



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMAS AQUÁTICOS
TROPICAIS - PPGSAT

NICHO TRÓFICO DE PEIXES HERBÍVOROS EM DOIS AMBIENTES COM
DIFERENTES NÍVEIS DE IMPACTO ANTRÔPICO NO BANCO DOS
ABROLHOS (BA)

MANOELA LELIS DE CARVALHO LEITÃO

ILHÉUS, BAHIA
2020

MANOELA LELIS DE CARVALHO LEITÃO

**NICHO TRÓFICO DE PEIXES HERBÍVOROS EM DOIS AMBIENTES COM
DIFERENTES NÍVEIS DE IMPACTO ANTRÔPICO NO BANCO DOS
ABROLHOS (BA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadores: Profa. Dra. Fabiana C. F. Hackradt
Prof. Dr. Javier Ciancio Blanc

ILHÉUS, BAHIA
2020

MANOELA LELIS DE CARVALHO LEITÃO

**NICHO TRÓFICO DE PEIXES HERBÍVOROS EM DOIS AMBIENTES COM
DIFERENTES NÍVEIS DE IMPACTO ANTRÔPICO NO BANCO DOS
ABROLHOS (BA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadores: Profa. Dra. Fabiana C. F. Hackradt
Prof. Dr. Javier Ciancio Blanc

L533 Leitão, Manoela Lelis de Carvalho.

Nicho trófico de peixes herbívoros em dois ambientes com diferentes níveis de impacto antrópico no Banco dos Abrolhos (BA) / Manoela Lelis de Carvalho Leitão. – Ilhéus, BA: UESC, 2020.

97 f. : il., anexos.

Orientadora: Fabiana C.F. Hackradt

Coorientador: Javier Ciancio Blanc.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais – PPGSAT.

Referências bibliográficas: f.15-16; 42-46; 81-86

1. Conservação.
2. Área marinha
3. Nicho (Ecologia).
4. Peixes.
5. Impacto ambiental.
6. Abrolhos, Arquipélago dos (BA).

I. Título.

CDD 577.789

“Nunca estive só, sempre foi Ele de lá e eu de cá”

AGRADECIMENTO

Meu agradecimento vai primeiramente ao amor e a vontade que me move, amor ao vivo, ao natural e ao invisível, força motriz que me faz acordar todos os dias e buscar entender mais sobre o mundo marinho, as relações, e como posso contribuir para sua conservação. As várias vezes que fechei meus olhos e falei a mim mesma que tudo aquilo tinha um motivo, um foco. Essa vontade de ser útil e de ficar submersa nas águas oceânicas foi minha força e minha garra por anos e anos, e hoje agradeço ao tempo pois sei que estamos só começando. Junto, agradeço também aos animais que tiveram, mesmo que por alguns instantes, sua paz tomada para que esta pesquisa fosse realizada. Agradeço imensamente ao meu companheiro Italo Lima que sempre esteve ao meu lado abrindo mão de sua própria vida para viver a NOSSA. Obrigado por entender minha ausência e falta de paciência. Obrigada por mergulhar de cabeça comigo neste sonho, e ser o meu verdadeiro alicerce nesse mundo cão. Você foi indispensável e essencial em todo este processo, amo você Peu! À minha família, de onde eu vim e onde tenho refúgio, minha gratidão em especial para minha mãe, Renata Lelis e minha irmã, Giovana Lelis que sempre deram todo apoio e liberdade, para que eu voasse e construísse meu próprio caminho, obrigado pela confiança. Agradeço minha sobrinha Helena, nascida em meio ao início do mestrado, me alimentando de amor e carinho, dando-me força.

Agradeço e sempre serei grata, a minha orientadora Fabiana Félix primeiro por ter me aceitado como sua orientanda, permitindo assim, que se abrissem as portas de uma nova vida, a vida que sempre busquei. Agradeço pelas horas dedicadas para que pudesse me ensinar e corrigir as milhares de versões desta dissertação, mesmo vivendo algo tão complexo como a maternidade. Foi sinceramente emocionante ver suas correções no papel e entender a confiança depositada em mim. Agradeço meu co-orientador Javier Ciancio que se tornou um verdadeiro amigo nesta jornada. Sou muito grata por ter ficado duas semanas embarcado na expedição para ajudar na realização do meu campo, fazendo todos os mergulhos para filmar e retirar amostras de tecido. Sou grata por todo esforço que fez para que minha ida para Argentina fosse possível e todo apoio e atenção que me deu lá. Seu ser e sua alma ensina e brilha, obrigado por toda palavra de apoio, foram essenciais. Agradeço meu amigo e professor José de Anchieta Nunes, que me acompanhou e colaborou para realização de toda parte de campo do meu trabalho. E mais que isso, foi meu dupla e compartilhou momentos emocionantes de euforia, alegria e receio. Obrigado por tudo que me ensinou, o que não foi pouco, eu ainda mergulho e ouço suas broncas e dicas em minha cabeça. Valeu por sempre acreditar e incentivar-me na busca da pesquisa, você foi essencial em todo processo. Sua garra, inteligência, crenças e vontade de fazer o próximo crescer é admirável.

Agradeço por me ajudar nos mergulhos noturnos para coleta de tecidos; Javier Ciancio, Fabiana Félix, Carlos Hackradt, Ramón Hernandez, José de Anchieta e também ao Zá (até hoje não sei seu nome), sempre receptivo em Caravelas-BA e pela dedicação ao trabalho e ao mergulho científico. Agradeço por me ajudar na gravação das mais de 400 gravações de vídeos; Italo, Fabiana, Ramón, Javier, José de Anchieta, Sara e Athilla.

Agradeço a minha amiga Ana Santos pelos vários esclarecimentos sobre grupos bentônicos e por analisar vários dos fotoquadrados que utilizei em minha pesquisa. E pelos momentos de distração e risadas que compartilhamos nesses dois anos!!

Agradeço toda equipe do Laboratório de Ecologia e Conservação Marinha – LECOMAR/UFSB pelos conhecimentos e momentos compartilhados. Cada um, à sua maneira me ajudou na realização deste trabalho e em meu crescimento pessoal. Agradeço todo equipamento e apoio logístico do laboratório. E a todos aqueles que não citei aqui, mas que colaboraram com este sonho.

Agradeço à Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), a Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB) e ao Programa de Pós-Graduação em Sistemas Aquáticos Tropicais.

A CAPES pela concessão da bolsa de mestrado nestes dois anos de estudos.

Gratidão!

LISTA DE FIGURA

Figura 1. A) Banco de Abrolhos, nas proximidades de Caravelas/BA; B) Parcel das Paredes e C) Arquipélago de Abrolhos dentro da área do PARNA Abrolhos; P.A corresponde aos locais de amostragem.

Figura 2. Comparação entre a média e erro padrão da taxa de forrageio das cinco espécies nos dois níveis de proteção. Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*.. _____ 32

Figura 3. Regressão linear entre a taxa de forrageio e o tamanho do corpo (CT) _____ 32

Figura 4. Recursos forrageados pelas cinco espécies de PHR separadas pelos fatores significativos referente a análise PERMANOVA univariada de cada espécie. O eixo X refere-se ao número de mordidas e o eixo y aos diferentes recursos. Os códigos referente aos recursos são: PALY = *Palythoa*, NI = não identificado, MAE = matriz de alga epilítica, MAC = macroalga, COR = coral, AFil = alga filamentosa, ACI = alga calcária incrustante e ACA = alga calcária articulada. _____ 34

Figura 5. Medidas de amplitude de nicho trófico das espécies no ambiente protegido e desprotegido, utilizando índice de Levin. Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*. _____ 35

Figura 6. Representação gráfica da porcentagem de cobertura bentônica em ambiente protegido e desprotegido. As siglas dos grupos bentônicos são: **CAA** = Alga calcária articulada; **CAIN** = Alga calcária incrustante; **CIAN** = Cianobactéria; **COPE** = Corais pétreos; **CORI** = Alga criácea; **CORT** = Alga corticada; **ECHI** = Echinoidea; **ESPO** = Esponja; **FILA** = Alga filamentosa; **FOLI** = Alga foliosa; **GLOB** = Alga globosa; **HIDR** = hidrocoral; **MAE** = Matriz de alga epilítica; **OCTO** = Octocoral; **OT** = Outros e **ZOAN** = Zoantídeo. _____ 64

Figura 7. Métricas de nicho isotópico das comunidades de PHR, calculadas com base na inferência bayesiana para os dois ambientes: a) Protegido (PARNA Abrolhos) e b) Desprotegido (Parcel das Paredes). NR = faixa de ^{15}N , CR = faixa de ^{13}C , CD = distância média ao centroide e NND = distância média do vizinho mais próximo. O ponto preto representa a moda (‰) e as caixas indicam os intervalos de confiança de 50%, 75% e 95%. _____ 66

Figura 8. Representação do nicho isotópico, $\delta^{13}\text{C}$ x $\delta^{15}\text{N}$, das cinco espécies de PHR nos dois ambientes: a) Protegido (PARNA Abrolhos) e b) Desprotegido (Parcel das Paredes). A área pontilhada representa a TA (área total) e as elipses representam a SEAc (área padrão da elipse corrigida). _____ 68

Figura 9. Área de elipse padrão (SEAb) corrigida para pequenas amostras para as cinco espécies estudadas. As caixas sombreadas representam os intervalos confiáveis de 50%, 75% e 95%, do cinza escuro ao cinza claro. Pontos pretos representam o modo de amostra.

69

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. PERMANOVA multivariada da cobertura bentônica com o fator proteção 28

Tabela 2. Resultado da análise DISTLM com valor-p da permutação e o percentual de explicação das variáveis para o modelo selecionado _____ 28

Tabela 3. Análise PERMANOVA univariada da abundância, biomassa e comprimento total para cada uma das espécies e famílias, com o fator proteção (protegido vs. desprotegido). Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*. _____ 29

Tabela 4. Número de indivíduos de cada espécie utilizada no estudo e médias de comprimento e taxa de mordidas nos dois diferentes níveis de proteção _____ 30

Tabela 5. PERMANOVA univariada da taxa de forrageio individual de cada espécie com os fatores proteção e tamanho do corpo. Pr = proteção e Sp = espécie. _____ 31

Tabela 6. PERMANOVA multivariada individual de cada espécie com os fatores proteção e tamanho do corpo _____ 33

Tabela 7. Taxas de sobreposição (%) do nicho trófico das espécies no ambiente protegido (inferior esquerdo) e desprotegido (superior direito), utilizando índice de Schoener _ 35

Tabela 8. Média (\pm erro padrão) dos dados de censo visual subaquático referente aos indicadores de abundância expressa em número de indivíduos (n), comprimento expresso em centímetro (cm) e biomassa expressa em gramas (g) para cada uma das localidades (protegido e desprotegido). _____ 62

Tabela 9. Análise PERMANOVA univariada da abundância, biomassa e comprimento total para cada uma das espécies e famílias, com o fator proteção (protegido vs. desprotegido). Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*. _____ 62

Tabela 10. Resultados da Análise de dissimilaridade entre o ambiente desprotegido e protegido. (Ab = abundância; Diss = dissimilaridade; DP = desvio padrão; Contrib. = contribuição percentual e Cum. = porcentagem acumulativa). As siglas dos grupos bentônicos são: MAE = Matriz de alga epilítica; ZOAN = Zoantídeo; COPE = Corais pétreos; CAA = Alga calcária articulada; CAIN = Alga calcária incrustante; FILA = Alga filamentosa; OT = Outros; ESPO = Esponja; OCTO = Octocoral e HIDR = hidrocoral 63

Tabela 11. Média e erro padrão (média \pm E.P) para o comprimento total (CT) e para valores de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) de cada espécie nas duas localidades: Arquipélago dos Abrolhos (protegido) e Parcel das Paredes (desprotegido). _____ 65

Tabela 12. Resultados do modelo linear geral entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, e os fatores nível de proteção (protegido vs desprotegido) e tamanho do corpo. Estim: estimativa; ES: erro standard; t: Valor de t; p: valor de p. _____ 67

Tabela 13. Porcentagem de sobreposição do nicho isotópico SIBER (% de sobreposição) e md = distância do centroide e valor de p, entre as cinco espécies: ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*. Valores em negrito representam os casos quando a hipótese nula “a distância entre os centroides e igual a 0” foi rejeitada (md). _____ 70

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
Referências Bibliográficas	15
CAPÍTULO 1	17
Resumo.....	18
Abstract	19
Introdução.....	20
Material e Métodos.....	22
Área de estudo	22
Isolamento do efeito AMP	24
Caracterização da dieta.....	25
Análise de Dados	26
Resultados	28
Discussão	35
Referências Bibliográficas	42
CAPÍTULO 2	47
Resumo.....	48
Abstract	49
Introdução.....	50
Material e Métodos.....	55
Área de estudo	55
Espécies do estudo.....	56
Caracterização Populacional	57
Cobertura bentônica	58
Coleta de tecido para análise de isótopos estáveis	59
Preparação das amostras	59
Análise de dados	60
Resultados	61
Discussão.....	71
DISCUSSÃO INTEGRADA	78
CONCLUSÃO INTEGRADA	80
Referências Bibliográficas	81
Anexos.....	87

INTRODUÇÃO GERAL

O ecossistema de recifal coralíneo, desempenha importante papel na manutenção biodiversidade marinha além dos serviços ecossistemicos providos por eles, como a provisão de alimentos, manutenção de habitats, proteção à linha de costa e oportunidades para turismo e recreação (Elliff, 2018). No entanto, é classificado como um dos ecossistemas mais ameaçados nos últimos anos devido à alta suscetibilidade à mudanças climáticas (Riegl et al., 2009). O fato deste ecossistema também ser amplamente afetado por diversos impactos antrópicos de maneira direta ou indireta, põe em evidência a chamada (“coral reef crisis”) (Bellwood et al., 2004; Veron et al., 2009). Tal crise nos ecossistemas recifais traz também consequências para toda fauna associada, como por exemplo a ictiofauna recifal que desempenha importante papel no fluxo de energia entre níveis tróficos do ecossistema e na resiliência ambiental (por exemplo, controle de algas por peixes herbívoros).

Afim de compreender a vulnerabilidade de ecossistemas recifais ante aos impactos antrópicos e advindos de mudanças ambientais, estudos que caracterizam a estrutura trófica da ictiofauna associada vem sendo usados como base para estabelecer níveis de resiliência destes ambientes (Henriques, 2013; Edwards et al., 2014). Entender a ecologia trófica da ictiofauna associada ao ambiente recifal possibilita identificar se e como as alterações nos estoques populacionais causam na estrutura ecológica do ecossistema recifal (Bellwood & Wainwright, 2001, Russ, 2003, Munday, 2002). O estudo da ecologia trófica de peixes recifais traz possibilidades e avanços na indicação das relações ecológicas de ecossistemas recifais e conseqüentemente no que é chamado de nicho das espécies de peixes.

O conceito de nicho sugerido por Hutchinson (1957) diz que o mesmo possui um vgv conjunto de “n” eixos que correspondem ao número de fatores bióticos e abióticos em que as espécies se estabelecem, exibindo respostas diferentes de acordo com as dimensões espaciais, temporais e tróficas, fatores fundamentais na descrição de nicho de qualquer tipo de fauna. O nicho trófico, por sua vez, refere-se a um dos eixos do nicho ecológico que leva em consideração a posição na teia trófica da espécie em uma comunidade e a sua relação com os fatores ambientais (Pianka, 1973)

Nichos tróficos equilibrados são características comumente associadas aos ecossistemas recifais saudáveis. O nicho trófico, geralmente determinado através de análise da dieta, é um dos componentes do nicho mais frequentemente estudados e

representa a posição das espécies nas cadeias tróficas, podendo ser utilizado para caracterizar a estrutura de comunidades (Bearhop et al., 2004).

O conhecimento da dieta, das táticas e estratégias de forrageio, da amplitude e sobreposição do nicho trófico ocupado pelos peixes, é fundamental para a compreensão da dinâmica das comunidades e para conservação dos ecossistemas como um todo (Lowe-McConnell, 1999). O modo de alimentação e processamento do recurso alimentar consumido está intimamente ligado ao nicho trófico de uma espécie e conseqüentemente influenciará em como a energia será transferida pela cadeia alimentar (Karasov et al., 2011).

Os peixes herbívoros recifais (PHR) fazem importante relação de transferência de energia da base para os níveis tróficos superiores da cadeia trófica (Clements et al., 2009; Raubenheimer et al., 2009). Porém, dentro do grupo dos peixes recifais herbívoros, as diversas características morfológicas e biológicas podem trazer diferenças alimentares sutis, mas relevantes, na diferenciação de seu papel ecológico funcional.

Através de investigações sobre a amplitude e sobreposição do nicho trófico, pode-se avaliar como estas espécies se distribuem na utilização de determinados recursos alimentares (Abrams, 1980; Albertoni et al., 2003). Neste sentido, é possível determinar estratégias de coexistência entre diferentes espécies através da separação de hábitos alimentares em escalas espaciais, temporais ou ao longo da ontogenia (Santos & Araújo, 1997; Baker et al., 2014). Em geral, espécies com nichos mais estreitos, denominadas “especialistas”, provavelmente são favorecidas em ambientes estáveis e homogêneos. Espécies com nichos mais amplos, denominadas de “generalistas”, podem favorecer-se heterogeneidade do ambiente em que vivem (Kassen, 2002; Dennis et al., 2011).

O assunto ganhou ainda mais destaque quando as populações desses peixes herbívoros começaram a sofrer reduções populacionais drásticas, causadas pela sobrepesca e demais impactos ecológicos (Francini-Filho et al., 2008). Quando peixes herbívoros (PH) com funções especializadas são removidos ou perdidos de um ecossistema, a função que eles desempenhavam é potencialmente esvaziada se nenhuma outra espécie compartilha o mesmo nicho ou busca preenchê-lo. Tal fato pode levar à perda de funções (reduções do consumo e conseqüente controle das macroalgas) dentro do ecossistema em questão (Nyström et al., 2008).

Duas famílias de PHR abundantes nos recifes de corais brasileiros são os Labridae e Acanthuridae, os quais representam parte significativa da biomassa de peixes herbívoros (Moura & Francini-Filho, 2005) com espécies de diferentes padrões de alimentação e uso do habitat. Estes grupos exibem grande influência na dinâmica ecológica dos

ecossistemas (Moreira, 2012), sendo a família dos Acanthuridae, também conhecida como peixes-cirurgiões, representada por espécies de hábito pastador. A família Labridae, mais precisamente a sub-família Scarinae, composta por espécies conhecidas como peixes papagaios, apresentam comportamento de raspadores e escavadores da superfície carbonática dos recifes de corais, que não só removem as algas (Bonaldo et al., 2014, promovendo o assentamento de larvas de corais (Burkepile & Hay 2008) mas também contribuem na liberação e movimentação do carbonato de cálcio em torno dos recifes (Bonaldo & Bellwood 2008; Ong & Holland 2010; Lellys et al., 2019).

A pesca de peixes herbívoros dentre os demais impactos antrópicos no ecossistema recifal é capaz de modificar a estrutura da comunidade, com a redução dos estoques dos maiores indivíduos desse grupo, e uma conseqüente homogeneização de tamanho interferindo no equilíbrio funcional (Hawkins & Roberts, 2004; Edwards et al., 2012). Recifes de coral que possuem alta abundância e biomassa de PHR podem ser prejudicados funcionalmente, se dominados por indivíduos de pequeno porte, pois indivíduos de maior comprimento possuem maior intensidade de raspagem, removendo maiores quantidades de algas e promovendo maior área de substrato nu para o assentamento das larvas de corais (Lokrantz et al., 2008).

Nas últimas décadas, houve uma redução nos estoques de predadores (Lutjanidae, Epinephelidae e Serranidae) e tal fato culminou no crescente desembarque pesqueiro de espécies de nível trófico inferiores, como os herbívoros (Klippei, et al., 2005), levando ao efeito denominado “*fishing down the food webs*” e ao conseqüente desequilíbrio trófico nos ecossistemas recifais (Pauly et al., 1998). Já foi comprovado que estas espécies-alvo da pesca são significativamente mais abundantes e maiores em áreas protegidas, indicando que as mesmas se beneficiam da ausência da pressão pesqueira (Halpern, 2003; Floeter et al, 2006; Previero & Gasalla, 2018).

Com cerca de 90% da produção diária de algas sendo consumida por um conjunto diversificado de peixes e invertebrados herbívoros, a saúde coralínea depende também da estabilidade trófica relacionada a esses consumidores primários (Bellwood et al., 2004). É crescente o número de estudos que apontam os importantes papéis da diversidade de herbívoros para manutenção de recifes e se faz necessária uma compreensão mais completa dos papeis exercidos pela herbivoria. (Tietbohl, 2016).

Sabendo que a herbivoria é um importante impulsionador da estrutura da comunidade nos recifes de coral, sendo essencial utilizar um conjunto de diferentes metodologias para esclarecer como os herbívoros impactam o substrato bentônico e as demais comunidades dos recifes (Choat et al., 2004).

Utilizando duas metodologias distintas, o presente estudo visa testar a hipótese de que áreas marinhas protegidas influenciam na amplitude e sobreposição do nicho trófico de PHR, onde populações protegidas apresentam menores amplitudes e maior sobreposição de nicho, devido a maior complexidade (diversidade de recursos, abundância e riqueza de PH) do habitat. A primeira metodologia visa compreender como as espécies se distribuem no forrageio dos recursos alimentares por meio da técnica de animal focal. A segunda, utiliza análise dos valores dos isótopos estáveis do ^{13}C e ^{15}N , presentes no tecido muscular das cinco espécies de peixes nominalmente herbívoros, como proxy para variação de nicho entre os dois níveis de proteção. Esta análise é vantajosa por indicar o que de fato foi assimilado para formar o tecido analisado, além de nos permitir uma visão da dieta a longo prazo.

Referências Bibliográficas

- Abrams, P. (1980). Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61(1), 44-49.
- Albertoni, E. F., Palma-Silva, C., & Esteves, F. D. A. (2003). Natural diet of three species of shrimp in a tropical coastal lagoon. *Brazilian archives of biology and technology*, 46(3), 395-403.
- Assis, A. M. O., Santos, L. M., Martins, M. C., Araújo, M. P., Amorim, D. Q., Morris, S. S., & Barreto, M. L. (1997). Distribuição da anemia em pré-escolares do semi-árido da Bahia. *Cadernos de Saúde Pública*, 13, 237-244.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827.
- Bonaldo, R. M., Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 52, 81-132.
- Burkepile DE, Hay ME (2008) Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proc Natl Acad Sci* 105:16201–16206
- Dennis, R. L. H., L. Dapporto, S. Fattorini, e L. M. Cook. 2011. The generalism–specialism debate: the role of generalists in the life and death of species. *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 725–737.
- Edwards P, Sutton-Grier A, Coyle G (2012) Investing in nature: restoring coastal habitat blue infrastructure and green job creation. *Marine Policy* 38:65–71
- Elliff, C. I. (2018). Serviços ecossistêmicos prestados por recifes de coral nas ilhas de Tinharé e Boipeba, Baixo Sul da Bahia, Brasil.
- Floeter, S. R., Halpern, B. S., & Ferreira, C. E. L. (2006). Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation*, 128(3), 391-402.
- Francini-Filho, R. B., & de Moura, R. L. (2008). Dynamics of fish assemblages on coral reefs subjected to different management regimes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(7), 1166-1179.
- Halpern, B. S. (2003). The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological applications*, 13(sp1), 117-137.
- Hutchinson, G. E. (1957). A Treatise on. *Limnology*, 1, 243.
- Kassen, R. (2002). The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of evolutionary biology*, 15(2), 173-190.
- Lokrantz J, Nyström M, Thyresson M, Johansson C (2008) The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs* 27:967–974
- Moreira, A. L. P. (2012). Uso do habitat e atividade de forrageio de duas espécies de Sparisoma (Labridae: Scarinae), na Área de Proteção Ambiental dos Recifes de Corais, Maracajaú-RN.
- Moura, R. L., & Francini-Filho, R. B. (2005). Reef and shore fishes of the Abrolhos Region, Brazil. DUTRA, G. F; ALEN, GR; WERNER, T, 40-55.
- Nyström, M., Graham, N. A. J., Lokrantz, J., & Norström, A. V. (2008). Capturing the cornerstones of coral reef resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs*, 27(4), 795-809.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., & Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279(5352), 860-863.

Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 53-74.

Raubenheimer, D., Simpson, S. J., & Mayntz, D. (2009). Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology*, 4-16.

Tietbohl, M. (2016). *Assessing the functional diversity of herbivorous reef fishes using a compound-specific stable isotope approach* (Doctoral dissertation).

CAPÍTULO 1

INFLUÊNCIA DA ÁREA MARINHA PROTEGIDA NO COMPORTAMENTO DE FORRAGEIO DE PEIXES HERBÍVOROS NO BANCO DOS ABROLHOS (BA)

INFLUÊNCIA DA ÁREA MARINHA PROTEGIDA NO COMPORTAMENTO DE FORRAGEIO DE PEIXES HERBÍVOROS NO BANCO DOS ABROLHOS (BA)

Manoela Leitão^{1*}, Carlos W. Hackrad¹, Javier Ciancio² e Fabiana F. Hackrad¹

1- Laboratório de Ecologia e Conservação Marinha, Universidade Federal do Sul da Bahia, Brasil.

2- Centro Nacional Patagônico (CENPAT), CONICET

Resumo

Entender a ecologia trófica de um organismo é essencial para compreender seu papel ecológico e como relações intra e inter específicas moldam a comunidade. Neste contexto, o presente estudo explora a influência da Área Marinha Protegida (AMP) no comportamento de forrageio de cinco espécies de peixes herbívoros dos gêneros *Acanthurus*, *Scarus* e *Sparisoma*, em dois ambientes com diferentes níveis de impacto antrópico, situados no Banco dos Abrolhos (BA) – Brasil. A taxa de forrageio e os recursos alimentares foram caracterizados por meio da técnica de animal focal com a utilização de filmagens. Para análise, foi aplicada uma análise univariada permutacional (PERMANOVA) com a taxa de forrageio, onde indentificamos significância nos fatores proteção e tamanho do corpo (CT). Em seguida, a amplitude e sobreposição de nichos tróficos foram calculadas utilizando o índice de Levin e índice de Shoener, respectivamente. Não encontramos diferenças nítidas na amplitude e sobreposição de nicho entre as duas localidades. Porém, identificamos que todas as espécies tiveram maiores taxas de forrageio no ambiente desprotegido e que indivíduos de menor CT possuem maiores taxas de forrageio, principalmente para *Acanthurus coeruleus*. O principal item alimentar forrageado por todas as espécies foi a matriz de alga epilítica (MAE), sendo o *Sparisoma axillare* quem mais diferenciou sua alimentação apresentando menores índices de sobreposição e maiores amplitudes de nicho, devido principalmente ser a única espécie que apresentaram valores significativos na alimentação de alga foliosa (20%). A metodologia aqui utilizada foi eficaz na determinação da taxa de forrageio e na classificação das dietas em grupos morfofuncionais, podendo complementar e em alguns casos até substituir a análise do conteúdo estomacal. Porém, a análise de vídeo possui limitações nas distinções de alimentação, já que a base da dieta desses peixes herbívoros é a MAE não nos permitindo compreender a distinção mais precisa da amplitudes e sobreposição de nicho trófico.

INFLUÊNCIA DA ÁREA MARINHA PROTEGIDA NO COMPORTAMENTO DE FORRAGEIO DE PEIXES HERBÍVOROS NO BANCO DOS ABROLHOS (BA)

Manoela Leitão^{1*}, Carlos W. Hackrad¹, Javier Ciancio² e Fabiana F. Hackrad¹

1- Laboratório de Ecologia e Conservação Marinha, Universidade Federal do Sul da Bahia, Brasil.

