



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”**



**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA**

SABRINA LUIZA RABELO

**ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE PEIXES RECIFAIS AO LONGO DO
GRADIENTE DE PROFUNDIDADE DO ARQUIPÉLAGO FERNANDO DE
NORONHA, BRASIL.**

**São Vicente - SP
2025**



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”**



**INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
CÂMPUS DO LITORAL PAULISTA**

SABRINA LUIZA RABELO

**ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE PEIXES RECIFAIS AO LONGO DO
GRADIENTE DE PROFUNDIDADE DO ARQUIPÉLAGO FERNANDO DE
NORONHA, BRASIL**

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao Instituto de Biociências da UNESP – Campus do Litoral Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título bacharel em Ciências Biológicas, com habilitação em Biologia Marinha.

Orientador: Prof. Dr. Hudson Tercio Pinheiro

Coorientador: Dr. Gabriel Soares de Araujo

**São Vicente - SP
2025**

R114e

Rabelo, Sabrina Luiza

Estrutura da comunidade de peixes recifais ao longo do gradiente de profundidade do Arquipélago Fernando de Noronha, Brasil / Sabrina Luiza

Rabelo. -- São Vicente, 2025

40 p. : il., tabs., mapas

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) -
Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, São
Vicente

Orientador: Hudson Tercio Pinheiro

Coorientador: Gabriel Soares de Araujo

1. Ecologia marinha. 2. Áreas protegidas. 3. Peixes marinhos. I. Título.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus, por me guiar em um caminho de amor, por ser meu refúgio e fortaleza, e por suas maravilhas no profundo, que me movem para este trabalho.

Aos meus pais, por me proporcionarem as condições necessárias para que eu pudesse concluir todas as disciplinas da graduação, mesmo diante de muitos desafios e das longas jornadas de trabalho. Obrigada por protegerem esse sonho com seu apoio, e por sonharem junto comigo. Em especial ao meu pai, meu professor de biologia que me inspira com sua força diária, com seu dom para fazer tantos alunos a gostarem das ciências da natureza, e por me ensinar a fazer sempre o melhor que posso, em tudo que me disponho a fazer. Pai e mãe, amo vocês incondicionalmente.

Aos meus sobrinhos Davi, Heloísa e Benício, que são a minha grande alegria. Obrigada por me permitirem sentir o amor mais puro, por me conectarem a minha criança interior e gostarem tanto das minhas histórias muito longas. Amo ser a Tia Sabrina de vocês.

Aos meus avós, vó Elza e vô Nardo, por sempre me oferecerem um abraço de amor em todas as minhas fases. Por me ouvirem com carinho, por demonstrarem seu afeto mesmo em nossas brincadeiras, e por me ensinarem, continuamente, os valores da humildade, união e perseverança.

Ao meu vô Dico, que hoje vive em meu coração, fonte de sabedoria e dono do coração mais generoso que já conheci. Seu lema, “A disciplina é a base de todas as coisas”, segue me inspirando a focar nos meus objetivos. Te admiro imensamente. Eternas saudades.

Aos meus familiares, irmãos, primos e tios, por serem uma base sólida que posso sempre contar. Amo vocês com tudo de mim. Agradecendo em especial à Tia Renata, pelo carinho, conselhos, e suporte emocional sempre que precisei.

Aos meus amigos, por dividirem comigo os desafios e as alegrias da vida, que torcem, apoiam e exercem sua amizade de perto ou de longe, meu sincero obrigada.

Ao meu orientador, por prontamente me receber para integrar seu laboratório, por me auxiliar com seu amplo conhecimento e experiência, pela paciência ao longo do processo e por proporcionar inúmeros aprendizados.

Ao meu co-orientador Gabriel, e aos colegas de laboratório Guilherme e Esteban, por serem uma equipe, sempre dispostos a tirar dúvidas, motivar e contribuir significativamente com a construção de novos conhecimentos.

À UDESC, instituição onde desenvolvi um crescente interesse pela biologia marinha. Em especial ao professor Jorge, que, com suas aulas de ecologia e conversas após a aula, me motivava a acreditar mais em mim e no meu potencial.

À UNESP, onde dei continuidade ao meu sonho e vivi muitos aprendizados. Agradeço aos professores, servidores e à coordenação pelo apoio e suporte ao longo desses anos de graduação e desenvolvimento deste trabalho.

Por fim, agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP – Processo nº 2024/13716-9), agência financiadora que concedeu a bolsa de estudos, contribuindo com minhas despesas durante o desenvolvimento deste trabalho. E ao CEBIMar, servidores administrativos, técnicos, colaboradores e colegas de outros laboratórios, obrigada pelo acolhimento e suporte oferecidos desde o início do projeto.

Resumo

O Arquipélago de Fernando de Noronha abriga a mais rica ictiofauna recifal entre as ilhas oceânicas do Atlântico Sul; no entanto, os estudos sobre a estrutura das comunidades de peixes recifais da região têm se restringido aos recifes rasos. Este estudo avaliou a estrutura das comunidades de peixes ao longo do gradiente de profundidade recifal, abrangendo os estratos rasos (≤ 30 m) e mesofóticos (30–111 m). Os efeitos da profundidade sobre as características ecológicas da comunidade (riqueza, abundância e biomassa), bem como sobre a composição trófica, taxonômica e a estrutura de tamanho dos peixes, foram analisados utilizando dados de censos visuais subaquáticos realizados no arquipélago. No total, foram registradas 63 espécies pertencentes a 27 famílias ao longo do gradiente de profundidade. Os resultados revelaram variações significativas da comunidade de peixes recifais entre os estratos de profundidade, com destaque para o mesofótico superior, que apresentou os maiores valores para biomassa, e valores de abundância e riqueza semelhantes aos dos ambientes rasos. Os dados de distribuição das espécies sugerem um forte gradiente de transição, onde o mesofótico superior apresenta um grande número de espécies exclusivas, mas também compartilha espécies com ambientes rasos e mesofóticos inferiores. Em termos de estrutura trófica, planctívoros foram mais abundantes em todos estratos de profundidade, mas apresentaram maior biomassa nos recifes mais profundos. Peixes herbívoros e onívoros, por outro lado, predominaram no ambiente raso; consumidores de invertebrados móveis e macro-carnívoros foram mais representativos no mesofótico superior, enquanto consumidores de invertebrados sésseis foram mais abundantes no mesofótico inferior. A família Epinephelidae apresentou aumento progressivo de abundância com a profundidade, sendo a mais representativa no mesofótico inferior, enquanto Labridae apresentou declínio nesse gradiente, com maior contribuição nos recifes rasos. As espécies que se destacaram como mais associadas a determinados estratos foram *Melichthys niger* (raso), *Holocentrus adscensionis* (mesofótico superior) e *Chromis vanbeberae* (mesofótico inferior). Os recifes mesofóticos apresentaram composição distinta, com ocorrência de espécies endêmicas e exclusivas, além de maior frequência de indivíduos de grande porte, mas permanecem fora dos limites da proteção integral nas áreas além da isóbata de 50 m. Esses achados reforçam a importância de considerar os ambientes mesofóticos nas estratégias de conservação e manejo da biodiversidade recifal do arquipélago.

Palavras-chave: Áreas Marinhas Protegidas; Conservação marinha; Ictiofauna marinha; Ilhas oceânicas; Recifes mesofóticos.

Abstract

The Fernando de Noronha Archipelago harbors the richest reef ichthyofauna among the oceanic islands of the South Atlantic; however, studies on the structure of reef fish communities in the region have been restricted to shallow reefs. This study assessed the structure of fish communities along the reef depth gradient, encompassing shallow (≤ 30 m) and mesophotic (30–111 m) strata. The effects of depth on ecological community characteristics (species richness, abundance, and biomass), as well as on trophic composition, taxonomic composition, and fish size structure, were analyzed using data from underwater visual censuses conducted in the archipelago. In total, 63 species belonging to 27 families were recorded along the depth gradient. The results revealed significant variations in the reef fish community among depth strata, with the upper mesophotic zone standing out, which exhibited the highest biomass values and abundance and richness values similar to those of shallow environments. Species distribution data suggest a strong transition gradient, where the upper mesophotic zone harbors a large number of exclusive species but also shares species with both shallow and lower mesophotic environments. In terms of trophic structure, planktivores were more abundant across all depth strata, but showed greater biomass in deeper reefs. Herbivorous and omnivorous fish, on the other hand, predominated in the shallow environment; mobile invertebrate feeders and macro-carnivores were more representative in the upper mesophotic zone, while sessile invertebrate feeders were more abundant in the lower mesophotic zone. The family Epinephelidae showed a progressive increase in abundance with depth, being the most representative in the lower mesophotic zone, whereas Labridae exhibited a decline along this gradient, with a greater contribution in shallow reefs. The species most notably associated with specific strata were *Melichthys niger* (shallow), *Holocentrus adscensionis* (upper mesophotic), and *Chromis vanbeberae* (lower mesophotic). Mesophotic reefs displayed a distinct composition, with the occurrence of endemic and exclusive species, in addition to a higher frequency of large-bodied individuals, but remain outside the limits of full protection in areas beyond the 50 m isobath. These findings reinforce the importance of considering mesophotic environments in conservation and management strategies for the archipelago's reef biodiversity.

Keywords: Marine Protected Area; Marine conservation; Marine ichthyofauna; Mesophotic coral ecosystems; Oceanic islands.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	7
2. OBJETIVOS	
2.1. Objetivo geral.....	9
2.2. Objetivos específicos.....	10
3. METODOLOGIA	
3.1. Área de estudo.....	10
3.2. Base de dados.....	11
3.3. Análise de dados.....	12
4. RESULTADOS	
4.1. Efeitos da profundidade na abundância, biomassa e riqueza de peixes recifais.....	15
4.2. Efeitos da profundidade na estrutura da comunidade.....	17
5. DISCUSSÃO.....	28
5.1. Atributos ecológicos mudam com a profundidade.....	29
5.2. Estrutura trófica e taxonômica - Gradiente de mudança.....	31
5.3. <i>Cross-shelf</i>	33
7. CONCLUSÃO E PERSPECTIVAS DE CONSERVAÇÃO.....	33
6. REFERÊNCIAS.....	34

1. INTRODUÇÃO

Ilhas oceânicas são áreas emersas formadas a partir do assoalho oceânico, produtos de atividades vulcânicas submarinas e de outros processos tectônicos, como a ascensão magmática gerada em limites de placas (Thornton, 2007). Diferentemente das ilhas costeiras, conectadas geologicamente à plataforma continental, as ilhas oceânicas apresentam maior isolamento geográfico em relação ao continente, e a maioria da sua biodiversidade insular é oriunda de imigrações, com uma alta proporção de espécies endêmicas, o que intensifica o interesse acerca da formação, estruturação e evolução da biota de ilhas remotas (Thornton, 2007; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).

No sistema marinho, os ambientes recifais concentram a maior biodiversidade (Bellwood & Hughes, 2001; Martínez et al., 2007; Knowlton & Jackson, 2017), sendo responsáveis por serviços ecossistêmicos que reverberam amplos suportes à vida e bem-estar de populações humanas (Pellowe et al., 2023; Woodhead et al., 2019). Quando presentes em regiões isoladas, como ilhas oceânicas, esses ecossistemas tornam-se particularmente singulares em sua biodiversidade, com altos níveis de endemismo (Vaske Jr et al., 2005; Pinheiro et al., 2018). Estudos demonstram que a riqueza da ictiofauna recifal insular está positivamente relacionada ao tamanho e à idade da ilha (Hachich et al., 2015; Quimbayo et al., 2019), seguindo premissas da Teoria da Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967).

A ictiofauna recifal tropical representa o grupo mais diverso de vertebrados marinhos (Kulbicki et al., 2013). Os peixes são componentes conspícuos dos recifes, que desempenham papel crucial na estruturação da comunidade e na ciclagem energética desses ecossistemas (Bellwood & Wainwright, 2001). A biomassa total e a riqueza das assembleias de peixes estão entre as principais características ecológicas que regulam os serviços ecossistêmicos prestados pelos recifes (Pellowe et al., 2023). Por outro lado, impactos antrópicos são fatores de forte influência negativa na biomassa das assembleias de peixes recifais em ilhas oceânicas e ambientes recifais de todo o mundo (Quimbayo et al., 2019).

O Brasil possui quatro ilhas oceânicas tropicais, entre elas, destaca-se o Arquipélago de Fernando de Noronha, localizado a 345 km da costa nordeste brasileira. Foi formado por processos magmáticos ao longo da Cadeia Fernando de Noronha (Gorini & Bryan, 1974; Almeida, 2006), e é considerado o mais antigo complexo insular oceânico brasileiro (\pm 12 milhões de anos; Cordani, 1970). Sua principal ilha, Fernando de Noronha, concentra uma população humana residente e atividades socioeconômicas, enquanto as demais ilhas

compõem uma área protegida de elevado valor ecológico. O Arquipélago de Fernando de Noronha apresenta a maior riqueza de peixes recifais entre as ilhas do Atlântico Sul (Pinheiro et al., 2018), totalizando 250 espécies de 77 famílias (Pimentel et al., 2020).

O Arquipélago de Fernando de Noronha está inserido em uma Unidade de Conservação (UC) de uso sustentável, a Área de Proteção Ambiental Fernando de Noronha – Rocas – São Pedro e São Paulo (Brasil, 1986), correspondente à Categoria VI da IUCN, onde a pesca é permitida com algumas restrições (ICMBio, 2017). Contudo, em 70% da área de sua ilha principal, e abrangendo todas as ilhas menores, é estabelecida uma UC de proteção integral, o Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha (Brasil, 1988), correspondente à Categoria II da IUCN, uma área de exclusão à pesca, com limite demarcado pela isóbata de 50 m (Ibama, 1990).

