



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

SAMARA LEOPOLDINO DANIELSKI

**RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE FUNCIONAL E ÁREA EM  
ASSEMBLEIAS DE PEIXES RECIFAIS SUJEITAS A UM GRADIENTE DE  
RIQUEZA DE ESPÉCIES**

FLORIANÓPOLIS

2022

Samara Leopoldino Danielski

**RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE FUNCIONAL E ÁREA EM  
ASSEMBLEIAS DE PEIXES RECIFAIS SUJEITAS A UM GRADIENTE DE  
RIQUEZA DE ESPÉCIES**

Dissertação submetida ao Programa de  
Pós-Graduação em Ecologia da  
Universidade Federal de Santa Catarina  
para a obtenção do título de Mestre em  
Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Sergio R. Floeter

Co-orientadora: Prof.(a) Dr.(a) Mariana  
Bender Gomes

Florianópolis

2022

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Danielski, Samara  
RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE FUNCIONAL E ÁREA EM  
ASSEMBLEIAS DE PEIXES RECIFAIS SUJEITAS A UM GRADIENTE DE  
RIQUEZA DE ESPÉCIES / Samara Danielski ; orientador,  
Sergio Ricardo Floeter, coorientador, Mariana Bender  
Gomes, 2022.  
57 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa  
Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós  
Graduação em Ecologia, Florianópolis, 2022.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Atributos funcionais. 3. Funções  
ecossistêmicas. 4. Oceano Atlântico. 5. Recifes de coral.  
I. Floeter, Sergio Ricardo. II. Bender Gomes, Mariana.  
III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de  
Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

Samara Leopoldino Danielski

**Relação entre diversidade funcional e área em assembleias de peixes recifais  
sujeitas a um gradiente de riqueza de espécies**

O presente trabalho em nível de mestrado foi avaliado e aprovado por banca  
examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof.(a) Barbara Segal Ramos, Dr.(a)  
Universidade Federal de Santa Catarina

Hudson Tercio Pinheiro, Dr.  
Universidade São Paulo - Cebimar

Prof. Renato Hajenius Aché de Freitas, Dr.  
Universidade Federal de Santa Catarina

Prof. Carlos Eduardo Ferreira Leite, Dr.  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Certificamos que esta é a **versão original e final** do trabalho de conclusão que foi  
julgado e aprovado adequado para obtenção do título de mestre em Ecologia.

Prof.(a) Natalia Hanazaki, Dr.(a)  
Coordenadora do Programa de Pós Graduação

Prof. Sergio Ricardo Floeter, Dr.  
Orientador

Florianópolis, 2022

*Este trabalho é dedicado para aos pilares da minha vida  
Mãe, Pedro, Catarina e Francisco*

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer às pessoas que foram minha base durante estes últimos anos de vida intensos. Mãe, obrigada por ser minha estrutura desde sempre. Por estar presente em todos os momentos da minha vida, por ser uma supermãe e super avó. Ao meu companheiro de vida, Pedro, por sempre me apoiar e por me levantar nos momentos em que eu quis cair.

Agradeço aos meus lindos filhos. Meu pequeno Francisco que me lembra quase diariamente que “a natureza é incrível”. E a minha pequena Catarina, por chegar tão de surpresa e trazer o mais belo e puro amor. Vocês me transformaram em uma pessoa melhor, mais forte e me dão oportunidades diárias de demonstrar o meu amor por vocês.

Agradeço a mim mesma. Sim, eu precisava escrever isso neste espaço tão importante! Agradeço a Samara que se construiu e desconstruiu inúmeras vezes. Agradeço a menina que um dia sonhou em ser uma pesquisadora e agradeço a mulher que se tornou mãe no meio do seu sonho. Agradeço a mim mesma por ter se permitido chorar, parar, sorrir, amamentar, dormir, surtar, amar, mas sobretudo por ter encontrado forças para continuar. Agradeço a quem eu me tornei nesse caminho até aqui.

Agradeço aos meus colegas e amigos de laboratório por todo aprendizado e por todos os cafezinhos regados com boas conversas.

Agradeço aos meus orientadores, Sergio e Mariana, que apesar de todos os percalços do caminho, não desistirem de mim. Agradeço a todos os aprendizados que tive ao longo desse tempo não só sobre ciência mas também sobre a vida e suas relações interpessoais. E ao Professor Christian Dambros, da UFSM, que foi peça fundamental para a finalização das minhas análises.

Por fim, agradeço ao Programa de Pós Graduação, e principalmente às pessoas que o compõem. Agradeço aos professores e pós docs que me ensinarem que a vida vai muito além de escrever papers e fazer pesquisa. Um agradecimento especial aos pós docs Luiz, Thiago e Áurea que me ajudaram inúmeras vezes. A Ana Liedke, que compartilha comigo as dores da maternidade. A Giulia pelas conversas e pela ajuda.

*“Suba o primeiro degrau com fé.  
Não é necessário que você veja toda a escada.  
Apenas dê o primeiro passo”  
(Martin Luther King)*

## RESUMO

Entender os padrões e processos que regem a estruturação funcional das comunidades ao longo de escalas espaciais ainda é um desafio na ecologia de comunidades. A diversidade funcional é resultado da atuação de filtros abióticos e bióticos, os quais regulam a presença e contribuição de atributos funcionais existentes nas assembleias. Estudos em grande escala demonstram que a fauna de peixes recifais apresenta um elevado grau de redundância funcional, na qual a adição de novas espécies, normalmente, não resulta em novas funções nas assembleias locais. Entretanto, a teoria de nicho prevê que espécies tendem a não se sobrepor no uso de recursos, um padrão que pode ser exacerbado em pequenas escalas. Neste contexto, o objetivo deste estudo é investigar como a estrutura funcional das assembleias de peixes recifais respondem ao aumento de área em três localidades no Oceano Atlântico Ocidental, sujeitas a um amplo gradiente de riqueza de espécies: Curaçao, Abrolhos e Atol das Rocas. Mais especificamente, foram avaliadas as relações entre os índices de riqueza funcional (FRic) e equitabilidade funcional (FEve) e área. Baseados nas teorias de nicho e na utilização eficiente de recursos, hipotetizamos que à medida que a área aumenta, novos nichos ficam disponíveis, e, portanto, novas espécies são amostradas. Da mesma forma, é esperado que a riqueza funcional irá aumentar com o aumento da área amostral. Por outro lado, a equitabilidade poderá diminuir, uma vez que áreas maiores podem acomodar espécies funcionalmente mais similares e concentrar maiores acúmulos de entidades funcionais em certas áreas do espaço funcional, diminuindo o FEve. Para este objetivo, foram utilizados dados de ocorrência de espécies em *checklists* e em censos visuais de 40 m<sup>2</sup>. As espécies foram classificadas em oito atributos funcionais. Foram construídas curvas de acumulação de FRic e FEve utilizando uma extensão da matriz de dissimilaridade de Gower e Análise de Coordenadas Principais (PCoA). Os índices funcionais foram calculados a partir de randomizações de unidades amostrais (censos visuais) e contrastados com modelos nulos. Encontramos que aumentos na área amostral levam ao aumento de FRic e declínio da FEve, independente da riqueza de espécies local. Ainda, pequenas áreas amostrais são caracterizadas por alta FEve (entidades funcionais são mais uniformemente distribuídas no espaço funcional). Independente da riqueza de espécies local, os espaços funcionais são relativamente similares entre as três localidades, sugerindo que mesmo recifes isolados possuem comunidades que apresentam uma estrutura funcional mínima para manutenção do funcionamento do ecossistema. Estes padrões podem estar relacionados com a otimização no uso de recursos em áreas isoladas e pouco conectadas, um mecanismo que pode ter sido gerado por competição local. A combinação da similaridade limitante e o melhor aproveitamento dos recursos disponíveis resultam em uma alta equitabilidade funcional. Estes processos, portanto, podem ter moldado a estrutura funcional de comunidades nos sistemas recifais amostrados.

**Palavras chave:** Atributos funcionais, Funções ecossistêmicas, Oceano Atlântico, Recifes de coral.



## ABSTRACT

Understanding the patterns and processes that govern the functional structuring of communities along spatial scales is still a challenge in community ecology. Functional diversity is the result of the action of abiotic and biotic filters that regulate the presence and contribution of functional attributes inside the assemblages. Large-scale studies demonstrate that reef fish fauna has a high degree of functional redundancy, where the addition of species does not normally result in new functions in local assemblages. However, niche theory predicts that species tend not to overlap in resource use, a pattern that can be exacerbated at small scales. In this context, the aim of this study is to investigate how the functional structure of reef fish assemblages respond to area increase in three locations in the western Atlantic Ocean subject to a wide gradient of species richness: Curaçao, Abrolhos and Atol das Rocas. More specifically, the relationships between the indices of functional richness (FRic), functional evenness (FEve) and area were evaluated. Based on niche theories and efficient use of resources, we hypothesized that as area increases, new niches become available, and therefore new species are sampled. Likewise, it is expected that functional richness will increase as the sample area increases. On the other hand, evenness may decrease, since larger areas can accommodate more functionally similar species and concentrate greater accumulations of functional entities in certain areas of the functional space, decreasing the FEve. For this purpose, species occurrence data were gathered from checklists and occurrence and abundance data from 40 m<sup>2</sup> visual censuses. Species were classified into eight functional attributes. For each metric, FRic and FEve accumulation curves were constructed using an extension of the Gower dissimilarity matrix and Principal Coordinate Analysis (PCoA). Functional indices were calculated from randomization of sample units (visual censuses) and contrasted with null models. We found that increases in the sample area lead to an increase of FRic and a decline of FEve, regardless of local species richness. Also, small sample areas are characterized by high FEve (i.e., functional entities are more evenly distributed in the functional space). Regardless of the species richness, the functional spaces are relatively similar between the three locations, suggesting that even isolated reefs have communities that present a minimal functional structure to maintain the functioning of the ecosystem. These patterns may be related to the optimization of resource use in isolated and poorly connected areas, a mechanism to reduce local competition. The combination of limiting similarity and the best use of available resources result in a high functional equitability – when the functional entities are more evenly distributed in space. These processes, therefore, may have shaped the functional structure of communities in isolated reef systems sampled.

**Keywords:** Atlantic Ocean, Coral reefs, Ecosystem functions, Functional attributes.

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Modelo conceitual e representação esquemática das hipóteses do estudo. Na parte superior da figura temos as relações hipotéticas de riqueza e equitabilidade funcional com relação ao gradiente de riqueza de espécies e isolamento do centro de diversidade no Atlântico Ocidental e os possíveis mecanismos. Na parte central da figura, os círculos representam a riqueza de espécies proporcionais nas três localidades amostradas: Curaçao (Caribe), Abrolhos e Atol das Rocas no Brasil. Na parte inferior gráficos hipotéticos de curvas de acumulação de FRic e FEve. A linha contínua representa os dados observados e a linha tracejada o modelo nulo .....17

**Figura 2.** Mapa das três localidades estudadas, no Oceano Atlântico Ocidental: província biogeográfica do Caribe (A) Curaçao; província biogeográfica do Brasil: (B) Atol das Rocas, ilha oceânica; (C) Arquipélago dos Abrolhos, costa do Estado da Bahia. Os pontos amarelos indicam as estações de coleta de dados.....19

**Figura 3.** Relações espécie-área (SAR) baseadas em amostras de censos visuais (20 x 2 m<sup>2</sup>) de peixes recifais para as três localidades estudadas. As linhas contínuas representam o número cumulativo de espécies registradas (eixo Y) em função do número de cumulativo de amostras de censos visuais de área (eixo X), com intervalo de confiança de 95%. A linha tracejada indica a acumulação de 50 censos (2000 m<sup>2</sup>). As cores indicam o gradiente na riqueza de espécies (Curaçao – mais rico, seguido por Abrolhos e Atol das Rocas, respectivamente)...25

**Figura 4.** Relações entre riqueza funcional (FRic) e área amostral usando curvas de acumulação (SAR) de amostras de censos visuais de 40 m<sup>2</sup>. Os pontos em vermelho representam os dados observados, os pontos pretos representam o modelo nulo e as linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Em D, E, F o tamanho dos círculos representam o acúmulo de amostras e a variação em relação ao modelo nulo (linha preta). .....27

**Figura 5.** Relação entre equitabilidade funcional (FEve) e área amostral utilizando curvas de acumulação de amostras de censos visuais de 40 m<sup>2</sup>. Os pontos em vermelho representam os dados observados, enquanto os pontos pretos o modelo nulo, as linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Em D, E, F o tamanho dos pontos representam o acúmulo de amostras e sua variação em relação ao modelo nulo (linha preta). .....28

**Figura 6.** Na parte superior, o espaço funcional preenchido pelas assembleias de peixes recifais do Atlântico Ocidental, incluindo 823 espécies. As silhuetas dos peixes representam os atributos funcionais com maior explicação dada pela PCoA. Na parte inferior, os espaços funcionais em vermelho, representam a sobreposição dos volumes funcionais preenchidos por cada amostra (censo visual). Os eixos (PC1 e PC2) representam as duas primeiras dimensões do espaço funcional 4D. ....29

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1.** Descrição dos atributos funcionais utilizados neste estudo e as categorias (Mouillot et al., 2008; Quimbayo et al., 2021) .....21

**Tabela 2.** Resultados das métricas nas três localidades estudadas. N representa o número total de censos visuais (40m<sup>2</sup>) analisados para cada ilha. Riqueza de espécies encontradas na soma de todos os censos visuais de cada localidade. EF é o número de entidades funcionais. A porcentagem de espécies com combinações únicas de atributos em cada local está representada por (% *sp* EF). O número de espécies com combinações de atributos que são encontradas apenas em um local está representado por EF únicas. A porcentagem das combinações únicas de cada local quando comparada as combinações únicas totais (104) está demonstrada com % EF totais.....26

**Anexo Tabela 1.** Lista das espécies amostradas através de censos visuais subaquáticos nas três localidades e suas características comportamentais, ecológicas e tróficas..... 45

# SUMÁRIO

<b><i>INTRODUÇÃO</i></b>	<b>12</b>
<b>Diversidade Funcional</b>	<b>13</b>
<b><i>OBJETIVOS</i></b>	<b>17</b>
<b>Os objetivos específicos:</b>	<b>17</b>
<b><i>MATERIAL E MÉTODOS</i></b>	<b>19</b>
<b>Locais de estudo</b>	<b>19</b>
<b>Base de dados</b>	<b>20</b>
Assembleias de peixes recifais e seleção de atributos funcionais	20
<b>Análise de dados</b>	<b>23</b>
Relação espécie-área (SAR)	23
Relação diversidade funcional-área (FDAR = Functional diversity area relationship)	23
Análise da estrutura funcional	24
<b><i>RESULTADOS</i></b>	<b>26</b>
<b><i>DISCUSSÃO</i></b>	<b>31</b>
<b><i>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</i></b>	<b>37</b>
<b><i>ANEXO</i></b>	<b>45</b>

## INTRODUÇÃO

Uma das principais questões da ecologia de comunidades é compreender como estas são estruturadas, mantidas e distribuídas ao longo de escalas espaço-temporais e estruturadas, mantidas e distribuídas ao longo de escalas espaço-temporais. Apesar de não haver uma teoria central para explicar como as comunidades são montadas, há um consenso de que processos estocásticos e determinísticos podem atuar em diferentes escalas espaciais e temporais, resultando na diversidade encontrada nas comunidades (Mittelbach, 2012). Portanto, as comunidades biológicas são formadas por agrupamentos de populações, como resultado da atuação de um conjunto de processos em diferentes escalas. Contudo, um dos grandes desafios da ecologia de comunidades é o delineamento adequado das escalas e suas relações com área amostral (McGill, 2010).