2- Centro Nacional Patagônico (CENPAT), CONICET

Abstract

Understanding an organism's trophic ecology is essential to understanding its ecological role and how intra- and inter-specific relationships shape the community. In this context, the present study explores the influence of the Marine Protected Area (AMP) on the foraging behavior of five species of herbivorous fish of the genera *Acanthurus*, *Scarus* and *Sparisoma*, in two environments with different levels of anthropic impact, located at Banco dos Abrolhos (BA) - Brazil. The rate of foraging and food resources were characterized using the focal animal technique using footage. For analysis, a permutational univariate analysis (PERMANOVA) was applied with the foraging rate, where we identified significance in the protection and body size (CT) factors. Then, the amplitude and overlap of trophic niches were calculated using the Levin index and Shoener index, respectively. We found no clear differences in niche amplitude and overlap between the two locations. However, we identified that all species had higher rates of foraging in the unprotected environment and that individuals of lower TC have higher rates of foraging, mainly for *Acanthurus coeruleus*. The main food item foraged by all species was the epilithic seaweed matrix (MAE), with *Sparisoma axillare* being the one that most differentiated its diet, with lower overlap indices and greater niche amplitudes, mainly because it is the only species that presented significant values in the foliar algae feeding (20%). The methodology used here was effective in determining the rate of foraging and in classifying the diets into morphofunctional groups, being able to complement and in some cases even replace the analysis of stomach contents. However, the video analysis has limitations in the distinctions of feeding, since the basis of the diet of these herbivorous fish is the MAE, not allowing us to understand the more precise distinction of amplitudes and overlapping of trophic niche.

Introdução

É crescente o número de estudos que apontam o importante papel da diversidade de herbívoros para manutenção de recifes coralíneos saudáveis (Clements et al., 2018; Bonaldo & Bellwood, 2014). Contudo, ainda se faz necessária uma compreensão mais robusta do papel da herbivoria nos ambientes recifais. O estudo de como alterações nas taxas populacionais deste nível trófico pode afetar o equilíbrio ecossistêmico possibilitará maior entendimento ao se incorporar o conceito de diversidade de herbívoros e suas respectivas funcionalidades desempenhadas no ecossistema recifal (Tietbohl, 2016). A pesca de peixes herbívoros, com foco nos maiores indivíduos, dentre os demais impactos antrópicos no ecossistema recifal é capaz de modificar a estrutura da comunidade, interferindo no equilíbrio funcional destes ambientes (Hawkins & Roberts, 2004; Edwards et al., 2012). Na região protegida do banco dos Abrolhos (BA), já se pode detectar diferenças nítidas entre as classes de tamanho e abundância desses importantes herbívoros quando comparadas às áreas de pesca (Ferreira & Golçalves, 1999; Ferreira, 2005).

Quando peixes especializados são removidos ou perdidos de um ecossistema, a função que eles desempenham é potencialmente perdida se nenhuma outra espécie que compartilha o mesmo nicho o preenche (Nyström et al., 2008). É justamente a perda de espécies especialistas que reduz a resiliência ambiental. Segundo Gorman (1988), espécies resistentes às variações no ambiente e às modificações na composição da comunidade, apresentam maior plasticidade adaptativa, minimizando os riscos de instabilidade e susceptibilidade decorrentes das mudanças inesperadas do meio.

A família Scaridae possui grande importância ecológica para os recifes coralíneos, havendo registros de dominância de macroalgas sobre os corais e patógenos em locais onde sua abundância é reduzida (Bruce et al., 2012). Estudos recentes mostram a importância desta família para o ecossistema recifal do Banco dos Abrolhos (Francini-Filho, 2010; Preveiro, 2014), sendo atualmente a maior parte da biomassa de peixes herbívoros de grande tamanho no Banco dos Abrolhos pertencente ao *Scarus trispinosus* (Valenciennes, 1840) (Francini-Filho & Moura, 2008). Sua captura têm aumentado nas últimas décadas, ocasionando uma redução de até 50% nos últimos trinta anos (Preveiro, 2014), sendo classificado como “em perigo” pela Lista Vermelha - IUCN (Padovani-Ferreira et al., 2012), visto como uma das espécie de peixe papagaio mais ameaçada do mundo (Comeros-Raynal et al. 2012).

Por outro lado, a família Acanthuridae tem grande ocorrência na área de estudo, sendo representada pelas espécies *Acanthurus chirurgus* (Bloch, 1787), *Acanthurus bahianus* (Castelnau, 1855) e *Acanthurus coeruleus* (Bloch & Schneider, 1801). Conhecidos como os peixes-cirurgiões (Acanthuridae), são muito abundantes e importantes na manutenção da dinâmica dos ecossistemas recifais (Francine-Filho, 2009; Goatley & Belwood, 2010).

Várias metodologias foram desenvolvidas para avaliar a dieta e compreender os papéis funcionais desses peixes. A mais comum como a identificação dos itens alimentares encontrados no trato digestivo, trazem informações importantes sobre os itens alimentares preferenciais dos peixes herbívoros, porém, incorporam dificuldades impostas pelo alto nível de processamento mecânico do alimento, impossibilitando muitas vezes, a identificação exata do conteúdo encontrado (Bellwood & Choat, 1990; Clements et al., 2016; Choat et al., 2002). Devido a estas dificuldades, muitos trabalhos recentes tem preferido o uso de uma abordagem comportamental da dieta.

No Brasil, estudos sobre o comportamento e táticas de forrageio utilizando técnicas observacionais, como a de animal focal, visaram investigar a relação da atividade de forrageio com a disponibilidade de recursos, uso do habitat (Dias et al., 2001), e comportamentos de agregação (ver Francini-Filho, 2010; Moreira, 2012). Outras abordagens estão voltadas para verificar a influência da estrutura morfológica corporal na distinção dos papéis funcionais (Cardozo-Ferreira et al., 2018) e até mesmo os efeitos negativos da predação de corais vivos por peixes papagaio (Francini-Filho, 2008). Dois novos estudos compararam o valor nutricional do conteúdo do trato digestivo, com as taxas de % carbono, % nitrogênio e C: N da dieta, em quatro espécies de peixes nominalmente herbívoros (Mendes et al, 2018), adicionalmente utilizaram da técnica de isótopos estáveis como método de avaliar a variação intreespecífica e taxa de assimilação de diferentes espécies em um gradiente sazonal e espacial (Ferreira et al, 2018).

A maioria das pesquisas que lidam com o comportamento alimentar e a análise intestinal de peixes-papagaio indicam uma dieta baseada em detritos, comunidades de algas epilíticas (turf ou MAE), macroalgas, corais e esponjas (Ferreira e Gonçalves, 2006; Francini-Filho et al., 2010; Bonaldo et al., 2014; Pereira et al., 2016). No entanto, os autores também observaram que, embora apresentem dietas semelhantes com alto consumo de detritos, os conteúdos intestinais dos peixes herbívoros exibem perfis alimentares diferentes, com variação no teor de carbono e nitrogênio (Mendes et al, 2018). Os autores argumentam que a heterogeneidade do detrito ingerido pelas espécies pode ser a causa dessa discordância. Como apontado por Mendes et al. (2018), os diferentes perfis

nutricionais de cada espécie indicam que, embora explorem habitats semelhantes (Bonaldo et al., 2006, Francini-Filho et al., 2010), há uma clara separação ecológica (por exemplo, comportamento alimentar), sendo o comprimento do corpo o atributo morfofuncional mais importante na separação dos papéis ecológicos em peixes papagaio. Isso sugere a necessidade de levar em consideração o tamanho das espécies ao medir a diversidade funcional e a redundância nos ecossistemas de recifes, características-chave para a saúde (ou seja, resistência / resiliência) ecossistêmicas.

Ainda assim argumenta-se que grande parte destes trabalhos sobre ecologia trófica de peixes herbívoros se concentraram nos impactos ecológicos dos peixes nos recifes (Francini-Filho et al, 2008), nas propriedades dissuasoras das algas marinhas e nos aspectos morfológicos e mecânicos da ingestão (Lellys et al, 2019). Porém, o estudo das relações do nicho trófico entre as espécies é crucial para compreensão das interações interespecíficas e na avaliação de como as alterações do habitat reflete no comportamento de forrageio dos peixes herbívoros.

Dentro de unidades de conservação marinha normalmente as espécies de peixes herbívoros são mais abundantes e de maior tamanho corporal (Jackson et al., 2001; Floeter et al, 2006; Graham et al., 2011), características de um ambiente com maior redundância funcional (Nyström et al., 2008). Neste capítulo investiga-se a hipótese de que em ambientes impactados (não protegidos por Unidades de Conservação) as espécies de peixes herbívoros apresentam maior plasticidade trófica, i.e. forrageiam sobre uma maior variedade de fontes alimentares. Para tal, comparamos a amplitude e sobreposição de nicho trófico de cinco espécies de peixes herbívoros em dois ambientes com diferentes níveis de impacto antrópico na região do Banco dos Abrolhos (BA). Estudos como esse se justificam pela necessidade de compreender como as espécies de herbívoros se distribuem nos papeis funcionais para a preservação de um ecossistema recifal saudável.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo abrange dois complexos recifais do Banco dos Abrolhos, uma extensão da plataforma continental de aproximadamente 42.000 km² no leste do Brasil, localizado entre o sul da Bahia e o norte do Espírito Santo (Leão, 2001) (Figura 1). A região abrange a maior biodiversidade de recifes biogênicos do Atlântico Sul (Francini-Filho et al.,

2013), e é considerada pela Convenção Mundial sobre Biodiversidade como área de significativa relevância ecológica e biológica (Dutra et al., 2012). A região possui alto nível de endemismo, indo de 25% para peixes até 30% para corais escleractinianos (Moura, 2002; Leão et al., 2003). A área de estudo (Figura 1A) se divide em duas estações amostrais; a primeira estação amostral compreende complexos recifais do Arco Costeiro, sendo o Parcel das Paredes (Figura 1B) a maior estrutura recifal da região de Abrolhos, constituída por um grupo de recifes formado por bancos isolados circundados por chapeirões de variadas dimensões, estendendo-se por cerca de 30 km na direção norte-sul (Leão, 2008).

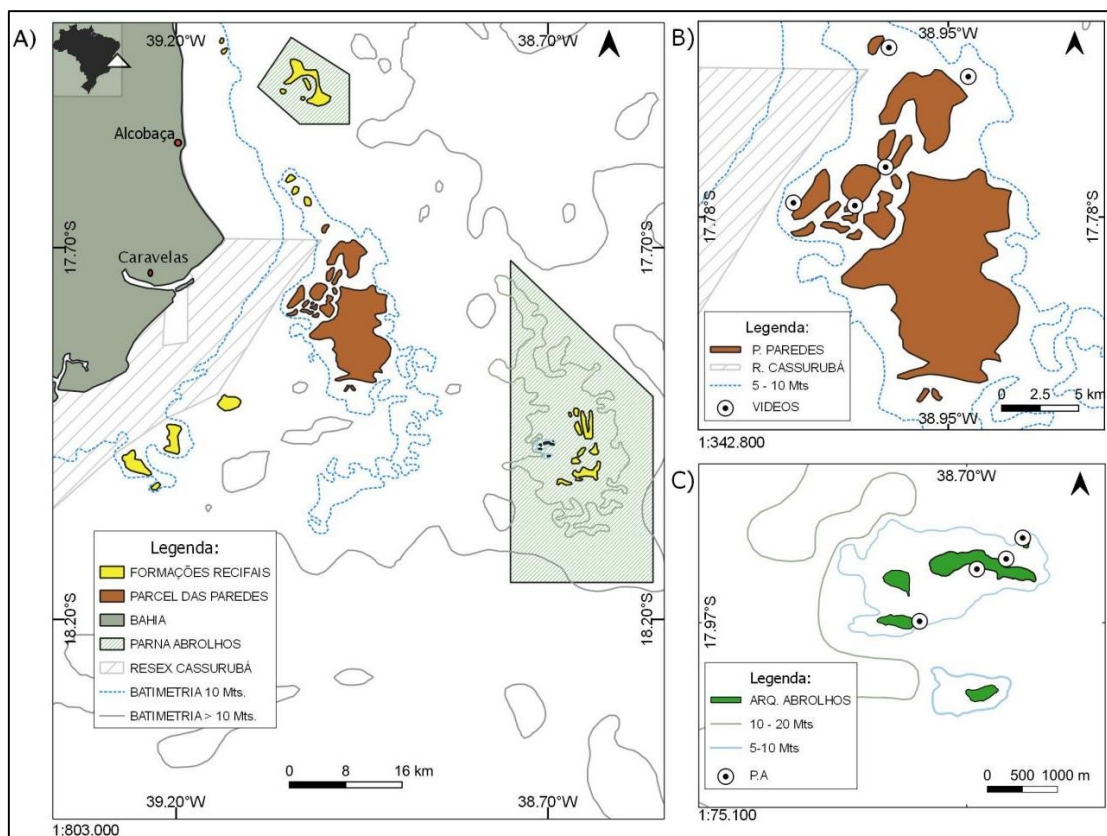


Figura 1: A) Banco de Abrolhos, nas proximidades de Caravelas/BA; B) Parcel das Paredes e C) Arquipélago de Abrolhos dentro da área do PARNA Abrolhos; P.A corresponde aos locais de amostragem.

Apesar dos complexos recifais do Arco Costeiro estarem dentro da Área de Preservação Ambiental (APA) Ponta da Baleia, criada em 1993 (Decreto Estadual nº 2.218), a unidade de conservação não possui plano de manejo e enfrenta os efeitos da sobre-pesca em vários níveis tróficos, sendo constantes os desembarques nas cidades costeiras próximas (Proveiro, 2014) e, por este motivo, consideramos como uma área não protegida A segunda estação amostral na região do Arco Externo, localizada dentro da

Área Marinha Protegida (AMP), no Parque Nacional Marinho de Abrolhos (Figura 1C), situado a 53km distância da costa.

Espécies do estudo

Três gêneros pertencentes a duas famílias de peixes herbívoros abundantes na região do banco dos Abrolhos foram o foco da pesquisa realizada, sendo dois gêneros da família dos Labridae (*Scarus* e *Sparisoma*), e o gênero *Acanthurus* da família Acanthuridae. Neste estudo, utilizamos as espécies *Scarus trispinosus* (Figueiredo & Sazima, 2001), *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878), *Acanthurus bahianus* (Castelnau, 1855), *Acanthurus chirurgus* (Bloch, 1787) e *Acanthurus coeruleus* (Bloch & Schneider, 1801), como espécies-alvo de nominalmente herbívoros para as coletas de dados, devido a sua abundância, importância ecológica e econômica nas áreas estudadas.

Isolamento do efeito AMP

Assembleia de peixes e cobertura bentônica

Para melhor avaliação do efeito da Área Marinha Protegida (AMP) no forrageio dos peixes herbívoros tentamos isolar o efeito do habitat (cobertura bentônica como proxy da disponibilidade de recursos) e da abundância de potenciais predadores na ocorrência e distribuição das espécies de herbívoros estudadas. Tal conduta foi adotada visto que AMPs podem aumentar a taxa de predação sobre estas espécies, assim como favorece coberturas bentônicas mais diversas e abundantes, em contrapartida a competição interespecífica também aumentaria. Para isto, foram avaliados a cobertura bentônica (% de organismos que recobrem o fundo) e tomados dados de abundância, biomassa e comprimento total (CT) da assembleia de peixes foco do estudo. Os mesmos dados foram obtidos para espécies reconhecidas pela literatura como seus potenciais predadores, afim de identificar a interferência deles no forrageio destes herbívoros. Por meio de revisão bibliográfica seis espécies pertencentes a duas famílias foram identificadas como predadores; *Lutjanus alexandrei* (Moraes, 2012), *Lutjanus synagris* (Fonseca, 2009), *Lutjanus joco* e *Ocyurus chrysurus* (Fonseca, 2009) foram agrupados em família Lutjanidae; *Mycteroperca bonaci* e *Epinephelus morio* agrupados em Serranidae.

A abundância e o comprimento dos peixes foram comparados entre os locais usando censo visual subaquático. Para isto, foi utilizada a metodologia de censo por ponto fixo, selecionados 6 setores aleatórios, entre 4 a 12m de profundidade, onde em cada um

deles foram realizados seis pontos fixos (censo ou unidade amostral) com 4m de raio (Minte-Vera et al., 2008), totalizando 36 censos dentro da AMP e 36 fora. Foram anotadas as abundâncias e comprimentos das espécies identificadas como o foco, durante um período de 5 min por ponto fixo. O tamanho dos peixes durante os censos, foram anotados em classes de 2 em 2cm. Estas medidas diminuem o erro amostral e, portanto, aumentam a acurácia dos dados coletados (Minte-Vera et al. 2008). A biomassa dos peixes foi calculada usando relações comprimento-massa conhecidas obtidas pela FishBase (Froese & Pauly, 2018).

Para complementação da avaliação e caracterização dos dois ambientes, dados sobre a cobertura bentônica foram tomados para cada ponto fixo, com a utilização de foto-quadrados de 80 x 70cm, sub-divididos em 15 fotos de 17 x 22cm. Para cada foto foi aplicado um conjunto de 30 pontos aleatórios, com auxílio do programa CPCe, sob o qual a espécie e/ou substrato foram identificados.

Os organismos bentônicos foram classificados nos seguintes grandes grupos: i) Coral (COR; todos corais pétreos), ii) Alga calcária articulada (ACA), iii) Alga calcária incrustante (ACI), iv) Matriz de alga epilítica (MAE), v) Macroalgas (MAC), vi) Alga filamentosa (AFIL), vii) Zoantídeos (ZOAN) e viii) Outros (todos organismos que não se encaixam em nenhum grupo descrito).

Caracterização da dieta

Para a caracterização e quantificação do forrageio das espécies deste estudo, utilizou-se a técnica animal focal ou grupo focal (Del-Claro & Prezoto, 2003) através de mergulho autônomo SCUBA realizadas entre Janeiro e Fevereiro de 2019.

O comportamento de forrageio de cada indivíduo foi registrado através de vídeos de 2 minutos de duração associado ao registro do nome da espécie (ID), comprimento total (CT) e nº de identificação da gravação e local de filmagem. Todas as filmagens foram feitas pelos mesmos quatro mergulhadores, durante o mesmo período do dia (08:00am - 16:00).

Para as análises foram utilizados um total de 288 filmagens totalizando 9h e 6min de gravação de todas espécies, sendo 4h40min (140 vídeos) dentro da área protegida, e 4h56min (148 vídeos) fora da área protegida. Para o processamento dos vídeos utilizamos o software Adobe Premiere Pro® que além de permitir melhorar a qualidade visual das filmagens também possui ferramentas para pausa, aproximação da imagem e registro de

fotos de determinadas cenas, o que facilitou a identificação mais precisa do recurso forrageado.

Para a análise dos vídeos definiu-se:

- i) o número de mordidas - número individual de investidas dada por um animal em cada recurso bentônico e;
- ii) a taxa de forrageio - soma de todas as mordidas de um indivíduo em um intervalo de tempo. Por exemplo, se um indivíduo durante os 2 minutos de gravação deu 5 mordidas em uma alga foliosa e 2 mordidas em um coral, sua taxa de forrageio é igual a 7.

Como a identificação exata das espécies de algas é dificultada pela análise de vídeo, as algas foram classificadas em grupos morfofuncionais de acordo com Littler & Arnold (1982), a saber: alga calcária articulada (ACA), alga calcária incrustante (ACI), macroalga (MAC) e alga filamentosa (AFIL). Todas as espécies de corais pétreos foram agrupadas dentro do grupo geral Coral (COR), e a Matriz de Alga Epilítica (MAE) compreende uma matriz complexa composta por algas, detritos, sedimentos, pequenas algas filamentosas e invertebrados (Wilson et al., 2003). Agrupamos como macroalga (MAC) todas espécies de macrófitas foliácea, corticadas e coriáceas e *Palythoa sp.* (PALY). Quando não foi possível a identificação do recurso alocamos dentro do grupo de organismos não identificados (NI).

Análise de Dados

As análises estatísticas foram divididas em quatro etapas. A primeira buscou isolar o efeito da AMP através da avaliação da variação da cobertura bentônica (como proxy da disponibilidade de recursos) e da abundância de predadores (como proxy na taxa de mortalidade) sobre a dieta das espécies estudadas. A abundância, biomassa e comprimento de cada uma das cinco espécies de PHR e das espécies de potenciais predadores (Lutjanidae e Serranidae), foram analisadas através de Análises de Variância por Permutação (PERMANOVA) de forma univariada, utilizando o índice de similaridade de Bray-Curtis, e como fator fixo a proteção em dois níveis (protegido vs desprotegido). Gráficos box-plots foram utilizados para demonstrar as médias (incluindo o erro padrão como medida de dispersão) e a significância dos resultados das PERMANOVA.

Para avaliar possíveis diferenças na porcentagem de cobertura bentônica entre as duas áreas estudadas, foi utilizada uma PERMANOVA multivariada com o fator fixo proteção dois níveis (protegido vs desprotegido). Em seguida, foi aplicada uma análise

de modelos lineares baseadas na matriz de distância (DistLM) para averiguar quais grupos bentônicos estariam contribuindo para a distinção entre os níveis. Gráfico tipo histograma foi usado para apresentar a porcentagem dos grupos bentônicos em ambiente protegido e desprotegido.

A segunda etapa de análises investigou a diferença entre a taxa de forrageio das espécies e os possíveis fatores que influenciam nesta distinção. As taxas de forrageio observadas foram submetidas a uma análise de variância por permutações (PERMANOVA) univariada, onde foram testados os fatores 'Proteção', fixo com 2 níveis (Protegido e Desprotegido) e fator fixo 'Espécies' fixo com 5 níveis (ex. *A. chirurgus*, *A. bahianus*, *A. coeruleus*, *S. trispinosus* e *S. axillare*). Adicionalmente foi utilizada um teste de PARWISE para avaliar quais níveis do fator eram significativamente diferentes entre si. Por fim uma regressão linear entre a taxa de forrageio e o comprimento total de cada espécie avaliou a influência do tamanho dos indivíduos na atividade alimentar.

A terceira etapa buscou avaliar a diversidade de recursos forrageado por cada espécie, para isto os itens alimentares observados para cada espécie em separado foram submetidos a uma análise de variância por permutações (PERMANOVA) multivariada onde a influência do fator 'Proteção', fixo com 2 níveis (Protegido e Desprotegido) e do fator "Tamanho", aleatório com 3 níveis de tamanho (1: 4 a 12cm; 2: 13 a 24cm e 3: >24cm) foram testados. Todas as análises foram feitas no software Primer e gráficos confeccionados no software R (R Core Team 2017).

A quarta e última etapa buscou avaliar as diferenças de amplitude e sobreposição dos nichos tróficos entre as espécies estudadas. Para a amplitude, foi calculado o índice padronizado de Levin (Hurlbert, 1978) para as cinco espécies nas duas áreas (protegido e desprotegido). Este índice assume que a amplitude da dieta pode ser estimada pela uniformidade na distribuição dos itens entre os diversos recursos alimentares, assim como informa sobre o grau de especialização da dieta (Hurlbert, 1978; Fugi et al., 2008). O índice varia de 0, quando a espécie consumiu somente um tipo de alimento, a 1, quando a espécie consumiu de forma similar vários tipos de alimento. E para a sobreposição de nicho trófico calculamos o índice de Schoener (Wallace, 1981), que varia entre 0 e 1, com valores mais altos indicando maior sobreposição. Tanto o índice de Levin's como o índice de Shoener foram calculados usando o pacote '*spaa*' (Zhang, 2016) no software R (R Core Team 2017).

Resultados

Nos dados de cobertura bentônica, o grupo mais abundante em ambas as localidades é a MAE, correspondente a aproximadamente 40% na cobertura bentônica total em ambiente desprotegido e cerca de 35% em ambiente protegido. As maiores diferenças entre local protegido vs desprotegido são na cobertura de ACA, MAE, AFIL e Outros, todos mais abundantes no local desprotegido, com exceção da AFIL que é praticamente inexistente (Anexo 1). A porcentagem de cobertura dos grupos bentônicos apresentaram diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os dois níveis de proteção, de acordo com a análise multivariada da PERMANOVA (Tabela 1).

A análise DistLM (modelo linear sobre matriz de distância) indicou relações significativas entre os níveis de proteção (protegido vs. desprotegido) e os oito grupos bentônicos. Apesar da significância de todas as variáveis no modelo, os maiores percentuais de explicação foram observados para as variáveis resposta; Zoantídeo (ZOAN), Matriz de alga epilítica (MAE), Coral (COR), Alga calcária Articulada (ACA) e outros (Tabela 2 e Anexo 2).

O primeiro eixo do *dbRDA* explicou 49,9% da variação total do fator proteção e difere pela presença de ZOAN, abundante no local protegido, e da MAE abundante por sua vez no local desprotegido, embora bastante presente dentro da AMP. O segundo eixo representou 14,5% e separou o local protegido com a cobertura de coral e MAE, de amostras exclusivas do ambiente desprotegido onde predominaram ACA, MAC e Outros (Anexo 2).

Tabela 1. PERMANOVA multivariada da cobertura bentônica com o fator proteção

Fator	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
Proteção	1	8479.3	8479.3	5.24	0.00

Tabela 2. Resultado da análise DISTLM com valor-p da permutação e o percentual de explicação das variáveis para o modelo selecionado

Grupos bentônicos	Pseudo-F	P	Proporção
ZOAN	121.3	0.0001	0.4607
MAE	86.579	0.0001	0.37877
Coral	23.029	0.0001	0.13955
ACA	20.239	0.0001	0.12475
Outros	19.365	0.0001	0.12001
MAC	14.328	0.0001	9.17E-02

ACI	12.249	0.0001	7.94E-02
AFIL	11.898	0.0001	7.73E-02

A análise de variância univariada por permutação (PERMANOVA), dos dados coletados por meio do censo visual subaquático, evidenciou diferenças significativas entre as duas localidades para todas as espécies. Sendo os indicadores de abundância significativos apenas para os *Acanthurus coeruleus* e para família dos Serranidae e indicadores de biomassa e comprimento total significativos para *Acanthurus chirurgus*, *Acanthurus bahianus*, *Scarus trispinosus*, *Sparisoma axillare* e Lutjanidae, indicando que maiores indivíduos são encontrados dentro da AMP. A variabilidade evidenciada nas análises de PERMANOVA (Tabela 3) está representada no Anexo 4.

Tabela 3. Análise PERMANOVA univariada da abundância, biomassa e comprimento total para cada uma das espécies e famílias, com o fator proteção (protegido vs. desprotegido). Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE=*Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI= *Sparisoma axillare*.

ACACHI	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	794.96	794.96	0.82	0.40
Biomassa	-	1	25114.00	25114.00	12.53	0.00	
Comprimento Total	-	1	11911.00	11911.00	24.12	0.00	
ACABAH	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	300.05	300.05	0.26	0.76
Biomassa	-	1	120650.00	120650.00	60.33	0.00	
Comprimento Total	-	1	50844.00	50844.00	84.30	0.00	
ACACOE	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	5660.80	5660.80	5.17	0.01
Biomassa	-	1	3885.00	3885.00	1.57	0.19	
Comprimento Total	-	1	306.32	306.32	0.39	0.58	
SCATRI	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	51.27	51.27	0.04	0.98
Biomassa	-	1	89333.00	89333.00	34.96	0.00	
Comprimento Total	-	1	59048.00	59048.00	74.41	0.00	
SPAAXI	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	277.1	277.1	0.27	0.76
Biomassa	-	1	36521.0	36521.0	14.98	0.00	

	Comprimento Total	-	1	19961.0	19961.0	29.03	0.00
Serranidae	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	4923.8	4923.8	13.63	0.00
	Biomassa	-	1	2018.9	2018.9	0.70	0.56
	Comprimento Total	-	1	208.0	208.0	0.24	0.76
Lutjanidae	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	482.5	482.5	0.59	0.52
	Biomassa	-	1	35767.0	35767.0	14.50	0.00
	Comprimento Total	-	1	23831.0	23831.0	31.30	0.00

Para avaliação do forrageio dos PHR registramos um total de 288 vídeos que somaram 9 horas e 6 min de gravação contabilizando todas as espécies dentro e fora da Área Marinha Protegida, sendo 4 horas e 40 min dentro da área protegida, no arco externo e 4 horas e 56 min de filmagens fora da área protegida, no arco costeiro. Observamos um total de 288 indivíduos das cinco espécies nos dois níveis de proteção, sendo 57 indivíduos de *Acanthurus chirurgus* (29 dentro da AMP e 28 fora da AMP), 52 ind. *Acanthurus bahianus* (27 dentro e 25 fora), 44 ind. *Acanthurus coeruleus* (22 dentro e 24 fora), 70 ind. *Scarus trispinosus* (32 dentro e 38 fora) e 63 ind. de *Sparisoma axillare* (30 dentro e 33 fora). Em média o tamanho do corpo foi maior para o *S. trispinosus* dentro da área marinha protegida (média: $41.19 \pm 1.82\text{cm}$) em contrapartida com os menores tamanhos encontrados nos *A. coeruleus* fora da AMP (média: $10.42 \pm 1.06\text{ cm}$; Tabela 4).

