

UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DINÂMICA DOS OCEANOS E DA
TERRA

CLARA BUCK PEREIRA DO EIRADO SILVA

Estrutura funcional da assembleia de peixes recifais de Arraial do Cabo, Rio de
Janeiro, Brasil

Rio de Janeiro

2020

CLARA BUCK PEREIRA DO EIRADO SILVA

**Estrutura funcional da assembleia de peixes recifais de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro,
Brasil**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra, da Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre

Orientador: Prof. Dr. Carlos Eduardo Leite Ferreira
Coorientador: Prof. Dr. Thiago Costa Mendes

Rio de Janeiro

2020

Clara Buck Pereira do Eirado Silva

ESTRUTURA FUNCIONAL DA ASSEMBLEIA DE PEIXES RECIFAIS DE ARRAIAL DO CABO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Dinâmica dos Oceanos e da Terra, da Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre

Área de Concentração: Ecologia Marinha

Aprovada em 24 de junho de 2020

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Carlos Eduardo Leite Ferreira (Orientador)
Departamento de Biologia Marinha/UFF



Prof. Dr. Thiago Costa Mendes (Coorientador)
Instituto do Mar/UNIFESP



Prof^a. Dra. Mariana Bender
Departamento de Ecologia e Evolução/UFSM



Prof^a. Dra. Alejandra Filippo
Departamento de Zootecnia e Desenvolvimento Agrossocioambiental Sustentável/UFF



Prof. Dr. Bernardo Antonio Perez da Gama
Departamento de Biologia Marinha/UFF

Ficha catalográfica automática - SDC/BIG
Gerada com informações fornecidas pelo autor

S586e Silva, Clara Buck Pereira do Eirado
Estrutura funcional da assembleia de peixes recifais de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil / Clara Buck Pereira do Eirado Silva ; Carlos Eduardo Leite Ferreira, orientador ; Thiago Costa Mendes, coorientador. Niterói, 2020.
48 f. : il.

Dissertação (mestrado)-Universidade Federal Fluminense, Niterói, 2020.

DOI: <http://dx.doi.org/10.22409/PPGDOT.2020.m.15296972716>

1. Ecologia marinha. 2. Peixes recifais. 3. Ecologia de comunidade. 4. Ressurgência. 5. Produção intelectual. I. Ferreira, Carlos Eduardo Leite, orientador. II. Mendes, Thiago Costa, coorientador. III. Universidade Federal Fluminense. Instituto de Geociências. IV. Título.

CDD -

Para minha irmã.

AGRADECIMENTOS

Se fosse agradecer em detalhes a todos que me ajudaram ao longo da minha caminhada acadêmica, que ainda é tão nova, me perderia em palavras. Então deixo apenas meu mais puro e sincero obrigado aos meus orientadores Cadu e Thiago, aos meus pais e demais familiares, às minhas amigas e amigos de vida, a todo LECARdume, à CAPES e UFF e ao mar que tanto me inspira na ciência e na arte.

O homem é parte da natureza e a sua guerra contra a natureza é, inevitavelmente, uma guerra contra si mesmo.

(CARSON, Rachel, 1962)

RESUMO

A ecologia funcional tem como objetivo entender como as espécies contribuem para o funcionamento do ecossistema através dos atributos funcionais de seus componentes. É sabido que os peixes desempenham papéis-chave nos sistemas recifais. Mesmo assim, pouco se sabe sobre como fatores antropogênicos e ambientais moldam a distribuição de seus atributos em escala local. Portanto, este trabalho tem como objetivo avaliar a estrutura funcional das assembleias de peixes recifais em Arraial do Cabo. A região pode ser dividida em uma área com influência indireta da ressurgência (IIR) e outra com influência direta da ressurgência (IDR). Para descrever as assembleias de peixes, o censo visual subaquático foi realizado usando transectos replicados (20 x 2m) em 12 pontos amostrais (PA). Posteriormente, seis atributos funcionais foram compiladas para agrupar os peixes em entidades funcionais (EFs). Foram gerados três pares de PCoA representando a assembleia total, as espécies exclusivas e as dez espécies mais abundantes de cada área, além do cálculo dos índices de diversidade funcional. Três fatores ambientais e dois fatores antrópicos foram coletados e testados contra esses índices através de modelos lineares generalizados (GLM). Foram registradas 171 espécies de peixes, divididas em 147 EFs, sendo 139 na área com IIR (70 exclusivas) e 77 na área com IDR (8 exclusivas). A área com IIR mostrou alta riqueza funcional e redundância, enquanto a área com IDR apresentou maior vulnerabilidade funcional. Mesmo com o menor número de EFs na área com IDR, não houve uma redução proporcional do espaço multidimensional da assembleia, mostrando que essas espécies suportam uma ampla gama de funções. A temperatura foi o principal fator que influenciou as métricas avaliadas, estando relacionada com riqueza de espécies, riqueza, redundância e vulnerabilidade funcional. A riqueza de espécies também foi influenciada pelo fator de exposição e pela distância para a praia, enquanto a redundância e vulnerabilidade funcionais foram influenciadas pela profundidade. Concluindo, os resultados apresentados descrevem importantes diferenças na estrutura funcional da assembleia de peixes recifais determinada pela presença de uma ressurgência costeira em uma escala espacial pequena e evidencia a necessidade de medidas de manejo específicas em cada uma das duas áreas amostradas.

Palavras-chave: ecologia funcional, peixes recifais, atributos, escala local

ABSTRACT

Functional ecology aims to understand how species contribute to the ecosystem functioning through the use of their functional traits. Although fish perform key-roles in reef systems, little is known about how anthropogenic and environmental factors shape the distribution of their traits on a local scale. This work aims to evaluate the functional structure of the reef fish assemblages in Arraial do Cabo. The region can be divided into an area with indirect influence of upwelling (IIU) and another with direct influence of upwelling (DIU). To describe fish assemblages, underwater visual census were performed using replicated strip transects (20 x 2m) in 12 sample points (SP). Posteriorly, six functional traits were compiled for each species to group them into functional entities (FEs). Three pairs of PCoA were generated representing the total fish assemblage, the exclusive species and ten most abundant species in each area. Functional diversity indices were calculated and modeled against five environmental and anthropogenic factors using generalized linear models (GLMs). We registered 171 species, divided into 147 Fes: 139 FEs occurred in the IIU area (70 exclusive FEs), and 77 in DIU (8 exclusive FEs). The IIU area showed high functional richness and redundancy, while DIU presented higher functional vulnerability. The lower species richness registered in the DIU area was not followed by a proportional reduction in occupancy of the functional multidimensional space, suggesting differences in distribution of redundancy and vulnerability distribution between areas. Temperature was the most important driver of the metrics evaluated, being related to species richness, as well as functional richness, redundancy and vulnerability. Species richness was also influenced by the exposure factor and distance to the beach, whereas functional redundancy and vulnerability were influenced by maximum depth. In conclusion, our results described important differences in the functional structure of fish assemblage in a small spatial scale driven by a coastal upwelling, and highlighted the need for specific management strategies in each of the two areas.

Keywords: functional ecology, reef fish, traits, local scale

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Mapa representativo da região de estudo e seus pontos amostrais divididos em IIR (em rosa): 1- Anequim, 2- Anjos, 3- Boqueirão, 4- Cardeiros, 5- Forno, 6- Anjos, 7- Porcos, 8- Prainha e IDR (em azul): 9- Franceses, 10- Ingleses, 11- Paredão e 12- Sometudo. Seta em azul representando a direção do vento nordeste. 20

Figura 2 Comparação da (a) riqueza de espécies e (b) riqueza funcional para cada site, e da (c) riqueza de espécies e (d) riqueza funcional para as regiões com IIR e IDR. Gradiente de roxo e de amarelo nos figuras (a) e (b) representam os pontos amostrais de cada área: roxo (IIR) e amarelo (IDR). 28

Figura 3 Número de espécies por entidades funcionais nas áreas com IIR (a) e com IDR (b). No lado direito superior há o total de EFs em cada área. Porcentagens representam as EFs com apenas uma espécie e com redundância de espécies. 29

Figura 4 Análise de coordenadas principais das áreas com IIR (esquerda) e com IDR (direita). Em amarelo, a riqueza funcional na área com IIR (a) e IDR (b), em rosa a riqueza funcional das espécies exclusivas na área com IIR (c) e IDR (d) e em azul a riqueza funcional das dez espécies mais abundantes na área com IIR (e) e IDR (f). O espaço multifuncional em cinza claro representa toda a assembleia de peixes de Arraial do Cabo. O tamanho dos círculos representa o \log_{10} da abundância das espécies. Nbsp (número de espécies) e FRiq (Riqueza Funcional). 32

Figura 5 Gráficos de barra representando a média dos índices funcionais e riqueza de espécies total por ponto amostral. Barras claras representam as áreas com IIR (1: Anequim, 2: Anjos, 3: Boqueirão, 4: Cardeiros, 5: Forno, 6: Pedra vermelha, 7: Porcos e 8: Prainha) e barras escuras representam as áreas com IDR (9: Franceses, 10: Ingleses, 11: Paredão e 12: Sometudo). 33

Figura 6 Média dos efeitos dos fatores ambientais (profundidade, temperatura e fator de exposição) e antrópicos (distância da praia e distância do porto) na assembleia de peixes recifais de Arraial do cabo. Os valores foram padronizados, os círculos representam as médias e a linha roxa representa o intervalo de confiança (95%). Os círculos preenchidos de roxo representam os valores significantes (eg. diferentes de zero).

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Número de censos visuais subaquáticos realizados nos pontos amostrais ao longo dos anos.	22
Tabela 2	Fatores ambientais e antrópicos utilizados na análise de GLM.	26
Tabela 3	Coeficientes calculados para cada índice de diversidade funcional. (*) $\leq 0,05$; (**) $\leq 0,01$.	35

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ACAS	Corrente Central do Atlântico Sul
CVS	Censo Visual Subaquático
EF	Entidade Funcional
FDis	Dispersão Funcional
FEve	Equitatividade Funcional
FE	Fator de Exposição
FRiq	Riqueza Funcional
FRed	Redundância Funcional
FVul	Vulnerabilidade Funcional
GLM	Modelo linear Generalizado
IIR	Incidência indireta da ressurgência
IDR	Incidência direta da ressurgência
IDF	Índice de Diversidade Funcional
MAE	Matriz de Algas Epilíticas
PA	Ponto Amostral
PCoA	Análise de Coordenadas Principais

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
2 OBJETIVO	19
2.1 Objetivo geral	19
2.2 Objetivos específicos	19
3 MATERIAIS E MÉTODOS	20
3.1 ÁREA DE ESTUDO	20
3.1.1 Contexto geográfico	20
3.1.2 Contexto histórico social	21
3.2 COLETA DE DADOS	21
3.3 MATRIZ DE ATRIBUTOS	22
3.4 Análise de dados	23
3.4.1 Curva de acumulação e espécies redundantes	23
3.4.2 Análise de Coordenadas Principais	24
3.4.3 Índices de diversidade funcional	24
3.4.4 Modelo Linear Generalizado	25
4 RESULTADOS	28
4.1 Curva de Acumulação	28
4.2 Entidades funcionais	29
4.2 Análise de Coordenadas Principais	30
4.2 Índices de diversidade funcional	33
4.4 Modelo Linear Generalizado	34
5 DISCUSSÃO	36
REFERÊNCIAS	41

1 INTRODUÇÃO

Compreender como os ecossistemas são estruturados é um importante objetivo da ecologia. No ambiente marinho, estudos focados em populações, têm como objetivo descrever os padrões de biomassa, biologia alimentar e contribuição de espécies para diversos processos ecossistêmicos (MENDES et al., 2019; NUNES et al., 2019). Já estudos sobre comunidades, têm como foco analisar padrões de riqueza, distribuição (PINHEIRO et al., 2015; BARNECHE et al., 2009; LUIZ et al., 2008; PINHEIRO et al., 2018) e abundância de espécies (FERREIRA et al., 2004; FLOETER et al., 2005). Estes três componentes são importantes descritores das comunidades, e analisados em conjunto, em diferentes escalas espaciais e temporais, podem ser aplicados como medidas de manejo e conservação dos ecossistemas e das espécies que os compõem (MOUILLOT et al., 2011).

