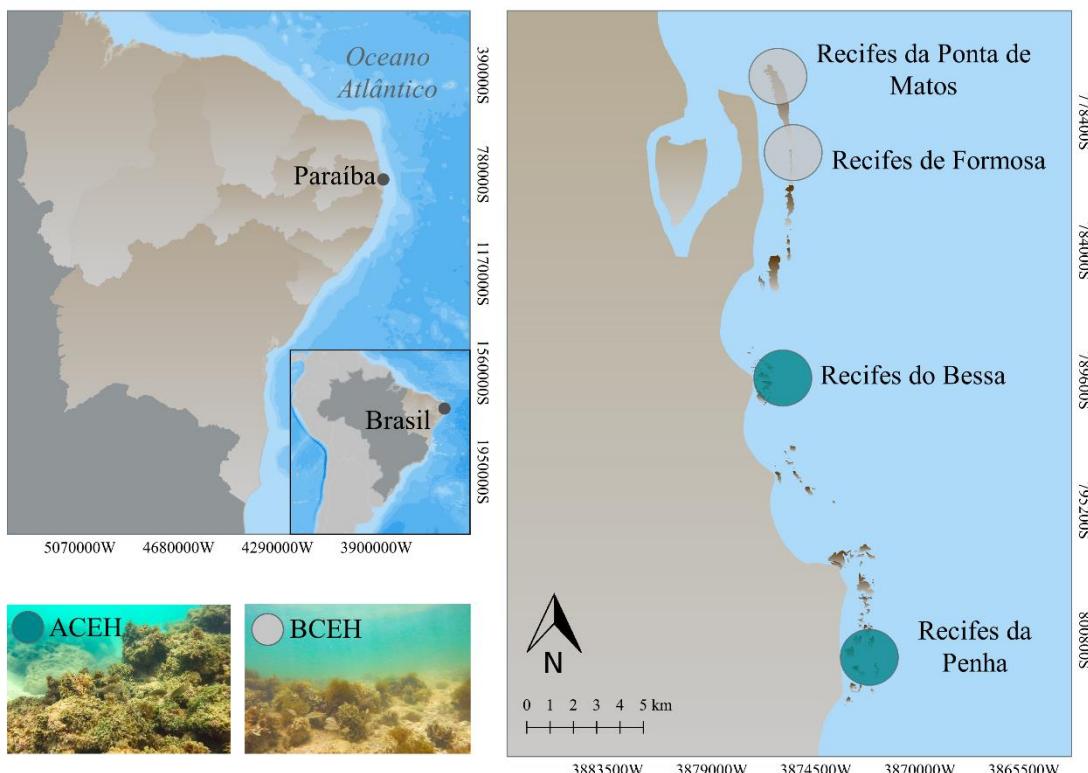


Figura 1. Localização dos ambientes recifais de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat, situados nos municípios de João Pessoa e Cabedelo, respectivamente, na costa do estado da Paraíba, no nordeste do Brasil.

Os recifes de alta complexidade estrutural (ACEH) estão localizados a partir de 400 metros da costa do município de João Pessoa, com profundidade variando entre 0,5 e 6,0 metros, ficando parcialmente expostos durante a maré baixa. Neste estudo, estes ambientes foram caracterizados pela presença de grandes manchas recifais, substrato com rugosidade elevada, cobertura bêntica diversificada e grande disponibilidade de abrigos, como fendas e locas recifais. Esses recifes estão localizados dentro da Área de Proteção Marinha do Naufrágio Queimado, criada em 2018.

Os recifes de baixa complexidade estrutural (BCEH) fazem parte de uma barreira que se estende por aproximadamente 10,5 km, a cerca de 1,2 km da costa de Cabedelo. Durante as marés baixas, esses recifes ficam emersos, apresentando profundidades registradas entre 0,5 e 2,0 metros. Neste estudo, observou-se que o substrato desses ambientes possui uma rugosidade relativamente baixa, com menor diversidade da cobertura bêntica, pequenas manchas recifais e poucos abrigos.

Coleta de dados

As amostragens foram realizadas ao longo de 15 meses, de janeiro de 2018 a dezembro de 2019, com maior frequência durante o verão, durante marés baixas (0,0 – 0,5) em horário diurno (07:00 - 14:00). A técnica de censo visual subaquático (Brock, 1954) foi conduzida por um único observador através de mergulhos livres. Foram utilizados 120 (60/área) transectos aleatórios de 25 x 4 metros (100 m²), dispostos na linha de contorno dos recifes, abrangendo toda estrutura recifal. As amostragens foram realizadas em um total de 57 dias (média/dia: 2.10 ± 1.1). Inicialmente, foram registrados as espécies e o número de peixes, seguido pela medição dos fatores ambientais.

As espécies de peixes e o número de indivíduos foram registrados por meio de busca ativa, cobrindo toda a extensão do transecto. Para esse fim, uma prancha de PVC foi utilizada, contendo informações como nome da espécie, tamanho estimado do espécime (em cm) (< 5; 5-10; > 10) e quantidade de indivíduos em cada classe de tamanho. Com o objetivo de registrar espécies crípticas, as macroalgas foram revolvidas e os abrigos (fendas e locas recifais) foram inspecionados. Os grupos tróficos foram classificados nas seguintes categorias: carnívoros generalistas, herbívoros pastadores, herbívoros territoriais, invertívoros, onívoros, piscívoros e planctófagos; adaptado de acordo com Ferreira et al. (2001, 2004).

Para o levantamento da cobertura bêntica utilizou-se um quadrado de tubo de PVC medindo 25 x 25 centímetros, contendo 25 pontos de contato; lançados sobre o substrato a cada 1 metro ao longo dos transectos e fotografados. Em laboratório, analisamos as fotografias, a partir da identificação visual e contagem dos itens presentes cada ponto de contato, a fim de avaliar a cobertura viva e o tipo de substrato. A partir desses dados, foi calculada a porcentagem dos respectivos componentes da cobertura bêntica

Os itens da cobertura viva foram classificados como alga frondosa (que abrange algas filamentosas pardas, verdes e vermelhas), ascídia, coral pétreo (que compreende corais escleractíneos dos gêneros: *Agaricia*, *Montastraea*, *Mussismilia*, *Porites*, *Siderastrea*; e hidrocorais do gênero *Millepora*), *Halimeda* spp. (macroalga calcária verde), matriz de alga epilítica (agregação de turf e cianobactérias), rodolito (macroalga calcária de vida livre) e zoantídeo (dos gêneros: *Palythoa*, *Protopalythoa* e *Zoanthus*).

O substrato, ou seja, a superfície onde esses organismos se desenvolvem, foi caracterizado como areia, argila e cascalho (considerado substrato mole), e rocha nua (considerado substrato duro). A classificação desses itens foi realizada de acordo com o protocolo *Reef Check* adaptado, conforme descrito por Ferreira e Maida (2006).

A altura dos recifes, o número e a largura dos abrigos (fendas e locas), bem como a quantidade destes foram registrados. A rugosidade do substrato foi avaliada utilizando o método *Chain-link* (Luckhurst e Luckhurst, 1978), que consiste em colocar uma corrente sobre o fundo recifal e, em seguida, medir o contorno formado por ela. Seguindo esse método, uma corrente de aço com 1 metro de comprimento foi estendida a cada 5 metros ao longo do transecto.

Análise de dados

Variáveis ambientais

A frequência relativa (F_r) dos itens da cobertura bêntica foi analisada seguindo a fórmula: $F_r \% = T_i / T_p * 100$; sendo $F_r \%$ a frequência de um determinado item, T_i o número de registros do item nos pontos de contato, e T_p o número total de pontos analisados em cada área. A rugosidade foi obtida seguindo a fórmula: $R = M_c - M_t$, em que R é o valor da rugosidade, M_c representa a medida de contorno do substrato, e M_t o comprimento total da corrente.

A complexidade estrutural foi analisada por meio do Índice de Complexidade do Habitat (ICH), adaptado de acordo com Medeiros et al. (2011), sendo atribuído um peso de 1 (mínimo) a 5 (máximo) (Tab. 1) para cada componente da estrutura física e da cobertura bêntica avaliado, obtido por meio da seguinte fórmula: $ICH = C_v + S_d + A_r + N_f + L_l + R_g$; em que ICH = Índice de Complexidade do Habitat; C_v = cobertura viva; S_d = substrato duro; A_r = altura do recife; N_f = número de fendas e locas recifais; L_l = largura das fendas e locas recifais; e R_g = rugosidade.

Todos os dados foram comparados entre as duas áreas. Inicialmente, verificou-se a normalidade dos dados utilizando o teste de *Shapiro-Wilk* e a homogeneidade das variâncias utilizando o teste de *Levene*. Em seguida, foram aplicados os testes t para dados paramétricos e o teste *Wilcoxon* para dados não paramétricos.

A relação do tipo de substrato (areia, argila, cascalho e rocha nua) e cobertura viva (alga frondosa, coral pétreo, *Halimeda* spp., matriz de alga epíltica, rodolito e zoantídeo) foi comparada por meio da análise de componentes principais (PCA), com o objetivo de observar a associação desses fatores para cada área. Excluímos os itens com valores baixos, como argila e ascídias (< 1%). Os pacotes *FactoMineR* (Le et al., 2008), *factoextra* (Kassambara e Mundt, 2020) e *tidyverse* (Wickham et al., 2019) foram utilizados para essa análise.

Tabela 1. Fatores ambientais utilizados para a obtenção do Índice de Complexidade do Habitat (ICH) em recifes costeiros, adaptado de Medeiros et al. (2011).

Componentes	Valores obtidos/pesos atribuídos				
Cobertura viva (%)	0-20/1	21-40/2	41-60/3	61-80/4	>81/5
Substrato duro (%)	0-6/1	7 - 12/2	13 - 19/3	20 - 25/4	>26/5
Altura do recife (m)	0-0.66/1	0.67 - 1.32/2	1.32 - 1.98/3	1.99 - 2.64/4	>2.65/5
Nº fendas/locas	0-7/1	8-16/2	17-24/3	25-33/4	>34/5
Larg. fendas/locas (m)	0-0.60/1	0.61-1.20/2	1.21-1.80/3	1.81-2.4/4	>2.5/5
Rugosidade (cm)	0-20/1	21-40/2	41-60/3	61-80/4	>81/5

Riqueza, abundância e grupos tróficos

A frequência de ocorrência (F_o) e abundância relativa (A_r) das espécies foram classificadas nas seguintes categorias: muito comum (MC) ($F_o > 60\%$), comum (CO) ($F_o: 40 - 60\%$), ocasional (OC) ($F_o: 20 - 40\%$), incomum (IN) ($F_o: 5 - 20\%$), rara (RA)

($F_o < 5\%$), muito abundante (MA) ($A_r > 10\%$), abundante (AB) ($A_r: 1 - 10\%$) e pouco abundante (PA) ($A_r < 1\%$).

A normalidade e homocedasticidade dos dados de riqueza, abundância e grupos tróficos foram analisadas por meio dos testes de *Shapiro-Wilk* e *Levene*, e em seguida comparados entre as duas áreas utilizando os testes t (dados paramétricos) e de *Wilcoxon* (dados não paramétricos).

Influência dos fatores ambientais na riqueza, abundância e grupos tróficos

A relação dos fatores ambientais com a riqueza e abundância total e por classes de tamanho, bem como com as espécies mais frequentes e abundantes, e grupos tróficos foi testada por meio da técnica “*Boosted Regression Trees*” (BRT), que utiliza árvores de regressão e o método de “*boosting*”. A BRT é considerada uma análise avançada de regressão, por incorporar a técnica de *Machine Learning* (Elith et al., 2008). Para cada modelo empregamos um determinado valor, ordenados na tabela 2. O pacote *dismo* (Hijmans et al., 2020) foi utilizado para essa análise. Apenas os quatro primeiros fatores com maior influência foram representados graficamente.

Tabela 2. Medidas utilizadas na análise de “*Boosted Regression Trees*” (BRT) para os recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.

Modelo BRT	Ajustamento favorável			Nº de árvores	CV desvio (\pm EP)
	<i>bf</i>	<i>lr</i>	<i>tc</i>		
ACEH					
Riqueza	0.5	0.0005	4	2150	7.871 (1.069)
Abundância total	0.75	0.05	2	50	1286.118 (282.313)
Abundância < 5 cm	0.75	0.0001	5	850	249.169 (83.507)
Abundância 5-10 cm	0.5	0.005	2	3850	322.949 (114.456)
Abundância > 10 cm	0.5	0.05	1	350	350.257 (81.053)
Carnívoros generalistas	0.5	0.0005	4	450	63.295 (20.966)
Herbívoros pastadores	0.75	0.005	3	250	126.728 (27.897)
Herbívoros territoriais	0.75	0.01	1	4750	248.59 (37.116)
Invertívoros	0.5	0.005	5	2700	108.71 (19.332)
<i>Stegastes fuscus</i>	0.75	0.01	1	6600	234.263 (38.2)
<i>Sparisoma axillare</i>	0.5	0.0005	2	2450	82.343 (19.96)

Continua na próxima página

Modelo BRT	Ajustamento favorável			Nº de árvores	CV desvio (\pm EP)
	<i>bf</i>	<i>lr</i>	<i>tc</i>		
BCEH					
Riqueza	0.75	0.0005	1	3950	13.662 (2.807)
Abundância total	0.75	0.005	1	950	788.348 (387.525)
Abundância < 5 cm	0.75	0.0005	3	850	504.718 (392.59)
Abundância 5-10 cm	0.75	0.005	1	450	44.553 (14.082)
Abundância > 10 cm	0.75	0.01	1	250	42.153 (16.617)
Carnívoros generalistas	0.5	0.0005	2	350	412.69 (396.067)
Herbívoros pastadores	0.75	0.01	2	250	14.573 (4.867)
Herbívoros territoriais	0.75	0.005	2	600	9.638 (2.771)
Invertívoros	0.75	0.001	1	1350	7.798 (2.235)
<i>Stegastes variabilis</i>	0.75	0.0005	4	4250	10.553 (3.378)
<i>Sparisoma axillare</i>	0.5	0.01	2	2450	8.691 (3.213)

(*bf*) bag fraction; (*lr*) learning rate; (*tc*) tree complexity.

As análises estatísticas foram realizadas por meio do software R Core Team (2021). O pacote ggplot2 (Wickham, 2016) foi utilizado para a produção de gráficos.

1.4 RESULTADOS

Avaliação dos fatores da complexidade

Os fatores analisados (Tab. 3) apresentaram maiores médias nos recifes de alta complexidade, exceto substrato mole, que apresentou uma porcentagem maior nos recifes de baixa complexidade. As duas áreas diferiram estatisticamente para todos os parâmetros avaliados ($p < 0.01$).

Em relação à cobertura bêntica, nos recifes de alta complexidade a cobertura viva variou entre 20% e 99.2%, seguido por substrato mole (0.16% - 61.92%) e substrato duro (0.32% - 31.68%). A altura dos mesmos variou entre 0.40 m e 3.30 m, incluindo recifes isolados (*patches*) e contínuos, com uma quantidade de 1 a 30 fendas e locas, medindo entre 0.20 m a 3.0 m de largura. A rugosidade variou entre 29 cm e 102 cm, e o ICH apresentou um mínimo de 9 e um máximo de 24 (Fig. 2).

A cobertura viva apresentou valores entre 23.2% e 96% nos recifes de baixa complexidade, seguido por substrato mole (4.0% - 76.8%) e substrato duro (0.16% - 4.0%). Esses recifes mediram entre 0.20 m e 0.90 m de altura, apresentando de 0 a 4 fendas e locas, com medidas entre 0.30 m e 0.50 m de largura. A rugosidade variou entre 9 cm e 71 cm, e o ICH entre 8 e 11 (Fig. 2).

Tabela 3. Médias, desvio padrão (DP) e resultado (p) dos testes *t* e de *Wilcoxon* para os fatores ambientais aferidos nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.

Itens	ACEH		BCEH		
	Média	DP	Média	DP	p
Cobertura viva (%)	75.69	16.02	66.13	17.03	0.002
Substrato mole (%)	16.88	17.08	33.49	16.97	<0.001
Substrato duro (%)	7.42	7.09	0.37	0.8	<0.001
Altura dos recifes (m)	1.42	0.58	0.52	0.24	<0.001
Nº de fendas e locas	15.38	8.35	2.00	1.15	<0.001
Largura das fendas e locas (m)	1.03	0.58	0.41	0.10	<0.001
Rugosidade (cm)	66.55	16.66	27.76	9.94	<0.001
Índice de Complexidade do Habitat	16.48	3.31	9.61	0.90	<0.001

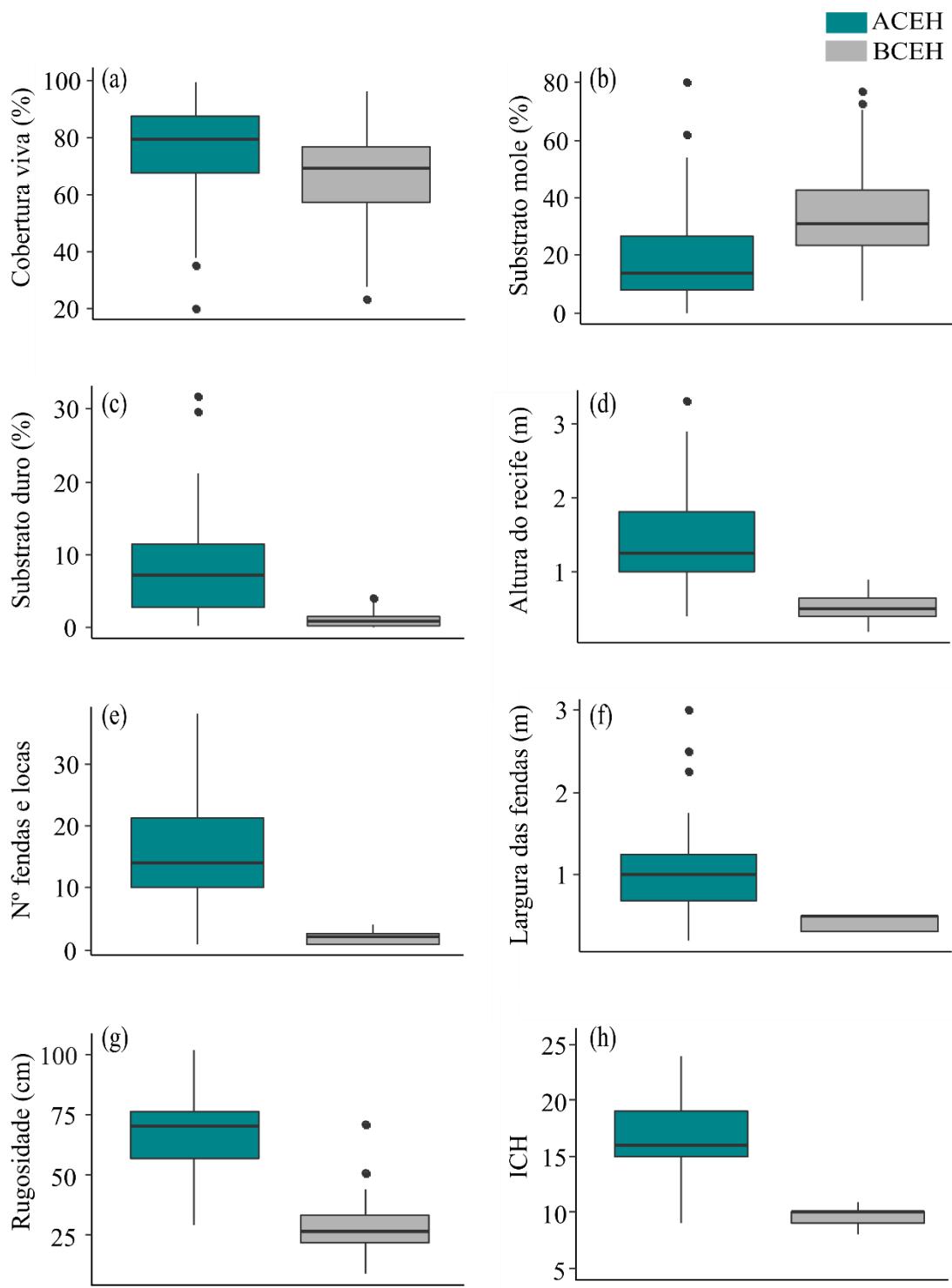


Figura 2. Frequência de fatores ambientais em recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.

Os itens da cobertura bêntica foram avaliados separadamente por meio da análise de componentes principais (PCA), apresentando 38% e 13.3% da variação dos dados para o primeiro e segundo eixo, respectivamente. Zoantídeo, matriz de alga epilítica, *Halimeda* spp., coral pétreo e rocha nua estiveram relacionados com os recifes de alta

complexidade; enquanto alga frondosa, rodolito, cascalho e areia apresentaram maior associação com os recifes de baixa complexidade (Fig.3) (Tab.4).

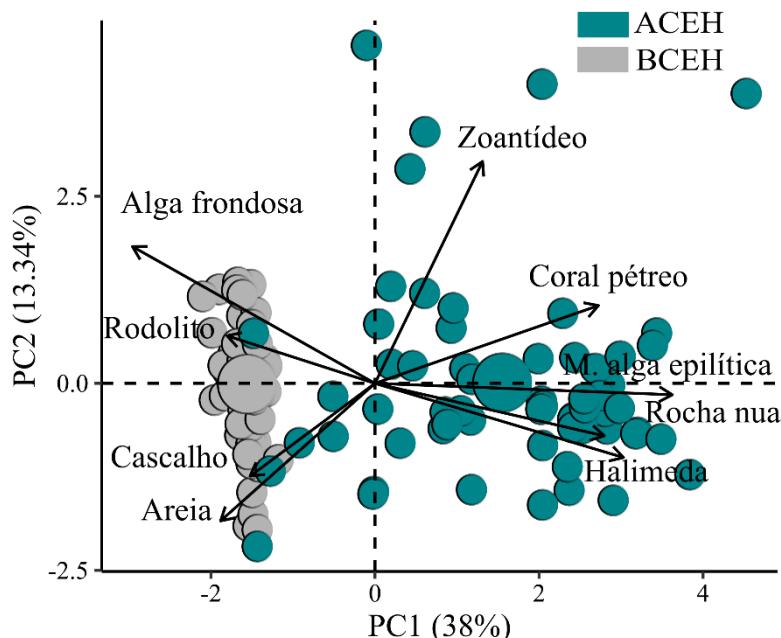


Figura 3. Análise de componentes principais para os itens da cobertura bêntica em recifes de alta complexidade estrutural (ACEH) e de baixa complexidade estrutural (BCEH).

Tabela 4. Valores (PC1, PC2) da análise de componentes principais para os itens da cobertura bêntica.

Eixos	Cobertura viva						Tipo de substrato			Auto- valores	Proporção explicada
	<i>Afr</i>	<i>Cpe</i>	<i>Hal</i>	<i>Mae</i>	<i>Rod</i>	<i>Zoa</i>	<i>Are</i>	<i>Cas</i>	<i>Rnu</i>		
PC1	0.39	0.36	0.4	0.47	0.23	0.17	0.24	0.2	0.36	3.42	38.05
PC2	0.4	0.23	0.22	0.03	0.14	0.66	0.41	0.27	0.15	1.2	13.34

Alga frondosa (*Afr*), coral pétreo (*Cpe*), *Halimeda* spp. (*Hal*), matriz de alga epilítica (*Mae*), rodolito (*Rod*), zoantídeo (*Zoa*), areia (*Are*), cascalho (*Cas*), rocha nua (*Rnu*).

Riqueza, abundância e distribuição de espécies e grupos tróficos

Foram registradas 22 famílias de peixes recifais, representadas por 33 gêneros e 47 espécies (Tab. 5). Haemulidae e Labridae foram as famílias mais representativas em número de espécies para ambas as áreas. Nos recifes de alta complexidade foram verificadas 44 espécies (12 ± 2.83), distribuídas em 19 famílias, ao passo que 33 espécies (5 ± 3.75), pertencentes a 17 famílias, foram observadas nos recifes de baixa complexidade ($p < 0.05$).

As espécies com maior frequência de ocorrência ($F_o > 50\%$) nos recifes de alta complexidade foram *Sparisoma axillare*, *Stegastes fuscus*, *Halichoeres brasiliensis*, *Halichoeres poeyi*, *Abudefduf saxatilis*, *Stegastes variabilis*, *Acanthurus coeruleus*, *Anisotremus moricandi*, *Epinephelus adscensionis*, *Anisotremus virginicus*, *Haemulon parra* e *Coryphopterus glaucofraenum*, enquanto nos recifes de baixa complexidade apenas *S. variabilis*, *H. poeyi*, *Haemulon plumieri* e *S. axillare* se destacaram.

As famílias Ogcocephalidae, Serranidae, Lutjanidae, Pempheridae e Blenniidae foram observadas apenas nos recifes de alta complexidade; e Ophichthidae, Tetraodontidae e Diodontidae apenas nos recifes de baixa complexidade. As espécies *Gymnothorax vicinus*, *Ogcocephalus vespertilio*, *Rypticus saponaceus*, *Cephalopholis fulva*, *Lutjanus analis*, *Lutjanus jocu*, *Ocyurus chrysurus*, *Anisotremus surinamensis*, *Haemulon atlanticus*, *Pempheris schomburgkii*, *Scarus trispinosus*, *Ophioblennius trinitatis*, *Elacatinus figaro* e *A. coeruleus* foram registradas apenas nos recifes de alta complexidade. As espécies registradas exclusivamente nos recifes de baixa complexidade foram *Myrichthys ocellatus*, *Sphoeroides greeleyi* e *Diodon holocanthus*.

Tabela 5. Famílias e espécies de peixes registradas nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat, indicando a frequência de ocorrência (F_o), abundância relativa (A_r) e os grupos tróficos de cada espécie. Classificação baseada em Nelson (2016).

Espécies	Grupo trófico	ACEH		BCEH	
		F_o	A_r	F_o	A_r
Muraenidae					
<i>Gymnothorax funebris</i>	Cag	RA	PA	RA	PA
<i>Gymnothorax vicinus</i>	Pis	RA	PA	NR	-
Ophichthidae					
<i>Myrichthys ocellatus</i>	Inv	NR	-	OC	AB
Ogcocephalidae					
<i>Ogcocephalus vespertilio</i>	Inv	RA	PA	NR	-
Holocentridae					
<i>Holocentrus adscensionis</i>	Inv	IN	PA	RA	PA
<i>Myripristis jacobus</i>	Zpl	IN	PA	RA	PA
Serranidae					
<i>Rypticus saponaceus</i>	Cag	IN	PA	NR	-

Continua na próxima página

Espécies	Grupo trófico	ACEH		BCEH	
		<i>F_o</i>	<i>A_r</i>	<i>F_o</i>	<i>A_r</i>
Epinephelidae					
<i>Alphestes afer</i>	Cag	IN	PA	OC	AB
<i>Cephalopholis fulva</i>	Cag	CO	AB	NR	-
<i>Epinephelus adscensionis</i>	Cag	MC	AB	RA	PA
Carangidae					
<i>Carangoides bartholomaei</i>	Pis	CO	PA	RA	PA
Lutjanidae					
<i>Lutjanus analis</i>	Cag	RA	PA	NR	-
<i>Lutjanus jocu</i>	Cag	IN	PA	NR	-
<i>Ocyurus chrysurus</i>	Cag	RA	PA	NR	-
Gerreidae					
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	Onv	IN	PA	IN	PA
Haemulidae					
<i>Anisotremus moricandi</i>	Inv	MC	AB	IN	AB
<i>Anisotremus surinamensis</i>	Cag	RA	PA	NR	-
<i>Anisotremus virginicus</i>	Inv	CO	AB	IN	AB
<i>Haemulon aurolineatum</i>	Inv	OC	AB	OC	MA
<i>Haemulon parra</i>	Cag	CO	AB	OC	AB
<i>Haemulon plumieri</i>	Cag	IN	PA	CO	AB
<i>Haemulon squamipinna</i>	Inv	IN	PA	OC	AB
<i>Haemulon atlanticus</i>	Inv	RA	PA	NR	-
Sciaenidae					
<i>Odontoscion dentex</i>	Cag	IN	PA	RA	MA
<i>Pareques acuminatus</i>	Inv	IN	PA	OC	AB
Mullidae					
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	Inv	IN	PA	IN	PA
Pempheridae					
<i>Pempheris schomburgkii</i>	Zpl	IN	AB	NR	-
Chaetodontidae					
<i>Chaetodon striatus</i>	Inv	OC	PA	IN	PA

Continua na próxima página

Espécies	Grupo trófico	ACEH		BCEH	
		F_o	A_r	F_o	A_r
Pomacentridae					
<i>Abudefduf saxatilis</i>	Onv	MC	AB	IN	PA
<i>Stegastes fuscus</i>	Het	MC	MA	RA	PA
<i>Stegastes variabilis</i>	Het	MC	AB	MC	MA
Labridae					
<i>Halichoeres brasiliensis</i>	Inv	MC	AB	IN	PA
<i>Halichoeres poeyi</i>	Inv	MC	AB	MC	AB
<i>Scarus trispinosus</i>	Hep	RA	PA	NR	-
<i>Sparisoma axillare</i>	Hep	MC	MA	CO	AB
<i>Sparisoma frondosum</i>	Hep	RA	PA	RA	PA
<i>Sparisoma amplum</i>	Hep	IN	PA	IN	PA
Labrisomidae					
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	Cag	OC	PA	IN	PA
<i>Malacoctenus delalandii</i>	Inv	IN	PA	IN	AB
Blenniidae					
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	Het	IN	PA	NR	-
Gobiidae					
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	Onv	CO	AB	RA	PA
<i>Elacatinus figaro</i>	Inv	RA	PA	NR	-
Acanthuridae					
<i>Acanthurus bahianus</i>	Hep	OC	AB	IN	AB
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Hep	CO	AB	OC	AB
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Hep	MC	AB	NR	-
Tetraodontidae					
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	Inv	NR	-	RA	PA
Diodontidae					
<i>Diodon holocanthus</i>	Inv	NR	-	RA	PA

Carnívoros generalistas (Cag); herbívoros pastadores (Hep); herbívoros territoriais (Het); invertívoros (Inv); onívoros (Onv); piscívoros (Pis); planctófagos (Zpl).

Foi registrado um total de 5.843 (48.69 ± 44.92) indivíduos, com diferenças significativas entre as duas áreas ($p < 0.05$). O maior número de peixes foi observado nos

recifes de alta complexidade, sendo $4.653 (77.55 \pm 38.51)$ registros para esses ambientes, enquanto $1.190 (19.83 \pm 29.89)$ indivíduos foram observados nos recifes de baixa complexidade (Fig. 4-a).

Nos recifes de alta complexidade, houve maior registro de indivíduos acima de 10 cm (38.96%) e entre 5 e 10 cm (36.72%); enquanto nos recifes de baixa complexidade, indivíduos menores que 5 cm foram mais abundantes (50.33%), seguido por aqueles entre 5 e 10 cm (29.83%) (Fig. 4-b). Todas as classes de tamanho diferiram significativamente entre as duas áreas ($p < 0.05$).