Tabela 4. Número de indivíduos de cada espécie utilizada no estudo e médias de comprimento e taxa de mordidas nos dois diferentes níveis de proteção

Espécie/Proteção	Nº de indivíduos	Comprimento médio (cm)	Nº médio de mordidas (min)
<i>Acanthurus chirurgus</i>			
Protegido	29	20.38 ± 1.05	14.96 ± 2.43
Desprotegido	28	19 ± 0.77	20.67 ± 2.86
<i>Acanthurus bahianus</i>			
Protegido	27	17.67 ± 0.86	12.42 ± 2.21
Desprotegido	25	16.08 ± 0.91	25.61 ± 3.55
<i>Acanthurus coeruleus</i>			
Protegido	22	22.18 ± 1.31	12.34 ± 1.94
Desprotegido	24	10.42 ± 1.06	22.44 ± 3.20
<i>Scarus trispinosus</i>			
Protegido	32	41.19 ± 1.82	14.49 ± 1.53

Desprotegido	38	21.16 ± 1.46	21.33 ± 2.17
<i>Sparisoma axillare</i>			
Protegido	30	20.43 ± 1.47	7.04 ± 0.92
Desprotegido	33	17.27 ± 0.97	19.01 ± 1.49

Na análise da PERMANOVA que buscava compreender a diferença na taxa de forrageio entre as espécies e nível de proteção, ambos os fatores apresentaram valores significativos, indicando influenciar na taxa de forrageio das espécies (Tabela 5). No teste de PARWISE aplicado para compreender quais espécie estariam causando a variabilidade apresentada nos resultados da PERMANOVA, verificou-se que o *Sparisoma axillare* foi quem apresentou diferenças significativas com todas outras espécies, apresentando as menores taxas de forrageio (Anexo 5). Todas as cinco espécies de PHR tiveram menores taxas de forrageio dentro do ambiente protegido (Fig. 2a), sendo o *S. axillare* quem apresentou a menor média de forrageio para ambos os níveis de proteção. Enquanto que as maiores médias de forrageio pertenceram as espécies de Acanthuridae (Fig. 2b).

Foi observado que o CT é inversamente relacionado com a taxa de forrageio para quase todas as espécie, sendo o modelo de *A.coeruleus* ($R^2 = 0,34$ e $p < 0,001$) e de *S.axillare* ($R^2 = 0,10$ e $p < 0,05$), únicos significativos embora com pouca porcentagem de explicação (Fig. 3).

Tabela 5. PERMANOVA univariada da taxa de forrageio individual de cada espécie com os fatores proteção e tamanho do corpo. Pr = proteção e Sp = espécie.

Fatores	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
Pr	1	17155.0	17155.0	15.04	< 0.05
Sp	4	26181.0	6545.1	5.74	< 0.05
Pr x Sp.	4	4923.0	1230.7	1.08	0.37

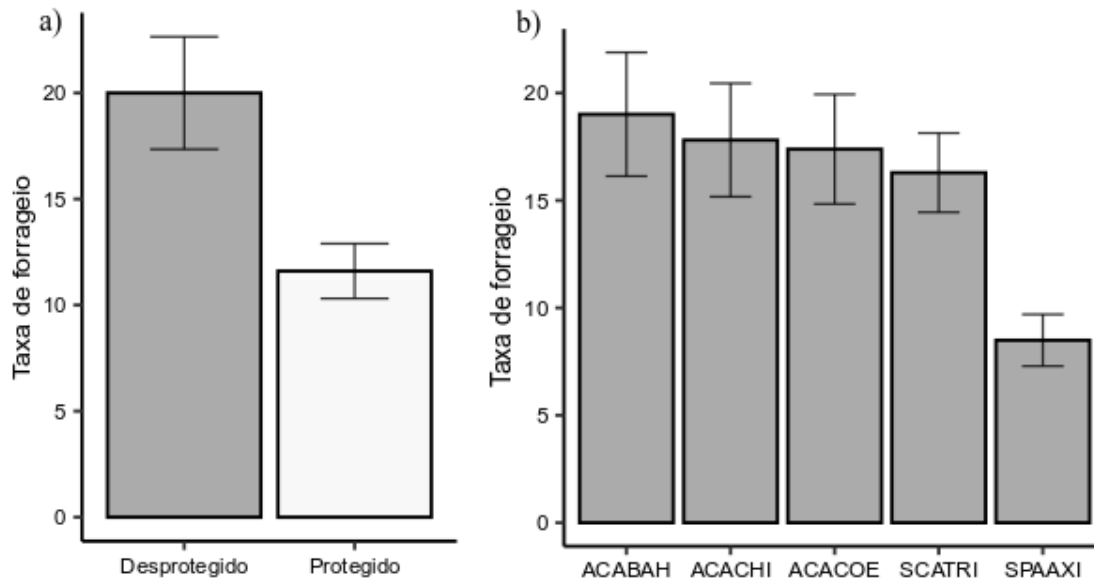


Figura 1. Comparação entre a média e erro padrão da taxa de forrageio das cinco espécies nos dois níveis de proteção. Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*.

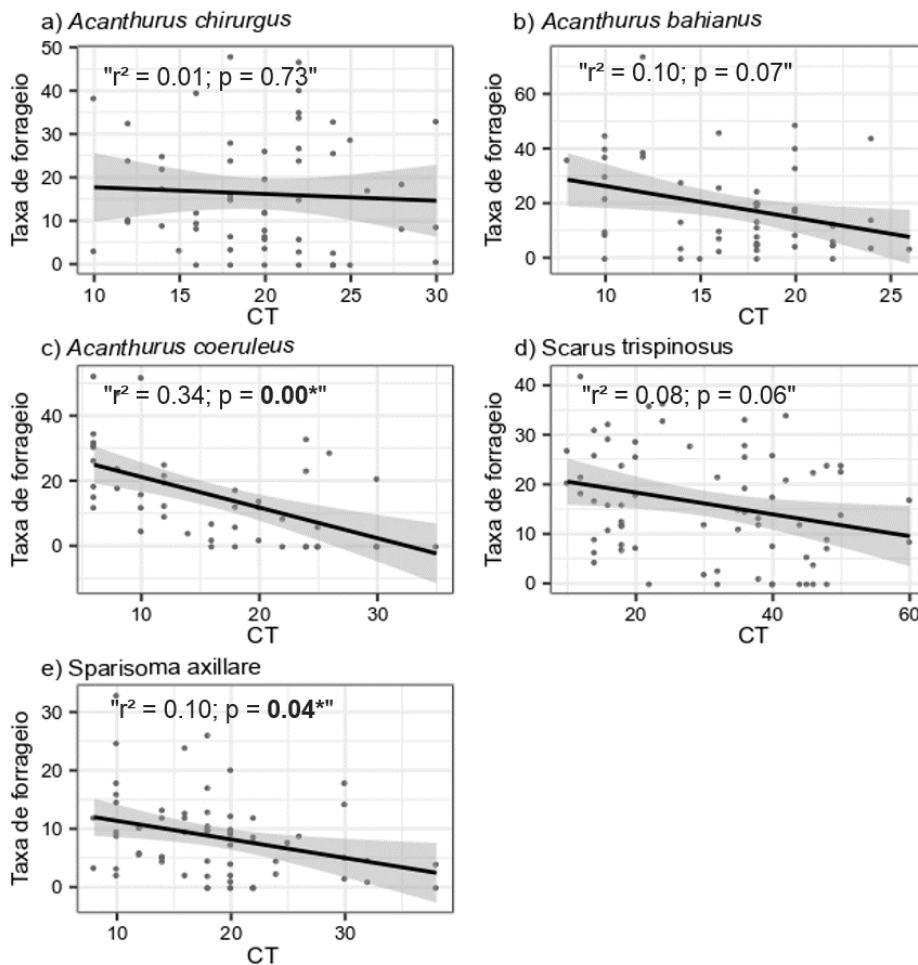


Figura 2. Regressão linear entre a taxa de forrageio e o tamanho do corpo (CT)

Foram identificados sete diferentes categorias de alimentos durante a atividade de forrageio das cinco espécies, são elas: alga calcária articulada (ACA), alga calcária incrustante (ACI), matriz de alga epilítica (MAE), alga filamentosa (AlFil), macroalga (MAC), *Palythoa* (PALY) e coral vivo (COR). A matriz de alga epilítica (MAE) foi o item alimentar mais escolhido entre as espécies (> 85%). Conseguimos observar através da PERMANOVA que o fator tamanho do corpo teve efeito significativo no forrageio dos recursos de duas das três espécies de cirurgiões; *A. bahianus* (Pseudo-F=2,30; p=0,02) e o *A. coeruleus* (Pseudo-F=2,47; p=0,01). Já o fator proteção influenciou significativamente no forrageio dos recursos em *S. trispinosus* (Pseudo-F=5,34; p<0,001) e *S. axillare* (Pseudo-F=6,88; p<0,001; Tabela 6). Os diferentes recursos identificados foram comparados entre os dois fatores significativos apresentados pela PERMANOVA (Fig. 4).

Tabela 6. PERMANOVA multivariada individual de cada espécie com os fatores proteção e tamanho do corpo

Fatores/ Espécies	df	SS	MS	Pseudo-F	P(MC)
<i>Acanthurus chirurgus</i>					
Proteção	1	1557,5	1557,5	1,63	0,20
Tamanho(proteção)	4	3226,1	806,53	0,55	0,86
<i>Acanthurus bahianus</i>					
Proteção	1	6560,1	6560,1	2,83	0,07
Tamanho(proteção)	4	11006	2751,5	2,07	0,02
<i>Acanthurus coeruleus</i>					
Proteção	1	660,12	660,1	0,29	0,83
Tamanho(proteção)	4	12037	3009,2	2,34	0,01
<i>Scarus trispinosus</i>					
Proteção	1	4247,4	4247,4	5,34	<0,005
Tamanho(proteção)	3	2113,4	704,46	0,62	0,79
<i>Sparisoma axillare</i>					
Proteção	1	4486	4486	6,88	<0,001
Tamanho(proteção)	3	1726,8	575,59	0,49	0,88

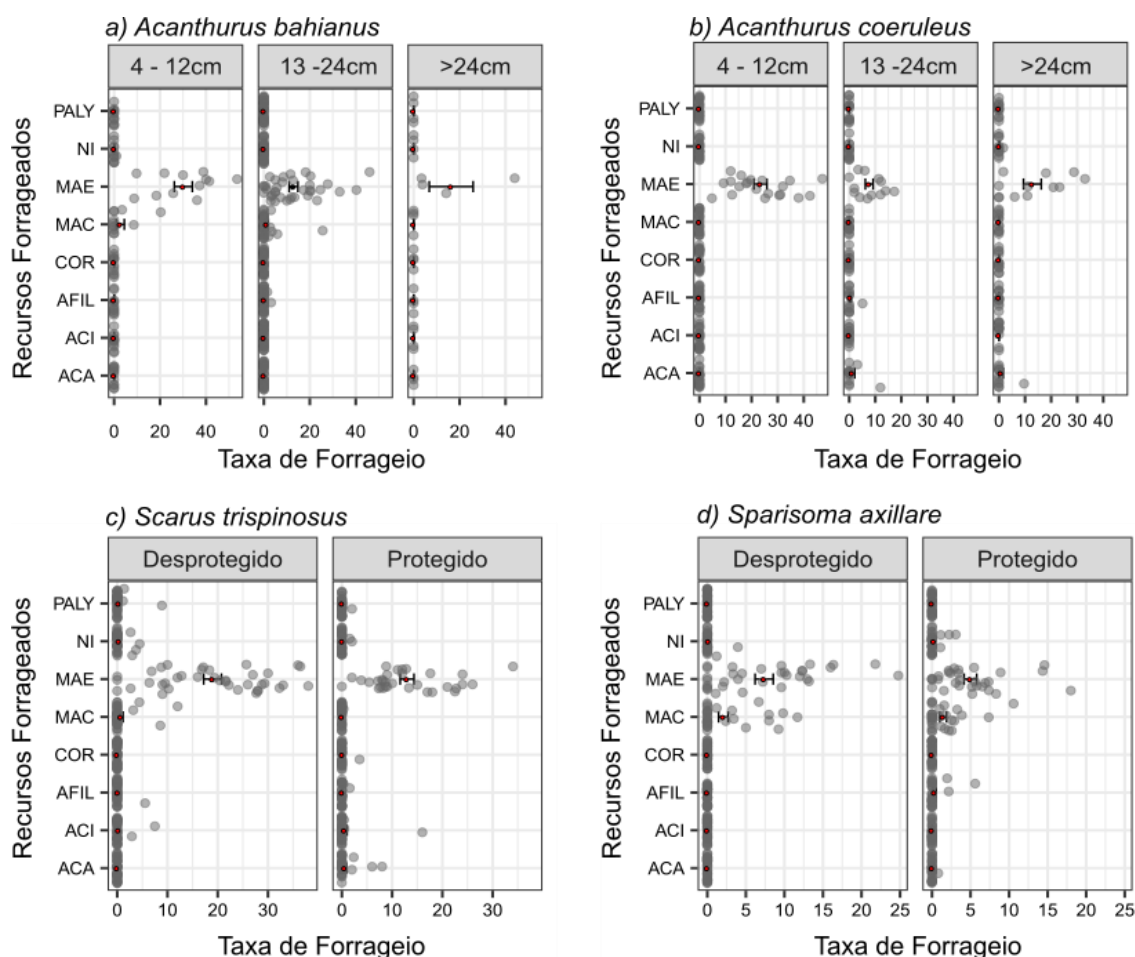


Figura 3. Recursos forrageados pelas cinco espécies de PHR separadas pelos fatores significativos referente a análise PERMANOVA univariada de cada espécie. O eixo X refere-se ao número de mordidas (taxa de forrageio) e o eixo y aos diferentes recursos. Os códigos referente aos recursos são: PALY = Palythoa, NI = não identificado, MAE = matriz de alga epilítica, MAC = macroalga, COR = coral, AFil = alga filamentosa, ACI = alga calcária incrustante e ACA = alga calcária articulada.

Quanto a amplitude de nicho das espécies, todas apresentaram valores bastante próximo de 0. A maior amplitude de nicho foi observada para os *Sparisoma axillare* (Protegido: 0,077 e Desprotegido: 0,089), devido ao seu maior consumo de MAC, nas duas localidades e a menor foi para os *Acanthurus bahianus* (Protegido: 0,026) no habitat protegido (Fig. 5 e Anexo 6). O Índice de sobreposição de SCHOENER (Wallace, 1981) mostrou valores altos (> 80%) para os dois níveis de proteção na relação par-a-par de todas as espécies, indicando grande sobreposição na utilização dos recursos. Segundo esse método, a maior sobreposição entre a utilização de recursos foi verificada entre as espécies de *A. chirurgus* e *A. bahianus* (Protegido: 95% e Desprotegido: 96%) e a menor foi entre os *S. trispinosus* e *S. axillare* (Protegido: 83% e Desprotegido: 82%). Ainda assim, todas espécies apresentaram índices de sobreposição muito altos, indicando grande sobreposição na utilização dos recursos (Tabela 7).

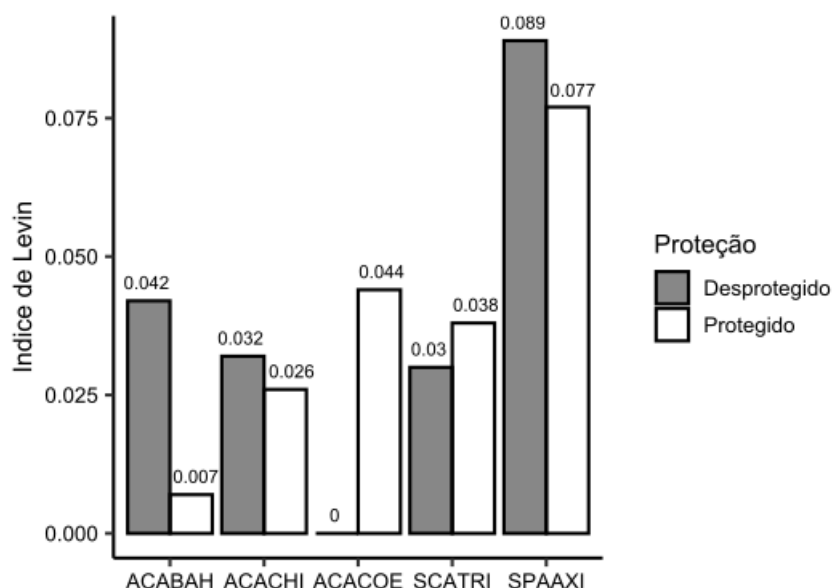


Figura 4. Medidas de amplitude de nicho trófico das espécies no ambiente protegido e desprotegido, utilizando índice de Levin. Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*.

Tabela 7. Taxas de sobreposição (%) do nicho trófico das espécies no ambiente protegido (inferior esquerdo) e desprotegido (superior direito), utilizando índice de Schoener

ESPÉCIES	<i>A.chirurgus</i>	<i>A.bahianus</i>	<i>A.coeruleus</i>	<i>S. trispinosus</i>	<i>S.axillare</i>
<i>A.chirurgus</i>	-	0.96	0.91	0.95	0.86
<i>A.bahianus</i>	0.95	-	0.88	0.92	0.89
<i>A.coeruleus</i>	0.92	0.89	-	0.92	0.88
<i>S.trispinosus</i>	0.93	0.9	0.93	-	0.82
<i>S.axillare</i>	0.87	0.84	0.84	0.83	-

Discussão

Através do censo visual, os itens alimentares registrados no forrageio das espécies do presente estudo, não diferiu de outras pesquisas que avaliaram o comportamento alimentar e conteúdo intestinal, das famílias Scaridae e Acanthuridae (Ferreira & Gonçalves, 2006; Francini-Filho et al., 2010; Burkepile & Hay, 2011; Clements et al., 2018; Mendes et al., 2018), indicando que os peixes papagaio e os cirurgiões possuem uma dieta baseada em detritos, comunidade de algas epilíticas (MAE), macroalgas, corais e esponjas, este último não registrado em nossas análises.

Com mais de 80% das nossas observações registradas no consumo de MAE seria improvável que o índice de Schoener apresentasse valores baixos de sobreposição ou que as espécies tivessem maiores amplitudes de nicho. No entanto, a MAE é um composto

complexo e multiespecífico, podendo conter inúmeras espécies de pequenas algas epilíticas, detritos e sedimento associados (Crossman et al., 2005; Fancini-Filho et al., 2009), o que faz com que os índices de amplitude e sobreposição de nicho não sejam totalmente eficazes, pois apenas com a análise dos vídeos não é possível identificar se as espécies almejam diferentes itens deste composto heterogêneo. Portanto no caso do consumo da MAE não podemos dizer que as espécies são especialistas neste recurso, como é evidenciado pelo nosso índice de Levin. E mesmo com alto nível de sobreposição, não podemos confirmar que elas competem por este recurso, já que essa fonte alimentar não é um fator limitante nos dois locais do estudo (Protegido: 36,5% e Desprotegido: 42,78%) e ao longo da costa brasileira (Krajewski e Floeter, 2011; Pinheiro et al. 2011)

No entanto, a hipótese testada que buscou investigar se em um ambiente com maior nível de impacto antrópico os peixes herbívoros possuem maior plasticidade trófica, não foi corroborado por nossa metodologia. Visto a ineficácia de identificar os diferentes compostos da MAE (item mais consumido por nossos espécimes) não podemos comparar de forma confiável a amplitude de nicho das espécies entre os dois níveis de proteção.

A preferência pelo consumo de MAE encontrada em nossos resultados, não são surpreendentes, uma vez que estas algas são mais palatáveis (Hay, 1991, 1997) e contêm níveis mais altos de proteína (Bruggemann et al., 1994) que outros recursos alimentares considerados. Este recurso se torna ainda mais importante pois, essa matriz de algas pode aprisionar quantidades consideráveis de detritos com altos níveis de nitrogênio e proteínas, capazes de fornecer uma valor nutricional duas vezes maior que o das próprias algas (Crossman et al., 2001; Wilson et al. 2003; Crossman et al., 2005 Clements e Choat 2018). Apesar das referências citadas sobre a qualidade nutricional da MAE não serem de recifes brasileiros, a preferência por este recurso apresentada em nossos resultados corrobora com esta alta qualidade nutricional da MAE de recifes do Caribe (Hay, 1991, 1997 e Bruggemann et al., 1994), evidenciando que apesar da composição não ser a mesma dos recifes Brasileiros, provavelmente também é um recurso de alta qualidade nutricional. Se faz urgente pesquisas que avaliem o valor nutricional da MAE e de detritos de recifes brasileiros, para que então se possa avaliar com melhor precisão o comportamento alimentar destes peixes nominalmente herbívoros.

Esta preferência dos herbívoros recifais por algas epilíticas, já foi registrada para estas e outras espécies de herbívoros (Bonaldo et al., 2005; Crossman et al. 2001; Wilson et al. 2003; Ferreira e Goncalves 2006), como, no Caribe (Bruggemann et al., 1994;

Paddock et al., 2006) e regiões indo-pacíficas (Bellwood & Choat, 1990; Bonaldo e Bellwood, 2008). Isso apoia a visão de que os peixes-papagaio e peixes cirurgiões não selecionam ativamente macroalgas como sua principal fonte de alimento (Clements et al. 2017; Clements e Choat 2018). Essa visão é reforçada pelo fato de peixes papagaio brasileiros, como o *Scarus trispinosus*, ter aparentemente pouca ou nenhuma capacidade de digerir macroalgas (Tâmega et al., 2016). E pesquisas recentes afirmam que estes indivíduos são melhor classificados como micrófagos, direcionando sua alimentação a cianobactérias e microrganismos autotróficos epilíticos e endolíticos (Clements et al., 2017; Clements e Choat, 2018).

Algumas diferenças foram detectadas no ambiente desprotegido (Parcel das Paredes) em relação ao protegido (PARNA Abrolhos), principalmente no que se refere a assembleia de peixes foco do estudo. Com a exceção dos *A.coeruleus* e a família Serranidae, todas espécies estudadas apresentaram maiores valores de biomassa e comprimento (CT) dentro do ambiente protegido. A área do Parcel das Paredes vem sendo acompanhada a décadas, e são vários os registros da perda de biomassa de espécies alvo da pesca (ver: Dutra et al, 2005; Floeter et al., 2006, Francini-Filho et al, 2010; Previero & Gasalla, 2018). Esses resultados são apenas mais um dentre vários os registros de uma perda de biomassa em locais com exposição a pesca, visto que a pesca prioriza principalmente indivíduos maiores e com maior biomassa (Francini-Filho et al., 2008; Previero & Gasalla, 2018; Giglio et al., 2020).

Apesar de não ter sido encontrado maior amplitude de nicho em ambiente desprotegido, a proteção é um importante preditor na taxa de forrageio de todos indivíduos. No ambiente desprotegido todas espécies tiveram maiores taxas de mordida por minuto em referência ao local protegido. Existem três possíveis explicações para esta variação. A primeira é sobre a disponibilidade dos recursos nas duas localidades. Mas, como citado anteriormente o recurso mais almejado por todas espécies é justamente o que ocupa maior porcentagem da cobertura bentônica. E apesar dos valores nutricionais da MAE provavelmente variarem, em razões de carbono e nitrogênio entre os dois ambientes, ainda assim é um recurso bastante abundante nas duas localidades. Além do que, a maior diferença entre os dois locais foi na cobertura de Zoantídeo (ZOAN), recurso não almejado por nenhum dos nossos espécimes.

A segunda possível explicação é a interferência por competidores e/ou predadores. Em locais com menos risco de predação, os indivíduos podem passar mais tempo forrageando pois gastam menos tempo em estado de alerta (Murdoch & Sih, 1978), visto a menor abundância de Serranidae e menor biomassa de Lutjanidae no ambiente

desprotegido.

Apesar de apenas o *A. coeruleus* possuir significativamente menor abundância no local desprotegido, todas as outras espécies de PHR possuem menor biomassa e tamanho, o que, de fato pode afetar a taxa de forrageio, já que a redução dos grandes herbívoros permite uma redução na competição por recursos, facilitando um forrageio mais rápido e intenso (Skinner et al., 2019). Em contrapartida, a predação humana também pode ter efeitos indiretos modificando a percepção de risco de predação e alterando as características comportamentais da presa (Madin et al., 2016). E como no Parcel das Paredes a pesca com arpão é bastante comum, não sabemos até que ponto o menor risco de predação e de competição supera o comportamento de fuga advindo da pesca-sub.

A terceira, e mais provável das explicações, é a do tamanho corporal, em nossos dados e em outras pesquisas anteriores, já se há registro de que o tamanho do indivíduo é inversamente proporcional à sua taxa de forrageio (Fancini-Filho et al., 2008; Lellys et al., 2019). Indivíduos menores possuem um metabolismo mais acelerado e maior agilidade corporal, fazendo com que o forrageio seja intensificado (Bellwood & Choat, 1990). No entanto, a redução dos maiores indivíduos resultam em uma perda desproporcional de função, que não é compensada por uma maior abundância de peixes de tamanhos menores (Lokrantz et al., 2008). Por exemplo, os grandes indivíduos da família Scaridae ao escavar o substrato do recife em busca de algas epilíticas e endolíticas, desempenham um papel importante na ciclagem do carbonato de cálcio (CaCO_3), além de que retiram maior biomassa de algas e substrato devido sua maior necessidade nutricional e seu aparato mandibular mais forte e robusto (Rasher et al. 2013; Lokrantz et al. 2008; Adam et al., 2018), sendo diferencialmente responsáveis pela realização de processos ecológicos específicos (Bonaldo e Bellwood 2008; Francini-Filho et al. 2008; Lokrantz et al. 2008). Portanto, apesar da menor taxa de mordidas dos indivíduos maiores, o tamanho da mordida aumenta exponencialmente como o tamanho corporal (Yarlett et al., 2018), e Lokrantz et al (2008) ainda afirmam que são necessários cerca de 75 indivíduos de 15 cm para compensar funcionalmente a perda de um único indivíduo adulto de 35 cm de peixe papagaio. Portanto, a menor média de tamanho encontrada no local desprotegido, junto com a menor abundância e biomassa dos potenciais predadores e da grande maioria dos PHR podem de fato ter contribuído para um forrageio mais rápido e intenso no local desprotegido.

Registramos certas particularidades no forrageio dos indivíduos de *S. axillare* em comparação com os outros representantes de herbívoros do estudo. Por exemplo, foi a única espécie que se alimentou de uma quantidade considerável de macroalgas (MAC), e

por consequência tiveram as maiores amplitudes de nicho e a menor sobreposição com as outras espécies. Também foi a espécie que apresentou as menores taxas de forrageio.

A espécie *S.axillare* é classificada como raspadores e/ou navegadores (Ferreira & Gonçalves, 2006), sendo caracterizados por realizar mordidas mais rápida e retirarem taxas relativamente mais baixas de recursos e substrato, se comparado com espécies escavadoras (Bellwood & Choat, 1990; Francini-Filho, 2008). No entanto nossos resultados mostram algo adverso, ao apresentarem as menores taxas de forrageamento tanto em ambiente protegido como no desprotegido. O que abre para o questionamento se *S. axillare* acessam, por sua dieta, um conteúdo mais rico e nutritivo ou até mesmo possuem uma melhor capacidade de assimilação.