Os ecossistemas apresentam, porém, outras características igualmente importantes a serem exploradas, como por exemplo a interação entre organismos (FONTOURA et al., 2020), a relação desses com o meio em que vivem (LONGO et al., 2015), e como os organismos são influenciados por fatores bióticos e abióticos (QUIMBAYO et al., 2019). Com o entendimento desses processos é possível prever como grupos de organismos vão se comportar mediante distúrbios de origem natural (e.g. ciclones e ressurgência) ou antropogênicos (e.g. sobreexploração de espécies e perda de habitat) (PRATCHETT et al., 2011; BRANDL et al., 2016).

Abordagens focando entender como os peixes influenciam no funcionamento dos ecossistemas vêm sendo amplamente aplicadas tanto no ambiente dulciaquícola (LEITÃO et al., 2016) quanto no meio marinho (LOREAU et al., 2001; VIOLLE et al., 2017). Para tais fins, as espécies podem ser agrupadas em entidades funcionais de acordo com a presença de atributos que, em última instância podem determinar sua função em um ecossistema (MCGILL et al., 2006). Desse modo, é possível classificar os organismos não apenas de acordo com sua identidade taxonômica, mas também de acordo com o conjunto de atributos que caracterizam a espécie. Portanto, espécies que possuem um mesmo conjunto de atributos, possuem nicho ecológico similar e desempenham uma função ecossistêmica semelhante

mesmo pertencendo a entidades taxonômicas distintas (MOUCHET et al., 2010; MOUILLOT et al., 2014).

Essa lógica leva em conta o fato de que muitos dos atributos que a espécie apresenta foram selecionados ao longo do tempo evolutivo e são relevantes para a sua sobrevivência no local onde vive, e assim podem indicar papéis funcionais específicos (FLOETER et al., 2008; BELLWOOD et al., 2014). Entretanto, para um atributo ser considerado funcional, ele deve ter alguma influência no movimento de energia e da matéria dentro do ecossistema (WALSH, 1996). De fato, o termo “atributo funcional” como qualquer atributo biológico intrínseco ao indivíduo foi definido como aquele que exerce impacto na performance e aptidão dos organismos (VIOLLE et al., 2007).

Mais recentemente, essa definição foi aprimorada por Bellwood e colaboradores (2019) com foco nos estudos de peixes recifais, indicando que não somente é importante identificar qual função ecossistêmica uma determinada espécie exerce, mas também como tal função é realizada. O clássico evento de especiação dos tentilhões de Galápagos é útil como exemplo, onde a forma do bico (um atributo morfológico) foi selecionada para realizar funções diferentes em resposta à disponibilidade de diferentes tipos de alimento em cada uma das ilhas do arquipélago (DARWIN, 1859). No ambiente marinho podemos observar este cenário de forma semelhante, onde a oportunidade de exploração de novos habitats e diferentes recursos por grupos de peixes recifais levou à seleção de novos atributos morfológicos (e.g. formato e posição da boca), fisiológicos (e.g. capacidade de assimilação de nutrientes) e comportamentais (e.g. posição que a espécie ocupa na coluna d'água).

Os peixes ocupam posições centrais para o funcionamento dos ecossistemas recifais. A sua alta diversidade, acoplada com sua alta abundância, fazem com que as assembleias de peixes tenham uma participação importante em diversos processos ecossistêmicos, além do fato de diversas espécies possuírem papéis chave em sistemas recifais. Peixes são elos importantes no fluxo de energia ao longo das teias tróficas, ajudando na regulação do ciclo de nutrientes (BELLWOOD et al., 2006). Da mesma forma, eles podem moldar a topografia do ambiente através da bioerosão, e promover a saúde recifal local, se alimentando de organismos doentes e parasitas (VILLÉGER et al., 2017).

Atualmente temos o conhecimento taxonômico de mais de 700 espécies de peixes catalogadas para o Atlântico Sul, incluindo o Brasil, Uruguai e Argentina. Dentre elas, 405 habitam ambientes recifais, sendo que 111 (27%) são endêmicas do Brasil e 78 estão

ameaçadas de extinção (PINHEIRO et al., 2018). Arraial do Cabo, localizada no estado do Rio de Janeiro, abriga mais de 200 espécies de peixes de afinidade com o substrato recifal e outros habitats associados (FERREIRA et al., 2001; FERREIRA et al., 2004).

Por estar localizada em uma zona de transição (MOURA et al., 2000), a região de Arraial do Cabo abriga tanto espécies de afinidade tropical, quanto espécies de afinidade temperada. Porém, a riqueza de espécies observada na região, como nos recifes brasileiros como um todo, é comparativamente baixa em relação aos recifes de corais tropicais de formação biogênica (ROBERTS et al., 2002; KULBICKI et al., 2013). Isto se deve a atuação de filtros que agem em diversas escalas (BENDER et al., 2013). No Oceano Atlântico, tais filtros incluem fatores evolutivos como o fechamento do istmo do Panamá há 3 milhões de anos (FLOETER et al., 2008), e a influência da pluma do rio Amazonas que serve como barreira semipermeável para a passagem de algumas das espécies compartilhadas com o Caribe (ROCHA, 2003; FRANCINI-FILHO et al., 2018).

A localização subtropical de Arraial do Cabo e sua formação, composta predominantemente por costões rochosos, tornam as condições limitantes para algumas espécies tropicais (FERREIRA et al., 2004). Estes costões estão localizados a 22° Sul, onde águas frias de origem antártica ressurgem em habitats rasos (VALENTIN, 2001). A grande variação anual de temperatura em algumas áreas da região e a forte exposição à ação das ondas são fatores limitantes para algumas espécies de peixes herbívoros (CORDEIRO et al., 2016). O estudo aponta que nas áreas com influência direta da ressurgência (IDR) há uma maior predominância de onívoros e invertívoros, sendo *Diplodus argenteus* (Sparidae) e *Haemulon aurolineatum* (Haemulidae) duas das espécies mais abundantes nesses sistemas. Em contrapartida, áreas onde há influência indireta da ressurgência (IIR), apresentam maior média e estabilidade de temperatura, aumentando assim a riqueza local (FERREIRA et al., 2001), incluindo representantes de herbívoros como as famílias Pomacentridae, Acanthuridae e Labridae (Scarinae).

A compreensão de como os filtros ambientais influenciam a distribuição das espécies no espaço e no tempo é um tema cada vez mais abordado em diferentes escalas (ROCHA, 2003; FLOETER et al., 2008; EDGAR et al., 2017). Atualmente, o desafio consiste em elucidar quais são os atributos presentes nas espécies que as permitem ou impedem ocupar novas áreas (BARNECHE et al., 2014; DENIS et al., 2018). Devido às mudanças globais aceleradas, utilizar abordagens funcionais tem sido uma estratégia importante para indicar

espécies que apresentam papéis funcionais chave influenciando processos ecossistêmicos críticos, auxiliando no manejo e conservação de espécies e habitats prioritários (PETCHEY & GASTON, 2006). Sendo assim, o presente estudo tem como objetivo avaliar a variação espacial da estrutura da assembleia de peixes recifais em relação a variáveis ambientais e antrópicos na região de Arraial do Cabo, em função de atributos funcionais das espécies (MOUILLOT, 2014).

2 OBJETIVO

2.1 Objetivo geral

Avaliar fatores ambientais e antrópicos que determinam a estrutura funcional das assembleias de peixes recifais em Arraial do Cabo, tanto na área com influência direta da ressurgência quanto na área com influência indireta da ressurgência.

2.2 Objetivos específicos

- 1) Descrever a estrutura funcional (riqueza, equitatividade, dispersão, redundância e vulnerabilidade funcional) das assembleias de peixes recifais em Arraial do Cabo utilizando dados de abundância total de espécies;
- 2) Indicar quais fatores ambientais e antrópicos são importantes para determinar cada uma dessas métricas funcionais e a distribuição dos atributos no local de estudo.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

3.1.1 Contexto geográfico

O município de Arraial do Cabo está situado no litoral do estado do Rio de Janeiro (Latitude: 22° 57' 58" Sul, Longitude: 42° 1' 44" Oeste), Sudeste do Brasil. Ventos que vêm dos quadrantes nordeste e leste atingem a maior parte do ano a costa desta região, afastando a massa de água quente superficial, fazendo ressurgir uma massa de água fria da Corrente Central do Atlântico Sul (ACAS). Este fenômeno, conhecido como ressurgência costeira, atinge desde o Espírito Santo, até Santa Catarina, porém atuando com maior intensidade a região de Arraial do Cabo (VALENTIN, 2001).

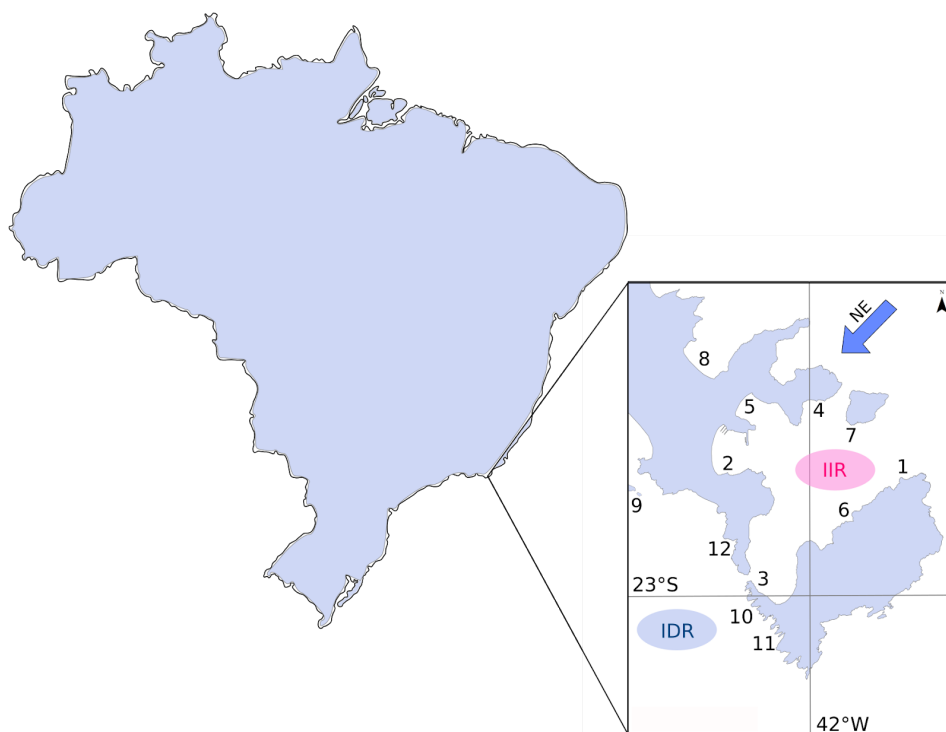


Figura 1. Mapa representativo da região de estudo e seus pontos amostrais divididos em IIR (em rosa): 1- Anequim, 2- Anjos, 3- Boqueirão, 4- Cardeiros, 5- Forno, 6- Pedra Vermelha, 7- Porcos, 8- Prainha e IDR (em azul): 9- Franceses, 10- Ingleses, 11- Paredão e 12- Sometudo. Seta em azul representando a direção do vento nordeste.