Estudos anteriores sobre a estrutura e composição das comunidades de peixes recifais de Fernando de Noronha foram limitados à recifes rasos, não ultrapassando a isóbata de 20 m em suas zonas amostrais (Ilarri et al., 2017; Krajewski & Floeter, 2011). Estes estudos, entretanto, evidenciaram a relevância do nível de proteção na estrutura da comunidade de peixes, onde as áreas recifais de proteção integral, em detrimento de áreas de uso sustentável, se revelaram mais eficientes em gerar benefícios à diversidade e saúde da ictiofauna (Ilarri et al., 2017).

Estudos recentes sobre a biodiversidade de peixes, em contrapartida, ampliaram esse escopo batimétrico explorando as zonas mesofóticas (30-150 m) do arquipélago, e revelaram um aumento de 8,2% na riqueza de espécies registradas na região (Pimentel et al., 2020). Notavelmente, 74% dos novos registros de espécies foram obtidos em ecossistemas mesofóticos. Estes ambientes, ainda pouco explorados, são ecossistemas complexos que apresentam comunidades distintas e únicas (Rocha et al., 2018; Pinheiro et al., 2023a), onde cerca de 20% da ictiofauna recifal conhecida é restrita a essas zonas de profundidade (Rocha et al., 2018).

Embora os recifes mesofóticos estejam mais afastados da zona costeira, estudos revelam que não estão imunes às pressões humanas (Pinheiro et al., 2023b). Em Fernando de Noronha, resíduos plásticos e artefatos de pesca já foram observados nessas profundidades (Pimentel et al., 2020). Recentemente, a distribuição desigual do esforço de conservação em profundidade tem sido discutida, sendo as zonas mesofóticas e batial superior consideradas prioritárias para medidas de conservação, uma vez que, mundialmente, são regiões que apresentam altas pressões das atividades pesqueiras, e baixas coberturas de proteção (Jacquemont et al., 2024a).

A estrutura da ictiofauna recifal é influenciada por diversos fatores abióticos, incluindo a profundidade. Variações significativas na riqueza, composição trófica, biomassa e tamanho corporal dos peixes têm sido observadas ao longo de gradientes verticais (Krajewski & Floeter, 2011; Pinheiro et al., 2013; Loyola et al., 2024). Em recifes rasos, estudos já demonstraram mudanças estruturais marcantes com o aumento da profundidade, evidenciando correlações positivas e negativas na abundância de diferentes guildas tróficas (Loyola et al., 2023; Pinheiro et al., 2013). No entanto, poucos estudos sobre a estrutura das comunidades de peixes recifais estenderam-se aos recifes mais profundos. Trabalhos como o de Coleman et al. (2018), na ilha de Pohnpei, na Micronésia, e Jacquemont et al. (2024b), nas ilhas do Caribe, representam avanços importantes nesse sentido, fornecendo comparativos relevantes entre os estratos de profundidade. Coleman et al. (2018) apoiam a profundidade de 30 m como uma zona de transição entre os estratos raso e mesofóticos, e afirma que os ecossistemas recifais desses estratos devem ser considerados separadamente nas estratégias de gestão e conservação. Em concordância, Jacquemont et al. (2024b) destacam que a segregação vertical entre espécies atua como fator de impulsão para a distintividade e diversidade entre zonas de profundidade. Apesar dos avanços recentes em regiões como o Pacífico e o Caribe, ainda são escassos os estudos que abordam comparativamente a estrutura das comunidades de peixes recifais entre recifes rasos e mesofóticos no Atlântico Sul, especialmente em Fernando de Noronha. Essa lacuna é ainda mais evidente quando se considera o contexto do mosaico de unidades de conservação vigente na região, cuja distribuição da proteção não contempla plenamente os ecossistemas mesofóticos.

Diante desse contexto, este estudo tem como objetivo avaliar a estrutura das comunidades de peixes recifais ao longo de um amplo gradiente de profundidade no Arquipélago de Fernando de Noronha, abrangendo zonas rasas e mesofóticas, e considerando os diferentes níveis de proteção marinha. A partir disso, buscamos compreender como o efeito da profundidade e o regime de proteção influenciam as características ecológicas, a composição taxonômica e estrutura trófica da ictiofauna, com implicações para a conservação e manejo sustentável dos recifes da região.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral:

Este trabalho tem como objetivo avaliar a estrutura das comunidades de peixes recifais do Arquipélago de Fernando de Noronha ao longo de um gradiente de profundidade,

abrangendo desde recifes rasos eufóticos (≤ 30 m) até recifes mesofóticos (30-111m). Busca-se, pela primeira vez, entender como as comunidades de peixes recifais de Fernando de Noronha mudam de acordo com um amplo gradiente de profundidade, o que poderá auxiliar estratégias de gestão e conservação dos ecossistemas recifais do arquipélago, em especial os ecossistemas mesofóticos, que atualmente encontram-se em menor grau de proteção e suscetíveis a possíveis impactos negativos gerados por atividades pesqueiras.

2.2. Objetivos específicos:

1. Compreender a variação das características ecológicas da comunidade de peixes recifais (riqueza, abundância e biomassa) ao longo de um amplo gradiente de profundidade.

2. Analisar o efeito da profundidade na estrutura taxonômica e trófica, bem como das classes de tamanho e espécies endêmicas, da assembleia de peixes recifais do Arquipélago de Fernando de Noronha.

3. Fornecer subsídios para o manejo e conservação de ecossistemas recifais adicionando conhecimentos de áreas ainda pouco estudadas e não incluídas em níveis maiores de proteção.

3. METODOLOGIA

3.1. Área de estudo

O estudo foi realizado no Arquipélago Fernando de Noronha, distrito do estado de Pernambuco, alinhado à costa nordeste brasileira, mais precisamente sobre as coordenadas de 03°50'S 32°25'W (Krajewski, J.P. & Floeter, S.R., 2011). Os transectos de amostragem da comunidade de peixes recifais foram realizados em cinco locais diferentes, situados entre as regiões norte, sul e central do arquipélago, na costa sota-vento [NW], também denominada como “mar-de-dentro” (Figura 1). As amostras realizadas em ambientes rasos (≤ 30 m de profundidade), próximos à costa, compreendem pontos internos aos limites do Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha (Figura 1). Os pontos de amostragem em ambientes intermediários, entre 30 e 60 m de profundidade, estão situados próximos à borda do parque, enquanto os profundos (60-111 m de profundidade), mais distantes da costa, estão fora dos limites da área de proteção integral (Figura 1).

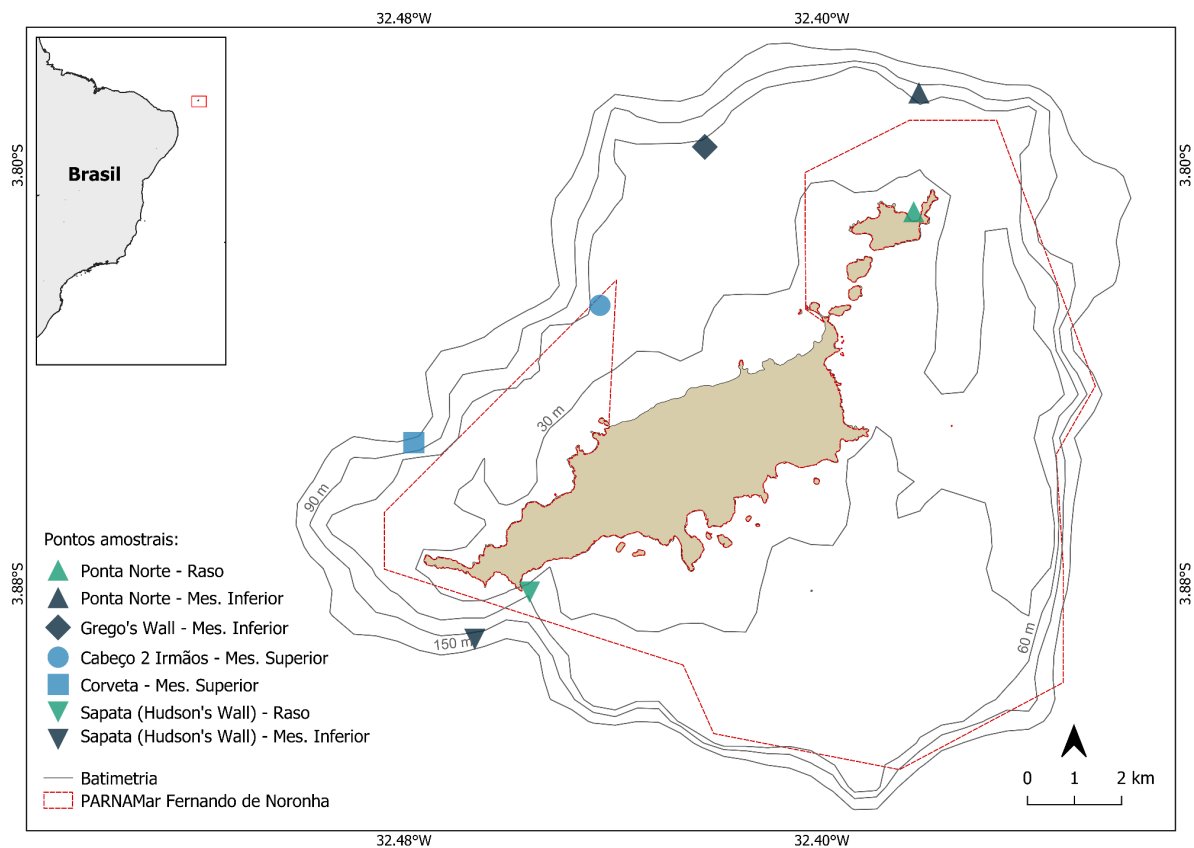


Figura 1. Localização e batimetria do Arquipélago Fernando de Noronha, indicando os pontos amostrados em cinco localidades distintas (formas geométricas) em diferentes profundidades (coloração), e a área da UC de proteção integral “Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha (PARNAMar Fernando de Noronha)”, demarcada pela linha tracejada vermelha. Mes. Superior: Mesofótico superior; Mes. Inferior: Mesofótico inferior.

3.2. Base de dados

Este estudo analisou uma base de dados de censos visuais subaquáticos obtidos durante uma expedição de 15 dias em outubro de 2019, que objetivou o levantamento das assembleias de peixes em uma ampla escala de profundidade no Arquipélago Fernando de Noronha (Pimentel et al., 2020). Os dados foram coletados em ambientes recifais, em diferentes zonas de profundidade através de mergulho técnico envolvendo equipamento de circuito fechado (rebreathers) e mistura gasosa TRIMIX. Foram amostrados ambientes na zona eufótica (recifes rasos com até 30 m de profundidade), e na zona mesofótica (entre 30 e 111 m de profundidade). A zona mesofótica ainda foi subdividida em mesofótica superior (entre 30 e 60 m), e mesofótica inferior (entre 60 m e 111 m) (Lesser et al., 2019). A amostragem visual ocorreu utilizando a abordagem de censos visuais subaquáticos, comumente utilizada em recifes costeiros brasileiros (Floeter et al., 2007; Morais et al., 2017). O procedimento é realizado a partir de transectos de 40 m², onde o pesquisador registra as

espécies de peixes ao longo de uma fita de 20 m de comprimento, em um raio de até 1 metro bilateralmente - distância em que a visibilidade é amplamente viável. O percurso do transecto é feito em dois momentos, durante o desenrolar da fita, onde o pesquisador registra, primeiramente, as espécies móveis pelágicas, que mais facilmente podem nadar para fora da área de transecto; e um segundo momento, após desenrolar, retorna do percurso de 20 m registrando as espécies de peixes de hábitos mais demersais e crípticos. O esforço amostral nas diferentes zonas de profundidade foi de 20 transectos em recifes rasos (zona eufótica), totalizando em 800 m² de área recifal amostrada, e 17 transectos em cada zona mesofótica, totalizando 680 m² de amostragem a zona mesofótica superior e 680 m² para a inferior.

3.3. Análise de dados

As espécies foram classificadas em grupos tróficos: herbívoros (HERB), macrocarnívoros (MCAR), onívoros (OMN), planctívoros (PLANK) e peixes que se alimentam de invertebrados móveis (MINV) e de invertebrados sésseis (SINV), conforme Morais et al. (2017). A biomassa foi estimada com base na classe de tamanho e na abundância de cada registro de espécie. Foi aplicada a equação $W = a \times TL^b$, onde W representa o peso estimado do indivíduo (em gramas), TL corresponde ao comprimento total (em centímetros), calculado a partir do ponto central de cada classe de tamanho, e a e b são os parâmetros específicos da espécie, obtidos na literatura (Froese & Pauly, 2024). A biomassa individual foi então multiplicada pela abundância observada no registro, resultando na biomassa total da espécie em cada ocorrência.

Para avaliar as variações nas características ecológicas da comunidade de peixes recifais ao longo do gradiente de profundidade, foram calculadas as médias e os erros padrão da riqueza (número de espécies por 40 m²), abundância (número de indivíduos por 40 m²) e biomassa (g/40 m²) para os transectos de cada estrato de profundidade (raso, mesofótico superior e mesofótico inferior). As análises estatísticas foram conduzidas no ambiente R (R Core Team, 2024). As diferenças entre os estratos de profundidade foram avaliadas por meio de Modelos Lineares Generalizados (GLMs), utilizando funções e distribuições apropriadas para cada tipo de variável. A riqueza de espécies e a biomassa foram modeladas com a função *glm()* do pacote *lme4* (Bates et al., 2015), com distribuição de *Poisson* para a riqueza e distribuição Gamma com ligação logarítmica para a biomassa. A abundância, devido à presença de superdispersão nos dados de contagem, foi modelada com a função *glm.nb()* do pacote *MASS* (Venables & Ripley, 2002), que ajusta modelos com distribuição Binomial Negativa. A adequação dos modelos foi verificada por meio da inspeção dos resíduos

normalizados utilizando a função *simulateResiduals()* do pacote *DHARMA* (Hartig, 2024). As comparações entre zonas de profundidade foram realizadas com a função *pairs()* do pacote *emmeans* (Lenth, 2024), que ajusta os valores de *p* para múltiplas comparações.