Mendes et al. (2018) realizou uma comparação na composição da dieta encontrada no sistema digestivo de quatro espécie de peixes herbívoros e conseguiu comprovar que apesar dos *S. axillare* possuir uma alimentação bastante semelhante aos *A. chirurgus*, alimentando-se preferencialmente de substratos de MAE, eles selecionam diferentes componentes deste recurso, almejando por um alimento com maior porção de proteínas, como por exemplo, cianobactérias e algas filamentosas.

Apesar de nossos indivíduos terem ingerido apenas 4,62% de algas filamentosas, este dado pode ter sido subestimado, visto que as menores filamentosas não são registradas em nossas gravações devido a delicadeza de sua estrutura. Além do que, devemos levar em consideração que durante as análises das gravações alguns indivíduos da espécie não chegavam a ingerir as macroalgas, eles apenas colocavam-nas na boca e a cuspiam novamente, como se buscassem outros elementos presente naquele recurso. Visto que algas filamentosas são consideradas epifíticas, ou seja, vivem também sobre a superfície de outras plantas, é possível que os espécimes realmente almejem este recurso (Bonaldo et al. 2014, Adam et al, 2018). Portanto mesmo com cerca de 20% de sua alimentação voltada ao consumo de MAC, essa possível aquisição de um recurso mais nutritivo não é advinda especificamente das macroalgas, já que são caracterizadas por possuir baixo valor nutricional e difícil processamento mecânico (Choar & Clements, 1998; Francini-Filho et al, 2010). Também já foi comprovado que os peixes papagaio não possuem uma bioquímica digestiva especializada na decomposição e absorção das macroalgas, sendo estes, considerados como micrófagos (Clements et al, 2016).

Nossos dados apresentam mais uma evidencia da perda de funções de um sistema ecológico recifal impactado. O maior número de mordidas consequente de uma menor média de tamanho no ambiente desprotegido reflete a influência da pesca na perda de diversidade funcional do recife, evidenciada principalmente no caso dos *Scarus*

trispinosus. Isto é particularmente preocupante visto que a riqueza de peixes papagaio no Atlântico Sudoeste é bastante reduzida em comparação com os recifes do Caribe e Indo-pacífico (Lellys et al. 2019; Bonaldo et al., 2014). Apenas os maiores indivíduos de *S.trispinosus* e os *S.amplum* podem atuar como escavadores de recife no Atlântico Sudoeste (Lellys et al, 2019; Francini-Filho et al. 2010; Bonaldo et al., 2014,). Juntos são considerados de grande importância na bioerosão e liberação de áreas nos recifes, que podem facilitar o assentamento de corais e demais organismos bentônicos (Bonaldo et al., 2014, Lellys et al., 2019).

Os menores indivíduos de peixes papagaio e os cirurgiões possuem uma importante função voltada para o controle do crescimento das algas, além de já haver registros de que os cirurgiões favorecem o assentamento bentônico ao varrer os sedimentos da MAE, proporcionando uma MAE mais palatável (ver: Goatley & Bellwood, 2010). A homogeneização do tamanho corpóreo dos peixes papagaios em ambiente desprotegido, pode causar um desequilíbrio funcional ao perder as principais espécies de escavadoras (Bonaldo & Bellwood 2008, Ong & Holland 2010). Porém a metodologia aqui utilizada não nos permite uma avaliação detalhada da composição, altura e qualidade nutricional da MAE e dos demais recursos. É bastante provável que mesmo pertencentes a um mesmo grupo funcional, o material acessado, digerido e processado pelas diferentes espécies de PHR tenha suas particularidades (Adam et al., 2018; Streit et al., 2015).

Para avaliar como estas espécies se diferenciam no consumo dos recursos, seria mais coerente avaliar o que realmente é assimilado destes recursos por cada indivíduo, levando em consideração os diferentes fases de vida e classe de tamanho, enfatizando a importância de um trabalho em um nível que engloba digestão, assimilação e metabolismo (Oesterheld & McNaughton, 2000). Uma boa metodologia seria a técnica de isótopos estáveis de aminoácidos, que possibilita tanto uma avaliação de assimilação nutricional como também envolve características do meio. Os δ -espaços podem ser usados como uma indicação do nicho realizado, uma vez que a composição isotópica dos tecidos dos indivíduos é fortemente influenciada pelo que o indivíduo consome e pelo habitat que ele ocupa (Newsome et al. 2007). Com base nisso, uma junção de metodologias se faz necessárias para compreender como estas espécies se distribuem no espaço do nicho trófico e como este espaço pode variar com as alterações populacionais e ambientais que os ecossistemas estão sujeitos, já que metodologias convencionais podem subestimar o particionamento de recursos pelos PHR.

O Parcel das Paredes é o maior recife dentro do banco dos Abrolhos, considerado por possuir uma alta diversidade de habitats, fazendo uma importante ligação entre o arco costeiro e o PARNA Abrolhos. Toda sua importância e complexidade é subestimada pela falta de informações e dificuldades de acompanhar as mudanças gradativas do Parcel das Paredes decorrente de sua degradação. Portanto o presente trabalho contribui no enriquecimento de informações sobre o efeito da AMP no forrageio de PHR e nas possíveis consequências da sobrepesca na homogeneização de tamanhos e funções.

Referências Bibliográficas

- Adam, T. C., Schmitt, R. J., Holbrook, S. J., Brooks, A. J., Edmunds, P. J., Carpenter, R. C., & Bernardi, G. (2011). Herbivory, connectivity, and ecosystem resilience: response of a coral reef to a large-scale perturbation. *PloS one*, 6(8), e23717.
- Bellwood, D. R., & Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. In *Alternative life-history styles of fishes* (pp. 189-214). Springer, Dordrecht.
- Benevides, L. D. J. (2016). Comportamento de fuga de peixes alvo da pesca-sub em recifes com diferentes manejos.
- Bianchini, A. et al. Avaliação do impacto da lama/pluma Samarco sobre os ambientes costeiros e marinhos (ES e BA) com ênfase nas Unidades de Conservação. 1a Expedição do Navio de Pesquisa Soloncy Moura do CEPISUL/ICMBio, 2016.
- Bonaldo, R. M., & Bellwood, D. R. (2008). Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 360, 237-244.
- Bonaldo, R. M., Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 52, 81-132.
- Bonaldo, R. M., Krajewski, J. P., Sazima, C., & Sazima, I. (2006). Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Biology*, 149(3), 423-433.
- Box, S. J., & Mumby, P. J. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 139-149.
- Bruce, T., Meirelles, P. M., Garcia, G., Paranhos, R., Rezende, C. E., de Moura, R. L., ... & Schmieder, R. (2012). Abrolhos bank reef health evaluated by means of water quality, microbial diversity, benthic cover, and fish biomass data. *PloS one*, 7(6), e36687.
- Bruggemann, J. H., Kuyper, M. W. M., & Breeman, A. M. Comparative analysis of foraging and habitat use by the sympatric Caribbean parrotfish. *Scarus vetula*, 51-66.
- Burkepile, D. E., & Hay, M. E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42), 16201-16206.
- Burkepile, D. E., & Hay, M. E. (2010). Impact of herbivore identity on algal succession and coral growth on a Caribbean reef. *PloS one*, 5(1), e8963.
- Burkepile, D. E., & Hay, M. E. (2011). Feeding complementarity versus redundancy among herbivorous fishes on a Caribbean reef. *Coral Reefs*, 30(2), 351-362.
- Cardozo-Ferreira, G. C., Macieira, R. M., Francini-Filho, R. B., & Joyeux, J. C. (2018). Inferring labrid functional roles through morphological and ecological traits. *Marine Ecology Progress Series*, 588, 135-145

- CBD - Wider Caribbean and Western Mid-Atlantic Regional Workshop in Recife, Brazil, 2012.
- Cheal, A. J., MacNeil, M. A., Cripps, E., Emslie, M. J., Jonker, M., Schaffelke, B., & Sweatman, H. (2010). Coral–macroalgal phase shifts or reef resilience: links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Coral reefs*, 29(4), 1005-1015.
- Choat JH, Clements KD (1998) VERTEBRATE HERBIVORES IN MARINE AND TERRESTRIAL ENVIRONMENTS: A Nutritional Ecology Perspective. *Annu Rev Ecol Syst* 29:375–403
- Choat, J. H., Robbins, W. D., & Clements, K. D. (2004). The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Biology*, 145(3), 445-454.
- Choat, J., Clements, K., & Robbins, W. (2002). The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Biology*, 140(3), 613-623.
- Clements, K. D., & Choat, J. H. (2018). Nutritional ecology of parrotfishes (Scarinae, Labridae). In *Biology of parrotfishes* (pp. 42-68). CRC Press.
- Comeros-Raynal, M. T., Choat, J. H., Polidoro, B. A., Clements, K. D., Abesamis, R., Craig, M. T., Nañola Jr, C. L. (2012). The likelihood of extinction of iconic and dominant herbivores and detritivores of coral reefs: the parrotfishes and surgeonfishes. *PLoS One*, 7(7), e39825.
- Crossman, D. J., Choat, H. J., Clements, K. D., Hardy, T., & McConochie, J. (2001). Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 46(7), 1596-1605.
- Del-Claro, K., & Prezoto, F. (2003). Comportamento animal. *As distintas faces do comportamento animal*. São Paulo: Sociedade Brasileira de Etologia/Editora e Livraria Conceito, 1, 10-13.
- Dixson, D. L., Abrego, D., & Hay, M. E. (2014). Chemically mediated behavior of recruiting corals and fishes: a tipping point that may limit reef recovery. *Science*, 345(6199), 892-897.
- Dutra, G, et al., 2012. Abrolhos Bank and Vitória-Trindade Chain. Ecologically or biologically significant marine areas (EBSAs). Volume 2: Wider Caribbean and Western Mid-Atlantic Region. pp. 72–75. 2012.
- Dutra, G.F., G.R. Allen, T. Werner, and S. A. McKenna (Eds.). 2005. A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil. RAP Bulletin of Biological Assessment 38. Conservation International, Washington, DC, USA.
- Ferreira, C. E. L., & Gonçalves, J. E. A. (1999). The unique Abrolhos reef formation (Brazil): need for specific management strategies. *Coral reefs*, 18(4), 352-352.
- Ferreira, C. E. L., & Gonçalves, J. E. A. (2006). Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 69(5), 1533-1551.
- Ferreira, D. E. L., Peret, A. C., & Coutinho, R. (1998). Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology*, 53, 222-235.
- Ferreira, G. C. C. (2019). Ecologia nutricional de peixes nominalmente herbívoros no Atlântico Sudoeste.

- Figueiredo, J. L., & Sazima, I. (2001). A new parrotfish (Scaridae) from Brazil, and revalidation of *Sparisoma amplum* (Ranzani, 1842), *Sparisoma frondosum* (Agassiz, 1831), *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878) and *Scarus trispinosus* Valenciennes, 1840. *Bulletin of Marine Science*, 68(3), 505-524.
- Floeter, S. R., Ferreira, C. E., & Gasparini, J. L. (2007). Os efeitos da pesca e da proteção através de UC's marinhas: três estudos de caso e implicações para os grupos funcionais de peixes recifais no Brasil. *Áreas Aquáticas Protegidas como Instrumento de Gestão Pesqueira (Brasil. Ministério do Meio Ambiente-MMA, org.). MMA, Brasília, 4*, 183-199.
- Floeter, S. R., Halpern, B. S., & Ferreira, C. E. L. (2006). Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation*, 128(3), 391-402.
- Fonseca, J. F. D. (2009). Estudo da dieta do *Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758) e *Ocyrus chrysurus* (Bloch, 1791), Teleostei: Perciformes: Lutjanidae, no banco dos abrolhos, Bahia, Brasil e pesca das principais espécies de lutjanídeos e serranídeos na região]
- Francini-Filho, R. B., Coni, E. O., Meirelles, P. M., Amado-Filho, G. M., Thompson, F. L., Pereira-Filho, G. H., & Güth, A. Z. (2013). Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PLoS one*, 8(1), e54260.
- Francini-Filho, R. B., Ferreira, C. M., Coni, E. O. C., De Moura, R. L., & Kaufman, L. (2010). Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(3), 481-492.
- Francini-Filho, R. B., Moura, R. L., Thompson, F. L., Reis, R. M., Kaufman, L., Kikuchi, R. K., & Leão, Z. M. (2008). Diseases leading to accelerated decline of reef corals in the largest South Atlantic reef complex (Abrolhos Bank, eastern Brazil). *Marine Pollution Bulletin*, 56(5), 1008-1014.
- Francini-Filho, R.B; De Moura, R.L (2008). Dinâmica de assembléias de peixes em recifes de coral submetidos a diferentes regimes de manejo no Banco Abrolhos, leste do Brasil. *Conservação Aquática: Ecossistemas Marinhos e de Água Doce*, v. 18, n. 7, p. 1166-1179.
- Giglio, V. J., Suhett, A. C., Zapelini, C., Ramiro, A. S., & Quimbayo, J. P. (2019). Assessing captures of recreational spearfishing in Abrolhos reefs, Brazil, through social media. *Regional Studies in Marine Science*, 100995.
- Gorman, O. T. (1988). An experimental study of habitat use in an assemblage of Ozark minnows. *Ecology*, 69(4), 1239-1250.
- Hay, M. E. (1991). Fish-seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. *The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego*, 96-119.
- Hay, M. E. (1997). The ecology and evolution of seaweed-herbivore interactions on coral reefs. *Coral reefs*, 16(1), S67-S76.
- Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2009). Limited functional redundancy in a high diversity system: single species dominates key ecological process on coral reefs. *Ecosystems*, 12(8), 1316-1328
- Hughes, T. P., Graham, N. A., Jackson, J. B., Mumby, P. J., & Steneck, R. S. (2010). Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in ecology & evolution*, 25(11), 633-642.

- Hurlbert, S. H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1), 67-77.
- Kuffner, I. B., Walters, L. J., Becerro, M. A., Paul, V. J., Ritson-Williams, R., & Beach, K. S. (2006). Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 323, 107-117.
- Leão, Z. M. A. N.; Kikuchi, R. K. P. The Abrolhos reefs of Brazil (2001). In: Coastal marine ecosystems of Latin America. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 83-96.
- Leão, Z; Kikuchi, R.K.P; TESTA, V (2003). Corais e recifes de coral do Brasil. Em: recifes de coral da América Latina. Elsevier Science, p. 9-52.
- Lellys, N. T., de Moura, R. L., Bonaldo, R. M., Francini-Filho, R. B., & Gibran, F. Z. (2019). Parrotfish functional morphology and bioerosion on SW Atlantic reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 629, 149-163.
- Lokrantz, J., Nyström, M., Thyresson, M., & Johansson, C. (2008). The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs*, 27(4), 967-974.
- Mantyka, C. S., & Bellwood, D. R. (2007). Macroalgal grazing selectivity among herbivorous coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 177-185.
- Marshall, A., & Mumby, P. J. (2015). The role of surgeonfish (Acanthuridae) in maintaining algal turf biomass on coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 473, 152-160.
- Mazzei, E. F. et al. Newly discovered reefs in the southern Abrolhos Bank, Brazil: anthropogenic impacts and urgent conservation needs. *Marine pollution bulletin*, v. 114, n. 1, p. 123-133, 2017.
- Mendes, T. C., Ferreira, C. E. L., & Clements, K. D. (2018). Discordance between diet analysis and dietary macronutrient content in four nominally herbivorous fishes from the Southwestern Atlantic. *Marine biology*, 165(11), 180.
- Miranda, L.S; Marques, A.C (2016). Hidden impacts of the Samarco mining waste dam collapse to Brazilian marine fauna-an example from the staurozoans (Cnidaria). *Biota Neotropica*, v. 16, n.
- Moraes, R. L. G. D. (2012). Pesca, parasitismo e dieta alimentar da baúna *Lutjanus alexandrei* Moura & Lindeman, 2007 nos ambientes costeiros do litoral sul de Pernambuco (Master's thesis, Universidade Federal de Pernambuco).
- Moreira, A. L. P. (2012). Uso do habitat e atividade de forrageio de duas espécies de *Sparisoma* (Labridae: Scarinae), na Área de Proteção Ambiental dos Recifes de Corais, Maracajaú-RN.
- Moura, R. L (2002). Brazilian reefs as priority areas for biodiversity conservation in the Atlantic Ocean. In: Proceeding of the 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia. p. 917-920.
- Mumby, P. J., & Steneck, R. S. (2008). Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends in ecology & evolution*, 23(10), 555-563.
- Paddack, M. J., Cowen, R. K., & Sponaugle, S. (2006). Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reefs*, 25(3), 461-472.

Previero, M., & Gasalla, M. A. (2018). Mapping fishing grounds, resource and fleet patterns to enhance management units in data-poor fisheries: The case of snappers and groupers in the Abrolhos Bank coral-reefs (South Atlantic). *Ocean & coastal management*, *154*, 83-95.

R Core Team (2017) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Randall, J. E. (1955). An analysis of the genera of surgeon fishes (family Acanthuridae).

Rasher DB, Hoey AS, Hay ME (2013) Consumer diversity interacts with prey defenses to drive ecosystem function. *Ecology* *94*: 1347–1358

Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, *51*(3), 408-418.

Skinner, C., Newman, S. P., Box, S., Narozanski, A., & Polunin, N. V. (2019). Chronic spearfishing may indirectly affect reef health through reductions in parrotfish bite rates. *Journal of fish biology*, *94*(4), 585-594.

Streit, R. P., Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2015). Feeding characteristics reveal functional distinctions among browsing herbivorous fishes on coral reefs. *Coral reefs*, *34*(4), 1037-1047

Tâmeaga, F. T. S., Figueiredo, M. A. O., Ferreira, C. E. L., & Bonaldo, R. M. (2016). Seaweed survival after consumption by the greenbeak parrotfish, *Scarus trispinosus*. *Coral Reefs*, *35*(1), 329-334.

Wallace Jr, R. K. (1981). An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*, *110*(1), 72-76.

Wilson, S. K., Bellwood, D. R., Choat, J. H., & Furnas, M. J. (2003). Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. In *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, Volume 41* (pp. 287-287). CRC Press.

Wilson, S. K., Bellwood, D. R., Choat, J. H., & Furnas, M. J. (2003). Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanography and marine biology*, *41*, 279-310.

Zhang J (2016) spaa: SPecies Association Analysis. R package version 0.2.2.

CAPÍTULO 2

Efeito da proteção na ecologia trófica de peixes herbívoros recifais no Banco dos Abrolhos (BA)

Manoela Leitão^{1*}, Carlos W. Hackrad¹, Javier Ciancio² e Fabiana F. Hackrad¹

1- Laboratório de Ecologia e Conservação Marinha, Universidade Federal do Sul da Bahia, Brasil.

2- CESIMAR -Centro Nacional Patagônico (CENPAT), CONICET

Resumo

A fim de compreender a importância individual dos peixes herbívoros para a resiliência dos recifes de corais o presente estudo teve como objetivo investigar a amplitude e sobreposição de nicho isotópico de cinco espécies em dois recifes com diferentes níveis de impacto antrópico no Banco dos Abrolhos (BA), utilizando como ferramenta a análise dos valores isotópicos do carbono e nitrogênio. Também, avaliamos características das populacionais como abundância, biomassa e comprimento total das espécies de PHR e diferenças de porcentagem cobertura bentônica entre ambiente protegido e desprotegido. Para as análises isotópicas foram extraídos fragmentos da musculatura dorsal de seis indivíduos de cinco diferentes espécies para as duas localidades, no período de Janeiro e Fevereiro de 2019. Nos dados de censo visual subaquático, apenas os *A.coeruleus* apresentaram menor abundância significativa, enquanto a biomassa e comprimento do corpo foi significativamente reduzido para *S.trispinosus* e *A.coeruleus*, em ambiente desprotegido. A porcentagem de cobertura bentônica foi significativamente diferentes entre ambiente protegido e desprotegido, sendo a MAE e ZOAN os grupos que mais contribuíram para a dissimilaridade entre os ambientes. Todas as espécies, com exceção dos *S.axillare*, tiveram maiores amplitudes e sobreposição de nicho isotópico no ambiente protegido. O nicho isotópico mais generalista foi dos *A.chirurgus*, e o mais especialista para *S.axillare*, ambos em ambiente protegido. Os menores valores de sobreposição encontrados nos indivíduos amostrados indicam a baixa redundância e a possível redução da capacidade de resiliência do recife desprotegido no Banco dos Abrolhos – BA (Brasil).

Efeito da proteção na ecologia trófica de peixes herbívoros recifais no Banco dos Abrolhos (BA)

Manoela Leitão^{1*}, Carlos W. Hackrad¹, Javier Ciancio² e Fabiana F. Hackrad¹

1- Laboratório de Ecologia e Conservação Marinha, Universidade Federal do Sul da Bahia, Brasil.

2- CESIMAR -Centro Nacional Patagônico (CENPAT), CONICET

Abstract

In order to understand the individual importance of herbivorous fish for the resilience of coral reefs, the present study aimed to investigate the amplitude and overlap of isotopic niche of five species in two reefs with different levels of anthropic impact at Banco dos Abrolhos (BA), using as a tool the analysis of the isotopic values of carbon and nitrogen. We also evaluated population characteristics such as abundance, biomass and total length of PHR species and differences in percentage of benthic coverage between protected and unprotected environments. For the isotopic analyzes, fragments of the dorsal musculature were extracted from six individuals of five different species for the two locations, in the period of January and February 2019. In the underwater visual census data, only the *A.coeruleus* showed less significant abundance, while the biomass and body length was significantly reduced for *S.trispinosus* and *A.coeruleus*, in an unprotected environment. The percentage of benthic coverage was significantly different between protected and unprotected environments, with MAE and ZOAN being the groups that most contributed to the dissimilarity between environments. All species, with the exception of *S. axillare*, had greater amplitudes and isotopic niche overlap in the protected environment. The most general isotopic niche was the *A.chirurgus*, and the most specialized for *S.axillare*, both in a protected environment. The lower overlap values found in the sampled individuals indicate low redundancy and the possible reduction in the resilience capacity of the unprotected reef at Banco dos Abrolhos – BA (Brazil).

Introdução

Recifes de coral em todo o mundo atualmente vem sendo ameaçados pelo aumento de impactos locais e globais, em alguns casos passando por mudanças de fase e atingindo estados degradados alternativos (Done, 1992; Wilkinson, 2004). As conseqüências de mudanças como esta refletem nas fontes de resiliência perdidas, e conseqüentemente na resiliência espacial então alterada. Os estágios alternativos em alguns casos podem se tornar fixos, ou seja, estáveis, mesmo após a remoção dos fatores de estresse (Nyström et al., 2008).

Nas chamadas mudanças de fases os recifes impactados passam do domínio prevalente de estruturas coralíneas, para um estado onde sua cobertura é dominada por macroalgas (Williams & Polunin, 2001; Adam et al., 2011; Graham et al., 2015; Connell et al., 2018) além de outros organismos não construtores de recifes, como ouriços, esponjas, octocorais e briozoários (Norström et al., 2009). Deste modo, algas e corais são potenciais competidores por espaço e nutrientes, sendo que nessa competição as algas são favorecidas por um crescimento acelerado em comparação aos concorrentes escleractíneos (Francini-Filho et al., 2010). O sombreamento favorecido pelo crescimento algal pode afetar diretamente as microalgas que vivem em simbiose com os corais, responsáveis por até 90% da sua nutrição (e.g. Hixon, 1997; Titlyanov et al., 2007)). Dentre outros fatores; o efeito abrasivo dos talos algais sobre o coral, causados por movimentos hidrodinâmicos (e.g. River e Edmunds, 2001) e a alelopatia (e.g. Littler e Littler, 1997), são possíveis barreiras ao assentamento de novos corais, e declínio dos já existentes.

Vale ressaltar que a relação entre algas e corais é mutuamente negativa, ou seja, os últimos também apresentam estratégias competitivas potenciais, como por exemplo ação pungente dos cnidócitos pelo contato com seus tentáculos (e.g. River e Edmunds, 2001). Como pouco se sabe sobre o prognóstico para restauração de configurações indesejáveis de ecossistemas para aquelas com características mais desejáveis (Folke et al., 2004), métodos de conservação que evitem mudanças de fase devem ser um dos objetivos principais do gerenciamento deste tipo de ecossistema (Nyström et al., 2008).

Buscando entender processos de manutenção de estágios naturais, experimentos que manipulam a abundância dos competidores e/ou dos herbívoros, controlando indiretamente a cobertura de algas (e.g. Tanner, 1995; Miller e Hay, 1998; Stachowicz e Hay, 1999; Lirman, 2001; River e Edmunds, 2001; Jompa e McCook, 2002, 2003a; Hughes et al., 2007; Titlyanov et al., 2007), têm documentado os efeitos das interações

em organismos que são abordados como espécies ou grupos funcionais (McCook et al., 2001). Desta forma, por desempenharem papel ecológico-chave similar, independentemente de suas afinidades taxonômicas, os peixes herbívoros e os ouriços integram um grupo funcional crítico (GFC) para a manutenção dos recifes de coral (Done et al., 1996; Bellwood et al., 2004).

Quando organismos especializados são removidos de um ecossistema a função que eles desempenhavam é potencialmente esvaziada caso outra espécie não compartilhe ou busque preencher esse nicho, neste caso o risco de perda de funções dentro do ecossistema recifal é provável (Nyström et al., 2008). A perda de funcionalidade implica em uma menor chance de resiliência de um ecossistema após distúrbios naturais intensos e/ou impactos antrópicos, uma vez que poucas espécies estarão disponíveis para substituir perdas e manter processos ecológicos chave (Bellwood et al., 2004, Micheli e Halpern, 2005; Burkepile e Hay, 2010). Isto acontece pois uma das propriedades de grupos funcionais sugeridas como fundamentais para proporcionar estabilidade ou resiliência de funções ecológicas, é a redundância. Os trabalhos teóricos sugerem que tal possibilidade está intimamente relacionada à riqueza e abundância de espécies e à escala em que as espécies operam (Walker, 1992; Chapin et al., 1997; Peterson et al., 1998).

De forma geral, se as espécies forem perdidas ou reduzidas a um status populacional menor, em habitats com maiores índices de redundância, as espécies restantes poderão preencher a lacuna funcional em potencial que poderá surgir (Nyström et al., 2008). Espera-se que a abundância relativa (ou uniformidade) de espécies responda rapidamente a distúrbios, como pesca excessiva, degradação de habitat, temperatura elevada da água do mar, etc (Hughes et al., 2007). No entanto, as intervenções humanas podem gerar alterações na densidade populacional e nas classe de tamanho ou estágio de vida dentro de populações específicas e também da comunidade de peixes recifais (Graham et al., 2007).

Com a herbivoria dos peixes como um dos fatores fundamentais na resiliência e a funcionalidade dos recifes de coral (*e.g.* Mumby e Steneck, 2008; Hughes et al., 2010), os peixes herbívoros recifais (PHR), e em específico os membros da famílias Acanthuridae e Scaridae, são conhecidos por desempenharem um papel importante na dinâmica ecológica. Esse grupo pode influenciar na redução da biomassa algal e conseqüentemente colaborar para o assentamento e desenvolvimento coralíneo (Bonaldo et al., 2014). Portanto, investigar a ecologia trófica dos PHR torna-se ainda mais necessário devido às reduções drásticas no estoque populacional de algumas dessas espécies, devido principalmente a sobrepesca, como no caso dos peixes papagaio,

representantes da família Scaridae (Ferreira & Golçalves, 1999). Em ambientes recifais, espécies individuais parecem desempenhar papéis importantes na função do ecossistema (Bellwood et al., 2003; Burkepile e Hay 2008; Hoey e Bellwood 2009), e para mensurar a importância de PHR na estável relação entre competidores por espaço (corais e algas) é necessário entender melhor o nicho ocupado dentro de seu grupo funcional.