A ressurgência, contudo, não atinge toda a região com a mesma intensidade. A Ilha de Cabo Frio forma um embaçamento diminuindo o efeito da ressurgência nas áreas abrigadas, com média anual de temperatura superficial da água de 23°C. Sua maior influência ocorre na área exposta, que apresenta temperatura superficial média de 18°C, além de apresentar maiores profundidades máximas (CORDEIRO et al., 2016). Além disso, as áreas com IDR apresentam uma maior exposição e batimento das ondas por conta das frentes frias que vêm do quadrante sul.

As análises incluíram 12 pontos amostrais na região (Figura 1). Os pontos foram escolhidos com o propósito de englobar tanto aqueles com influência direta, assim como aqueles com influência indireta da ressurgência. Além disso, também foram escolhidos alguns pontos com uma maior influência antrópica, ou seja, as áreas com maior proximidade do porto da região e com proximidade das praias mais acessadas por turistas.

3.1.2 Contexto histórico social

A pesca artesanal sempre foi uma das principais atividades econômicas da cidade de Arraial do Cabo, das quais se destacam a pesca de cerco com canoa, linha, pesca com narguilé, e pesca de lula utilizando luz (MELLO, KRUEL & HANAZAKI, 2019). De modo a preservar a exploração dos recursos apenas pelos pescadores da região, houve a necessidade da criação de uma Reserva Extrativista Marinha em 3 de janeiro de 1997, assim também objetivando um manejo efetivo dos estoques renováveis da região (Dec s/nº de 03 de janeiro de 1997).

Porém, a falta de manejo adequado e fiscalização, com um consequente aumento do esforço pesqueiro, levaram à redução desta atividade, e uma contínua migração dos pescadores para atuar no turismo náutico, atividade crescente na região. Atualmente, existem 13 operadoras de mergulho que realizam atividades diárias em vários pontos de mergulho, além de escunas, traineiras e lanchas que transportam turistas pelas praias da cidade durante todo o ano.

3.2 Coleta de dados

Censos visuais subaquáticos (CVS) foram realizados de janeiro de 2007 até março de 2018 em 12 pontos amostrais (Tabela 1), totalizando 793 CVS na área com IIR e 313 CVS na área com IDR. Os censos consistiram em transectos de 20 metros de comprimento por dois metros de largura, totalizando 40 m² (FLOETER, et al. 2007). Os transectos foram realizados utilizando uma trena de 20 metros para delimitar seu comprimento, um cano de PVC de 15 cm e lápis para registrar as espécies. Ao estender a trena, foram identificadas, contabilizadas, e feita a estimativa de tamanho das espécies que se localizam na coluna d'água. Ao recolher a trena, o mesmo processo foi feito para as espécies criptobentônicas (FLOETER et al, 2007). O número de réplicas de CSV variou de 10 a 50 para cada ponto amostral, por campanha de coleta de dados.

Tabela 1. Número de censos visuais subaquáticos realizados nos pontos amostrais ao longo dos anos.

Ponto Amostral	2007	2008	2009	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	Total
Anequim	14	-	5	20	-	-	39	20	21	43	-	162
Anjos	-	9	-	-	-	-	-	19	-	-	-	28
Boqueirão	48	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	57
Cardeiros	9	-	-	40	-	-	-	-	-	-	-	49
Forno	27	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	32
Pedra Vermelha	9	-	-	-	24	-	27	32	16	36	-	144
Porcos	-	18	-	44	31	-	41	49	70	47	-	300
Prainha	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	-	21
Franceses	-	-	-	-	-	24	73	-	-	7	29	133
Ingleses	46	-	-	-	-	8	42	-	10	34	-	140
Paredão	-	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24
Sometudo	-	-	-	-	-	10	-	-	-	6	-	16
Total	153	60	5	104	55	42	222	120	117	199	29	1106

3.3 Matriz de Atributos

Foram compiladas informações sobre seis atributos relacionados ao modo de vida, comportamento e utilização do ambiente para todas as espécies de peixes observadas nos CVS: tamanho máximo da espécie para a região, dieta, mobilidade, período do dia em que é ativa, agrupamento e posição em que se encontra na coluna d'água (MOUILLOT et al., 2014). Todos esses atributos são ecologicamente importantes, influenciando na performance das diferentes espécies no ambiente (MOUILLOT et al., 2014).

O tamanho máximo para as espécies em Arraial do Cabo foi utilizado com base na estimativa durante o CVS e utilizado de forma contínua. Desta forma, obteve-se um maior refinamento da informação. A mobilidade incluiu três categorias: espécies sedentárias (que incluem espécies territoriais), espécies móveis e muito móveis. O período de atividade foi dividido entre espécies diurnas, espécies noturnas e ambos. O tipo de agrupamento variou entre cinco categorias: espécies solitárias, espécies que nadam em pares, cardumes pequenos (3-20 indivíduos), cardumes médios (21-50 indivíduos) e cardumes grandes (>51 indivíduos). A posição vertical que cada espécie ocupa na coluna d'água pode variar entre espécies bentônicas, espécie bento-pelágicas e espécies pelágicas. As espécies também foram classificadas em sete categorias tróficas: herbívoros-detritívoros (se alimentam de algas filamentosas, detrito e microrganismos associados à matriz de algas epilíticas), herbívoros-macroalgívoros (se alimentam de macroalgas), invertívoros que se alimentam de invertebrados sésseis (corais, esponjas e ascídias), invertívoros que se alimentam de invertebrados móveis (como crustáceos e gastrópodes), planctívoros (se alimentam de pequenos organismos na coluna d'água), piscívoros (incluindo peixes e cefalópodes) e onívoros (alimentam-se tanto de matéria vegetal quanto animal). A partir da combinação destes seis atributos funcionais as espécies foram agrupadas em entidades funcionais, sendo as que apresentam a mesma combinação de atributos pertencem a uma mesma entidade funcional.

3.4 Análise de dados

3.4.1 Curva de acumulação e espécies redundantes

Para determinar se o esforço amostral foi suficiente em cada ponto amostral, foi realizada uma curva de acumulação de espécies para cada ponto amostral. Posteriormente, foi realizada uma curva de acumulação de entidades funcionais (EFs) também para cada ponto amostral. Por fim, uma curva de acumulação de espécies e de entidades funcionais foi gerada para as áreas com IDR e com IIR. A ferramenta utilizada para esta etapa foi a função “specaccum” do pacote Vegan (OKSANEN et al., 2019), que encontra a curva de acumulação média de espécies com o respectivo intervalo de confiança, através de permutações aleatórias dos dados amostrados (GOTELLI &

COLWELL, 2001). Para avaliar o quão redundante são as EFs, foi calculado o número de espécies dentro de cada EF.

3.4.2 Análise de Coordenadas Principais

Como o esforço amostral foi diferente nas áreas com IIR e IDR, uma subamostragem de 313 censos (número total de censos na área com IDR) foi realizada na área com IIR, para que os dados de ambos os grupos fossem comparáveis. Posteriormente, foi construída uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) a partir de uma matriz de dissimilaridade de *Gower* a fim de visualizar a distância entre as espécies com base nos seus atributos em um espaço multidimensional. A matriz de dissimilaridade de *Gower* permite utilizar atributos tanto quantitativos quanto categóricos, dando o mesmo peso para ambos (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). Esta mesma análise foi aplicada em mais dois conjuntos subamostrais, um deles contendo apenas as espécies exclusivas de cada área e o outro contendo as dez espécies mais abundantes de cada área. Estudos pretéritos que também utilizaram peixes recifais como foco de estudo indicaram que a maior parte da variação presente dentro das assembleias são explicadas pelos quatro primeiros eixos da PCoA (MOUILLOT et al., 2014), por este motivo a análise foi feita utilizando quatro dimensões. O benefício de se utilizar o espaço multidimensional para representar a assembleia vem do fato de mostrar, de forma fiel, a distância entre as espécies com o menor espaço multidimensional possível (CORNWELL et al., 2006).

3.4.3 Índices de diversidade funcional

Para a comparação entre os pontos amostrais também foi preciso padronizar o esforço amostral. Primeiramente foi identificado o ponto com o menor número de CVS. Assim, foi possível obter um número mínimo de censos que serviram de base para a padronização do esforço. No ponto com menor esforço amostral denominado “Sometudo” foram realizados 16 CVS. Assim, todos os demais pontos amostrais passaram por uma reamostragem aleatória de 16 CVS e este processo foi repetido 1000 vezes para que, a cada reamostragem, as métricas funcionais fossem calculadas. Dessa forma, a riqueza funcional (FRiq), equitatividade funcional (FEve) e dispersão funcional

(FDis) foram calculadas 1000 vezes para cada ponto amostral utilizando a função “dbFD” do pacote FD (LALIBERTÉ et al., 2014). A redundância funcional (FRed) e a vulnerabilidade funcional (FVul) foram calculadas utilizando a função “*rao.diversity*” do pacote SYNCSA (DE BELLO et al., 2007). A riqueza funcional fornece uma medida do volume do espaço n-dimensional preenchido pela comunidade em estudo. Este índice foi proposto por Cornwell (2006) e utiliza os atributos como coordenadas. A FRic mostra a perda ou o acréscimo funcional entre cada área sem a utilização da abundância de cada espécie. A equitatividade funcional, por outro lado, utiliza a abundância e descreve o quão homogênea é a distribuição das espécies de uma comunidade no espaço n-dimensional. Ela é calculada com base na Árvore de Abrangência Mínima (AAM), que liga todas as espécies contidas dentro do espaço com as menores conexões de ramos possíveis. A FEve leva em consideração tanto o comprimento dos ramos quanto a regularidade da distribuição da abundância de cada espécie da comunidade. Este índice decresce quando a abundância não é homogeneamente distribuída ou se a distância dos ramos da AAM não é regular (VILLÉGER, 2008; LALIBERTÉ & LEGENDRE 2010). Foi utilizado também o índice de dispersão funcional (FDis), que correlaciona a distância das espécies em relação à espécie mais abundante da comunidade. Este índice indica a diferença entre as espécies que apresentam os atributos mais extremos dentro da comunidade em relação à espécie mais abundante (LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010). Por fim, para demonstrar numericamente quantas espécies realizam a mesma função dentro do ecossistema e quantas espécies apresentam funções únicas respectivamente, foram calculadas a redundância funcional (FRed) e seu oposto, a vulnerabilidade funcional (FVul). Ambos os índices contribuem para o entendimento da estruturação e resiliência do ecossistema em estudo (NYSTROME, 2006).