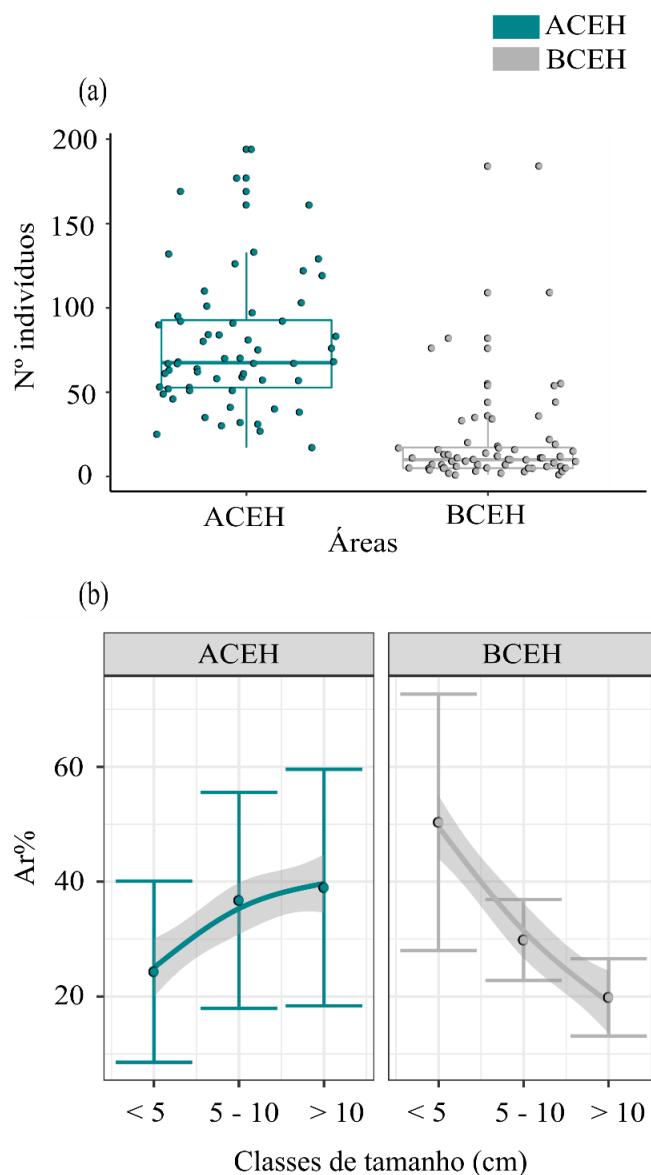


Figura 4. Número de indivíduos registrados nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat (a); e abundância relativa (Ar) por classes de tamanho (b).

Em ambas as áreas as famílias com o maior número de indivíduos foram Pomacentridae (ACEH: 1.713; BCEH: 209), Labridae (ACEH: 1.386; BCEH: 197) e Haemu-

lidae (ACEH: 767; BCEH: 445) (Fig. 5). As espécies mais abundantes nos recifes de alta complexidade foram *Stegastes fuscus* (29%) e *Spalisoma axillare* (18%), enquanto nos recifes de baixa complexidade se destacaram *S. variabilis* e *Haemulon aurolineatum*, ambas com uma abundância relativa de 16% (Fig. 6).

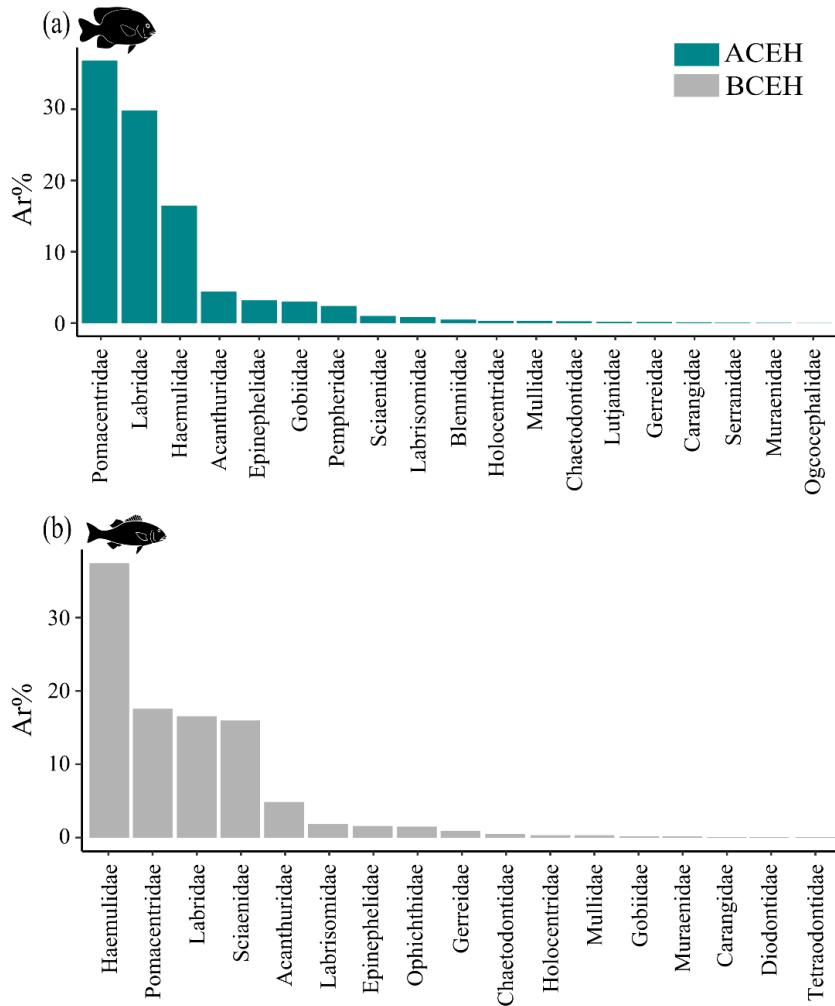


Figura 5. Abundância relativa por família nos recifes de alta (ACEH) (a) e baixa (BCEH) complexidade (b). Ícones: thenounproject.com.

A espécie *Spalisoma axillare* apresentou a maior abundância relativa para indivíduos menores que 5 cm (26%), e *Stegastes fuscus* para as classes de indivíduos entre 5 e 10 cm (32%) e acima de 10 cm (38%) nos recifes de alta complexidade (Fig. 7-a). Nos recifes de baixa complexidade, as seguintes espécies apresentaram maior abundância por classes de tamanho *Haemulon aurolineatum* (< 5 cm) (27%), *S. variabilis* (5 – 10 cm) (22%) e *H. plumieri* (> 10 cm) (14%) (Fig. 7-b).

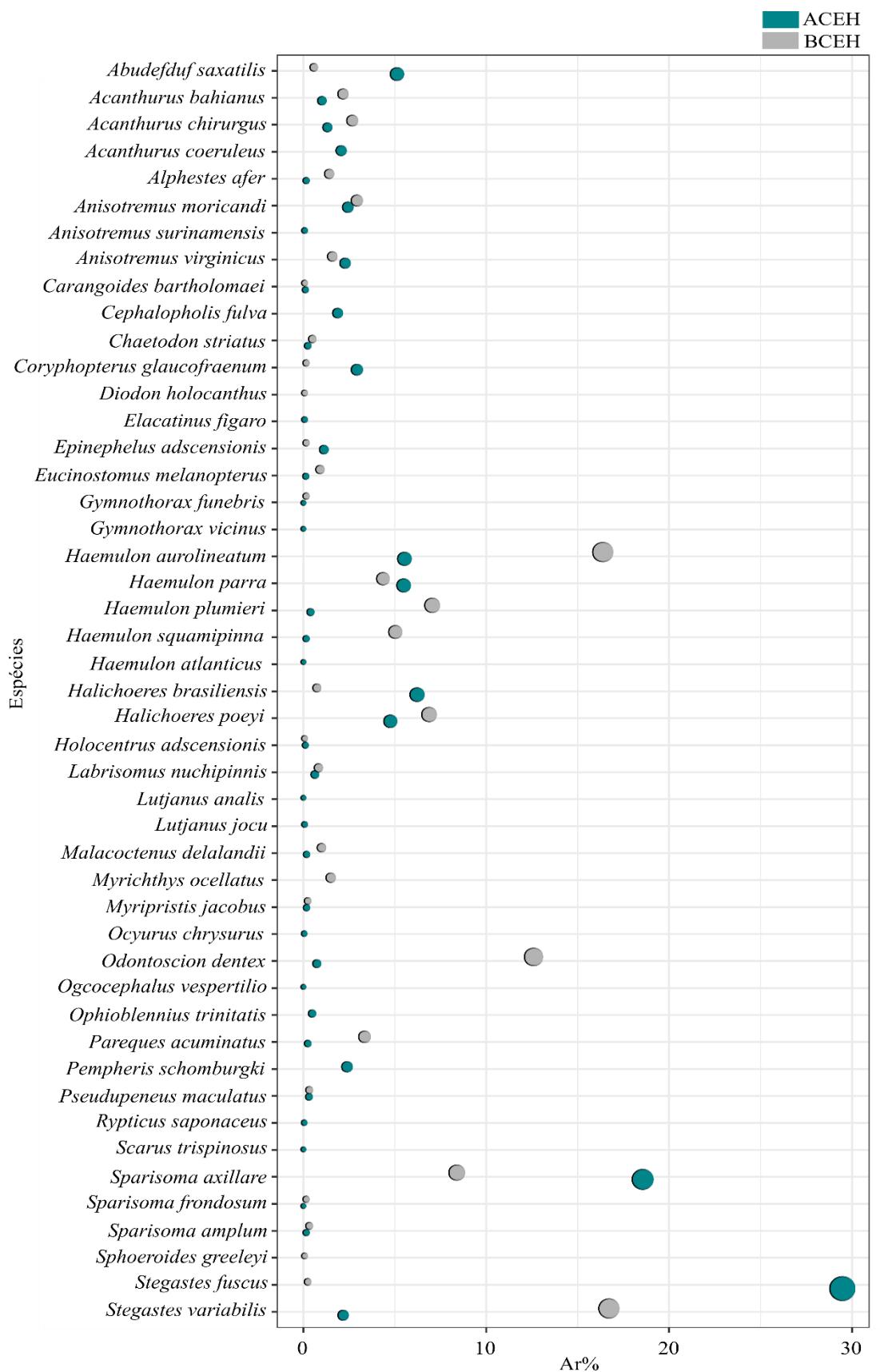


Figura 6. Abundância relativa (Ar) das espécies em recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) complexidade estrutural do habitat.

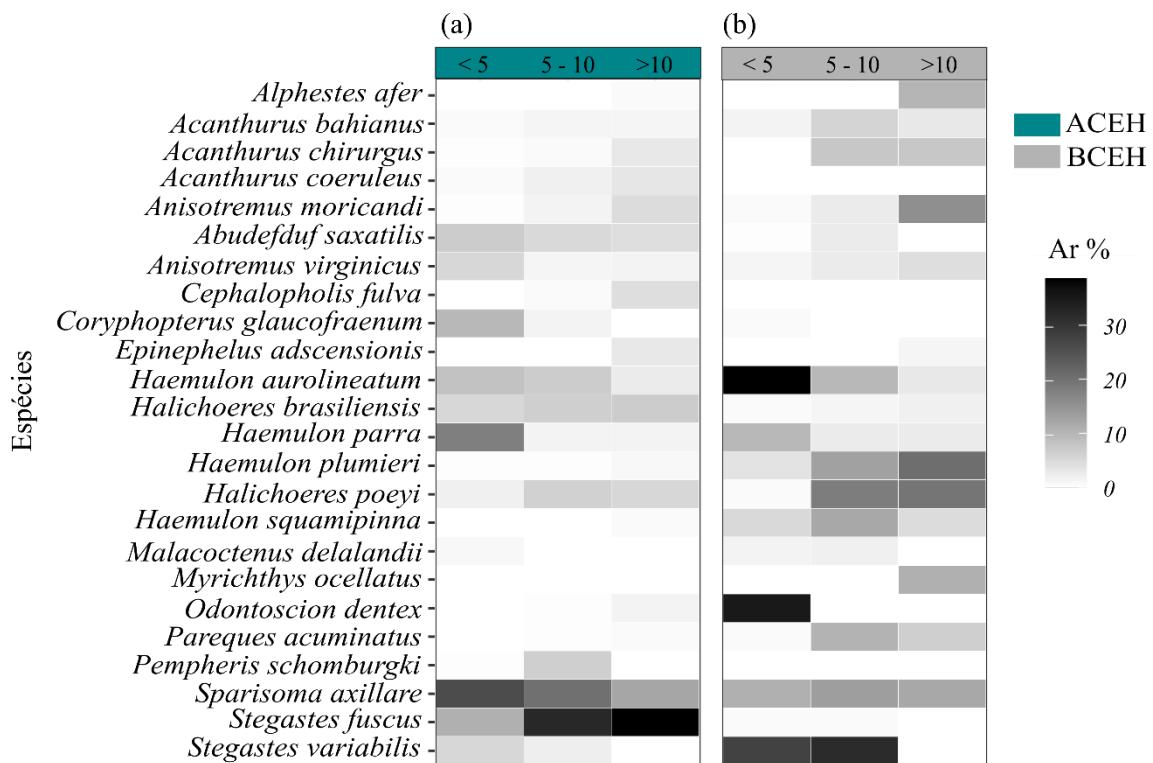


Figura 7. Abundância relativa (Ar) por classes de tamanho das espécies em recifes de alta (ACEH) (a) e baixa (BCEH) (b) complexidade estrutural do habitat.

Nos recifes de alta complexidade, os herbívoros territoriais apresentaram a maior abundância (32%), enquanto nos de baixa complexidade, os invertívoros se destacaram (41%) (Fig. 8). Houve uma baixa frequência de piscívoros em ambas as áreas. Onívoros, herbívoros pastadores, herbívoros territoriais e invertívoros apresentaram diferenças entre as duas áreas ($p < 0.001$).

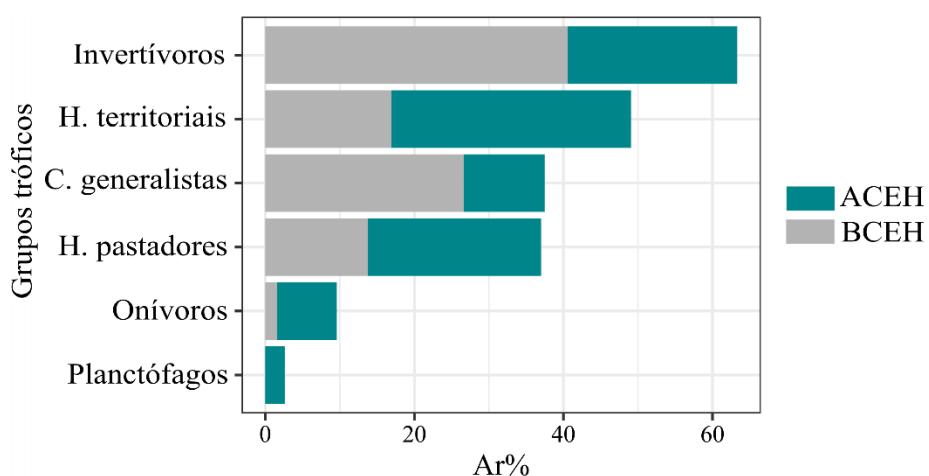


Figura 8. Abundância relativa dos grupos tróficos nos recifes de alta (ACEH) e baixa (BCEH) com complexidade estrutural do habitat.

Influência dos fatores ambientais na riqueza, abundância e grupos tróficos

Nos recifes de alta complexidade, a riqueza foi influenciada principalmente por substrato mole (26%), seguido por substrato duro (16%), número de fendas e locas (13%), ICH (10%) (Fig. 9-a), rugosidade (9%), largura das fendas e locas (9%), cobertura viva (7%) e altura do recife (7%), enquanto nos recifes de baixa complexidade a rugosidade foi o item com maior influência (49%), seguido por substrato duro (17%), cobertura viva (12%), ICH (10%) (Fig. 9-b) e substrato mole (10%). O número e a largura das fendas e locas, e altura dos recifes não apresentaram influência nessa última área.

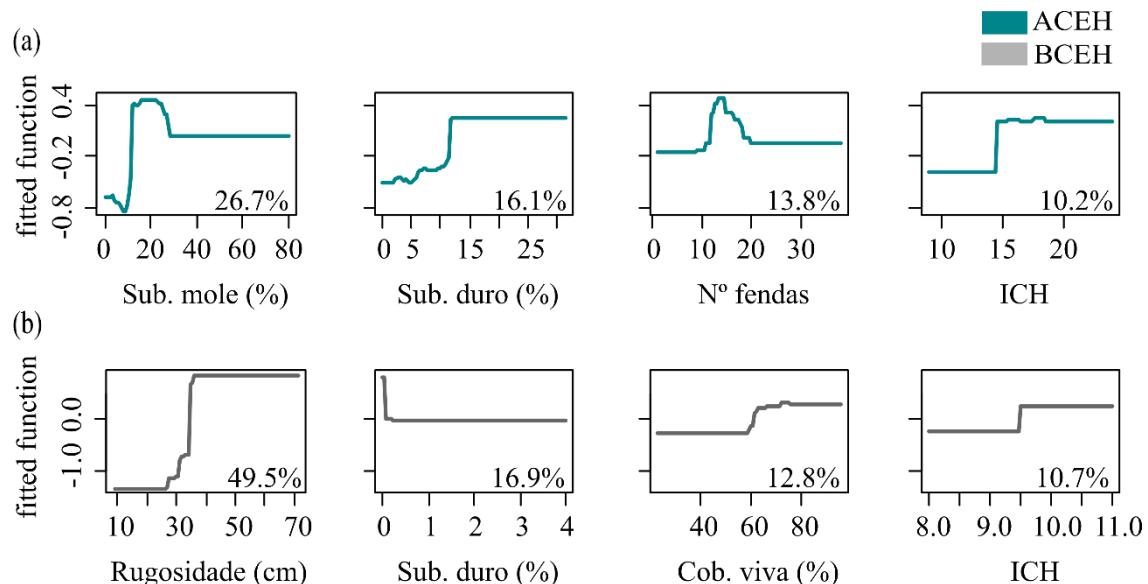


Figura 9. Influência dos fatores ambientais na riqueza de espécies em recifes de alta (ACEH) (a) e baixa (BCEH) (b) complexidade estrutural do habitat.

Em relação à abundância, nos recifes de alta complexidade substrato mole apresentou maior influência (31%), seguido por substrato duro (25%), rugosidade (21%), cobertura viva (8%) (Fig. 10-a), largura (5%) e número de fendas e locas (5%), e altura dos recifes (2%). Nos recifes de baixa complexidade, a rugosidade se destacou (55%), seguido por substrato mole (23%), cobertura viva (12%) e substrato duro (8%) (Fig. 10-b). Em ambas as áreas não houve influência do ICH (< 1%); assim como do número e da largura das fendas e locas, e altura dos recifes na área de baixa complexidade.

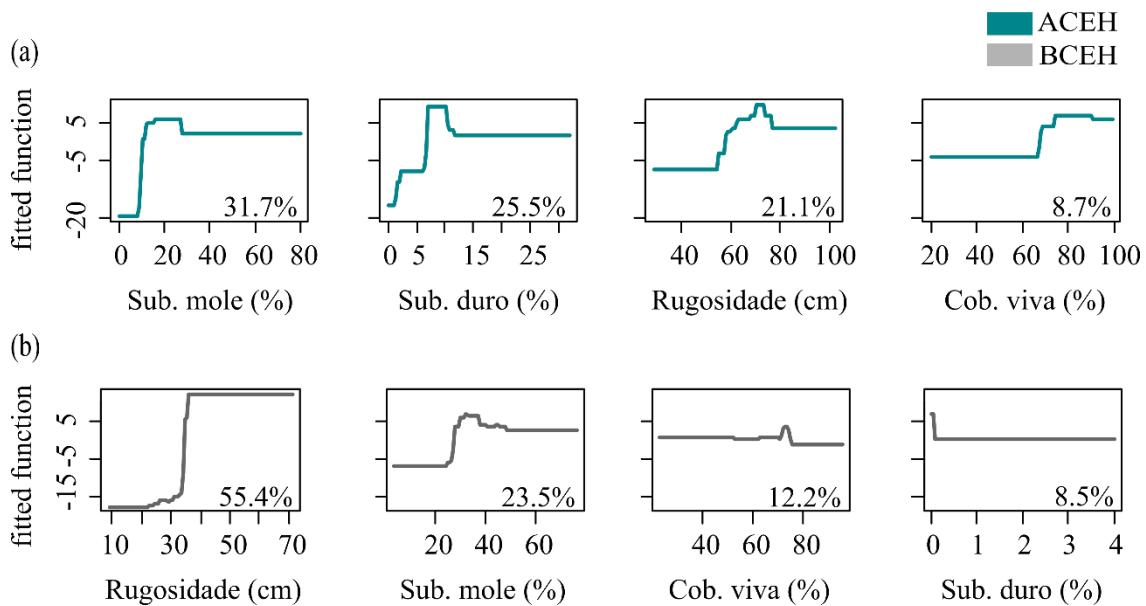


Figura 10. Influência dos fatores ambientais na abundância total dos peixes em recifes de alta (ACEH) (a) e baixa (BCEH) (b) complexidade estrutural do habitat.

Quanto às classes de tamanho, nos recifes de alta complexidade, a rugosidade e o substrato mole foram os itens com maior influência sobre a abundância dos indivíduos menores de 5 cm (42%), assim como substrato duro para aqueles entre 5 e 10 cm (21%), e substrato mole para os maiores de 10 cm (19%) (Fig. 11- a, c). Nos recifes de baixa complexidade, a rugosidade foi o principal componente, influenciando todas as classes de tamanho: < 5 cm (81%), 5 – 10 cm (63.5%) e > 10 cm (57%) (Fig. 11- d, f).

A influência dos fatores ambientais sobre as espécies mais abundantes e com uma alta frequência de ocorrência foi testada. De acordo com a BRT, a rugosidade apresentou uma relação com a abundância de *Stegastes fuscus* (21%), enquanto *Sparisoma axillare* foi influenciada por substrato duro (60%) nos recifes de alta complexidade (Fig. 12-a, b). Quanto às espécies dos recifes de baixa complexidade, *S. variabilis* foi influenciada principalmente pela rugosidade (87%), e *S. axillare* por substrato mole (35%) (Fig. 12-c, d).

Os principais fatores que se destacaram para os grupos tróficos nos recifes de alta complexidade foram substrato mole para carnívoros generalistas (52%) e invertívoros (20%), além de substrato duro (herbívoros pastadores) (33%) e rugosidade (herbívoros territoriais) (22%) (Fig. 13). Nos recifes de baixa complexidade a rugosidade influenciou os carnívoros generalistas (72%), assim como os herbívoros pastadores (65%) e territoriais (82%); e os invertívoros foram influenciados por substrato mole (46%). Grupos com uma baixa frequência, como planctófagos e onívoros, não foram testados (Fig. 14).

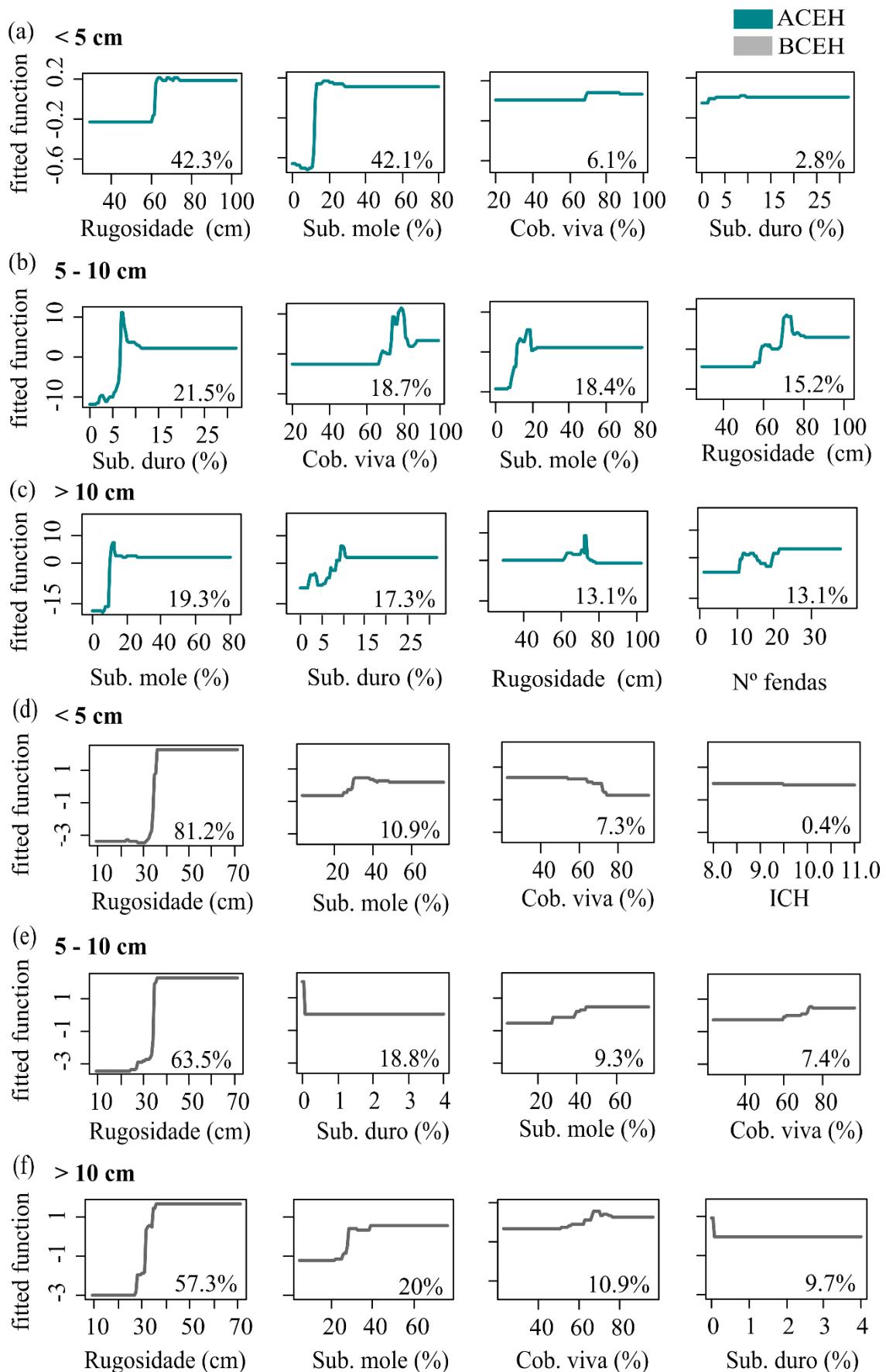


Figura 11. Influência dos fatores ambientais na abundância dos peixes por classes de tamanho em recifes de alta complexidade (ACEH) e baixa complexidade (BCEH).

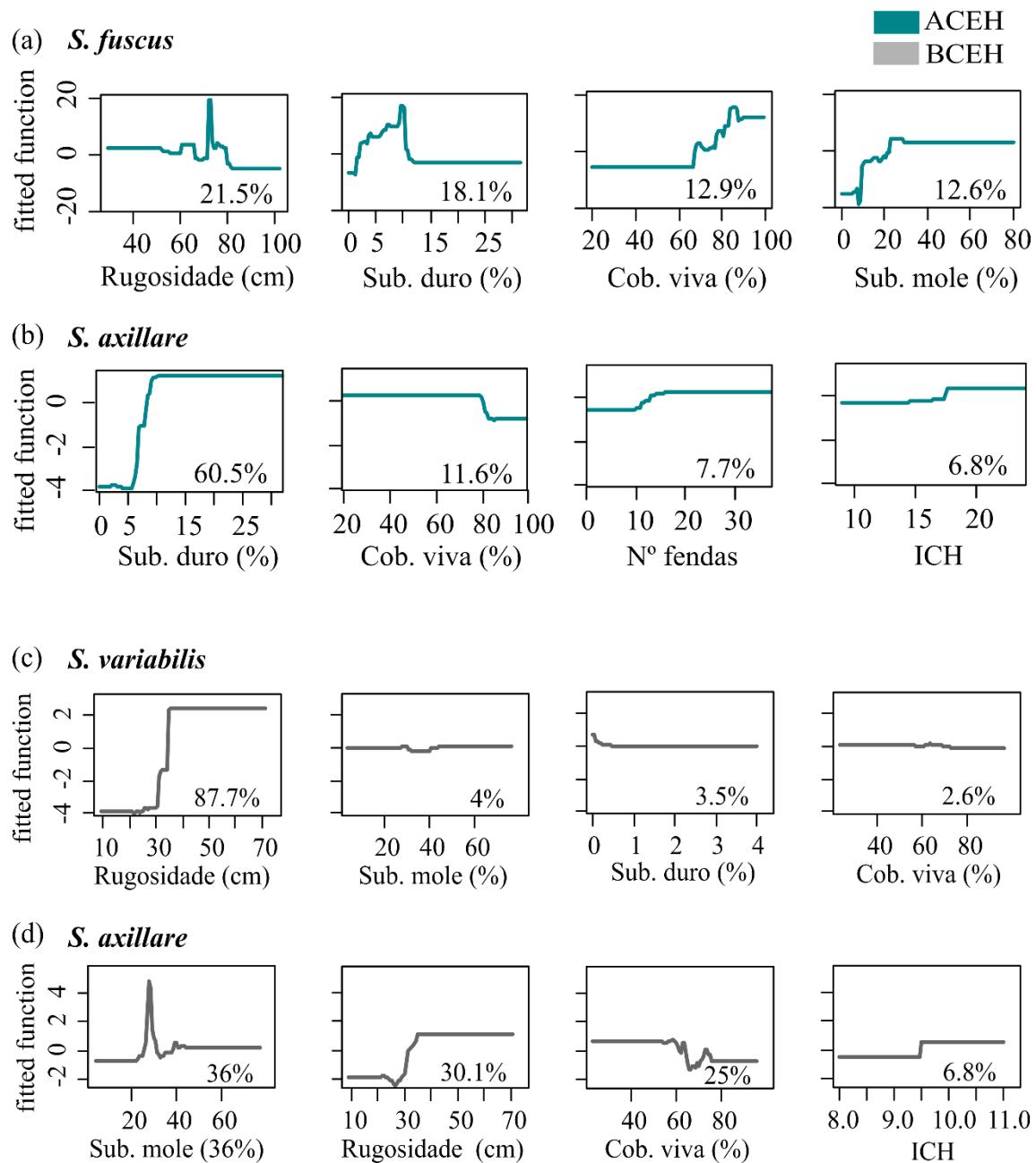


Figura 12. Influência dos fatores ambientais sobre as espécies mais abundantes e frequentes em recifes de alta complexidade (ACEH) e baixa complexidade (BCEH).