Modelos alternativos foram testados com a inclusão da complexidade do habitat como variável explicativa, tanto de forma aditiva quanto em interação com a profundidade. A comparação entre modelos GLMs foi realizada por meio da análise de deviance, com teste do qui-quadrado, utilizando a função *anova()*, e também com base nos valores do Critério de Informação de Akaike (AIC) e do coeficiente de determinação (R^2), estimados pela função *model_performance()* do pacote *performance* (Lüdecke et al., 2024). Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) foram ajustados com o objetivo de avaliar o potencial efeito aleatório associado ao local de mergulho. Para a riqueza e biomassa, os GLMMs foram ajustados com a função *glmer()* do pacote *lme4*; para a abundância, foi utilizada a função *glmer.nb()* do mesmo pacote. A comparação entre os modelos GLM e GLMM foi realizada com base nos valores de AIC e R^2 , por meio da função *model_performance()*, e a relevância do efeito aleatório foi avaliada com a função *VarCorr()* do pacote *lme4*.

A ocorrência exclusiva ou sobreposta das espécies entre os estratos de profundidade foi avaliada com base em dados de presença/ausência, obtidos a partir da conversão dos registros de abundância. Foram identificadas as espécies exclusivas de cada estrato, consideradas aquelas cuja ocorrência foi registrada apenas em um dos estratos de profundidade. Além disso, foram determinadas as espécies compartilhadas entre dois ou mais estratos. A sobreposição entre conjuntos de espécies foi quantificada por meio de interseções e visualizada em um diagrama de Venn, utilizando os pacotes *VennDiagram* (Chen, 2022) e *ggvenn* (Gao, 2021). Essa abordagem contribuiu para a sugestão de padrões de conectividade e substituição de espécies ao longo do gradiente de profundidade.

As variações na composição trófica e taxonômica da comunidade de peixes recifais ao longo do gradiente de profundidade, foram avaliadas através de análises multivariadas com base em dados de abundância e biomassa. As análises foram realizadas separadamente para os níveis taxonômicos de famílias e espécies, e para os grupos tróficos. Os dados foram transformados por meio da padronização de Hellinger, utilizando a função *decostand()* do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2024), e posteriormente convertidos em matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis. A partir das matrizes, foram conduzidas análises de variância multivariadas permutacionais (PERMANOVA), por meio da função *adonis2()* do pacote *vegan*, considerando a profundidade como fator explicativo.

Para visualizar a distribuição dos grupos tróficos e das espécies mais associados a cada zona de profundidade, os resultados foram apresentados por meio de Análises de Coordenadas Principais (PCoA), com base na matriz de Bray-Curtis, utilizando a função *cmdscale()* da base do R. A visualização das espécies mais associadas a cada zona de profundidade nas PCoAs foi orientada pela análise de similaridade percentual (SIMPER), realizada com a função *simper()* do pacote *vegan*, que identificou as espécies com maior contribuição para a dissimilaridade entre os estratos. Foram consideradas as espécies que, em conjunto, representaram até 80% da dissimilaridade, e dentre essas, foram selecionadas as que apresentaram significância estatística ($p > 0,05$) para serem analisadas e utilizadas na inserção de vetores na PCoA. Para equilibrar a quantidade de vetores e melhor visualização gráfica da PCoA, as espécies selecionadas foram filtradas com base no coeficiente de determinação (R^2) da função *envfit()*. Para os dados de abundância, foram incluídas espécies com R^2 superior a 30%, e para biomassa, aquelas com R^2 acima de 20%, totalizando 9 e 8 espécies, respectivamente. A composição por famílias foi analisada por meio de um gráfico de abundância relativa (%), representando as oito famílias mais comuns de Fernando de Noronha, em diferentes profundidades, seguindo abordagem semelhante à realizada por Coleman et al. (2018). Todos os gráficos foram produzidos com as funções do pacote *ggplot2* (Wickham 2016).

Adicionalmente, foram realizadas análises da distribuição das classes de tamanho dos peixes recifais e da ocorrência de espécies endêmicas entre os estratos de profundidade. Para a análise de tamanho, os indivíduos foram agrupados em oito classes de comprimento total em cm (0–5, 5–10, 10–20, 20–30, 30–40, 40–50, 50–60 e >60), e a frequência relativa (%) por classe em estrato foi calculada. A última classe (>60 cm) incluiu indivíduos com até 120 cm de comprimento, sendo composta por 10 indivíduos com 60 cm e 8 indivíduos com tamanhos variando entre 65 e 120 cm. A variação na estrutura de classes de tamanho entre os estratos foram testadas por meio de uma PERMANOVA baseada em distâncias de Bray-Curtis (999 permutações), utilizando a função *adonis2()* do pacote *vegan*, e diferenças por classe de tamanho foram avaliadas por um teste qui-quadrado de independência, com inspeção dos resíduos padronizados, utilizando a função *chisq.test()* da base do R. A análise das espécies endêmicas foi realizada com base em uma lista de referência do sistema biogeográfico Fernando de Noronha – Rocas – São Pedro e São Paulo (modificado de Pinheiro et al., 2018). Para cada estrato, foram calculadas a média e o erro padrão da abundância total de espécies endêmicas, bem como a riqueza observada. A filtragem e organização dos dados foram conduzidas no R, gerando uma tabela final com os dados resumidos.

4. RESULTADOS

4.1 Efeitos da profundidade na abundância, biomassa e riqueza de peixes recifais

Foram registrados 4.512 indivíduos de peixes recifais, de 63 espécies pertencentes a 27 famílias, ao longo de um gradiente de profundidade entre 4 e 111 metros. As famílias com maior riqueza de espécies foram Labridae (10 spp.), Carangidae (7 spp.), Pomacentridae (6 spp.) e Epinephelidae (6 spp.).

A análise da variação das características ecológicas da comunidade ao longo do gradiente de profundidade evidenciou maior abundância e riqueza de espécies nos estratos raso e mesofótico superior, e maior biomassa no mesofótico superior (Figura 2). A abundância foi significativamente menor no estrato mesofótico inferior ($p < 0,05$), com abundância média de 56,23 ind./40m² ($\pm 10,38$), enquanto os estratos raso e mesofótico superior não diferiram significativamente entre si ($p = 0,96$), com abundâncias médias 94,4 ind./40m² ($\pm 11,74$) e 98,47 ind./40m² ($\pm 11,89$), respectivamente. A profundidade explicou 23,9% da variação na abundância. A riqueza de espécies seguiu o padrão da abundância, não apresentando diferenças significativas entre o raso e mesofótico superior ($p = 0,092$), e com mesofótico inferior com menor riqueza ($p < 0,05$). A profundidade explicou 67,8% da variância da riqueza. A riqueza média entre os transectos de cada estrato foi de 10 spp. ($\pm 0,52$) no raso, 12,29 spp ($\pm 0,77$) no mesofótico superior, e 6,17 spp ($\pm 0,44$) no mesofótico inferior. Em relação à biomassa, a profundidade explicou 25,2% da variação, e não foram observadas diferenças significativas entre os estratos raso e mais profundo ($p = 0,82$), mas ambos se diferenciam da zona mesofótica superior ($p < 0,05$). A biomassa média de cada estrato foi de 7.530,0 g (± 1.588) no raso, 16.003,4 g (± 2.451) no mesofótico superior e 6.372,7 g (± 1.381) (Figura 2; Tabela 1).

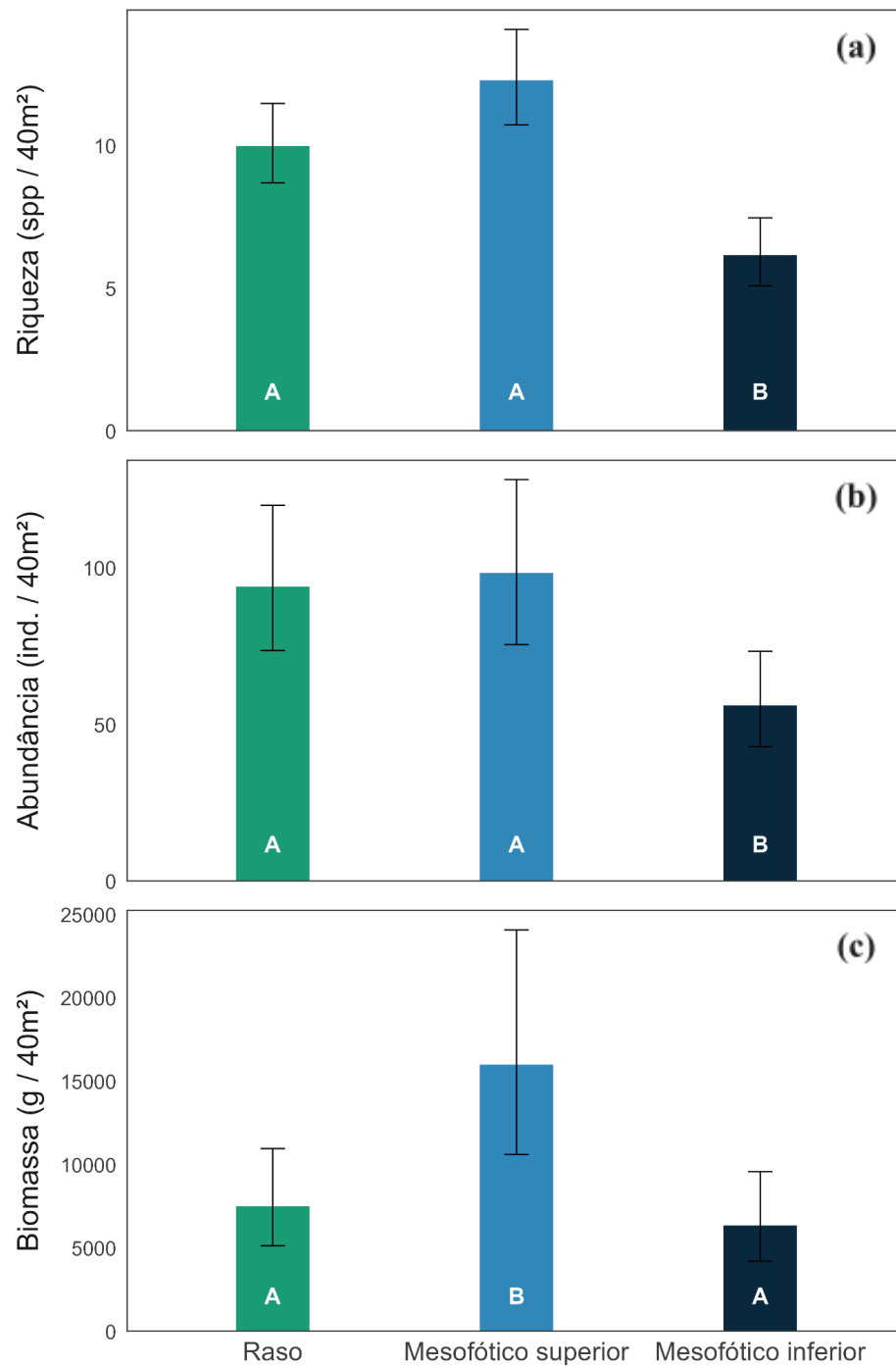


Figura 2. Valores estimados a partir dos modelos GLM para as variáveis ecológicas: Abundância (a), Riqueza (b) e Biomassa (c), em diferentes zonas de profundidade. As barras de erro representam limites de confiança de 95%. Letras brancas dentro das colunas indicam diferenças estatísticas entre grupos (teste *pairs()* com ajuste para múltiplas comparações).

Tabela 1. GLM. Resultados dos modelos lineares generalizados (GLM) para o efeito da profundidade sobre a abundância, riqueza e biomassa. Valores em negrito indicam significância estatística com $p < 0,05$. EP: erro padrão.

	Diferença estimada \pm EP	Estatística z	Valor de p
Abundância			
Raso - Mesofótico superior	-0.0454 \pm 0.183	-247	0.9668
Raso - Mesofótico inferior	-0.5148 \pm 0.185	-2.787	0.0147
Mesofótico superior - Mesofótico inferior	-0.5602 \pm 0.192	-2.919	0.0098
	Diferença estimada \pm EP	Estatística z	Valor de p
Riqueza			
Raso - Mesofótico superior	-0.207 \pm 0.0989	-2.088	0.0923
Raso - Mesofótico inferior	-0.482 \pm 0.1210	-3.998	0.0002
Mesofótico superior - Mesofótico inferior	-0.688 \pm 0.1200	-5.755	<.0001
	Diferença estimada \pm EP	Estatística t	Valor de p
Biomassa			
Raso - Mesofótico superior	-0.754 \pm 0.277	-2.718	0.0239
Raso - Mesofótico inferior	-0.167 \pm 0.277	-602	0.8199
Mesofótico superior - Mesofótico inferior	-0.921 \pm 0.288	-3.193	0.0067

Modelos aditivos incluindo a complexidade do habitat, tanto de forma aditiva quanto em interação com a profundidade, não melhoraram significativamente o ajuste para biomassa ($p = 0,079$) e riqueza ($p = 0,206$), mas influenciaram o modelo para abundância ($p = 0,0257$). Adicionalmente, a inclusão do local de mergulho como efeito aleatório em modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) não resultou em melhorias significativas nos ajustes dos modelos, indicando baixa variação espacial entre os locais amostrados.