O nicho trófico é um dos conceitos na ecologia que facilitam o estudo das interações dos organismos nos ambientes (Behmer e Joem, 2008). A diferenciação de nicho pode ser discriminada a partir das características morfológicas ou combinações de traços facilitando o entendimento da coexistência de espécies no espaço trófico, (Moñata e Winemiller, 2010). Para isso, observar características (morfo-fisiológicas, fenológicas e até comportamentais mensuráveis) conhecidas como traços ao nível de indivíduo, assembleia e comunidade (Violle et al., 2007), é fundamental. Quando essas características recaem sobre o fitness das espécies, implicando no crescimento e sobrevivência, são denominados de traços funcionais (Hjelm et al., 2001; Carroll et al., 2004; Dalziel et al., 2009). A distribuição destes traços e seus padrões dentro de uma assembleia traz à luz realidades que expõem definições de diversidade funcional, sendo mensurada a partir da distribuição dos traços no espaço multidimensional de um conjunto de espécies ou indivíduos (Laliberte e Legendre, 2010).

A utilização de traços funcionais associados ao consumo de alimento foi reconhecida em uma série de estudos ecomorfológicos (Ibanez et al., 2007; Montaña e Winemiller, 2010; Lujan et al., 2010; Cochran-biederman e Winemiller, 2010; Lujan et al., 2012; Montaña e Winemiller 2013). A largura e a sobreposição do nicho da dieta são características funcionais essenciais que descrevem a ecologia trófica de um consumidor e o papel que ele desempenha em uma comunidade (Hayden et al., 2019).

O estudo realizado por Pianka et al., (1974) concluiu que o aumento na densidade de espécies pertencentes a uma mesma guilda, leva a uma maior separação de nichos, por razões de largura de nicho. Ele também afirma que uma comunidade com mais compartilhamento de recursos ou maior sobreposição de nicho trófico sustenta mais espécies, do que uma com menos sobreposição. A sobreposição surge à medida que a diversidade de espécies dentro de um grupo funcional aumenta, e o espaço funcional (nicho) torna-se progressivamente limitado devido à competição por recursos (Hooper e Vitousek, 1998). Se as espécies que cumprem uma determinada função operam em uma escala semelhante, a redundância local é reforçada, conseqüentemente aumentando o equilíbrio e a estabilidade do ecossistema em questão. Ainda que de grande utilidade para o apontamento de grupos funcionais, que por sua vez contribuem efetivamente na

manutenção de habitats saudáveis como aqui discorrido, algumas características intrínsecas de um grupo funcional como a diversidade trófica assim como a redundância e uniformidade trófica, são de difícil compreensão com as metodologias tradicionais (Layman, 2007). Em muitos casos de estudos sobre a ecologia trófica de PHR, a morfologia mandibular e faringiana das espécies exerce alto nível de processamento mecânico do alimento, dificultando a identificação dos itens consumidos (Bellwood & Choat, 1990; Clements et al., 2016; Choat et al., 2002). Alguns autores têm proposto uma abordagem metodológica e tecnológica relativamente nova baseada em análise de isótopos estáveis (AIE), que pode ser utilizada para compreender algumas das muitas dimensões dos nichos ecológicos (Newsome et al., 2006; Tillberg et al., 2006; Wolf & Carleton, 2009).

A AIE é vantajosa nas situações em que não é possível ou eficaz a determinação da partição de recursos com metodologias convencionais, como análise do conteúdo estomacal. Portanto, a AIE pode ser vantajosa na avaliação da diversidade e redundância trófica desses importantes PHR que possuem papel fundamental na manutenção de ambientes recifais e atualmente são foco de muitos estudos desenvolvidos (Bellwood et al, 2003; Francini-Filho et al, 2008; Clements & Choat, 2009; Adam et al, 2011).

Os valores isotópicos do tecido animal constitui o resultado ou o produto do recurso que foi consumido após passar por processos metabólicos envolvidos na assimilação do mesmo. Esta diferença isotópica entre o predador e sua dieta é geralmente denominada de fator de discriminação trófica (Ben-David & Flaherty, 2012). Além de possibilitar o cálculo de métricas relacionadas ao nicho isotópico de uma espécie, os isótopos representam então a real assimilação de recursos alimentares (FRY, 2005). Sendo assim, a AIE permite verificar a diversidade e redundância trófica de uma comunidade (Layman et al., 2007, 2012) bem como sobreposição e largura de nicho (Layman et al., 2007; Jackson et al., 2011).

Desta forma, análises de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, fornecem um método eficaz para a avaliação das dinâmicas tróficas das assembleias com base em métricas do chamado nicho isotópico. Os valores dos isótopos estáveis dos tecidos das espécies estudadas podem ser organizados de forma a gerar coordenadas em espaços multivariados, denominados δ -espaços, que refletem dimensões análogas, similares às de nicho, definidas por Hutchinson (dimensões binômico e scenopoético; Newsome et al., 2007). Os δ -espaços podem ser usados como indicação do nicho realizado, uma vez que, a composição isotópica dos tecidos dos indivíduos é fortemente influenciada pelo que o indivíduo consome e hábitat ocupado. Sendo assim, Newsome et al. (2007) propuseram

o termo nicho isotópico como uma ferramenta para avaliar as características tróficas dos organismos relevantes para o nicho ecológico.

É mais provável que um sistema com uma rede alimentar pouco alterada e mais complexa, possa ter maior resiliência à distúrbios ambientais (Gao et al., 2016). Espécies altamente direcionadas (principais predadores e grandes herbívoros) são significativamente mais abundantes e maiores em locais com maior grau de proteção (Floeter et al, 2006; Graham et al., 2011; Jackson et al., 2001), indicando que se beneficiam da delimitação de áreas marinhas protegidas (AMP's). Ainda assim, nos dias de hoje temos apenas 0,8 % do território marinho mundial coberto por AMP (MPATLAS, 2019) sendo que no Brasil, este valor é de apenas 1,5% (MPATLAS, 2019). Como os recifes dentro da regiões do Banco dos Abrolhos variam de sistemas menos impactados e relativamente saudáveis até mesmo sistemas significativamente degradados (Dutra et al, 2006), é importante entender o papel das espécies de herbívoros nesses diferentes contextos.

A teoria clássica considera que uma espécie possui um nicho ecológico realizado maior na ausência de competição interespecífica (Van Valen 1965). Por essa razão deveria existir uma relação inversa entre o tamanho do nicho isotópico de uma espécie e a quantidade de competição interespecífica por ela experimentada (Jackson et al. 2012). O presente trabalho busca testar a hipótese de que em ambiente com maior nível de impacto antrópico (desprotegido) as espécies das famílias Acanthuridae e Scaridae apresentam maiores amplitudes (maior plasticidade trófica) e menor sobreposição de nicho (redundância), se comparado com o ambiente protegido. Para isto, o nicho isotópico será utilizado como *proxy* para a variação do nicho ecológico nos dois ambientes com diferentes níveis de impacto antrópico. Estes resultados irão auxiliar na avaliação do impacto deste grupo e na importância individual de cada espécie para resiliência dos recifes de corais, dado que em ecossistemas onde duas ou mais espécies compartilham o mesmo nicho a remoção de um delas (por exemplo, pela pesca) não ocasiona a perda das funções ecológicas, quando comparado a ecossistemas no qual somente uma espécie que executa essa função é removida.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo abrange dois complexos recifais do Banco dos Abrolhos, uma extensão da plataforma continental de aproximadamente 42.000 km² no leste do Brasil, localizado entre o sul da Bahia e o norte do Espírito Santo (Leão, 2001) (Figura 1). A região abrange a maior biodiversidade de recifes biogênicos do Atlântico Sul (Francini-Filho et al., 2013), e é considerada pela Convenção Mundial sobre Biodiversidade como área de significativa relevância ecológica e biológica (Dutra et al., 2012). A região possui alto nível de endemismo, indo de 25% para peixes até 30% para corais escleractinianos (Moura, 2002; Leão et al., 2003).

A área de estudo (Figura 1A) se divide em duas estações amostrais; a primeira estação amostral compreende complexos recifais do Arco Costeiro, sendo o Parcel das Paredes (Figura 1B) a maior estrutura recifal da região de Abrolhos, constituída por um grupo de recifes formado por bancos isolados circundados por chapeirões de variadas dimensões, estendendo-se por cerca de 30 km na direção norte-sul (Leão, 2008). Apesar dos complexos recifais do Arco Costeiro estarem dentro da Área de Preservação Ambiental (APA) Ponta da Baleia, criada em 1993 (Decreto Estadual nº 2.218), a unidade de conservação não possui plano de manejo e enfrenta os efeitos da sobrepesca em vários níveis tróficos, sendo constantes os desembarques nas cidades costeiras próximas (Proveiro, 2014) e, por este motivo, consideramos como uma área não protegida. A segunda estação amostral na região do Arco Externo, localizada dentro da Área Marinha Protegida (AMP), no Parque Nacional Marinho de Abrolhos (Figura 1C), situado a 53km e distância da costa.

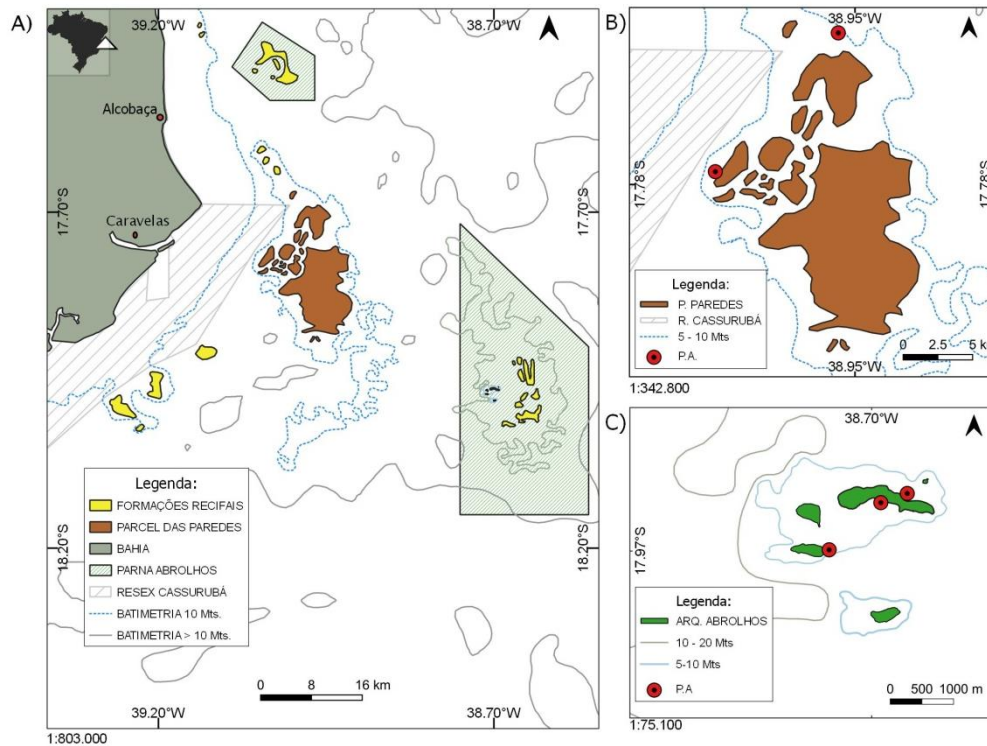


Figura 1. A) Banco de Abrolhos, nas proximidades de Caravelas/BA; B) Parcel das Paredes e C) Arquipélago de Abrolhos dentro da área do PARNA Abrolhos; P.A corresponde aos locais de mergulho e coleta de tecido das espécies estudadas para análise de isótopos estáveis.

Espécies do estudo

Três gêneros pertencentes a duas famílias de peixes herbívoros abundantes na região do banco dos Abrolhos foram o foco da pesquisa realizada, sendo dois gêneros da família dos Scaridae (*Scarus* e *Sparisoma*) e o gênero *Acanthurus* da família Acanthuridae. A família Scaridae possui grande importância ecológica para os recifes coralíneos, havendo registros de dominância de corais por macroalgas e patógenos em locais onde sua abundância é reduzida (Bruce et al., 2012). Estudos recentes mostram a importância desta família para o ecossistema recifal (Francini-Filho, 2010; Preveiro, 2014), sendo atualmente a maior parte da biomassa de peixes herbívoros de grande tamanho no Banco dos Abrolhos pertencente ao *Scarus trispinosus* (Valenciennes, 1840; Francini-Filho & Moura, 2008). Suas capturas têm aumentado nas últimas décadas, sendo classificado como “em perigo” pela Lista Vermelha - IUCN (Padovani-Ferreira et al., 2012), visto como uma das espécie de peixe papagaio mais ameaçada do mundo (Comeros-Raynal et al. 2012).

Similarmente, a família Acanthuridae tem grande ocorrência na área de estudo, sendo representada pelas espécies *Acanthurus chirurgus* (Bloch, 1787), *Acanthurus bahianus* (Castelnaud, 1855) e *Acanthurus coeruleus* (Bloch & Schneider, 1801). Conhecidos como os peixes-cirurgiões (Acanthuridae), são um dos mais abundantes e importantes na manutenção da dinâmica dos ecossistemas recifais (Francine-Filho, 2009).

Neste estudo utilizamos as espécies *S. trispinosus* (Valenciennes, 1840), *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878), *A. bahianus*, *A. chirurgus* e *A. coeruleus*, como espécies-alvo de peixes nominalmente herbívoros para as coletas de dados, devido a sua abundância, importância ecológica e econômica nas áreas estudadas.

Caracterização Populacional

Com o intuito de avaliar características das populações de PHR entre ambientes com diferentes níveis de proteção, foram realizados censos visuais subaquáticos no Arquipélago dos Abrolhos (protegido) e no Parcel das Paredes (desprotegido) em dois períodos do ano. Os pontos amostrais foram repetidos nos dois períodos, o primeiro foi em Janeiro de 2019 e o segundo em Julho de 2019, colaborando assim com dados mais completos e melhor amostragem da real população em ambas localidades (protegido vs. desprotegido). Apesar de termos utilizado dados de dois períodos diferentes, não analisamos em nossos resultados o efeito da sazonalidade nos parâmetros populacionais dos PHR

Para o ambiente protegido foram escolhidos 6 pontos amostrais, distribuídos em todas as ilhas do Arquipélago dos Abrolhos, sendo, Siriba, Sueste, Portinho norte, Mato Verde, Guarita e Costão da Santa Bárbara, em cada ponto amostral foram realizados 6 censos visuais de ponto fixo (ou unidade amostral), totalizando 36 censos para cada período do ano, um final amostral de 72 censos para cada ambiente, neste caso, o protegido. O mesmo desenho amostral foi aplicado para o ambiente desprotegido, seis pontos amostrais foram escolhidos no recife do Parcel das Paredes, sendo 2 pontos na região sul do recife, 2 na região Leste e 2 na área norte do recife. Para cada ponto também foram realizados 6 censos visuais de ponto fixo nos dois períodos do ano, totalizando então 72 censos visuais em ambiente desprotegido. Os dados de censo visual subaquáticos foram realizados em cada ponto amostral entre uma profundidade de 4 a 12m na estrutura recifal totalizando 144 censos visuais nas duas áreas de estudo (protegido e desprotegido).

A técnica de censo visual por ponto fixo (Minte-Vera et al., 2008) aplicada em nosso estudo consiste na contagem de todos indivíduos pertencentes as cinco espécies de PHR (*A. chirurgus*, *A. bahianus*, *A. coeruleus*, *S. trispinosus* e *S. axillare*), estimando para cada indivíduo a medida de comprimento corporal total (CT), em um raio de 4m durante um período de 5 minutos por ponto fixo. O tamanho dos peixes (CT) durante os censos, foram anotados em classes de 2 em 2 cm. Estas medidas diminuem o erro amostral e, portanto, aumentam a acurácia dos dados coletados (Minte-Vera et al. 2008). A biomassa dos peixes foi calculada usando relações comprimento-massa conhecidas obtidas pela FishBase (Froese & Pauly, 2018).

Com estes dados coletados por meio do censo visual, foi possível obter informações da abundância, biomassa e comprimento total (CT) das cinco populações de PHR nos dois locais, permitindo uma comparação entre ambiente protegido e desprotegido.

Cobertura bentônica

Para complementação da avaliação e caracterização dos dois ambientes, dados sobre a cobertura bentônica foram tomados para cada ponto fixo, com a utilização de foto-quadrados de 80 x 70cm, sub-divididos em 15 fotos de 17 x 22cm. Para cada foto foi aplicado um conjunto de 30 pontos aleatórios, com auxílio do programa CPCE, sob o qual a espécie e/ou substrato foram identificados.

Os organismos bentônicos foram classificados nos seguintes grandes grupos: echinoidea (ECHI), esponja (ESPO), zoantídeo (ZOAN), corais pétreos (COPE), octocorais (OCTO) e hidrocoral (HIDR). E as algas foram agrupadas em grupos morfofuncionais de acordo com Steneck & Dethier (1994): alga coriácea (CORI), alga corticada (CORT), alga filamentosa (FILA), alga foliosa (FOLI), alga globulosa (GLOB), alga calcária articulada (CAA), alga calcária incrustante (CAIN), cianobactéria (CIAN) e Outros (OT) para todos os organismos que não se encaixam em nenhum grupo descrito. O grupo matriz de alga epilítica (MAE) compreende uma matriz complexa composta por algas, detritos, sedimentos, pequenas algas filamentos e invertebrados (Wilson et al., 2003).

Coleta de tecido para análise de isótopos estáveis

Para análise de isótopos estáveis foi extraído um fragmento da musculatura dorsal de 6 indivíduos de cada uma das cinco espécies de peixes herbívoros do estudo, nas duas localidades: PARNA Abrolhos (protegido) e Parcel das Paredes (desprotegido), entre janeiro e fevereiro de 2019. Os indivíduos foram capturados por métodos não letais durante o mergulho autônomo noturno, com a utilização de puçá. O período noturno foi escolhido devido ao fato dos indivíduos estarem em suas tocas para descanso, o que facilita a captura dos mesmos. O fragmento de tecido muscular dorsal foi retirado durante a imersão com a utilização de um *punch* de biópsia de 6mm de diâmetro. O comprimento total (CT) e a fase de vida foram registrados para cada indivíduo e em seguida ocorreu a soltura dos indivíduos. Após o procedimento de coleta, as amostras de tecido foram devidamente identificadas e armazenadas em gelo e posteriormente tratadas no Laboratório de Ecologia e Conservação Marinha (LECOMAR) na Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB), Porto Seguro/BA.

Preparação das amostras

As amostras de tecido muscular foram então secas em estufa a 50°C por 24-48 horas, e em seguida moídas com auxílio de almofariz e pilão até serem transformadas em um pó fino e homogêneo. Por fim, as amostras foram pesadas a 0,5 - 1,5mg e transferidas para cápsulas de estanho onde foram devidamente fechadas e armazenadas em estojos do tipo Elisa.

A determinação dos valores de isótopos de carbono e nitrogênio foram realizadas no Analisador Elemental Flash 2000 (Organic Elemental Analyzer – Thermo Scientific™) na Instalação de Isótopos Estáveis da Universidade da Califórnia, em Davis – Califórnia, EUA. Não foram feitas correções para lipídios nos valores isotópicos, pois as razões C: N indicam um baixo conteúdo lipídico (média $\pm 3,41$ e DP $\pm 0,27$; ver Post et al., 2007).

Os desvios padrão de longo prazo do padrão interno do laboratório (ácido glutâmico, fígado bovino, alanina enriquecida, farinha da alfafa, Nylon 6) foram de $\pm 0,07\%$ para ^{13}C e $\pm 0,07\%$ para ^{15}N , respectivamente. Optamos por amostrar o músculo dos peixes em vez de outros tecidos, pois o músculo tem uma taxa de rotatividade isotópica de carbono e nitrogênio relativamente lenta, com uma meia-vida relatada de 49 a 173 dias (Buchheister & Latour, 2010).

Análise de dados

Para os dados de abundância, biomassa e comprimento de cada uma das cinco espécies de PHR, coletados por meio dos censos visuais subaquáticos, foram realizadas Análises de Variância por Permutação (PERMANOVA) de forma univariada através do índice de similaridade de Bray-Curtis, com o fator proteção fixo em dois níveis (protegido vs desprotegido). Gráficos box-plots foram utilizados para demonstrar as médias (incluindo o erro padrão como medida de dispersão) e a significância apresentada nos resultados das PERMANOVA.

Para verificar possíveis diferenças significativas na porcentagem de cobertura bentônica entre os dois níveis de proteção, foi aplicada uma PERMANOVA multivariada uni fatorial, com fator proteção fixo em dois níveis. Após comprovado a diferença significativa entre os dois níveis de proteção, uma análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) foi aplicada sobre a matriz de porcentagem de cobertura bentônica, para determinar a dissimilaridade entre os dois grupos (protegido e desprotegido). Foi utilizado para todas análises uni e multivariadas, descritas acima, o software PRIMER 6 e adotado um nível de significância para análise de 5%, ou seja, $p < 0,05$.

A influência da proteção ambiental e do comprimento corporal (CT) nos valores do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, foram testadas usando um modelo linear geral. Os ajustes do modelo foram inspecionados por meio da avaliação de resíduos gerados em cada análise. Foi adotado um valor de significância de $p < 0,05$ (Mccullagh & Nelder, 1989; Nicholls, 1989).

Com o intuito de investigar aspectos da estrutura trófica das duas comunidades (protegido e desprotegido), tais como diversidade da dieta, e o tamanho do nicho isotópico, foram utilizadas as métricas de Layman et al. (2007) derivadas dos valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do tecido dos PHR. As métricas foram adaptadas daquelas desenvolvidas originalmente por Layman et al. (2007) e estimadas a partir de uma abordagem Bayesiana (Jackson et al., 2011). Usamos a SEAb o nicho isotópico núcleo (“Bayesian Standard Ellipse Area” a elipse que contém o 40% dos pontos) para comparar o tamanho e sobreposição do nicho isotópico entre as cinco espécies nas duas localidades (Jackson et al., 2011).

As métricas de Layman et al. (2007) utilizadas serão:

- *Distância média ao centróide (CD)*, fornecerá informações sobre largura de nicho, mas também o espaçamento entre espécies comparando os valores entre as duas

localidades (protegido vs desprotegido). É calculada como a distância Euclidiana média de cada indivíduo de uma população ao centroide $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ desta população.

- *Variação do $\delta^{15}\text{N}$ (NR) e do $\delta^{13}\text{C}$ (CR)*, correspondem à distância entre os dois indivíduos com os valores mais altos e mais baixos de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ dentro de uma população. Estas métricas fornecem um indicador da extensão total de nitrogênio e carbono, explorados por uma população. Uma maior variação dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre os consumidores indica a capacidade da espécie de consumir organismos que ocupam diferentes níveis tróficos. Altos valores de $\delta^{13}\text{C}$ sugerem uma diversidade maior na exploração basal de carbono que podem sustentar uma cadeia trófica
- *Distância média do vizinho mais próximo (MNND)*, é uma medida da distribuição/dispersão dos indivíduos dentro do espaço isotópico: quanto menor o MNND, menor a distância entre os indivíduos, e maior o grau de agrupamento.

Para avaliar possíveis diferenças da localização no espaço bivariado dos nichos isotópicos entre espécies, calculamos e comparamos a diferença na tendência central dos dados do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ nas duas localidades. A tendência central é uma medida do espaço isotópico do nicho, e as diferenças entre espécies são medidas calculando a distância euclidiana entre os centroides das duas espécies (Turner et al. 2010). A posição do nicho isotópico entre duas espécies de PHR foi considerada diferente se a distância euclidiana (md) entre as duas espécies for significativamente maior que zero (Turner et al. 2010).

Para as análises isotópicas, foi utilizado o pacote “Elipses Bayesianas de Isótopos Estáveis em R” (SIBER; Jackson et al., 2011) e o script propiciado por Turner et al. (2010) no software R (R Core Team 2017).

Resultados

Com os dados, foi possível identificar três importantes parâmetros populacionais das cinco espécies de PHR, sendo, abundância (nº de indivíduos), comprimento total (centímetros) e biomassa (gramas; Tabela 8). Todos os parâmetros de cada população foram analisados por meio da análise uni variada por permutação (PERMANOVA) afim de compreender se possuem diferenças significativas entre o fator proteção (protegido vs desprotegido). Com isto, conseguimos identificar que a abundância dos PHR do nosso estudo não variaram significativamente entre os dois níveis

de proteção, com exceção do *A. coeruleus* que apresentou uma menor abundância significativa ($p < 0,05$) no ambiente desprotegido. Já a biomassa foi o parâmetro que apresentou significância para três das cinco espécies de PHR, *A. bahianus*, *A. coeruleus* e *S. trispinosus*, todos tendo menor biomassa significativa ($p < 0,05$) em ambiente desprotegido. O comprimento total (CT) também foi significativamente reduzido em ambiente desprotegido para as espécies *A. coeruleus* e *S. trispinosus*. Todos resultados da permanova são encontrados na tabela 9 e graficamente representados no Anexo 7.

Tabela 8. Média (\pm erro padrão) dos dados de censo visual subaquático referente aos indicadores de abundância expressa em número de indivíduos (n), comprimento expresso em centímetro (cm) e biomassa expressa em gramas (g) para cada uma das localidades (protegido e desprotegido).

Espécie/Família	Proteção	Abundância (n)	Comprimento (cm)	Biomassa (g)
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Protegido	13.1 \pm 2.7	15.8 \pm 1.1	104.9 \pm 23.9
	Desprotegido	10.8 \pm 2.1	13.3 \pm 1.5	79.9 \pm 23
<i>Acanthurus bahianus</i>	Protegido	23.8 \pm 3.6	12.3 \pm 1.1	60.9 \pm 11.2
	Desprotegido	25.3 \pm 4.3	9 \pm 0.8	23,3 \pm 5,1
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Protegido	15 \pm 3.3	15.9 \pm 1.5	249.6 \pm 47.8
	Desprotegido	6.4 \pm 1.3	123 \pm 1	88.2 \pm 15
<i>Scarus trispinosus</i>	Protegido	15.3 \pm 3.2	36.6 \pm 2.4	2286.8 \pm 402.3
	Desprotegido	14.4 \pm 3.0	14.8 \pm 1.3	210 \pm 47.7
<i>Sparisoma axillare</i>	Protegido	11.5 \pm 2.8	13 \pm 1.7	110.3 \pm 42.5
	Desprotegido	13.4 \pm 3.7	12.9 \pm 1	64.6 \pm 11.5

Tabela 9. Análise PERMANOVA univariada da abundância, biomassa e comprimento total para cada uma das espécies e famílias, com o fator proteção (protegido vs. desprotegido). Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI= *Sparisoma axillare*.

ACACHI	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	1020.40	1020.40	0.96	0.34
	Biomassa	-	1	1851.80	1851.80	0.64	0.53
	Comprimento Total	-	1	1574.20	1574.20	0.80	0.39
ACABAH	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	2076.90	2076.90	1.80	0.16
	Biomassa	-	1	7209.70	7209.70	2.71	< 0.05
	Comprimento Total	-	1	1932.80	1932.80	1.53	0.21
ACACOE	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)

	Abundância	-	1	4976.00	4976.00	6.62	< 0.05
	Biomassa	-	1	17687.00	17687.00	5.87	< 0.05
	Comprimento Total	-	1	9187.20	9187.20	5.12	< 0.05
SCATRI	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	78.13	78.13	0.07	0.95
	Biomassa	-	1	20705.00	20705.00	6.41	< 0.05
	Comprimento Total	-	1	14019.00	14019.00	6.65	< 0.05
SPAAXI	Variável	Fator Proteção	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Abundância	-	1	191.7	191.7	0.22	0.79
	Biomassa	-	1	285.9	285.9	0.10	0.99
	Comprimento Total	-	1	489.3	489.3	0.29	0.69

Para avaliar a porcentagem cobertura bentônica entre os dois níveis de proteção, foi aplicado uma análise de variância por permutação (PERMANOVA) multivariada que indicou diferenças significativas ($p < 0,05$) para o fator proteção (anexo 8).