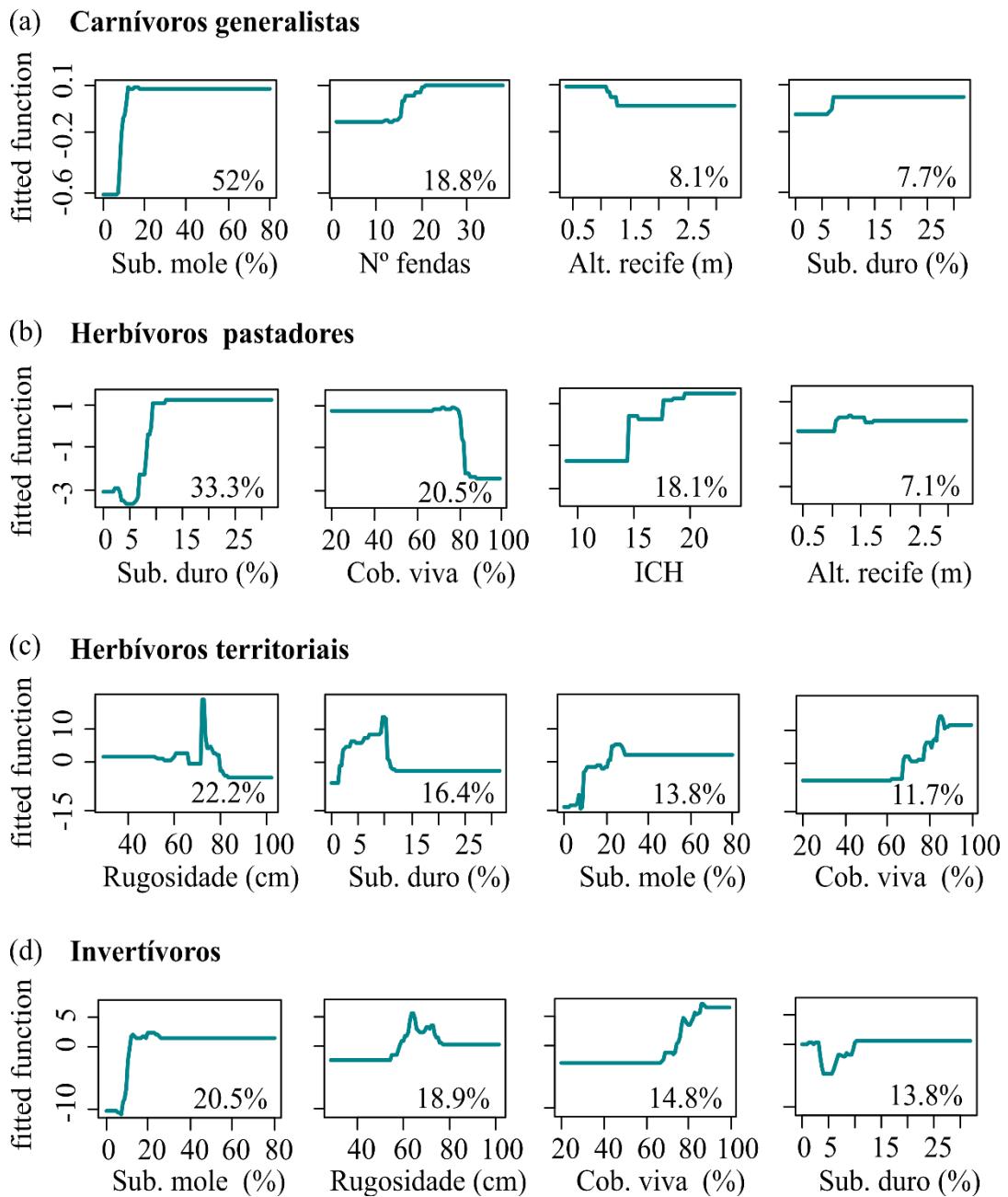


Figura 13. Influência dos fatores ambientais sobre os grupos tróficos em recifes de alta complexidade estrutural do habitat.

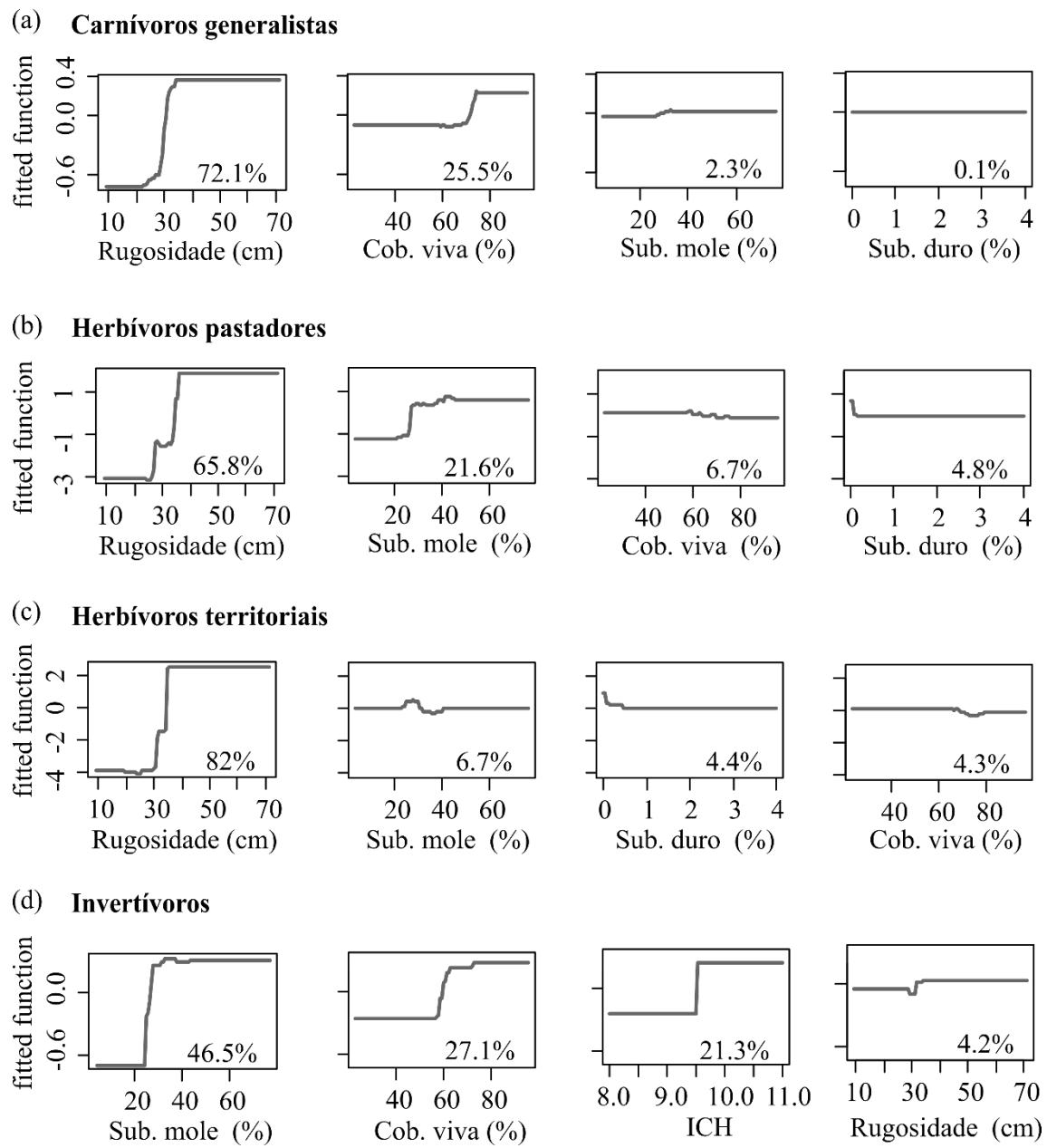


Figura 14. Influência dos fatores ambientais sobre os grupos tróficos em recifes de baixa complexidade estrutural do habitat.

1.5 DISCUSSÃO

Recifes complexos geralmente suportam maior biodiversidade, uma vez que a disponibilidade de refúgios e recursos alimentares nesses ecossistemas são fatores essenciais para a sobrevivência das espécies (Bell et al., 1991; Harborne et al., 2012). No presente estudo, a riqueza e abundância de peixes foram maiores nos recifes de alta complexidade em comparação com os recifes de baixa complexidade. No entanto, uma boa parte das espécies foi observada em ambas as áreas, indicando assim que esses habitats provavelmente estejam conectados.

Muitas espécies de peixes associadas aos recifes complexos são territorialistas e sedentárias, permanecendo na maior parte do tempo em locais e/ou fendas. Geralmente, essas espécies são herbívoras territoriais (e.g. *Stegastes fuscus*), predadoras de emboscada, ou predadoras noturnas. Por outro lado, os peixes com maior plasticidade em relação ao uso de habitats com diferentes níveis de complexidade apresentam maior mobilidade, como os haemulídeos e labrídeos (Ogden e Ehrlich, 1977; Nagelkerken et al., 2000; Bellwood et al., 2005). Esses peixes foram frequentes nos dois ambientes avaliados no presente estudo, uma vez que possuem grande mobilidade e são funcional e ecológicamente diversos, respectivamente.

A alta frequência de *Stegastes variabilis* em ambas as áreas indica que, ao contrário de *S. fuscus*, esta espécie possui maior plasticidade no uso do habitat. Entretanto, *S. variabilis* foi mais abundante nos recifes de baixa complexidade. Segundo Medeiros et al. (2010), esses pomacentrídeos apresentam uma forte sobreposição alimentar e comportamento semelhante. Portanto, a segregação espacial entre as duas espécies provavelmente está relacionada a esses aspectos.

A dominância de algumas espécies e classes de tamanho de *Haemulon* spp. nas duas áreas é reflexo da variação ontogenética no uso dos recursos, principalmente envolvendo a alimentação desses peixes (Pereira et al., 2015). Essa flexibilidade no uso do habitat pode explicar a grande adaptação dos haemulídeos aos recifes costeiros do nordeste brasileiro, onde são altamente abundantes (Eduardo et al., 2018; Melo et al., 2020).

A relação da abundância de peixes em fases iniciais do ciclo de vida com os ambientes estruturalmente complexos é comum (Hixon e Beets, 1989; Beukers e Jones, 1997; Graham e Nash, 2013; Aguilar-Mendrano e Arias-González, 2018). No entanto, nem sempre esse é o único fator preditor, uma vez que os indivíduos jovens podem uti-

lizar múltiplos habitats costeiros como berçário (Bradley et al., 2019), conforme observado neste estudo, no qual os peixes menores foram abundantes em áreas com diferentes níveis de complexidade. Contudo, os recifes de baixa complexidade sustentaram principalmente os peixes menores (< 5 cm), com a presença de poucas espécies adultas nesses habitats.

As necessidades inerentes a cada estágio de desenvolvimento resultam em variações ontogenéticas no uso do habitat pelos peixes recifais (Fontoura et al., 2019). Desde que os recursos não sejam escassos, indivíduos de uma mesma espécie em diferentes fases do ciclo de vida podem coexistir (Levin, 1993). A alta abundância de *Sparisoma axillare* e *Stegastes fuscus* para todas as classes de tamanho nos recifes mais complexos indica que provavelmente ocorre uma relação positiva no uso dos recursos entre os recrutas e adultos dessas espécies nesse ambiente. Por outro lado, nos recifes de baixa complexidade diferentes espécies dominaram para cada classe de tamanho.

Os recifes rasos possuem uma ampla diversidade funcional (Cure et al., 2021). No entanto, quando se trata de áreas costeiras do nordeste brasileiro, alguns grupos se destacam mais que outros, provavelmente devido à baixa diversidade de corais e alta cobertura de algas nessa região (Aued et al., 2018). Conforme corroborado por Coker et al. (2013), a maioria dos grupos tróficos está associada a habitats com alta cobertura de corais. Como observado neste estudo, os grupos tróficos também mostraram variações entre ambientes com diferentes padrões estruturais. Esse aspecto indica uma relação entre a abundância desses grupos com as características individuais de cada recife (Grobler-Dunsore et al., 2008).

A redução de corais vivos pode favorecer os herbívoros e invertívoros – abundantes nas duas áreas – principalmente pelo aumento de determinados recursos (Rogers et al., 2018; Moraes et al., 2020). Além disso, a baixa estruturação recifal e limitação de abrigos nos recifes de baixa complexidade, provavelmente, favorecem os carnívoros generalistas, segundo grupo mais associado a essa área. Isso ocorre porque as presas ficam mais expostas na ausência dessas estruturas.

O índice de complexidade do habitat não apresentou uma relação significativa com a riqueza e abundância, sendo essas influenciadas por diferentes fatores ambientais em cada área. Essa constatação está em conformidade com Komyakova et al. (2013), demonstrando que a complexidade nem sempre tem efeitos positivos nos ambientes recifais. Portanto, não é um fator limitante para a riqueza, uma vez que mais da metade das espécies ocorreu em ambas as áreas, assim como para a abundância, considerando

que as principais famílias (Haemulidae, Labridae, Pomacentridae) se destacaram nos dois tipos de recifes.

Diversas variáveis podem influenciar a estrutura das assembleias de peixes, dependendo da origem do substrato recifal (Medeiros et al., 2011). Em recifes de alta complexidade, a presença de substrato mole afeta a riqueza e abundância, indicando que, apesar da diversidade de cobertura viva e estruturas físicas nesses habitats, a complexidade estrutural nem sempre é o principal preditor ambiental. É necessário avaliar os componentes individualmente. Além disso, a relação positiva da abundância com múltiplas variáveis provavelmente está relacionada à maior disponibilidade de recursos nessa área, em comparação aos recifes menos complexos, onde a rugosidade exerce uma influência significativa. Portanto, é relevante ressaltar que os recifes costeiros não devem ser considerados como unidades homogêneas, considerando tanto as características do habitat como os fatores contextuais (Bradley et al., 2019).

Os fatores ambientais podem atuar isoladamente sobre peixes recifais jovens e adultos (Nunes et al., 2013), interagindo com o comportamento desses indivíduos em função da estrutura recifal em ambientes costeiros do nordeste brasileiro (Nunes et al., 2015). Assim, o uso do habitat varia entre as classes de tamanho de acordo com a complexidade (Aguilar-Mendrano e Arias-González, 2018), considerando a correlação dessas classes com diferentes componentes nos recifes de alta complexidade. Ao contrário dos habitats de baixa complexidade, onde a rugosidade foi a variável mais importante para todas as classes.

Os labrídeos possuem uma grande plasticidade no uso do habitat, a exemplo de *Sparisoma axillare*, que apresentou uma alta abundância em ambos os recifes, sendo influenciada por diferentes fatores em cada área. Nos ambientes de alta complexidade, houve uma forte relação entre essa espécie e o substrato duro, enquanto em baixa complexidade tanto o substrato mole como a rugosidade foram importantes. De acordo com Nunes et al. (2015), em habitats complexos, *S. axillare* pode ser beneficiada por estar mais protegida, utilizando diversas estruturas físicas, e que estão relacionadas com substrato duro, como refúgio contra predadores.

Espécies com grande associação ao substrato recifal, como os pomacentrídeos, são altamente influenciadas pela rugosidade (Grober-Dunsore et al., 2008), a exemplo de *S. fuscus* e *S. variabilis*, que estiveram mais relacionadas com esse fator nos recifes de alta e baixa complexidade, respectivamente. O aumento da rugosidade é proporcional, principalmente, à quantidade de aberturas e colônias de corais presentes sobre o

substrato recifal, utilizadas como abrigos (Ferreira et al., 2001) e locais de desova por essas espécies.

A complexidade dos habitats recifais, em conjunto com a presença de predadores, qualidade nutricional dos recursos e hidrodinâmica, controlam o comportamento alimentar e as taxas de forrageio dos peixes (Beukers e Jones, 1997; Longo et al., 2015). Consequentemente, observa-se uma diferença na influência dos fatores ambientais sobre a estrutura dos grupos tróficos em recifes com características físicas distintas (Angel e Ojeda, 2001), como registrado neste estudo.

Herbívoros territoriais, representados principalmente pelas donzelinhas (Pomacentridae), apresentaram maior associação com a rugosidade em ambas as áreas. Corroborando Almany et al. (2004b), isso ocorre porque espécies residentes são pouco afetadas pela mudança na estrutura do habitat. O comportamento agressivo desses peixes, relacionado à defesa de território (Osório et al., 2006), é outra condição que pode explicar esses resultados. Quanto aos invertívoros, a maioria registrada aqui consome presas associadas ao substrato não consolidado. Assim, em ambas as áreas, esse grupo esteve relacionado principalmente com o substrato mole.

A diversidade funcional contribui para o aumento da resiliência no ecossistema recifal (Carr et al., 2002). Em áreas com poucas espécies de corais, certos grupos de peixes desempenham um papel fundamental na manutenção dos recifes, como os herbívoros, que participam do controle de algas nesses habitats (Fox e Bellwood, 2007; Pombo-Ayora et al., 2020). Neste estudo, espécies herbívoras foram abundantes nas duas áreas avaliadas. Corroborando Oakley-Cogan et al. (2020), esses peixes não são dependentes de ambientes com alta complexidade.

Os grupos tróficos respondem às mudanças no ecossistema (Aguilar-Mendrano e Arias-González, 2018), reagindo de forma distinta ao estresse causado tanto por eventos naturais quanto pelas ações humanas (Pais et al., 2014). Portanto, compreender essas relações é importante para a conservação desses grupos, considerando que certos impactos, como a perda de habitat e a exploração pesqueira, têm uma influência maior em determinados grupos, levando em conta os aspectos ecológicos dos indivíduos (Graham et al., 2011).

A perda de espécies na comunidade recifal pode acarretar um desequilíbrio, dependendo da função que desempenham no ambiente (Graham et al., 2011). No nordeste brasileiro, a destruição do habitat provocada pelo uso descontrolado dos recifes costeiros, como o turismo e a recreação (Araújo e Bernard, 2016), e a pressão de pesca (Perei-

ra et al., 2018), provavelmente implicam no declínio da abundância de determinados grupos tróficos nessas áreas, como os piscívoros, que foram pouco frequentes, independentemente da complexidade do habitat.

Os impactos sobre os ecossistemas recifais variam ao longo da costa brasileira, com pontos críticos no Nordeste (Magris et al., 2020). Desse modo, uma vez que os recifes nesta região apresentam diversos morfotipos (Araújo et al., 2020), é importante identificar quais espécies de peixes requerem áreas mais complexas, assim como aquelas com maior plasticidade no uso do habitat, a fim de entender a função ecológica de cada ambiente para esses indivíduos, contribuindo para a determinação de áreas prioritárias para conservação.

Considerando as mudanças energéticas decorrentes do declínio dos corais (Morais et al., 2020) e a perda de habitat nas áreas costeiras do nordeste brasileiro, a conectividade entre recifes com diferentes características estruturais nessa região é essencial para a manutenção das populações de peixes. De acordo com Ferrari et al. (2018), um mosaico de habitats recifais com níveis de complexidade variados contribui para a diversidade e abundância de espécies. Assim, o planejamento efetivo da conservação deve considerar a heterogeneidade e dinâmica desses ecossistemas (Sanderson et al., 2002).

Apesar de muitos estudos apontarem a estrutura física como um fator chave associado à abundância dos peixes recifais, é necessário analisar as espécies e classes de tamanho individualmente, uma vez que estas podem responder a diversos fatores ambientais (Graham et al., 2011). Neste estudo, foi observado que indivíduos jovens de algumas espécies foram abundantes nos recifes de baixa complexidade. Corroborando Bradley et al. (2019), habitats adequados para os peixes jovens não são definidos apenas pela complexidade estrutural nos ambientes marinhos.

Portanto, independentemente da complexidade, todos os tipos de habitats costeiros são importantes na manutenção das espécies de peixes recifais, visto que estas podem utilizar ambientes com características distintas ao longo do seu ciclo de vida (Gratwicke e Speight, 2005b). Além disso, esses resultados corroboram Pittman e Olds (2015) ao destacar que um mosaico de diferentes tipos de recifes fornece uma variedade de recursos, permitindo o equilíbrio entre o crescimento e as taxas de predação dos peixes.

CONCLUSÃO

A combinação dos fatores ambientais, definida como complexidade do habitat, pode explicar a variação na riqueza, abundância (Gratwicke e Speight, 2005b) e diversidade em recifes naturais e artificiais (Cardoso et al., 2020). Neste estudo, a complexidade, analisada por meio do ICH, apresentou pouca influência sobre a assembleia de peixes, sendo esta mais fortemente influenciada pelos diferentes componentes. Assim, possivelmente, a alta riqueza e abundância de espécies em áreas mais complexas são reguladas através da relação entre complexidade, competição e predação (Almany et al., 2004b).

Alguns componentes, como cobertura viva, rugosidade e substrato mole, estiveram positivamente associados aos peixes de ambas as áreas. Dentre esses fatores, a rugosidade apresentou uma forte relação com a abundância dos indivíduos menores. Portanto, apesar das variações ecológicas entre recifes com diferentes características de complexidade, é provável que haja uma relação entre as comunidades quando se trata dos fatores essenciais para determinados grupos e espécies nesses habitats.

Diante desses aspectos, a perda de habitat e diminuição da complexidade pode ocasionar impactos tróficos sobre as espécies associadas aos recifes (Bozec et al., 2015), independentemente de sua estrutura. Como vimos aqui, recifes menos complexos podem suportar uma grande abundância de peixes jovens, funcionando, provavelmente, como berçário para algumas espécies. Indivíduos em fases iniciais de *Haemulon plumieri*, *H. squamipinna*, *Odontoscion dentex* e *Pareques acuminatus*, por exemplo, foram mais abundantes nesses recifes.

A escassez de recursos com o crescimento dos impactos, provavelmente impulsionou os peixes a utilizarem diferentes habitats, com o crescimento dos impactos, nos recifes costeiros do nordeste brasileiro. Espécies com grande associação a substratos complexos são bastante afetadas, a exemplo de algumas registradas aqui, e que estão ameaçadas de extinção (MMA, 2014; IUCN, 2021), como *Scarus trispinosus* (EN) e *Elacatinus fígaro* (VU), ou quase ameaçadas (NT) como *Lutjanus analis*, *L. jocu* e *Ocyurus chrysurus*. Apenas *Sparisoma axillare* e *S. frondosum* (VU) estiveram presentes em ambas as áreas, sendo a primeira mais abundante.

Considerando as funções dos recifes com diferentes níveis de complexidade para as populações de peixes, e a importância da conectividade entre esses habitats na manutenção das espécies, é necessário que a criação de áreas de proteção marinha inclua am-

bientes heterogêneos. Isso deve ser feito com base principalmente nas relações ecológicas presentes nesses ecossistemas (Magris et al., 2020).

Referências bibliográficas

- Aguilar-Mendrano, R., & Arias-González, J. E. 2018. Functional reef fish groups of the Mexican Caribbean: implication of habitat complexity. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 1138-1153.
- Almany, G. R. 2004a. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos*, 106: 275-284.
- Almany, G. R. 2004b. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juveniles and adult coral reef fishes. *Oecologia*, 141: 105-113.
- Angel, A., & Ojeda, F. P. 2001. Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 217: 81-91.
- Araújo, J. L., & Bernard, E. 2016. Management effectiveness of a large marine protected area in Northeastern Brazil. *Ocean & Coastal Management*, 130: 43-49.
- Araújo, M. E., Mattos, F. M. G., Melo, F. P. L., Chaves, L. C. T., Feitosa, C. V., Lippi, D. L., Hackradt, F. C. F., Hackradt, C. W., Nunes, J. L. S., Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., Ferreira-Junior, A. V., Pereira, P. H. C., Macedo, C. H. R., Sampaio, C. L. S., & Feitosa, J. L. L. 2020. Diversity patterns of reef fish along the Brazilian tropical coast. *Marine Environmental Research*, 160, 105038.
- Aued, A. W., Smith, F., Quimbayo, J. P., Cândido, D. V., Longo, G. O., Ferreira, C. E. L., Witman, J. D., Floeter, S. R., & Segal, B. 2018. Large-Scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. *PloS ONE*, 13 (6): e0198452.
- Beets, J. 1997. Effects of a predatory fish on the recruitment and abundance of Caribbean coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 148: 11-21.

- Bell, S. S., Mc Coy, E. D., & Mushinsky, H. R. 1991. Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, London, U. K. 438pp.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J., & Hoey, A. S. 2005. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the royal society*, 273, 101-107.
- Beukers, J. S., & Jones, G. P. 1997. Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia*, 114: 50-59.
- Bozec, Y. M., Alvarez-Filip, L., & Mumby, P. J. 2015. The dynamics of architectural complexity on coral reefs under climate change. *Global Change Biology*, 21: 223-235.
- Bradley, M., Baker, R., Nagelkerken, I., & Sheaves, M. 2019. Context is more important than type in determining use by juvenile fish. *Landscape Ecology*, 34: 427-442.
- Brock, V. E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management*, 18: 297–308.
- Cardoso, A. P. L. R., Matos, M. R. S. B. C., Rosa, R. S., Alvarado, F., Medeiros, A. P. M., & Santos, B. A. 2020. Increased fish Diversity over day and night in structurally complex habitats of artificial reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 522: 151244.
- Carpenter, K. E., Miclat, R. I., Albaladejo, V. D., & Corpuz, V. T. 1981. The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine Reef Fishes. *Proceedings of the Fourth International Coral Reef Symposium*, 497-502.
- Carr, M. H., Anderson, T. W., & Hixon, M. A. 2002. Biodiversity, population regulation, and the stability of coral-reef fish communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99 (17): 11241-11245.
- Coker, D. J., Wilson, S. K., & Pratchett, M. S. 2013. Importance of live coral habitat for reef fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24: 89-126.

Cure, K., Currey-Randall, L., Galaiduk, R., Radford, B., Wakeford, M., Heyward, M., & Heyward, A. 2021. Depth gradients in abundance and functional roles suggest limited depth refuges for herbivorous fishes. *Coral Reefs*, 40, 365-379.

Cunha, E. A., Carvalho, R. A., Monteiro-Neto, C., Moraes, L. E. S., & Araújo, M. E. 2008. Comparative analysis of tidepool fish species composition on tropical coastal rocky reefs at State of Ceará, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 98, 379-390.

Done, T. J. 1982. Patterns in the distribution of coral communities across the Central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 1: 95-107.

Eduardo, L. N., Frédou, T., Lira, A. S., Ferreira, B. P., Bertrand, A., Ménard, F., & Frédou, F. L. 2018. Identifying key habitat and spatial patterns of fish biodiversity in the tropical Brazilian continental shelf. *Continental Shelf Research*, 166, 108-118.

Eggertsen, M., Chacin, D. H., Van Lier, J., Eggertsen, L., Fulton, C. J., Wilson, S., Hallding, C., & Berkström, C. 2020. Seascape configuration and fine-scale habitat complexity shape parrotfish distribution and function across a coral reef lagoon. *Diversity*, 12: 341.

Elith, J., Leathwick, J. R., & Hastie, T. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77: 802-813.

Ferrari, R., Malcolm, H. A., Byrne, M. Friedman, A., Williams, S. B., Schultz, A., Jordan, A. R., & Figueira, W. F. 2018. Habitat structural complexity metrics improve predictions of fish abundance and distribution. *Ecography*, 41: 1077-1091.

Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P., & Joyeux, J. C. 2004. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, 31: 1093-1106.

Ferreira, C. E. L., Gonçalves, J. E. A., & Coutinho, R. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 353-369.

Ferreira, B.P., & Maida, M. 2006. Monitoramento dos recifes de coral do Brasil. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 250 pp.

Fontoura, L., Zawada, K. J. A., D'agata, S., Álvarez-Noriega, M., Baird, A. H., Boutros, N., Dornelas, M., Luiz, O. J., Madin, J. S., Maina, J. M., Pizarro, O., Torres-Pulliza, D., Woods, R. M., & Madin, E. M. P. 2019. Climate-driven shift in coral morphological structure predicts decline of juvenile reef fishes. *Global Change Biology*, 26 (2): 557-567.

Fox, R. J., & Bellwood, D. R. 2007. Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 339: 49-59.

Friedlander, A. M., & Parrish, J. D. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224: 1-30.

Graham, N. A. J., Chabanet, P., Evans, R. D. E., Jennings, S., Letourneau, Y., MacNeil, M. A., McClanahan, T. R., Öhman, M. C., Polunin, N. V. C., & Wilson, S. K. 2011. Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters*, 14: 341-348.

Graham, N. A. J., & Nash, K. L. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32, 315–326.

Gratwicke, B., & Speight, M. R. 2005a. Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 292: 301-310.

Gratwicke, B., & Speight, M. R. 2005b. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, 66: 650-667.

Harborne, A. R., Mumby, P. J., & Ferrari, R. 2012. The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. *Environmental Biology Fish*, 94: 431-442.

Hijmans, R. J. Phillips, S., Leathwick, J., & Elith, J. 2020. Dismo: Species distribution modeling. R package version 1.3-3.

Hixon, M. A., & Beets, J. P. 1989. Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: experiments with artificial reefs. *Bulletin of Marine Science*, 44: 666-680.

Hixon, M. A., & Beets, J. P. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs*, 63 (1): 77-101.

Hixon, M. A., & Carr, M. H. 1997. Synergistic predation, density dependence, and population regulation in marine fish. *Science*, 277: 946-949.

ICMBio/MMA. 2018. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume VI – Peixes.

IUCN 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Versão: 2021-1 <https://www.iucnredlist.org>.

Jones, G. P. 1988. Experimental evaluation of the effects of habitat structure and competitive interactions on the juveniles of two coral reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123: 115-126.

Kassambara, A., & Mundt, F. 2020. Factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7.

Komyakova, V., Munday, P. L., & Jones, G. P. 2013. Relative importance of coral cover, habitat complexity and diversity in determining the structure of reef fish communities. *PloS ONE*, 8: e83178.

Levin, P. S. 1993. Habitat structure, conspecific presence and spatial variation in the recruitment of a temperate reef fish. *Oecologia*, 94, 176-185.

Le, S., Josse, J., & Husson, F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25 (1): 1-18.

Longo, G. O., Morais, R. A., Martins, C. D. L., Mendes, T. C., Aued, A. W., Cândido, D. V., Oliveira, J. C., Nunes, L. T., Fontoura, L., Sissini, M. N., Teschima, M. M., Silva, M. B., Ramlov, F., Gouvea, L. P., Ferreira, C. E. L., Segal, B., Horta, P. A., & Floeter, S. R. 2015. Between-habitat variation of benthic cover, reef fish assemblage and feeding pressure on the benthos at the only atoll in South Atlantic: Rocas Atoll, NE Brazil. *PloS ONE*, 10, e127176.

Luckhurst, B. E., & Luckhurst, K. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49: 317-323.

Magris, R. A., Costa, M. D. P., Ferreira, C. E. L., Vilar, C. C., Joyeux, J. C., Creed, J. C., Copertino, M. S., Horta, P. A., Sumida, P. Y. G., Francini-Filho, R. B., & Floeter, S. R. 2020. A blueprint for securing Brazil's marine biodiversity and supporting the achievement of global conservation goals. *Biodiversity Research*, 27 (2): 198-215.

Medeiros, P. R., Souza, A. T., & Ilarri, M. I. 2010. Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the south-western Atlantic Ocean. *Jornal of Fish Biology*, 77: 1599-1615.

Medeiros, P. R., Rosa, R. S., & Francini-Filho, R. B. 2011. Dynamics of fish assemblages on a continuous rocky reef and adjacent unconsolidated habitats at Fernando de Noronha Archipelago, tropical western Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 9 (4): 869-879.

Melo, C. C., Soares, A. P. C., Pelage, L., Eduardo, L. N., Frédou, T., Lira, A. S., Ferreira, B. P., Bertrand, A., & Frédou, F. L. 2020. Haemulidae distribution patterns along the Northeastern Brazilian continental shelf and size at first maturity of the most abundant species. *Regional Studies in Marine Science*, 35: 101226.

Menezes, R., Giglio, V. J., Albuquerque, C. Q., & Rosa, R. S. 2022. A review of the dog snapper (*Lutjanus jocu*) along the Brazilian Province: Distributional records, ecology, fisheries and conservation. *Ocean & Coastal Management*, 220, 106094.

Morais, R. A., Depczynski, M., Fulton, C., Marnane, M., Narvaez, P., Huertas, V., Brandl, S. J., & Bellwood, D. R. 2020. Severe coral loss shifts energetic dynamics on a coral reef. *Functional Ecology*, 34: 1507-1518.

Moura, R. L., Albieri, M. L., Castro, G. M., Carlos-Júnior, L. A., Chiroque-Solano, P. M., Fernandes, N. C., Teixeira, C. D., Ribeiro, F. V., Salomon, P. S., Freitas, M. O., Gonçalves, J. T., Neves, L. M., Hackradt, C. W., Felix-Hackradt, F., Rolim, F. A., Motta, F. S., Gadig, O. B. F., Pereira-Filho, G. H., & Bastos, A. C. 2021. Tropical rhodolith beds are a major and belittled reef fish habitat. *Scientific Reports*, 11:794.

Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Chaves, E. M., Minte-Vera, C. V., & Lindeman, K. C. 2011. Use of riverine through reef habitat systems by dog snapper (*Lutjanus jocu*) in eastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95(1), 274-278.

Murdoch, W. W., & Oaten, A. 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecology Research*, 9:1-132.

Nagelkerken, I. Dorenbosch, M. Verberk, W. C. E. P. Cocheret de la Moriniere, E., & Van der Velde, G. 2000. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series*, 194: 55-64.

Nanami, A., & Nishihira, M. 2003. Population dynamics and spatial distribution of coral reef fishes: comparison between continuous and isolated habitats. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 101-112.

Nunes, J. A. C. C. Sampaio, C. L. S., & Barros, F. 2013. How wave exposure, group size and habitat complexity influence foraging and population densities in fishes of the genus *Halichoeres* (Perciformes: Labridae) on tropical rocky shores. *Marine Biology*, 160: 2383-2394.

- Nunes, J. A. C. C. Sampaio, C. L. S., & Barros, F. 2015. The influence of structural complexity and reef habitat types on flight initiation distance and escape behaviors in labrid fishes. *Marine Biology*, 162: 493-499.
- Ogden, J. C., & Ehrlich, P. R. 1977. The behavior of heterotypic resting schools of juvenile grunts (Pomadasyidae). *Marine Biology*, 42: 273-280.
- Pereira, P. H. C., Macedo, C. H., Nunes, J. A. C. C., Marangoni, L. F. B., & Bianchini, A. 2018. Effects of depth on reef fish communities: Insights of a “deep refuge hypothesis” from Southwestern Atlantic reefs. *PloS ONE*, 13 (9): e0203072.
- Oakley-Cogan, A., Tebbett, S. B., & Bellwood, D. R. 2020. Habitat zonation on coral reefs: Structural complexity, nutritional resources and herbivorous fish distributions. *PloS ONE*, 15 (6): e0233498.
- Osório, R., Rosa, I. L., & Cabral, H. 2006. The defence by Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology*, 69: 233-242.
- Pais, M. P., Henriques, S., Costa, M. J., & Cabral, H. N. 2014. Topographic complexity and the power to detect structural and functional changes in temperate reef fish assemblages: The need for habitat-independent sample sizes. *Ecological Indicators*, 45: 18-27.
- Pereira, P. H. C., Barros, B., Zemoi, R., & Ferreira, B. P. 2015. Ontogenetic diet changes and food partitioning of *Haemulon* spp. coral reef fishes, with a review of the genus diet. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25, 245-260.
- Pittman, S. J., & Olds, A. D. 2015. Seascape ecology of fishes on coral reefs. Mora, C. (ed), *Ecology of fishes in coral reefs*. Cambridge University Press, Cambridge, 274-282 pp.
- Pombo-Ayora, L., Coker, D. J., Carvalho, S., Short, G., & Berumen, M. L. 2020. Morphological and ecological trait diversity reveal sensitivity of herbivorous fish assemblages to coral reef benthic conditions. *Marine Environmental Research*, 162: 105102.

QGIS Development Team. 2021. QGIS (3.16.3) Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rahel, F. J., & Stein, R. A. 1988. Complex predator-prey interactions and predator intimidation among crayfish, piscivorous fish, and small benthic fish. *Oecologia*, 75, 94-98.

Roberts, C. M., & Ormond, R. F. G. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 41: 1-8.

Rogers, A., Blanchard, J. L., Newman, S. P., Dryden, C. S., & Mumby, P. J. 2018. High refuge availability on coral reefs increases the vulnerability of reef-associated predators to overexploitation. *Ecology*, 99 (2): 450-463.

Roos, N. C., Pennino, M. G., Carvalho, A. R., & Longo, G. O. 2019. Drivers of abundance and biomass of Brazilian parrotfishes. *Marine Ecology Progress Series*, 623, 117-130.

Sanderson, E. W., Redford, K. H., Vedder, A., Coppolillo, P. B., & Ward, S. E. 2002. A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. *Landscape and Urban Planning*, 58: 41-56.

Santana, E. F., Mies, M., Longo, G. O., Menezes, R., Aued, A. W., Luza, A. L., Bender, M. G., Segal, B., Floeter, S. G., & Francini-Filho, R. B. 2022. Turbidity shapes shallow Southwestern Atlantic benthic reef communities. *Marine Environmental Research*, 183, 105807.

Vila-Nova, D. A., Bender, M. G., Carvalho-Filho, A., Ferreira, C. E. L., & Floeter, S. R. 2011. The use of non-reef habitats by Brazilian reef fish species: Considerations for the design of Marine Protected Areas. *Natureza & Conservação*, 9: 79-86.

Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York.

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. 2019. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4 (43): 1686.

Xavier, J. H. A., Cordeiro, C. A. M. M., Tenório, G. D., Diniz, A. F., Paulo-Júnior, E. P. N., Rosa, R. S., & Rosa, I. L. 2012. Fish assemblage of the Mamanguape Environmental Protection Area, NE: Brazil, abundance, composition and microhabitat availability along the mangrove-reef gradient. *Neotropical Ichthyology*, 10 (1): 109-122.

CAPÍTULO 2

**VARIAÇÃO NO USO DO MICROHABITAT POR PEIXES ENTRE
DIFERENTES ZONAS EM UM RECIFE COSTEIRO
DO NORDESTE BRASILEIRO**

2. INTRODUÇÃO

As assembleias de peixes apresentam variações sazonais, diuturnas e espaciais em seus ecossistemas (Cheal et al., 2013). Em recifes de corais, o uso do microhabitat (e. g. substratos de alimentação, desova, repouso) pode variar ao longo do gradiente de profundidade, sendo comum observar diferentes padrões de riqueza e abundância entre zonas recifais distintas. A presença de predadores, disponibilidade de alimentos e abrigos, e a competição são fatores ecológicos que, somados aos aspectos biológicos das espécies, impulsionam tais variações (Harvey et al., 2012).

A abundância de peixes é regulada principalmente pelos grandes predadores, os quais influenciam o uso do microhabitat por indivíduos em diferentes fases ontogenéticas. Peixes jovens de algumas espécies apresentam diferenças nas taxas de predação entre o dia e a noite (Bassett e Montgomery, 2011), pois podem evitar áreas ocupadas por grandes predadores durante os ciclos diários (Arakaki e Tokeshi, 2006). Isso resulta não apenas em uma redução na predação, mas também em uma diminuição na competição por determinados recursos entre esses indivíduos (Almany et al., 2003). No entanto, ao longo do desenvolvimento, à medida que adquirem novas características morfológicas, ocorrem modificações na ecologia e nas estratégias de defesa das espécies (Helfman, 1986).

Ecossistemas que apresentam uma grande disponibilidade de estruturas físicas, como os recifes costeiros, geralmente possuem uma variedade de abrigos, como locas e fendas, que servem como refúgio para peixes de diferentes formas e tamanhos e atividades diurnas e noturnas, sejam eles residentes ou não (Hixon e Beets, 1989; Santos et al., 2002; Gratwicke e Speight, 2005). Dessa forma, algumas espécies utilizam zonas específicas dos recifes para repouso e proteção contra predadores, movendo-se para outros ambientes em busca de alimento (Hobson, 1973; Azzurro et al., 2007).

Uma vez que mudanças nas assembleias de peixes recifais e no uso do microhabitat são comuns nos ciclos diários, o comportamento e as atividades dessas espécies consequentemente variam (Lowry e Suthers, 1998; Fox e Bellwood, 2011). Diferenças nos padrões de agregação, reprodução, desova e proteção contra predadores, assim como nas estratégias de alimentação e nos tamanhos de presas capturadas, são observadas, destacando-se a formação de cardumes como uma característica marcante durante o dia (Helfman, 1986). O padrão comportamental e as atividades diárias dos peixes recifais também podem ser influenciados pela sazonalidade; assim, o uso do microhabitat pode apresentar variações intraespecíficas em épocas e localidades diferentes (Afonso et al., 2009).

A frequência de determinadas atividades dos peixes e o uso dos recursos por esses indivíduos mudam gradativamente em função das taxas de luminosidade nos ambientes recifais (Schmitz e Wainwright, 2011). Espécies ativamente diurnas retornam para os seus abrigos com a diminuição da luminosidade nos recifes, ao passo que muitos indivíduos com hábitos noturnos se movem para outros habitats para forragearem (Hobson, 1973). A distância entre as áreas de repouso e de alimentação pode variar entre os peixes recifais (Starck e Davis, 1966). Algumas espécies possuem fidelidade por certos locais de repouso, podendo ocupá-los por um longo período (Hobson, 1972).

Dentre os peixes móveis associados aos recifes de corais, são observados diversos padrões de conectividade, que variam de acordo com a ecologia trófica e ontogenia desses indivíduos, assim como em função das características ambientais (Able, 2005). Algumas espécies utilizam habitats altamente complexos, como os manguezais, enquanto outras exploram habitats de baixa complexidade próximos aos recifes, como os bancos de algas, fangerógamas marinhas e areia (Nagelkerken et al., 2002; Cocheret de la Morinière et al., 2003; Mumby et al., 2003). Mesmo dentro de um mesmo tipo de ambiente, o tamanho das áreas utilizadas pelas espécies pode diferir (Hitt et al., 2011), como ocorre em recifes costeiros, onde as formas de uso do microhabitat pelos peixes apresentam características distintas entre diferentes zonas.

As zonas recifais variam em quantidade e qualidade de abrigos, bem como em relação a sua cobertura bêntica. Consequentemente, a composição da ictiofauna apresenta diferenças entre estas, a exemplo da família Labridae, que apresenta grandes variações interestípicas quanto ao uso das zonas recifais (Green, 1996). Assim, além de haver espécies estritamente associadas a um tipo específico de microhabitat nos recifes costeiros, muitas exploram esses ambientes como um todo, seja como áreas de abrigo, alimentação ou desova.

Variações intraespecíficas nas taxas de forrageio entre as zonas recifais são comuns, especialmente entre os peixes herbívoros, devido a sua abundância nesses ecossistemas (Fox e Bellwood, 2007). Consequentemente, considerando a variação diurna das guildas tróficas, diversas atividades podem ser observadas nas diferentes partes dos recifes ao longo dos ciclos diários (Myers et al., 2016).

No nordeste brasileiro, as assembleias de peixes apresentam segregação espacial entre diferentes zonas recifais, com variações na riqueza e nas guildas tróficas entre esses habitats. As áreas adjacentes aos recifes, como os bancos de macroalgas, são altamente exploradas por diversas espécies (Medeiros et al., 2010). Atividades de forrageio ocorrem

constantemente nesses bancos, onde são observados diversos comportamentos associados à alimentação, além de serem utilizados pelos peixes como berçário e locais de proteção contra predadores (Chaves et al., 2013). Portanto, é necessário investigar o uso das diferentes zonas dos recifes pelos peixes associados a esses ambientes, incluindo suas áreas de borda.

Peixes associados aos recifes costeiros do nordeste brasileiro apresentam diversas estratégias e comportamentos relacionados à alimentação, proteção contra predadores, defesa de território (Osório et al., 2006; Araújo et al., 2009; Medeiros et al., 2010; Pereira et al., 2011, 2012), entre outros. Isso ocorre porque comunidades são compostas por espécies territorialistas e móveis. Logo, é necessário compreender a relação das atividades desses indivíduos com o microhabitat, a fim de entender como a dinâmica dos recifes varia entre diferentes zonas desses ambientes (Nagelkerken et al., 2000b).

Considerando a intensificação do declínio das populações de peixes em recifes costeiros do nordeste brasileiro nas últimas décadas, relacionada principalmente com a destruição de habitat, avaliar a relação das espécies com as diferentes zonas recifais é fundamental para a manutenção da diversidade funcional nesses ambientes. Assim, a partir do presente estudo, pretendemos responder os seguintes questionamentos: (1) Qual o padrão de distribuição das assembleias de peixes entre diferentes zonas recifais em um ambiente costeiro do nordeste brasileiro? (2) Como as zonas recifais estão relacionadas quanto ao uso do microhabitat pelas espécies? (3) As atividades das espécies variam de acordo com o tipo de microhabitat utilizado?

2.1 OBJETIVOS

Objetivo geral

Avaliar o uso de diferentes zonas recifais (borda, loca e platô) pelos peixes em ambientes costeiros do nordeste brasileiro, a partir do registro do microhabitat e atividades das espécies.

Objetivos específicos

- (1) Registrar a frequência das espécies em cada zona recifal (borda, loca e platô), incluindo diferentes fases ontogenéticas dos indivíduos, agrupados em classes de tamanho;
- (2) Descrever as características do microhabitat dos peixes nas zonas recifais a partir dos dados de cobertura bêntica;
- (3) Avaliar a relação das atividades das espécies (forrageio, nado ativo, repouso) com o microhabitat, incluindo os peixes em diferentes classes de tamanho, entre as zonas recifais.

2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

As coletas foram realizadas nos recifes costeiros do Bessa ($7^{\circ}4'27.05''$ S, $34^{\circ}49'23.52''$ O), localizados em João Pessoa, no estado da Paraíba (Fig. 1). Situados a aproximadamente 450 metros da praia, esses recifes possuem origem arenítica, assim como a maioria dos ambientes recifais da região. Sua cobertura bêntica é composta por corais, algas calcárias e frondosas, matriz de alga epilítica (turf), zoantídeos, esponjas, ascídias, dentre outros. Esses ambientes naturais são frequentemente visitados por moradores da região e turistas, os quais realizam mergulhos, passeios de caiaque e outras atividades recreativas. Além disso, a pesca artesanal é uma prática comum nessa área.

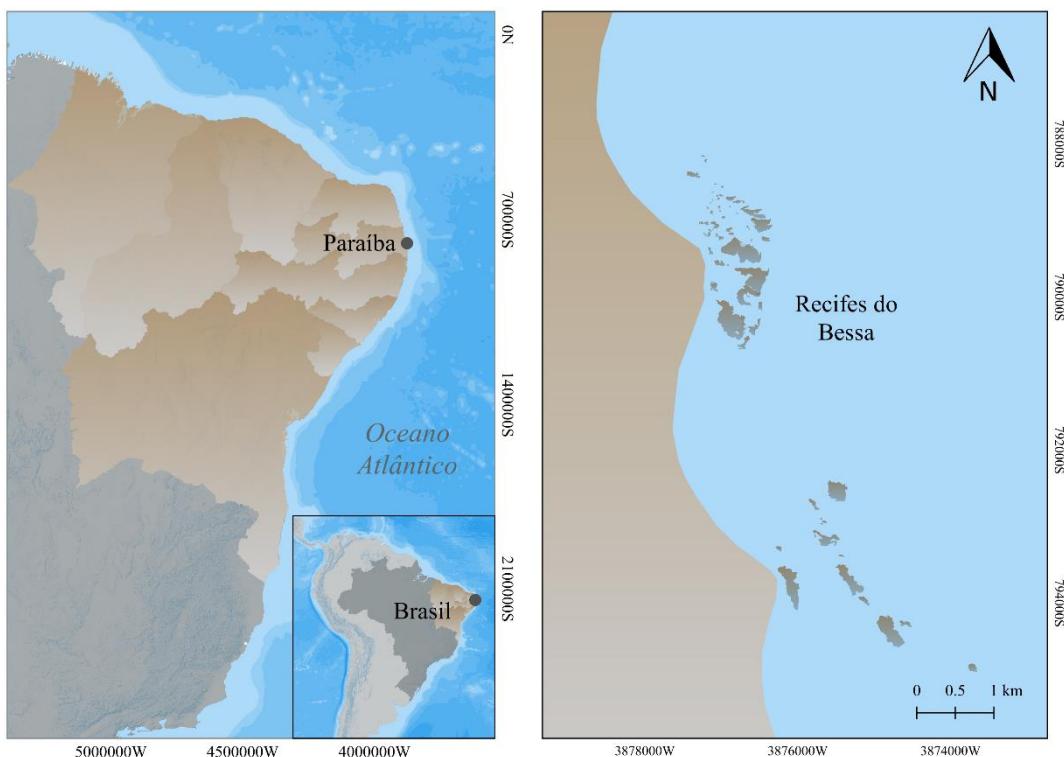


Figura 1. Localização dos recifes do Bessa, situados no estado da Paraíba, no nordeste do Brasil.

Coleta de dados

As amostragens mensais foram realizadas entre novembro de 2019 e fevereiro de 2020 durante marés baixas, com níveis entre 0.0 e 0.4, no período das 07:00 às 13:30. Essa seleção de tempo coincidiu com a época de verão, quando as condições de visibilidade são adequadas para os mergulhos. Os dados foram coletados utilizando o método de Censo Visual Subaquático (Brock, 1954), por um único mergulhador, empregando a técnica de mergulho cronometrado (*timed swim*) (English et al., 1997) em áreas rasas aleatórias. Foram selecionados 20 pontos ao longo do recife, nos quais foram realizados três censos de 10 minutos em cada zona (platô, loca e borda recifal), totalizando 1 hora e 30 minutos de observação por ponto. O platô corresponde à margem superior do recife, as locas são aberturas localizadas na base do recife, e a borda engloba o fundo e a “parede” recifal, que é o contorno dos recifes.

As espécies, assim como o microhabitat e as atividades dos peixes, foram registradas em cada zona recifal. Após o registro dos indivíduos, a frequência de ocorrência (F_o %) das espécies foi analisada, classificando-as como muito comum (MC) ($F_o = > 50\%$), comum (CO) ($F_o = 30 - 50\%$), ocasional (OC) ($F_o = 10 - 30\%$), incomum (IN) ($F_o = 5 - 10\%$) e rara (RA) ($F_o = < 5\%$). Os peixes foram distribuídos em duas classes de tamanho, sendo elas: < 10 cm e > 10 cm.

O microhabitat foi determinado como o ponto dentro de um raio de 1m onde cada indivíduo foi avistado, sendo classificado como alga frondosa (Afr), areia (Are), argila (Arg), cascalho (Cas), coral pétreo (Cpe), *Halimeda* spp. (Hal), matriz de alga epílica (Mae), rocha nua (Rnu) e zoantídeo (Zoa). Dentro do raio, o percentual desses itens foi registrado, bem como a frequência de forrageio, nado ativo e repouso pelas espécies no momento da observação, a fim de verificar a relação entre o microhabitat e tais atividades. Além disso, a frequência de forrageio por grupo funcional, como carnívoros generalistas (Cag), herbívoros (Hbv), invertívoros (Inv) e onívoros (Onv), foi avaliada.

Análise de dados

A normalidade e homocedasticidade dos dados de frequência (geral e por classes de tamanho) das espécies e do uso do microhabitat foram analisadas por meio dos testes de *Shapiro-Wilk* e *Levene*. Em seguida, as variações entre as zonas foram testadas por meio da ANOVA *One-way* (dados paramétricos) e pelo *Kruskal-Wallis* (dados não paramétricos).

Quando os resultados dessas análises foram significativos ($p < 0.05$), os testes *a posteriori* de *Tukey* (dados paramétricos) e *Dunn* (dados não paramétricos) foram aplicados.

Para avaliar a relação entre as zonas recifais quanto a composição de espécies, a partir de dados de presença e ausência, utilizamos o Escalonamento Multidimensional não Métrico (nMDS), sendo aplicado o índice de Jaccard, assim como a análise de similaridade (ANOSIM).

Os dados de porcentagem da cobertura bêntica utilizada, atividades e agrupamentos foram transformados ($\log x + 1$). A relação entre o uso do microhabitat por zona recifal pelos peixes foi avaliada através da análise de componentes principais (PCA), utilizando-se os pacotes *tidyverse*, *FactoMineR* e *Factoextra*. A relação entre atividade e microhabitat foi testada a partir da análise de redundância (RDA), utilizando-se a distância de Hellinger, para todos os indivíduos registrados, classes de tamanho e espécies frequentes, e os pacotes *vegan* (Oksanen et al., 2020) e *psych* (Revelle, 2020).

As análises foram realizadas através do Software R Core Team (2021), sendo utilizado o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016) para a produção dos gráficos. O mapa da área de estudo foi realizado a partir do programa de geoprocessamento Quantum GIS (QGIS) (2021).

2.3 RESULTADOS

Frequência das espécies por zona recifal

Foram registrados 1.534 indivíduos, 42 espécies e 18 famílias (Tab. 1), com diferenças para a frequência de ocorrência (F_o) entre as zonas avaliadas ($p < 0.001$). As locais recifais apresentaram a maior riqueza, porém a borda recifal abrangeu o maior número de peixes por espécie, com 40% dos indivíduos ocorrendo nessa zona, 35% no platô e 25% nas locais (Fig. 2-a). No geral, peixes menores de 10 cm foram mais frequentes, ocorrendo principalmente na borda (30%) e no platô recifal (24%); enquanto aqueles acima de 10 cm, embora tenham sido pouco frequentes, apresentaram maior ocorrência nas locais recifais (12%) (Fig. 2-b). Apenas indivíduos menores de 10 cm diferiram entre as zonas ($p < 0.001$).

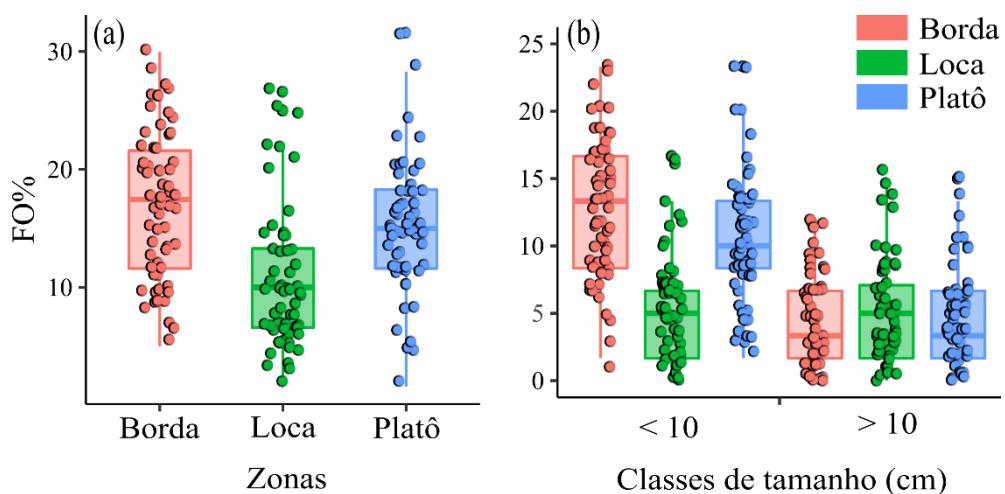


Figura 2. Frequência de ocorrência total (a) e por classes de tamanho (b) entre as zonas recifais.

Dentre todas as espécies registradas, 15 ocorreram nas três zonas, sendo elas *Abuduf saxatilis*, *Acanthurus bahianus*, *Acanthurus chirurgus*, *Acanthurus coeruleus*, *Coryphopterus glaucofraenum*, *Haemulon aurolineatum*, *Haemulon parra*, *Haemulon plumbieri*, *Halichoeres brasiliensis*, *Halichoeres poeyi*, *Labrisomus nuchipinnis*, *Scarus zelindae*, *Sparisoma axillare*, *Stegastes fuscus* e *Stegastes variabilis*.

A borda e as locais recifais apresentaram o maior número de espécies em comum. As seguintes espécies foram registradas nessas duas zonas: *Anisotremus moricandi*, *Anisotremus virginicus*, *Cephalopholis fulva*, *Epinephelus adscensionis*, *Pareques acuminatus*,

Scarus trispinosus, *Serranus flaviventris* e *Spalisoma frondosum*. As espécies *Lutjanus jocu* e *Ophioblennius trinitatis* ocorreram apenas na borda e no platô.

Quanto aos registros exclusivos por zona recifal, *Carangoides bartholomaei*, *Ocyurus chrysurus*, *Haemulon squamipinna*, *Haemulon atlanticus* e *Spalisoma amplum* ocorreram apenas na borda, *Gymnothorax funebris*, *Myrichthys ocellatus*, *Holocentrus adscensionis*, *Myripristis jacobus*, *Alphestes afer*, *Lutjanus analis*, *Anisotremus surinamensis*, *Odonostcion dentex* e *Pempheris schomburgkii* nas locas, e *Mugil curema*, *Scorpaena plumieri* e *Malacoctenus delalandii* no platô.

A partir dos dados de presença e ausência das espécies, a análise de nMDS apontou agrupamentos para cada zona recifal, com maior relação entre as locas e a borda. De acordo com o teste de ANOSIM, houve diferenças significativas entre essas zonas ($R: 0.28$; $p < 0.001$) (Fig. 3).

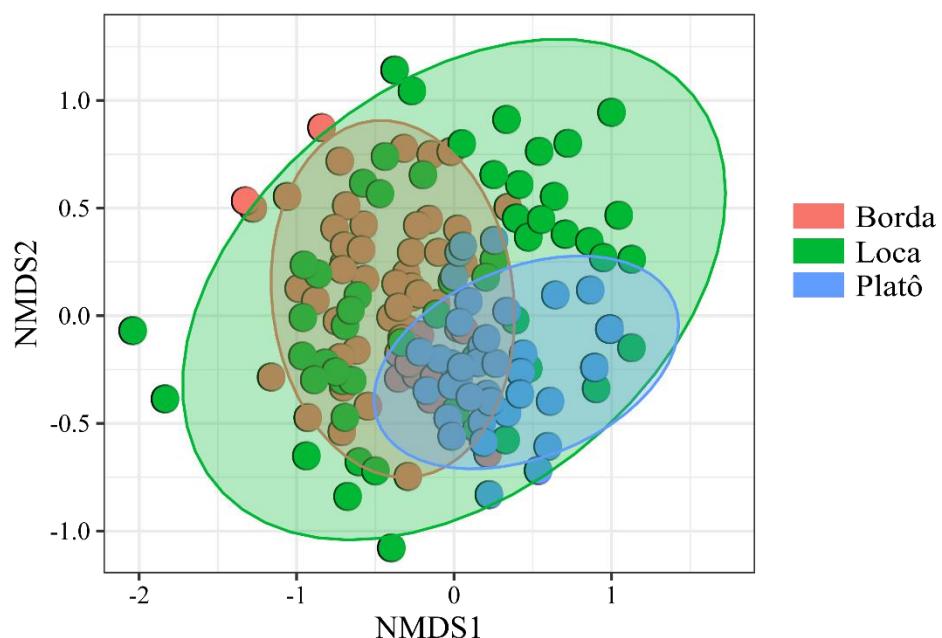


Figura 3. Relação da composição de espécies (presença/ausência) entre as zonas recifais, avaliada a partir do Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS), aplicando-se o índice de Jaccard.

Na borda e nas locas recifais, houve maior registro de espécies raras ($FO < 5\%$) e ocasionais ($FO: 10 - 30\%$), enquanto no platô a maioria das espécies foi classificada como incomum ($FO: 5 - 10\%$) e rara. As espécies com maior frequência de ocorrência ($> 50\%$) na borda recifal foram *Spalisoma axillare* (75%), *Haemulon parra* (62%), *Acanthurus coeruleus* (58%), *Stegastes fuscus* (57%) e *Halichoeres brasiliensis* (53%). Nas locas, a espécie mais frequente foi *S. fuscus* (57%). No platô, *S. fuscus* ocorreu em todos os censos realizados, seguido por *S. axillare* (57%), sendo essas as espécies mais comuns (Fig. 4) (Tab. 1).



Figura 4. Frequência de ocorrência (FO%) por espécie entre as zonas recifais (borda, loca e platô).

Tabela 1. Espécies registradas em diferentes zonas recifais, indicando as classes de tamanho (CTs) observadas: < 10 cm e > 10 cm; e a frequência de ocorrência (Fo): MC (muito comum), CO (comum), OC (ocasional), IN (incomum) e RA (raro). NR: não registrado.

Espécies	CTs (cm)	Zonas recifais		
		Borda (Fo)	Loca (Fo)	Platô (Fo)
Muraenidae				
<i>Gymnothorax funebris</i>	>10	NR	RA	NR
Ophichthidae				
<i>Myrichthys ocellatus</i>	>10	NR	RA	NR
Mugilidae				
<i>Mugil curema</i>	>10	NR	NR	RA
Holocentridae				
<i>Holocentrus adscensionis</i>	>10	NR	IN	NR
<i>Myripristis jacobus</i>	< 10; >10	NR	RA	NR
Scorpaenidae				
<i>Scorpaena plumieri</i>	>10	NR	NR	RA
Serranidae				
<i>Serranus flaviventris</i>	< 10	RA	RA	NR
Epinephelidae				
<i>Alphestes afer</i>	>10	NR	IN	NR
<i>Cephalopholis fulva</i>	>10	RA	IN	NR
<i>Epinephelus adscensionis</i>	< 10; >10	RA	OC	NR
Carangidae				
<i>Carangoides bartholomaei</i>	< 10	RA	NR	NR
Lutjanidae				
<i>Lutjanus analis</i>	>10	NR	RA	NR
<i>Lutjanus jocu</i>	>10	IN	NR	IN
<i>Ocyurus chrysurus</i>	>10	RA	NR	NR
Haemulidae				
<i>Anisotremus moricandi</i>	< 10; >10	OC	CO	NR
<i>Anisotremus surinamensis</i>	>10	NR	RA	NR
<i>Anisotremus virginicus</i>	< 10; >10	CO	OC	NR
<i>Haemulon parra</i>	< 10; >10	MC	OC	OC

Continua na próxima página

Espécies	CTs (cm)	Zonas recifais		
		Borda (<i>F_o</i>)	Loca (<i>F_o</i>)	Platô (<i>F_o</i>)
<i>Haemulon plumieri</i>	< 10; >10	OC	OC	RA
<i>Haemulon squamipinna</i>	< 10; >10	IN	NR	NR
<i>Haemulon atlanticus</i>	< 10	RA	NR	NR
Sciaenidae				
<i>Odontoscion dentex</i>	< 10; >10	NR	OC	NR
<i>Pareques acuminatus</i>	< 10; >10	RA	OC	NR
Pempheridae				
<i>Pempheris schomburgkii</i>	< 10	NR	RA	NR
Pomacentridae				
<i>Abudefduf saxatilis</i>	< 10; >10	CO	OC	CO
<i>Stegastes fuscus</i>	< 10; >10	MC	MC	MC
<i>Stegastes variabilis</i>	< 10	OC	IN	CO
Labridae				
<i>Halichoeres brasiliensis</i>	< 10; >10	MC	CO	OC
<i>Halichoeres poeyi</i>	< 10; >10	OC	OC	IN
<i>Scarus trispinosus</i>	>10	IN	RA	NR
<i>Scarus zelindae</i>	< 10	IN	RA	RA
<i>Sparisoma amplum</i>	>10	RA	NR	NR
<i>Sparisoma axillare</i>	< 10; >10	MC	CO	MC
<i>Sparisoma frondosum</i>	>10	RA	RA	NR
Labrisomidae				
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	< 10; >10	IN	IN	RA
<i>Malacoctenus delalandii</i>	< 10	NR	NR	IN
Gobiidae				
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	< 10	CO	OC	IN
Blenniidae				
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	< 10	RA	NR	IN
Acanthuridae				
<i>Acanthurus bahianus</i>	< 10; >10	OC	RA	IN
<i>Acanthurus chirurgus</i>	< 10; >10	OC	IN	IN
<i>Acanthurus coeruleus</i>	< 10; >10	MC	OC	OC

Uso do microhabitat em diferentes zonas recifais

Como observado na PCA, os indivíduos apresentaram variação no uso do microhabitat entre as zonas, com o primeiro e segundo eixo desta análise explicando 28.6% e 13.2% da variação dos dados, respectivamente. Os peixes estiveram mais associados com areia e alga frondosa na borda, com rocha nua e cascalho nas locas, e com matriz de alga epíltica, *Halimeda* spp., coral pétreo e zoantídeo no platô. Entretanto, indivíduos presentes na borda recifal demonstraram maior plasticidade no uso de diferentes substratos (Fig. 5) (Tab.2).