3.4.4 Modelo Linear Generalizado

De modo a entender quais fatores ambientais e antrópicos influenciam os índices funcionais da assembleia de peixes recifais de Arraial do Cabo, foi construído um modelo linear generalizado (GLM) utilizando cinco variáveis (tabela 2): a distância do porto, distância da praia, fator de exposição, temperatura e profundidade. A distância do porto representa a distância em metros percorrida do porto até o ponto amostral. A distância da

praia representa a distância em metros do ponto amostral até a praia mais próxima, ambos foram retirados do *Google Earth*®.

Tabela 2. Fatores ambientais e antrópicos considerados no modelo linear generalizado.

Ponto Amostral	Distância do porto (m)	Distância da praia (m)	Fator de Exposição	Temperatura (°C)	Profundidade (m)
Anequim	3780	3497	17,73	21,3	12
Anjos	1030	524	11,86	22,2	5
Boqueirão	3938	2383	12,11	21,2	6
Cardeiros	2567	1382	6,57	22,3	7
Forno	1916	228	0,90	22,3	11
Pedra Vermelha	3159	2909	0,77	21,9	14
Porcos	3771	2303	23,37	22,3	19
Prainha	8235	557	6,49	21,4	5
Franceses	7242	1125	57,41	17,8	20
Ingleses	5347	4565	62,89	17,8	22
Paredão	5658	4318	68,60	17,8	36
Sometudo	5340	2573	62,99	17,8	8

O fator de exposição foi calculado para cada ponto amostral utilizando a teoria linear de ondas (HARBORNE et al., 2006). Ele determina a distribuição e a zonação de espécies com base na área de abrangência que uma ou mais correntes de vento atingem uma determinada região (*fetch*) em conjunto com a intensidade desse vento, ou seja, quanto maior a área de abrangência e a intensidade do vento, maior será o fator de exposição às ondas. Para isso, uma série de um ano (2017) de dados temporais do vento foram analisados para calcular a média de sua velocidade para 8 segmentos de 45° e a proporção de tempo que o vento soprou em direção a cada segmento. Esses dados foram combinados com a profundidade de cada ponto amostral para que fosse aplicada a equação linear de energia de onda para cada direção de vento. A energia de onda total foi calculada através da soma desses oito valores. A temperatura média de cada ponto foi extraída de sensores monitorados pelo Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM), localizados em seis dos pontos amostrais, entre quatro e nove metros de profundidade, sendo que para os pontos onde não havia sensores, a temperatura

utilizada foi a do ponto mais próximo. A profundidade máxima do local foi retirada do mapa isobárico da Marinha do Brasil para a região de estudo.

Por fim, foi realizado um GLM para cada um dos índices funcionais utilizando os cinco fatores descritos. Este modelo foi aplicado na mesma simulação de reamostragens dos índices de diversidade funcional, com base no menor número amostral de 16 CVS, sendo que a cada reamostragem o GLM era calculado e, ao final, uma média foi tirada para cada ponto amostral. Posteriormente foi calculado o R² a partir das médias e erro padrão de cada coeficiente presente no modelo anterior.

4 RESULTADOS

4.1 Curva de Acumulação

No total foram contabilizadas 171 espécies pertencentes a 50 famílias e 107 gêneros baseado no total de censos visuais subaquáticos realizados. Tanto a riqueza de espécies (figura 2a) quanto o número de entidades funcionais (figura 2b) foram menores nos pontos com IDR quando comparados com os pontos amostrais com IIR. Pôde-se observar que mesmo os pontos que apresentaram um menor esforço amostral na área com IIR apresentaram uma tendência crescente de aumento na riqueza de espécies e de entidades funcionais. A diferença na riqueza ficou mais evidente quando todos os pontos amostrais foram agrupados (figura 2c), além disso, se observou uma leve redução no número de entidades funcionais em comparação com a riqueza de espécies (figura 2d). Um total de 162 espécies foram encontradas na área com IIR, sendo 86 exclusivas, enquanto que a área com IDR apresentou uma menor riqueza de espécies, com 85 espécies, sendo 16 exclusivas.

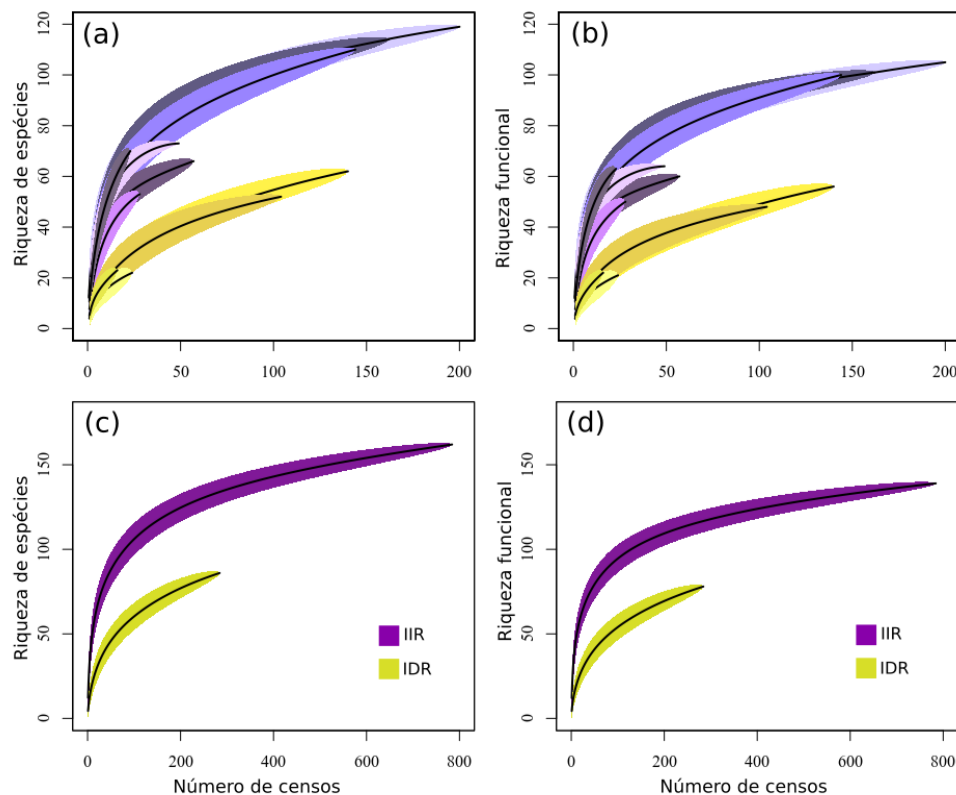


Figura 2. Comparação da (a) riqueza de espécies e (b) número de entidades funcionais para cada ponto amostral, e da (c) riqueza de espécies e (d) número de entidades funcionais para as regiões com IIR e IDR. Gradiente de roxo e de amarelo nas figuras (a) e (b) representam os pontos amostrais de cada área: roxo (IIR) e amarelo (IDR).

4.2 Entidades funcionais

As 171 espécies amostradas foram agrupadas em 147 entidades funcionais. Na área com IIR, foram contabilizadas 139 EFs, sendo que 86,34% são EFs vulneráveis, ou seja, EFs representadas por apenas uma espécie (Figura 3a). A EF que apresentou o maior número de espécies continha apenas quatro espécies. Já a área com IDR apresentou 77 entidades funcionais, com 92,3% das suas entidades vulneráveis, apresentando apenas uma espécie, (Figura 3b) e a maior EF continha três espécies.

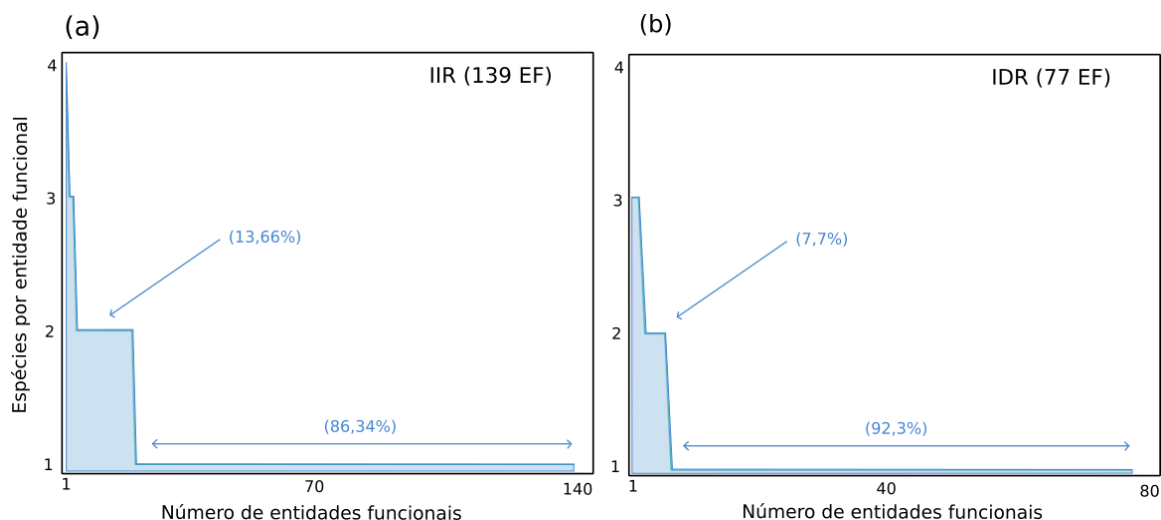


Figura 3. Número de espécies por entidades funcionais nas áreas com IIR (a) e com IDR (b). No lado direito superior há o total de EFs em cada área. Porcentagens representam as EFs com apenas uma espécie e com redundância de espécies.

No total, 20 EFs apresentaram redundância funcional, contendo um montante de 46 espécies. Destas EFs, 70% são compostas por espécies que apresentam relação filogenética, com cinco entidades compostas por espécies do mesmo gênero e nove compostas por espécies da mesma família.

Por utilizarmos o tamanho máximo da espécie para Arraial do Cabo, muitas espécies apresentaram combinações únicas de atributos. Algumas dessas espécies apresentaram valores abaixo do seu tamanho máximo reportado na literatura. Por

exemplo, o tamanho máximo reportado para o budião-azul (*Scarus trispinosus*) é de 80,9 cm em Abrolhos (BA) (FRANCINI-FILHO et al., 2008; FREITAS et al., 2019), mas nos CVS em Arraial do Cabo, a espécie apresentou um tamanho máximo de 35 cm. Além disso, apenas quatro indivíduos foram contabilizados nos censos. Dentre as espécies piscívoras/carnívoras também foram registradas nos CVS um tamanho abaixo do que se tem registrado na literatura para algumas espécies. Este padrão foi evidente na família Serranidae, onde se encontram os badejos e as garoupas. O cherne (*Hyporthodus niveatus*) e a garoupa-verdadeira (*Epinephelus marginatus*) podem atingir 150 cm, porém em Arraial do Cabo os maiores indivíduos amostrados possuíam 36 cm e 60 cm respectivamente.