4.2. Efeitos da profundidade na estrutura da comunidade

A profundidade apresentou efeito significativo na estrutura trófica, taxonômica e nas classes de tamanho da comunidade de peixes recifais (PERMANOVA, $p = 0,001$). Na composição trófica, 58,3% da variação na abundância dos grupos tróficos foi explicada pela profundidade, enquanto a análise baseada na biomassa apontou 52% da variação sendo explicada pela profundidade. Os planctívoros foram o grupo mais abundante em todas as zonas de profundidade (Figura 3.a.), porém, esse padrão não se refletiu na biomassa, cujos valores foram mais baixos e aumentaram com a profundidade (Figura 3.b.). A biomassa e a

abundância dos macrocarnívoros foram mais elevadas no mesofótico superior; entre os estratos raso e mesofótico inferior, a biomassa foi maior no raso, enquanto a abundância manteve-se semelhante entre ambos (Figura 3). Consumidores de invertebrados sésseis foram mais abundantes com o aumento da profundidade, porém em termos de biomassa destaca-se estrato intermediário (mesofótico superior) (Figura 3). No ambiente raso, herbívoros e onívoros foram mais representativos; no mesofótico superior, predominaram macro-carnívoros e consumidores de invertebrados móveis; e no mesofótico inferior, consumidores de invertebrados sésseis se mostraram mais associados (Figura 4).

A análise SIMPER corroborou os padrões tróficos observados ao longo do gradiente de profundidade (Tabela 2). No ambiente raso, a maior abundância de onívoros contribuiu significativamente para a dissimilaridade em relação aos estratos mesofóticos e a maior biomassa na dissimilaridade com o mesofótico inferior, enquanto a maior biomassa desse grupo contribuiu para a dissimilaridade com o mesofótico inferior. No mesofótico superior, a maior abundância e biomassa de consumidores de invertebrados móveis apresentou a maior contribuição para a dissimilaridade tanto com o raso quanto com o mesofótico inferior. Complementarmente, a maior ocorrência de macro-carnívoros, também diferenciou esse estrato do mesofótico inferior. Por fim, o mesofótico inferior se destacou pela maior presença de consumidores de invertebrados sésseis em relação aos demais estratos, característica que explicou sua dissimilaridade tanto em relação ao raso quanto ao mesofótico superior. Além disso, a redução acentuada de herbívoros, ausência de onívoros e maior biomassa de planctívoros contribuíram para sua diferenciação em relação ao ambiente raso.

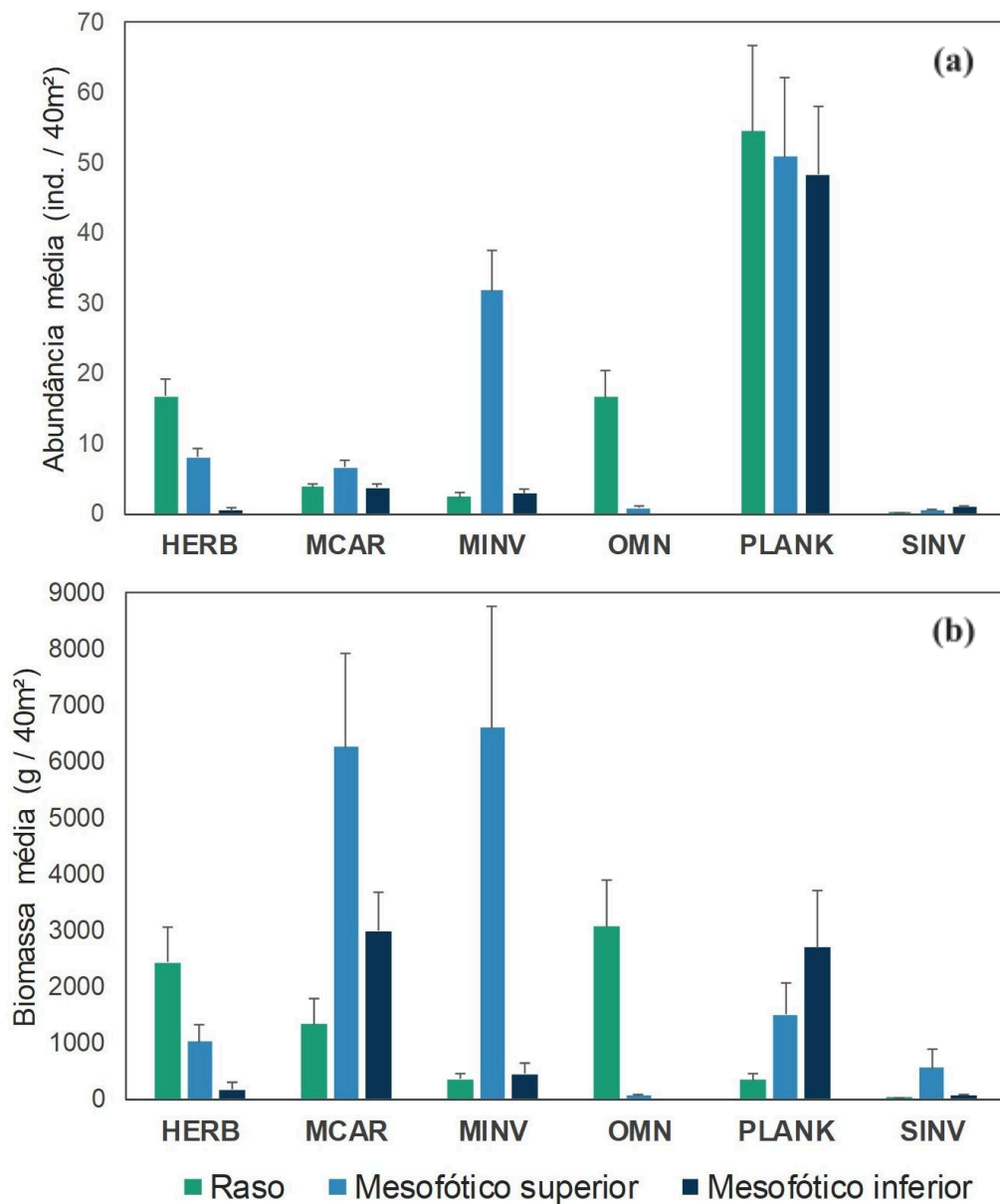


Figura 3. Abundância (a) e biomassa (b) (média \pm erro padrão) dos grupos tróficos de peixes recifais nos três estratos de profundidade. HERB: herbívoros; MCAR: macrocarnívoros; MINV: consumidores de invertebrados móveis; OMN: onívoros; PLANK: planctívoros; SINV: consumidores de invertebrados sésseis.

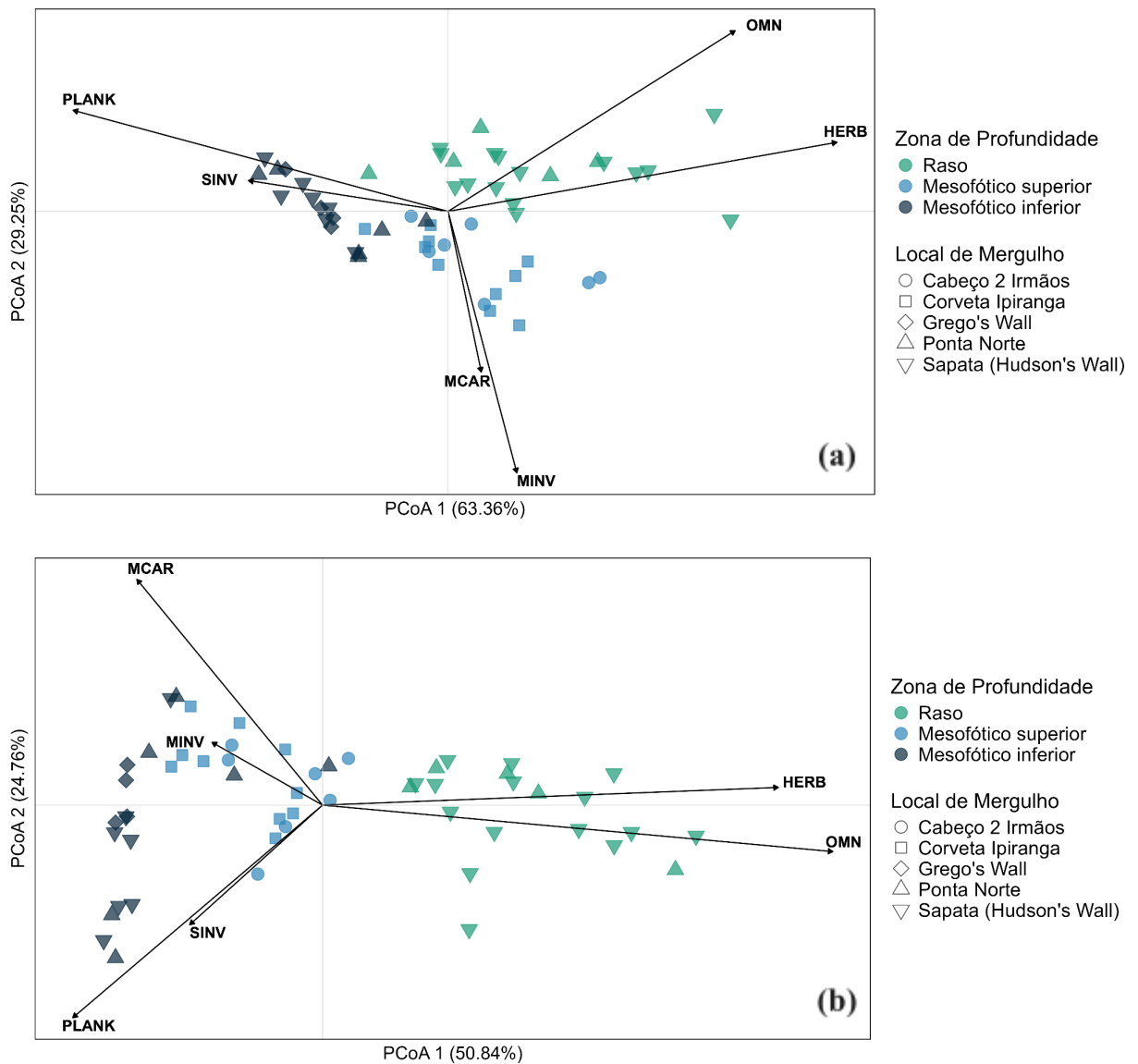


Figura 4. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) realizada com base na abundância (a) e biomassa (b) das guildas tróficas.

Tabela 2. SIMPER. Grupos tróficos com contribuição significativa ($p < 0,05$) para a dissimilaridade entre os estratos de profundidade, com base na dissimilaridade de Bray–Curtis.

Grupo trófico	Contrib. média (\pm DP)	Abund. média (ind./40m ²)	
<i>Raso versus Mesofótico superior</i>			
MINV	0.16 (\pm 0.10)	2.4	31.82
OMN	0.09 (\pm 0.08)	16.65	0.76
<i>Raso versus Mesofótico inferior</i>			
OMN	0.12 (\pm 0.12)	16.65	-
HERB	0.12 (\pm 0.09)	16.70	0.47
SINV	0.01 (\pm 0.01)	0.05	0.88

<i>Mesofótico superior versus Mesofótico inferior</i>			
Grupo trófico	Contrib. média (\pm DP)	Biomassa média (g)	
MINV	0.20 (\pm 0.13)	31.82	2.88
MCAR	0.03 (\pm 0.04)	6.59	3.71
SINV	0.01 (\pm 0.01)	0.41	0.88
<i>Raso versus Mesofótico superior</i>			
MINV	0.23 (\pm 0.22)	350.16	6604.82
SINV	0.04 (\pm 0.09)	14.96	558.96
<i>Raso versus Mesofótico inferior</i>			
OMN	0.21 (\pm 0.19)	3059.7	-
HERB	0.17 (\pm 0.13)	2434.43	165.77
PLANK	0.16 (\pm 0.18)	339.02	2700.7
<i>Mesofótico superior versus Mesofótico inferior</i>			
MINV	0.25 (\pm 0.23)	6604.82	451.34
SINV	0.04 (\pm 0.10)	558.96	69.05

Na composição por famílias, a profundidade explicou 33,9% da variação com base na abundância e 32,8% com base na biomassa. Os pomacentrídeos foram representativos em todas as zonas de profundidade, com abundância relativa variando entre 49,9% e 39,2%, sendo a família mais abundante no estrato raso e no mesofótico superior, e a segunda mais abundante no mesofótico inferior. A família Epinephelidae apresentou aumento progressivo de abundância com a profundidade, sendo a mais representativa no mesofótico inferior (41,9%) e a segunda no mesofótico superior (20,4%). Em sentido oposto, a família Labridae, também registrada em todas as profundidades, apresentou declínio na abundância relativa ao longo do gradiente, com sua maior contribuição no ambiente raso, onde foi a segunda mais abundante (16%). Os acanturídeos, embora menos abundantes, também ocorreram em todos os estratos, com maior concentração na zona rasa. Já a família Holocentridae foi a terceira mais representativa no mesofótico superior, apresentando abundância mais elevada nesse estrato em comparação aos demais (Figura 5).