Cada componente do microhabitat apresentou variações significativas ($p < 0.05$) entre as zonas recifais, tanto para o total de indivíduos, como para as classes de tamanho avaliadas (< 10 cm; > 10 cm), de acordo com os testes de Kruskal Wallis e ANOVA. A frequência de uso dos componentes e os resultados dessas análises constam na tabela 3.

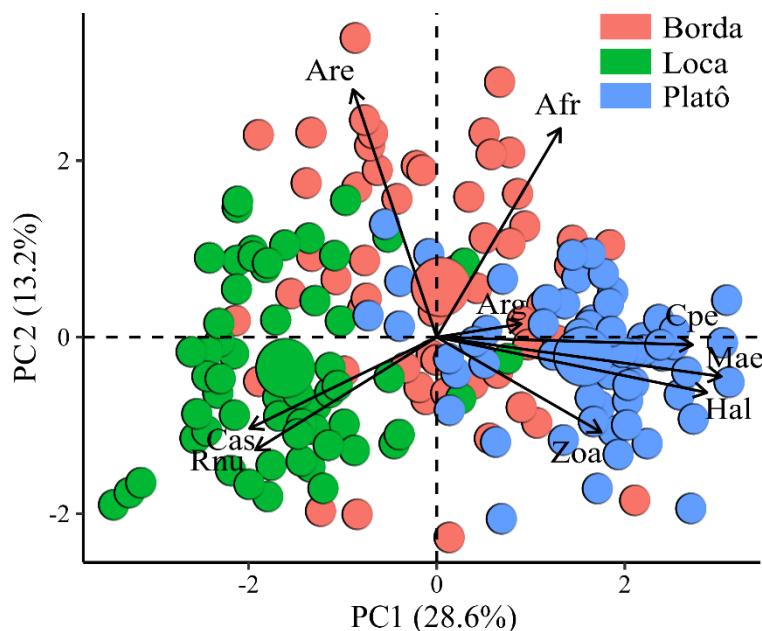


Figura 5. Análise de componentes principais para o uso do microhabitat dos peixes em diferentes zonas recifais.

Tabela 2. Resultados da análise de componentes principais (PC1, PC2) para o uso do microhabitat entre as zonas recifais.

Eixos	Valores dos componentes									Auto- valores	Proporção explicada
	Afr	Are	Arg	Cas	Cpe	Hal	Mae	Rnu	Zoa		
PC1	0.21	0.14	0.14	0.31	0.43	0.46	0.48	0.30	0.28	2.57	28.6
PC2	0.55	0.66	0.03	0.24	0.02	0.14	0.10	0.30	0.25	1.19	13.2

Tabela 3. Médias e testes de ANOVA (dados paramétricos) e Kruskal Wallis (dados não paramétricos) para uso do microhabitat entre as zonas recifais (borda, loca e platô).

Componentes do microhabitat	Frequência (médias) do uso do microhabitat						ANOVA/Kruskal Wallis		
	Borda		Loca		Platô		Chi-Square/F	df	p
	Média	DP	Média	DP	Média	DP			
Total									
Alga frondosa	18.68	27.4	7.66	16.74	19.41	30.46	28.21	2	< 0.001
Areia	14.34	26.78	10.54	20.44	0.38	3.26	33.18	2	< 0.001
Argila	7.92	18.68	3.74	14.43	1.79	7.4	6.88	2	0.03
Cascalho	16.57	27.63	16.35	22.98	0.29	3.64	75.29	2	< 0.001
Coral pétreo	9	16.81	2.08	7.8	8.73	15.89	43.54	2	< 0.001
<i>Halimeda</i> spp.	4.4	12.34	0.11	0.99	16.82	25.49	62.67	2	< 0.001
M. alga epilítica	20.34	28.21	9.2	16.79	43.92	36.62	58.9	2	< 0.001
Rocha nua	2.78	10.28	49.41	31.22	3.22	10.91	74.32	2	< 0.001
Zoantídeo	0.08	2.02	0.21	1.77	2.19	8.86	40.9	2	< 0.001
< 10 cm									
Alga frondosa	17.39	26.19	8.46	18.1	23.76	32.04	46.18	2	< 0.001
Areia	14.96	27.5	11.06	21.65	0.46	3.59	107.99	2	< 0.001
Argila	7.06	17.31	3.43	15.14	2.16	8.47	22.62	2	< 0.001
Cascalho	17.11	28.29	19.08	25.16	0.13	2.12	190.35	2	< 0.001

Continua na próxima página

Componentes do microhabitat	Frequência (médias) do uso do microhabitat						ANOVA/Kruskal Wallis		
	Borda		Loca		Platô		Chi-Square/F	df	p
	Média	DP	Média	DP	Média	DP			
Coral pétreo	9.42	17.24	2.78	9.41	8.29	15.56	46.13	2	< 0.001
<i>Halimeda</i> spp.	4.67	12.69	0.13	0.94	19.16	26.69	163.99	2	< 0.001
M. alga epilítica	20.13	28.11	9.50	15.84	37.12	36.04	101.75	2	< 0.001
Rocha nua	2.35	9.34	44.86	32.58	3.55	11.27	458.94	2	< 0.001
Zoantídeo	0.10	2.33	0.18	1.38	1.11	6.33	35.55	2	< 0.001
> 10 cm									
Alga frondosa	22.38	30.40	6.83	15.20	9.38	23.64	33.16	2	< 0.001
Areia	12.54	24.61	10	19.15	0.18	2.34	45.03	2	< 0.001
Argila	10.37	22.05	4.05	13.68	0.95	3.87	24	2	< 0.001
Cascalho	15.03	25.65	13.51	20.17	0.67	5.78	72.33	2	< 0.001
Coral pétreo	7.79	15.47	1.35	5.59	9.75	16.63	57.22	2	< 0.001
<i>Halimeda</i> spp.	3.64	11.27	0.1	1.03	11.44	21.63	57.68	2	< 0.001
M. alga epilítica	20.97	28.57	8.89	17.76	59.6	33.06	193.57	2	< 0.001
Rocha nua	4.02	12.55	54.13	29.09	2.48	10.03	353.56	2	< 0.001
Zoantídeo	0.03	0.39	0.24	2.1	4.69	12.61	53.15	2	< 0.001

Continua na próxima página

Componentes do microhabitat	Frequência (médias) do uso do microhabitat						ANOVA/Kruskal Wallis		
	Borda		Loca		Platô		Chi-Square/F	df	p
	Média	DP	Média	DP	Média	DP			
<i>S. fuscus</i>									
Alga frondosa	12.3	23.29	7.64	19.88	12.37	26.15	496.4	2	0.45
Areia	8.07	20.6	9.8	18.89	0.64	4.29	46.05	2	< 0.001
Argila	4.61	13.6	3.43	12.26	2.37	8.47	124.27	2	0.27
Cascalho	9.23	16.9	14.5	23.83	0.51	4.81	79.77	2	< 0.001
Coral pétreo	15.57	23.1	6.56	13.05	10	16.7	5.88	2	0.052
<i>Halimeda</i> spp.	8.55	19.76	0.19	0.98	13.5	24.94	17.71	2	< 0.001
M. alga epilítica	37.78	32.62	21.47	24.08	53.47	35.19	40.85	2	< 0.001
Rocha nua	2.78	8.87	36.07	33.56	3.16	11.9	95.28	2	< 0.001
Zoantídeo	1.05	6.95	0.19	1.4	3.76	11.46	13.78	2	< 0.001
<i>S. axillare</i>									
Alga frondosa	29.66	31.54	7.7	15.55	34.87	32.5	28.83	2	< 0.001
Areia	8.94	20.16	9.9	19.39	0.0	0.0	20.65	2	< 0.001
Argila	8.77	17.86	8.5	18.63	0.3	2.76	17.58	2	< 0.001
Cascalho	12.54	22.15	11.3	18.4	0.0	0.0	32.51	2	< 0.001

Continua na próxima página

Componentes do microhabitat	Frequência (médias) do uso do microhabitat								ANOVA/Kruskal Wallis	
	Borda		Loca		Platô		Chi-Square/F	df	p	
	Média	DP	Média	DP	Média	DP				
Coral pétreo	7.45	14.54	0.2	1.41	7.62	15.36	22.55	2	< 0.001	
<i>Halimeda</i> spp.	6.31	14.05	0.2	1.41	22.07	26.02	48.54	2	< 0.001	
M. alga epilítica	23	28.62	12.7	16.26	32.25	35.47	2.37	2	0.02	
Rocha nua	3.3	11.4	45.3	26.17	2.37	7.08	36.27	2	< 0.001	
Zoantídeo	0.0	0.0	0.4	2.82	0.12	0.77	2.81	2	0.20	

Em negrito: valores significativos entre as zonas.

Considerando que *Stegastes fuscus* e *Sparisoma axillare* foram frequentes nas três zonas recifais, o uso do microhabitat por essas espécies foi avaliado. Matriz de alga epilítica foi utilizada com maior frequência por *S. fuscus* no platô e na borda, enquanto *S. axillare* utilizou principalmente alga frondosa nessas duas zonas. Rocha nua foi o item mais importante para ambas as espécies nas locais. O uso do microhabitat por *S. fuscus* diferiu entre as zonas para a maioria dos itens avaliados ($p < 0.05$), exceto para alga frondosa, argila e coral pétreo. Por outro lado, zoantídeo foi o único item que não apresentou relação positiva para *S. axillare* (Fig.6).

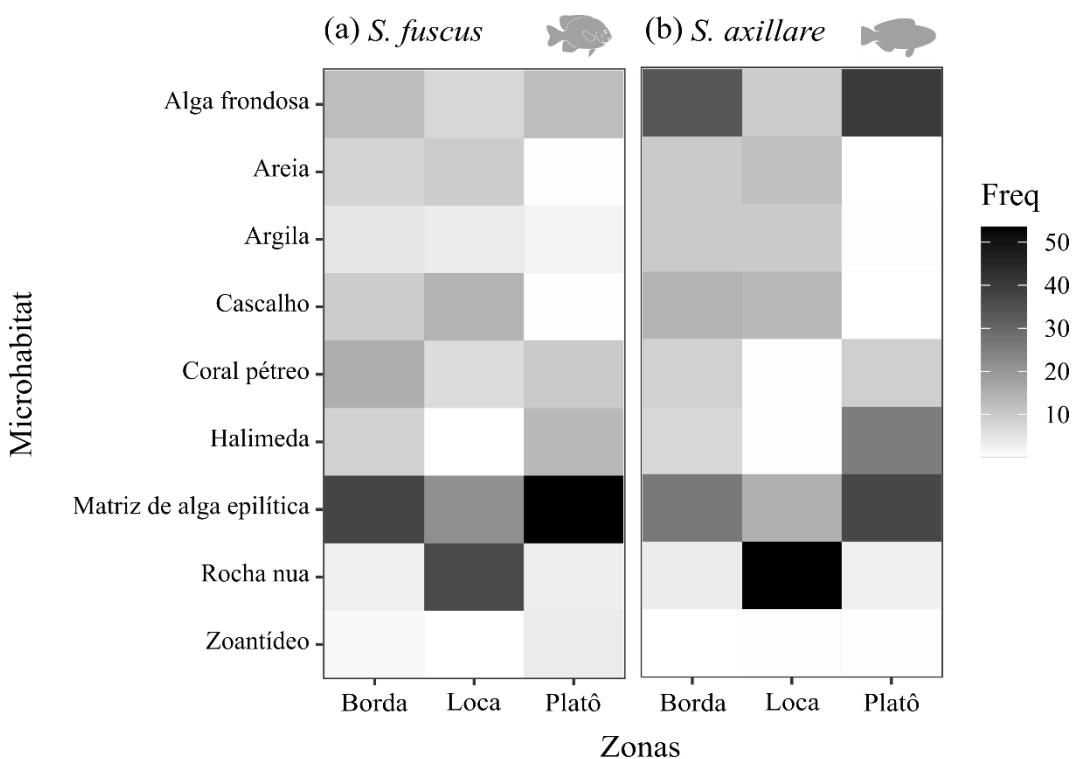


Figura 6. Uso do microhabitat pelas espécies mais frequentes nas zonas recifais. Frequência de uso do microhabitat por *Stegastes fuscus* (a) e *Sparisoma axillare* (b). Ícones: thenounproject.com e pacote Fishualize.

Relação entre microhabitat e atividades

As atividades dos indivíduos diferiram entre as zonas recifais ($p < 0.001$). A frequência de indivíduos forrageando foi maior na borda e no platô recifal, sendo significativa para essas duas zonas. Indivíduos em nado ativo foram frequentes em todas as zonas, porém houve relações positivas apenas para a borda recifal. Durante o repouso, os indivíduos estiveram altamente associados às locais recifais, com resultados significativos para esta zona (Fig. 7).

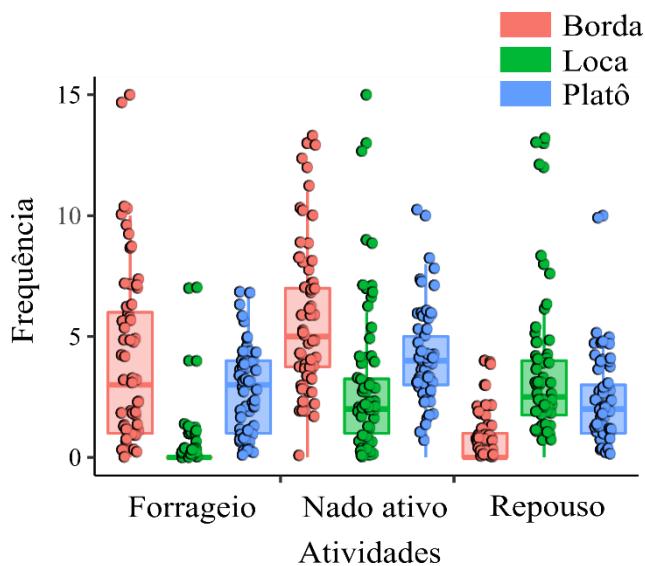


Figura 7. Frequência de atividades de forrageio, nado ativo e repouso entre as zonas recifais.

Grande parte das atividades de forrageio na borda recifal esteve relacionada com herbívoros (FO = 73%), representados principalmente por *Sparisoma axillare* (móvel), seguido por invertívoros (FO = 17%). Da mesma forma, herbívoros apresentaram maior frequência de forrageio no platô recifal (FO = 89%), com destaque para *Stegastes fuscus* (territorial). Nas locas recifais, todos os grupos tróficos apresentaram uma baixa frequência de forrageio (Fig. 8).

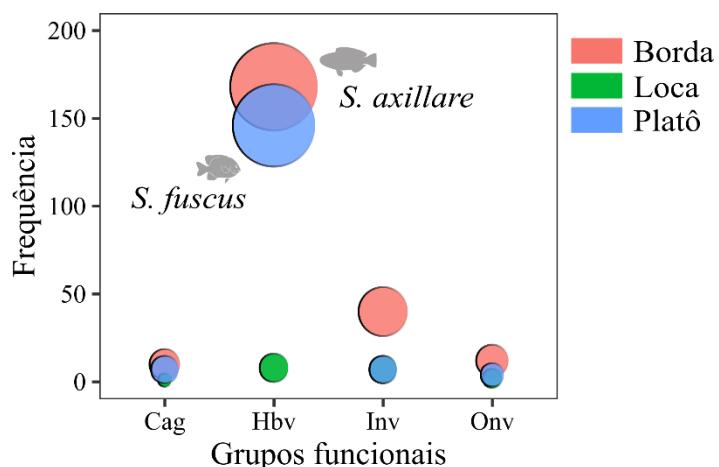


Figura 8. Frequência de forrageio por grupos tróficos entre as zonas recifais. Ícones: thenounproject.com e pacote Fishualize.

As análises de redundância (RDA) apontaram resultados significativos ($p < 0.001$) para a relação entre as atividades e o microhabitat das espécies nas zonas recifais. Durante o forrageio, os peixes estiveram principalmente associados a alga frondosa, areia, cascalho, coral pétreo e argila na borda recifal. No platô, houve maior associação com matriz de alga

epilítica, *Halimeda* spp. e alga frondosa (Fig. 9-a). Em relação ao nado ativo, esses indivíduos foram mais associados a cascalho e areia na borda, rocha nua nas locas, e matriz de alga epilítica e *Halimeda* spp. no platô (Fig. 9-b). Os indivíduos em repouso nas locas estiveram associados a rocha nua, cascalho e areia, além de matriz de alga epilítica e *Halimeda* spp. no platô (Fig. 9-c). Uma vez que a frequência de indivíduos em forrageio nas locas e em repouso na borda recifal foi baixa, não foram encontradas relações significativas para esses comportamentos.

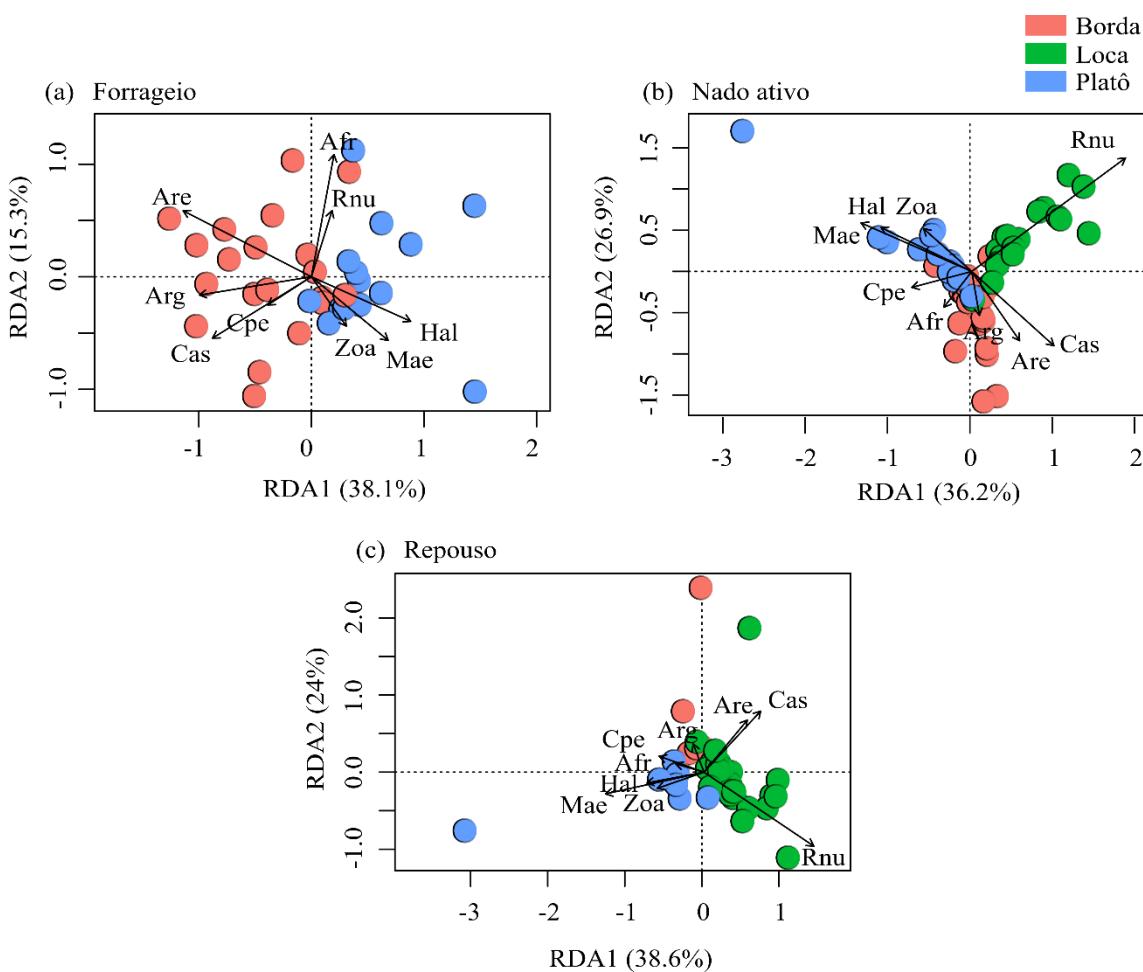


Figura 9. Análises de redundância (RDA) para a relação entre microhabitat e atividades de forrageio (a), nado ativo (b) e repouso (c) entre as zonas recifais.

Os peixes menores que 10 cm em atividades de forrageio estiveram associados principalmente a alga frondosa, areia, cascalho e argila (borda); matriz de alga epilítica, alga frondosa e *Halimeda* spp. (platô) (Fig. 10-a). Durante o nado ativo houve maior associação a cascalho e areia (borda); rocha nua (locas); *Halimeda* spp. e matriz de alga epilítica (platô) (Fig. 10-c). Enquanto em repouso, esses indivíduos apresentaram relação com rocha nua, cascalho e areia (locas); matriz de alga epilítica e *Halimeda* spp. (platô) (Fig. 10-e). Indiví-

duos maiores que 10 cm em atividade de forrageio utilizaram principalmente alga frondosa, areia, argila, cascalho (borda); matriz de alga epilítica e *Halimeda* spp. (platô) (Fig. 10-b). Enquanto durante o nado ativo apresentaram maior associação com cascalho (borda); rocha nua (locas); matriz de alga epilítica e zoantídeo (platô) (Fig. 10-d). Quando em repouso, esses peixes estiveram mais associados a rocha nua, cascalho, areia (locas); e matriz de alga epilítica e coral pétreo (platô) (Fig. 10-f).

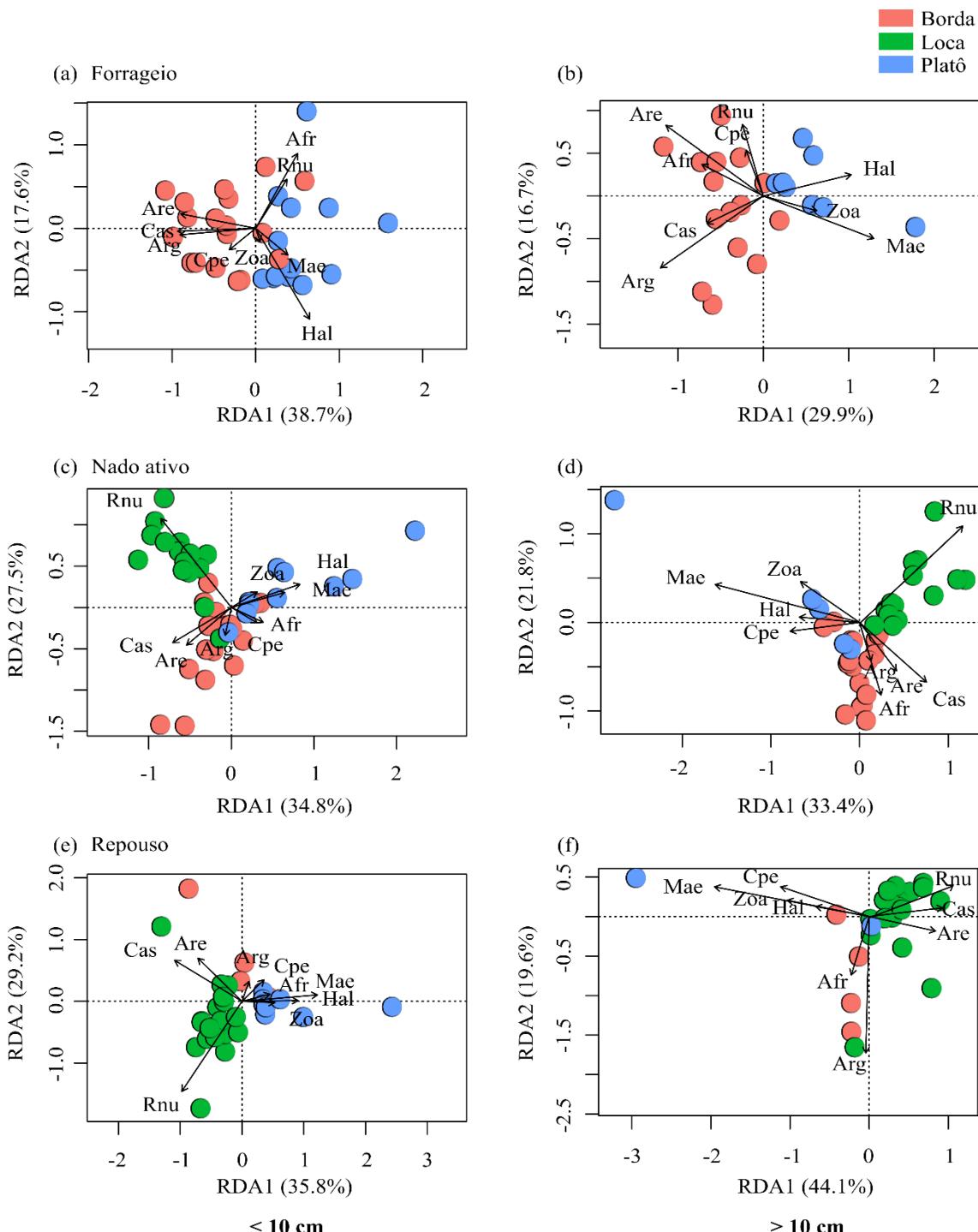


Figura 10. Análises de redundância para a relação entre microhabitat e atividades de forrageio (a, b), nado ativo (c, d) e repouso (e, f) para indivíduos em diferentes classes de tamanho (< 10 cm; > 10 cm) entre as zonas recifais.

Durante o forrageio, *Stegastes fuscus* apresentou maior relação com cascalho na borda e matriz de alga epilítica e zoantídeo no platô, enquanto *Sparisoma axillare* esteve mais associada à alga frondosa na borda e *Halimeda* spp. no platô. Não houve relações entre essa atividade e microhabitat nas locas recifais (Fig. 11-a).

Durante o nado ativo, *Stegastes fuscus* apresentou maior relação com matriz de alga epilítica e zoantídeo no platô, e rocha nua nas locas, não sendo observadas relações entre o microhabitat e essa atividade na borda recifal para essa espécie. Por outro lado, *Sparisoma axillare* esteve principalmente associada à alga frondosa na borda, rocha nua nas locas e *Halimeda* spp. no platô durante essa atividade (Fig. 11-b).

Durante o repouso, *Stegastes fuscus* esteve associada a cascalho e rocha nua (locas), matriz de alga epilítica e zoantídeo (platô). *Sparisoma axillare* apresentou maior associação com areia e argila nas locas, e *Halimeda* spp., coral pétreo e alga frondosa no platô. Na borda não houve relações entre microhabitat e repouso para essas espécies (Fig. 11-c).

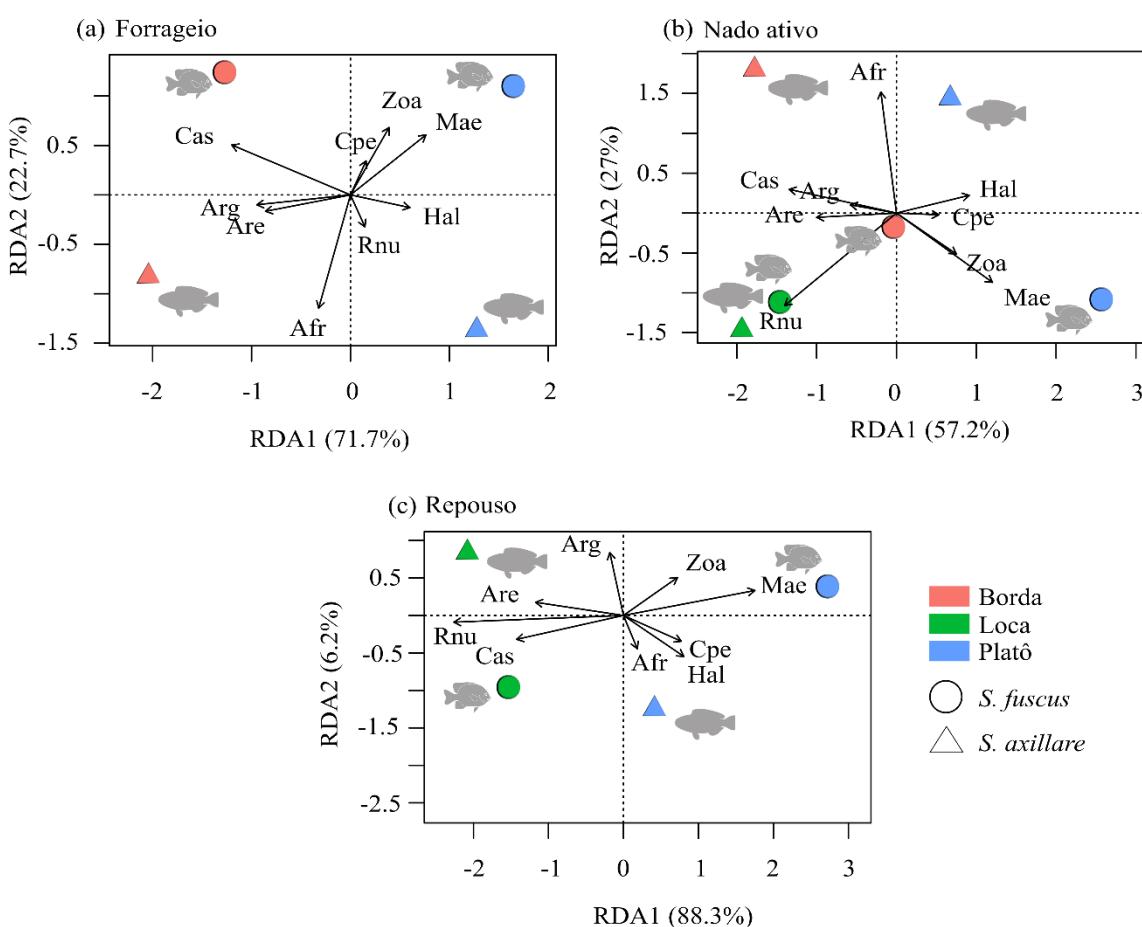


Figura 11. Análise de redundância (RDA) para a relação entre microhabitat e atividades de forrageio (a), nado ativo (b) e repouso (c) das espécies mais frequentes (*S. fuscus* e *S. axillare*) entre as zonas recifais. Ícones: thenounproject.com e pacote Fishualize.

Tabela 4. Resultados da análise de redundância (RDA) (eixos 1, 2), indicando os valores de cada componente relacionado com atividades de forrageio, nado ativo e repouso para o total de indivíduos e entre as classes de tamanho (< 10 cm; > 10 cm).