Um melhor entendimento sobre a montagem das comunidades biológicas em diferentes escalas espaciais e temporais passa pela compreensão dos padrões de coexistência das espécies nas comunidades. No último século, ecólogos trouxeram à tona importantes *insights* e teorias matemáticas para o campo da ecologia de comunidades. O conceito de nicho, introduzido por Joseph Grinnell (1917), pontua que o nicho é a condição ambiental específica de um organismo, ou seja, o ambiente em que uma espécie é capaz de ocupar. Independentemente, Elton (1927) também formulava o seu conceito de nicho como o papel ou a posição de uma espécie dentro da comunidade, baseado principalmente em suas relações tróficas. A teoria da exclusão competitiva, proposta por George Frantsevich Gause (1934), Gause (1934), propõe que duas espécies competidoras não podem coexistir em um ambiente estável, devido à exclusão da espécie mais fraca. Estes conceitos foram incorporados por George Evelyn Hutchinson, que desenvolveu um novo conceito de nicho, conectado à coexistência e diversidade de espécies (Hutchinson, 1957; Hutchinson & MacArthur, 1959).

O conceito moderno de Hutchinson leva em consideração as condições bióticas e abióticas em que uma espécie é capaz de tolerar como os eixos de um hipervolume  $n$ -dimensional, em que  $n$  é o número de dimensões que o compõem (Begon, 2007). O conceito de nicho de Hutchinson unificou ideias ecológicas e evolutivas e motivou a elaboração de novas teorias para explicar a coexistência e a diversidade de espécies, as quais consideram os atributos das espécies como elemento chave para a montagem das comunidades (Levin, 1992).

A partir das definições de nicho, baseadas na competição entre espécies, surgiram outras teorias ecológicas importantes. MacArthur (1958), ao investigar quais fatores controlam a abundância e coexistência de cinco espécies de pássaros, demonstrou como a partição de nicho pode promover a coexistência de espécies. Alguns anos mais tarde, MacArthur & Levins (1967), formularam a teoria da similaridade limitante ao demonstrarem que a magnitude da competição pode ser maior em espécies que são mais similares no uso dos recursos

disponíveis. Sendo assim, a teoria da similaridade limitante presume que para os organismos coexistirem em um determinado espaço-tempo eles não podem ter nichos completamente sobrepostos, devendo haver um grau máximo de similaridade entre as espécies para evitar a competição (Nunes et al., 2020). As teorias de nicho e a competição interespecífica, aliados ao equilíbrio da teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson, 1967) que prediz que a riqueza local em uma determinada ilha corresponde a um balanço entre as taxas de imigração e extinção, formam o arcabouço para a elaboração da teoria das regras de montagem das comunidades (Diamond, 1975).

As montagens de comunidades passam por uma série de processos, descritos como filtros ou regras, que levam um conjunto de espécies a coexistirem em um determinado local no mesmo tempo (Diamond, 1975; Keddy, 1999; Mittelbach, 2012). Esta abordagem assume que os filtros atuam limitando as espécies que possuem atributos inadequados à sobrevivência (Keddy, 1992). Sendo assim, as comunidades locais são um *subset* de um *pool* regional, que é moldado através de processos de especiação, extinção e dispersão, e consiste em todas as espécies disponíveis para colonização das comunidades locais (Keddy & Laughlin, 2022). Partindo do *pool* regional, filtros abióticos e bióticos podem determinar a composição de espécies nas comunidades locais (Ovaskainen et al., 2017). Por exemplo, em uma comunidade sujeita a condições ambientais estressantes (e.g. clima extremo, salinidade, isolamento geográfico) as espécies que coexistem podem ser funcionalmente redundantes, ou seja, são mais similares umas às outras (Zobel, 1997; Mouillot et al., 2007).

Por outro lado, os filtros bióticos – interações entre as espécies – podem influenciar a riqueza na escala local, como por exemplo, por meio do princípio da exclusão competitiva (Hardin, 1960) ou da similaridade limitante (MacArthur & Levins, 1967). Quando a competição é forte, as espécies coexistentes podem particionar os recursos e serem mais diferentes do que o esperado ao acaso ou ocorrer a extinção local (Chesson, 2003). Sendo assim, os diferentes filtros abióticos e bióticos agem sobre os atributos presentes em uma comunidade (de Bello et al., 2013) e nos diferentes componentes da diversidade funcional (Villéger et al., 2008).

## Diversidade Funcional

A diversidade funcional tem sido amplamente utilizada por biólogos e conservacionistas por ser considerada uma melhor preditora do funcionamento dos ecossistemas, quando comparado a diversidade taxonômica, e para compreender a resposta das comunidades frente a distúrbios (McGill et al., 2006; Mouillot et al., 2013). A abordagem funcional não leva em consideração somente o número de espécies presentes, mas também valor e amplitude os atributos funcionais. Os atributos funcionais podem ser características

morfológicas, comportamentais ou tróficas e estão relacionadas ao crescimento, reprodução ou sobrevivência das espécies e que influenciam a capacidade de sobrevivência do indivíduo (Violle et al., 2007; Moullot et al., 2014). Além disso, a abordagem funcional pode fornecer *insights* sobre como as comunidades são montadas em múltiplas escalas espaciais (Mouquet et al., 2012). Na escala local, por exemplo, podemos observar padrões de *trait clustering*, quando as espécies que coocorrem compartilham atributos comuns, ou *trait overdispersion*, quando as espécies apresentam variabilidade em seus atributos por diferenciação de nicho (Cavender-Bares et al., 2009).

Nos últimos 20 anos surgiram diversas métricas para medir a diversidade funcional (Petchey & Gaston, 2006) e atualmente existe uma variada gama de métodos quantitativos (Mouchet et al., 2010). Essa abordagem é intrinsecamente baseada no conceito do nicho *n-dimensional* de Hutchinson (1957) e propõe que a posição e a extensão do nicho das espécies são determinadas pelos valores e extensões dos atributos (Mason et al., 2005). Análogo a Hutchinson, a estimativa de diversidade funcional quantifica a distribuição das espécies (categorizadas de acordo com seus atributos) em um espaço multidimensional (Villéger et al., 2008). Para quantificar esta faceta da diversidade, as espécies são categorizadas em grupos funcionais de acordo com a combinação dos atributos. A diversidade funcional pode ser dividida e medida em alguns componentes primários (Mason et al., 2005), por exemplo, riqueza funcional e equitabilidade funcional.

A riqueza funcional (FRic) mede o volume preenchido dentro do espaço funcional ocupado pelas espécies (Villéger et al., 2008) e é independente da abundância (Mason et al., 2005). A riqueza funcional pode indicar o uso (ou o não) de determinado espaço de nicho em uma comunidade (Schleuter et al., 2010). Por exemplo, valores baixos de FRic podem sugerir que a comunidade não está utilizando todos os recursos potencialmente disponíveis (Cornwell et al., 2006). Por outro lado, o índice de equitabilidade funcional (FEve) mede a regularidade na distribuição das espécies no espaço funcional (Villéger et al., 2008) e pode indicar subutilização ou superutilização dos recursos (Schleuter et al., 2010). Valores altos de FEve demonstram distâncias mais regulares entre as espécies, enquanto valores baixos de FEve indicam distâncias menos regulares ou sobreposição em determinadas regiões do espaço funcional, sugerindo um potencial uso maior de alguns recursos (Mason et al., 2005). Esses componentes da diversidade funcional são complementares e podem refletir os diferentes mecanismos que atuam na estruturação das comunidades (Mouchet et al., 2010), além de serem considerados os mais eficientes para efetuar comparações (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008).

Nos ambientes marinhos, os peixes recifais correspondem a um dos grupos de vertebrados mais diversos do planeta, são facilmente observados e desempenham papéis ecológicos importantes (Bellwood & Wainwright, 2002; Parravicini et al., 2013). São bem

conhecidos taxonomicamente e os dados de seus atributos estão disponíveis para uma variada gama de espécies (Parravicini et al., 2013; Stuart-Smith et al., 2013; Mouillot et al., 2014; Quimbayo et al., 2021). Sendo assim, consistem em um bom grupo modelo para avaliar padrões de estruturação de comunidades em múltiplas escalas espaciais. Alguns estudos já demonstram padrões e processos que atuam na estruturação das comunidades de peixes recifais, tanto sob o entendimento taxonômico (Bellwood & Hughes, 2001), quanto funcional (Bellwood et al., 2002; Bender et al., 2013; Mouillot et al., 2014). Atualmente, compreendemos que os grupos funcionais das comunidades de peixes recifais do Oceano Atlântico não são proporcionais à riqueza de espécies (Halpern & Floeter, 2008). As comunidades apresentam menor riqueza funcional do que o esperado ao acaso e o aumento da riqueza taxonômica não acrescenta novos grupos funcionais, demonstrando que existe a redundância funcional que caracteriza estas comunidades. Na escala global, a distribuição das espécies de peixes recifais apresenta um padrão de elevada redundância funcional, ou seja, muitas espécies desempenham funções similares enquanto poucas espécies desempenham funções únicas (Mouillot et al., 2014).

A variação nos resultados sobre os processos que atuam na montagem das comunidades reforça a ideia de que há uma relação entre os fatores regionais e locais, e que a ecologia é dependente da escala (Levin, 1992; McGill, 2010). Em grandes escalas, é esperado que ocorra uma maior influência dos filtros ambientais do que as interações bióticas (Kraft et al., 2010; Trisos et al., 2014). Fatores abióticos, como o clima por exemplo, podem atuar sobre a riqueza funcional, excluindo os valores de atributos das espécies não adaptadas na comunidade (Botta-Dukát & Czúcz, 2016; Yeager et al., 2017), permitindo o estabelecimento somente de espécies com atributos específicos (Kraft et al., 2015). Por outro lado, as interações bióticas podem variar em diferentes escalas, aumentando seu efeito quando diminuimos a escala de observação (Condit et al., 2000; Wiegand et al., 2007). Em pequenas escalas, as interações bióticas, como as baseadas em nicho, podem levar a divergência de atributos nas espécies (Siefert, 2012).

Há uma ampla gama de estudos de diversidade funcional conduzidos em diferentes escalas espaciais, contudo, questões básicas acerca da relação entre a diversidade funcional e a área ainda são pouco exploradas. A relação espécie-área (Species-Area Relationship - SAR) é considerada uma das poucas regras gerais na ecologia, sendo documentada para diversos tipos de organismos, ecossistemas e escalas espaciais (Lawton, 1999). Esta relação descreve a tendência da riqueza de espécies aumentar de acordo com o aumento da área de amostragem (Rosenzweig, 1995) e tem sido amplamente utilizada para descrever mudanças na diversidade ao longo de escalas espaciais (Lomolino, 2000). Contudo, a SAR assume que as espécies são ecologicamente equivalentes, ignorando os atributos funcionais das espécies (Wang et al., 2013; Karadimou et al., 2016; Mazel & Thuiller, 2021). Sabendo que os atributos funcionais



das espécies permeiam a relação das mesmas com fatores abióticos e bióticos, entender sua distribuição geográfica (e.g. padrões de diversidade funcional com a área) pode ajudar a elucidar quais os processos que regem essa dinâmica (e.g. Schiettekatte et al., 2020). Contudo, apesar da abordagem funcional ser frequentemente utilizada em trabalhos com assembleias de peixes recifais, nenhum estudo avaliou a relação da diversidade funcional com o aumento da área (FDAR). Levando em consideração que os processos que atuam na estruturação das comunidades variam com a escala espacial (Ricklefs, 1987; McGill, 2010), entender as relações entre FDAR pode fornecer importantes *insights* para revelar mecanismos atuantes na estruturação das assembleias. Por exemplo, é esperado que as comunidades que foram filtradas pelo ambiente apresentam uma riqueza funcional abaixo do esperado ao acaso, neste caso, a comunidade apresentaria um padrão de agrupamento funcional (*clustering*), onde somente as espécies com conjuntos de atributos específicos são filtradas do *pool* regional (Mazel et al., 2021). Por outro lado, um padrão de superdispersão funcional (*overdispersion*) é esperado sob atuação dos filtros bióticos (interações entre espécies), neste cenário, os valores de atributos são maiores do que esperado ao acaso e mais regularmente distribuídos no espaço (Mazel et al., 2021) promovendo a partição dos recursos (MacArthur & Levins, 1967).