4.2 Análise de Coordenadas Principais

Tanto a área com IIR (Figura 4a) quanto a área com IDR (Figura 4b) apresentaram um grande preenchimento do espaço multidimensional. A diferença do espaço multidimensional entre a área com IIR para a área com IDR foi de 17%, mesmo a área com IDR apresentando 48% menos espécies e 45% menos EFs que a área com IIR. Ou seja, a perda de espécies não gerou uma perda de funções ecossistêmicas, com espécies equivalentes funcionalmente se mantendo na área com IDR. A maior diferença entre as duas áreas foi observada nas EFs formadas por herbívoros detritívoros, sendo que das 18 espécies observadas nos CVS, 15 aparecem apenas na área com IIR.

Este padrão também foi observado na PCoA referente às espécies exclusivas de cada área, onde a área com IIR (Figura 4c) apresentou espécies com características e distribuição com maior afinidade tropical, como alguns representantes da família Pomacentridae, Acanthuridae e Labridae (Scarinae). Além disso, a área com IIR apresentou 65 espécies exclusivas contidas em 57 EFs, ou seja, 38% da assembleia de peixes de Arraial do Cabo ocorreram exclusivamente na área com IIR. Estas espécies ocuparam 67% do espaço multifuncional. Em contrapartida, a área com IDR (Figura 4d) apresentou espécies com distribuição e maior afinidade subtropical, como *Serranus aliciae* e o *Pronotogrammus martinicensis* (família Serranidae), enquanto que apenas 16 espécies e 12 EFs foram exclusivas desta área, ocupando 23% do espaço multidimensional.

Levando-se em conta apenas as dez espécies mais abundantes na área com IIR (Figura 4e) e na área com IDR (Figura 4f), ambos os grupos exibiram uma mesma composição básica de espécies. Em sua maioria são espécies onívoras e comedoras de invertebrados móveis, diurnas, bentopelágicas e bentônicas, com tamanho máximo entre 15 e 40 centímetros. Apesar de ser esperado que espécies que formam grandes cardumes estejam entre as mais abundantes, em ambas as áreas ocorreram espécies solitárias, de mobilidade restrita e tamanho reduzido dentre as dez mais abundantes (eg. *Stegastes fuscus* (IIR) e *Parablennius pilicornis* (IDR)). Estes dois subconjuntos de espécies abundantes, entretanto, ocupam menos de 2% do espaço multidimensional. Isto se deve ao fato de o índice FRiq não levar em consideração a abundância das espécies dentro do espaço multidimensional e da semelhança de atributos presentes entre as dez espécies. Além disso, pode-se observar que as dez espécies mais abundantes na área com IIR apresentam maior semelhança funcional, estando localizadas em sua maioria na parte inferior do espaço multidimensional.

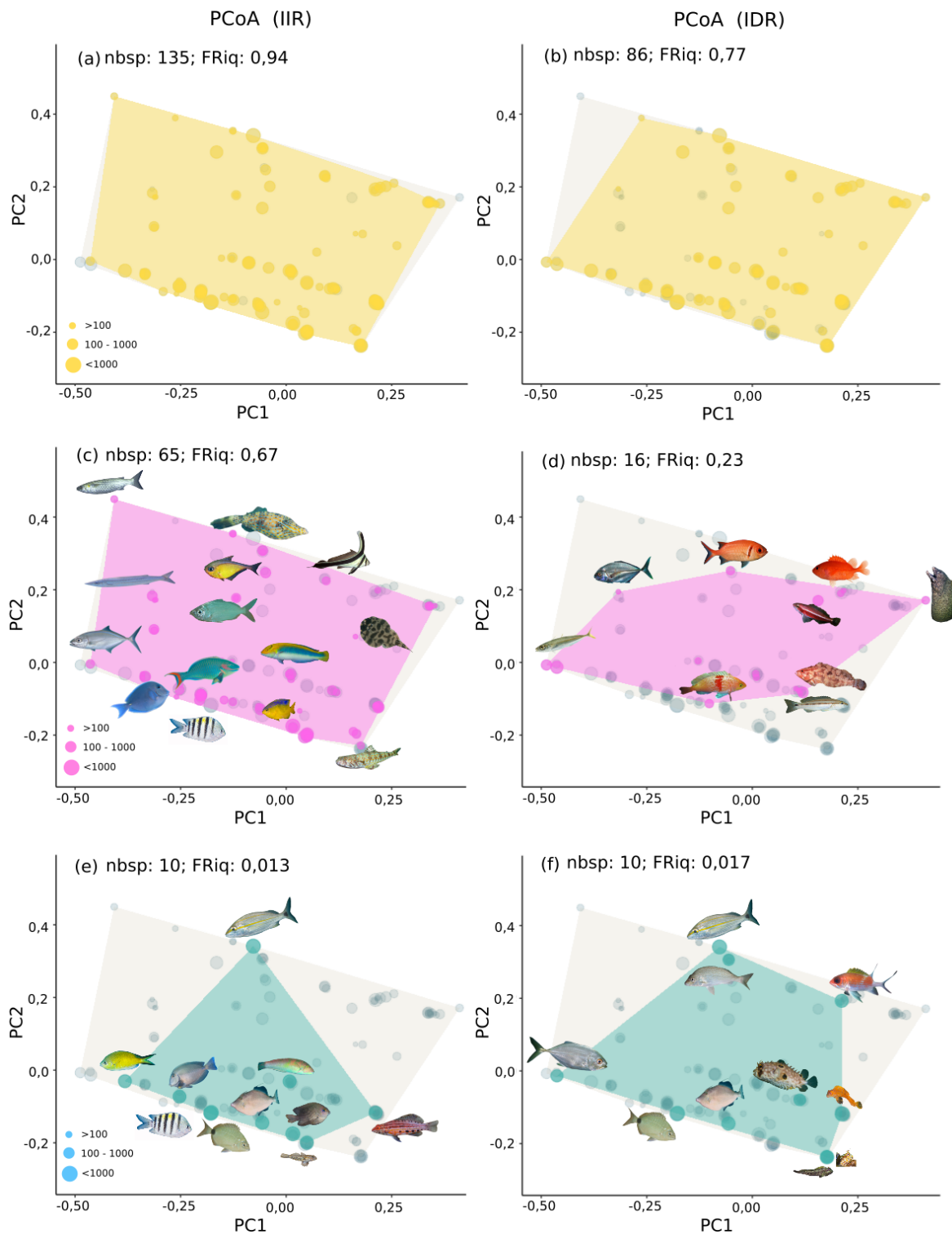


Figura 4. Análise de coordenadas principais das áreas com IIR (esquerda) e com IDR (direita). Em amarelo, a riqueza funcional na área com IIR (a) e IDR (b), em rosa a riqueza funcional das espécies exclusivas na área com IIR (c) e IDR (d) e em verde a riqueza funcional das dez espécies mais abundantes na área com IIR (e) e IDR (f). O espaço multifuncional em cinza claro representa o total da assembleia de peixes de Arraial do Cabo baseado em amostragens de censos visuais. O tamanho dos círculos representa o log₁₀ da abundância das espécies. Nbsp (número de espécies) e FRiq (Riqueza Funcional)

4.2 Índices de diversidade funcional

Em relação aos índices de diversidade funcional de cada ponto amostral, pode-se perceber um padrão semelhante entre a riqueza de espécies (Figura 5a) e a riqueza funcional (Figura 5b). Os pontos que apresentaram maior riqueza de espécies também apresentaram maior riqueza funcional, com esses valores decrescendo nas áreas com IDR (representados nos gráficos em laranja escuro). A dispersão funcional (Figura 5c) foi alta para todos os pontos, considerando que esta métrica pode variar de zero a 2,5.

Em contrapartida, a equitatividade funcional (Figura 5d) foi menor do que 0,5 para todos os pontos amostrados, indicando uma heterogeneidade das espécies dentro do espaço multidimensional, bem como uma baixa homogeneização na distribuição da abundância de cada espécie. A redundância (Figura 5e) e a vulnerabilidade funcional (Figura 5f) foram inversamente proporcionais, onde os pontos com IDR apresentaram maior vulnerabilidade, ou seja, entidades com apenas uma espécie, enquanto que os pontos com IIR apresentaram maior redundância de espécies dentro das EFs.

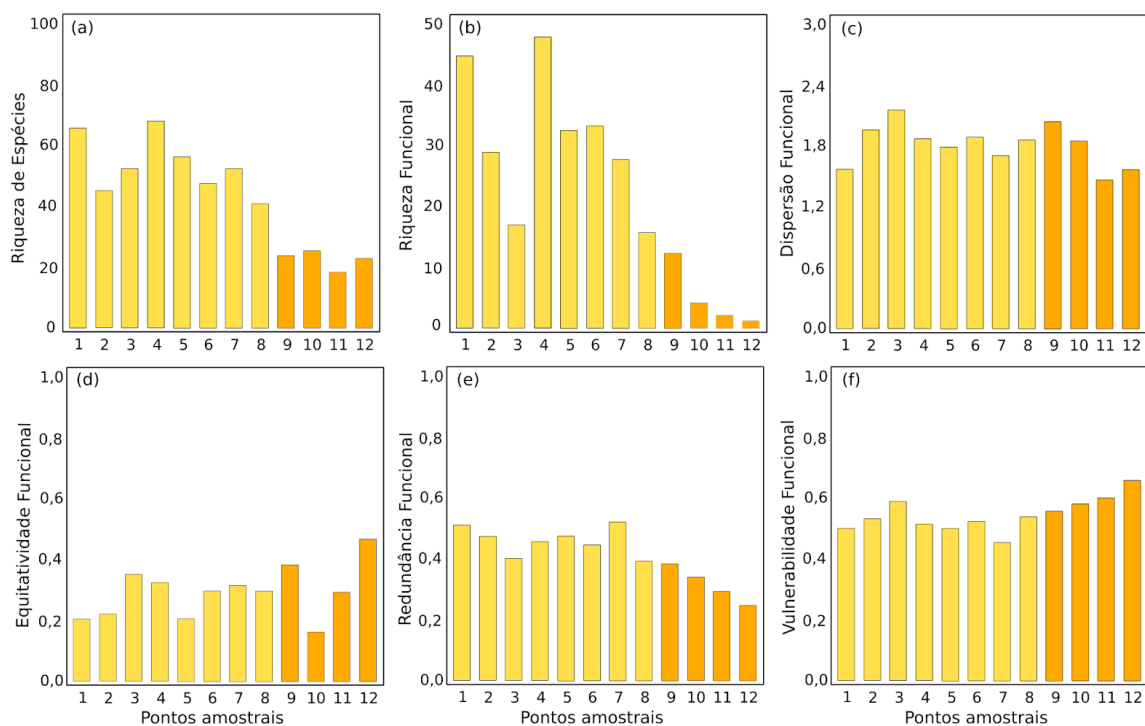


Figura 5. Gráficos de barra representando a média dos índices funcionais e riqueza de espécies total por ponto amostral. Barras claras representam as áreas com IIR (1: Anequim, 2: Anjos, 3: Boqueirão, 4: Cardeiros, 5: Forno, 6: Pedra vermelha, 7: Porcos e 8: Prainha) e barras escuras representam as áreas com IDR (9: Franceses, 10: Ingleses, 11: Paredão e 12: Sometudo)

4.4 Modelo Linear Generalizado

A temperatura foi o fator ambiental que exerceu maior influência sobre diversos parâmetros da assembleia de peixes local (Tabela 3). Este fator mostrou uma correlação positiva com a riqueza de espécies (Figura 6a), a riqueza e redundância funcional (Figura 6b,e) e correlação negativa com a vulnerabilidade funcional (Figura 6f). Ou seja, quanto maior a temperatura, maior o número de funções presentes no local e, conseqüentemente, maior a redundância de funções. Como a vulnerabilidade é inversamente proporcional à redundância, quanto maior a temperatura, menor o número de entidades funcionais vulneráveis. Isto também pode ser observado na profundidade, que mostrou uma correlação positiva com a redundância funcional e negativa com a vulnerabilidade funcional.