Itens	Forrageio		Nado ativo		Repouso	
	RDA1	RDA2	RDA1	RDA2	RDA1	RDA2
Total						
Alga frondosa	0.10	0.69	-0.14	-0.19	-0.20	0.06
Areia	-0.57	0.37	0.24	-0.37	0.31	0.42
Argila	-0.50	-0.10	0.03	-0.23	-0.07	0.22
Cascalho	-0.44	-0.34	0.41	-0.40	0.40	0.49
Coral pétreo	-0.19	-0.16	-0.30	-0.08	-0.32	0.12
<i>Halimeda</i> spp.	0.44	-0.25	-0.45	0.23	-0.41	-0.08
Matriz de alga epilítica	0.34	-0.36	-0.56	0.26	-0.70	-0.17
Rocha nua	0.09	0.37	0.77	0.61	0.78	-0.59
Zoantídeo	0.15	-0.27	-0.24	0.33	-0.33	-0.13
Autovalores	0.49	0.19	0.80	0.59	0.94	0.58
Proporção explicada	0.38	0.15	0.36	0.26	0.38	0.24
< 10 cm						
Alga frondosa	0.28	0.61	0.26	-0.13	0.24	0.06
Areia	-0.50	0.11	-0.37	-0.33	-0.38	0.39
Argila	-0.50	-0.05	-0.05	-0.24	0.06	0.18
Cascalho	-0.52	-0.02	-0.49	-0.31	-0.58	0.37
Coral pétreo	-0.17	-0.17	0.21	-0.13	0.19	0.19
<i>Halimeda</i> spp.	0.36	-0.74	0.57	0.20	0.49	0.00
Matriz de alga epilítica	0.21	-0.21	0.44	0.13	0.66	0.05
Rocha nua	0.20	0.40	-0.59	0.79	-0.52	-0.83
Zoantídeo	0.02	-0.11	0.21	0.13	0.28	-0.01
Autovalores	0.47	0.20	0.77	0.60	0.88	0.72
Proporção explicada	0.38	0.16	0.34	0.27	0.35	0.29
> 10 cm						
Alga frondosa	-0.33	0.19	0.11	-0.43	-0.09	-0.36
Areia	-0.53	0.44	0.19	-0.28	0.34	-0.09
Argila	-0.56	-0.45	0.06	-0.22	-0.01	-0.86

Continua na próxima página

Itens	Forrageio		Nado ativo		Repouso	
	RDA1	RDA2	RDA1	RDA2	RDA1	RDA2
Cascalho	-0.30	-0.17	0.35	-0.35	0.37	0.05
Coral pétreo	-0.09	0.28	-0.37	-0.05	-0.45	0.18
<i>Halimeda</i> spp.	0.48	0.13	-0.32	0.03	-0.27	0.06
Matriz de alga epilítica	0.60	-0.26	-0.77	0.22	-0.79	0.18
Rocha nua	-0.11	0.45	0.80	0.58	0.88	0.22
Zoantídeo	0.29	-0.09	-0.31	0.24	-0.42	0.10
Autovalores	0.80	0.45	0.98	0.64	1.07	0.47
Proporção explicada	0.29	0.16	0.33	0.21	0.44	0.19
<i>S. fuscus</i> e <i>S. axillare</i>						
Alga frondosa	-0.16	-0.80	-0.07	0.74	0.06	-0.32
Areia	-0.45	-0.11	-0.40	-0.02	-0.44	0.12
Argila	-0.49	-0.07	-0.23	0.05	-0.06	0.61
Cascalho	-0.63	0.35	-0.54	0.14	-0.53	-0.02
Coral pétreo	0.08	0.24	0.21	-0.01	0.29	-0.25
<i>Halimeda</i> spp.	0.31	-0.09	0.36	0.10	0.30	-0.39
Matriz de alga epilítica	0.40	0.42	0.48	-0.42	0.66	0.24
Rocha nua	0.07	-0.22	-0.56	-0.56	-0.85	-0.06
Zoantídeo	0.20	0.47	0.30	-0.25	0.27	0.36
Autovalores	0.49	0.15	0.86	0.40	1.31	0.09
Proporção explicada	0.71	0.22	0.57	0.27	0.88	0.06

2.4 DISCUSSÃO

Os atributos presentes em cada zona recifal, relacionados à composição de espécies, uso do microhabitat e atividades dos peixes, foram evidentes. O padrão de distribuição espacial das espécies esteve associado aos seus aspectos ecológicos, como áreas de alimentação, repouso e locomoção. Além disso, foram identificadas variações no uso do habitat entre as diferentes classes de tamanho. Assim, cada zona recifal mantém assembleias de peixes com características específicas, que podem ser consistentes ao longo do tempo (Green, 1996), fornecendo os recursos necessários aos diferentes estágios do ciclo de vida dos indivíduos.

Variações nas assembleias de peixes em recifes costeiros rasos do nordeste brasileiro são impulsionadas pela disponibilidade de recursos entre as zonas desses ambientes, refletindo na segregação espacial dos grupos tróficos ao longo do gradiente recifal (Medeiros et al., 2010). Na borda recifal, é provável que o maior registro de peixes por espécie se deva ao fato de que as agregações entre espécies são mais frequentes nessa zona, principalmente durante interações alimentares. Em contraste, nas locas, houve uma baixa frequência de forrageio, enquanto no platô a espécie dominante foi *S. fuscus*.

Em recifes costeiros, os abrigos resguardam os peixes de grandes correntezas (Harborne et al., 2012) e de alta irradiação solar (Khan et al., 2017), assim, tais aspectos podem estar relacionados com a maior riqueza nas locas recifais. Espécies exclusivas, a maioria de hábito noturno, também foram comuns nas locas, sendo avistadas a maior parte do tempo em repouso, corroborando diversos estudos acerca do uso desses habitats por esses indivíduos (Nagelkerken et al., 2000; Azzurro et al., 2007; Bassett e Montgomery, 2011).

Os abrigos são fundamentais para a sobrevivência dos peixes recifais jovens, porém a dinâmica do ambiente recifal pode variar de acordo com a região, o que implica em mudanças ontogenéticas no comportamento e na seleção do habitat pelas espécies (Chaves et al., 2013) entre ambientes com diferentes características. Neste estudo, indivíduos menores foram registrados principalmente em zonas expostas, como a borda e o platô recifal, provavelmente devido à baixa presença de grandes predadores nessas áreas (Ticzon et al., 2012).

A presença de sítios adequados para desova, alimentação e proteção atrai herbívoros territoriais, como *S. fuscus*, para substratos que possuem esses recursos (Cheney e Côte, 2003; Medeiros et al., 2011), como o platô recifal, onde essa espécie é frequentemente encontrada, o que pode resultar na exclusão de outras espécies dessa zona (Osório et al., 2006;

Eurich et al., 2018). De acordo com Oakley-Cogan et al. (2020), esses grupos são comuns em zonas recifais com alta energia.

O uso de diferentes substratos entre as zonas recifais pela maioria dos indivíduos reflete no padrão de distribuição das assembleias de peixes nesses ambientes, como observado no presente estudo, em que diferentes componentes dominaram o microhabitat das espécies em cada zona. Considerando que a competição é um fator intimamente relacionado com a estruturação do microhabitat, principalmente de espécies similares (Depczynski e Bellwood, 2004), a utilização de vários recursos pode minimizar a pressão (Eurich et al., 2018) sobre os alimentos, por exemplo, mantendo as interações nessas comunidades (Canterle et al., 2020).

O tipo de habitat bentônico selecionado por peixes recifais em fases iniciais determina a sobrevivência e desenvolvimento desses indivíduos (Coker et al., 2013). Assim, o particionamento do microhabitat entre as zonas por indivíduos dentro de uma mesma classe de tamanho é um mecanismo que permite a coexistência das espécies em um espaço reduzido (Ross, 1986; Eurich et al., 2018). De forma geral, as mudanças no microhabitat entre as zonas recifais podem otimizar as atividades desses peixes e diminuir as taxas de encontro entre indivíduos de uma mesma fase ontogenética (Bradley et al., 2019; Fontoura et al., 2019).

Apesar das relações positivas dos peixes com vários substratos entre as zonas recifais, os principais determinantes na escolha do habitat foram macroalga e rocha nua, que apresentaram uma alta porcentagem no microhabitat dos indivíduos, sendo o primeiro frequentemente utilizado em áreas expostas, como a borda e o platô, e o segundo nas locas. Corroborando La Mesa et al. (2006), esses componentes são fortes preditores na seleção do habitat pelas espécies.

A relação entre as espécies herbívoras e os microhabitats é importante para a manutenção dos ambientes recifais (Bellwood et al., 2004; Canterle et al., 2020). A alta frequência desses peixes em habitats costeiros tropicais, em especial labrídeos e pomacentrídeos (Pinheiro et al., 2018; Araújo et al., 2020), induz o desenvolvimento de estratégias de coexistência pelas espécies, podendo influenciar, inclusive, a partição de recursos em uma mesma zona (Bellwood et al., 2006; Eurich et al., 2018), como observado entre *S. axillare* e *S. fuscus*, que apresentaram relações significativas com alga frondosa e matriz de alga epíltica, respectivamente, na borda e no platô recifal.

O padrão de distribuição espacial dos grupos tróficos nos recifes costeiros, juntamente com os aspectos ecológicos das espécies, as características físicas e biológicas

do substrato e a presença de predadores, refletem na variação das atividades dos peixes nesses ambientes (Oakley-Cogan et al., 2020). O impacto do forrageio, por exemplo, apresenta diferenças entre áreas expostas e abrigadas, o que acarreta mudanças significativas na estrutura das comunidades ao longo do gradiente recifal (Fox e Bellwood, 2007; Longo et al., 2015).

No nordeste brasileiro, a abundância dos grupos tróficos, e consequentemente as atividades das espécies, variam entre as zonas recifais (Medeiros et al., 2010). Agregações durante o forrageio, como interações “seguidor-nuclear” (Pereira et al., 2011, 2012; Inagaki et al., 2019), otimizam a obtenção de alimento pelas espécies, sendo registradas principalmente na borda recifal. Essas interações podem explicar as altas taxas dessa atividade por todos os grupos tróficos nessa zona recifal, além da disponibilidade de recursos.

Interações entre o comportamento e as atividades dos peixes estão intimamente relacionadas à composição bêntica em ambientes recifais (Canterle et al., 2020). As relações microhabitat-atividade apresentaram grandes variações entre as zonas recifais, inclusive para os indivíduos de diferentes classes de tamanho. Entretanto, dentro de uma mesma zona, foram observadas poucas diferenças, exceto para as espécies com alta frequência, como *S. axillare* e *S. fuscus*, que selecionaram diferentes substratos durante suas respectivas atividades. Esses resultados estão em consonância com outros estudos que indicam uma forte partição de nicho por ambas as espécies em recifes costeiros tropicais (Medeiros et al., 2010; Cordeiro et al., 2016; Pimentel et al., 2018).

A coexistência de espécies pertencentes a grupos tróficos dominantes em uma mesma zona recifal, como os herbívoros, é possível devido às variações no uso do microhabitat por esses peixes, que apresentam preferência por diferentes substratos. O particionamento de nicho, especialmente no que diz respeito à ecologia trófica, é fundamental para a permanência das espécies em habitats com recursos limitados, sendo comum entre peixes com características ecológicas semelhantes (Eurich et al., 2018), com uma forte evidência em labrídeos e pomacentrídeos (Waldner e Robertson, 1980; Bellwood et al., 2006).

Utilizar múltiplos recursos ao longo do gradiente recifal, como zonas de alimentação e repouso, otimiza as atividades das espécies e diminui a frequência de encontros por predadores, aumentando as chances de sobrevivência dos peixes em fases iniciais (Chaves et al., 2013; Bradley et al., 2019; Fontoura et al., 2019). Assim, a densidade de indivíduos jovens, frequentes em ambientes costeiros rasos, depende dessa relação entre as espécies e o uso de diferentes microhabitats entre as zonas recifais (Ticzon et al., 2012).

As zonas recifais possuem características tróficas únicas (Oakley-Cogan et al., 2020), considerando as relações entre os peixes e o uso do habitat. A heterogeneidade presente ao longo do gradiente recifal, definida pelas variações na seletividade do microhabitat, resulta em uma menor sobreposição de nicho entre as espécies, o que determina a coexistência entre elas, sendo essencial para a resiliência desses ecossistemas (Eurich et al., 2018; Canterle et al., 2020). Dessa forma, é importante manter as interações entre as zonas recifais, uma vez que a redução dessas interações pode acarretar a desestabilização da estrutura dessas comunidades (Carr et al., 2002).

CONCLUSÃO

Ao longo do sistema recifal avaliado, o uso do microhabitat pelas espécies variou entre diferentes zonas (borda, loca e platô) em termos de proporção e/ou presença de componentes associados ao substrato. Consequentemente, foram observadas alterações na frequência de atividades. Nas zonas com dominância de um recurso específico, como o platô com uma alta porcentagem de cobertura de macroalgas, houve baixa diversidade e interação entre as espécies. Por outro lado, nas zonas com maior variedade de componentes bentônicos, como a borda, a diversidade e a frequência de interações foram maiores.

As locas recifais apresentam uma área de alimentação limitada, resultando em um menor registro de indivíduos. No entanto, essas áreas apresentaram maior riqueza, uma vez que são estruturas utilizadas como refúgio, abrigando tanto indivíduos com hábitos diurnos quanto noturnos.

Referências bibliográficas

- Able, K. W. 2005. A re-examination of fish estuarine dependence: Evidence for connectivity between estuarine and ocean habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64: 5 – 17.
- Afonso, P., Fontes, J., Holland, K. N., & Santos, R. S. 2009. Multi-scale patterns of habitat use in a highly mobile reef fish, the white trevally *Pseudocaranx dentex*, and their implications for marine reserve design. *Marine Ecology Progress Series*, 381: 273 – 286.
- Almany, G. R. 2003. Priority effects in coral reef fish communities. *Ecology*, 84 (7): 1920 – 1935.

- Arakaki, S., & Tokeshi, M. 2006. Short-term dynamics of tidepools fish community: diel and seasonal variation. *Environmental Biology of Fishes*, 76: 221 – 235.
- Araújo, M. E., Pereira, P. H. C., Feitosa, J. L. L., Gondolo, G., Pimenta, D., & Nottingham, M. C. 2009. Feeding behaviour and follower fishes of *Myrichthys ocellatus* (Anguilliformes: Ophichthidae) in the western Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 7 (3): 503 – 507.
- Araújo, M. E., Mattos, F. M. G., Melo, F. P. L., Chaves, L. C. T., Feitosa, C. V., Lippi, D. L., Hackradt, F. C. F., Hackradt, C. W., Nunes, J. L. S., Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., Ferreira-Junior, A. V., Pereira, P. H. C., Macedo, C. H. R., Sampaio, C. L. S., & Feitosa, J. L. L. 2020. Diversity patterns of reef fish along the Brazilian tropical coast. *Marine Environmental Research*, 160, 105038.
- Azzurro, E., Pais, A., Consoli, P., & Andaloro, F. 2007. Evaluating day-night changes in shallow Mediterranean rocky reef fish assemblages by visual census. *Marine Biology*, 151: 2245 – 2253.
- Bassett, D. K., & Montgomery, J. C. 2011. Investigating nocturnal fish populations *in situ* using baited underwater video: With special reference to their olfactory capabilities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 490: 194 – 199.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nystrom, M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429: 827 – 833.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C. Fulton, C. J., & Hoey, A. S. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society*, 273: 101 – 107.
- Bradley, M., Baker, R., Nagelkerken, I., & Sheaves, M. 2019. Context is more important than type in determining use by juvenile fish. *Landscape Ecology*, 34: 427- 442.
- Brock, V. E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management*, 18: 297–308.

- Canterle, A. M., Nunes, L. T., Fontoura, L., Maia, H. A., & Floeter, S. R. 2020. Reef microhabitats mediate fish feeding intensity and agonistic interactions at Príncipe Island Biosphere Reserve, Tropical Eastern Atlantic. *Marine Ecology*, 41 (5), e12609.
- Carr, M. H., Anderson, T. W., & Hixon, M. A. 2002. Biodiversity, population regulation, and the stability of coral-reef fish communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99 (17): 11241-11245.
- Chaves, L. T. C., Pereira, P. H. C., & Feitosa, J. L. L. 2013. Coral reef fish association with macroalgal beds on a tropical reef system in North-eastern Brazil. *Marine and Freshwater Research*, 64: 10101 – 1111.
- Cheal, A. J., Emslie, M., MacNeil, M. A., Miller, I., & Sweatman, H. 2013. Spatial variation in the functional characteristics of herbivorous fish communities and the resilience of coral reefs. *Ecological Applications*, 23(1), 174-188.
- Cheney, K. L., & Côté, I. M. 2003. Habitat choice in adult longfin damselfish: territory characteristics and relocation times. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287: 1 – 12.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., & Van der Velde, G. 2003. Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery-to-coral reef migrations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 1079 – 1089.
- Coker, D. J., Wilson, S. K., & Pratchett, M. S. 2013. Importance of live coral habitat for reef fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24: 89-126.
- Cordeiro, C. A. M. M., Mendes, T. C., Harborne, A. R., & Ferreira, C. E. L. 2016. Spatial distribution of nominally herbivorous fishes across environmental gradients on Brazilian rocky reefs. *Journal of Fish Biology*, 89: 939 – 958.
- Depczynski, M., & Bellwood, D. R. 2004. Microhabitat utilization pattern in cryptobenthic coral reef fish communities. *Marine Biology*, 145: 455 – 463.

English, S., Wilkinson, C., & Baker, V. 1997. Survey Manual for Tropical Marine Resources. 2nd ed. Townsville: Australian Institute of Marine Science.

Eurich, J. G., McCormick, M. I., & Jones, G. P. 2018. Habitat selection and aggression as determinants of fine-scale partitioning of coral reef zones in a guild of territorial damselfishes. *Marine Ecology Progress Series*, 587: 201 – 215.

Fontoura, L., Zawada, K. J. A., D'agata, S., Álvarez-Noriega, M., Baird, A. H., Boutros, N., Dornelas, M., Luiz, O. J., Madin, J. S., Maina, J. M., Pizarro, O., Torres-Pulliza, D., Woods, R. M., & Madin, E. M. P. 2019. Climate-driven shift in coral morphological structure predicts decline of juvenile reef fishes. *Global Change Biology*, 26 (2): 557-567.

Fox, R. J., & Bellwood, D. R. 2007. Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 339: 49-59.

Fox, R. J., & Bellwood, D. R. 2011. Unconstrained by the clock? Plasticity of diel activity rhythm in a tropical reef fish, *Siganus lineatus*. *Functional Ecology*, 25: 1096 – 1105.

Gratwicke, B., & Speight, M. R. 2005. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, 66: 650-667.

Green, A. L. 1996. Spatial, temporal and ontogenetic patterns of habitat use by coral reef fishes (Family Labridae). *Marine Ecology Progress Series*, 133: 1-11.

Harborne, A. R., Mumby, P. J., & Ferrari, R. 2012. The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. *Environmental Biology Fish*, 94: 431-442.

Harvey, E. S., Butler, J. J., McLean, D. L., & Shand, J. 2012. Contrasting habitat use of diurnal and nocturnal fish assemblages in temperate Western Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 426 - 427: 78 – 86.

- Helfman, G. S. 1986. Fish behaviour by day, night and twilight. The behaviour of teleost fishes (ed. T. J. Pitcher). Croom Helm. Londres, pp. 366 – 87.
- Hitt, S., Pittman, S. J., & Nemeth, R. S. 2011. Diel movements of fishes linked to benthic seascape structure in a Caribbean coral reef ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 427: 275 – 291.
- Hixon, M. A., & Beets, J. P. 1989. Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: experiments with artificial reefs. *Bulletin of Marine Science*, 44: 666-680.
- Hobson, E. S. 1972. Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fishery bulletin*, 70 (3): 715 – 740.
- Hobson, E. S. 1973. Diel feeding migrations in tropical reef fishes. *Helgoländer Wiss. Meeresunters*, 24: 361 – 370.
- Inagaki, K. Y., Mendes, T. C., Quimbayo, J. P., Cantor, M., & Sazima, I. 2019. The structure of fish follower-feeding associations at three oceanic islands in southwestern Atlantic. *Environmental Biology of Fishes*, 103: 1 – 11.
- Khan, J. A., Goatley, C. H. R., Brandl, S. J., Tebbett, S. B., & Bellwood, D. R. 2017. Shelter use by large reef fishes: long-term occupancy and the impacts of disturbance. *Coral Reefs*, 36: 1123 – 1132.
- La Mesa, G., Di Muccio, S., & Vacchi, M. 2006. Structure of a Mediterranean cryptobenthic fish community and its relationships with habitat characteristics. *Marine Biology*, 149: 149-167.
- Longo, G. O., Morais, R. A., Martins, C. D. L., Mendes, T. C., Aued, A. W., Cândido, D. V., Oliveira, J. C., Nunes, L. T., Fontoura, L., Sissini, M. N., Teschima, M. M., Silva, M. B., Ramlov, F., Gouvea, L. P., Ferreira, C. E. L., Segal, B., Horta, P. A., & Floeter, S. R. 2015. Between-habitat variation of benthic cover, reef fish assemblage and feeding pressure on the benthos at the only atoll in South Atlantic: Rocas Atoll, NE Brazil. *PLoS ONE*, 10, e127176.

Lowry, M. B., & Suthers, I. M. 1998. Home range, activity and distribution patterns of temperate rocky-reef fish, *Cheilodactylus fuscus*. *Marine Biology*, 132: 569 – 578.

Medeiros, P. R., Souza, A. T., & Ilarri, M. I. 2010. Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the south-western Atlantic Ocean. *Jornal of Fish Biology*, 77: 1599-1615.

Medeiros, P. R., Rosa, R. S., & Francini-Filho, R. B. 2011. Dynamics of fish assemblages on a continuous rocky reef and adjacent unconsolidated habitats at Fernando de Noronha Archipelago, tropical western Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 9 (4): 869-879.

Mumby, P. J., Edwards, A. J., Arias-González, E., Lindeman, K. C., Blackwells, P. G., Gall, A., Gorczynska, M. I., Harborne, A. R., Pescod, C. L., Renken, H., Wabnitz, C. C. C., & Llewellyn, G. 2004. Mangrove enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature*, 427: 533 – 536.

Myers, E. M., Harvey, E. S., Saunders, B. J., & Travers, M. J. 2016. Fine-scale patterns in the day, night and crepuscular composition of a temperate reef fish assemblage. *Marine Ecology*, 37(3), 668-678.

Nagelkerken, I., Dorenbosch, M., Verberk, W. C. E. P., Cocheret de la Morinière, E., & Van der Velde, G. 2000. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean Bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. *Marine Ecology Progress Series*, 194: 55 – 64.

Nagelkerken, I., Roberts, C. M., Van der Velde, G., Dorenbosch, M., Van Riel, M. C., Cocheret de la Morinière, E., & Nienhuis, P. H. 2002. How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine Ecology Progress Series*, 244: 299 – 305.

Oakley-Cogan, A., Tebbett, S. B., & Bellwood, D. R. 2020. Habitat zonation on coral reefs: Structural complexity, nutritional resources and herbivorous fish distributions. *PLoS ONE*, 15 (6): e0233498.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. 2020. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Osório, R., Rosa, I. L., & Cabral, H. 2006. Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology*, 69: 233-242.

Pereira, P. H. C., Feitosa, J. L. L., & Ferreira, B. P. 2011. Mixed-species schooling behaviour and protective mimicry involving coral reef fish from the genus *Haemulon* (Haemulidae). *Neotropical Ichthyology*, 9 (4): 741 – 746.

Pereira, P. H. C., Feitosa, J. L. L., Chaves, L. C. T., & Araújo, M. E. 2012. Reef fish foraging associations: “Nuclear-follower” behaviour or an ephemeral interaction? *Proceedings of the 12th Internal Coral Reef Symposium*, Cairn, Julho de 2012. (Ed. D. Yel- lowlees e T. P. Hughes) (ARC Centre of Excellence for Coral Reef Studies James Cook University, Townsville, Australia).

Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., Macieira, R. M., Carvalho-Filho, A., Anderson, A. B., Bender, M. G., Di Dario, F., Ferreira, C. E. L., Figueiredo-Filho, J., Francini-Filho, R., Gasparini, J. L., Joyeux, J. C, Luiz, O. J., Mincarone, Michael M., Moura, R. L., Nunes, J. A. C. C., Quimbayo, J. P., Rosa, R. S., Sampaio, C. L. S., Sazima, I., Simon, T., Vila- Nova, D. A., & Floeter, S. R. 2018. South-Western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*, 24: 951-965.

Pimentel, C. R., Soares, L. S. H., Macieira, R. M., & Joyeux, J. C. 2018. Trophic relationships in tidepool fish assemblages of the tropical Southwestern Atlantic. *Marine Ecology*, 39 (2), e12496.

QGIS Development Team. 2021. QGIS (3.16.3) Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Revelle, W. 2020. Psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, <https://CRAN.R-project.org/package=psych> Version = 2.0.7.

Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, pp. 352 – 388.

Santos, M. N., Monteiro, C. C., & Gaspar, M. B. 2002. Diurnal variations in the fish assemblage at an artificial reef. *Journal of Marine Science*, 59: S32 – S-35.

Schmitz, L., & Wainwright, P. C. 2011. Nocturnality constrains morphological and functional diversity in the eyes of reef fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 1-14.

Starck, W. A., & Davis, W. P. 1966. Night habits of fishes of Alligator Reef, Florida. *Ichthyologica*, 38: 315 – 355.

Ticzon, V. S., Mumby, P. J., Samaniego, B. R., Bejarano-Chavarro, S., & David, L. T. 2012. Microhabitat use of juvenile coral reef fish in Palau. *Environmental Biology of Fishes*, 95 (3): 355 – 370.

Waldner, R. E., & Robertson, D. R. 1980. Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science*, 30: 171 – 186.

Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York.

CAPÍTULO 3

**DIVERSIDADE DE PEIXES E USO DO HABITAT ENTRE RECIFES
ISOLADOS (*PATCHES*) E CONTÍNUOS EM AMBIENTES
COSTEIROS DO NORDESTE BRASILEIRO**

3. INTRODUÇÃO

A configuração estrutural da paisagem apresenta um forte efeito sobre os organismos, tanto em ecossistemas marinhos como em terrestres, atuando no padrão de distribuição das espécies, e consequentemente em seus aspectos taxonômicos, reprodutivos e ecológicos (Wedding et al., 2011; Duflot et al., 2014; Xu et al., 2014). Logo, a estrutura das comunidades entre ambientes contínuos e fragmentados possuem características distintas em relação à riqueza, abundância e diversidade (Chisholm et al., 2011). Em habitats fragmentados, vertebrados com grande mobilidade, como aves, mamíferos e peixes, são altamente influenciados por esses fatores estruturais (Mazerolle e Villard, 1999; Jones et al., 2020).

A fragmentação do habitat pode ter origem tanto antrópica quanto natural (Franklin et al., 2002; Fischer e Lindenmayer, 2007; Jones et al., 2020). A fragmentação natural é comumente observada no ecossistema marinho, especialmente em ambientes recifais, que podem ser naturalmente formados por faixas contínuas de recifes, recifes isolados (*patches*), ou por um aglomerado de ambas as estruturas (Belmaker e Shashar, 2009; Zarnetske et al., 2017). Recifes tropicais possuem uma diversidade de morfotipos, como bancos recifais, *patches*, recifes em franja e pináculos, refletindo na diversidade de peixes entre esses habitats (Leão et al., 2003; Araújo et al., 2020).

Características relacionadas à estrutura dos recifes, como tamanho, altura e espaçamento entre manchas recifais, controlam o deslocamento dos peixes entre os fragmentos e regulam as taxas de predação e competição nesses ambientes, afetando a seleção de microhabitat e o assentamento larval, assim como as interações entre os indivíduos (Overholtzer-McLeod, 2006; Nanami e Nishihira, 2003; Zarnetske et al., 2017). Dessa forma, variações na densidade e composição de espécies entre habitats contínuos e isolados têm sido bem documentadas (Nanami e Nishihira, 2001, 2003; Grober-Dunsore et al., 2008).

O arranjo espacial dos recifes, além da estrutura física em si, pode atuar na sua dinâmica. A presença de habitats adjacentes (i.e. bancos de fanerógamas, manguezais), e até mesmo a distância entre manchas recifais, implicam nos padrões de conectividade dos peixes entre esses ambientes (Forman, 1995; Dorenbosch et al., 2005; Grober-Dunsore et al., 2009; Pittman e Olds, 2015). Portanto, as interações entre vários tipos de habitats em uma paisagem marinha heterogênea, acarretam diversas histórias de vida das espécies (Sale et al., 1994; Grober-Dunsore et al., 2008).

Recifes costeiros no nordeste brasileiro são vistos como faixas contínuas e isoladas, constituindo um mosaico de manchas que variam quanto à forma e tamanho (Leão et al., 2003). Segundo Zarnetske et al. (2017), habitats com tais características apresentam diferentes processos ecológicos (Belmaker e Shashar, 2009), ocasionando mudanças na composição e diversidade de peixes (Medeiros et al., 2011). Conforme os resultados observados por Araújo et al. (2020), a presença de espécies raras, comuns e dominantes nesses ambientes pode ser explicada pelos morfotipos recifais.

Como visto, a configuração da paisagem atua sobre a mobilidade e dispersão dos peixes recifais, que, associada aos fatores da complexidade estrutural, como rugosidade, cobertura bêntica e presença de abrigos, influenciam a seletividade do habitat pelos indivíduos (Gratwicke e Speight, 2005; Almany et al., 2007; Virtanen et al., 2020). Entretanto, a importância relativa desses atributos pode variar de acordo com os grupos tróficos, uma vez que a abundância de determinados componentes é mais atrativa para algumas espécies, do que a heterogeneidade do habitat (Eggertsen et al., 2020).

Peixes herbívoros e invertívoros são típicos em recifes tropicais (Barneche et al., 2016), apresentando variadas estratégias tróficas. Algumas espécies possuem afinidade com um tipo específico de substrato, enquanto outras exploram uma gama maior de recursos (Floeter et al., 2004; Longo et al., 2019). Herbívoros territoriais e pastadores, como pomacentrídeos e labrídeos, respectivamente, são funcionalmente importantes nesses ambientes (Cole et al., 2008; Feitosa et al., 2012; Feitosa e Ferreira, 2015), participando do controle populacional de algas, assim como os invertívoros (Eggertsen et al., 2017), a exemplo dos haemulídeos, que realizam uma grande troca de nutrientes entre habitats, por serem altamente móveis (Cocheret de la Morinière et al., 2003).

Embora esses grupos de peixes sejam frequentes em ambientes recifais ao longo da costa do nordeste brasileiro, assim como um grande número de espécies raras (Araújo et al., 2020), a relação desses indivíduos com ambientes contínuos e isolados ainda necessita ser investigada, considerando que os peixes podem responder a características particulares do habitat, de acordo com a escala espacial (Grober-Dunsore et al., 2008; Bradley et al., 2019).

O mosaico de habitats nos ecossistemas marinhos e costeiros é explorado pelos peixes recifais conforme as necessidades das espécies, podendo variar diariamente, ou em períodos específicos (Lim et al., 2016). Portanto, fica evidente a importância de avaliar a diversidade e as relações entre as espécies em diferentes tipos de fragmentos, o

que contribui para a recuperação e o planejamento efetivo da conservação desses ambientes heterogêneos (Sanderson, 2002; Melo, 2008).

Avaliar a diversidade e distribuição das espécies em recifes contínuos e isolados, assim como a relação destas com os fatores estruturais do habitat, é uma medida essencial para entendermos o funcionamento de sistemas costeiros complexos, reforçando a importância da conectividade entre ambientes com diferentes características. Assim, o presente estudo foi norteado pelos seguintes questionamentos: (1) Quais fatores ambientais estão mais relacionados com recifes contínuos e isolados, e qual o padrão da diversidade de peixes nesses habitats? (2) Os fatores ambientais relacionados com a riqueza, abundância e frequência de espécies raras e comuns diferem entre recifes contínuos e isolados?