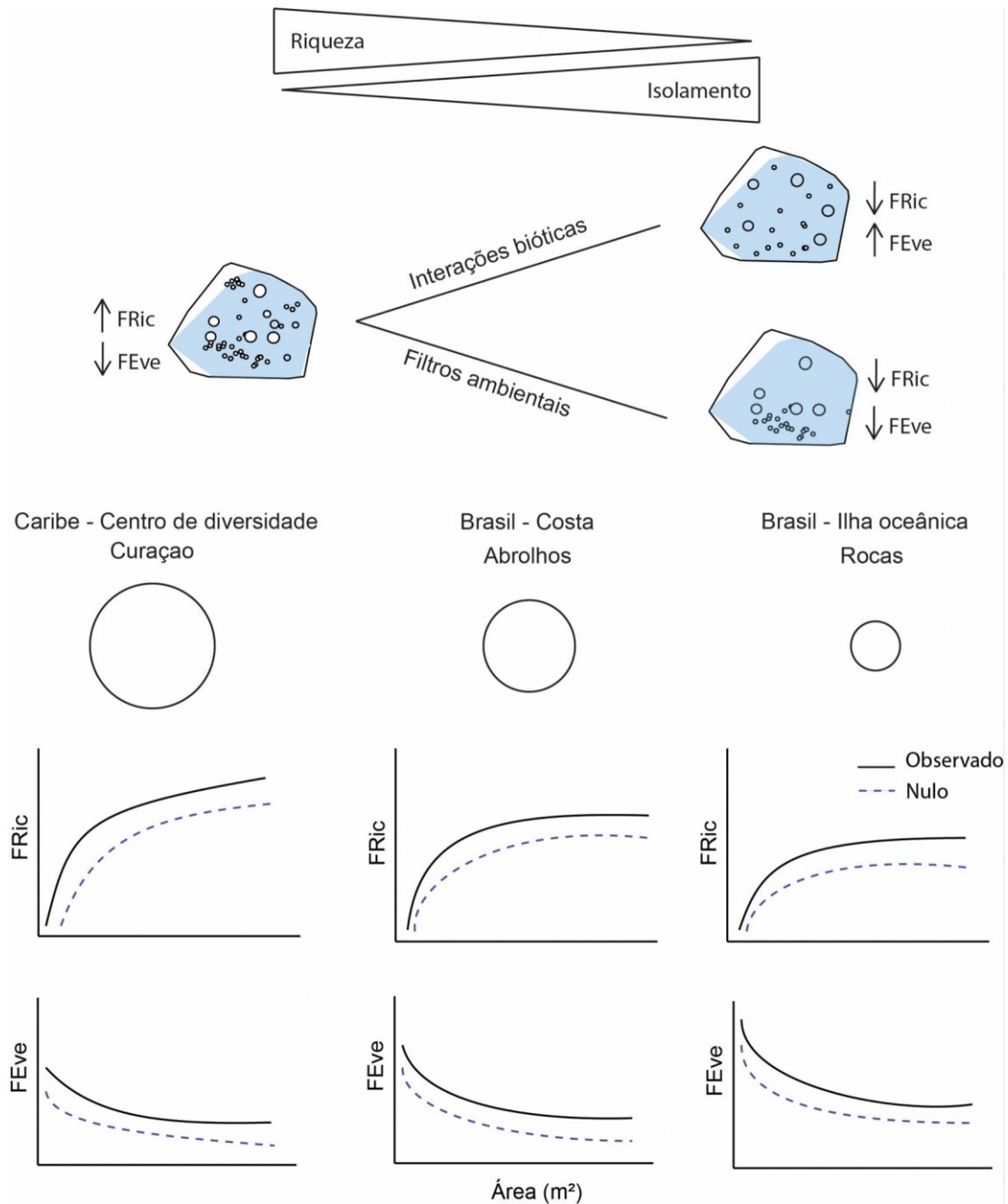
Diante deste contexto, neste estudo, foi avaliado a relação entre a diversidade funcional e a área de amostragem em três localidades situadas em duas províncias biogeográficas marinhas distintas. As três localidades apresentam características ambientais semelhantes, contudo, duas localidades apresentam alta conectividade com a área costeira, Curaçao e Abrolho, enquanto Atol das Rocas é uma ilha oceânica isolada geograficamente e do centro de diversidade. Além disso, essas localidades apresentam um pronunciado gradiente na riqueza de espécies local. Sendo assim, foi hipotetizado (Figura 1) que a riqueza funcional (FRic) irá aumentar com o acúmulo da área de amostragem, mas não de forma linear, atingindo uma assíntota. Isso é esperado, pois a quantidade de grupos funcionais não acumula na mesma proporção que a riqueza taxonômica, uma vez que existe redundância funcional em assembleias de peixes recifais (Halpern & Floeter, 2008). Espera-se que equitabilidade funcional apresente um declínio com o aumento da área, visto que a adição de novas espécies (riqueza taxonômica) possivelmente irá resultar no acúmulo em determinados locais no espaço funcional, devido da redundância (Halpern & Floeter 2008; Mouillot et al., 2014). Contudo, a riqueza funcional (FRic) deverá chegar a valores maiores no local mais rico e diminuindo gradativamente com a riqueza de espécies. Inversamente, as curvas de FEve diminuirão com o decréscimo na riqueza de espécies, apresentando valores iniciais maiores na localidade mais pobre em espécies (Atol das Rocas).

## OBJETIVOS

O objetivo deste estudo é investigar como a estrutura funcional das assembleias de peixes recifais responde ao aumento da área de amostragem em três localidades dispostas em um gradiente de riqueza de espécies.

Os objetivos específicos:

- Avaliar a relação entre a riqueza de espécies e o aumento na área de amostragem;
- Investigar se a relação entre riqueza funcional e o aumento na área de amostragem varia entre localidades com diferentes *pools* de riqueza de espécies;
- Investigar se a relação entre equitabilidade funcional e o aumento na área de amostragem varia entre localidades com diferentes *pools* riquezas de espécies;
- Avaliar as similaridades e diferenças nos espaços funcionais entre as três localidades.



**Figura 1.** Modelo conceitual e representação esquemática das hipóteses do estudo. Na parte superior da figura temos as relações hipotéticas de riqueza e equitabilidade funcional com relação ao gradiente de riqueza de espécies e isolamento do centro de diversidade no Atlântico Ocidental e os possíveis mecanismos. Na parte central da figura, os círculos representam a riqueza de espécies proporcionais nas três localidades amostradas: Curaçao (Caribe), Abrolhos e Atol das Rocas no Brasil. Na parte inferior gráficos hipotéticos de curvas de acumulação de FRic e FEve. A linha contínua representa os dados observados e a linha tracejada o modelo nulo.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Locais de estudo

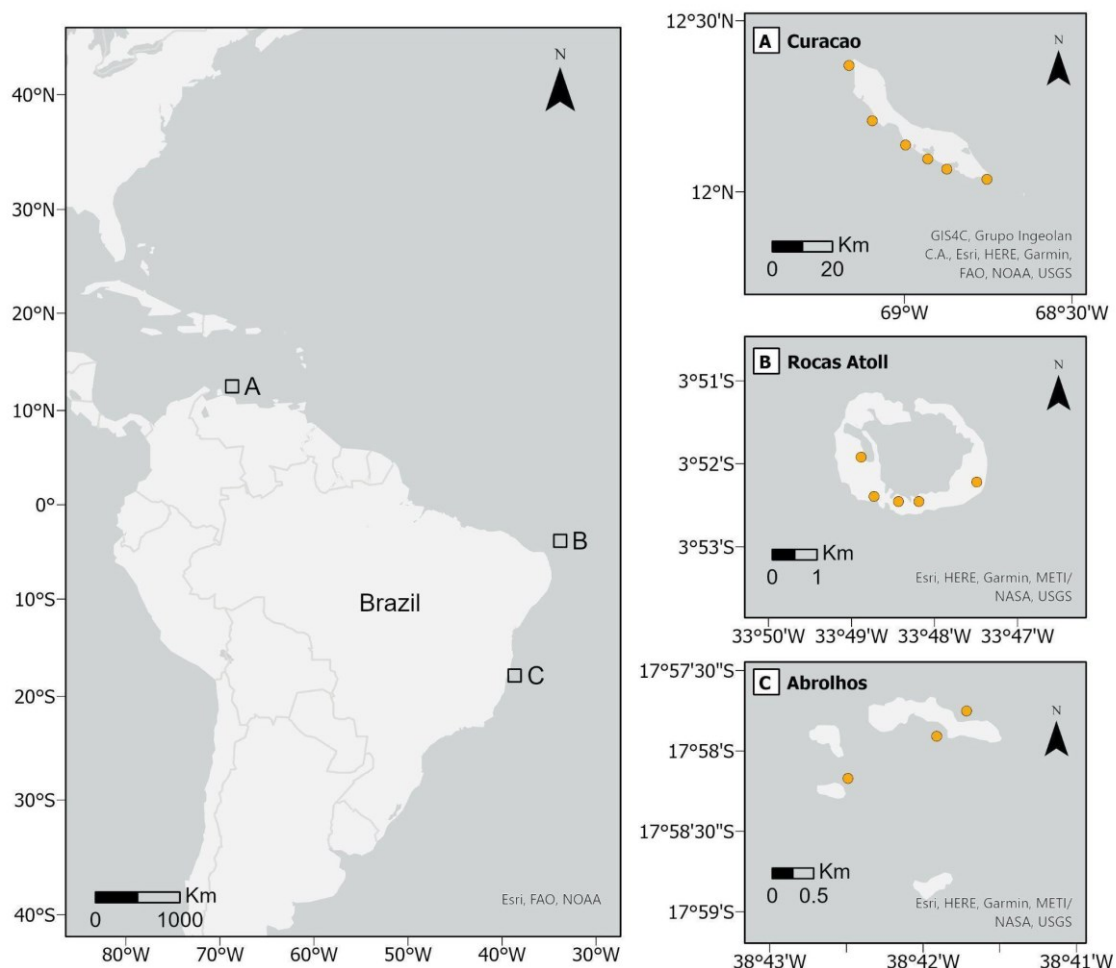
O presente estudo compreende três localidades no Atlântico Ocidental: Curaçao (12°10'60.00"N | -69°00'0.00"W), Abrolhos (18°0'0"S | 38°42'0"W) e Atol das Rocas (-3°51'59.99"S | -33°48'59.99"W) (Figura 2), situadas em duas províncias biogeográficas distintas: Caribe e Brasil (Floeter et al., 2008; Kulbicki et al., 2013). A riqueza de espécies da província biogeográfica do Caribe (774 espécies) é praticamente o dobro da província biogeográfica do Brasil (336 espécies), apresentando um amplo gradiente de riqueza de espécies (Floeter et al., 2008; Rocha et al., 2008; Kulbicki et al., 2013). As três localidades são compostas de recifes biogênicos (Sandin et al., 2008; Francini-Filho et al., 2013; Longo et al., 2015) e estão localizadas na zona tropical, com temperaturas médias da superfície do mar variando entre 24° a 29°C ao ano.

Curaçao (Figura 2A) é uma ilha que possui uma área de 443 km<sup>2</sup> e está localizada a aproximadamente 100 km da costa da Venezuela, entre as ilhas de Aruba e Bonaire, apresentando alta conectividade com o resto do Caribe. Os recifes são caracterizados por possuírem alta complexidade estrutural, formada principalmente por cobertura de corais, tais como escleractíneos, octocorais, além da presença de esponjas (Sandin et al., 2008). Curaçao apresenta uma fauna de peixes recifais composta por aproximadamente 350 espécies local (Froese & Pauly, 2021; Vermeij, 2012).

Dois localidades amostradas pertencem à província biogeográfica do Brasil (Floeter et al., 2008; Kulbicki et al., 2013). O Atol das Rocas, é uma das quatro ilhas oceânicas do Brasil, com 7,5 km<sup>2</sup> situada a 267 km da costa do nordeste do estado do Rio Grande do Norte (Figura 2B) sendo considerado um dos menores atóis do mundo com forma de anel semicerrado. A formação é diferentemente de outros atóis, não é predominantemente constituído por corais, mas sim por algas coralinas, gastrópodes vermetídeos e foraminíferas incrustantes (Gherardi & Bosence, 2001; Longo et al., 2015). O Atol das Rocas possui baixa riqueza de espécies, assim como a baixa diversidade de habitats (Longo et al., 2015), contendo uma assembleia de peixes recifais de 126 espécies (Hachich et al., 2015; Pinheiro et al., 2018). Devido às características exclusivas do único atol do Oceano Atlântico Sul, em 1979, foi criada a primeira Reserva Biológica Marinha do Brasil.

O Arquipélago de Abrolhos (Figura 2C) é o maior sistema de recifes de coral e o mais rico do Atlântico Sul, possui uma área recifal de 8.844 km<sup>2</sup> (Moura et al., 2013) e está localizado a cerca de 60 km da costa sul do estado da Bahia (Leão, 2002; Francini-Filho et al., 2013). A cobertura bentônica é formada principalmente por macroalgas, algas coralíneas e corais escleractíneos com espécies endêmicas (Longo et al., 2014). Em Abrolhos, também são

encontradas estruturas conhecidas como chapeirões, que são formadas por pináculos coralíneos únicos da região (Leão et al., 2003). A fauna de peixes recifais de Abrolhos é composta por 248 espécies (Pinheiro et al., 2018). O Parque Nacional Marinho de Abrolhos, instituído em 1983, foi o primeiro parque marinho do Brasil, criado com o intuito de proteger uma maior parte do banco de corais do Atlântico Sul.



**Figura 2.** Mapa das três localidades estudadas, no Oceano Atlântico Ocidental: província biogeográfica do Caribe (A) Curaçao; província biogeográfica do Brasil: (B) Atol das Rocas, ilha oceânica; (C) Arquipélago dos Abrolhos, costa do Estado da Bahia. Os pontos amarelos indicam as estações de coleta de dados.

## Base de dados

### Assembleias de peixes recifais e seleção de atributos funcionais

Os dados das espécies foram coletados usando o método de censo visual, que consiste na identificação das espécies e o número de indivíduos de peixes recifais ao longo de

transectos de 40 m<sup>2</sup> (dimensão 20 x 2 m) (mais detalhes em Morais et al., 2017). Ao todo, foram realizados 437 transectos. Além disso, para construção do espaço funcional regional foram utilizados dados de lista de espécies – *checklists*. Os dados de transectos e *checklists* utilizados neste trabalho fazem parte do banco de dados do Laboratório de Biogeografia e Macroecologia Marinha – LBMM e estão disponíveis online (ver Barneche et al., 2019).

As espécies de peixes recifais identificadas nos censos visuais foram categorizadas em entidades funcionais, de acordo os atributos funcionais descritos para 823 espécies de peixes recifais do Atlântico Ocidental (Quimbayo et al., 2021). Para este trabalho, foram utilizados oito atributos comportamentais, morfológicos e ecológicos (Tabela 1).

Os atributos selecionados foram distribuídos em atributos de comportamento: mobilidade (sedentário, móvel ou muito móvel); cardume (solitário, casal, grupos pequenos de 3 a 20 indivíduos, grupos médios de 20 a 50 indivíduos e grupos grandes acima de 50 indivíduos); nível na coluna de água (fundo, intermediário e superfície). Atributos morfológicos: classes de tamanho (S1 < 7cm; S2, 7,1–15 cm; S3, 15,1–30 cm; S4, 30,1–50 cm; S5, 50,1–80 cm e S6 >80 cm), tipo de nadadeira (bifurcada, pontiaguda, arredondada ou truncada), posição da boca (alongado, subterminal, superior, terminal ou tubular) e formato do corpo (alongado, fusiforme, comprimido, deprimido, forma de enguia). Atributos ecológicos: dieta que inclui herbívoros-detritívoros (alimentam-se de *turf*, algas filamentosas e/ou detritos), dieta baseada em macroalgas (alimentam-se de grandes algas frondosas e/ou gramas marinhas), dieta baseada em invertebrados bentônicos sésseis (corais, esponjas e ascídias), dieta baseada em invertebrados bentônicos móveis (caranguejos e moluscos), planctívoros (pequenos organismos da coluna de água), piscívoros (alimentam-se principalmente de peixes e podem incluir cefalópodes) ou onívoros (alimentam-se de algas, detritos e diversos animais). Estes atributos foram previamente utilizados para descrever aspectos das assembleias de peixes recifais (Mouillot et al., 2014).