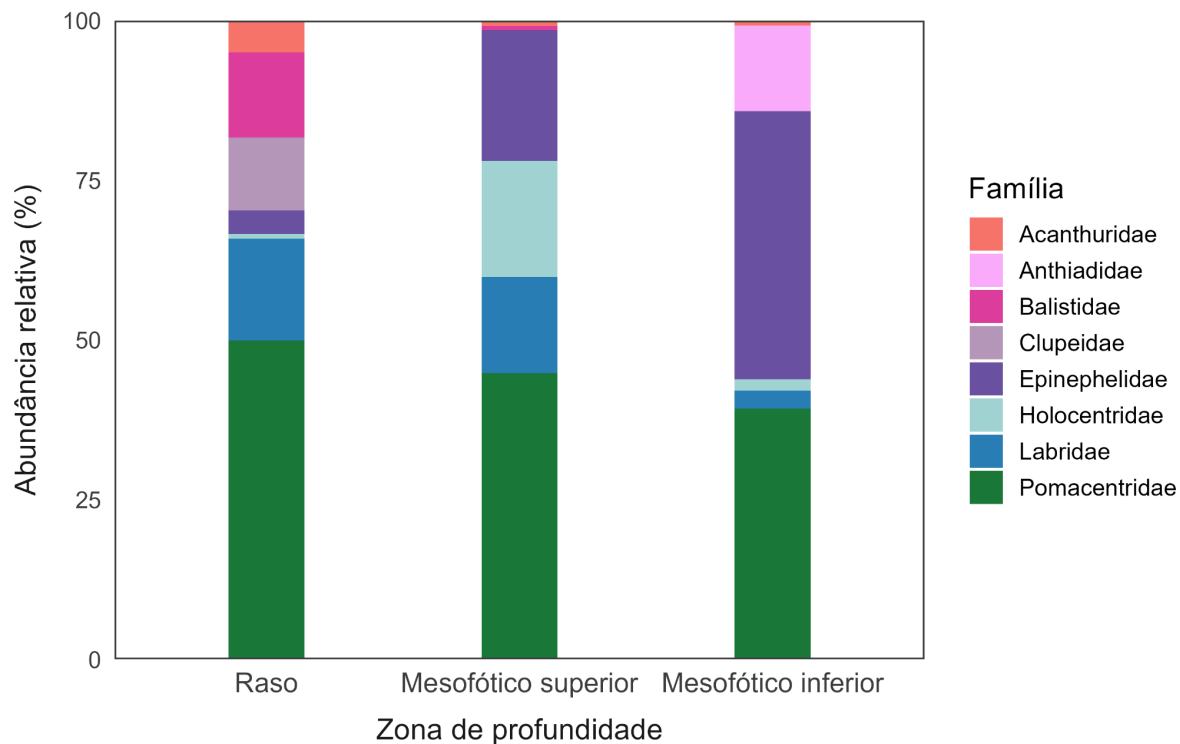


Figura 5. Abundância relativa das oito famílias mais comuns de peixes recifais nos diferentes estratos de profundidade no Arquipélago de Fernando de Noronha (PE).

Na composição de espécies, a profundidade foi responsável por 47,8% da variação observada na abundância e por 36% da variação com base na biomassa. A análise SIMPER identificou as espécies que mais contribuíram para a dissimilaridade da comunidade de peixes entre os estratos de profundidade (Tabela 3). A dissimilaridade da composição de espécies no ambiente raso, está muito correlacionada com a maior abundância e biomassa de algumas espécies, especialmente *Melichthys niger* e *Azurina multilineata*, como também com a ausência de espécies, como *Paranthias furcifer*. A espécie *Melichthys niger*, se mostrou amplamente concentrada em águas rasas, apresentando grande contribuição na dissimilaridade entre o raso e os mesofóticos com base na abundância, além de ter sido a principal espécie responsável pela dissimilaridade entre o raso e o mesofótico inferior, com base na biomassa. A espécie *Azurina multilineata*, registrada apenas nos estratos raso e mesofótico superior, foi responsável pela maior contribuição média para dissimilaridade entre o raso, onde teve maior abundância, e o mesofótico inferior, onde foi ausente. A espécie *Paranthias furcifer* também contribuiu para a dissimilaridade do estrato mesofótico inferior com o ambiente raso, porém sendo encontrada exclusivamente nos estratos mesofóticos, e apresentando maior densidade no estrato inferior. No ambiente mesofótico superior, a maior concentração da espécie *Holocentrus adscensionis*, teve forte correlação na dissimilaridade do estrato intermediário com os demais estratos, seguida da espécie *Caranx latus*, que, com base na biomassa,

apresentou a segunda maior contribuição para esta dissimilaridade. A dissimilaridade do mesofótico inferior com o superior está correlacionada com a maior abundância de *Paranthias furcifer*, *Chromis vanbeberae* e *Tosanoides aphrodite* no estrato mais profundo, sendo que as duas últimas apresentaram ocorrência exclusiva.

Com base no ordenamento multivariado (PCoA), corroborado pelas análises SIMPER, as espécies que se destacaram como mais associadas a determinados estratos foram: *Melichthys niger* (raso), *Holocentrus adscensionis* (mesofótico superior) e *Chromis vanbeberae* (mesofótico inferior) (Figura 6).

Tabela 3. SIMPER. Espécies de peixes com contribuição significativa ($p < 0,05$) para a dissimilaridade (acumulando 80% de contribuição) entre os estratos de profundidade, com base na dissimilaridade de Bray–Curtis, utilizando dados de abundância e biomassa.

Espécies	Contrib. média (±DP)	Abund. média (ind./40m²)	
<i>Raso versus Mesofótico superior</i>			
<i>Melichthys niger</i>	0.07 (±0.07)	11.75	0.59
<i>Holocentrus adscensionis</i>	0.05 (±0.09)	0.45	10.00
<i>Bodianus pulchellus</i>	0.04 (±0.04)	0.05	7.71
<i>Myripristis jacobus</i>	0.03 (±0.03)	0.15	5.53
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	0.03 (±0.04)	-	4.24
<i>Raso versus Mesofótico inferior</i>			
<i>Azurina multilineata</i>	0.21 (±0.19)	32.65	-
<i>Chromis vanbeberae</i>	0.12 (±0.14)	-	20.35
<i>Melichthys niger</i>	0.09 (±0.09)	11.75	0.00
<i>Thalassoma noronhanum</i>	0.08 (±0.07)	11.85	0.00
<i>Tosanoides aphrodite</i>	0.06 (±0.09)	-	6.53
<i>Stegastes rocasensis</i>	0.05 (±0.05)	6.75	0.00
<i>Mesofótico superior versus Mesofótico inferior</i>			
<i>Paranthias furcifer</i>	0.14 (±0.13)	15.24	20.35
<i>Chromis vanbeberae</i>	0.11 (±0.13)	-	20.35
<i>Holocentrus adscensionis</i>	0.06 (±0.10)	10	0.82
<i>Tosanoides aphrodite</i>	0.06 (±0.08)	-	6.53
<i>Bodianus pulchellus</i>	0.05 (±0.05)	7.71	1.18
<i>Myripristis jacobus</i>	0.04 (±0.04)	5.53	0.12
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	0.04 (±0.06)	4.24	-
Espécies	Contrib. média (±DP)	Biomassa média	
<i>Raso versus Mesofótico superior</i>			
<i>Holocentrus adscensionis</i>	0.10 (±0.16)	153.13	3161.16

<i>Caranx latus</i>	0.05 (± 0.13)	-	996.24
<i>Sphyraena barracuda</i>	0.04 (± 0.09)	145.8	799.31
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	0.04 (± 0.07)	-	645.36
<i>Pomacanthus paru</i>	0.03 (± 0.09)	-	548.19
<i>Haemulon parra</i>	0.03 (± 0.05)	-	603.38
<i>Mycteroperca bonaci</i>	0.03 (± 0.10)	-	855.70
<i>Carangoides</i>			
<i>bartholomaei</i>	0.03 (± 0.05)	54.16	554.95
<i>Trachinotus falcatus</i>	0.03 (± 0.11)	-	1036.83
<i>Raso versus Mesofótico inferior</i>			
<i>Melichthys niger</i>	0.20 (± 0.19)	2808.99	-
<i>Paranthias furcifer</i>	0.12 (± 0.15)	-	2074.56
<i>Dermatolepis inermis</i>	0.06 (± 0.11)	411.27	546.51
<i>Cephalopholis fulva</i>	0.05 (± 0.07)	480.08	154.21
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0.05 (± 0.08)	673.97	17.61
<i>Acanthurus coeruleus</i>	0.04 (± 0.07)	596.36	118.25
<i>Chromis vanbeebberae</i>	0.04 (± 0.07)	-	570.70
<i>Sparisoma frondosum</i>	0.03 (± 0.07)	374.6	29.92
<i>Caranx lugubris</i>	0.02 (± 0.04)	21.7	256.00
<i>Mesofótico superior versus Mesofótico inferior</i>			
<i>Holocentrus adscensionis</i>	0.10 (± 0.17)	3161.16	264.18
<i>Caranx latus</i>	0.05 (± 0.14)	996.24	-
<i>Sphyraena barracuda</i>	0.04 (± 0.10)	799.31	79.31
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	0.04 (± 0.08)	645.36	-
<i>Pomacanthus paru</i>	0.04 (± 0.10)	548.19	-
<i>Haemulon parra</i>	0.04 (± 0.06)	603.38	-
<i>Carangoides</i>			
<i>bartholomaei</i>	0.03 (± 0.05)	554.95	-
<i>Mycteroperca bonaci</i>	0.03 (± 0.10)	855.7	-
<i>Trachinotus falcatus</i>	0.03 (± 0.12)	1036.83	-
<i>Bodianus pulchellus</i>	0.02 (± 0.03)	497.84	166.30

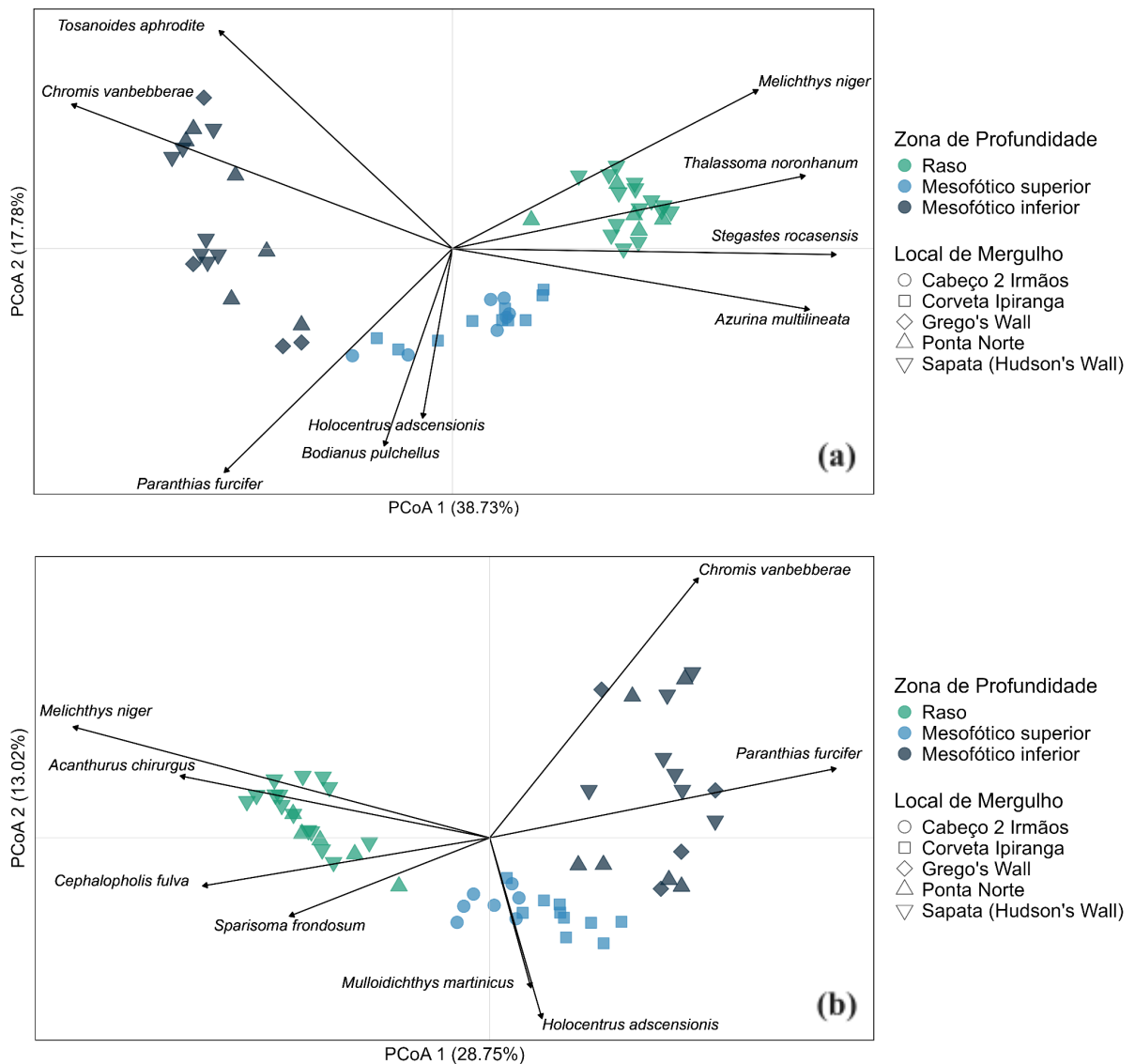


Figura 6. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) realizada com base na abundância (a) e biomassa (b) das espécies de peixes recifais. Para a abundância, foram plotadas as espécies com $R^2 \geq 30\%$ e significância estatística na análise SIMPER, totalizando 9 espécies. Para a biomassa, foram consideradas as espécies com $R^2 \geq 20\%$ e significância estatística na análise SIMPER, totalizando 8 espécies.