3.1 OBJETIVOS

Objetivo geral

Avaliar a distribuição espacial e o uso do habitat das espécies de peixes em recifes isolados e contínuos de ambientes costeiros do nordeste brasileiro.

Objetivos específicos

- (1) Medir a riqueza, abundância e diversidade de peixes entre recifes isolados e contínuos;
- (2) Comparar a frequência de ocorrência das espécies entre recifes isolados e contínuos, classificando-as em diferentes grupos (raras e comuns) para cada tipo de recife;
- (3) Avaliar os fatores ambientais relacionados à cobertura bêntica, características físicas e profundidade, e testar a influência desses parâmetros na riqueza e abundância de peixes entre recifes isolados e contínuos;
- (4) Analisar a influência dos fatores ambientais sobre a distribuição das espécies raras e comuns.

3.1 MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em três ambientes costeiros do nordeste do Brasil, sendo eles os recifes do Cabo Branco ($7^{\circ}8'36.08"S$; $34^{\circ}47'41.64"W$), Seixas ($7^{\circ}9'18.52"S$; $34^{\circ}47'9.60"W$) e da Penha ($7^{\circ}10'17.05"S$; $34^{\circ}47'5.45"W$), localizados no Município de João Pessoa, no estado da Paraíba. Os recifes do Cabo Branco estão situados próximos à costa, enquanto os recifes do Seixas e da Penha localizam-se a cerca de 700 metros da linha de costa. Esses ambientes são altamente explorados, principalmente para atividades com fins recreativos, além da pesca.

Assim como a maioria dos recifes naturais do nordeste brasileiro, formados principalmente por rocha arenítica e alga calcária, esses ambientes são compostos por manchas recifais maiores (contínuas) e pequenas manchas recifais (*patches*). Aqui, classificamos estruturas isoladas, menores que 5 m de comprimento como *patches*, e as manchas maiores e menos fragmentadas, como recifes contínuos (Fig. 1).

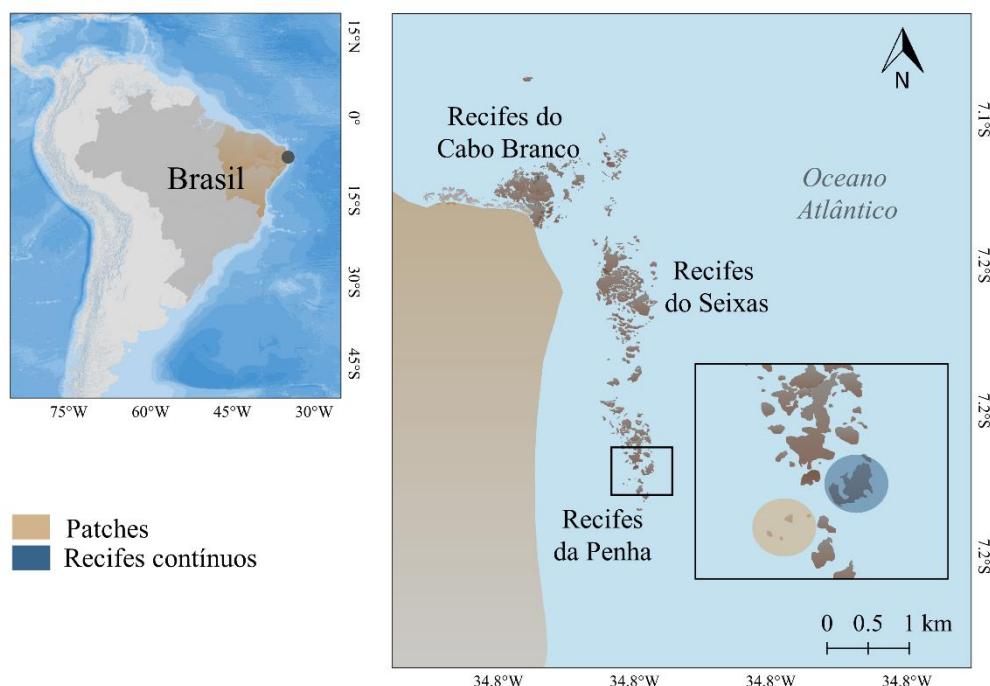


Figura 1. Mapa da área de estudo demonstrando exemplos de recifes isolados (*patches*) e contínuos situados nas praias do Cabo Branco, Seixas e Penha, em João Pessoa, no estado da Paraíba.

Coleta de dados

As coletas foram realizadas entre novembro de 2014 e novembro de 2015, nos recifes do Cabo Branco e do Seixas, e entre abril e novembro de 2018, nos recifes da Penha, em período diurno, durante marés baixas. Para a obtenção dos dados ambientais, riqueza e abundância dos peixes recifais, foi empregada a técnica de censo visual subaquático (Brock, 1954), utilizando transectos lineares com medida de 25 x 4 m (100 m²), sendo selecionados 30 pontos de recifes isolados (*patches*) e 30 de recifes contínuos.

Para a obtenção dos dados de cobertura bêntica, foram utilizados quadrados de tubo de PVC medindo 25 X 25 cm, contendo 25 pontos de contato. Esses quadrados foram dispostos ao longo do transecto e, em seguida, fotografados. As fotografias foram analisadas visualmente para identificar os seguintes itens abaixo de cada ponto de contato: macroalgas dos gêneros *Asparagopsis*, *Bryopsis*, *Canistrocarpus*, *Caulerpa*, *Cryptonemia*, *Dictyopteris*, *Dictyota*, *Eucheuma*, *Gelidium*, *Halimeda*, *Hypnea*, *Padina*, *Penicilllus*, *Plocamium*, *Sargassum*, *Soliteria*, *Udotea*, *Ulva* e *Zonaria*; ascídias; corais (*Agaricia*, *Millepora*, *Montastraea*, *Porites* e *Siderastrea*); poríferos; turf; rodolitos; e zoantídeos (*Palythoa*, *Protopalythoa* e *Zoanthus*). Em seguida, foram obtidos a diversidade e a porcentagem de cobertura viva associada ao substrato recifal.

Quanto às características físicas, o número de abrigos, como locas (aberturas situadas na base recifal) e fendas (pequenas aberturas no platô recifal), a profundidade e rugosidade foram registrados. Para medir a rugosidade, foi aplicado o método de *Chain-link* (Luckhurst e Luckhurst, 1978), no qual uma corrente de argolas de 1 metro de comprimento foi disposta a cada 5 metros ao longo do transecto, obtendo-se em seguida a medida do contorno.

Os peixes foram registrados através de busca ativa, perfazendo toda a área do transecto, sendo inspecionadas toda a estrutura recifal e as áreas de contorno dos recifes. As espécies e o número de indivíduos foram documentados em uma prancheta de PVC.

Análise de dados

A relação entre os fatores ambientais e os dois tipos de recifes foi avaliada por meio da análise de componentes principais (PCA). A análise incluiu a composição bêntica (porcentagem e diversidade de cobertura viva) e os fatores físicos (número de abrigos, rugosidade e profundidade). Para realizar essa análise, foram utilizados os pacotes

factoextra (Kassambara e Mundt, 2020), *FactoMineR* (Le et al., 2008) e *tidyverse* (Wickham et al., 2019).

Com base na abundância, as espécies foram classificadas em “comuns” e “raras” para cada tipo de recife, de acordo com a seguinte fórmula: $Pi = Ni/N$, em que Pi = proporção por espécie; Ni = abundância por espécie; e N = abundância total. Espécies raras apresentaram $Pi < 0.05$, e espécies comuns > 0.05 .

A diversidade de espécies foi comparada entre os *patches* e recifes contínuos utilizando o método Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS), aplicado ao índice de Jaccard para dados de presença e ausência, e ao índice de Morisita-Horn para dados de abundância. As amostras foram comparadas a partir da análise de similaridade (ANOSIM). A contribuição por espécie (dissimilaridade) entre os dois tipos de recifes foi avaliada por meio da análise de porcentagem de similaridade (SIMPER). O pacote *vegan* (Oksanen et al., 2020) foi utilizado para essas análises.

Para investigar a relação entre a composição de espécies e os fatores ambientais nos recifes, foi realizada uma análise de redundância (RDA) utilizando a distância de Hellinger. Essa análise foi realizada utilizando os pacotes *vegan* (Oksanen et al., 2020) e *psych* (Revelle, 2020). A análise de regressão linear foi utilizada para avaliar a influência dos fatores ambientais sobre a abundância.

A normalidade e homocedasticidade dos dados ambientais, de riqueza e abundância foram avaliadas utilizando os testes de *Shapiro-Wilk* e *Levene*, respectivamente. Em seguida, esses dados foram comparados entre os dois tipos de recifes por meio do *test t* (dados paramétricos) e de *Wilcoxon* (dados não paramétricos).

Os dados foram analisados utilizando o Software R, especificamente a versão Core Team (2021). Para a criação dos gráficos, o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016) foi utilizado.

3.3 RESULTADOS

Variação dos fatores ambientais entre diferentes tipos de recifes

Os fatores ambientais avaliados foram maiores nos recifes contínuos, conforme indicado pelos resultados da análise de componentes principais. O eixo 1 explicou 34.5% da variação dos dados, estando relacionado à cobertura viva (%) e diversidade da cobertura bêntica. Por outro lado, o eixo 2 explicou 23.96%, com maior relação para profundidade, número de abrigos e rugosidade (Fig. 2). No entanto, apenas a profundidade diferiu entre os dois tipos de recifes ($p < 0.001$) (Tab. 1).

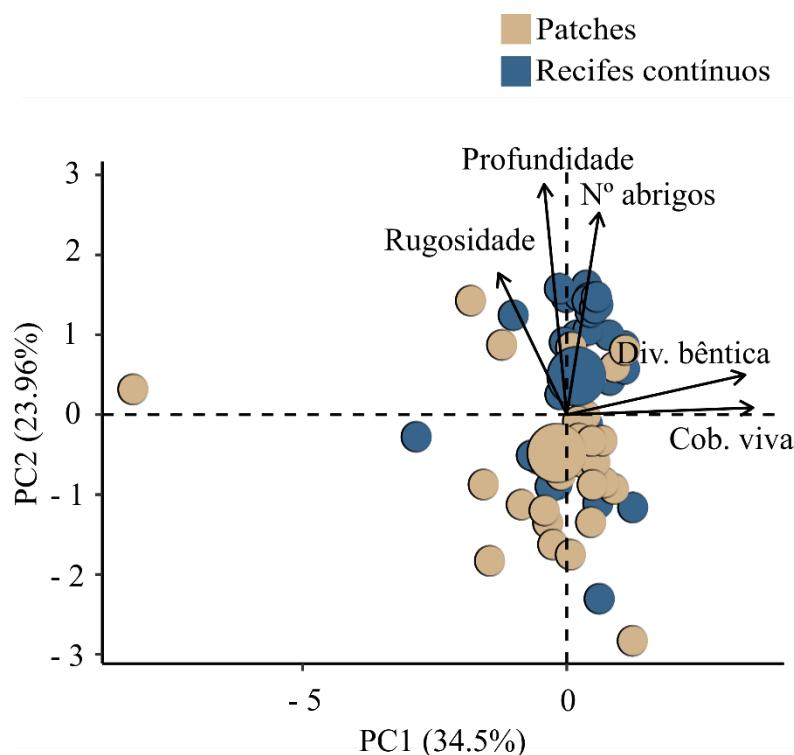


Figura 2. Análise de componentes principais (PCA) para os fatores ambientais entre recifes isolados (*patches*) e contínuos.

Tabela 1. Valores obtidos a partir da análise de componentes principais (PCA) para a diversidade bêntica, porcentagem de cobertura viva, número de abrigos, rugosidade (rug) e profundidade (prof) nos recifes isolados (*patches*) e contínuos.

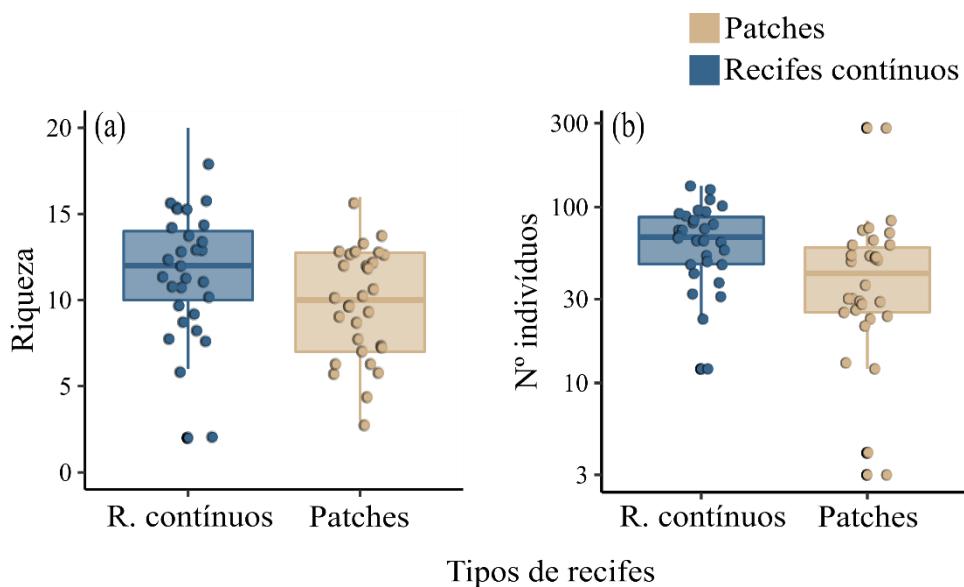
Eixos	Valores dos componentes					Auto- valores	Proporção explicada
	<i>Div. bêntica</i>	<i>Cob. viva</i>	<i>Nº abrigos</i>	<i>Rug</i>	<i>Prof</i>		
PC1	0.86	0.90	0.15	-0.33	-0.11	1.72	34.50
PC2	0.12	0.02	0.65	0.45	0.74	1.19	23.96

Tabela 2. Médias e resultados dos testes *t* (dados paramétricos) e de *Wilcoxon* (dados não paramétricos).

Fatores ambientais	Médias e desvio padrão				Teste <i>t</i> /Wilcoxon	
	Média	DP	Média	DP	Df/W	<i>p</i>
					<i>Patches</i>	<i>R. contínuos</i>
Diversidade bêntica	5.16	2.37	5.9	1.93	55.69	0.19
Cobertura viva (%)	72.82	25.82	71.64	39.51	57.93	0.25
Nº abrigos	9.43	7.89	14.03	9.85	55.34	0.05
Rugosidade	82.23	65.54	69.46	28.95	473	0.73
Profundidade	1.07	0.48	1.8	0.81	692	< 0.001

Riqueza, abundância e diversidade de peixes entre recifes isolados (*Patches*) e contínuos

Nos *Patches* foram observadas 42 espécies de peixes ($9.8 \neq 3.2$), pertencentes a 18 famílias, sendo registrados 1.467 indivíduos ($48.9 \neq 49.15$), enquanto nos recifes contínuos houve um registro de 37 espécies ($11.93 \neq 3.6$), 17 famílias e 2.064 indivíduos ($68.8 \neq 29.10$) (Fig. 3- a, b). De acordo com o teste *t*, apenas a riqueza diferiu entre os dois tipos de recifes ($p = 0.02$). As famílias Haemulidae e Labridae foram mais representativas em número de espécies tanto nos *Patches* como nos recifes contínuos. *Stegastes fuscus* (Pomacentridae) apresentou maior abundância e frequência de ocorrência em ambos os habitats.

**Figura 3.** Riqueza e número de indivíduos entre recifes isolados (*Patches*) e contínuos.

Espécies raras ($Pi < 0.05$) foram mais frequentemente documentadas em comparação com as espécies comuns ($Pi > 0.05$) (Fig. 4). Nos *patches*, foram registradas 33 espécies raras e 9 comuns, enquanto nos recifes contínuos ocorreram 32 espécies raras e 5 comuns. As espécies comuns nos *patches* foram *Stegastes fuscus*, *Pempheris schomburgkii*, *Haemulon parra*, *Anisotremus moricandi*, *Abudefduf saxatilis*, *Halichoeres poeyi*, *Pareques acuminatus*, *Stegastes variabilis* e *Sparisoma axillare*. Nos recifes contínuos, as espécies comuns foram *S. fuscus*, *S. axillare*, *H. poeyi*, *H. brasiliensis* e *A. saxatilis* (Fig. 5).

A frequência e abundância total por unidade amostral (100 m^2) diferiram apenas para as espécies raras entre os dois tipos de recifes ($p < 0.001$). Essas espécies apresentaram maior frequência nos recifes contínuos ($7.53 \neq 3.14$), em relação aos *patches* ($4.56 \neq 2.12$). Quanto a abundância, maiores médias também foram registradas nos recifes contínuos ($22.53 \neq 16.28$), em comparação aos *patches* ($9.23 \neq 7.53$).

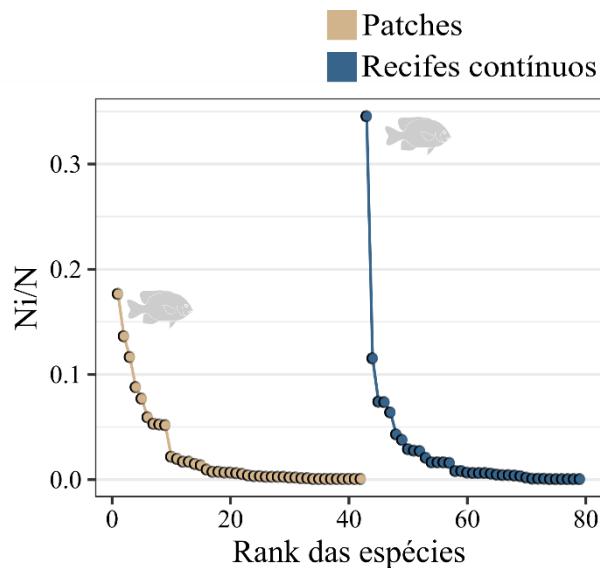


Figura 4. Diversidade de espécies entre recifes isolados (*patches*) e contínuos. Ícones: thenounproject.com.

Dentre o total de 46 espécies registradas, 33 ocorreram nos dois tipos de habitats. Nos *patches*, nove espécies foram exclusivas, sendo elas *Caranx latus*, *Chaetodipterus faber*, *Lutjanus alexandrei*, *Myrichthys ocellatus*, *Ophioblennius atlanticus*, *Pomacanthus paru*, *Scarus zelindae*, *Sparisoma radians* e *Sphoeroides greeleyi*. Apenas quatro espécies ocorreram exclusivamente nos recifes contínuos: *Anisotremus surinamensis*, *Haemulon squamipinna*, *Ocyurus chrysurus* e *Scorpaena plumieri*. Essas espécies apresentaram uma baixa abundância, sendo classificadas como raras.



Figura 5. Número total de indivíduos por espécie em recifes isolados (*patches*) e contínuos.

As análises nMDS e ANOSIM apontaram diferenças na composição de espécies entre os *patches* e os recifes contínuos, tanto para os dados de presença e ausência ($R: 0.13; p < 0.001$) (Fig. 6-a), como de abundância ($R: 0.20; p < 0.001$) (Fig. 6-b), com agrupamentos distintos para cada tipo de habitat. De acordo com a análise de SIMPER, as espécies que apresentaram maior contribuição para a dissimilaridade entre os dois tipos de recifes foram *Stegastes fuscus*, *Halichoeres brasiliensis*, *Cephalopholis fulva*, *Odontoscion dentex* e *Sparrisoma axillare* (Tab. 3).

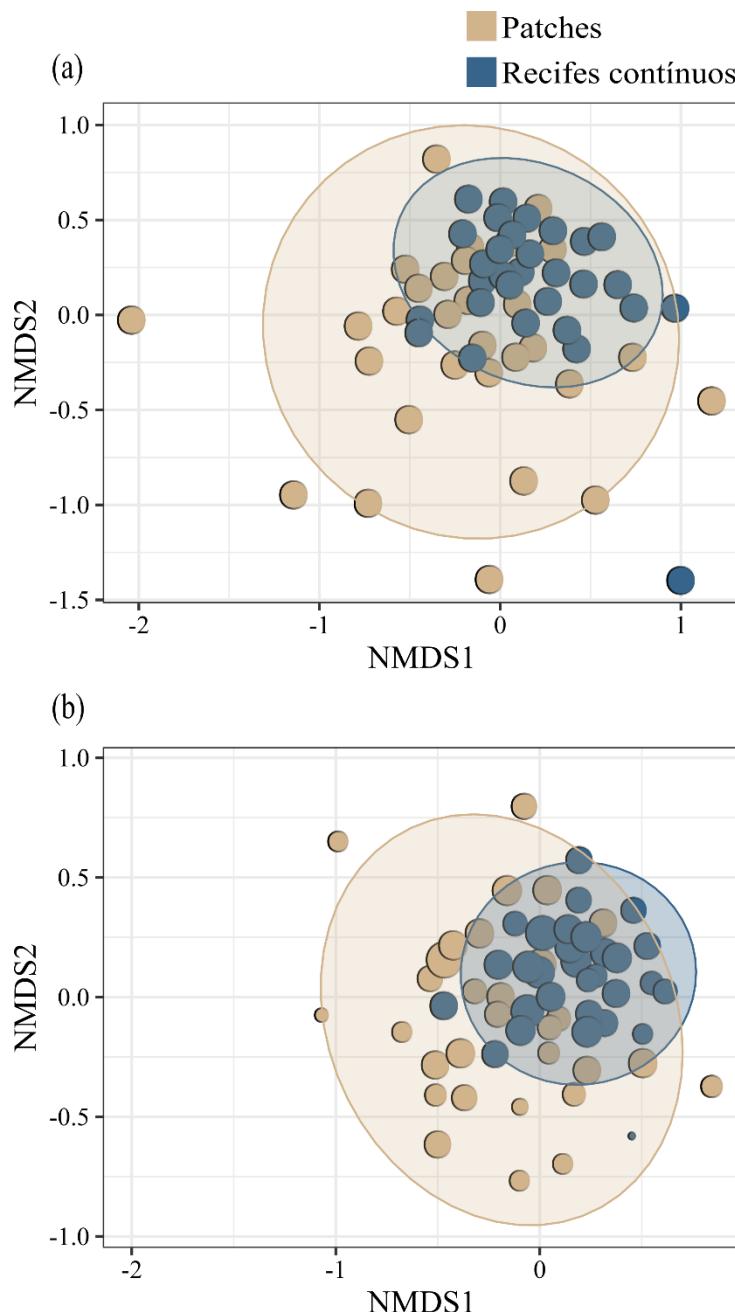


Figura 6. Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS), aplicando-se o índice de Jaccard para presença/ausência de indivíduos (a), e o Índice de Morisita-Horn para dados de abundância (b) entre recifes isolados (*patches*) e contínuos.

Tabela 3. Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) indicando a contribuição por espécie entre recifes isolados (*patches*) e contínuos.

Espécies	Média abundância		DP	Média DP	Contribuição (%)	Contribuição cumulativa (%)	P
	<i>Patch</i>	<i>R. contínuos</i>					
<i>Stegastes fuscus</i>	8.63	23.76	0.13	1.22	16.98	23.75	0.0001
<i>Sparisoma axillare</i>	2.53	7.93	0.05	1.19	6.3	32.56	0.0002
<i>Haemulon parra</i>	5.7	2	0.06	0.8	5.13	39.74	0.97
<i>Abudefduf saxatilis</i>	3.76	4.4	0.05	0.84	5	46.74	0.96
<i>Halichoeres brasiliensis</i>	0.96	5.06	0.03	1.14	4.3	52.79	0.0001
<i>Halichoeres poeyi</i>	2.9	5.1	0.03	1.14	4.29	58.8	0.57
<i>Anisotremus moricandi</i>	4.3	2.96	0.04	0.9	4.27	64.78	0.99
<i>Pareques acuminatus</i>	2.6	1.9	0.06	0.54	3.37	69.5	0.99
<i>Stegastes variabilis</i>	2.56	1.86	0.02	0.99	2.74	73.34	0.99
<i>Cephalopholis fulva</i>	0.3	2.6	0.02	0.84	2.26	76.51	0.0001
<i>Pempheris schomburgkii</i>	6.66	0.3	0.1	0.21	2.24	79.65	0.96
<i>Acanthurus chirurgus</i>	1.06	1.43	0.02	0.81	1.6	81.97	0.88
<i>Acanthurus bahianus</i>	0.83	1.1	0.02	0.58	1.5	84.07	0.94
<i>Acanthurus coeruleus</i>	0.36	1.13	0.01	0.81	1.17	85.71	0.002
<i>Anisotremus virginicus</i>	0.73	1.13	0.01	0.76	1.14	87.31	0.3

Continua na próxima página

Espécies	Média abundância		DP	Média DP	Contribuição (%)	Contribuição cumulativa (%)	<i>p</i>
	<i>Patch</i>	<i>R. contínuos</i>					
<i>R. contínuos</i>							
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0.13	1.13	0.03	0.31	1.07	88.81	0.01
<i>Sparisoma radians</i>	0.83	0	0.02	0.3	0.07	89.88	0.99
<i>Haemulon plumieri</i>	0.33	0.56	0.01	0.52	0.07	90.88	0.94
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	0.46	0.4	0.008	0.71	0.06	91.76	0.99
<i>Myripristis jacobus</i>	0.26	0.56	0.01	0.49	0.06	92.62	0.25
<i>Epinephelus adscensionis</i>	0.33	0.46	0.008	0.69	0.05	93.41	0.98
<i>Chaetodipterus faber</i>	0.66	0	0.02	0.18	0.05	94.14	0.99
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	0.36	0.26	0.008	0.6	0.05	94.87	0.98
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	0.16	0.43	0.009	0.52	0.04	95.56	0.86
<i>Odontoscion dentex</i>	0.03	0.43	0.01	0.33	0.04	96.21	0.0001
<i>Alphestes afer</i>	0.2	0.33	0.01	0.45	0.04	96.85	0.91
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	0.06	0.43	0.009	0.45	0.04	97.45	0.007
<i>Chaetodon striatus</i>	0.13	0.3	0.006	0.55	0.03	97.95	0.22
<i>Holocentrus adscensionis</i>	0.16	0.23	0.005	0.53	0.02	98.33	0.98
<i>Pomacanthus paru</i>	0.13	0	0.005	0.28	0.01	98.55	0.99

Continua na próxima página

Espécies	Média abundância		DP	Média DP	Contribuição (%)	Contribuição cumulativa (%)	<i>p</i>
	<i>Patch</i>	<i>R. contínuos</i>					
<i>Orthopristis ruber</i>	0.13	0.03	0.006	0.23	0.01	98.75	0.97
<i>Sparisoma amplum</i>	0.03	0.13	0.004	0.28	0.01	98.94	0.5
<i>Sparisoma frondosum</i>	0.03	0.06	0.003	0.3	0.009	99.07	0.86
<i>Myrichthys ocellatus</i>	0.1	0	0.003	0.27	0.008	99.19	0.99
<i>Lutjanus alexandrei</i>	0.1	0	0.004	0.18	0.008	99.31	0.99
<i>Carangoides bartholomaei</i>	0.06	0.03	0.003	0.24	0.007	99.41	0.98
<i>Elacatinus figaro</i>	0.03	0.06	0.002	0.24	0.007	99.51	0.34
<i>Rypticus saponaceus</i>	0.03	0.03	0.002	0.23	0.006	99.61	0.17
<i>Haemulon squamipinna</i>	0	0.06	0.003	0.18	0.006	99.69	0.001
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	0.03	0	0.002	0.17	0.003	99.75	0.99
<i>Caranx latus</i>	0.03	0	0.002	0.17	0.003	99.8	0.99
<i>Ophioblennius atlanticus</i>	0.03	0	0.001	0.17	0.003	99.84	0.99
<i>Scarus zelindae</i>	0.03	0	0.001	0.17	0.003	99.88	0.99
<i>Ocyurus chrysurus</i>	0	0.03	0.001	0.18	0.002	99.92	0.001
<i>Scorpaena plumieri</i>	0	0.03	0.001	0.18	0.002	99.96	0.001
<i>Anisotremus surinamensis</i>	0	0.03	0.001	0.18	0.002	100	0.002

Influência dos fatores ambientais nas assembleias de peixes em recifes isolados (*patches*) e contínuos

A análise de redundância (RDA) apontou a influência de diferentes fatores ambientais sobre a riqueza de espécies nos dois tipos de recifes. Os eixos 1 e 2 dessa análise explicaram 44.03% e 25.3% da variância dos dados, respectivamente. A profundidade apresentou relação com a maioria das espécies nos recifes contínuos, enquanto nos *patches* a rugosidade influenciou apenas algumas espécies raras (Fig. 7; Tab. 4).

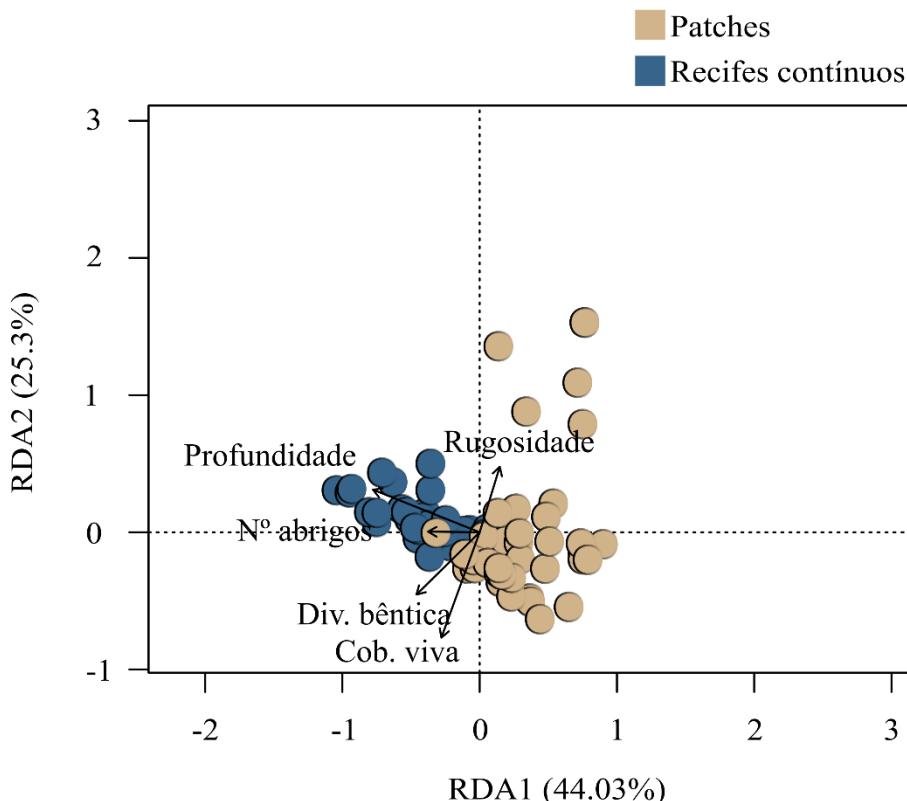


Figura 7. Análise de redundância (RDA) demonstrando a relação entre os fatores ambientais e a riqueza de espécies nos recifes isolados (*patches*) e contínuos.

Tabela 4. Resultado da análise de redundância (RDA) para a influência dos fatores ambientais sobre a riqueza de espécies nos recifes isolados (*patches*) e contínuos.

Eixos	Fatores ambientais					Auto- valores	Proporção explicada
	Div. bêntica	Cob. viva	Nº abrigos	Rug	Prof		
RDA1	-0.44	-0.27	-0.36	0.14	-0.75	5.01	44.03
RDA2	-0.50	-0.85	0.005	0.53	0.34	2.88	25.29

De acordo com as análises de regressão, a abundância total dos peixes esteve relacionada apenas com o número de abrigos nos *patches* ($p = 0.003$), e com a profundidade nos recifes contínuos ($p = 0.04$) (Fig. 8).