**Tabela 1.** Descrição dos atributos funcionais utilizados neste estudo e as categorias (Mouillot et al., 2008; Quimbayo et al., 2021).

<b>ATRIBUTO FUNCIONAL</b>	<b>CATEGORIAS</b>						
<b>Mobilidade</b>	sedentário	móvel	muito móvel				
<b>Cardume</b>	solitário	casal	grupos pequenos (3 a 20 indivíduos)	grupos médios (20 a 50 indivíduos)	grupos grandes (acima de 50 indivíduos)		
<b>Nível na coluna d'água</b>	fundo	intermediário	superfície				
<b>Classes de tamanho (cm)</b>	S1 (<7cm)	S2 (7,1–15)	S3 (15,1–30)	S4 (30,1–50)	S5 (50,1–80)	S6 (>80)	
<b>Tipo de nadadeira</b>	bifurcada	pontiaguda	arredondada	truncada			
<b>Posição da boca</b>	alongado	subterminal	superior	terminal	tubular		
<b>Formato corpo</b>	alongado	fusiforme	comprimido	deprimido	enguia		
<b>Dieta</b>	herbívoro detritívoro	macroalga	invertebrado móvel	invertebrado sésil	plancctívoro	piscívoro	onívoro

## Análise de dados

### Relação espécie-área (SAR)

Para comparar a relação entre a riqueza de espécies e o aumento da área amostrada nas localidades, foram construídas curvas de acumulação de espécies baseadas em amostras. Para isso, foi utilizado o método de Coleman (Coleman et al., 1982), com intervalos de confiança de 95%.

### Relação diversidade funcional-área (FDAR = Functional diversity area relationship)

As curvas de acumulação de diversidade funcional-área foram construídas selecionando, aleatoriamente, censos visuais e com intervalo de confiança de 95% nas três localidades estudadas. Foram excluídas as amostras que tiveram menos do que cinco espécies, um requisito para cálculo de índices funcionais baseados no espaço multidimensional com quatro eixos de PCoA (Villéger et al., 2008). Baseado em técnicas de reamostragem, foi escolhida aleatoriamente uma amostra (N), calculado os índices funcionais e armazenado os resultados. Este processo foi realizado 999 vezes para cada amostra N. Após isso, foi realizada uma média do índice para cada N amostrado e plotado no gráfico.

O aumento da diversidade funcional com a área amostrada pode ocorrer devido a maior amostragem de espécies em áreas maiores (efeito amostral) e/ou devido à mudanças nas características da paisagem, alteração da competição entre espécies, entre outros (processos ecológicos). Para avaliar se nossos resultados ocorreram ao acaso ou dirigidos por processos ecológicos, utilizamos modelos nulos. Os modelos nulos foram construídos selecionando um número  $n$  de censos para representar uma determinada área amostral. A partir da seleção, foi calculado o número de espécies presente na seleção e um conjunto com o mesmo número de espécies foi selecionado aleatoriamente a partir do pool total de espécies (presentes em todas as regiões). A seleção das espécies do *pool* regional foi proporcional à frequência de ocorrência das espécies a fim de manter, além da riqueza local, a curva de abundância das espécies e a proporção de espécies raras e comuns regionalmente. Isto é, as diferenças entre os resultados do modelo nulo e dos valores de diversidade observados resultam somente da diferença na identidade das espécies e suas características funcionais. Modelos nulos também foram construídos pela aleatorização das características funcionais das espécies e os resultados foram qualitativamente similares.



O modelo foi executado 999 vezes para cada combinação de  $n$  censos em cada localidade ( $n = \{1,2,3, \dots N\}$ , onde  $N$  é o número total de censos em uma localidade). Para testar se os valores observados de FRic e FEve diferem do esperado ao acaso, estes índices foram recalculados para cada aleatorização. Após este procedimento, foram construídas as curvas de base amostral, com intervalo de confiança de 95% seguindo o mesmo processo que foi aplicado para os dados observados em casa matriz do modelo nulo. A comparação entre os índices observados e estimados ao acaso no modelo nulo também foi feita pelo cálculo do *Standardized Effect Size* em cada conjunto de  $n$  censos:

$$SES_n = [\text{obs}_n - \text{média}(\text{null})] / \text{sd}(\text{null})$$

Valores de SES entre -1.96 e 1.96 representam comunidades onde a relação diversidade funcional-área está dentro do esperado pelo simples aumento do número de espécies com a área, enquanto que comunidades com valores de SES fora deste intervalo representam comunidades onde a diversidade foi maior ou menor do que seria esperado ao acaso.

### Análise da estrutura funcional

Foi construído, inicialmente, um espaço funcional para o qual foram consideradas todas as espécies de peixes recifais do oceano Atlântico Ocidental Sul (Quimbayo et al. 2021), que é representativo da diversidade funcional. Para construção do espaço funcional do Atlântico, utilizamos os dados de 823 espécies de peixes distribuídas ao longo da costa do Oceano Atlântico Ocidental.

Além disso, foram construídos espaços funcionais para cada unidade de censo visual amostrado em cada localidade deste estudo.

Para investigar a estrutura funcional das assembleias de peixes recifais foram utilizadas métricas que consideram o volume do espaço funcional ocupado pelas espécies, categorizadas em entidades funcionais (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2014). Inicialmente, foi calculada a distância funcional entre cada par de espécies utilizando a extensão da distância de Gower para variáveis mistas, que permite misturar qualquer tipo de variável (Pavoine et al., 2009). Foi utilizada a função `dist.kab` do pacote `ade4` do software R (versão 1.7-19). Esta matriz de distância foi então utilizada para ordenar as espécies através de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA). Os quatro primeiros eixos de ordenação de PCoA foram utilizados para representar o conjunto de características das espécies para as análises de diversidade funcional. Com base nos eixos de PCoA, as espécies foram distribuídas

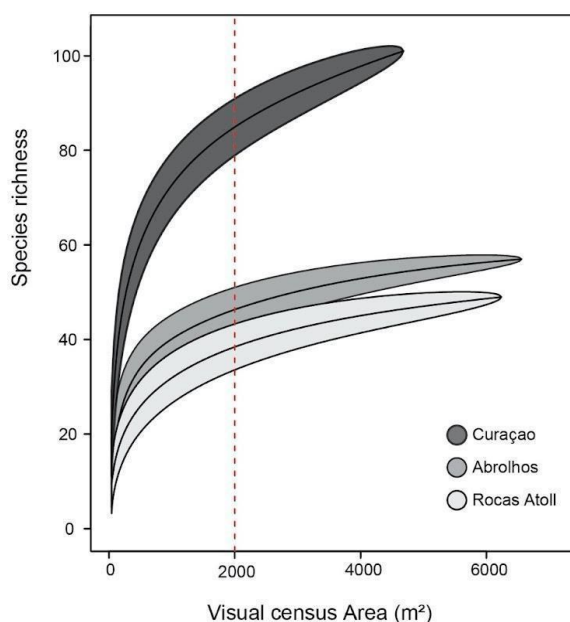
em um espaço funcional de acordo com a combinação de atributos funcionais, e então calculados os índices funcionais (Villéger et al., 2008). Para calcular os índices FRic e FEve foi utilizado o pacote FD e a função dbFD também no software R (Villéger et al., 2008).

Foram utilizados dois índices que são considerados os componentes primários da diversidade funcional (Mason et al., 2005): riqueza funcional (FRic) e equitabilidade funcional (FEve). A riqueza funcional (FRic) mede o volume ocupado pela comunidade no espaço multidimensional. Este volume consiste em um polígono, conhecido como *convex hull*, que é construído e calculado a partir dos pontos mais extremos (espécies com combinações de atributos únicos) e retorna com o valor do volume preenchido (Villéger et al. 2008). Os valores de FRic variam de acordo com o tamanho do polígono, quanto mais distantes os pontos, maior será o polígono e, portanto, a FRic será alta.

A equitabilidade funcional (FEve) mede a regularidade na distribuição das espécies e/ou suas abundâncias dentro deste espaço funcional (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008). Basicamente, o FEve diminui quando as distâncias funcionais ou a abundância entre as espécies é menos regular (Villéger et al., 2008). O FEve varia entre 0 e 1, onde valores baixos de FEve indicam que as entidades funcionais estão muito próximas ou empacotadas no espaço funcional, indicando que as distâncias entre elas são menos regulares (Villéger et al., 2008).

## RESULTADOS

Nas três localidades, foram observados um total de 148 espécies de peixes recifais (ver anexo), distribuídas em 45 famílias e 104 entidades funcionais. As curvas de acumulação de espécies demonstraram maior acúmulo de espécies em Curaçao, localidade que concentra a maior riqueza regional de espécies (101 spp), seguida de Abrolhos (57 spp) e Atol das Rocas (49 spp) (Figura 3). Ambas as localidades apresentam um acentuado crescimento na riqueza de espécies em pequenas áreas, contudo, ao contrário de Abrolhos e Atol das Rocas, Curaçao não apresenta tendência à estabilização.



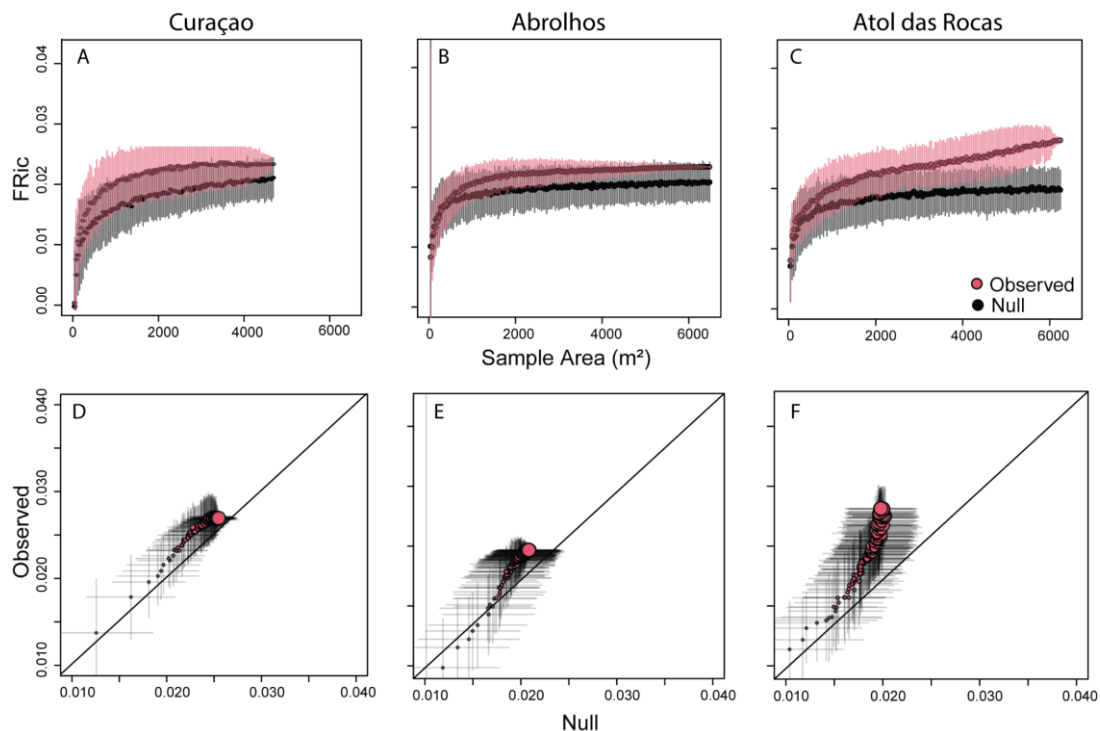
**Figura 3.** Relações espécie-área (SAR) baseadas em amostras de censos visuais ( $20 \times 2 \text{ m}^2$ ) de peixes recifais para as três localidades estudadas. As linhas contínuas representam o número cumulativo de espécies registradas (eixo Y) em função do número de cumulativo de amostras de censos visuais de área (eixo X), com intervalo de confiança de 95%. A linha tracejada indica a acumulação de 50 censos ( $2000 \text{ m}^2$ ). As cores indicam o gradiente na riqueza de espécies (Curaçao – mais rico, seguido por Abrolhos e Atol das Rocas, respectivamente).

Em Curaçao, foi observado o maior número de entidades funcionais ( $n=78$ ) e a menor porcentagem de entidades funcionais únicas (0,77). Isso significa que esta localidade apresenta a maior redundância funcional. Dentre as entidades funcionais encontradas em Curaçao, 30 são encontradas somente neste local (0, 28%). Abrolhos foi o local que apresentou a maior porcentagem de entidades funcionais únicas: 0,89% (Tabela 2). Em Atol das Rocas foi observado o menor número de entidades funcionais ( $n=43$ ) e 0,87% de espécies em entidades funcionais únicas.

**Tabela 2.** Resultados das métricas nas três localidades estudadas. N representa o número total de censos visuais (40m<sup>2</sup>) analisados para cada ilha. Riqueza de espécies encontradas na soma de todos os censos visuais de cada localidade. EF é o número de entidades funcionais. A porcentagem de espécies com combinações únicas de atributos em cada local está representada por (% *sp* EF). O número de espécies com combinações de atributos que são encontradas apenas em um local está representado por EF únicas. A porcentagem das combinações únicas de cada local quando comparada as combinações únicas totais (104) está demonstrada com % EF totais.

	N	área total amostrada (m <sup>2</sup> )	Riqueza de espécies	EF	% <i>sp</i> EF	EF únicas	% EF totais
Curaçao	117	4680	101	78	0,77	30	0,28
Abrolhos	164	6560	56	50	0,89	16	0,15
Atol das Rocas	156	6240	49	43	0,87	8	0,07

A relação entre as métricas de diversidade funcional e a área de amostragem foi, de forma geral, consistente entre as localidades. A riqueza funcional (FRic) aumentou em com o aumento da área de amostragem, apresentando uma relação não linear (assíntota) (Figura 4). Os dados observados demonstraram ser sutilmente superiores valores gerados pelo modelo nulo para Curaçao e Abrolhos, porém, o resultado da FRic de Atol das Rocas apresentou valores superiores ao modelo nulo após o acúmulo de 5000 m<sup>2</sup> de área (Figura 4C). Em outras palavras, é possível observar que o acúmulo de amostras (aumento na área de amostragem) faz com que o valor observado se distancie do modelo nulo (Figura 4F). Em geral, os valores observados de FRic variam entre 0,021 em Curaçao a 0,026 em Atol das Rocas.