O cálculo das porcentagens de similaridades (SIMPER) para cada ambiente, indicou uma similaridade média para o ambiente protegido de 48,40%, sendo os grupos bentônicos Matriz de alga epilítica (MAE), corais pétreos (COPE), alga calcária incrustante (CAIN), zoantídeo (ZOAN) e alga filamentosa (FILA) os que mais contribuíram para a similaridade dentro deste grupo (Tabela 10). E no ambiente desprotegido a similaridade média foi de 48.42%, sendo os grupos que mais contribuíram para esta similaridade MAE, COPE, ZOAN e alga calcária articulada (CAA). A partir da análise SIMPER foi possível identificar quais grupos bentônicos foram mais importantes na dissimilaridade de 52.85%, entre os dois níveis de proteção, sendo a MAE e o ZOA os que tiveram maior contribuição (Tabela 10). As porcentagens de cobertura bentônica para cada ambiente está representado graficamente na Figura 6 e Anexo 9.

Tabela 10. Resultados da Análise de dissimilaridade entre o ambiente desprotegido e protegido. (Ab = abundância; Diss = dissimilaridade; DP = desvio padrão; Contrib. = contribuição percentual e Cum. = porcentagem acumulativa). As siglas dos grupos bentônicos são: MAE = Matriz de alga epilítica; ZOAN = Zoantídeo; COPE = Corais pétreos; CAA = Alga calcária articulada; CAIN = Alga calcária incrustante; FILA = Alga filamentosa; OT = Outros; ESPO = Esponja; OCTO = Octocoral e HIDR = hidrocoral

Grupos bentônicos	Ab. média desprotegido	Ab. média protegido	Diss	Diss/DP	Contrib%	Cum.%
MAE	46.62	42.65	13.18	1.41	24.93	24.93
ZOAN	14.56	15.42	11.52	0.82	21.8	46.73
COPE	12.31	11.86	6.08	1.16	11.51	58.24
CAA	6.35	3.79	3.89	0.66	7.35	65.59

CAIN	4.23	7.2	3.5	0.97	6.61	72.2
FILA	0.32	6.11	3.05	0.59	5.78	77.98
OT	2.87	3.25	2.07	0.7	3.91	81.9
ESPO	3.15	2.9	1.93	0.88	3.66	85.56
OCTO	3.07	0.82	1.85	0.46	3.49	89.05
HIDR	3.1	0.77	1.81	0.4	3.42	92.47

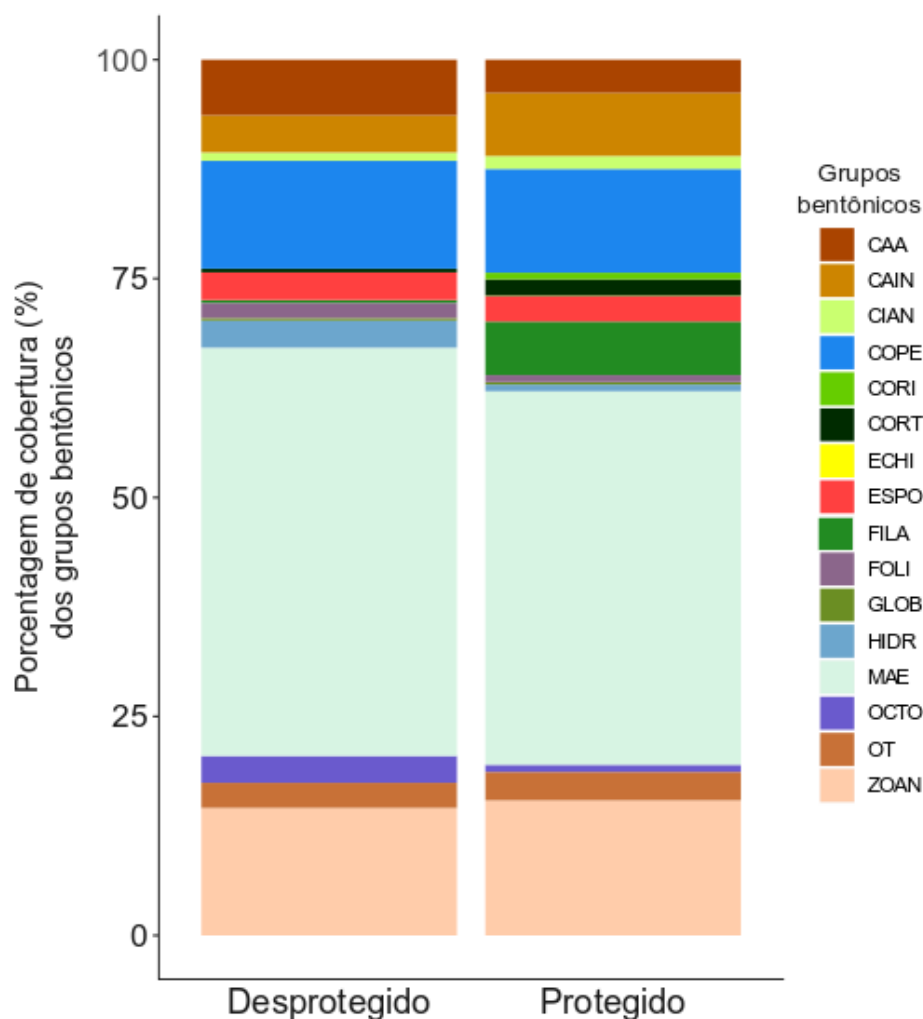


Figura 5. Representação gráfica da porcentagem de cobertura bentônica em ambiente protegido e desprotegido. As siglas dos grupos bentônicos são: **CAA** = Alga calcária articulada; **CAIN** = Alga calcária incrustante; **CIAN** = Cianobactéria; **COPE** = Corais pétreos; **CORI** = Alga criácea; **CORT** = Alga corticada; **ECHI** = Echinoidea; **ESPO** = Esponja; **FILA** = Alga filamentosa; **FOLI** = Alga foliosa; **GLOB** = Alga globosa; **HIDR** = hidrocoral; **MAE** = Matriz de alga epilítica; **OCTO** = Octocoral; **OT** = Outros e **ZOAN** = Zoantídeo.

Para as análises de isótopos estáveis foram coletadas 30 amostras dentro do ambiente protegido (Arquipélago dos Abrolhos) e 30 amostras no desprotegido (Parcel das Paredes), totalizando 60 amostras analisadas. Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos grupos em ambiente protegido variaram entre -8.01 e -17.25‰, e 5.16 e 9.8‰, respectivamente

e no ambiente desprotegido a variação foi de -11.01 e -14.48‰ para o $\delta^{13}\text{C}$ e 5.31 e 7.55‰ para o $\delta^{15}\text{N}$ (Tabela 11). Os menores valores $\delta^{13}\text{C}$ foram de *S. axillare* (média: -15.16 e erro: 0.26) e os maiores foram de *A. chirurgus* (média: -9.61 \pm erro: 1.13), dentro do ambiente protegido. Já os valores do $\delta^{15}\text{N}$ foram relativamente mais enriquecidos para as espécies de *Acanthurus*, tendo o *A. chirurgus* (média: 8.34 \pm erro: 0.93) maiores valores e *S. axillare* (5.42 \pm 0.12) os menores, em ambos ambientes (protegido e desprotegido; Tabela 11).

Tabela 11. Média e erro padrão (média \pm E.P) para o comprimento total (CT) e para valores de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) de cada espécie nas duas localidades: Arquipélago dos Abrolhos (protegido) e Parcel das Paredes (desprotegido).

Local/Espécie	Nº de indivíduos	CT (média \pm E.P)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) média \pm E.P)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) (média \pm E.P)
Protegido				
<i>Acanthurus chirurgus</i>	5	18.67 \pm 0.67	-9.61 \pm 1.13	8.34 \pm 0.93
<i>Acanthurus bahianus</i>	6	20.83 \pm 0.98	-12.31 \pm 1.17	7.44 \pm 0.37
<i>Acanthurus coeruleus</i>	6	22.83 \pm 1.72	-11.48 \pm 0.86	6.87 \pm 0.25
<i>Sparisoma axillare</i>	6	23.17 \pm 1.17	-15.16 \pm 0.26	6.30 \pm 0.09
<i>Scarus trispinosus</i>	6	35 \pm 3.61	-13.83 \pm 0.7	7.19 \pm 0.31
Desprotegido				
<i>Acanthurus chirurgus</i>	6	14 \pm 0.89	-12.99 \pm 0.2	7.33 \pm 0.11
<i>Acanthurus bahianus</i>	6	14.83 \pm 2.19	-13.19 \pm 0.29	7.05 \pm 0.15
<i>Acanthurus coeruleus</i>	6	13.83 \pm 2.23	-13.82 \pm 0.19	7.06 \pm 0.11
<i>Sparisoma axillare</i>	6	23.5 \pm 1.15	-12.04 \pm 0.57	5.42 \pm 0.12
<i>Scarus trispinosus</i>	6	19.83 \pm 1.9	-12.29 \pm 0.18	6.31 \pm 0.13

De maneira geral os valores isotópicos de Carbono variaram mais que os de Nitrogênio, com maior amplitude de variação no ambiente protegido comparado com desprotegido As outras medidas comunitárias estudadas (NR = Faixa do nitrogênio, CD = distância média ao centróide e NND = distância média do vizinho mais próximo) não variaram entre ambiente protegido e desprotegido (Fig. 7 e Anexo 10).

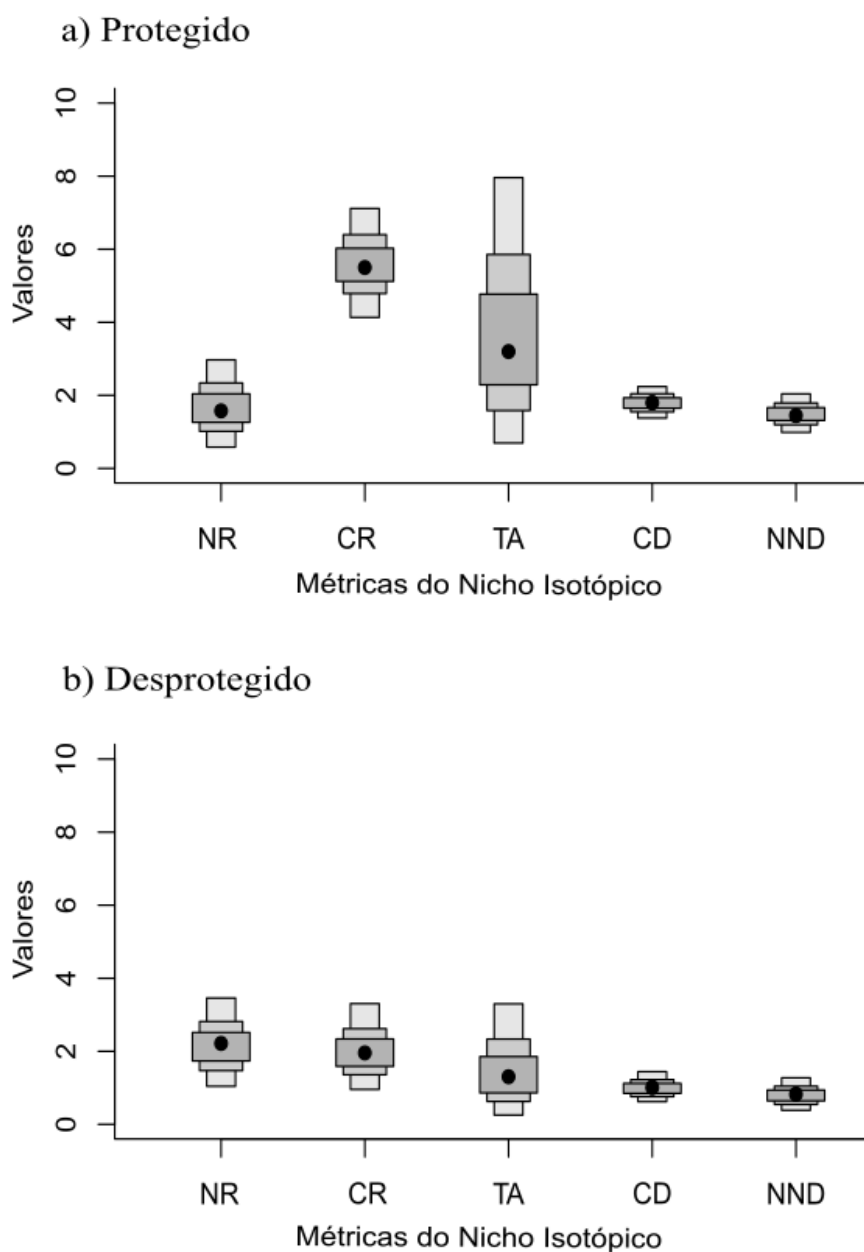


Figura 6. Métricas de nicho isotópico das comunidades de PHR, calculadas com base na inferência bayesiana para os dois ambientes: a) Protegido (PARNA Abrolhos) e b) Desprotegido (Parcel das Paredes). NR = faixa de ^{15}N , CR = faixa de ^{13}C , CD = distância média ao centroide e NND = distância média do vizinho mais próximo. O ponto preto representa a moda (%) e as caixas indicam os intervalos de confiança de 50%, 75% e 95%.

O fator proteção foi significativo nos valores do $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ das duas espécies representantes da família Scaridae (*S. trispinosus* e *S. axillare*). A análise de modelo linear geral utilizada para examinar o efeito dos fatores proteção e comprimento corporal (CT) nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ não acharam diferença significativas entre os comprimentos amostrados de todas espécies com exceção do $\delta^{13}\text{C}$ dos *S. trispinosus* que apresentaram um efeito significativo ($p < 0,01$; Tabela 12).

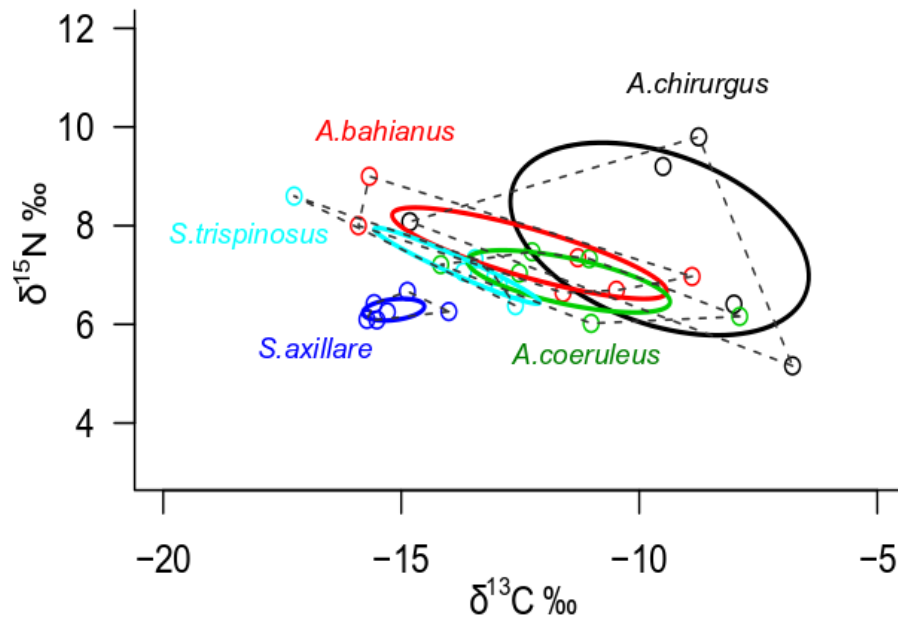
Tabela 12. Resultados do modelo linear geral entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, e os fatores nível de proteção (protegido vs desprotegido) e tamanho do corpo. **Estim:** estimativa; **ES:** erro standard; **t:** Valor de t; **p:** valor de p.

Fator	Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$ ‰)			Carbono ($\delta^{13}\text{C}$ ‰)		
	Estim.	t	p	Estim.	t	p
<i>Acanthurus chirurgus</i>						
Proteção	0.061	0.023	0.98	1.577	0.486	0.64
Tamanho	0.124	0.38	0.71	0.235	0.597	0.56
<i>Acanthurus bahianus</i>						
Proteção	0.5	0.91	0.39	0.824	0.5	0.63
Tamanho	-0.015	-0.298	0.77	0.009	0.058	0.95
<i>Acanthurus coeruleus</i>						
Proteção	-0.346	-0.848	0.42	2.448	1.858	0.09
Tamanho	0.017	0.537	0.604	-0.012	-0.121	0.91
<i>Scarus trispinosus</i>						
Proteção	1.31	2.554	*	-3.252	-3.578	**
Tamanho	-0.029	-1.118	0.29	0.113	2.484	*
<i>Sparisoma axillare</i>						
Proteção	0.88	5.459	***	-3.12	-4.687	**
Tamanho	-0.006	-0.184	0.86	0.011	0.085	0.93
*** = p < 0.001; ** = p < 0.01; * = p < 0.05						

A comunidade de PHR mostrou estruturas similares nas duas localidades: as duas espécie de Scaridae apresentam menor média de nitrogênio se comparado com os Acanthurus, com exceção do *S. trispinosus* no ambiente protegido. Nessa localidade, os valores isotópicos do carbono também faz diferença entre as espécies, sendo mais variável e enriquecido para os Acanthurus, e mais empobrecido para as duas espécies de Scaridae (*S. trispinosus* e *S. axillare*; Tabela 12 e Fig. 8).

Em ambiente protegido todas as espécies, com exceção do *S. axillare*, apresentaram maior amplitude (Fig. 9) e menor sobreposição do nicho isotópico entre eles (Tabela 13). As maiores amplitudes foram das três espécies de Acanthuridae, em especial o *A. chirurgus*, com um valor de SEAb de 15,69, sendo muito superior a todas as outras espécies. E o *S. axillare* foi a espécie que apresentou a menor amplitude de nicho (SEAb = 0,38; Fig. 9 e Anexo 11). Já no ambiente desprotegido ocorreu o processo inverso, enquanto os três grupos de Acanthuridae e *S. trispinosus* tiveram a área do seu nicho isotópico reduzidas, o *S. axillare* mostrou maior amplitude de nicho (SEAb = 0,91) neste ambiente (Fig. 9).

a) Protegido



b) Desprotegido

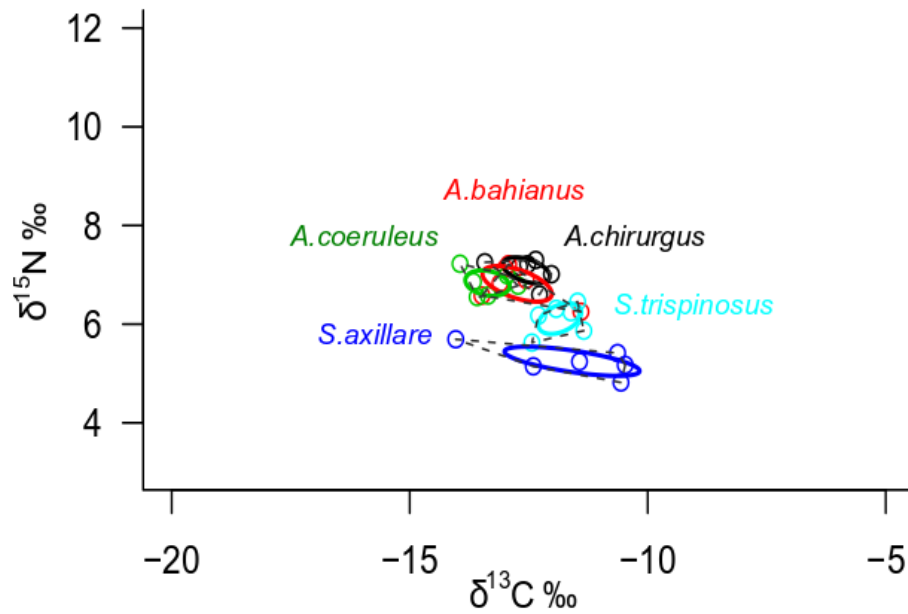


Figura 7. Representação do nicho isotópico, $\delta^{13}\text{C}$ x $\delta^{15}\text{N}$, das cinco espécies de PHR nos dois ambientes: a) Protegido (PARNA Abrolhos) e b) Desprotegido (Parcel das Paredes). A área pontilhada representa a TA (área total) e as elipses representam a SEAc (área padrão da elipse corrigida).

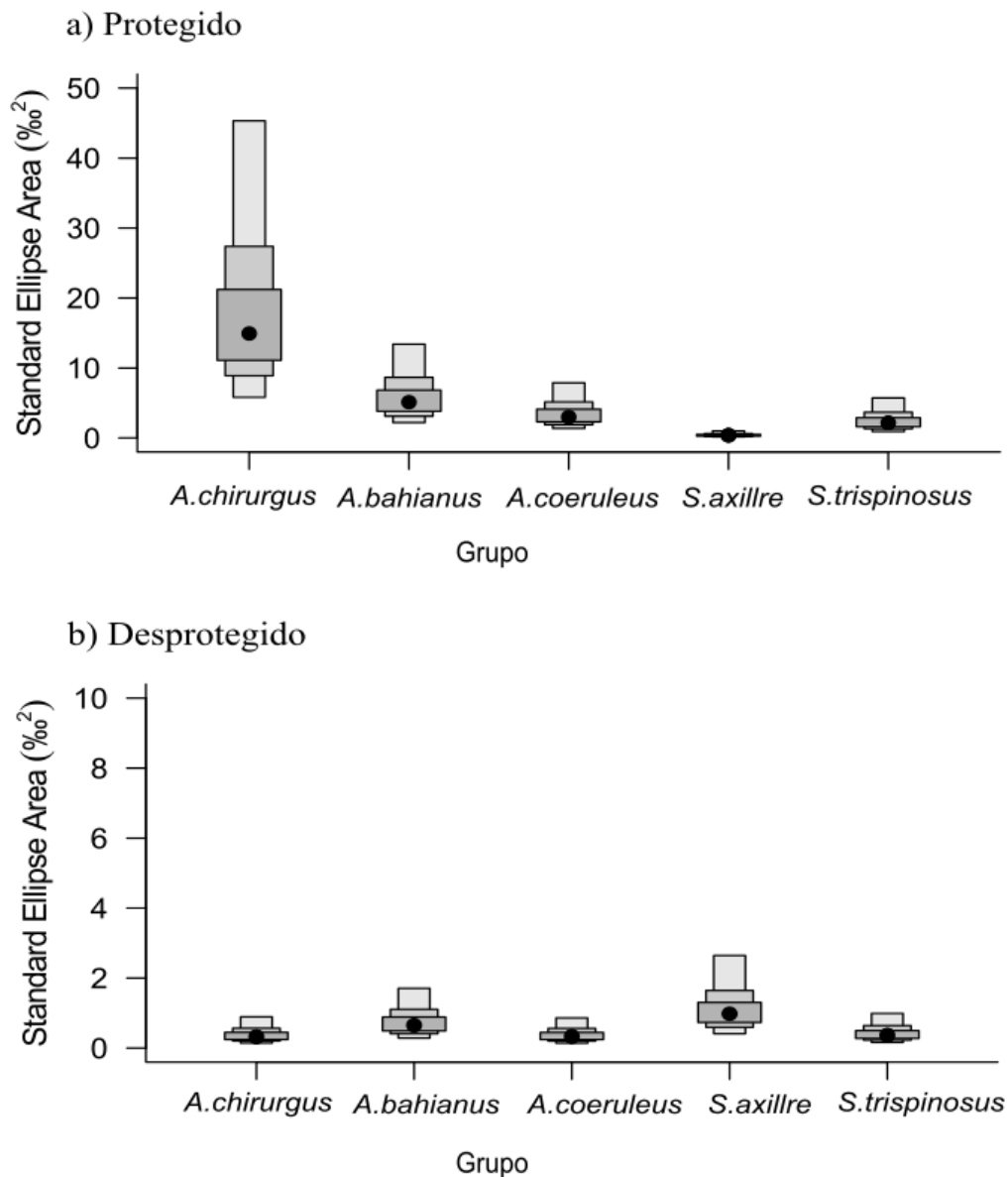


Figura 8. Área de elipse padrão (SEAb) corrigida para pequenas amostras para as cinco espécies estudadas. As caixas sombreadas representam os intervalos confiáveis de 50%, 75% e 95%, do cinza escuro ao cinza claro. Pontos pretos representam o modo de amostra.

As medidas de sobreposição de nicho isotópico (as elipses bayesianas) mostraram que tiveram maiores valores de sobreposição em ambiente protegido para os *A.bahianus* e *A.coeruleus* (39%) e a menor entre *A.chirurgus* e *S.axillare* (1%). Já no desprotegido a maior sobreposição foi entre *A.chirurgus* e *A.bahianus* (55%) e a menor novamente entre *A.chirurgus* e *S.axillare* (5%). Tanto em ambiente protegido como no desprotegido o *S.axillare* foi quem apresentou a menor sobreposição com outras espécies (Tabela 13).

A medida de distância dos centroides (md), descritas por Turner et al. (2010), revelaram que o espaço de nicho isotópico em ambiente protegido diferia significativamente entre cinco pares de espécies (*A.chirurgus* - *S.axillare*: md = 5,77, p = 0,001; *A.chirurgus* - *S.trispinosus*: md = 4,29, p = 0,001; *A.coeruleus* - *S.axillare*: md

= 3,72, p = 0,002; *A.bahianus* - *S.axillare*: md = 3,08, p = 0,008; *A.chirurgus* – *A.bahianus*: md = 2,75, p = 0,03), dentre as dez possíveis. Já em ambiente desprotegido sete pares de espécies revelaram diferir significativamente no espaço de nicho isotópico (*A.coeruleus* - *S.axillare*: md = 2,42, p=0,001; *A.chirurgus* - *S.axillare*: md = 2,14, p=0,001; *A.bahianus* - *S.axillare*: md = 2,0, p=0,001; *A.coeruleus* - *S.trispinosus*: md = 1,7, p=0,001; *A.chirurgus* – *S.tispinosus*: md = 1,24, p=0,005; *A.bahianus* - *S.trispinosus*: md = 1,16, p=0,002; *S.tispinosus* – *S.axillare*: md = 0,93, p=0,031; Tabela 13). Portanto, a maior distância entre centroides e os resultados da sobreposição da elipse SIBER (Tabela 13), sugerem que existe maior sobreposição do nicho isotópico em ambiente Protegido.

Tabela 13. Porcentagem de sobreposição do nicho isotópico SIBER (% de sobreposição) e md = distância do centroide e valor de p, entre as cinco espécies: **ACACHI** = *Acanthurus chirurgus*, **ACABAH** = *Acanthurus bahianus*, **ACACOE** = *Acanthurus coeruleus*, **SCATRI** = *Scarus trispinosus* e **SPAAXI** = *Sparisoma axillare*. Valores em negrito representam os casos quando a hipótese nula “a distância entre os centroides e igual a 0” foi rejeitada (md).

Interação entre espécies	Protegido		Desprotegido	
	Sobreposição SIBER	md / p-valor	Sobreposição SIBER	md / p-valor
ACACHI x ACABAH	23.4%	2.75 / 0.03	54.7%	0.34 / 0.501
ACACHI x ACACOE	14.6%	2.09 / 0.12	29.8%	0.86 / 0.054
ACACHI x SPAAXI	1.1%	5.77 / 0.001	5.4%	2.14 / 0.001
ACACHI x SCATRI	8.9%	4.29 / 0.001	17.8%	1.24 / 0.005
ACABAH x ACACOE	39.0%	1.0 / 0.501	26.2%	0.63 / 0.163
ACABAH x SPAAXI	1.9%	3.08 / 0.008	14.4%	2.0 / 0.001
ACABAH x SCATRI	25.9%	1.54 / 0.228	21.7%	1.16 / 0.002
ACACOE x SPAAXI	4.0%	3.72 / 0.002	13.0%	2.42 / 0.001
ACACOE x SCATRI	37.7%	2.37 / 0.066	11.7%	1.70 / 0.001
SCATRI x SPAAXI	32.1%	1.60 / 0.208	12.3%	0.93 / 0.031

Discussão

Em nossa pesquisa comparamos a amplitude e a sobreposição do nicho isotópico de espécies de peixes nominalmente herbívoros pertencentes a uma mesma guilda. Nossas suposições foram que em um ambiente com maior impacto antrópico (desprotegido), a abundância de PHR e a complexidade da comunidade recifal diminuí, principalmente no que se refere a homogeneização de tamanhos e redução de abundância e biomassa. Finalmente acarretando nos PHR remanescentes uma maior plasticidade trófica (maior nicho), e uma menor área de sobreposição de nicho trófico. No que se refere a amplitude de nicho, nossa hipótese foi refutada, pois com a exceção de *S. axillare*, todas as outras espécies de PHR tiveram maiores amplitudes de nicho no ambiente protegido. Já a hipótese de sobreposição, foi corroborada, indicando uma menor sobreposição de nicho em ambiente desprotegido.