A análise da distribuição das espécies entre os estratos indicou que 13 espécies foram exclusivas do estrato raso, 15 do mesofótico superior e nove do mesofótico inferior. Outras sete espécies ocorreram nos estratos raso e mesofótico superior, duas nos estratos raso e mesofótico inferior, e seis entre os dois estratos mesofóticos. Um total de 11 espécies foi registrado nos três estratos. Considerando todas as combinações, o estrato raso apresentou 20 espécies compartilhadas com outros estratos, o mesofótico superior 24 e o mesofótico inferior 19 (Figura 7).

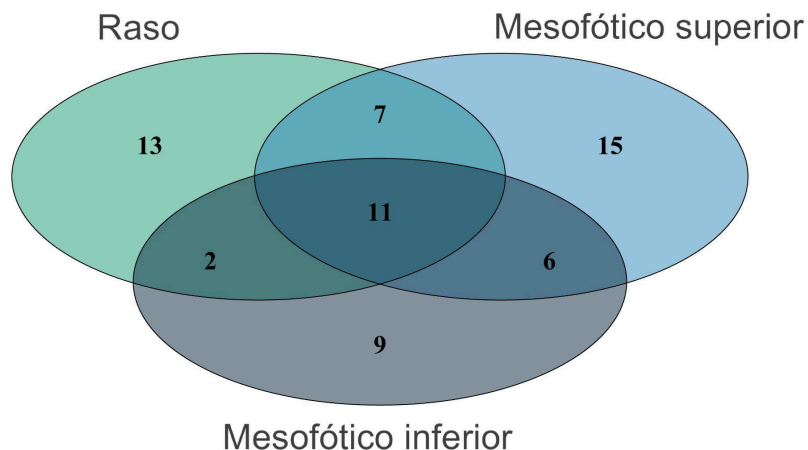


Figura 7. Diagrama de Venn representando a distribuição das espécies de peixes recifais entre os estratos analisados (raso, mesofótico superior e mesofótico inferior). Números indicam espécies com registro exclusivo ou compartilhado entre as profundidades.

A estrutura das classes de tamanho dos peixes recifais teve 13% de sua variação atribuída à profundidade. A frequência de indivíduos de grande porte (≥ 40 cm) foi maior nos ambientes mesofóticos. Em especial, a classe de tamanho entre 40 e 50 cm foi significativamente mais frequente no mesofótico inferior (resíduo padronizado > 2), indicando uma contribuição expressiva para a diferença observada. No mesofótico superior, observou-se uma concentração significativa de indivíduos entre 30 e 40 cm (resíduo > 2) e uma deficiência significativa na classe de 10 a 20 cm (resíduo < -2). Já na zona rasa, houve uma frequência significativamente menor de peixes entre 40 e 50 cm (resíduo < -2) (Figura 8; Tabela 4).

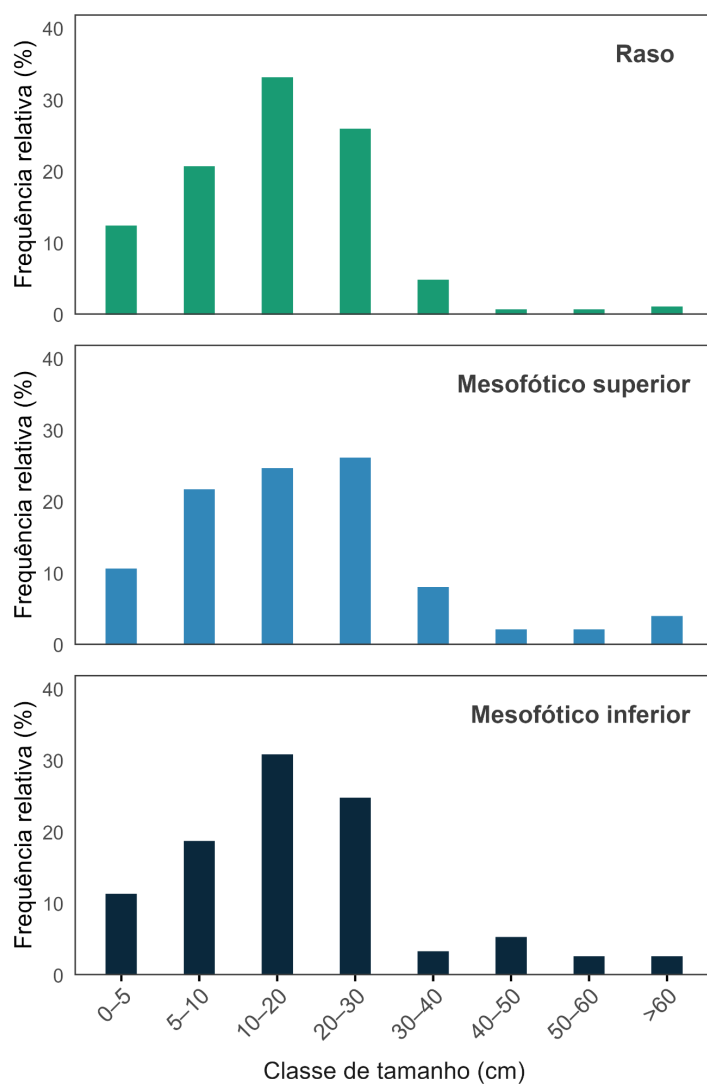


Figura 8. Distribuições de frequência das classes de tamanho da comunidade de peixes nas três zonas de profundidade (raso, mesofótico superior e mesofótico inferior).

Tabela 4. Resíduos padronizados por classe de tamanho e zona de profundidade. Resíduos obtidos do teste qui-quadrado.

Classe de tamanho (cm)	Raso	Mesofótico superior	Mesofótico inferior
0-5	0.6	-0.55	-0.05
5-10	0.01	0.54	-0.66
10-20	1.76	-2.15*	0.46
20-30	0.09	0.17	-0.32
30-40	-0.83	2.06*	-1.46
40-50	-2.18*	-0.17	2.77*
50-60	-1.58	0.75	0.98
>60	-1.94	1.89	0.05

* Valores absolutos > 2 indicam contribuição significativa ($\alpha = 0,05$).

A ocorrência de espécies endêmicas também variou entre os estratos de profundidade. Foram registradas cinco espécies e um gênero com ocorrência endêmica para o sistema biogeográfico Fernando de Noronha – Rocas – São Pedro e São Paulo. No ambiente raso, a abundância média total de endêmicas foi de 2,76 ($\pm 0,67$), no mesofótico superior 2,04 ($\pm 0,61$) e no mesofótico inferior 2,41 ($\pm 0,81$). A riqueza total de endêmicas por estrato foi de duas espécies no raso, três no mesofótico superior e três no mesofótico inferior. Espécies endêmicas registradas em apenas um estrato foram *Malacoctenus lianae* no raso, com abundância média de 0,26 ($\pm 0,12$), *Elacatinus phthirophagus* (0,06 \pm 0,06) no mesofótico superior e *Tosanoides aphrodite* e *Opistognathus aff. aurifrons* (0,20 \pm 0,20) no mesofótico inferior. (Tabela 5).

Tabela 5. Abundância média (\pm erro padrão) de espécies de peixes recifais endêmicas registradas nos diferentes estratos de profundidade. Espécies endêmicas do sistema Fernando de Noronha – Rocas – São Pedro e São Paulo (modificado de Pinheiro et al., 2018).

Profundidade	Espécie	Abundância média (EP)
Raso	<i>Malacoctenus lianae</i> *	0.26 (± 0.12)
	<i>Stegastes rocasensis</i>	2.50 (± 0.65)
	Total	2.76 (± 0.67)
Mesofótico superior	<i>Coryphopterus</i> sp**	0.28 (± 0.21)
	<i>Elacatinus phthirophagus</i> *	0.06 (± 0.06)
	<i>Stegastes rocasensis</i>	1.70 (± 0.54)
	Total	2.04 (± 0.61)
Mesofótico inferior	<i>Tosanoides aphrodite</i> *	2.06 (± 0.80)
	<i>Coryphopterus</i> sp**	0.15 (± 0.10)
	<i>Opistognathus aff. aurifrons</i> *	0.20 (± 0.20)
	Total	2.41 (± 0.81)

*Espécies registradas em um único estrato de profundidade

** Espécie em processo de descrição (comunicação pessoal Hudson T. Pinheiro)

5. DISCUSSÃO

O presente estudo fornece o primeiro levantamento da estrutura da comunidade de peixes recifais ao longo de um amplo gradiente de profundidade no Arquipélago de Fernando de Noronha, revelando que a profundidade é um fator ambiental que atua de forma significativa na biodiversidade e ecologia local. Os valores de riqueza, abundância e biomassa

observados ao longo do gradiente de profundidade diferiram do esperado, e quebras marcantes na composição taxonômica e trófica dos peixes recifais foram observadas entre ambientes rasos e mesofóticos. Ademais, diferenças de classes de tamanho entre os estratos de profundidade realçam a importância de recifes rasos e mesofóticos para fases distintas do ciclo de vida de diferentes espécies, incluindo de espécies-alvo da pesca.

5.1. Atributos ecológicos mudam com a profundidade

Os valores de abundância, biomassa e riqueza de peixes recifais no Arquipélago de Fernando de Noronha contrastam com o padrão de declínio contínuo dessas métricas, comumente observados ao longo do gradiente de profundidade em diferentes lugares do mundo (Coleman, et al., 2018; Pinheiro et al., 2023a; Jacquemont, et al., 2024b). Os recifes situados na zona mesofótica superior apresentaram valores de riqueza e abundância semelhantes aos dos recifes rasos, e valores de biomassa maiores do que as zonas rasas e o mesofótico inferior. Ainda, enquanto uma diminuição abrupta é amplamente observada no mesofótico inferior, encontramos valores de biomassa semelhantes entre ambientes rasos e mesofótico inferior. Estudos iniciais em recifes rasos do Arquipélago de Fernando de Noronha (Krajewski & Floeter, 2011) demonstraram que a densidade de peixes não só tende a aumentar com a profundidade mas também com a cobertura de corais. Embora os dados de cobertura bentônica não tenham sido explorados neste estudo, observações de campo indicaram uma alta cobertura de corais nos cabeços e recifes do mesofótico superior, aparentemente mais alta que nos recifes encontrados no ambiente raso e mesofótico inferior.

Estudos recentes têm sugerido que os limites do ambiente mesofótico podem ser determinados pela transparência da água, que determina a penetração de luz (Laverick et al., 2020; Castellan et al., 2022; Pérez-Castro et al., 2023; Gragnolati et al., 2024). Desta forma, as águas claras do Arquipélago de Fernando de Noronha podem sugerir que os limites do ambiente raso sejam mais profundos, incluindo os recifes aqui denominados de mesofótico superior (30-60 m). Entretanto, a análise da distribuição das espécies revelou que esse ambiente abriga tanto o maior número de espécies exclusivas ($n = 15$) quanto um número grande de espécies compartilhadas com o ambiente raso (18) e profundo (17). Esse arranjo sugere que o mesofótico superior funciona como uma zona de transição no gradiente de profundidade, onde os altos valores dos atributos da comunidade podem ser atribuídos tanto ao acúmulo de espécies exclusivas quanto à sobreposição faunística com os ambientes rasos e mais profundos.

Lindfield et al. (2015), estudando comunidades de peixes nas Ilhas Marianas do Sul, também encontraram comunidades com maior riqueza e abundância na zona mesofótica superior, especialmente de espécies comerciais. Estes autores sugeriram que a sobrepesca dos ambientes rasos era o principal fator dirigindo o padrão encontrado, algo que não ocorre no Arquipélago de Fernando de Noronha, que possui 70% de sua área rasa compreendida por um Parque Nacional. Conforme demonstrado por Ilarri (2017), em Fernando de Noronha, áreas de proteção integral com exclusão da pesca favoreceram a riqueza e biomassa de peixes recifais, em detrimento das áreas de uso sustentável. Entretanto, apesar de protegidos pelo Parque Nacional, já existem sinais de impacto causado pelo turismo descontrolado e poluição nas zonas costeiras da ilha (Mello et al., 2024). Uma vez que a área de proteção integral se estende até o mesofótico superior, a combinação do regime de proteção à pesca e a distância das atividades humanas pode tornar esta zona menos suscetível a impactos antrópicos negativos. Conforme verificado por Cinner et al. (2018), a densidade populacional humana e a proximidade até os recifes - combinados na métrica “gravidade humana” - afetam negativamente a biomassa de peixes recifais. Em apoio a essa interpretação, diferentes autores têm sugerido que recifes mesofóticos superiores podem atuar como refúgio para as espécies compartilhadas com o ambiente raso, uma vez que possam representar zonas-chave para a manutenção de espécies alvo da pesca e ameaçadas pelo aquecimento global (Lindfield et al., 2015; Semmler et al., 2017).

A ausência de ganho significativo com a inclusão da complexidade do habitat - considerada um dos principais fatores moduladores das comunidades recifais (Graham & Nash, 2013) - nos modelos, reforça a força explicativa da profundidade na variação dos atributos ecológicos observados. A elevada proporção da variação da riqueza de espécies explicada pela profundidade (67,8%), em comparação com a abundância (23,9%) e a biomassa (25,2%), sugere que a composição taxonômica responde de forma mais sensível ao gradiente vertical. Esse resultado indica que a profundidade promove variações numéricas expressivas ao longo do gradiente, refletidas na adição e perda de espécies entre os estratos. Neste sentido, a profundidade foi responsável por 47,8% da variação na composição de espécies, e as dissimilaridades associadas à presença de espécies exclusivas em diferentes estratos (análise SIMPER) sugerem possível ocorrência de *turnover* taxonômico ao longo do amplo gradiente de profundidade, conforme revelado em outros estudos (a partir de análises de beta-diversidade), e observado principalmente entre os recifes profundos (Semmler et al., 2017; Rocha et al., 2018; Pinheiro, et al., 2019; Jacquemont et al., 2024b). Assim, encontramos que a profundidade atua como um filtro ambiental que modula a riqueza por

meio de ganhos e perdas de espécies, sendo responsável por quase metade da variação na composição de espécies.