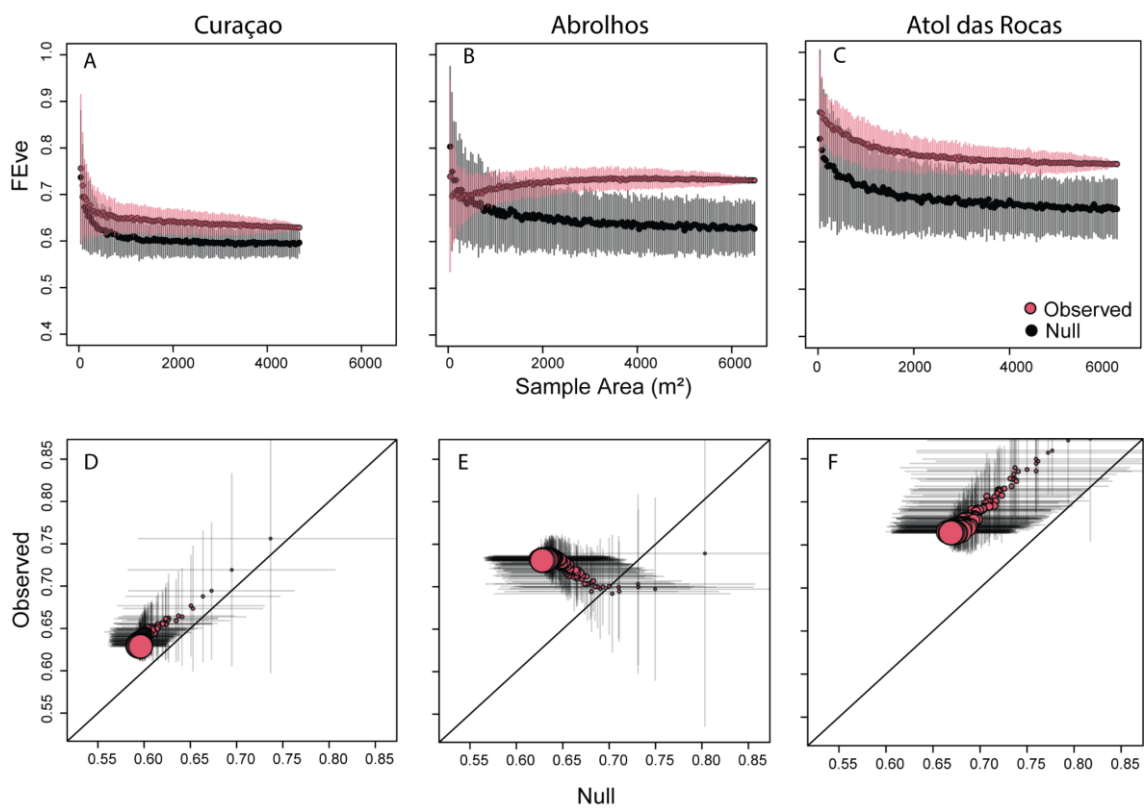


**Figura 4.** Relações entre riqueza funcional (FRic) e área amostral usando curvas de acumulação (SAR) de amostras de censos visuais de 40 m<sup>2</sup>. Os pontos em vermelho representam os dados observados, os pontos pretos representam o modelo nulo e as linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Em D, E, F o tamanho dos círculos representam o acúmulo de amostras e a variação em relação ao modelo nulo (linha preta).

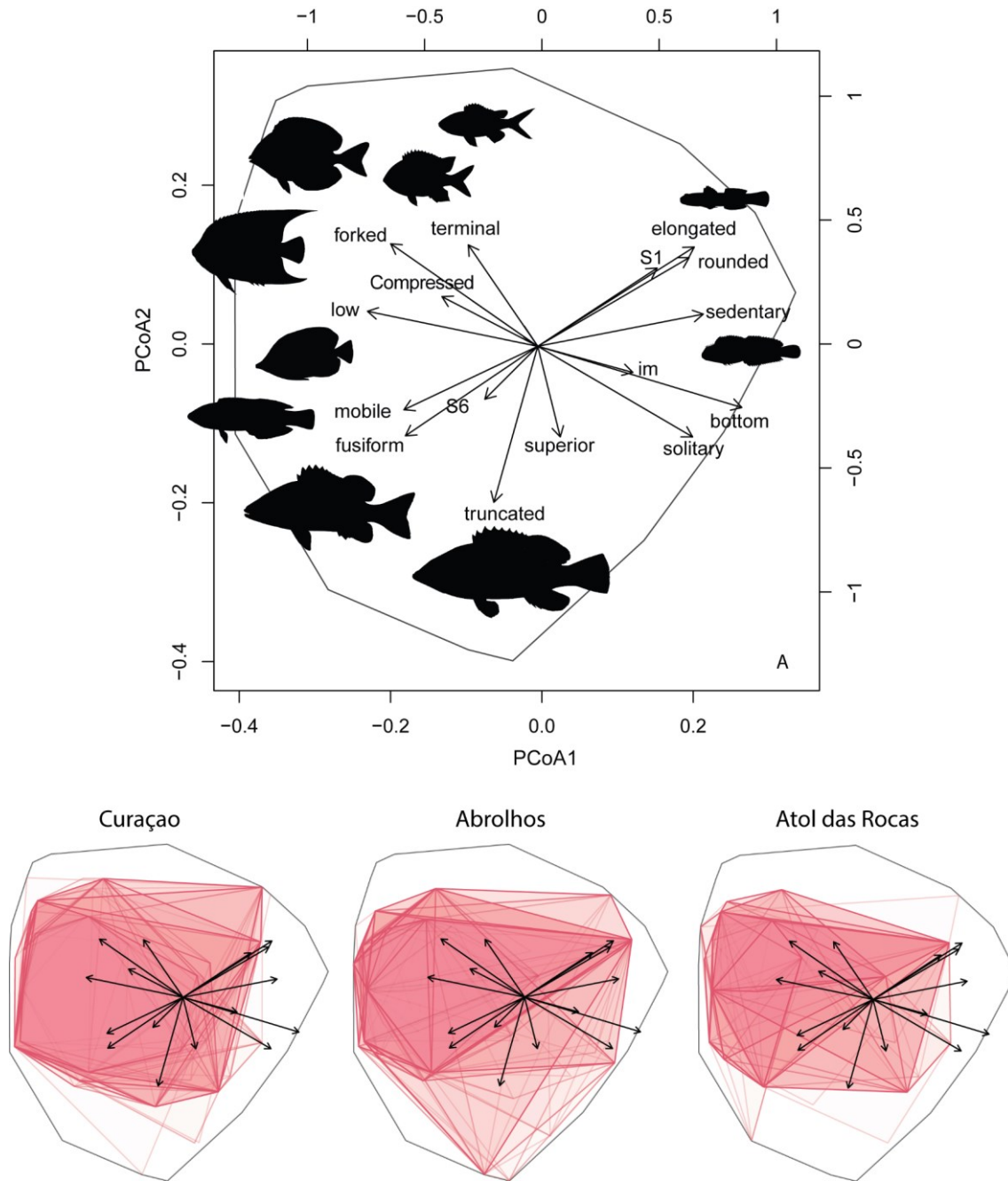
Com exceção de Abrolhos, a equitabilidade funcional (FEve) apresentou um padrão inverso ao FRic, diminuindo em relação à aumentos na área amostral (Figura 5). Os valores de FEve observados ficaram acima do esperado pelo modelo nulo em todas as localidades. Levando em consideração as espécies de cada unidade amostral, o modelo nulo prevê menores valores de FEve para estas localidades, ou seja, dado aquele conjunto de espécies, estas poderiam estar menos regularmente distribuídas no espaço funcional. Em Abrolhos e Atol das Rocas, foi observado uma diferença entre os dados observados e o modelo nulo a partir de uma certa acumulação de área amostral (Figura 5B, C). É possível observar o aumento da distância entre os valores do modelo nulo e os observados, conforme aumenta a área (Figura 5E, F). Além disso, no geral, os valores de FEve variaram entre os locais (de 0,6–0,7 em Curaçao; 0,65–0,75 em Abrolhos, e 0,71–0,82 em Atol das Rocas). A relação entre o índice de equitabilidade funcional e o aumento da área revelou que a regularidade na distribuição das espécies dentro do espaço funcional foi maior na localidade com menor riqueza de espécies (Figura 5A, B, C).

Os resultados da construção dos espaços funcionais, para cada localidade apresentaram variação quanto aos formatos (Figura 6A, B, C). Podemos observar que Curaçao

e Abrolhos apresentaram um *core* central de sobreposição dos espaços funcionais, enquanto Atol das Rocas apresentou comunidades mais heterogêneas. Esta sobreposição dos espaços funcionais está relacionada aos atributos comportamentais e morfológicos, tais como nadadeira caudal bifurcada e hábito bentônico (nível na coluna d'água associado ao fundo). Em geral, as principais diferenças no espaço funcional deram-se devido à presença de entidades funcionais em Abrolhos com classe de tamanho S6, boca superior e tipo de nadadeira truncada e a baixa representatividade em Atol das Rocas de entidades funcionais com classe de tamanho S1, corpo pequeno, alongado e com nadadeira arredondada, típicos das famílias de espécies criptobênticas.



**Figura 5.** Relação entre equitabilidade funcional (FEve) e área amostral utilizando curvas de acumulação de amostras de censos visuais de 40 m<sup>2</sup>. Os pontos em vermelho representam os dados observados, enquanto os pontos pretos o modelo nulo, as linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Em D, E, F o tamanho dos pontos representam o acúmulo de amostras e sua variação em relação ao modelo nulo (linha preta).



**Figura 6.** Na parte superior, o espaço funcional preenchido pelas assembleias de peixes recifais do Atlântico Ocidental, incluindo 823 espécies. As silhuetas dos peixes representam os atributos funcionais com maior explicação dada pela PCoA. Na parte inferior, os espaços funcionais em vermelho, representam a sobreposição dos volumes funcionais preenchidos por cada amostra (censo visual). Os eixos (PC1 e PC2) representam as duas primeiras dimensões do espaço funcional 4D.

## DISCUSSÃO

Este é o primeiro estudo a elucidar as relações da diversidade funcional com a área de amostragem (FDAR) para as assembleias de peixes recifais do Oceano Atlântico em três localidades com diferentes riquezas de espécies tanto a nível local quanto a nível regional, ou seja, com gradiente na riqueza de espécies. Os resultados suportam nossa hipótese que a riqueza funcional (FRic) aumenta com o aumento da área amostral, enquanto a equitabilidade funcional (FEve) diminui (Karadimou et al., 2016), independente da riqueza de espécies local, com exceção de Abrolhos. No entanto, em Atol das Rocas, a partir de um certo ponto de acúmulo de área, tanto a FRic quanto FEve divergiram do esperado ao acaso, diferente de Abrolhos que foi somente FEve que apresentou essa tendência. Estes resultados sugerem que as assembleias de peixes recifais observadas nessas localidades são resultados da atuação conjunta de filtros abióticos em larga escala (McLean et al., 2021) e de interações bióticas locais como um mecanismo que leva a melhor utilização dos recursos disponíveis (MacArthur & Levins, 1967). Sob recursos limitados, a coexistência de espécies com atributos semelhantes dificilmente ocorre devido à exclusão competitiva (Hardin, 1960).

A FDAR tem sido documentada em estudos utilizando desde áreas independentes até *plots* não aninhados para diferentes tipos de organismos (Ding et al., 2013; Smith et al., 2013; Wang et al., 2013; Mazel et al., 2014; Whittaker et al., 2014; Karadimou et al., 2016). Aqui, observamos que a FRic aumenta em função da área de amostragem, de uma forma não linear, apresentando um desvio do esperado ao acaso apenas em Atol das Rocas. Resultados de FRic semelhantes aos deste estudo foram encontrados para outros grupos taxonômicos, como plantas (Karadimou et al., 2016) e aves (Dias et al., 2020). Segundo Mazel & Thuiller (2021), o formato da curva na relação entre diversidade funcional e área (FDAR) é influenciada pelo grau de redundância entre as espécies. Ou seja, quando há alta redundância funcional, por exemplo, a curva produzida por uma FDAR nula é diferente da curva encontrada para relação entre a riqueza de espécies e a área amostral (SAR). Por outro lado, uma baixa redundância produzirá uma FDAR nula próxima ao formato da SAR. Essas premissas corroboram com os resultados encontrados neste trabalho, ao contrário de Curaçao, é possível observar que as curvas FDAR de Abrolhos e Atol das Rocas são mais similares às da relação espécie-área. Em assembleias de peixes recifais do Oceano Atlântico, a diversidade de grupos funcionais não é linearmente relacionada com a riqueza de espécies (Halpern & Floeter, 2008). O aumento da riqueza de espécies não necessariamente leva à adição de novos grupos funcionais, demonstrando a redundância funcional nas comunidades.

A estrutura funcional pode ser influenciada por processos que atuam em diferentes escalas espaciais e temporais. Desvios das expectativas dadas pelo modelo nulo na FDAR podem ocorrer tanto os processos ecológicos quanto evolutivos (e.g. competição, dispersão,



especiação) (Mazel & Thuiller, 2021). A riqueza funcional das comunidades, por exemplo, é influenciada principalmente por filtros ambientais, que agem filtrando a presença ou ausência dos atributos funcionais nas comunidades (Diaz et al., 1998; Grime, 2006). Nossos resultados sugerem que as interações bióticas tiveram maior força de atuação do que os filtros ambientais visto que apesar de filtros ambientais evidentes (distância e isolamento) em Atol das Rocas, a FRic observada foi divergente do esperado pelo modelo nulo. Além disso, demonstramos desvios significativos na FEve tanto de Abrolhos e Atol das Rocas. Para peixes recifais, o isolamento geográfico, tal como, pode restringir a chegada de diversas espécies com capacidade de dispersão limitada (Bender et al., 2017). Desvios do modelo que indicam padrões de agrupamentos (*clustering*) são interpretados como resultado da atuação de filtros ambientais enquanto padrões de superdispersão (*overdispersion*) podem ser interpretados como interações bióticas (Mouillot et al., 2007; Mazel & Thuiller, 2021). A hipótese é de que as espécies coexistentes são mais semelhantes umas com as outras (compartilham muitas características) do que seria esperado ao acaso se as condições ambientais estivessem atuando como um filtro (abiótico) permitindo somente que uma parcela das espécies sobreviva (Zobel, 1997). Associado aos filtros ambientais (Luiz et al., 2012; Bender et al., 2013; Bender et al., 2017), as interações biológicas entre as espécies podem mediar a coexistência de espécies complementares, portanto mais dissimilares. Um estudo avaliando as interações entre espécies de peixes recifais demonstrou que a estrutura das relações agonísticas inter e intra-específicas se mantém conservada ao longo de um gradiente de riqueza de espécies, desempenhadas principalmente por espécies funcionalmente semelhantes (Fontoura et al., 2020). Nossos resultados corroboram com essas hipóteses, pois ao contrário de Curaçao, em Abrolhos e Atol das Rocas existe praticamente uma espécie para cada entidade funcional, realçando a baixa redundância funcional nestas localidades.