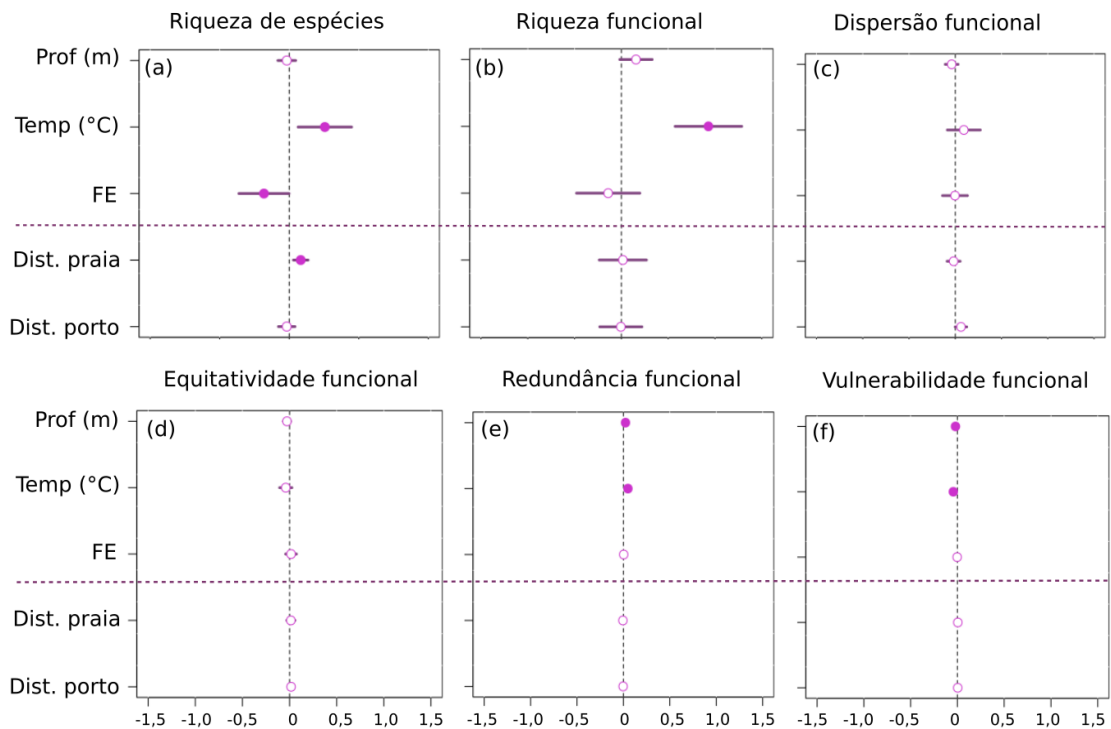


Figura 6. Média dos efeitos dos fatores ambientais (profundidade, temperatura e fator de exposição (FE)) e antrópicos (distância da praia e distância do porto) na assembleia de peixes recifais de Arraial do cabo. Os valores foram padronizados, os círculos representam as médias e a linha roxa representa o intervalo de confiança (95%). Os círculos preenchidos de roxo representam os valores significantes (e.g. diferentes de zero).

O fator de exposição apresentou uma correlação negativa apenas com a riqueza de espécies, não estando correlacionado com nenhum dos índices funcionais testados. O mesmo pôde ser observado com a distância da praia, que mostrou uma correlação positiva com a

riqueza de espécies. Tanto a dispersão funcional (Figura 6c) quanto a equitatividade funcional (Figura 6d) não mostraram correlação com nenhum fator ambiental e antrópico testados. Além disso, a distância do porto foi a única variável testada que não mostrou nenhuma correlação com os índices ou com a riqueza de espécies.

Tabela 3. Coeficientes calculados para cada índice de diversidade funcional. * $\leq 0,05$; ** $\leq 0,01$

Índices	Variáveis de efeito	Estimativa	Erro padrão	Valor de t	Pr (> t)
Riqueza de espécies	Distância do porto	0,03634	0,07584	0,479	0,648
	Distância da praia	0,06306	0,07557	0,835	0,436
	Temperatura	0,39409	0,11622	3,391	0,0147*
	Fator de exposição	-0,09583	0,10406	-0,921	0,393
	Profundidade máxima	0,06986	0,07423	0,941	0,383
Riqueza Funcional	Distância do porto	0,23853	0,18436	1,294	0,243
	Distância da praia	-0,03183	0,18369	-0,173	0,868
	Temperatura	1,19042	0,28250	4,214	0,0056**
	Fator de exposição	-0,13245	0,25296	-0,524	0,619
	Profundidade máxima	0,39426	0,18044	2,185	0,071
Equitatividade Funcional	Distância do porto	0,03681	0,02217	1,660	0,148
	Distância da praia	0,02215	0,02209	1,003	0,355
	Temperatura	-0,04307	0,03397	-1,268	0,258
	Fator de exposição	0,00758	0,03042	0,249	0,812
	Profundidade máxima	-0,03026	0,02170	-1,395	0,213
Dispersão Funcional	Distância do porto	0,09522	0,07194	1,324	0,234
	Distância da praia	-0,07834	0,07168	-1,093	0,316
	Temperatura	0,18423	0,11025	1,671	0,146
	Fator de exposição	0,07038	0,09872	0,713	0,503
	Profundidade máxima	0,00598	0,07041	0,085	0,935
Redundância Funcional	Distância do porto	0,00040	0,00944	0,043	0,966
	Distância da praia	0,00073	0,00941	0,077	0,940
	Temperatura	0,05063	0,01447	3,498	0,012*
	Fator de exposição	0,00090	0,01296	0,070	0,946
	Profundidade máxima	0,01271	0,00924	1,375	0,218
Vulnerabilidade Funcional	Distância do porto	>0,0001	0,00088	0,008	0,993
	Distância da praia	0,00011	0,00087	-0,125	0,904
	Temperatura	0,00425	0,00135	-3,344	0,015*
	Fator de exposição	>0,0001	0,00121	-0,560	0,957
	Profundidade máxima	0,00112	0,00086	-1,307	0,238

5 DISCUSSÃO

Com a utilização da abordagem funcional foi possível descrever a distribuição das espécies de peixes recifais em Arraial do Cabo através do conjunto de atributos funcionais que cada uma delas apresenta. As análises mostraram que a alta redução do número de entidades funcionais da área com IIR para a área com IDR não reflete proporcionalmente na redução da riqueza funcional. Ou seja, mesmo com um número menor de entidades funcionais na área com IDR, não há uma grande perda de funções ecossistêmicas, e sim uma perda na redundância associada a espécies dentro de mesmas EFs. Este padrão já foi observado em diferentes escalas geográficas, onde mesmo em escalas regionais (YEAGER et al., 2017) e globais (MOUILLOT et al., 2014), sítios e províncias com menor riqueza de espécies apresentam uma riqueza funcional relativamente alta quando comparadas com as áreas que possuem alta riqueza de espécies.

As assembleias da área de estudo e seus respectivos pontos amostrais apresentaram um valor baixo para a equitatividade e alto para a dispersão funcional. De certo modo, este resultado é esperado pelo fato de estes índices avaliarem a distribuição das espécies considerando também sua abundância e semelhanças entre as entidades funcionais. Nos ambientes naturais as assembleias tendem a ser estruturadas por poucas espécies muito abundantes e muitas espécies com poucos indivíduos (MORA et al., 2003). Por exemplo, a estrutura trófica das assembleias de peixes ao longo da costa brasileira é composta majoritariamente por uma grande abundância de onívoros (e.g. *Abudefduf saxatilis* e *Diplodus argenteus*) e invertívoros (e.g. *Haemulon aurolineatum*) e uma baixa abundância de espécies carnívoras (e.g. *Epinephelus marginatus*) (FERREIRA et al., 2004). Esta heterogeneidade na abundância também pode ser observada utilizando o tamanho máximo das espécies como exemplo, onde espécies de tamanho corporal pequeno tendem a apresentar maior abundância, quando comparadas a espécies de maior tamanho corporal (KULBICKI et al., 2015).

O padrão de redundância funcional observado em Arraial do Cabo está relacionado com o fato de diversas EFs serem compostas por espécies de um mesmo gênero ou família e, conseqüentemente, possuírem atributos similares. Este cenário pode ser explicado pela história evolutiva e pelos filtros ecológicos que atuam moldando as assembleias de Arraial do

Cabo. A teoria da conservação de nichos ressalta que em uma pequena escala, comunidades que exibem um alto índice de espécies próximas filogeneticamente, com atributos similares, passaram pelo mesmo conjunto de filtros regionais no tempo evolutivo. Estas apresentariam adaptações adquiridas para manter uma baixa competição, não limitando a coexistência de espécies com atributos similares e que necessitam dos mesmos requerimentos de recursos (WIENS et al., 2010).

A baixa redundância e alta vulnerabilidade funcional são compatíveis com outros estudos realizados, que também exibem heterogeneidade na distribuição das espécies dentro das entidades funcionais, com a maior parte das entidades funcionais contendo apenas uma ou poucas espécies (MOUILLOT et al., 2014). D'agata e colaboradores (2016) ressaltam que este padrão pode ser pouco preocupante caso a espécie seja amplamente distribuída, abundante e pouco sensível a perturbações, características essas que diminuem sua suscetibilidade a impactos. Porém, além de algumas espécies de peixes recifais presentes em Arraial do Cabo não apresentarem ampla distribuição, estando limitadas à província brasileira (PINHEIRO et al., 2018), muitas também apresentam tamanho corporal reduzido e baixa mobilidade (KULBICKI et al., 2015), tornando-as mais sensíveis aos diversos impactos antrópicos que atuam sobre estes ambientes (PRATCHETT et al., 2011; BELLWOOD, 2006).