Embora o grupo dos PHR desempenhem um papel funcional importante na estruturação de comunidades bênticas nos recifes de coral (Ceccarelli et al. 2005), a constituição deste grupo funcional abrange diversificadas características. De maneira geral as espécies diferem em características de forrageio como recurso forrageados, assimilação de nutrientes e impacto no substrato causado pela busca de alimento (Green & Bellwood, 2009). Portanto, para interpretar os resultados obtidos é necessário ter em vista as diferentes características biológicas (tamanho corporal, aparato bucal), de forrageio (escavador, raspador, pastador/cortador) e também da pressão pesqueira própria de cada espécie. Com isso espera-se entender melhor as características de nicho (sobreposição e amplitude) das espécies e a efetividade das AMP's em conferir ao habitat fatores que possibilitam maior estabilidade e resiliência.

Como a análise de isótopos estáveis é específica para os alimentos assimilados, as assinaturas isotópicas do consumidor podem resultar de diferenças nos valores dos alimentos, diferenças na população da amostra e / ou variabilidade do consumidor da própria espécie (Vanderklift e Ponsard 2003). A interpretação de nossos dados envolve uma série de suposições que podem explicar a menor área de nicho isotópico (SEAb) encontrada no ambiente desprotegido. E nem todas explicações estão diretamente relacionadas com o fator proteção. Por exemplo, os dados complementares de cobertura bêntica evidenciaram que a abundância de algas corticadas, globulosas e filamentosas é reduzida no ambiente desprotegido (Parcel das Paredes), enquanto as algas foliosas foram mais abundantes se comparados a AMP; Arquipélago dos Abrolhos (Figura 6). Esta diferença na disponibilidade e constituição dos recursos entre os dois ambientes, poderia

explicar a maior amplitude de nicho nos valores de $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ e maior abundância destes PHR no ambiente protegido. Mesmo com os PHR, assim como *S. trispinosus*, demonstrando maior preferência por MAE (Capítulo 1; Francini-Filho et al., 2010; Burkepile & Hay, 2011; Clements et al., 2018; Mendes et al., 2018), a menor diversidade de algas no ambiente desprotegido pode restringir a gama de recursos consumidos pelas espécies. Bruce et al. (2012) comprovou que os recifes desprotegidos do Banco dos Abrolhos possuem uma menor riqueza microbiana, o que pode acarretar ainda mais na menor diversidade de itens alimentares disponíveis para os PHR, resultando em menores amplitudes de nicho, visto que muitos são considerados como micrófagos (Clements et al., 2016). Além disto, a área escolhida como protegida é um arquipélago que possui várias colônias de pássaros marinhos. Os aportes de matéria orgânica e nutrientes da terra e dos pássaros marinhos podem afetar os valores basais dos isótopos em distintos setores das ilhas (e.g. ilhas com maior abundância e menor abundância de pássaros), finalmente modificando o tamanho do nicho isotópicos dos PHR (Graham et al., 2018).

Observamos uma clara separação nos nichos isotópicos (fig.4) de Acanthuridae, com os Labridae, *S. trispinosus* e *S. axillare*. As espécies de *Acanthurus* são comumente classificadas como pastadores, enquanto *S. trispinosus* são raspadores quando de menor tamanho e escavadores quando maiores, já *S. axillare* são pastadores quando menores e raspadores quando em maior tamanho (Ferreira et al., 2006; Lellys et al., 2019). Apesar de no ambiente protegido a separação dos nichos isotópicos não ficar muito clara, devido ao maior grau de sobreposição, observamos o mesmo padrão nas duas localidades. Os três *Acanthurus* mais sobrepostos e com valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais enriquecidos, os *S. trispinosus* à baixo dos *Acanthurus* e os *S. axillare* mais distante dos outros, com valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais empobrecido. No trabalho de Plass-Johnson et al. (2012) que avaliou os nichos isotópicos de peixes papagaio e comparou com os diferentes grupos funcionais, observou que os valores isotópicos de escavadores e raspadores eram diferentes e seguiam o mesmo padrão encontrado em nossos dados; estando os escavadores mais enriquecidos no $\delta^{15}\text{N}$ do que os raspadores. No entanto, trabalhos que comparem com a família Acanthuridae (pastadores) ainda se fazem necessários, sendo o presente trabalho uma contribuição para o entendimento da separação dos nichos tróficos destes três grupos funcionais (raspador, escavador e pastador).

Mas mesmo dentro do grupo dos pastadores (Acanthuridae) as espécies apresentaram, principalmente no ambiente protegido, um padrão diferente de valores de $\delta^{13}\text{C}$, o que implica no particionamento de recursos dentro deste mesmo grupo funcional. Isso pode ser explicado através de peixes especificamente direcionados a diferentes

variedades de algas ou a determinadas áreas do recife. Brandl e Bellwood (2016) demonstraram diferenças em escala de centímetros na localização do pastejo em peixes herbívoros. Enquanto algumas espécies de Acanthuridae se alimentavam preferencialmente em cantos e fendas, os maiores cirurgiões e peixes papagaios se alimentavam principalmente sobre superfícies relativamente planas. Diante disso, está se tornando aparente que os papéis desses grupos funcionais são mais complexos e diversos do que se pensava anteriormente (Tietbohl, 2016).

Afim de entender melhor os resultados dos nichos das espécies, os dados populacionais (UVC) utilizados como ferramenta complementar refletiram maiores valores de biomassa e comprimento corporal (CT) para *S. trispinosus* dentro da AMP (PARNA Abrolhos), correspondendo com o já observado em outros estudos na região do Banco dos Abrolhos (Ferreira et al., 2012; MMA, 2014; Roos et al., 2015; Teixeira, 2017). Em *S. trispinosus*, espécie atualmente ameaçada (IUCN, 2013) e com alto nível de desembarque pesqueiro na área desprotegida (Giglio et al, 2019; Floeter et al., 2008) o impacto pode ir além do declínio da abundância e biomassa, se estendendo para eixos do nicho trófico. Neste sentido é pertinente o fato que para este taxon, os valores isotópicos encontrados nas análises intraespécies (Tabela 12), são significantes tanto para $\delta^{15}\text{N}$ (mostrando diferentes posições tróficas), quanto para $\delta^{13}\text{C}$ (devido a distintos recursos forrageados), quando há comparação entre fatores protegido e desprotegido. Ao observar os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das amostras de *S. trispinosus* distribuídos em um δ -espaço bidimensional (Figura 4) nota-se maior plasticidade de recursos adquiridos ($\delta^{13}\text{C}$ indo de -12.3 até -17.2) e também maiores variações do $\delta^{15}\text{N}$ (indo de 6.3 até 8.6) no PARNA Abrolhos (AMP). É possível que além de ter população mais heterogênea (diferentes classes de tamanho), abundante, e de maior biomassa, os indivíduos de *S. trispinosus* da AMP tem maior amplitude de nicho se comparado a área desprotegida.

O metabolismo, a fisiologia digestiva e a morfologia da alimentação variam com o tamanho do corpo, tornando o tamanho fundamental na estruturação das interações consumidor-recursos (Peters, 1983; Petchey et al., 2008, Arim et al., 2010). Neste sentido, *S. trispinosus* apresentou um efeito significativo ($p < 0,05$) para valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ (Tabela 12). Convergindo os dados complementares populacionais (UVC) com os dados dos indivíduos amostrados (AIE), ambos trazem para *S. trispinosus* uma média de tamanho menor e mais uniforme para o Parcel das Paredes (desprotegido), onde o nicho é mais específico e reduzido. Por sua vez, o Arquipélago dos Abrolhos (AMP) apresenta maior abundância de indivíduos maiores e maior heterogeneidade de tamanhos, o que pode explicar as diferenças no $\delta^{13}\text{C}$, e a maior amplitude de nicho, já que o tamanho do

corpo é uma das características mais importantes para determinar o papel de um animal em seu ecossistema (Peters 1983, Owen-Smith 1988). No entanto, pode-se inferir que dentro da AMP a população de *S. trispinosus* possui indivíduos desempenhando funções ecológicas distintas (raspadores/escavadores; ver: Lellys et al, 2019). Em função do seu tamanho, pesquisas em peixes papagaio da costa leste-africana, encontraram uma forte relação positiva entre o comprimento corporal e valores do $\delta^{13}\text{C}$, mas não encontraram uma relação consistente com o $\delta^{15}\text{N}$, assim como nossos dados (Plass-Johnson & Hill, 2015). Eles ainda conseguiram observar que alguns estágios de vida mostram valores isotópicos que mais se assemelham às de outras espécies do que outros estágios de sua própria espécie. No entanto, uma abordagem que avalie o efeito do tamanho corporal no nicho isotópico de PHR brasileiros, ainda se faz necessária para esclarecer a variação alimentar dos PHR nos diferentes tamanhos e fases ontogenéticas.

Para *S. axillare* os resultados caminham na mesma direção, com variações significativas no $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ quando comparada às populações do ambiente protegido com o desprotegido. Além disso, é a espécie com os menores valores de sobreposição, evidenciadas principalmente pela significância entre centroides (md), e valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais empobrecido em ambas as localidades. Trabalhos que avaliaram o conteúdo digestivo e o nicho isotópico (Ferreira et al. 2019) de *S. axillare* já haviam encontrado esta especificidade alimentar da espécie (ver: Ferreira et al. 2019), indicando que o nicho isotópico mais restrito observado para *S. axillare* é decorrente de uma alimentação mais especialista, podendo ser responsáveis por desenvolver uma função única nos ecossistemas de recifes de corais.

Porém, o nicho isotópico dos *S. axillare*, contrário aos resultados encontrados em *S. trispinosus*, apresenta um hábito alimentar mais generalista (maior amplitude) em ambiente desprotegido. Como ainda não foram feitas descobertas de que essas duas espécies de Scaridae compitam efetivamente por algum recurso e que este recurso é limitante nas comunidades, não temos embasamento teórico para sugerir que a maior amplitude de nicho dos *S. axillare* é decorrente de uma liberação ecológica (liberação competitiva) ocasionada pela “homogeneização” da população dos *S. trispinosus* na comunidade do desprotegido. Sendo assim, nos limitamos a sugerir que devido ao ambiente desprotegido possuir uma maior abundância de macroalga (Figura 2 desta dissertação; Francini-Filho et al, 2009; Marcia, 2005) e *S. axillare* ser uma das espécies de peixe papagaio com maior registros de consumo de macroalgas (Capítulo 1 desta dissertação; Ferreira & Gonçalves, 2006), a maior disponibilidade destes itens podem estar gerando uma liberdade alimentar (plasticidade) para este táxon, o que poderia explicar

também, os menores valores de sobreposição de nicho desta espécie com o restante dos PHR amostrados.

Por outro lado, os *A. chirurgus* apresentaram a maior plasticidade alimentar dentre todas espécies estudadas. Essa plasticidade da dieta pode permitir a exploração de diferentes fontes alimentares para lidar com as flutuações ambientais na disponibilidade de recursos (Yoneshigue-Valetin e Valentin 1992). O aumento da amplitude do nicho também pode ser uma resposta à baixa disponibilidade de algas palatáveis (Thacker et al., 1997) onde acaba explorando diferentes fontes alimentares (Jackson et al., 2011).

Justamente os menores valores de sobreposição encontrados foi entre as espécies de *A. chirurgus* e *S. axillare*. Esses dados correspondem com os resultados encontrados por Mendes et al (2018) que embora as duas espécies apresentem dietas semelhantes com alto consumo de detritos, os conteúdos intestinais de *A. chirurgus* e *S. axillare* exibem perfis alimentares diferentes, sendo os últimos mais ricos em carbono e nitrogênio. Eles ainda afirmam que os diferentes perfis nutricionais de cada espécie indicam que, embora explorem habitats semelhantes de recifes (Bonaldo et al., 2006, Francini-Filho et al., 2010), e formem agregações alimentares (Dias et al., 2001), há uma clara separação de papéis ecológicos. Ferreira et al (2019) avaliou a alimentação e o nicho isotópico de três espécies de PHR, dentre elas os *S. axillare* e *A. chirurgus*, e encontrou padrões de nicho isotópico, no que se refere a amplitude de nicho, bastante semelhantes com os nossos dados para ambas as espécies na mesma localidade (Arquipélago dos Abrolhos) e em diferentes estações do ano.

Duarte e Acero (1988) postularam de que *A. chirurgus* e *A. bahianus* (mas não *A. coeruleus*) compartilhavam um nicho comum. Sendo os *A. coeruleus* a espécie com a alimentação mais diferenciada (por exemplo: Randall, 1967; Clavijo, 1974; Duarte & Acero, 1988; Vichi et al., 2019). No entanto, esta relação não foi vista em nossos dados, o nicho isotópico das três espécies de Acanthuridae são claramente mais sobrepostos do que as espécies de Scaridae, mas não encontramos uma distinção clara entre o nicho de *A. coeruleus* e os outros *Acanthurus* (*A. bahianus* e *A. chirurgus*). Apesar das semelhanças observadas em termos de espaço de nicho isotópico ocupado pelos três *Acanthurus*, a sobreposição geral do nicho isotópico foi baixa, como indicado por Brandl & Bellwood (2014) sobreposições menores de 50% indicam que as espécies mais se complementam na partição dos recursos do que se sobrepõem ou competem por estes. Além disso, como mencionado por Clavijo (1974), é provável que *A. bahianus*, *A. chirurgus* e *A. coeruleus* mantenham suas identidades como espécies diferentes devido a diferenças sutis em outros aspectos de sua biologia. Como por exemplo, a face do recife em que cada espécie

forageia (ver Dias et al., 2001).

Mesmo que as menores áreas de nicho encontradas no ambiente desprotegido sejam um reflexo direto ou indireto das pressões antrópicas que este ambiente está sujeito, as menores áreas de sobreposição entre as espécies desta comunidade indicam e nos alertam para os baixos níveis de redundância dentro do grupo dos PHR e a possível redução da capacidade de resiliência aos processos de distúrbios deste ambiente (Hoey & Bellwood, 2009; Cheal et al., 2010; Ferreira et al., 2019).

As espécies podem se diferenciar em vários eixos do nicho, como micro-habitat de forrageio (Dias et al., 2001), morfologia mandibular (Lellys, 2019), fase ontogenética (Plass-Johnson et al., 2012, 2015), itens forrageados (Capítulo 1 dessa dissertação, Mendes et al., 2018), horário de forrageio (Zemke-White et al., 2002; Skinner et al., 2019), entre outros. Mesmo em nosso trabalho que leva em consideração apenas dois eixos, a posição trófica ($\delta^{15}\text{N}$) e a diversidade de recursos ($\delta^{13}\text{C}$), encontramos diferenças nítidas no nicho das cinco espécies de PHR, mesmo em espécies de um mesmo grupo funcional. Este estudo apoia os achados de Bellwood et al. (2006), que examinaram muitas espécies de peixes herbívoros e encontraram pouco espaço para generalização da dieta. Isso significa que as espécies apresentam baixa redundância funcional, sendo ainda menos redundantes no ambiente desprotegido.

Apesar das análises de isótopos estáveis nos mostrarem informações complementares sobre o nicho ecológico das espécies, o presente trabalho possui algumas limitações em seu desenho amostral, que impedem conclusões concretas sobre os resultados obtidos. A primeira limitação é o baixo número de indivíduos amostrados de cada espécie em ambas regiões, mesmo com as análises bayesianas que ajudam a corrigir amostragens com pequeno número de indivíduos, um maior valor de amostras de cada espécie ajudaria esclarecer com maior eficiência a variação do nicho isotópico intra e interespecífico.

Não selecionamos diferentes classes de tamanhos; embora em nossos resultados o tamanho não tenha sido significativo para os valores de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ de praticamente todas espécies, com exceção do carbono dos *S. trispinosus*, é necessário um maior número de indivíduos em diferentes classes de tamanho para entender a variação do nicho trófico frente as diferentes necessidades metabólicas dos indivíduos em crescimento.

Também seria ideal avaliar o nicho isotópico dos PHR em recifes com diferentes regimes de manejo, aumentando o número de réplicas de ambientes protegido e desprotegido, afim de compreender se o resultado observado no presente estudo é realmente decorrente de pressões antrópicas, como a sobrepesca e degradação, ou

ocasionada por uma variação estrutural natural dos próprios habitats. Para tal se faz necessário uma avaliação dos valores isotópicos das diferentes fontes alimentares dos PHR nos dois ambientes.

Por fim, explorando diferentes fontes alimentares e apresentando diferentes valores isotópicos, cada espécie deve ser analisada individualmente, antes de atribuí-las a grupos funcionais ou de declarar amplas generalizações em torno de sua ecologia. Uma avaliação mais específica e abrangente (o máximo de eixos ecológicos) dentro de cada grupo funcional evitaria superestimar a redundância funcional dentro das espécies de PHR brasileiras, uma vez que uma única espécie pode desempenhar distintos papéis no ecossistema (Ferreira et al., 2019, Francini-Filho e Joyeux, 2018).

DISCUSSÃO INTEGRADA

A amplitude e sobreposição do nicho ecológico das espécies podem ser influenciadas por várias características do ecossistema; como a abundância intra-interespecífica, riqueza, biomassa de espécies, disponibilidade e diversidade de recursos, comportamento alimentar, competição, entre outras. Buscamos avaliar características populacionais dos PHR (abundância, biomassa e CT) e a caracterização do habitat (cobertura bentônica), afim de esclarecer se as diferenças encontradas no nicho trófico dos PHR é realmente decorrente de diferentes comportamentos e hábitos alimentares ou se a plasticidade trófica das espécies é influenciada pela distinção nas características do habitats

Como não avaliamos efetivamente outras variáveis que podem influenciar o nicho trófico das espécies, como o comportamento de fuga dentro e fora da AMP, a diversidade de valores isotópicos dos recursos, a qualidade nutricional da MAE e as características fisiológicas de cada espécie, não é possível afirmar que todas as diferenças do nicho trófico entre ambiente protegido e desprotegido é decorrente da degradação antrópica. No entanto, alguns resultados nos trazem respostas consistentes sobre a diversidade e característica trófica de cada PHR e o efeito da delimitação de uma AMP.

O resultado mais claro, já foi observado em outros trabalhos (Ferreira et al., 2012; MMA, 2014; Roos et al., 2015; Teixeira, 2017) e mostra a redução do tamanho corporal (CT) e da biomassa em peixes em locais impactados pela pesca, como por exemplo *S. trispinosus*, que possuem tamanho corporal (CT) similares em ambiente desprotegido. Essa homogeneização de tamanho pode interferir consistentemente na diversidade de funções desempenhadas nos recifes, visto que apenas os maiores indivíduos desta espécie são classificados como escavadores (Ferreira et al., 2006; Lellys et al., 2019), e podem então assumir funções como a bioerosão. Na mesma direção, os dados de nicho isotópico e taxa de forrageio evidenciaram menor amplitude de nicho, menor sobreposição e também menor taxa de forrageio para *S. trispinosus* no ambiente desprotegido. A realidade destes resultados alertam sobre a possibilidade de estar ocorrendo a perda de funções do ecossistema recifal desprotegido (Parcel das Paredes). Próximas pesquisas devem buscar compreender o efeito da bioerosão, ocasionadas pelas mordidas de peixes papagaio, em comparação entre ambiente com menor e maior diversidade de tamanhos corporais, e assim trazer novos esclarecimentos dentro da área de estudo. Outra questão importante a ser estudada é a influência e características trófica e de função ecológica desempenhada pela espécie *Sparisoma amplum*, espécie não avaliada em neste estudo,

mas considerada e já classificada como principal espécie escavadora (Lellys et al, 2019).

Nos capítulos do presente trabalho ficou bastante claro que *S. axillare* possui hábitos e comportamentos alimentares diferenciados, e de maneira geral em, ambos ambientes (protegido e desprotegido), apresentou o maior consumo de macroalgas, as menores taxas de forrageio, menor amplitude de nicho isotópico (observado no ambiente protegido) e menores taxas de sobreposição com as outras espécies de PHR. Esta espécie provavelmente é responsável por desempenhar uma função única nos recifes de corais se tornando indispensável na capacidade de resiliência do ecossistema em questão (Ferreira et al., 2019). Sugerimos aqui que próximos esforços de pesquisa na área, podem se concentrar em identificar qual exatamente seria esta função, abordando, uma avaliação mais detalhada da diversidade taxonômica dos recursos forrageados e características fisiológicas (como a capacidade de digerir macroalgas) da espécie, para então poder colaborar para o entendimento mais detalhado a respeito de sua funcionalidade para o ecossistema recifal.

A ecologia trófica de peixes cirurgiões (Acanthuridae) não é tão abordada como ocorre com os peixes papagaio, mas observamos aqui uma distinção de papéis entre os três *Acanthurus* estudados e a família Scaridae, tendo os primeiros maiores taxas de forrageio e valores de N15 mais enriquecidos em ambos ambientes, protegido e desprotegido. O motivo da distinção não é clara em nossos dados, pois assim como os peixes papagaio, Acanthuridae são preferencialmente consumidores de MAE. Provavelmente, estas espécies almejem outros compostos presente na MAE, como por exemplo, detrito orgânico preso na matriz. Para responder este questionamento o ideal seria avaliar valores isotópicos dos diferentes recursos e identificar se valores mais enriquecidos de nitrogênio, advém de um composto algal ou de detritos (matéria orgânica em decomposição) depositados sobre o substrato bentônico. Estas espécies ganham ainda mais importância devido a grande abundância em recifes no Banco dos Abrolhos (Moura & Francini-Filho, 2005) e as características alimentares mais generalistas (maior amplitude isotópica de *A. chirurgus*).

A menor taxa de forrageio por minuto de todas as espécies em ambiente desprotegido é ainda um questionamento que perdura para próximas pesquisas, e avaliar a qualidade nutricional e diversidade taxonômica dos recursos de ambos ambientes, para então concluir se esta distinção é decorrente das características bentônicas ou comportamentais (como o risco da predação pela pesca) pode ser uma ferramenta viável.

As maiores áreas de nicho isotópico encontradas dentro da AMP (Arquipélago dos Abrolhos) será melhor debatida quando avaliada a influência do aporte externo de nutrientes, com o intuito de entender se as diferentes colônias de pássaros marinhos influenciam na diversidade de valores isotópicos dos recursos alimentares e sua contribuição na sustentação da teia trófica marinha do PARNA Abrolhos.

CONCLUSÃO INTEGRADA

Descobrimos que no ecossistema recifal desprotegido (Parcel das Paredes) as cinco espécies de PHR possuem maiores taxas de forrageio por minuto, menores amplitudes e sobreposição de nicho isotópico, maior quantidade de alga foliosa, menor diversidade de outras algas (filamentosas, globulosas, corticada e coriácea) e menores média de tamanho (CT) e biomassa de *S. trispinosus* (espécie alvo da pesca), quando comparado com o ambiente protegido (PARNA Abrolhos).

Todas as espécies se alimentam preferencialmente de MAE, sendo o *S. axillare* o maior consumidor de alga foliosa e a espécie com as menores taxas de sobreposição com os outros quatro PHR do estudo. O nicho isotópico demonstrou ser eficaz na separação e identificação dos três grupos funcionais, cortadores (Acanthuridae), raspadores (*S. axillare*) e escavadores (*S. trispinosus*) e indicou a baixa redundância entre as cinco espécies, sendo ainda menos redundantes em ambiente desprotegido.

Os gerentes, quando possível, devem tentar tomar cuidado ao decidir planos de manejo para preservar a diversidade total de funções de peixes herbívoros de recife, para garantir que todas as funções do ecossistema sejam incluídas em seu plano de manejo, com cuidado especial para preservar funções com baixos níveis de redundância. Pode não ser possível proteger todas as espécies de peixes em um recife de coral, mas os gerentes devem estar cientes das funções que podem ser perdidas se determinadas espécies diminuírem em abundância.

Referências Bibliográficas

- Adam, T. C., Schmitt, R. J., Holbrook, S. J., Brooks, A. J., Edmunds, P. J., Carpenter, R. C., & Bernardi, G. (2011). Herbivory, connectivity, and ecosystem resilience: response of a coral reef to a large-scale perturbation. *PloS one*, 6(8), e23717.
- Bahia, Brazil. RAP Bulletin of Biological Assessment 38. Conservation International, Washington, DC, USA.
- Van Valen L (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist* 99: 377–377
- Bellwood, D. R., & Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. In *Alternative life-history styles of fishes* (pp. 189-214). Springer, Dordrecht.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., & Hoey, A. S. (2006). Sleeping functional group drives coral-reef recovery. *Current Biology*, 16(24), 2434, -2439.
- Ben-David, M., & Flaherty, E. A. (2012). Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of mammalogy*, 93(2), 312-328.
- Bonaldo, R. M., & Bellwood, D. R. (2008). Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 360, 237-244.
- Bonaldo, R. M., Hoey, A. S., & Bellwood, D. R. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 52, 81-132.
- Box, S. J., & Mumby, P. J. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 139-149.
- Brandl, S. J., & Bellwood, D. R. (2014). Individual-based analyses reveal limited functional overlap in a coral reef fish community. *Journal of Animal Ecology*, 83(3), 661-670.
- Bruce, T., Meirelles, P. M., Garcia, G., Paranhos, R., Rezende, C. E., de Moura, R. L., & Schmieder, R. (2012). Abrolhos bank reef health evaluated by means of water quality, microbial diversity, benthic cover, and fish biomass data. *PloS one*, 7(6), e36687.
- Buchheister, A., & Latour, R. J. (2010). Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(3), 445-461
- Buchheister, A., & Latour, R. J. (2010). Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(3), 445-461.
- Ceccarelli, D. M., Jones, G. P., & McCook, L. J. (2005). Foragers versus farmers: contrasting effects of two behavioural groups of herbivores on coral reefs. *Oecologia*, 145(3), 445-453.

Cheal, A. J., MacNeil, M. A., Cripps, E., Emslie, M. J., Jonker, M., Schaffelke, B., & Sweatman, H. (2010). Coral–macroalgal phase shifts or reef resilience: links with diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Coral reefs*, 29(4), 1005-1015.

Choat, J., Clements, K., & Robbins, W. (2002). The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs I: dietary analysis. *Marine Biology*, 140(3), 613-623.

Clements, K. D., & Choat, J. H. (2018). Nutritional ecology of parrotfishes (Scarinae, Labridae). In *Biology of parrotfishes* (pp. 42-68). CRC Press

Clements, K. D., German, D. P., Piché, J., Tribollet, A., & Choat, J. H. (2016). Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(4), 729-751.

Cody, M. L., MacArthur, R. H., & Diamond, J. M. (1975). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.

Comeros-Raynal, M. T., Choat, J. H., Polidoro, B. A., Clements, K. D., Abesamis, R., Craig, M. T. & Nañola Jr, C. L. (2012). The likelihood of extinction of iconic and dominant herbivores and detritivores of coral reefs: the parrotfishes and surgeonfishes. *PLoS One*, 7(7), e39825.

Connell, S. D., Doubleday, Z. A., Foster, N. R., Hamlyn, S. B., Harley, C. D., Helmuth, B., ... & Russell, B. D. (2018). The duality of ocean acidification as a resource and a stressor. *Ecology*, 99(5), 1005-1010.