A relação entre a riqueza local e a área de amostragem (SAR) evidenciou ecossistemas altamente diversos, localizados em centros de diversidade, que contém proporcionalmente mais espécies em escalas locais (Ricklefs, 1987; Witman et al., 2004). Enquanto a SAR de Curaçao não apresenta tendência à estabilização, a FDAR já atingiu uma assíntota e não demonstrou diferença do esperado ao acaso. É possível observar que seria necessária uma área muito maior para chegar a uma assíntota na SAR enquanto que a FRic entorno de 2000 m<sup>2</sup> o aumento da área não aumenta o aparecimento de espécies novas, sendo possível amostrar grande parte das possibilidades de combinações de atributos. Esse resultado era esperado, uma vez que Curaçao está localizado no Caribe, região com maior diversidade de espécies de peixes recifais e para corais (Briggs, 1995; Floeter et al., 2001; 2008).

A elevada riqueza de espécies em Curaçao pode estar associada com o maior grau da complexidade estrutural dos recifes de corais presentes no mar do Caribe em relação às localidades situadas na província do Brasil (Floeter et al., 2005). Com a temperatura mais alta

nos trópicos, que foram mantidas ao longo do tempo geológico e durante a estruturação biótica do ecossistema, o uso e transferência de energia mais eficiente – devido à estabilidade da temperatura – podem estar relacionados com a alta diversidade de peixes em recifes de coral (Harmelin-Vivien, 2002). Nestes recifes tropicais, a riqueza, a abundância (Bell & Galzin, 1984; Friedlander & Parrish, 1998) e a utilização do espaço por peixes recifais estão correlacionados à complexidade estrutural do habitat (Luckhurst & Luckhurst, 1978). Essa complexidade estrutural propicia uma variedade de tipos de habitats, e é esperado que os mesmos apresentem maior diversidade de organismos associados (MacArthur & MacArthur, 1961). Entretanto, estes ambientes recifais altamente diversos, tendem a apresentar maior redundância funcional, levando a padrões de agrupamento (*clustering*) (Mouillot et al., 2014; Bender et al., 2017) ou empacotamento no espaço de nicho (Pellissier et al., 2018). Estas evidências são corroboradas em nossos resultados de FRic e FEve que não divergiram do esperado pela expectativa nula.

Abrolhos apresentou curvas de riqueza taxonômica e funcional muito similares, e uma FEve diferente do esperado pelo modelo nulo. Ou seja, a distribuição das entidades funcionais é mais regular do que o esperado ao acaso. De fato, foi observado que esta localidade apresenta uma baixíssima redundância funcional, as 56 espécies amostradas resultaram na combinação de 50 entidades funcionais, sendo que 16 são entidades únicas. Este resultado pode estar ligado às características desta localidade, que apesar de ser o local com maior complexidade estrutural entre todos os recifes de corais do Atlântico Sul (Leão et al., 2003), apresenta relativa baixa riqueza de espécies de peixes (Cord et al., 2022). Além disso, o Banco de Abrolhos, apesar de conectado às zonas costeiras, é relativamente distante do centro de diversidade do Atlântico (Caribe). A complexidade estrutural em Abrolhos pode moldar a composição taxonômica e funcional da assembleia de peixes recifais (Rolim et al., 2022).

Atol das Rocas foi a única localidade a apresentar desvios das expectativas nulas para ambas as métricas funcionais (FRic e FEve). Em ilhas pequenas, isoladas geograficamente e do centro de diversidade, as assembleias de peixes recifais apresentam um padrão de superdispersão funcional (Bosch et al., 2021), ou seja, entidades funcionais são mais regularmente distribuídas, o que pode ser resultado do efeito ilha (Teoria de Biogeografia de ilhas) aumentando a força do mecanismo da similaridade limitante para permitir a coexistência de espécies. Estes resultados podem ser reflexos ou respostas da competição na comunidade, visto que as assembleias têm de utilizar os recursos disponíveis de forma mais eficiente, sobretudo em localidades empobrecidas e isoladas como Atol das Rocas (Mason et al., 2005; Mouchet et al., 2010). Ainda, o Atol das Rocas, por ser uma ilha oceânica apresenta filtros ambientais fortes, tais como, isolamento geográfico, águas oligotróficas (baixo enriquecimento de nutrientes, baixa produtividade, águas claras), pequena área recifal sendo considerada pobre em espécies recifais (Floeter et al., 2001; Longo et al., 2015). Apresenta

baixa complexidade estrutural devido à ausência de estruturas tridimensionais, e diferente de outros atóis, a formação biogênica é composta principalmente por algas coralinas, vermetídeos e foraminíferas incrustantes (Gherardi & Bosence, 2001; Longo et al., 2015).

Como um todo, existem importantes variações nos espaços funcionais entre as três localidades (Figura 6). Enquanto os espaços funcionais de Curaçao apresentaram formatos mais similares e sobreposições mais frequentes, Abrolhos e Atol das Rocas apresentaram comunidades mais heterogêneas, ou seja, a cada amostragem em Abrolhos e Atol das Rocas, existe maior chance de obter diferentes entidades funcionais (extremas no espaço funcional) em comparação à Curaçao. As sobreposições de espaços funcionais são ocupadas por famílias de peixes recifais comumente encontradas nas três localidades deste estudo, tais como Acanthuridae e Labridae. Ambas as famílias apresentam atributos similares, como alta mobilidade e disposição na coluna d'água intermediária. No quadrante superior esquerdo da Figura 6, acumulam-se principalmente espécies de peixes planctívoros que habitam a coluna d'água, com morfologia específica para ocupar espaço, como nadadeira bifurcada e corpo comprimido. A biomassa de peixes consiste em aproximadamente 50% de planctívoros e 43% de herbívoros e com baixa biomassa de espécies de tamanho corporal grande (Sandin et al., 2008). Apesar de Curaçao apresentar a menor porcentagem de espécies com combinações únicas (maior redundância funcional), caso este local sofresse algum impacto ambiental agudo, com severas consequências, seriam perdidas 28% das entidades totais. Estes resultados apontam que, apesar da redundância funcional, em ecossistemas altamente diversos existe um grau de vulnerabilidade funcional (Mouillot et al., 2014).

Espécies criptobênticas (alongadas, solitárias e que vivem próximas ao substrato recifal) estão menos representativas em Atol das Rocas quando comparadas às comunidades de Curaçao e Abrolhos (Figura 6, superior, à direita). Estas espécies são mais propensas a sofrerem com filtros ambientais, uma vez que essas espécies têm capacidade de dispersão limitada (Brandl et al., 2018). Devido à alta demanda de energia e papel funcional, os peixes criptobênticos são muito importantes para manter o fluxo de energia dos ambientes recifais (Brandl et al., 2019). A dispersão de espécies entre o Caribe e o Brasil são limitadas por filtros ambientais tais como, as diferenças na salinidade, aporte de nutrientes e sedimentos, pela pluma rio Amazonas (Floeter et al., 2008; Araújo et al., 2022). Apesar disso, ao longo do tempo evolutivo, algumas espécies criptobênticas de pequeno porte podem chegar ao Atol. Uma vez ultrapassado o potente filtro da distância para chegar ao Atol das Rocas, o estabelecimento a longo prazo em uma ilha tão pequena e isolada é provavelmente regulado por fortes interações inter e intra-específicas (McPeck & Gomulkiewicz, 2005), reforçando a hipótese da atuação de filtros bióticos locais para a estruturação funcional das assembleias.

Na porção inferior dos espaços funcionais, mais evidente em Abrolhos, encontram-se espécies com nadadeira caudal truncada, boca superior e tamanho corporal grande. Os recifes

de Abrolhos apresentam uma alta densidade de espécies da família Epinephelidae, cuja distribuição está intrinsecamente ligada às áreas de proteção do Parque Nacional Marinho de Abrolhos (Rolim et al., 2022) além das espécies da família Scaridae. Longo et al. (2015), através da pressão alimentar que os peixes recifais exercem sobre o substrato bentônico (interação biótica em pequenas escalas de 2 m<sup>2</sup>), evidenciaram diferenças na composição de grupos funcionais baseados na dieta, efeito este observado nas mesmas localidades deste estudo. Por exemplo, a proporção do grupo funcional de herbívoros escavadores é maior em Curação enquanto em Abrolhos, somente uma espécie do grupo foi encontrada (Longo et al., 2014).

Apesar da diferença da riqueza de espécies entre as localidades, os resultados deste estudo corroboram com a ideia de que um “*core*” central de funções são mantidas (Mouillot et al., 2014). Um estudo recente mostrou que para as assembleias de peixes recifais em escala global, incluindo ambientes temperados, apesar das diferentes na riqueza de espécies, as assembleias de peixes de recifes rasos apresentam um esqueleto comum de entidades funcionais com diferentes níveis de redundância (McLean et al., 2021). Esses papéis ecológicos universais são, possivelmente, resultados da filtragem ambiental, que geram esse *core* de combinações de atributos semelhantes em recifes rasos (McLean et al., 2021). Aqui, pela primeira vez, demonstramos que, para peixes recifais este padrão já vem desde as escalas mais finas.

Este trabalho foi o primeiro a demonstrar as relações entre a diversidade funcional e a área para as assembleias de peixes recifais do oceano Atlântico, desde a mais fina escala espacial. Avaliando estas relações em três localidades com diferentes riquezas de espécies (tanto do *pool* local quanto regional), foi evidenciado que a riqueza funcional aumenta com a área enquanto a equitabilidade funcional diminui. Além disso, constatamos que a FRic apresenta valores similares nas três localidades, independente da riqueza de espécies. Por outro lado, para FEve, é possível observar que conforme a riqueza de espécies diminui, temos inicialmente (em áreas menores) valores maiores.

Demonstramos que locais mais depauperados em espécies apresentam uma assembleia de peixes mais rica funcionalmente (FRic) e que estas entidades funcionais estão mais regularmente distribuídas no espaço funcional (FEve). Neste caso, a perda de espécies leva possivelmente à perda de funções ecossistêmicas nestes ambientes. Este conjunto de resultados contribui para o entendimento dos padrões de estruturação das assembleias de peixe recifal e reafirma a importância de áreas marinhas protegidas de locais com características únicas a fim de manter o conjunto de funções existentes nessas comunidades.

Combinados, os resultados deste estudo sugerem que filtros ambientais (e.g. isolamento do centro de diversidade, isolamento geográfico) e filtros locais (e.g. interações bióticas) atuam em conjunto na estruturação funcional destas assembleias indicando que as

espécies presentes realizam funções ecossistêmicas complementares como um mecanismo para evitar a competição e promover a coexistência das espécies.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, G.S., Rocha, L.A., Lastrucci, N.S., Luiz, O.J., Di Dario, F., Floeter, S.R. 2022. The Amazon-Orinoco Barrier as a driver of reef-fish speciation in the Western Atlantic through time. *Journal of Biogeography*, 49, 1407–1419.
- Barneche, D.R., Rezende, E.L., Parravicini, V., Maire, E., Edgar, G.J., Stuart-Smith, R.D., Arias-González, J.E., Ferreira, C.E.L., Friedlander, A.M., Green, A.L., Luiz, O.J., Rodríguez-Zaragoza, F.A., Vigliola, L., Kulbicki, M., Floeter, S.R. 2019. Body size, reef area, and temperature predict global reef-fish species richness across spatial scales. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 315–327. <https://doi.org/10.1111/geb.12851>
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford, Blackwell Science. 1068 p. 3rd ed.
- Bell, J., Galzin, R. 1984. Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 15, 265–274.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science*, 292, 1532–1534.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. In: Sale, P. F. (ed.), *Coral reef fishes. Dynamics and diversity on a complex ecosystem*, Academic Press, pp. 5–32.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J., Hoey, A. 2002. Assembly Rules and Functional Groups at Global Biogeographical Scales. *Functional Ecology*, 16(5), 557–562. <http://www.jstor.org/stable/826738>
- 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.
- Bender, M.G., Leprieur, F., Mouillot, D., Kulbicki, M., Parravicini, V., Pie, M.R., Barneche, D.R., Oliveira-Santos, L.G.R., Floeter, S.R. 2017. Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. *Ecography*, 40, 425–435.
- Bosch, N.E., Wernberg, T., Langlois, T.J., Smale, D.A., Moore, P.J., Franco, J.N., Thiriet, P., et al. 2021. Niche and neutral assembly mechanisms contribute to latitudinal diversity gradients in reef fishes. *Journal of Biogeography*, 48, 2683–2698.
- Botta-Dukát, Z., Czúcz, B. 2016. The generalized replication principle and the partitioning of functional diversity into independent alpha and beta components. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 114–126. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12450>
- Brandl, S.J., Goatley, C.H.R., Bellwood, D.R., Tornabene, L. 2018. The hidden half: ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. *Biologica Reviews*, 93, 1846–1873. <https://doi.org/10.1111/brv.12423>
- Brandl, S.J., Rasher, D.B., Côté, I.M., Casey, J.M., Darling, E.S., Lefcheck, J.S., Duffy, J.E. 2019. Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of

- biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17( 8), 445– 454. <https://doi.org/10.1002/fee.2088>
- Briggs, J.C. 1995. *Global biogeography. Developments in paleontology and stratigraphy*, 14, Elsevier, Amsterdam.
- Canterle, A.M., Nunes, L.T., Oliveira-Santos, L.G.R.; Floeter, S.R. 2022. Syntopic cryptobenthic fishes can coexist with overlapping niches. *Marine Biology*, 169, 26.
- Cavender-Bares, J., Hozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chesson, P. 2003. Introduction: Understanding the role of environmental variation in population and community dynamics. *Theoretical Population Biology*, 64, 253–254.
- Coleman, B.D., Mares, M.A., Willig, M.R. Hsieh, Y. 1982. Randomness, Area, and Species Richness. *Ecology*, 63: 1121-1133. <https://doi.org/10.2307/1937249>
- Condit R., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin, S. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288 (5470), 1414–1418.
- Cord, I., Nunes, L.T., Barroso, C.X., Freire, A. S., Gadig, O. B. F., Gomes, P. B., Gurgel, C. F. D., Lindner, A., Mantelatto, F. L., Targino, A. K. G. & Floeter, S. R. 2022. Brazilian marine biogeography: a multi-taxa approach for outlining sectorization. *Marine Biology*, 169, 61.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., Ackerly, D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87, 1465–1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87)
- de Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H.C., Lavorel, S., Sykes, M.T. 2013. Evidence for scale-and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101, 1237–1244. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12139>
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of Species Communities. In: Diamond, J.M. and Cody, M.L., Eds., *Ecology and Evolution of Communities*, Harvard University Press, Boston, 342–344.
- Dias, R.A., Bastazini, V.A.G., Knopp, B.D.C., Bonow, F.C., Gonçalves, M.S.S., Gianuca, AT. 2020. Species richness and patterns of overdispersion, clustering and randomness shape phylogenetic and functional diversity–area relationships in habitat islands. *Journal of Biogeography* 47, 1638– 1648. <https://doi.org/10.1111/jbi.13849>
- Díaz, S., Cabido, M., Casanoves, F. 1998. Plant Functional Traits and Environmental Filters at a Regional Scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1), 113–122.
- Ding, Z., Feeley, K.J., Wang, Y., Pakeman, R.J., Ding, P. 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology*, 82, 781–790.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidwick & Jackson, London.
- 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., 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.
- Fontoura, L., Cantor, M., Longo, G.O., Bender, M.G., Bonaldo, R.M., Floeter, S.R. 2020. The macroecology of reef fish agonistic behaviour. *Ecography*, 43, 1278–1290.
- Francini-Filho, R.B., Coni, E.O.C., Meirelles, P.M., Amado-Filho, G.M., Thompson, F.L., et al. 2013. Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, Eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PLOS One* 8(1): e54260. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054260>
- Fratantoni, D.M. 2001. North Atlantic surface circulation during the 1990's observed with satellite- tracked drifters. *Journal of Geophysical Research*, 106, 22067–22093.
- Friedlander, A., Parrish, J. 1998. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224, 1–30.
- Froese, R. Pauly, D. (eds.) 2021. FishBase, World Wide Web electronic publication. Version (08/2021). Disponível em [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). Acesso em janeiro de 2022.
- Gause, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins.
- Gherardi, D.F.M., Bosence, D.W.J. 2001. Composition and community structure of the coralline algal reefs from Atol das Rocas, South Atlantic, Brazil. *Coral Reefs*, 19, 205–219.
- Grime, J.P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Grinnell, J. 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Hachich, N.F., Bonsall, M.B., Arraut, E.M., Barneche, D.R., Lewinsohn, T.M., Floeter, S.R. 2015. Island biogeography: patterns of marine shallow-water organisms in the Atlantic Ocean. *Journal of Biogeography*, 42, 1871–1882.
- 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.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131(3409), 1292–7. <https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>.
- Harmelin-Vivien, M.L., 2002. Energetics and fish diversity on coral reefs. In: Sale, P.F. (Ed.), *Coral reef fishes: dynamics and diversity on a complex ecosystem*. Academic Press, San Diego, California, pp. 265–274.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hutchinson, G.E., MacArthur, R.H. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist* 93:869, 117–125.
- Kallimanis, A., Halley, J., Vokou, D., Sgardelis, S. 2008. The scale of analysis determines the spatial pattern of woody species diversity in the Mediterranean environment. *Plant*



- Ecology, 196, 143–151. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9341-6>.
- Karadimou, E., Kallimanis, A., Tsiripidis, I., Dimopoulos, P. 2016. Functional diversity exhibits a diverse relationship with area, even a decreasing one. *Scientific Reports* 6, 35420. <https://doi.org/10.1038/srep35420>
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Keddy, P.A. 1999. Wetland restoration: The potential for assembly rules in the service of conservation. *Wetlands*, 19, 716–732. <https://doi.org/10.1007/BF03161780>
- Keddy, P.A, Laughlin, D.C. 2022. *A Framework for Community Ecology: Species Pools, Filters and Traits*. Cambridge University Press.
- Kraft, N., Valencia, R., Ackerly, D. 2010. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science (New York, N.Y.)*. 322. 580–2. [10.1126/science.1160662](https://doi.org/10.1126/science.1160662).
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. and Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kulbicki, M., Parravicini, V., Bellwood, D. R., Arias-González, 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081847>
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177–192.
- Leão, Z.M.A.N., Kikuchi, R.K.P., Testa, V. 2003. Corals and Corals Reefs of Brazil. pp. 9–52. In: J. Cortés (Ed.) *Latin American Coral Reefs*. Amsterdam: Elsevier.
- Levin, S.A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73, 1943–1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>
- Lomolino, M.V. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: The species–area relationship. *Journal of Biogeography*, 27, 17–26.
- Longo, G.O., Ferreira, C.E.L., Floeter, S.R. 2014. Herbivory drives large-scale spatial variation in reef fish trophic interactions. *Ecology and Evolution*, 4(23), 4553–4566.
- Longo, G.O., Morais, R.A., Martins, C.D.L., Mendes, T.C., Aued, A.W., Cândido, D., Oliveira, J., Nunes, L.T., Fontoura, L., Sissini, M.N., Teschima, M.M., Silva, M.B., Ramlov, F., Gouveia, L., 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. doi: 10.1371/journal.pone.0127176.
- Luckhurst, B.E., Luckhurst, K. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49, 317–323. <https://doi.org/10.1007/BF00455026>
- Luiz, O.J., Madin J.S., Ross, R.D., Rocha, L.A., Wirtz, P., Floeter, S.R. 2012. Ecological traits

- influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B.*, 79, 1033–1040.
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39(4), 599–619. <https://doi.org/10.2307/1931600>
- MacArthur, R.H., MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594–598.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. – Princeton Univ. Press.
- MacArthur, R.H., Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Mazel, F., Guilhaumon, F., Mouquet, N., Devictor, V., Gravel, D., Renaud, J., Cianciaruso, M.V., Loyola, R., Diniz-Filho, J.A.F., Mouillot, D. and Thuiller, W. 2014. Global hotspots of multifaceted mammal diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 836–847. <https://doi.org/10.1111/geb.12158>
- Mazel, F., Thuiller, W. 2021. Functional and phylogenetic diversity–area relationships. In T. Matthews, K. Triantis, & R. Whittaker (Eds.), *The species–area relationship: theory and application (ecology, biodiversity and conservation)*, pp. 107–132). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/9781108569422.009
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, M.W. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- McGill, B.J. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13, 627–642. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01449.x>
- McLean, M., Mouillot, D., Maureaud, A.A., Hattab, T., MacNeil, M.A., Goberville, E., Lindgren, M., Engelhard, G., Pinsky, M., Auber, A. 2021. Disentangling tropicalization and deborealization in marine ecosystems under climate change. *Current Biology*, 31(21), 4817–4823.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.08.034>.
- McPeck, M, Gomulkiewicz, R. 2005. Assembling and depleting species richness in metacommunities: insights from ecology, population genetics, and macroevolution. In: Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (eds) *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp 355–373.
- Mittelbach, G. 2012. *Community Ecology*. Sinauer Associates, Incorporated, Sunderland.
- Morais, R.A., Ferreira, C.E.L., Floeter, S.R. 2017. Spatial patterns of fish standing biomass across Brazilian reefs, Southwestern Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 91, 1642–1667.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H. and Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>

- Mouillot, D., Dumay, O., Tomasini, J. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 443–456. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.08.022>.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28 (3), 167 – 177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias, E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 111. 10.1073/pnas.1317625111.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N. et al. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, 87, 769–785.
- Moura, R.L., Secchin, N.A., Amado-Filho, G.M., Francini-Filho, R.B., Freitas, M.O., Minter-Vera, C.V., Teixeira, J.B., Thompson, F.L., Dutra, G.F., Sumida, P.Y.G., Güth, A.Z., Lopes, R.M., Bastos, A.C. 2013. Spatial patterns of benthic megahabitats and conservation planning in the Abrolhos Bank. *Continental Shelf Research* 70, 109–117.
- Nagelkerken, I., Van Der Velde, G. 2003. Connectivity between coastal habitats of two oceanic Caribbean Islands as inferred from ontogenetic shifts by coral reef fishes. *Gulf and Caribbean Research*, 14 (2), 43–59. <https://doi.org/10.18785/gcr.1402.04>
- Nunes, L., Siqueira, A.C., Cord, I., Ford, B.M., Liedke, A.M.R., Ferreira, C.E.L., Floeter, S.R. 2020. The influence of species abundance, diet and phylogenetic affinity on the co-occurrence of butterflyfishes. *Marine Biology*, 167, 107. doi: 10.1007/s00227-020-03725-7
- Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Guillaume Blanchet, F., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., Abrego, N. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters*, 20, 561–576. <https://doi.org/10.1111/ele.12757>
- 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.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.B., Gachet, S. and Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118: 391–402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x>
- Pellissier, V., Barnagaud, J.-Y., Kissling, W.D., Şekercioğlu, Ç., Svenning, J.-C. 2018. Niche packing and expansion account for species richness-productivity relationships in global bird assemblages. *Global Ecology Biogeography*, 27, 604–615.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pinheiro, H.T., Rocha, L.A., Macieira, R.M., et al. 2018. South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre

- in the Atlantic Ocean. *Divers Distribution*, 24, 951–965. <https://doi.org/10.1111/ddi.12729>
- Quimbayo, J.P., Silva, F.C., Mendes, T.C., Ferrari, D.S., Danielski, S.L., Bender, M.G., Parravicini, V., Kulbicki, M., Floeter, S.R. 2021. Life-history traits, geographical range, and conservation aspects of reef fishes from the Atlantic and Eastern Pacific. *Ecology*, 102(5):e03298. <https://doi.org/10.1002/ecy.3298>
- Richardson, L.E., Graham, N.A.J., Pratchett, M.S., Hoey, A.S. 2017. Structural complexity mediates functional structure of reef fish assemblages among coral habitats. *Environmental Biology of Fishes*, 100(3), 193–207.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Rocha, L.A., Rocha, C.R., Robertson, D.R., Bowen, B.W. 2008. Comparative phylogeography of Atlantic reef fishes indicates both origin and accumulation of diversity in the Caribbean. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 157. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-157>
- Rolim, F.A., Langlois, T., Motta, F.S., Castro, G.M., Lester, E., Abieri, M.L., Gadig, O.B.F., Moura, R.L. 2022. Habitat and marine reserve status drive reef fish biomass and functional diversity in the largest South Atlantic coral reef system (Abrolhos, Brazil). *Frontiers in Marine Science*, 9:701244.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sandin, S.A., Sampayo, E.M., Vermeij, M.J.A. 2008. Coral reef fish and benthic community structure of Bonaire and Curaçao, Netherlands Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 44(2), 137–144.
- Schiettekatte, N.M.D., Barneche, D.R., Villéger, S., et al. 2020. Nutrient limitation, bioenergetics and stoichiometry: A new model to predict elemental fluxes mediated by fishes. *Functional Ecology* 34, 1857–1869. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13618>
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484. <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- Siefert, A. 2012. Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oecologia*, 170 (3), 767–75. doi: 10.1007/s00442-012-2351-7
- Smith, M. 2013. Ecological Community, the Sense of the World, and Senseless Extinction. *Environmental Humanities*, 2 (1), 21–41.
- Storch, D., Marquet, P.A. 2007. *Scaling biodiversity*. Cambridge University Press.
- Stuart-Smith, R.D. et al. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 50, 539–542.
- Trisos, C.H., Petchey, O.L., Tobias, J.A. 2014. Unraveling the interplay of community assembly processes acting on multiple niche axes across spatial scales. *The American Naturalist*, 184 (5), 593–608. <https://doi.org/10.1086/678233>.

- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85, 183–206. [10.1086/652373](https://doi.org/10.1086/652373).
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. <http://www.jstor.org/stable/27650754>
- Vermeij, M.J. 2012. The current state of Curaçao coral reefs. Carmabi Report. Carmabi Foundation & Amsterdam University.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wang X., Swenson, N.G., Wiegand, T., Wolf, A., Howe, R., Lin, F., Ye, J., Yuan, Z., Shi, S., Bai, X., Xing, D., Hao, Z. 2013. Phylogenetic and functional diversity area relationships in two temperate forests. *Ecography*, 36(8), 883–893.
- Whittaker, R.J., Rigal, F., Borges, P.A.V., Cardoso, P., Terzopoulou, S., Casanoves, F., Pla, L., Guilhaumon, F., Ladle, R.J., Triantis, K.A. 2014. Functional biogeography of oceanic islands and the scaling of functional diversity in the Azores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13709–13714. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218036111>.
- Wiegand, T., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Okuda, T. 2007. Analyzing the spatial structure of a sri lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 88, 3088–3102. <https://doi.org/10.1890/06-1350.1>
- Witman, J.D., Etter, R.J, Smith, F. 2004. The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: a global perspective. *Proceedings of National Academy of Science of the United States of America*, 01, 15664–15669.
- Yeager, L.A., Deith, M.C.M., McPherson, J.M., Williams, I.D., Baum, J.K. 2017. Scale dependence of environmental controls on the functional diversity of coral reef fish communities. *Global Ecology Biogeography*, 26, 1177–1189. <https://doi.org/10.1111/geb.12628>
- Zobel, M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12 (7), 266–269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3).