Além disso, Arraial do Cabo é um ambiente recifal subtropical de formação rochosa, baixa cobertura coralínea e baixa riqueza de espécies quando comparado aos recifes tropicais de formação biogênica, características essas que contribuíram para o aumento da vulnerabilidade funcional (de 86,35% para a área com IIR e 92,3 para a área com IDR), reduzindo assim a resiliência do sistema. Outros estudo de assembleias de peixes recifais realizados em ambientes tropicais, como no Panamá (Caribe), correlacionam positivamente a maior complexidade bentônica com a riqueza de espécies e riqueza funcional (DOMINICI-AROSEMENA & WOLFF, 2005). Entretanto, mesmo estes ambientes que apresentam alta biodiversidade de espécies e riqueza funcional exibem uma alta vulnerabilidade funcional a rápida perda de funções ecossistêmicas devido a ação antrópica (MICHELI et al., 2014). Ressaltando assim, que uma alta riqueza de espécies não assegura necessariamente maior resiliência para o sistema (MOUILLOT et al., 2014).

A análise de GLM realizada para Arraial do Cabo mostrou correlação dos índices de diversidade funcional com apenas alguns dos fatores ambientais e antrópicos testados. A temperatura foi o fator que mostrou maior correlação com os índices calculados, sendo ela um

importante filtro ambiental que atua limitando a distribuição de diversas espécies de peixes. Seu efeito na fauna marinha vem sendo relatado em estudos de ampla escala biogeográfica (FLOETER et al., 2008; ROCHA et al., 2003). Entretanto, a ressurgência costeira em Arraial do Cabo atua em uma escala geográfica muito reduzida, fazendo com que a área com IDR apresente 45% menos entidades funcionais que a área com IIR. Esta perda de EFs na área com IDR pode ser explicada pelos peixes serem organismos ectotérmicos, com algumas espécies dependendo de temperaturas elevadas para um melhor funcionamento metabólico, com algumas espécies herbívoras, por exemplo, que dependem de temperaturas mais elevadas para conseguir digerir e assimilar nutrientes provenientes das algas consumidas (BATES et al., 2014). Além da influência no metabolismo dos peixes, a temperatura também afeta diretamente as relações tróficas, pois muitos invertebrados, como corais, e grande parte das algas verdes que são consumidas pelos peixes tem sua distribuição limitada a ambientes mais quentes (EDGAR et al., 2017), diminuindo assim a complexidade bentônica e consequentemente o número de nichos a serem ocupados, impedindo a ocorrência de parte dos peixes que dependem destes recursos.

A profundidade foi outro fator ambiental que mostrou correlação positiva com a redundância funcional. A influência deste fator está relacionada com o fato de recifes com maior profundidade máxima, e portanto, maior área, abrigarem uma maior diversidade de habitats, criando mais nichos a serem ocupados e consequentemente, suportando um maior número de espécies. Por exemplo, Pereira e colaboradores (2018), mostraram que recifes tropicais com profundidade entre 25 e 30 metros abrigam uma maior riqueza de espécies do que recifes com até 6 metros de profundidade.

Tanto a fraca correlação observada entre os fatores ambientais e os índices funcionais, quanto a baixa variação dos índices entre os pontos amostrais, podem ser explicados pela escolha dos atributos utilizados no estudo. Resultados semelhantes foram encontrados em comunidades de peixes recifais do Pacífico, que também revelaram uma fraca variação dos índices funcionais em escala local (YEAGER et al., 2017). Além disso, quando testados contra fatores ambientais, os índices de riqueza e redundância funcional mostraram correlação positiva com a complexidade bentônica, profundidade do ponto amostral, área do recife e seu isolamento. Outro estudo realizado no Pacífico utilizando um conjunto de atributos semelhante demonstrou uma correlação positiva entre espécies que se alimentam de detritos e microalgas/cianobactérias com ambientes que apresentam baixa cobertura coralínea

(PLASS-JOHNSON et al., 2016). Nesse estudo, foi ressaltado a importância de testar a correlação da diversidade funcional com a caracterização e complexidade do substrato, visto que em uma pequena escala os principais filtros que atuam na distribuição de espécies ocorrem através de interações ecológicas (e.g. competição por espaço e alimento, predação, mutualismo, entre outras).

Paralelamente à descrição mais precisa do habitat, um maior refinamento dos atributos funcionais também pode levar a uma melhor compreensão da distribuição das espécies. Abordagens ecológicas com vídeo plots, por exemplo, podem fornecer uma ampla variedade de atributos comportamentais (e.g. seleção do alimento e mobilidade) (BEJARANO et al., 2017; BRIDGE et al., 2016; LONGO et al., 2014). Observações em campo de indivíduos por um período de tempo pré-estabelecido (método animal focal) também podem elucidar informações sobre o comportamento (e.g. taxa de mordida no substrato). Já a coleta de indivíduos para análise molecular do conteúdo estomacal realizadas em laboratório pode fornecer informações precisas sobre a dieta (LERAY et al., 2015). Por exemplo, espécies herbívoras apresentam uma grande variação na composição nutricional de sua dieta que muitas vezes não é refletida em análises observacionais tradicionais (MENDES et al., 2018). Com o desenvolvimento de técnicas mais avançadas e complementares aos métodos tradicionais, como análises de isótopos estáveis (BRADLEY et al., 2015), ácidos graxos, DNA *barcoding* (CÔTÉ et al., 2013), os atributos de categoria trófica tendem a ficar cada vez mais detalhados.

Estudos com abordagens funcionais realizados em comunidades de plantas sugerem que os atributos são divididos em dois grupos: determinando como o indivíduo vai responder a processos ambientais e ecossistêmicos (atributos de resposta) e determinando qual o efeito que a espécie exerce no ecossistema (atributo de efeito) (LAVOREL & GARNIER, 2002; VIOLLE et al., 2007). Outros autores definiram atributos de efeito e de resposta que contribuem para a resiliência do ecossistema e podem prever como as comunidades de plantas vão responder mediante a diferentes cenários (KLUMPP & SOUSSANA, 2009; GABA et al., 2017). No ambiente marinho esta classificação vem sendo aplicada em comunidades de invertebrados também para compreender quais atributos respondem melhor à distúrbios ambientais e podem aumentar a resiliência do ecossistema (BOLAM et al., 2016).

A partir desta perspectiva, há uma contradição entre os atributos utilizados para descrever as assembleias de peixes de Arraial do Cabo e os fatores ambientais testados. Os

atributos utilizados neste estudo são bons descritores do efeito que as espécies exercem no ecossistema ou seja, suas possíveis funções ecossistêmicas (MOUILLOT, 2014). Porém, para entender a distribuição das espécies a partir de seus atributos, se faz necessária a utilização de um novo conjunto de atributos que melhor explicam como as espécies respondem aos fatores ambientais testados (VIOLLE et al., 2007; BELLWOOD et al., 2019).

A utilização do tamanho máximo das espécies de peixes recifais para Arraial do Cabo se mostrou um importante atributo para descrever as assembleias, pois revelou a baixa abundância de indivíduos de grande porte de espécies carnívoras (e.g. garoupas e badejos) e de herbívoros detritívoros (e.g. budião-azul *Scarus trispinosus*) nas assembleias analisadas. De fato, existe em Arraial do Cabo uma diminuição das populações e do tamanho de indivíduos de espécies alvo de pesca ao longo do tempo, como alguns predadores de topo da família Serranidae e de herbívoros como o budião-azul (BENDER et al., 2014). Tais organismos possuem papéis-chave para o funcionamento do ecossistema, além de compor entidades funcionais vulneráveis dentro deste sistema. Pauly e Palomares (2005) relataram a consequência da perda de grandes carnívoros na cascata trófica em diversos sistemas marinhos, sendo estas responsáveis pelo controle das populações de outras espécies de peixes e eliminação de indivíduos doentes. Do mesmo modo, também foi relatado na literatura as consequências na redução de peixes herbívoros de grande porte. Tais estudos demonstram as consequências dessa perda dentro do ecossistema, potencialmente acarretando em uma mudança de fase, onde gradativamente observa-se um aumento na assembleia de algas e decréscimo da assembleia de corais (BELLWOOD et al., 2006; NASH et al., 2016).

Concluindo, o presente trabalho revelou padrões de distribuição das espécies de peixes recifais em Arraial do Cabo com base em seus atributos, evidenciando um forte filtro ambiental que limita a ocorrência de 65 espécies contidas em 57 EFs apenas na área com IIR. Também foi demonstrada a capacidade da área com IDR de suportar uma ampla diversidade de entidades funcionais, porém com uma menor redundância. Mesmo com a alta riqueza funcional observada em toda a região de estudo, foi evidenciada uma alta vulnerabilidade funcional em ambas as áreas, sendo maior na área com IDR. Além disso, para a compreensão do impacto destes indivíduos no ecossistema, se faz necessária o refinamento das informações dos atributos de efeito, e um maior detalhamento de outros fatores ambientais locais.

REFERÊNCIAS

- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, *98*(3), 604-613.
- Barneche, D. R., Anderson, A. B., Floeter, S. R., Silveira, M., Dinslaken, D. F., & Carvalho-Filho, A. (2009). Ten new records of reef fish on the coast of Santa Catarina State, Brazil. *Marine Biodiversity Records*, *2*.
- Barneche, D. R., Kulbicki, M., Floeter, S. R., Friedlander, A. M., Maina, J., & Allen, A. P. (2014). Scaling metabolism from individuals to reef-fish communities at broad spatial scales. *Ecology Letters*, *17*(9), 1067-1076.
- Bates, A. E., Barrett, N. S., Stuart-Smith, R. D., Holbrook, N. J., Thompson, P. A., & Edgar, G. J. (2014). Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. *Nature Climate Change*, *4*(1), 62-67.
- Bejarano, S., Jouffray, J. B., Chollett, I., Allen, R., Roff, G., Marshall, A. & Mumby, P. J. (2017). The shape of success in a turbulent world: wave exposure filtering of coral reef herbivory. *Functional Ecology*, *31*(6), 1312-1324.
- Bellwood, D. R., Hoey, A. S., Ackerman, J. L., & Depczynski, M. (2006). Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Global Change Biology*, *12*(9), 1587-1594.
- Bellwood, D. R., Goatley, C. H., & Bellwood, O. (2017). The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence. *Biological Reviews*, *92*(2), 878-901.
- Bellwood, D. R., Streit, R. P., Brandl, S. J., & Tebbett, S. B. (2019). The meaning of the term ‘function’ in ecology: a coral reef perspective. *Functional Ecology*, *33*(6), 948-961.
- 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*(11), 1173-1182.
- Bender, M. G., Machado, G. R., de Azevedo Silva, P. J., Floeter, S. R., Monteiro-Netto, C., Luiz, O. J., & Ferreira, C. E. (2014). Local ecological knowledge and scientific data reveal overexploitation by multigear artisanal fisheries in the Southwestern Atlantic. *PLoS One*, *9*(10).