Por outro lado, a menor variação explicada nos valores de abundância e biomassa indica que, embora essas métricas tenham diferido entre as zonas, eles podem ser influenciados por fatores adicionais além da profundidade, como interações biológicas como competição e predação (Almany & Webster, 2006), migração (Diaz-Ruiz et al., 1998), ou fatores relacionados aos impactos induzidos pela presença humana (Stallings, 2009).

5.2. Estrutura trófica e taxonômica - Gradiente de mudança

A profundidade foi um fator chave na organização das guildas tróficas dos peixes recifais, explicando uma porção substancial da variação observada (acima de 50%). Essa forte influência pode estar relacionada às restrições fisiológicas e ecológicas impostas pelo aumento da profundidade, que afetam diretamente as estratégias alimentares dos organismos. Conforme discutido por Coleman et al. (2018), a distribuição vertical dos peixes recifais tende a se alinhar com atributos tróficos devido à variação na disponibilidade de recursos alimentares ao longo do gradiente, especialmente para espécies que dependem de fontes de alimento ligadas à luz. Nesse sentido, a posição trófica pode ser considerada um preditor relevante da estrutura das assembleias mesofóticas (Bridge et al., 2016), explicando parte significativa da variação entre ambientes rasos e profundos (Kane & Tissot, 2017).

Como observado por outros estudos, encontramos no Arquipélago de Fernando de Noronha uma forte correlação negativa entre peixes herbívoros (Coleman et al., 2018; Loyola et al., 2023; Pinheiro et al., 2023a) e onívoros (Pinheiro et al., 2023a) com a profundidade, padrão provavelmente associado à variação na disponibilidade de recursos ao longo do gradiente vertical. A maior incidência luminosa nos recifes rasos favorece a disponibilidade de recursos alimentares fotossintetizantes, sustentando uma concentração mais elevada de espécies herbívoras em comparação aos recifes mais profundos (mesofóticos). Em relação aos onívoros, Mendes et al. (2019) demonstraram que a espécie *Melichthys niger*, embora classificada como onívora, pode exercer uma função substitutiva em locais com escassez de herbívoros especializados, como observado no Arquipélago de São Pedro e São Paulo. O estudo também evidenciou um aumento na densidade de *M. niger* em profundidades moderadas (26–30 m), durante períodos com maior incidência luminosa, o que sugere uma forte relação entre seu comportamento alimentar e a disponibilidade de luz — fator potencialmente limitante para sua presença nos ambientes mesofóticos. No presente trabalho, *M. niger* se mostrou amplamente concentrada nos recifes rasos de Fernando de Noronha,

onde seus recursos alimentares estão altamente disponíveis. Sua elevada ocorrência nesse ambiente contribui para a maior concentração de onívoros nos recifes rasos em relação aos estratos profundos.

A composição por famílias, apesar de se tratar de um nível taxonômico mais amplo, apresentou mudanças significativas em relação a profundidade. A distribuição vertical das famílias observada neste estudo, em parte, se alinha à comunidades tanto encontradas no Caribe (Pinheiro et al., 2016) quanto no Oceano Pacífico (Coleman et al., 2018), onde as famílias Labridae e Acanthuridae foram mais associadas ao ambiente raso e serranídeos (incluindo a família Epinephelidae) predominando nos recifes mais profundos. Os resultados também corroboram os achados de Coleman et al. (2018) no que se refere grande representatividade da família Pomacentridae em todos os estratos de profundidade analisados — no Oceano Pacífico, os pomacentrídeos compuseram entre 22,3% e 51,0% da comunidade; no presente estudo, essa proporção variou de 39,2% a 49,9%.

Complementando o gradiente de mudança observado nos níveis trófico e taxonômico superiores, a composição por espécies apresentou uma variação substancial ao longo da profundidade, com 47,8% da variação explicada com base na abundância. Esse resultado reflete uma influência intermediária comparada à obtida para guildas tróficas ($R^2 = 0,583$) e famílias ($R^2 = 0,339$), o que é coerente com o fato de que a composição por espécies reflete uma classificação taxonômica mais detalhada do que famílias, reunindo preferências ecológicas mais restritas e, conseqüentemente, captando padrões mais refinados de distribuição. Ao mesmo tempo, esses padrões são modulados por fatores ecológicos, refletidos na estruturação observada para as guildas tróficas. A identificação de espécies indicadoras reforça essa tendência, com destaque para *Holocentrus adscensionis* no mesofótico superior, *Chromis vanbeberae* no mesofótico inferior e *Melichthys niger* no estrato raso, todas consistentes tanto em termos de abundância quanto de biomassa. Além dessas, *Paranthias furcifer* também se destacou como indicadora do estrato profundo, sendo fortemente associada à zona mesofótica inferior nas análises de abundância, biomassa e no ordenamento multivariado (PCoA), evidenciando sua afinidade com ambientes mais profundos. No caso de *Melichthys niger*, sua associação com os recifes rasos pode ser atribuída ao seu comportamento alimentar, conforme descrito por Mendes et al. (2019), citado anteriormente neste trabalho. Já *Paranthias furcifer*, em consistência com o encontrado no presente estudo, foi registrada como espécie indicadora de ambientes mesofóticos por Jacquemont et al. (2024b). Esses autores destacam o valor ecológico e prático de tais espécies indicadoras, ressaltando que sua presença pode auxiliar na identificação de limites verticais

entre zonas de profundidade em locais pouco estudados, além de oferecer um parâmetro de monitoramento para possíveis mudanças nesses limites ao longo do tempo.

5.3. *Cross-shelf*

A maior frequência de indivíduos de maior porte nos estratos mesofóticos de Fernando de Noronha pode estar associada a processos de migração ontogenética, ou *cross-shelf*, comportamento documentado em diversos grupos de peixes recifais, especialmente espécies com importância ecológica e pesqueira (Nagelkerken et al., 2002). A espécie *Lutjanus jocu*, por exemplo, é considerada generalista em termos de gradiente de profundidade, e tende a apresentar indivíduos jovens em habitats internos da plataforma (mais rasos), enquanto os adultos são encontrados em áreas mais profundas, sugerindo um deslocamento ontogenético entre diferentes profundidades (Moura et al., 2011). Pinheiro et al. (2021) reportou agregações e comportamentos reprodutivos para *Lutjanus jocu* e *Dermatolepis inermis* em ambientes recifais do mesofótico inferior, na quebra da plataforma do Arquipélago de Fernando de Noronha. A distribuição de classes de tamanho em diferentes profundidades, decorrentes de movimentos migratórios ontogenéticos, pode ser justificada pela menor taxa de sobrevivência para peixes pequenos em recifes distantes dos habitats costeiros rasos, onde ficam mais suscetíveis à predação (Kimirei et al., 2013). Nesse contexto, as fases ontogenéticas de diversas espécies recifais estão condicionadas à garantir conectividade funcional do sistema marinho como um todo, desde os recifes rasos para fases iniciais, condicionando maiores taxas de recrutamento, até recifes profundos, permitindo que os indivíduos atinjam maiores classes de tamanho.

6. CONCLUSÃO E PERSPECTIVAS DE CONSERVAÇÃO

Os resultados deste estudo reafirmam a singularidade dos recifes mesofóticos, conforme revelado por Rocha et al. (2018) e Pinheiro et al. (2023), mas também indicam a importância desse ambiente para algumas espécies generalistas e de importância comercial que podem depender dos recifes mais profundos para reprodução. A composição da ictiofauna apresentou comunidades distintas nos estratos mesofóticos, tanto em termos de riqueza geral, quanto na ocorrência de espécies endêmicas e dominância de determinados grupos tróficos, confirmando o caráter único desses ecossistemas ainda pouco explorados. Além disso, a maior frequência de indivíduos de maiores classes de tamanho (≥ 40 cm) nos ambientes mesofóticos reforça sua relevância ecológica, sobretudo na manutenção de espécies-alvo da

pesca. O mesofótico superior, majoritariamente inserido na área de proteção integral, pode oferecer benefícios para espécies que também ocorrem em ambientes rasos e/ou mesofótico inferior, além de apresentar elevados valores de abundância, riqueza e biomassa. Já o mesofótico inferior, embora tenha apresentado menores valores em algumas métricas ecológicas, abrigou grupos taxonômicos que ocorreram de forma exclusiva, incluindo espécies endêmicas, e peixes de grande porte.

De maneira geral, os impactos diretos das atividades humanas, especialmente a pesca, atingem todos os estratos de profundidade globalmente, mas a proteção é distribuída de forma desigual ao longo do gradiente batimétrico (Jacquemont et al., 2024a). Isso é preocupante uma vez que áreas protegidas que proíbem a captura apresentaram aumento significativo na abundância e biomassa, especialmente de espécies comerciais e de grande porte (Halpern, 2003; Claudet et al., 2006; McCoy et al., 2010; Fidler et al., 2014), inclusive em Fernando de Noronha (Ilarri, 2017). Assim, a singularidade e presença de indivíduos de grande porte (e agregações reprodutivas) em ambientes profundos desprotegidos reforçam a necessidade de reavaliar o grau de proteção vigente para os recifes mesofóticos profundos da região, de modo a garantir a preservação de sua biodiversidade e funcionalidade ecológica. Esses achados contribuem para um entendimento mais amplo sobre a estruturação das comunidades de peixes em recifes mesofóticos e oferecem subsídios para a revisão dos critérios de manejo e conservação em áreas marinhas protegidas.

7. REFERÊNCIAS

- Almany, G. R., & Webster, M. S. (2006). The predation gauntlet: Early post-settlement mortality in reef fishes. *Coral Reefs*, 25(1), 19–22. <https://doi.org/10.1007/s00338-005-0044-y>
- Almeida, F. F. M. (2006). Ilhas oceânicas brasileiras e suas relações com a tectônica atlântica. *Terra e Didática*, 2(1), 3–18.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). lme4: Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4 (R package version 1.1-32). <https://cran.r-project.org/package=lme4>
- Bellwood, D. R., & Hughes, T. P. (2001). Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science*, 292(5521), 1532–1534. <https://doi.org/10.1126/science.1058635>
- Bridge, T. C. L., Luiz, O. J., Coleman, R. R., Kane, C. N., & Kosaki, R. K. (2016). Ecological and morphological traits predict depth-generalist fishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2332>

- Castellan, G., Angeletti, L., Montagna, P., & Taviani, M. (2022). Drawing the borders of the mesophotic zone of the Mediterranean Sea using satellite data. *Scientific Reports*, 12(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09413-4>
- Chen, H. (2022). VennDiagram: Generate High-Resolution Venn and Euler Plots (R package version 1.7.3). <https://cran.r-project.org/package=VennDiagram>
- Cinner, J. E., Maire, E., Huchery, C., Aaron MacNeil, M., Graham, N. A. J., Mora, C., McClanahan, T. R., Barnes, M. L., Kittinger, J. N., Hicks, C. C., D'Agata, S., Hoey, A. S., Gurney, G. G., Feary, D. A., Williams, I. D., Kulbicki, M., Vigliola, L., Wantiez, L., Edgar, G. J., ... Mouillot, D. (2018). Gravity of human impacts mediates coral reef conservation gains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(27), E6116–E6125. <https://doi.org/10.1073/pnas.1708001115>
- Claudet, J., Pelletier, D., Jouvenel, J.-Y., Bachet, F., & Galzin, R. (2006). Assessing the effects of marine protected area (MPA) on a reef fish assemblage in a northwestern Mediterranean marine reserve: identifying community-based indicators. *Biological Conservation*, 130(3), 349–369. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.030>
- Coleman, R. R., Copus, J. M., Coffey, D. M., Whitton, R. K., & Bowen, B. W. (2018). Shifting reef fish assemblages along a depth gradient in Pohnpei, Micronesia. *PeerJ*, 2018(4), 1–30. <https://doi.org/10.7717/peerj.4650>
- Cordani, U. G. (1970). Idade do vulcanismo no Oceano Atlântico Sul. *Instituto de Geociências e Astronomia, Boletim IGA*, 1, 9–75.
- Díaz-Ruiz, S., Aguirre-León, A., & Arias-González, J. E. (1998). Habitat interdependence in coral reef ecosystems: a case study in a mexican caribbean reef. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 1(3–4), 387–397. <https://doi.org/10.1080/14634989808656932>
- Fidler, R. Y., Maypa, A., Apistar, D., White, A., & Turingan, R. G. (2014). Body size shifts in Philippine reef fishes: interfamilial variation in responses to protection. *Biology*, 3(2), 264–280. <https://doi.org/10.3390/biology3020264>
- Floeter, S. R., Krohling, W., Gasparini, J. L., Ferreira, C. E. L., & Zalmon, I. R. (2007). Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: The influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes*, 78(2), 147–160. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9084-6>
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2024). *FishBase*. <https://www.fishbase.org>
- Gao, S. (2021). ggvenn: Venn Diagram Generator Using 'ggplot2' (R package version 0.1.9). <https://cran.r-project.org/package=ggvenn>
- Gorini, M. A., & Bryan, G. M. (1974). A semi-isolated basin off the northeast Brazilian margin. *American Geophysical Union Transactions*, 55, 278.
- Gragnotati, M., Rolim, F. A., Pereira-Filho, G. H., Athayde, A. C. S., Ciotti, Á. M., & Motta, F. S. (2024). Vertical structure of reef fish assemblages and light penetration reveal new boundaries of mesophotic ecosystems in the subtropical Southwestern Atlantic. *Marine Environmental Research*, 198(September 2023). <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2024.106527>