## ANEXO

**Tabela 1.** Lista das espécies amostradas através de censos visuais subaquáticos nas três localidades e suas características comportamentais, ecológicas e tróficas.

genus_species	Family	Home_range	Size_group	Level_water	Size_classes	Body_shape	Caudal_fin	Mouth_position	Diet
abudedefduf saxatilis	pomacentridae	mob	smallg	low	s3	compressed	forked	terminal	om
acanthostracion polygonius	ostraciidae	mob	sol	low	s4	box_shaped	rounded	subterminal	is
acanthurus bahianus	acanthuridae	mob	medg	low	s4	compressed	truncated	terminal	hd
acanthurus chirurgus	acanthuridae	mob	medg	low	s4	compressed	truncated	terminal	hd
acanthurus coeruleus	acanthuridae	mob	medg	low	s4	compressed	truncated	terminal	hd
albula vulpes	albulidae	mob	smallg	low	s6	fusiform	forked	subterminal	im
aluterus scriptus	monacanthidae	vmob	sol	low	s6	compressed	rounded	superior	is
amblycirrhitus pinos	cirrhitidae	sed	sol	bottom	s2	fusiform	truncated	terminal	im
anisotremus virginicus	haemulidae	mob	smallg	low	s4	compressed	forked	terminal	im
apogon americanus	apogonidae	sed	sol	low	s2	fusiform	forked	terminal	im

<i>aulostomus maculatus</i>	aulostomidae	mob	smallg	low	s6	elongated	rounded	tubular	fc
<i>balistes vetula</i>	balistidae	mob	sol	low	s5	compressed	truncated	terminal	im
<i>bodianus rufus</i>	labridae	mob	sol	low	s4	fusiform	truncated	terminal	im
<i>bothus lunatus</i>	bothidae	sed	sol	bottom	s4	depressed	rounded	terminal	fc
<i>bothus ocellatus</i>	bothidae	mob	sol	bottom	s3	depressed	lanceolated	terminal	im
<i>calamus penna</i>	sparidae	mob	medg	low	s4	compressed	forked	terminal	im
<i>cantherhines macrocerus</i>	monacanthidae	mob	pair	bottom	s4	compressed	rounded	terminal	is
<i>cantherhines pullus</i>	monacanthidae	mob	sol	bottom	s3	compressed	rounded	terminal	is
<i>canthigaster figueiredoi</i>	tetraodontidae	mob	pair	low	s2	box_shaped	truncated	terminal	im
<i>canthigaster rostrata</i>	tetraodontidae	mob	sol	low	s2	box_shaped	truncated	terminal	im
<i>carangoides bartholomaei</i>	carangidae	vmob	largeg	high	s6	fusiform	forked	terminal	fc
<i>caranx crysos</i>	carangidae	vmob	largeg	high	s5	fusiform	forked	terminal	fc

caranx latus	carangidae	vmob	largeg	high	s6	fusiform	forked	terminal	fc
caranx ruber	carangidae	vmob	largeg	high	s5	fusiform	forked	terminal	fc
cephalopholis cruentata	serranidae	mob	sol	bottom	s4	fusiform	rounded	superior	im
cephalopholis fulva	serranidae	mob	sol	bottom	s4	fusiform	rounded	superior	im
chaetodon capistratus	chaetodontidae	sed	pair	low	s2	compressed	rounded	terminal	is
chaetodon ocellatus	chaetodontidae	sed	pair	low	s3	compressed	rounded	terminal	is
chaetodon striatus	chaetodontidae	sed	pair	low	s3	compressed	rounded	terminal	is
chromis cyanea	pomacentridae	mob	medg	high	s2	fusiform	forked	terminal	pk
chromis insolata	pomacentridae	sed	medg	low	s3	compressed	forked	terminal	pk
chromis multilineata	pomacentridae	mob	largeg	high	s3	compressed	forked	terminal	pk
clepticus parrae	labridae	mob	medg	high	s3	fusiform	forked	terminal	pk
coryphopterus eidolon	gobiidae	sed	smallg	bottom	s1	elongated	truncated	terminal	om



coryphopterus glaucofraenum	gobiidae	sed	smallg	bottom	s2	elongated	truncated	terminal	om
coryphopterus lipernes	gobiidae	sed	smallg	bottom	s1	elongated	truncated	terminal	om
coryphopterus personatus	gobiidae	sed	sol	bottom	s1	fusiform	truncated	terminal	pk
cryptotomus roseus	scaridae	mob	smallg	low	s2	fusiform	truncated	terminal	hd
dactylopterus volitans	dactylopteridae	sed	sol	bottom	s4	fusiform	truncated	subterminal	im
dermatolepis inermis	serranidae	mob	sol	low	s6	fusiform	truncated	superior	fc
diodon hystrix	diodontidae	mob	sol	bottom	s6	box_shaped	truncated	subterminal	im
doratonotus megalepis	labridae	mob	sol	low	s2	fusiform	truncated	terminal	im
elacatinus evelynae	gobiidae	sed	pair	bottom	s1	elongated	rounded	terminal	im
elacatinus figaro	gobiidae	sed	smallg	bottom	s1	elongated	rounded	terminal	im
elacatinus horsti	gobiidae	sed	smallg	bottom	s1	elongated	rounded	terminal	im
elacatinus phthirophagus	gobiidae	sed	smallg	bottom	s1	elongated	rounded	terminal	im

<i>epinephelus morio</i>	serranidae	mob	sol	bottom	s6	fusiform	truncated	superior	im
<i>equetus lanceolatus</i>	sciaenidae	sed	smallg	low	s3	fusiform	lanceolated	terminal	im
<i>equetus punctatus</i>	sciaenidae	sed	smallg	low	s3	fusiform	lanceolated	subterminal	im
<i>gnatholepis thompsoni</i>	gobiidae	sed	smallg	bottom	s2	elongated	rounded	subterminal	om
<i>gramma brasiliensis</i>	grammatidae	sed	smallg	bottom	s1	fusiform	truncated	terminal	im
<i>gramma loreto</i>	grammatidae	sed	smallg	bottom	s2	fusiform	truncated	terminal	im
<i>gymnothorax funebris</i>	muraenidae	sed	sol	bottom	s6	eel_like	pointed	terminal	fc
<i>gymnothorax miliaris</i>	muraenidae	sed	sol	bottom	s5	eel_like	pointed	terminal	im
<i>gymnothorax moringa</i>	muraenidae	sed	sol	bottom	s6	eel_like	pointed	terminal	fc
<i>haemulon aurolineatum</i>	haemulidae	mob	largeg	low	s3	fusiform	forked	terminal	im
<i>haemulon chrysargyreum</i>	haemulidae	mob	medg	low	s3	fusiform	forked	terminal	im
<i>haemulon flavolineatum</i>	haemulidae	mob	medg	low	s3	fusiform	forked	terminal	im

haemulon macrostomum	haemulidae	mob	medg	low	s4	fusiform	forked	terminal	im
haemulon parra	haemulidae	mob	medg	low	s4	fusiform	forked	terminal	im
haemulon plumierii	haemulidae	mob	medg	low	s5	fusiform	forked	terminal	im
haemulon sciurus	haemulidae	mob	medg	low	s4	fusiform	forked	terminal	im
haemulon squamipinna	haemulidae	mob	largeg	low	s2	fusiform	forked	terminal	im
halichoeres bivittatus	labridae	mob	sol	low	s4	fusiform	truncated	terminal	im
halichoeres brasiliensis	labridae	mob	sol	low	s4	fusiform	truncated	terminal	im
halichoeres garnoti	labridae	mob	sol	low	s3	fusiform	truncated	terminal	im
halichoeres maculipinna	labridae	mob	sol	low	s3	fusiform	truncated	terminal	im
halichoeres pictus	labridae	mob	sol	low	s2	fusiform	truncated	terminal	im
halichoeres poeyi	labridae	mob	sol	low	s3	fusiform	truncated	terminal	im
halichoeres radiatus	labridae	mob	sol	low	s5	fusiform	truncated	terminal	im

heteropriacanthus cruentatus	priacanthidae	mob	smallg	low	s5	compressed	truncated	superior	im
holacanthus ciliaris	pomacanthidae	mob	sol	low	s4	compressed	truncated	terminal	is
holacanthus tricolor	pomacanthidae	mob	sol	low	s4	compressed	truncated	terminal	is
holocentrus adscensionis	holocentridae	sed	sol	low	s5	fusiform	forked	terminal	im
holocentrus rufus	holocentridae	sed	sol	low	s4	fusiform	forked	terminal	im
hypoplectrus chlorurus	serranidae	sed	sol	bottom	s2	compressed	truncated	terminal	im
hypoplectrus puella	serranidae	sed	sol	bottom	s3	compressed	truncated	terminal	im
haemulon vittatum	haemulidae	mob	largeg	high	s3	elongated	forked	terminal	pk
ichthyapus ophioneus	ophichthidae	mob	sol	bottom	s4	eel_like	pointed	subterminal	im
gobioclinus kalisherai	labrisomidae	sed	sol	bottom	s2	elongated	rounded	terminal	im
labrisomus conditus	labrisomidae	sed	sol	bottom	s2	fusiform	rounded	terminal	im
labrisomus nuchipinnis	labrisomidae	sed	sol	bottom	s3	elongated	rounded	terminal	im

<i>lactophrys bicaudalis</i>	ostraciidae	mob	sol	low	s4	box_shaped	rounded	subterminal	im
<i>lactophrys trigonus</i>	ostraciidae	mob	sol	low	s5	box_shaped	truncated	subterminal	im
<i>lagodon rhomboides</i>	sparidae	mob	smallg	low	s4	fusiform	forked	terminal	im
<i>lutjanus analis</i>	lutjanidae	mob	smallg	low	s6	fusiform	truncated	terminal	im
<i>lutjanus apodus</i>	lutjanidae	mob	smallg	low	s5	fusiform	truncated	terminal	im
<i>lutjanus griseus</i>	lutjanidae	mob	smallg	low	s6	fusiform	truncated	terminal	im
<i>lutjanus jocu</i>	lutjanidae	mob	smallg	low	s6	fusiform	truncated	terminal	im
<i>lutjanus mahogoni</i>	lutjanidae	mob	smallg	low	s4	fusiform	forked	terminal	im
<i>lutjanus synagris</i>	lutjanidae	mob	smallg	low	s5	fusiform	truncated	terminal	im
<i>malacanthus plumieri</i>	malacanthidae	sed	sol	low	s5	elongated	forked	terminal	im
<i>malacoctenus triangulatus</i>	labrisomidae	sed	sol	bottom	s2	elongated	rounded	terminal	im
<i>melichthys niger</i>	balistidae	vmob	largeg	high	s4	compressed	truncated	terminal	om

<i>microspathodon chrysurus</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s3	compressed	forked	terminal	hd
<i>mulloidichthys martinicus</i>	mullidae	mob	medg	low	s4	fusiform	forked	subterminal	im
<i>muraena pavonina</i>	muraenidae	sed	sol	bottom	s5	eel_like	pointed	terminal	im
<i>mycteroperca bonaci</i>	serranidae	mob	sol	bottom	s6	fusiform	truncated	superior	fc
<i>mycteroperca interstitialis</i>	serranidae	mob	sol	bottom	s6	fusiform	truncated	superior	fc
<i>myripristis jacobus</i>	holocentridae	sed	medg	low	s3	fusiform	forked	terminal	im
<i>neoniphon marianus</i>	holocentridae	sed	sol	low	s3	fusiform	forked	terminal	im
<i>ocyurus chrysurus</i>	lutjanidae	mob	smallg	high	s6	fusiform	forked	terminal	im
<i>ogcocephalus vespertilio</i>	ogcocephalidae	sed	sol	bottom	s4	depressed	rounded	subterminal	im
<i>ophioblennius trinitatis</i>	blenniidae	sed	sol	bottom	s1	elongated	truncated	subterminal	hd
<i>parablennius marmoreus</i>	blenniidae	sed	sol	bottom	s2	elongated	truncated	subterminal	im
<i>paranthias furcifer</i>	serranidae	mob	medg	high	s3	fusiform	forked	superior	pk

pareques acuminatus	sciaenidae	sed	smallg	low	s3	fusiform	rounded	terminal	im
pempheris schomburgkii	pempheridae	sed	medg	low	s2	compressed	forked	superior	pk
pomacanthus arcuatus	pomacanthidae	mob	pair	low	s5	compressed	truncated	terminal	is
pomacanthus paru	pomacanthidae	mob	pair	low	s4	compressed	truncated	terminal	is
priacanthus arenatus	priacanthidae	mob	medg	low	s4	compressed	truncated	superior	fc
prognathodes aculeatus	chaetodontidae	sed	sol	low	s2	compressed	truncated	tubular	im
pseudupeneus maculatus	mullidae	mob	smallg	low	s3	fusiform	forked	subterminal	im
rypticus saponaceus	serranidae	sed	sol	bottom	s4	fusiform	rounded	superior	im
scartella cristata	blenniidae	sed	sol	bottom	s2	elongated	truncated	subterminal	om
scarus iseri	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd
scarus taeniopterus	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd
scarus trispinosus	scaridae	mob	smallg	low	s5	fusiform	truncated	terminal	hd

scarus vetula	scaridae	mob	smallg	low	s5	fusiform	truncated	terminal	hd
scarus zelindae	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd
scorpaena brasiliensis	scorpaenidae	sed	sol	bottom	s4	fusiform	truncated	terminal	im
scorpaena plumieri	scorpaenidae	sed	sol	bottom	s4	fusiform	truncated	terminal	im
serranus baldwini	serranidae	sed	sol	bottom	s2	fusiform	truncated	superior	im
serranus tigrinus	serranidae	sed	pair	bottom	s3	fusiform	truncated	superior	im
sparisoma amplum	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd
sparisoma atomarium	scaridae	mob	smallg	low	s3	fusiform	truncated	terminal	hd
sparisoma aurofrenatum	scaridae	mob	smallg	low	s3	fusiform	truncated	terminal	hd
sparisoma axillare	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd
sparisoma chrysopteron	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd
sparisoma frondosum	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd



<i>sparisoma radians</i>	scaridae	mob	smallg	low	s3	fusiform	truncated	terminal	hd
<i>sparisoma rubripinne</i>	scaridae	mob	smallg	low	s4	fusiform	truncated	terminal	hd
<i>sparisoma viride</i>	scaridae	mob	smallg	low	s5	fusiform	truncated	terminal	hd
<i>sphoeroides spengleri</i>	tetraodontidae	mob	sol	low	s3	box_shaped	rounded	terminal	is
<i>sphyraena barracuda</i>	sphyraenidae	vmob	smallg	high	s6	elongated	forked	superior	fc
<i>stegastes adustus</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	hd
<i>stegastes fuscus</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	hd
<i>stegastes leucostictus</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	hd
<i>stegastes partitus</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	om
<i>stegastes pictus</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	im
<i>stegastes planifrons</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	hd
<i>stegastes rocasensis</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	hd

<i>stegastes variabilis</i>	pomacentridae	sed	sol	low	s2	compressed	forked	terminal	hd
<i>synodus intermedius</i>	synodontidae	sed	sol	bottom	s4	elongated	forked	terminal	fc
<i>synodus synodus</i>	synodontidae	sed	sol	bottom	s4	elongated	forked	superior	fc
<i>thalassoma bifasciatum</i>	labridae	mob	medg	low	s3	elongated	truncated	terminal	pk
<i>thalassoma noronhanum</i>	labridae	mob	medg	low	s2	elongated	truncated	terminal	Im