- Bradley, C. J., Wallsgrove, N. J., Choy, C. A., Drazen, J. C., Hetherington, E. D., Hoen, D. K., & Popp, B. N. (2015). Trophic position estimates of marine teleosts using amino acid compound specific isotopic analysis. *Limnology and oceanography: Methods*, *13*(9), 476-493.
- Brandl, S. J., Emslie, M. J., Ceccarelli, D. M., & T. Richards, Z. (2016). Habitat degradation increases functional originality in highly diverse coral reef fish assemblages. *Ecosphere*, *7*(11), e01557.
- Bridge, T. C., Luiz, O. J., Coleman, R. R., Kane, C. N., & Kosaki, R. K. (2016). Ecological and morphological traits predict depth-generalist fishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1823), 20152332.
- Bolam, S. G., McIlwaine, P. S. O., & Garcia, C. (2016). Application of biological traits to further our understanding of the impacts of dredged material disposal on benthic assemblages. *Marine pollution bulletin*, *105*(1), 180-192.
- Bouchereau, J. L., Body, P., & Chauvet, C. (1999). Growth of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Linnaeus, 1758)(Teleostei, Serranidae), in the natural marine reserve of Lavezzi Islands, Corsica, France. *Scientia Marina*, *63*(1), 71-77.
- Cordeiro, C. A. M. M., Mendes, T. C., Harborne, A. R., & Ferreira, C. E. L. (2016). Spatial distribution of nominally herbivorous fishes across environmental gradients on Brazilian rocky reefs. *Journal of fish biology*, *89*(1), 939-958.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., & Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, *87*(6), 1465-1471.
- Côté, I. M., Green, S. J., Morris Jr, J. A., Akins, J. L., & Steinke, D. (2013). Diet richness of invasive Indo-Pacific lionfish revealed by DNA barcoding. *Marine Ecology Progress Series*, *472*, 249-256.
- Cowen, R. K., Paris, C. B., & Srinivasan, A. (2006). Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, *311*(5760), 522-527.
- D'agata, S., Mouillot, D., Kulbicki, M., Andréfouët, S., Bellwood, D. R., Cinner, J. E. & Vigliola, L. (2014). Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology*, *24*(5), 555-560.
- Debastiani, Vanderlei J., and Valério D. Pillar. (2012). SYNCOSA—R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics* *28*.15, 2067-2068.

- Denis, V., Chen, J. W., Chen, Q., Hsieh, Y. E., Lin, Y. V., Wang, C. W., & Sturaro, N. (2019). Biogeography of functional trait diversity in the Taiwanese reef fish fauna. *Ecology and evolution*, 9(1), 522-532.
- Dominici-Arosemena, A., & Wolff, M. (2005). Reef fish community structure in Bocas del Toro (Caribbean, Panama): gradients in habitat complexity and exposure. *Caribbean Journal of Science*.
- Edgar, G. J., Alexander, T. J., Lefcheck, J. S., Bates, A. E., Kininmonth, S. J., Thomson, R. J., & Stuart-Smith, R. D. (2017). Abundance and local-scale processes contribute to multi-phyta gradients in global marine diversity. *Science advances*, 3(10), e1700419.
- Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinker, M. T., & Lyon, B. E. (2003). Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, 72(1), 144-155.
- Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P., & Joyeux, J. C. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, 31(7), 1093-1106.
- Floeter, S. R., Behrens, M. D., Ferreira, C. E. L., Paddock, M. J., & Horn, M. H. (2005). Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology*, 147(6), 1435-1447.
- Floeter, S. R., Krohling, W., Gasparini, J. L., Ferreira, C. E., & Zalmon, I. R. (2007). Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes*, 78(2), 147-160.
- Floeter, S. R., Rocha, L. A., Robertson, D. R., Joyeux, J. C., Smith-Vaniz, W. F., Wirtz, P. & Brito, A. (2008). Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, 35(1), 22-47.
- Fontoura, L., Zawada, K. J., D'agata, S., Álvarez-Noriega, M., Baird, A. H., Boutros, N., & Pizarro, O. (2020). Climate-driven shift in coral morphological structure predicts decline of juvenile reef fishes. *Global Change Biology*, 26(2), 557-567.
- Francini-Filho, R. B., Asp, N. E., Siegle, E., Hocevar, J., Lowyck, K., D'Avila, N. & Thompson, C. C. (2018). Perspectives on the Great Amazon Reef: extension, biodiversity, and threats. *Frontiers in Marine Science*, 5, 142.
- Francini-Filho, R. B., Moura, R. L., Ferreira, C. M., & Coni, E. O. (2008). Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: Scaridae) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil,

- with comments on the classification of species into functional groups. *Neotropical Ichthyology*, 6(2), 191-200.
- Freitas, M. O., Previero, M., Leite, J. R., Francini-Filho, R. B., Minte-Vera, C. V., & Moura, R. L. (2019). Age, growth, reproduction and management of Southwestern Atlantic's largest and endangered herbivorous reef fish, *Scarus trispinosus* Valenciennes, 1840. *PeerJ*, 7, e7459.
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., & Gibot-Leclerc, S. (2017). Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research*, 57(3), 123-147.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547-1551.
- Klumpp, K., & Soussana, J. F. (2009). Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology*, 15(12), 2921-2934.
- Kulbicki, M., Parravicini, V., Bellwood, D. R., Arias-González, E., Chabanet, P., Floeter, S. R., & Mouillot, D. (2013). Global biogeography of reef fishes: a hierarchical quantitative delineation of regions. *PloS one*, 8(12).
- Laliberté, E., and Legendre P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91.1, 299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., & Laliberté, M. E. (2014). Package 'FD'. *Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*.
- Lavelle, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., & Mouillot, D. (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20160084.
- 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. V., & Teschima, M. M. (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).
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A. & Tilman, D. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science*, 294(5543), 804-808
- Luiz Jr, O. J., Carvalho-Filho, A., Ferreira, C. E., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., & Sazima, I. (2008). The reef fish assemblage of the Laje de Santos Marine State Park, Southwestern Atlantic: annotated checklist with comments on abundance, distribution, trophic structure, symbiotic associations, and conservation. *Zootaxa*, 1807(1), 1-25.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.
- Mendes, T. C., Quimbayo, J. P., Bouth, H. F., Silva, L. P., & Ferreira, C. E. (2019). The omnivorous triggerfish *Melichthys niger* is a functional herbivore on an isolated Atlantic oceanic island. *Journal of fish biology*, 95(3), 812-819.
- Meyer, E., Davies, S., Wang, S., Willis, B. L., Abrego, D., Juenger, T. E., & Matz, M. V. (2009). Genetic variation in responses to a settlement cue and elevated temperature in the reef-building coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series*, 392, 81-92.
- Mitchell, R. M., & Bakker, J. D. (2014). Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology*, 28(1), 258-269.
- Micheli, F., Mumby, P. J., Brumbaugh, D. R., Broad, K., Dahlgren, C. P., Harborne, A. R., & Sanchirico, J. N. (2014). High vulnerability of ecosystem function and services to diversity loss in Caribbean coral reefs. *Biological Conservation*, 171, 186-194.
- Mora, C., Chittaro, P. M., Sale, P. F., Kritzer, J. P., & Ludsin, S. A. (2003). Patterns and processes in reef fish diversity. *Nature*, 421(6926), 933-936.
- Mouillot, D., Albouy, C., Guilhaumon, F., Lasram, F. B. R., Coll, M., Devictor, V., & Velez, L. (2011). Protected and threatened components of fish biodiversity in the Mediterranean Sea. *Current Biology*, 21(12), 1044-1050.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., & Bellwood, D. R. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13757-13762.

- de Moura, R., & Sazima, I. (2000). Species richness and endemism levels of the Southwestern Atlantic reef fish fauna. In *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp* (Vol. 1, pp. 1-6).
- Nash, K. L., Graham, N. A., Jennings, S., Wilson, S. K., & Bellwood, D. R. (2016). Herbivore cross-scale redundancy supports response diversity and promotes coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*, *53*(3), 646-655.
- Nunes, L. T., Cord, I., Francini-Filho, R. B., Stampar, S. N., Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., & Ferreira, C. E. (2019). Ecology of *Prognathodes obliquus*, a butterflyfish endemic to mesophotic ecosystems of St. Peter and St. Paul's Archipelago. *Coral Reefs*, *38*(5), 955-960.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., & Suggests, M. A. S. S. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, *10*, 631-637.
- Parravicini, V., Kulbicki, M., Bellwood, D. R., Friedlander, A. M., Arias-Gonzalez, J. E., Chabanet, P., & Mouillot, D. (2013). Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness. *Ecography*, *36*(12), 1254-1262.
- Pauly, D., & Palomares, M. L. (2005). Fishing down marine food web: it is far more pervasive than we thought. *Bulletin of marine science*, *76*(2), 197-212.
- Pereira, P. H. C., Macedo, C. H., Jose de Anchieta, C. C., de Barros Marangoni, L. F., & Bianchini, A. (2018). Effects of depth on reef fish communities: Insights of a “deep refuge hypothesis” from Southwestern Atlantic reefs. *PloS one*, *13*(9).
- Perry, C. T., & P. Larcombe. (2003). Marginal and non-reef-building coral environments. 427-432.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, *9*(6), 741-758.
- Pinheiro, H. T., Mazzei, E., Moura, R. L., Amado-Filho, G. M., Carvalho-Filho, A., Braga, A. C., & Francini-Filho, R. B. (2015). Fish biodiversity of the Vitória-Trindade Seamount Chain, southwestern Atlantic: an updated database. *PloS one*, *10*(3).
- Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., Macieira, R. M., Carvalho-Filho, A., Anderson, A. B., Bender, M. G., & Gasparini, J. L. (2018). South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*, *24*(7), 951-965.

- Plass-Johnson, J. G., Taylor, M. H., Husain, A. A., Teichberg, M. C., & Ferse, S. C. (2016). Non-random variability in functional composition of coral reef fish communities along an environmental gradient. *PLoS One*, *11*(4).
- Pratchett, M. S., Hoey, A. S., Wilson, S. K., Messmer, V., & Graham, N. A. (2011). Changes in biodiversity and functioning of reef fish assemblages following coral bleaching and coral loss. *Diversity*, *3*(3), 424-452.
- Quimbayo, J. P., Dias, M. S., Kulbicki, M., Mendes, T. C., Lamb, R. W., Johnson, A. F., & Garcia, E. (2019). Determinants of reef fish assemblages in tropical Oceanic islands. *Ecography*, *42*(1), 77-87.
- Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., & Vynne, C. (2002). Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, *295*(5558), 1280-1284.
- Robertson, D. R., Ackerman, J. L., Choat, J. H., Posada, J. M., & Pitt, J. (2005). Ocean surgeonfish *Acanthurus bahianus*. I. The geography of demography. *Marine Ecology Progress Series*, *295*, 229-244.
- Rocha, L. A., Bass, A. L., Robertson, D. R., & Bowen, B. W. (2002). Adult habitat preferences, larval dispersal, and the comparative phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae). *Molecular Ecology*, *11*(2), 243-251.
- Valentin, J. L. (2001). The Cabo Frio upwelling system, Brazil. *Coastal marine ecosystems of Latin America*. Springer, Berlin, Heidelberg. 97-105.
- Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*(8), 2290-2301.
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, *79*(4), 783-801.
- 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*(5), 882-892.
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J., Cadotte, M. W. & Mouillot, D. (2017). Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends in Ecology & Evolution*, *32*(5), 356-367.

- Walsh, D. M. (1996). Fitness and function. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 47(4), 553-574.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V. & Hawkins, B. A. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology letters*, 13(10), 1310-1324.
- Yeager, L. A., Deith, M. C., 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 and Biogeography*, 26(10), 1177-1189.