De la Morinière, E. C., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., Hemminga, M. A., Huiskes, A. H. L., & van der Velde, G. (2003). Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 279-289.

DILL, L.M. Adaptative flexibility in the foraging behavior of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Ottawa, v. 40, p. 398- 408, 1983.

Dutra, G, et al., 2012. Abrolhos Bank and Vitória-Trindade Chain. Ecologically or biologically significant marine areas (EBSAs). Volume 2: Wider Caribbean and Western Mid-Atlantic Region. pp. 72–75. 2012. Available in <https://www.cbd.int/marine/ebsa/booklet-02-wcar-en.pdf>

Dutra, G.F., G.R. Allen, T. Werner, and S. A. McKenna (Eds.). 2005. A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil: The Status of Target Reef Fishes. RAP Bulletin of Biological Assessment 38. Conservation International, Washington, DC, USA

Dutra, G.F., G.R. Allen, T. Werner, and S. A. McKenna (Eds.). 2005. A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil. RAP Bulletin of Biological Assessment 38. Conservation International, Washington, DC, USA. cap.3, p.56.

Dutra, G.F., G.R. Allen, T. Werner, and S. A. McKenna (Eds.). 2005. A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank,

Edwards P, Sutton-Grier A, Coyle G (2012) Investing in nature: restoring coastal habitat blue infrastructure and green job creation. *Marine Policy* 38:65–71

Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. The MacMillan Company, New York, NY.

Ferreira et al. (2012) Ferreira BP, Floeter S, Rocha LA, Ferreira CE, Francini-Filho RB, Moura RL, Gaspar AL, Feitosa C. *Scarus trispinosus*. 2012. [27 November 2013]. IUCN 2013 IUCN Red List of Threatened Species, V. 2013. <http://www.iucnredlist.org/>

Ferreira et al. (2012) Ferreira BP, Floeter S, Rocha LA, Ferreira CE, Francini-Filho RB, Moura RL, Gaspar AL, Feitosa C. *Scarus trispinosus*. 2012. [27 November 2013]. IUCN 2013 IUCN Red List of Threatened Species, V. 2013

Ferreira, C. E. L., & Gonçalves, J. E. A. (1999). The unique Abrolhos reef formation (Brazil): need for specific management strategies. *Coral reefs*, 18(4), 352-352.

Ferreira, C. M., Nagelkerken, I., Goldenberg, S. U., Walden, G., Leung, J. Y., & Connell, S. D. (2019). Functional loss in herbivores drives runaway expansion of weedy algae in a near-future ocean. *Science of The Total Environment*, 695, 133829.

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

Floeter, S. R., Halpern, B. S., & Ferreira, C. E. L. (2006). Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation*, 128(3), 391-402.

Francini-Filho, R. B., Coni, E. O., Meirelles, P. M., Amado-Filho, G. M., Thompson, F. L., Pereira-Filho, G. H., & Güth, A. Z. (2013). Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PloS one*, 8(1), e54260.

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

Francini-Filho, R. B., Moura, R. L., Thompson, F. L., Reis, R. M., Kaufman, L., Kikuchi, R. K., & Leão, Z. M. (2008). Diseases leading to accelerated decline of reef corals in the largest South Atlantic reef complex (Abrolhos Bank, eastern Brazil). *Marine Pollution Bulletin*, 56(5), 1008-1014.

Francini-Filho, R.B; De Moura, R.L (2008). Dinâmica de assembléias de peixes em recifes de coral submetidos a diferentes regimes de manejo no Banco Abrolhos, leste do Brasil. *Conservação Aquática: Ecossistemas Marinhos e de Água Doce*, v. 18, n. 7, p. 1166-1179

Gao, J., Barzel, B., & Barabási, A. L. (2016). Universal resilience patterns in complex networks. *Nature*, 530(7590), 307-312.

Giller, P. S. (1984). *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, New York, NY.

- Graham, N. A., Jennings, S., MacNeil, M. A., Mouillot, D., & Wilson, S. K. (2015). Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Nature*, 518(7537), 94.
- Graham, N. A., Wilson, S. K., Carr, P., Hoey, A. S., Jennings, S., & MacNeil, M. A. (2018). Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. *Nature*, 559(7713), 250-253.
- Grinnel, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427–433.
- Harris, J. L. (2015). *The Ecology of Turf Algae on Coral Reefs* (Doctoral dissertation, UC San Diego).
- Hayden, B., Palomares, M. L. D., Smith, B. E., & Poelen, J. H. (2019). Biological and environmental drivers of trophic ecology in marine fishes-a global perspective. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quant Biol* 22:415–427.
- Hutchinson, G. E. (1978). *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven. P. 260.
- Jackson A, Inger R, Parnell A, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol* 80: 595–602.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.
- Layman, C. A. and D. M. Post. (2008). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Reply. *Ecology* 89:2358–2359.
- Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., & Post, D. M. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87(3), 545-562.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1), 42-48.
- Leão, Z. M. A. N.; Kikuchi, R. K. P. The Abrolhos reefs of Brazil (2001). In: Coastal marine ecosystems of Latin America. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 83-96.
- Leão, Z; Kikuchi, R.K.P; TESTA, V (2003). Corais e recifes de coral do Brasil. Em: recifes de coral da América Latina. Elsevier Science, p. 9-52.
- Lebreton B, Richard P, Galois R, Radenac G, Brahmia A, Colli G, Grouazel M, André C, Guillou G, Blanchard GF. Food sources used by sediment meiofauna in an intertidal *Zostera noltii* seagrass bed: a seasonal stable isotope study. *Marine Biology*. 2012 Jul 1;159(7):1537-50.

- Lebreton, B., Richard, P., Galois, R., Radenac, G., Brahmia, A., Colli, G., & Blanchard, G. F. (2012). Food sources used by sediment meiofauna in an intertidal *Zostera noltii* seagrass bed: a seasonal stable isotope study. *Marine Biology*, *159*(7), 1537-1550.
- Lokrantz, J., Nyström, M., Thyresson, M., & Johansson, C. (2008). The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs*, *27*(4), 967-974.
- Marcia, A. D. O. (2005). Diversity of macrophytes on the Abrolhos Bank, Brazil. A Rapid Marine Biodiversity Assessment of the Abrolhos Bank, Bahia, Brazil, 67.
- Mendes, T. C., Ferreira, C. E. L., & Clements, K. D. (2018). Discordance between diet analysis and dietary macronutrient content in four nominally herbivorous fishes from the Southwestern Atlantic. *Marine biology*, *165*(11), 180.
- MMA (2014) Ministério do Meio Ambiente (MMA) Lista das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brazil Portaria MMA no 445/2014. 2014
- Moreira, A. L. P. (2012). Uso do habitat e atividade de forrageio de duas espécies de Sparisoma (Labridae: Scarinae), na Área de Proteção Ambiental dos Recifes de Corais, Maracajaú-RN
- MPATLAS. Atlas of Marine Protection. Disponível em: <<http://www.mpatlas.org/map/high-seas/>> Acesso em: 5 de Outubro de 2019.
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips DL. A niche for isotopic
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *5*(8), 429-436.
- Newsome, S. D., Tinker, M. T., Monson, D. H., Oftedal, O. T., Ralls, K., e Staedler, J. A. (2009). Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*, *90*(4), 961-974.
- Newsome, S. D., Yeakel, J. D., Wheatley, P. V., & Tinker, M. T. (2012). Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy*, *93*(2), 329-341.
- Nyström, M., Graham, N. A. J., Lokrantz, J., & Norström, A. V. (2008). Capturing the cornerstones of coral reef resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs*, *27*(4), 795-809.
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montana, C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, *152*(1), 179-189.
- Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (1997). Integrative models of nutrient balancing: application to insects and vertebrates. *Nutrition research reviews*, *10*(1), 151-179.
- Roos NC, Carvalho AR, Lopes PF, Pennino MG Mar Environ Res. 2015 Sep; 110():92-100.
- Ross, S. T. (1986). Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 352-388.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185:27–39.

Simberloff, D., & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual review of ecology and systematics*, 22(1), 115-143.

Skinner, C., Newman, S. P., Box, S., Narozanski, A., & Polunin, N. V. (2019). Chronic spearfishing may indirectly affect reef health through reductions in parrotfish bite rates. *Journal of fish biology*, 94(4), 585-594.

Skinner, C., Newman, S. P., Box, S., Narozanski, A., & Polunin, N. V. (2019). Chronic spearfishing may indirectly affect reef health through reductions in parrotfish bite rates. *Journal of fish biology*, 94(4), 585-594.

Steneck, R. S., & Dethier, M. N. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 476-498.

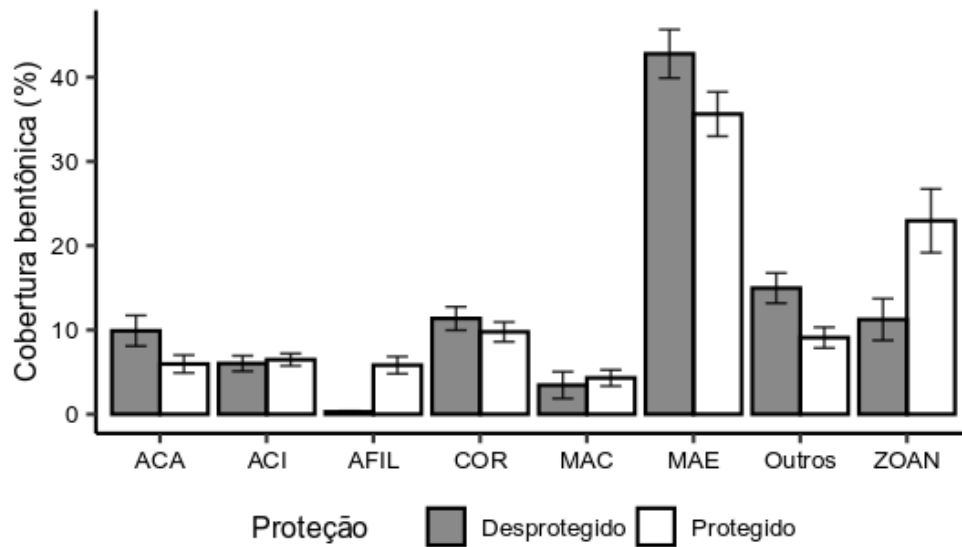
Tillberg CV, McCarthy DP, Dolezal AG, Suarez AV. Measuring the trophic

Turner, R., Ledwith, A., & Kelly, J. (2010). Project management in small to medium-sized enterprises: Matching processes to the nature of the firm. *International journal of project management*, 28(8), 744-755.

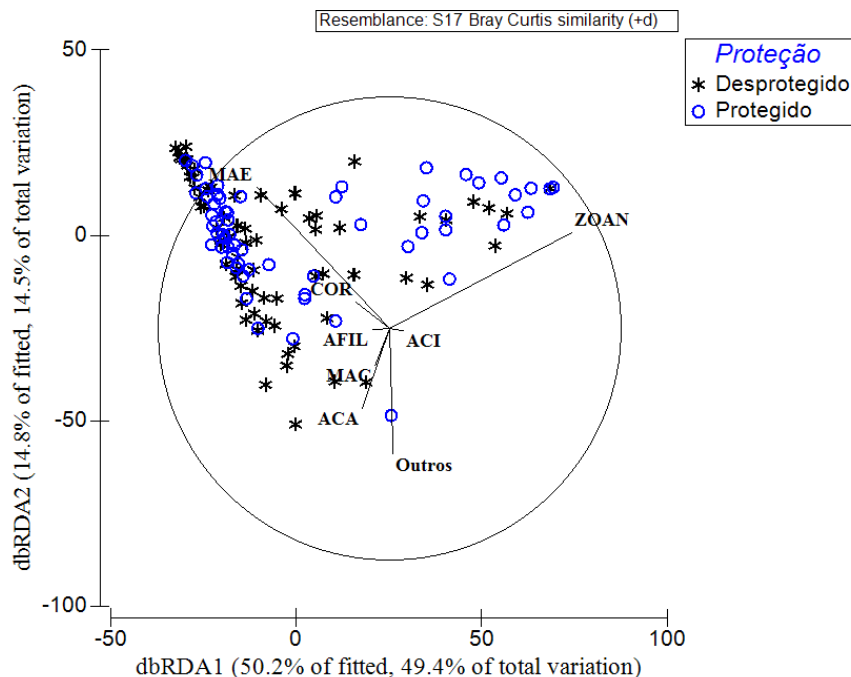
Williams, I., & Polunin, N. (2001). Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral reefs*, 19(4), 358-366.

Wolf N, Carleton SA, del Rio CM. Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Funct Ecol*. 2009; 23(1): 17–26.

Anexos



Anexo 1. Gráfico da média (\pm erro) da porcentagem de cobertura bentônica nos dois níveis de proteção (Desprotegido vs. Protegido). Os códigos das variáveis: MAE= Matriz de Alga Epilítica; ZOAN = Zoantídeo; AFIL = Alga filamentosa; ACI = Alga Calcária incrustante; MAC = Macroalga; ACA = Alga calcária articulada; COR = Coral e Outros = organismos que não se encaixam nos grupos citados.

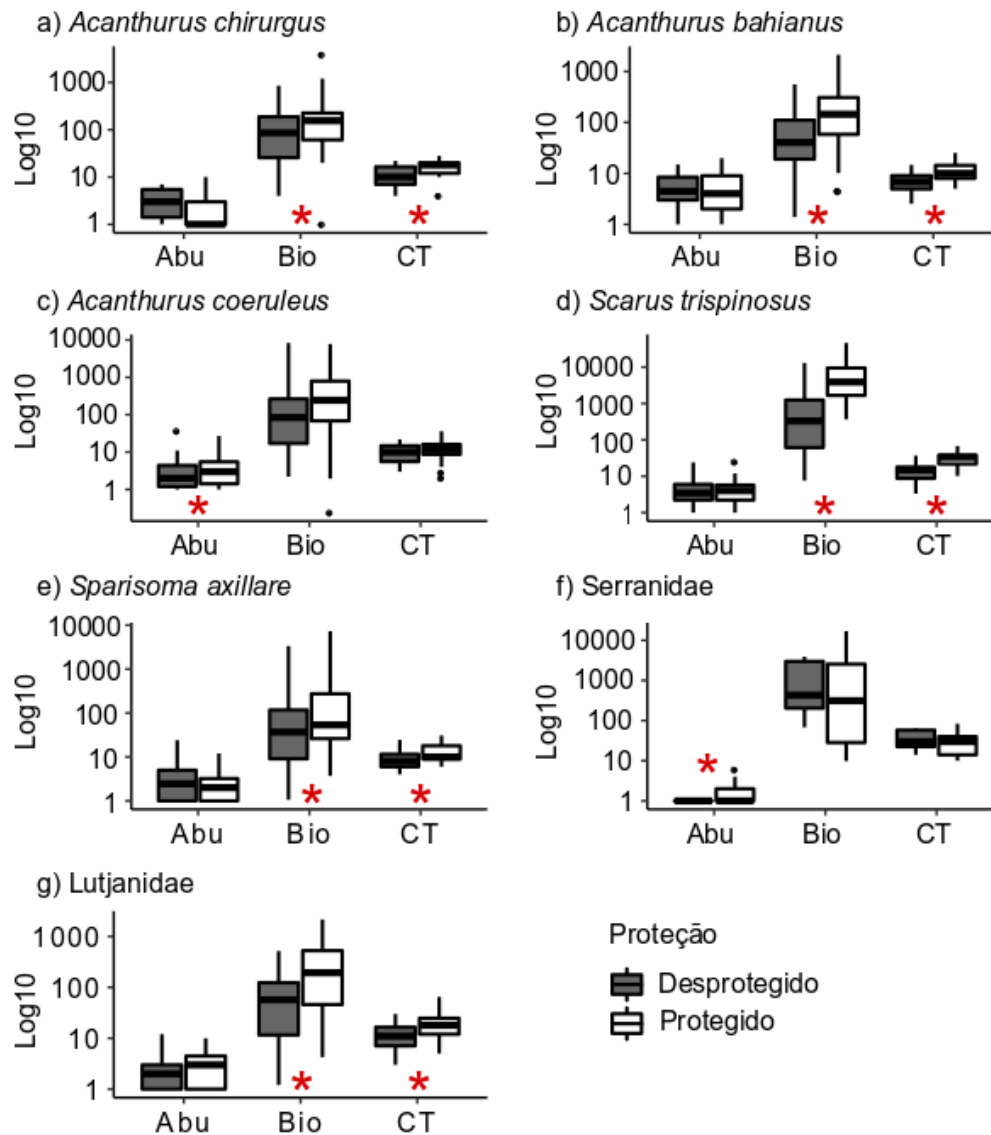


Anexo 2. Análise de redundância baseada em distância dbRDA das relações entre a os níveis de proteção e as variáveis resposta pelo DistLM. Os eixos descrevem a porcentagem de variação da seleção do modelo em termos de variação total dos níveis de proteção e os vetores representam as variáveis. Os códigos das variáveis: MAE= Matriz de Alga Epilítica; ZOAN = Zoantídeo; AFIL = Alga filamentosa; ACI = Alga Calcária incrustante; MAC = Macroalga; ACA = Alga calcária articulada; COR = Coral e Outros.

Anexo 3. Média (+ erro padrão) dos dados de censo visual subaquático referente aos indicadores de abundância expressa em número de indivíduos (n), biomassa expressa em

gramas (g), e comprimento expresso em centímetro (cm) para cada uma das localidades (protegido e desprotegido)

Espécie/Família	Proteção	Abundância	Comprimento (cm)	Biomassa (g)
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Protegido	9,5 ± 3,2	17,1 ± 0,9	144,1 ± 20,5
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Desprotegido	11,2 ± 2,5	11 ± 0,7	51,4 ± 8,1
<i>Acanthurus bahianus</i>	Protegido	30,3 ± 1,8	12,3 ± 0,5	60,1 ± 5,1
<i>Acanthurus bahianus</i>	Desprotegido	33,3 ± 7,4	6,7 ± 0,3	16 ± 2,3
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Protegido	24,5 ± 5,7	13,8 ± 0,6	145 ± 14
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Desprotegido	16,7 ± 10,3	14 ± 0,8	169,1 ± 19,5
<i>Scarus trispinosus</i>	Protegido	20 ± 5,4	30,3 ± 1,4	1569,1 ± 186,1
<i>Scarus trispinosus</i>	Desprotegido	21,8 ± 4,7	13,8 ± 1,1	320,6 ± 71,5
<i>Sparisoma axillare</i>	Protegido	14,8 ± 4,9	17,9 ± 1,1	231,5 ± 31
<i>Sparisoma axillare</i>	Desprotegido	19,3 ± 6,5	10,3 ± 0,6	56,1 ± 11,7
Serranidae	Protegido	5,7 ± 1,3	37,8 ± 4,7	2012 ± 676,3
Serranidae	Desprotegido	1,2 ± 0,5	38,6 ± 7,9	154,1 ± 631,1
Lutjanidae	Protegido	17 ± 3,1	20,1 ± 2,6	228,4 ± 84
Lutjanidae	Desprotegido	14,7 ± 2,9	11,2 ± 1,1	52,3 ± 30,5



Anexo 4. Mediana +/- o erro padrão dos dados de abundância (Abu), biomassa (Bio) e comprimento total (CT) das cinco espécies de peixes herbívoros (a, b, c, d e e) e das duas famílias de potenciais predadores (f e g) frente ao fator proteção. Asterisco vermelho (*) representa diferenças significativas entre ambiente protegido e desprotegido, evidenciadas por meio da análise de permutação (PERMANOVA).

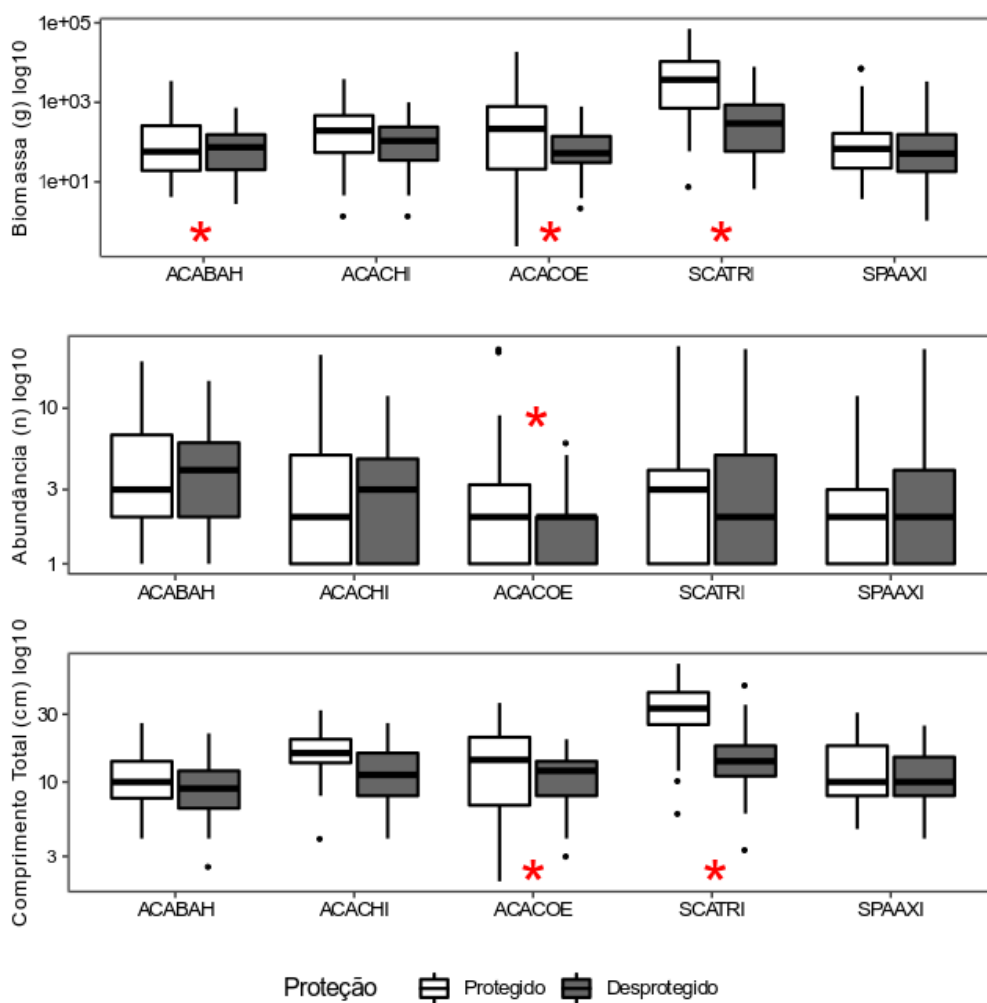
Anexo 5: Resultados do teste *a posteriori* mostrando a comparação par a par das espécies, baseado na taxa de forrageamento. Diferenças significativas estão indicadas por valores em negrito. Os códigos referente as espécies são; ACACHI = *Acanthurus chirurgus*, ACABAH = *Acanthurus bahianus*, ACACOE = *Acanthurus coeruleus*, SCATRI = *Scarus trispinosus* e SPAAXI = *Sparisoma axillare*.

Grupos	t	P(perm)
ACACHI, ACABAH	0.51	0.81
ACACHI, ACACOE	0.42	0.88
ACACHI, SCATRI	0.80	0.52
ACACHI, SPAAXI	3.33	0.00
ACABAH, ACACOE	0.67	0.66
ACABAH, SCATRI	1.29	0.17

ACABAH, SPAAXI	3.09	0.00
ACACOE, SCATRI	0.90	0.44
ACACOE, SPAAXI	3.07	0.00
SCATRI, SPAAXI	4.37	0.00

Anexo 6: Medidas de amplitude de nicho trófico das espécies no ambiente protegido e desprotegido, utilizando índice de Levin's.

Proteção	<i>A.chirurgus</i>	<i>A.bahianus</i>	<i>A.coeruleus</i>	<i>S. trispinosus</i>	<i>S.axillare</i>
Protegido	0.026	0.008	0.044	0.039	0.078
Desprotegido	0.032	0.042	0	0.03	0.09



Anexo 7. Mediana +/- o erro padrão da biomassa, abundância e comprimento total (CT) das cinco espécies de peixes herbívoros amostradas; ACABAH = *A.bahianus*; ACACHI = *A.chirurgus*; ACACOE = *A.coeruleus*; SCATRI = *S.trispinosus*; SPAAXI = *S.axillare*. Asterisco vermelho (*) representa diferenças significativas entre ambiente protegido e desprotegido, evidenciadas por meio da análise de permutação (PERMANOVA).

Anexo 8: PERMANOVA multivariada da porcentagem de cobertura bentônica com o fator proteção

Fatores	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
Proteção	1	8891.6	8891.6	5.78	< 0.05
Resíduo	286	4.3944	1536.5		

Anexo 9. Média (+ erro padrão) da porcentagem de cobertura bentônica entre ambiente protegido (Arquipélago dos Abrolhos) e desprotegido (Parcel das Paredes).

Grupos bentônicos	Protegido	Desprotegido
Alga Coriácea (CORI)	0.75 ± 0.32	0.01 ± 0.01
Alga Corticada (CORT)	1.87 ± 0.51	0.41 ± 0.19
Alga Filamentosa (FILA)	6.11 ± 0.87	0.32 ± 0.07
Alga Foliácea (FOLI)	0.80 ± 0.19	1.73 ± 0.79
Alga Globosa (GLOB)	0.28 ± 0.12	0.29 ± 0.17
Calcária articulada (CAA)	3.79 ± 0.58	6.35 ± 1.01
Calcária incrustante (CAIN)	7.20 ± 0.61	4.24 ± 0.52
Matriz de Alga Epilítica (MAE)	42.65 ± 1.81	46.62 ± 1.98
Cianobactérias (CIAN)	1.48 ± 0.27	0.97 ± 0.17
Echinoidea (ECHI)	0.05 ± 0.02	0.01 ± 0.00
Esponja (ESPO)	2.90 ± 0.35	3.15 ± 0.35
Octocorais (OCTO)	0.82 ± 0.40	3.07 ± 0.59
Corais Pétreos (COPE)	11.86 ± 0.93	12.31 ± 0.97
Zoantídeo (ZOAN)	15.42 ± 2.19	14.56 ± 2.10
Hidrocoral (HIDR)	0.77 ± 0.28	3.10 ± 0.73
Outros (OT)	3.24 ± 0.38	2.86 ± 0.47

Anexo 10. Métricas de nicho isotópico para as duas comunidades: Protegido (PARNA Abrolhos) e Desprotegido (Parcel das Paredes). NR = faixa de N¹⁵, CR = faixa de C¹³, TA = área da elipse, CD = Distância média para centróide, MNND = Distância média da vizinhança mais próxima e SDNND = Desvio padrão da distância da vizinhança mais próxima.

	Protegido	Desprotegido
NR	1.432	1.915
CR	5.588	1.78
TA	2.69	1.101
CD	1.704	0.881
NND	1.448	0.637

Anexo 11. Valores das métricas estabelecidas por Layman (2007), geradas pelo modelo SIBER (Jackson 2011). **TA** = área total, **SEAc** = área padrão da elipse corrigida. Para as cinco espécies e **SEAb** = Standard Ellipse Bayseniana; **ACACHI** = *Acanthurus chirurgus*, **ACABAH** = *Acanthurus bahianus*, **ACACOE** = *Acanthurus coeruleus*, **SCATRI** = *Scarus trispinosus* e **SPAAXI** = *Sparisoma axillare*; nos dois ambientes (protegido e desprotegido).

	Protegido	ACACHI	ACABAH	ACACOE	SPAAXI	SCATRI
TA			15,77	6,29	4,38	0,54
SEAc		23,13	5,65	3,89	0,52	1,33
SEAb		15,69	5,38	2,96	0,38	2,13
	Desprotegido	ACACHI	ACABAH	ACACOE	SPAAXI	SCATRI
TA			0,50	0,78	0,44	1,33
SEAc		0,46	0,87	0,46	1,25	0,51
SEAb		0,35	0,62	0,32	0,91	0,37