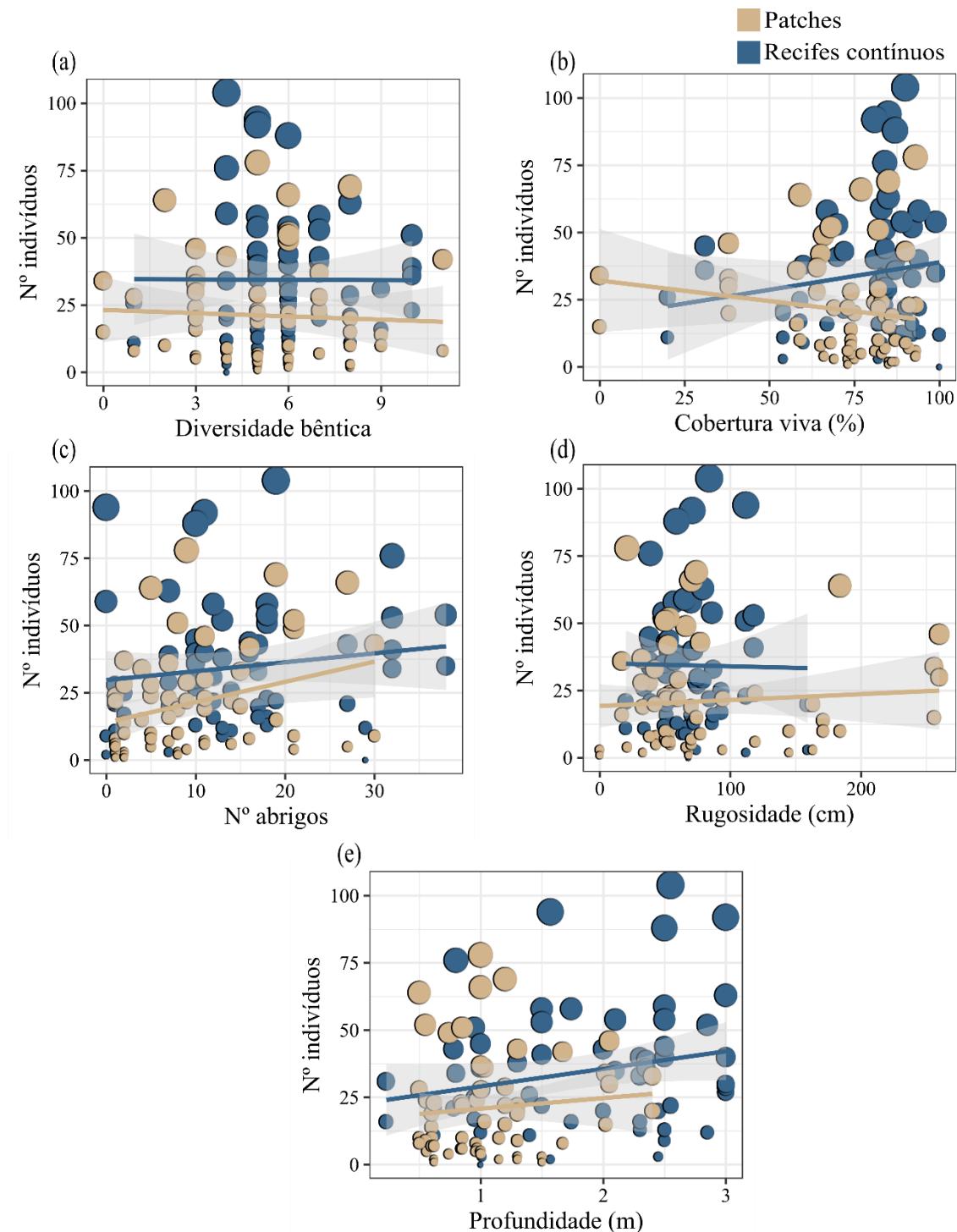


Figura 8. Relação entre o número de indivíduos e a diversidade bêntica (a), porcentagem de cobertura viva (b), número de abrigos (c), rugosidade (d) e profundidade (e) entre recifes isolados (*patches*) e contínuos.

As espécies comuns estiveram associadas ao número de abrigos ($p < 0.001$) nos *patches* e à profundidade ($p = 0.01$) nos recifes contínuos, enquanto as espécies raras apresentaram relação com a cobertura viva ($p = 0.003$) e profundidade ($p = 0.02$) nos *patches*, e com o número de abrigos ($p = 0.01$) nos recifes contínuos (Fig. 9).

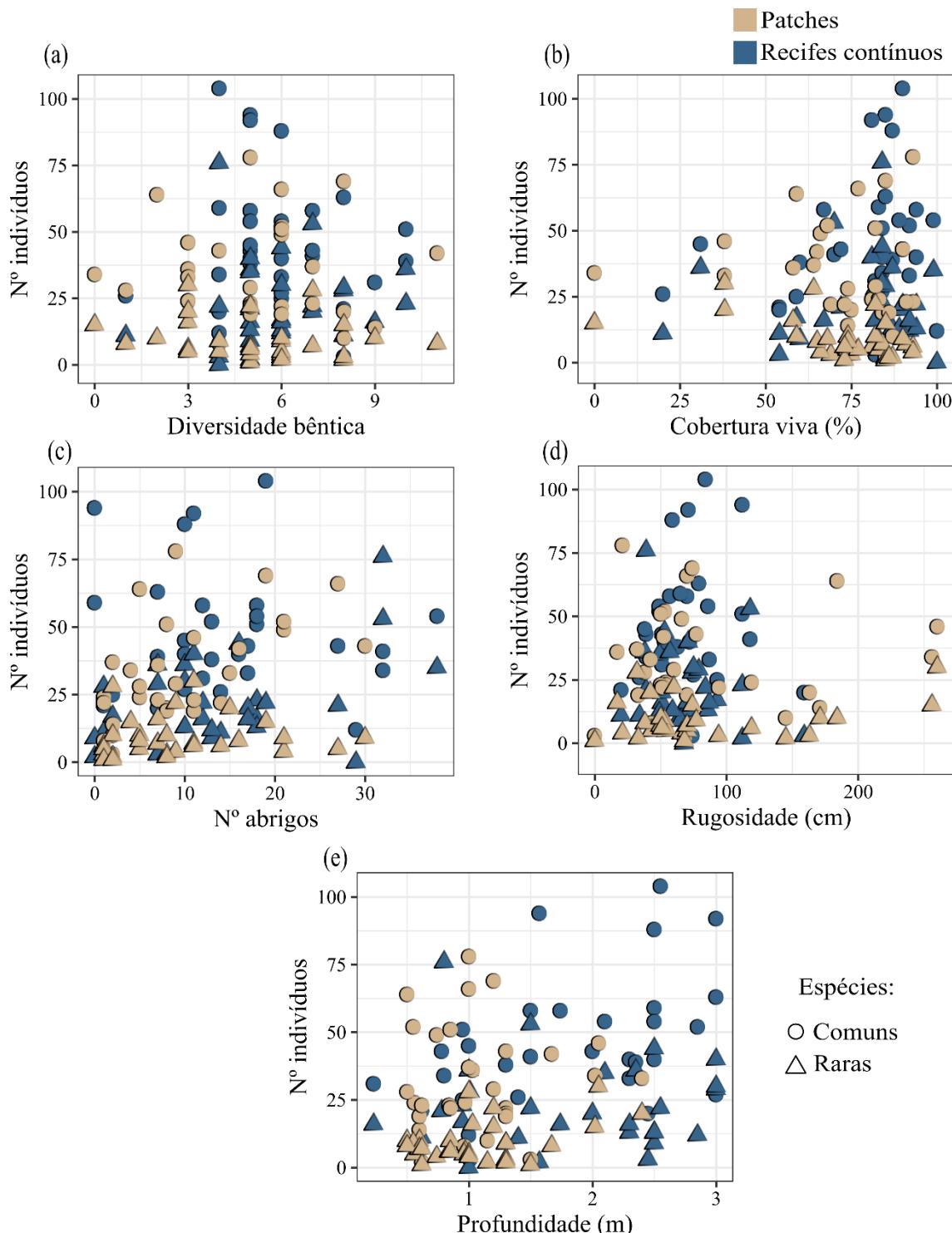


Figura 9. Relação entre o número de indivíduos de espécies comuns e raras com a diversidade bêntica (a), porcentagem de cobertura viva (b), número de abrigos (c), rugosidade (d) e profundidade (e) entre recifes isolados (*patches*) e contínuos.

3.4 DISCUSSÃO

Variações na estrutura das comunidades recifais estão relacionadas ao tamanho dos fragmentos de habitat (Eggertsen et al., 2020; Jones et al., 2020), como também indicado por estudos realizados em outros ecossistemas envolvendo diversos grupos (Zarnetske et al., 2017). Neste estudo, a composição da ictiofauna diferiu entre faixas de recifes contínuos e pequenas manchas isoladas (*patches*). No entanto, houve pouca distinção em relação ao uso do substrato entre os dois tipos de habitats, uma vez que, por serem fragmentos próximos, a cobertura bêntica apresentou características semelhantes.

As populações de peixes em recifes isolados estão sujeitas a flutuações maiores do que nos recifes contínuos, devido ao fato de que, em um espaço reduzido, os indivíduos tendem a se agrregar mais (Sale et al., 1994; Nanami e Nishihira, 2003), o que limita os recursos disponíveis nesses ambientes. Como observado, a formação de agrupamentos em manchas recifais menores foi comum, uma vez que esses habitats, por serem isolados e oferecerem abrigo, servem como refúgio para os peixes (Jones et al., 2020), enquanto em faixas de recifes contínuos os indivíduos estão mais dispersos (Belmaker e Shashar, 2009). Entretanto, apesar das diferenças estruturais, as populações entre esses dois tipos de recifes estão conectadas

Comunidades recifais são fortemente afetadas pela competição (Almany, 2004), no entanto, o aumento na proporção de área em ambientes contínuos possibilita uma maior dispersão dos peixes, resultando em uma menor pressão sobre recursos específicos e permitindo a coexistência de um maior número de espécies em comparação aos recifes isolados (Sandin e Pacala, 2005). Corroborando Nanami e Nishihira (2003), as agregações em recifes contínuos são menos pronunciadas, o que implica em uma maior distribuição de micro-habitats e uma menor sobreposição de nicho, resultando em maiores médias de riqueza nessas áreas.

Embora as manchas recifais menores possuam uma importante função como abrigo, grandes agrupamentos de peixes nesses habitats implicam em maiores taxas de predação (Kingsford, 1992; Nanami e Nishihira, 2003). No entanto, em fragmentos próximos, como no caso deste estudo, a frequência de ataques por potenciais predadores pode ser menor, uma vez que a movimentação desses indivíduos em ambientes aglomerados se torna menos eficiente (Jones et al., 2020). Tais aspectos podem explicar a baixa variação na abundância, uma vez que as médias entre os dois tipos de recifes não diferiram.

A diversidade, riqueza e abundância de peixes oriunda de um conjunto de pequenas manchas recifais podem apresentar um padrão aproximado com os recifes contínuos, desde que estejam dentro de uma mesma extensão de área, como registramos aqui. De modo geral, o contexto recifal determina as variações das assembleias de peixes nesses ecossistemas, que podem ser explicadas pela proporção da área, número e grau de isolamento das manchas de habitat (Overholtzer-McLeod, 2006; Grober-Dunsore et al., 2008; Jones et al., 2020).

O nível de interação dos peixes com o ambiente recifal reflete em seu padrão de distribuição, considerando que muitos desses indivíduos são influenciados por características associadas a uma fina escala espacial do habitat, enquanto outros respondem à configuração da paisagem (Grober-Dunsore et al., 2008). Peixes territoriais, a exemplo dos pomacentrídeos, tendem a ser influenciados pela qualidade do substrato recifal (Cheney e Côte, 2003; Medeiros et al., 2010), ao passo que aqueles com maior mobilidade, como os labrídeos e haemulídeos, são bastante afetados pelo arranjo espacial das manchas recifais e pela distância entre habitats (Olds et al., 2012; Berkström et al., 2020).

Grande parte das espécies registradas em recifes costeiros tropicais é classificada como rara, sendo essas espécies as principais responsáveis pelas variações nas assembleias de peixes nesses ambientes. Além disso, algumas espécies comuns, como *Stegastes fuscus* e *Sparisoma axillare*, estão associadas a diferentes morfotipos recifais (Pinheiro et al., 2018; Araújo et al., 2020). Neste estudo, observamos que recifes contínuos e isolados diferem em termos de composição e abundância de espécies raras e comuns, respectivamente. Esses resultados são reforçados por estudos que demonstram que em habitats isolados, variações espaço-temporal na estrutura das assembleias de peixes são constantes (Ault e Johnson, 1998; Nanami e Nishihira, 2003).

As espécies raras desempenham um papel importante na estrutura das comunidades, pois apresentam diversas funções, como a retenção de nutrientes e a resistência a organismos invasores, além de participarem do controle de populações (Lyons et al., 2005; Violle et al., 2017). Em ambientes recifais, os peixes raros ocupam nichos mais específicos, em comparação aos peixes comuns, sendo necessárias maiores investigações acerca do papel funcional desses indivíduos nessas áreas (Araújo et al., 2020). Manchas isoladas podem sustentar uma maior riqueza de espécies raras (Jones et al., 2020), como observado neste estudo, provavelmente devido à maior variedade de estrutura recifal nesses habitats.

Da mesma forma, espécies comuns foram mais frequentes em recifes isolados, abrangendo diferentes grupos tróficos. Por outro lado, nos recifes contínuos, a espécie dominante foi *Stegastes fuscus*. Assim, embora as populações em conjuntos de manchas recifais menores apresentem maior instabilidade (Nanami e Nishihira, 2003), a heterogeneidade desses ambientes provavelmente explica a maior diversidade funcional observada neles (Sandin e Pacala, 2005). Corroborando Eggertsen et al. (2020), a configuração do habitat afeta a distribuição dos grupos tróficos nos recifes de corais.

Apesar de haver pouca variação nos fatores ambientais em uma escala local, principalmente relacionados à composição bêntica, número de abrigos e rugosidade, a disposição das diversas manchas recifais na paisagem marinha (configuração do habitat) afeta as atividades dos peixes, como movimento, forrageio e predação, resultando em mudanças no uso dos recursos por esses indivíduos (Dorenbosch et al., 2007). Portanto, a importância de diferentes fatores ambientais para a riqueza e abundância entre recifes contínuos e isolados pode ser explicada por esses aspectos.

Cada mancha recifal apresenta características estruturais intrínsecas (Hamman et al., 2017), que somadas aos efeitos da competição e da configuração da paisagem, podem implicar em variações na seleção do microhabitat pelas espécies raras e comuns, uma vez que diferentes variáveis ambientais estiveram relacionadas com a abundância desses indivíduos em recifes contínuos e isolados. Outro ponto é que espécies comuns são mais vulneráveis à predação, em relação às espécies raras (Pais et al., 2014), podendo desenvolver estratégias distintas contra potenciais predadores, de acordo com o tipo de habitat.

As propriedades inerentes a cada tipo de mancha recifal (contínua e isolada) em relação à estrutura de suas comunidades devem ser avaliadas individualmente (Nanami e Nishihira, 2003; Medeiros et al., 2011). Isso envolve considerar as variações na composição das espécies de peixes e nas funções ecológicas desses indivíduos entre habitats com diferentes características (Sale et al., 1994). Ao partir dessa premissa, é possível compreender como as manchas recifais interagem dentro da paisagem marinha, uma vez que o papel dos peixes na conectividade entre habitats é determinado por diferenças individuais ou espécie-específicas, relacionadas às características comportamentais, anatômicas, fisiológicas e de história de vida desses organismos (Boström et al., 2011).

Paisagens heterogêneas são reconhecidas pela conectividade entre manchas de habitats com formas, tamanhos e recursos variados, e que interagem conforme a distância de outros ecossistemas, e/ou de um mesmo tipo de habitat (Dorenbosch et al., 2007;

Grober-Dunsore et al., 2008; Pittman e Olds, 2015). Nos ambientes recifais, tais relações são benéficas para as assembleias de peixes, por permitirem a troca de nutrientes, o uso de diferentes substratos para desova e alimentação, assim como o escape de predadores (Lindenmayer et al., 2008; Sheaves, 2009; Berkström et al., 2013, 2019). Logo, é importante criar meios que assegurem a permanência da conectividade entre recifes contínuos e isolados, garantindo a manutenção desses ecossistemas, e os benefícios dos serviços ecossistêmicos fornecidos pela paisagem marinha (Boström et al., 2011; Olds et al., 2016; Virtanen et al., 2020).

CONCLUSÃO

A partir dessas observações, é possível inferir que a configuração da paisagem marinha, incluindo o tamanho e o arranjo espacial dos fragmentos de habitats, influencia a distribuição dos peixes entre manchas recifais. Isso é evidenciado pelas diferenças na composição de espécies entre os recifes contínuos e os recifes isolados próximos. No entanto, fatores ambientais relacionados a uma escala espacial mais detalhada, como rugosidade, composição bêntica e características dos abrigos, apresentaram um poder explicativo limitado. Corroborando Grober-Dunsore et al. (2008), métricas de paisagem são preditoras ideais para estudos envolvendo comunidades de peixes recifais.

Recifes homogêneos geralmente suportam uma baixa riqueza e abundância de peixes (Araújo et al., 2020). Porém, as interações desses ambientes com recifes heterogêneos promovem o aumento da diversidade, e otimizam as atividades das espécies na paisagem marinha. De acordo com Olds et al. (2016), ecossistemas impactados se recuperam mais rapidamente de distúrbios por meio da conectividade entre diferentes habitats. Dessa forma, as funções ecológicas dentro de um mosaico de habitats são moldadas pelas interações entre diferentes manchas recifais (Boström et al., 2011).

Considerando a importância da heterogeneidade no ecossistema marinho e a conectividade entre diferentes fragmentos de habitats, é fundamental avaliar os recifes como unidades distintas. Variações nas comunidades de peixes podem ocorrer mesmo entre manchas recifais próximas, sejam elas contínuas ou isoladas, além dos padrões já documentados entre diferentes morfotipos recifais (Araújo et al., 2020). Reforçando o papel da configuração da paisagem na distribuição das espécies de peixes, é relevante considerar outros fatores estruturais, como a forma, altura e nível de isolamento das manchas recifais.

Referências bibliográficas

- Almany, G. R. 2004. Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juveniles and adult coral reef fishes. *Oecologia*, 141: 105-113.
- Almany, G. R., Berumen, M. L., Thorrold, S. R., Planes, S., & Jones, G. P. 2007. Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve.
- Araújo, M. E., Mattos, F. M. G., Melo, F. P. L., Chaves, L. C. T., Feitosa, C. V., Lippi, D. L., Hackradt, F. C. F., Hackradt, C. W., Nunes, J. L. S., Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., Ferreira-Junior, A. V., Pereira, P. H. C., Macedo, C. H. R., Sampaio, C. L. S., & Feitosa, J. L. L. 2020. Diversity patterns of reef fish along the Brazilian tropical coast. *Marine Environmental Research*, 160, 105038.
- Ault, T. R., & Johnson, C. R. 1998. Spatially and temporally predictable fish communities on coral reefs. *Ecological Monographs*, 68 (1): 25 – 50.
- Barneche, D. R., Kulbicki, M., Floeter, S. R., Friedlander, A. M., & Allen, A. P. 2016. Energetic and ecological constraints on population density of reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283: 20152186.
- Belmaker, J., Ziv, Y., & Shashar, N. 2009. Habitat patchiness and predation modify the distribution of a coral-dwelling damselfish. *Marine Biology*, 156: 447 – 454.
- Berkström, C., Lindborg, R., Thyresson, M., & Gullström, M. 2013. Assessing connectivity in a tropical embayment: Fish migrations and seascape ecology. *Biological Conservation*, 166: 43 – 53.
- Berkström, C., Papadopoulos, M., Jiddawi, N. S., & Nordlund, L. M. 2019. Fishers' Local Ecological Knowledge (LEK) on connectivity and seascape management. *Frontiers in Marine Science*, 6: 130.
- Bradley, M., Baker, R., Nagelkerken, I., & Sheaves, M. 2019. Context is more important than type in determining use by juvenile fish. *Landscape Ecology*, 34: 427-442.

- Boström, C., Pittman, S. J., Simenstad, C., Kneib, R. T. Seascape ecology of coastal biogenic habitats: advances, gaps, and challenges. *Marine Ecology Progress Series*, 427: 191 – 217.
- Brock, V. E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *Journal of Wildlife Management*, 18: 297–308.
- Cheney, K. L., & Côté, I. M. 2003. Habitat choice in adult longfin damselfish: territory characteristics and relocation times. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287: 1 – 12.
- Chisholm, C., Lindo, Z., & Gonzalez, A. 2011. Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography*, 34: 415 – 424.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., & Van der Velde, G. 2003. Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery-to-coral reef migrations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57: 1079 – 1089.
- Cole, A. J., Pratchett, M. S., & Jones, G. P. 2008. Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries*, 9: 286 – 307.
- Duflot, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S., & Burel, F. 2014. Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica*, 56: 19 - 26.
- Dorenbosch, M., Verberk, W. C. E. P., Nagelkerken, I., & Van der Velde, G. 2007. Influence of habitat configuration on connectivity between fish assemblages of Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 334: 103 – 116.
- Eggertsen, L., Ferreira, C. E. L., Fontoura, L., Kautsky, N., Gullström, M., & Berkström, C. 2017. Seaweed beds support more juvenile reef fish than seagrass beds in

a south-western Atlantic tropical seascape. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 196: 97 – 108.

Eggertsen, M., Chacin, D. H., Van Lier, J., Eggertsen, L., Fulton, C. J., Wilson, S., Hallding, C., & Berkström, C. 2020. Seascape configuration and fine-scale habitat complexity shape parrotfish distribution and function across a coral reef lagoon. *Diversity*, 12: 341.

Feitosa, J. L. L., Concentino, A. M., Teixeira, S. M., & Ferreira, B. P. 2012. Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: *Stegastes*) on South-Western Atlantic algal-dominated reefs. *Journal of Sea Research*, 70: 42 – 49.

Feitosa, J. L. L., & Ferreira, B. P. 2015. Distribution and feeding patterns of juvenile parrotfish on algal-dominated coral reefs. *Marine Ecology*, 36: 462 – 474.

Fischer, J., & Lindenmayer, D. R. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 265 – 280.

Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., & Dominici-Arosemena, A. Zalmon, I. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology*, 64: 1680-1699.

Forman, R. T. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, New York.

Franklin, A. B., Noon, B. R., & George, T. L. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology*, 25: 20 – 29.

Gratwicke, B., & Speight, M. R. 2005. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, 66: 650-667.

- Grober-Dunsmore, R., Frazer, T. K., Beets, J. P., Lindberg, W. J., Zwick, P., & Funicelli, N. A. 2008. Influence of landscape structure on reef fish assemblages. *Landscape Ecology*, 23: 37-53.
- Hamman, E. A., McKinley, S. A., Stier, A. C., & Osenberg, C. W. 2017. Landscape configuration drives persistent spatial patterns of occupant distributions. *Theoretical Ecology*, 11: 111 – 127.
- Jones, G. P., Barone, G., Sambrook, K., & Bonin, M. C. 2020. Isolation promotes abundance and species richness of fishes recruiting to coral reef patches. *Marine Biology*, 167: 167.
- Kassambara, A., & Mundt, F. 2020. Factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7.
- Kingsford, M. J. 1992. Spatial and temporal variation in predation on reef fishes by coral trout (*Plectropomus leopardus*, Serranidae). *Coral Reefs*, 11: 193 – 198.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R. J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, Don., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Mac-Nally, R., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J., & Zavaleta, E. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters*, 11: 78 – 91.
- Luckhurst, B. E., & Luckhurst, K. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49: 317-323.
- Le, S., Josse, J., & Husson, F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25 (1): 1-18.
- Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., & Testa, V. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortés, J., Latin American Coral Reefs. Elsevier, Amsterdam, 9-52 pp.

Lim, I. E., Wilson, S. K., Holmes, T. H., Noble, M. M., & Fulton, C. J. 2016. Specialization within a shifting habitat mosaic underpins the seasonal abundance of a tropical fish. *Ecosphere*, 7 (2): e01212.

Longo, G. O., Hay, M. E., Ferreira, C. E. L., & Floeter, S. R. 2019. Trophic interactions across 61 degrees of latitude in the Western Atlantic. *Global Ecology and Biogeography*, 28: 107 – 117.

Lyons, K. G., Brigham, C. A., Traut, B. H., & Schwartz, M. W. 2005. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 19 (4): 1019 – 1024.

Mazerolle, M. J., & Villard, M. A. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: A review. *Ecoscience*, 6 (1): 117 – 124.

Medeiros, P. R., Souza, A. T., & Ilarri, M. I. 2010. Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the south-western Atlantic Ocean. *Jornal of Fish Biology*, 77: 1599-1615.

Medeiros, P. R., Rosa, R. S., & Francini-Filho, R. B. 2011. Dynamics of fish assemblages on a continuous rocky reef and adjacent unconsolidated habitats at Fernando de Noronha Archipelago, tropical western Atlantic. *Neotropical Ichthyology*, 9 (4): 869-879.

Melo, A. S. 2008. O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equitabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica*, 8 (3).

Nanami, A., & Nishihira, M. 2003. Population dynamics and spatial distribution of coral reef fishes: comparison between continuous and isolated habitats. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 101-112.

Nanami, A., & Nishihira M. 2001. Survival rates of juvenile coral reef fishes differ between patchy and continuous habitats. *Bulletin of Marine Science*, 69 (3): 1209-1221.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. 2020. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Olds, A. D., Connolly, R. M., Pitt, K. A., & Maxwell, P. S. 2012. Primacy of seascape connectivity effects in structuring coral reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 462: 191-203.

Olds, A. D., Connolly, R. M., Pitt, K. A., Pittman, S. J., Maxwell, P. S., Huijbers, C. M., Moore, B. R., Albert, S., Rissik, D., Badcock, R C., & Schlacher, T. A. 2016. Quantifying the conservation value of seascape connectivity: a global synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 3 – 15.

Overholtzer-McLeod, K. L. 2006. Consequences of patch reef spacing for density-dependent mortality of coral-reef fishes. *Ecology*, 87 (4): 1017 – 1026.

Pais, M. P., Henriques, S., Costa, M. J., & Cabral, H. N. 2014. Topographic complexity and the power to detect structural and functional changes in temperate reef fish assemblages: The need for habitat-independent sample sizes. *Ecological Indicators*, 45: 18-27.

Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., Macieira, R. M., Carvalho-Filho, A., Anderson, A. B., Bender, M. G., Di Dario, F., Ferreira, C. E. L., Figueiredo-Filho, J., Francini-Filho, R., Gasparini, J. L., Joyeux, J. C, Luiz, O. J., Mincarone, Michael M., Moura, R. L., Nunes, J. A. C. C., Quimbayo, J. P., Rosa, R. S., Sampaio, C. L. S., Sazima, I., Simon, T., Vila-Nova, D. A., & Floeter, S. R. 2018. South-Western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*, 24, 951-965.

Pittman, S. J., & Olds, A. D. 2015. Seascape ecology of fishes on coral reefs. Mora, C. (ed), *Ecology of fishes in coral reefs*. Cambridge University Press, Cambridge, 274-282 pp.

QGIS Development Team. 2021. QGIS (3.16.3) Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Revelle, W. 2020. Psych: Procedures for Personality and Psychological Research, Northwestern University, Evanston, Illinois, USA, <https://CRAN.R-project.org/package=psych> Version = 2.0.7.

Sandin, S. A., & Pacala, S. W. 2005. Fish aggregation results in inversely density-dependent predation on continuous coral reefs. *Ecology*, 86 (6): 1520 – 1530.

Sale, P. F., Jeffrey, A. G., & Steel, W. J. 1994. Ecological structure of assemblages of coral reef fishes on isolated patch reefs. *Oecologia*, 98: 83-99.

Sanderson, E. W., Redford, K. H., Vedder, A., Coppolillo, P. B., & Ward, S. E. 2002. A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. *Landscape and Urban Planning*, 58: 41-56.

Sheaves, M. 2009. Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. *Marine Ecology Progress Series*, 391: 107 – 115.

Virtanen, E. A., Moilanen, A., & Viitasalo, M. 2020. Marine connectivity in spatial conservation planning: analogues from the terrestrial realm. *Landscape Ecology*, 35: 1021 – 1034.

Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J. B., Cadotte, M. W., Livingstone, S. W., & Mouillot, D. 2017. Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends in Ecology & Evolution*, 32 (5): 356 – 367.

Virtanen, E. A., Moilanen, A., & Viitasalo, M. 2020. Marine connectivity in spatial conservation planning analogues from the terrestrial realm. *Landscape Ecology*, 35: 1021 – 1034.

- Wedding, L. M., Lepczyk, C. A., Pittman, S. J., Friedlander, A. M., & Jorgensen, S. 2011. Quantifying seascape structure: extending terrestrial spatial pattern metrics to the marine realm. *Marine Ecology Progress Series*, 427: 219 – 232.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. 2019. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4 (43): 1686.
- Xu, C., Huang, Z. Y. X., Chi, T. Chen, B. J. W., Zhang, M., & Liu, M. 2014. Can local landscape attributes explain species richness patterns at macroecological scales? *Global Ecology and Biogeography*, 23: 436 – 445.
- Zarnetske, P. L., Baiser, B., Strecker, A., Record, S., Belmaker, J., & Tuanmu, M. N. 2017. The interplay between landscape structure and biotic interactions. *Current Landscape Ecology Reports*, 2: 12 – 29.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Quando tratamos de complexidade estrutural do habitat, devemos considerar, além da disponibilidade de alimento e abrigos, a dinâmica das espécies nos ambientes recifais. A complexidade do habitat por si só não explica o aumento na riqueza e abundância de peixes recifais, e sim a relação desse “contexto ambiental” com diferentes fatores. Como vimos, o índice de complexidade do habitat (ICH) não apresentou uma influência direta sobre as duas comunidades avaliadas. Possivelmente, a relação entre complexidade, predadores e competidores determina a preferência das espécies por determinados recursos nos ambientes recifais.

Comportamento e preferência alimentar são os principais aspectos que refletem na distribuição dos peixes entre as zonas recifais, acarretando mudanças no uso do microhabitat nesses ambientes. Atividades associadas a variados tipos de substrato entre essas zonas (e. g. forrageio), em um mesmo momento, permitem a coexistência das espécies, reduzindo a competição intraespecífica e interespecífica, bem como a pressão sobre determinados recursos.

A estrutura das assembleias de peixes pode variar conforme o tamanho do fragmento recifal. Mudanças nos processos ecológicos entre manchas recifais contínuas e isoladas ocorrem principalmente em função da frequência de agregações de peixes observada nesses habitats, acarretando diferentes padrões de diversidade, inclusive dentro de um mesmo sistema recifal.

As assembleias de peixes em recifes costeiros do nordeste brasileiro apresentam diferentes respostas frente aos aspectos relacionados à estrutura do habitat. No geral, os padrões de riqueza, abundância e diversidade de peixes recifais são explicados pelo contexto ambiental. Os níveis de complexidade do habitat, as zonas recifais e o tamanho dos fragmentos recifais são fatores que, avaliados em conjunto com demais componentes (e. g. cobertura viva, número de abrigos, tipo de substrato), podem indicar os requerimentos das espécies nesses ecossistemas, contribuindo para sua manutenção e resiliência.