- Graham, N. A. J., & Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32(2), 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Hachich, N. F., Bonsall, M. B., Arraut, E. M., Barneche, D. R., Lewinsohn, T. M., & Floeter, S. R. (2015). Island biogeography: Patterns of marine shallow-water organisms in the Atlantic Ocean. *Journal of Biogeography*, 42(10), 1871–1882. <https://doi.org/10.1111/jbi.12560>
- Halpern, B. (2003). The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications*, 13(1), 117–137. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0117:TIOMRD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0117:TIOMRD]2.0.CO;2)
- Hartig, F. (2024). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models (R package version 0.4.5). <https://cran.r-project.org/package=DHARMA>
- Ilarri, M. I., Souza, A. T., & Rosa, R. S. (2017). Community structure of reef fishes in shallow waters of the Fernando de Noronha archipelago: Effects of different levels of environmental protection. *Marine and Freshwater Research*, 68(7), 1303–1316. <https://doi.org/10.1071/MF16071>
- Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (Ibama). (1990). *Plano de Manejo do Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha*. Brasília.
- Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). (2017). *Plano de Manejo da Área de Proteção Ambiental de Fernando de Noronha – Rocas – São Pedro e São Paulo*. Brasília.
- Jacquemont, J., Loiseau, C., Tornabene, L., & Claudet, J. (2024a). 3D ocean assessments reveal that fisheries reach deep but marine protection remains shallow. *Nature Communications*, 15(1), 4027. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-47975-1>
- Jacquemont, J., Brandl, S. J., McFarland, E. P., Claudet, J., Baldwin, C. C., Barrett, J., & Tornabene, L. (2024b). Vertical structure of Caribbean deep-reef fishes from the altophotic to deep-sea boundary. *Scientific Reports*, 14(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-69774-w>
- Kane, C. N., & Tissot, B. N. (2017). Trophic designation and live coral cover predict changes in reef-fish community structure along a shallow to mesophotic gradient in Hawaii. *Coral Reefs*, 36(3), 891–901. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1581-x>
- Kimirei, I. A., Nagelkerken, I., Trommelen, M., Blankers, P., van Hoytema, N., Hoeijmakers, D., Huijbers, C. M., Mgaya, Y. D., & Rypel, A. L. (2013). What Drives Ontogenetic Niche Shifts of Fishes in Coral Reef Ecosystems? *Ecosystems*, 16(5), 783–796. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9645-4>
- Knowlton, N., & Jackson, J. N. (2017). Corals and coral reefs. *Elsevier eBooks*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809633-8.02191-9>

- Krajewski, J. P., & Floeter, S. R. (2011). Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): The influence of exposure and benthic composition. *Environmental Biology of Fishes*, 92(1), 25–40. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9813-3>
- Kulbicki, M., Parravicini, V., Bellwood, D. R., Arias-González, E., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., McPherson, J., Myers, R. E., Vigliola, L., & Mouillot, D. (2013). Global biogeography of reef fishes: A hierarchical quantitative delineation of regions. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081847>
- Laverick, J. H., Piango, S., Andradi-Brown, D. A., Exton, D. A., Bongaerts, P., Bridge, T. C. L., Lesser, M. P., Pyle, R. L., Slattery, M., Wagner, D., & Rogers, A. D. (2018). To what extent do mesophotic coral ecosystems and shallow reefs share species of conservation interest? A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1). <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0127-1>
- Laverick, J. H., Tamir, R., Eyal, G., & Loya, Y. (2020). A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 29(9), 1554–1564. <https://doi.org/10.1111/geb.13140>
- Lenth, R. V. (2024). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means (R package version 1.9.5). <https://cran.r-project.org/package=emmeans>
- Lesser, M. P., Slattery, M., Laverick, J. H., Macartney, K. J., & Bridge, T. C. (2019). Global community breaks at 60 m on mesophotic coral reefs. *Global Ecology and Biogeography*, 28(10), 1403–1416. <https://doi.org/10.1111/geb.12940>
- Lindfield, S. J., Harvey, E. S., Halford, A. R., & McIlwain, J. L. (2015). Mesophotic depths as refuge areas for fishery-targeted species on coral reefs. *Coral Reefs*, 35(1), 125–137. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1386-8>
- Loyola da Cruz, G., Pinheiro, H. T., Marx, J., Teixeira, J. B., & Joyeux, J. C. (2024). Drivers of reef fish assemblage structure in a mosaic of Brazilian marine habitats. *Biodiversity and Conservation*, 33(2), 533–551. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02757-x>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2024). performance: Assessment of Regression Models Performance (R package version 0.9.0). <https://cran.r-project.org/package=performance>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- Martínez, M. L., Intralawan, A., Vázquez, G., Pérez-Maqueo, O., Sutton, P., & Landgrave, R. (2007). The coasts of our world: Ecological, economic and social importance. *Ecological Economics*, 63(2–3), 254–272. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2006.10.022>
- McCoy, C. M. R., Dromard, C. R., & Turner, J. (2010). An evaluation of Grand Cayman MPA performance: a comparative study of coral reef fish communities. In *Proceedings of the 62nd Gulf and Caribbean Fisheries Institute* (pp. 1–9). Cumana, Venezuela.

- Mello, T. J., Longhini, C. M., Wanderley, B. M. S., Silva, C. A. da, Lehrback, B. D. C., Bom, F. C., Neto, R. R., Sá, F., Vieira, E. A., Costa, V. E., & Longo, G. O. (2025). Pollution affects even oceanic marine protected areas in Southwestern Atlantic. *Environmental Pollution*, 366(July 2024). <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2024.125485>
- Mendes, T. C., Quimbayo, J. P., Bouth, H. F., Silva, L. P. S., & Ferreira, C. E. L. (2019). The omnivorous triggerfish *Melichthys niger* is a functional herbivore on an isolated Atlantic oceanic island. *Journal of Fish Biology*, 95(3), 812–819. <https://doi.org/10.1111/jfb.14075>
- Morais, R.A., Ferreira, C.E.L. & Floeter, S.R. (2017). Spatial patterns of fish standing biomass across Brazilian reefs, Southwestern Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 91: 1642–1667. <https://doi.org/10.1111/jfb.13482>
- Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Chaves, E. M., Minte-Vera, C. V., & Lindeman, K. C. (2011). Use of riverine through reef habitat systems by dog snapper (*Lutjanus jocu*) in eastern Brazil. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95(1), 274–278. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.010>
- Nagelkerken, I., Roberts, C. M., Van der Velde, G., Dorenbosch, M., Van Riel, M. C., Cocheret de la Morinière, E., & Nienhuis, P. H. (2002). How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine Ecology Progress Series*, 244(November), 299–305. <https://doi.org/10.3354/meps244299>
- Oksanen, J., et al. (2024). *vegan: Community Ecology Package* (R package version 2.6-8). <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Pellowe, K. E., Meacham, M., Peterson, G. D., & Lade, S. J. (2023). Global analysis of reef ecosystem services reveals synergies, trade-offs and bundles. *Ecosystem Services*, 63. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2023.101545>
- Pérez-Castro, M. Á., Eyal, G., Leyte-Morales, G. E., Hinojosa-Arango, G., & Enríquez, S. (2023). Benthic Characterization of Mesophotic Communities Based on Optical Depths in the Southern Mexican Pacific Coast (Oaxaca). *Diversity*, 15(4). <https://doi.org/10.3390/d15040531>
- Pimentel, C. R., Rocha, L. A., Shepherd, B., Phelps, T. A. Y., Joyeux, J. C., Martins, A. S., Stein, C. E., Teixeira, J. B., Gasparini, J. L., Reis-Filho, J. A., Garla, R. C., Francini-Filho, R. B., Delfino, S. D. T., Mello, T. J., Giarrizzo, T., & Pinheiro, H. T. (2020). Mesophotic ecosystems at Fernando de Noronha Archipelago, Brazil (South-western Atlantic), reveal unique ichthyofauna and need for conservation. *Neotropical Ichthyology*, 18(4). <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0050>
- Pinheiro, H. T., Martins, A. S., & Joyeux, J. C. (2013). The importance of small-scale environment factors to community structure patterns of tropical rocky reef fish. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(5), 1175–1185. <https://doi.org/10.1017/S0025315412001749>

- Pinheiro, H. T., Goodbody-Gringley, G., Jessup, M. E., Shepherd, B., Chequer, A. D., & Rocha, L. A. (2016). Upper and lower mesophotic coral reef fish communities evaluated by underwater visual censuses in two Caribbean locations. *Coral Reefs*, 35(1), 139–151. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1381-0>
- Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., Macieira, R. M., Carvalho-Filho, A., Anderson, A. B., Bender, M. G., Di Dario, F., Ferreira, C. E. L., Figueiredo-Filho, J., Francini-Filho, R., Gasparini, J. L., Joyeux, J. C., Luiz, O. J., Mincarone, M. M., Moura, R. L., Nunes, J. de A. C. C., Quimbayo, J. P., Rosa, R. S., Sampaio, C. L. S., ... Floeter, S. R. (2018). South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*, 24(7), 951–965. <https://doi.org/10.1111/ddi.12729>
- Pinheiro, H. T., Shepherd, B., Teixeira, J. B., Pimentel, C. R., Pereira, P. H. C., Stein, C. E., Reis-Filho, J. A., Garla, R. C., Macieira, R. M., Delfino, S. D. T., Giarrizzo, T., Joyeux, J. C., Gasparini, J. L., & Rocha, L. A. (2021). Fish aggregations and reproductive behaviour on mesophotic coral ecosystems of a southwestern Atlantic Oceanic archipelago. *Journal of Natural History*, 55(31–32), 2017–2025. <https://doi.org/10.1080/00222933.2021.1985645>
- Pinheiro, H. T., Shepherd, B., Castillo, C., Abesamis, R. A., Copus, J. M., Pyle, R. L., Greene, B. D., Coleman, R. R., Whitton, R. K., Thillainath, E., Bucol, A. A., Birt, M., Catania, D., Bell, M. V., & Rocha, L. A. (2019). Deep reef fishes in the world's epicenter of marine biodiversity. *Coral Reefs*, 38(5), 985–995. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01825-5>
- Pinheiro, H. T., MacDonald, C., Quimbayo, J. P., Shepherd, B., Phelps, T. A., Loss, A. C., Teixeira, J. B., & Rocha, L. A. (2023a). Assembly rules of coral reef fish communities along the depth gradient. *Current Biology*, 33(8), 1421–1430.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.040>
- Pinheiro, H. T., MacDonald, C., Santos, R. G., Ali, R., Bobat, A., Cresswell, B. J., Francini-Filho, R., Freitas, R., Galbraith, G. F., Musembi, P., Phelps, T. A., Quimbayo, J. P., Quiros, T. E. A. L., Shepherd, B., Stefanoudis, P. V., Talma, S., Teixeira, J. B., Woodall, L. C., & Rocha, L. A. (2023b). Plastic pollution on the world's coral reefs. *Nature*, 619(7969), 311–316. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06113-5>
- Quimbayo, J. P., Dias, M. S., Kulbicki, M., Mendes, T. C., Lamb, R. W., Johnson, A. F., Aburto-Oropeza, O., Alvarado, J. J., Bocos, A. A., Ferreira, C. E. L., Garcia, E., Luiz, O. J., Mascareñas-Osorio, I., Pinheiro, H. T., Rodriguez-Zaragoza, F., Salas, E., Zapata, F. A., & Floeter, S. R. (2019). Determinants of reef fish assemblages in tropical Oceanic islands. *Ecography*, 42(1), 77–87. <https://doi.org/10.1111/ecog.03506>
- R Core Team. (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rocha, L. A., Pinheiro, H. T., Shepherd, B., Papastamatiou, Y. P., Luiz, O. J., Pyle, R. L., & Bongaerts, P. (2018). Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science*, 361(6399), 281–284. <https://doi.org/10.1126/science.aag1614>

- Semmler, R. F., Hoot, W. C., & Reaka, M. L. (2017). Are mesophotic coral ecosystems distinct communities and can they serve as refugia for shallow reefs? *Coral Reefs*, 36(2), 433–444. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1530-0>
- Stallings, C. D. (2009). Fishery-independent data reveal negative effect of human population density on Caribbean predatory fish communities. *PLoS ONE*, 4(5), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005333>
- Thornton, I. (2007). *Island colonization* (pp. 7–9). Cambridge University Press.
- Vaske Jr, T., et al. (2005). A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(1), 75–79.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S* (4th ed.). Springer. <https://cran.r-project.org/package=MASS>
- Whittaker, R. J., & Fernandez-Palacios, J. M. (2007). *Island biogeography: Ecology, evolution, and conservation* (Cap. 3, pp. 46–73). OUP Oxford.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer. <https://cran.r-project.org/package=ggplot2>
- Woodhead, A. J., Hicks, C. C., Norström, A. V., Williams, G. J., & Graham, N. A. J. (2019). Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 1023–1034. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13331>

PARECER FINAL DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

Discente: SABRINA LUIZA RABELO

Título: "Estrutura da comunidade de peixes recifais ao longo do gradiente de profundidade do Arquipélago Fernando de Noronha, Brasil"

Orientador: Prof. Dr. Hudson Tercio Pinheiro

Curso/Habilitação: Bacharelado em Ciências Biológicas/Biologia Marinha

COMISSÃO EXAMINADORA	CONCEITO
Prof. Dr. Hudson Tercio Pinheiro	Aprovada
Prof. Dr. Teodoro Vaske Junior	Aprovada
Dra. Fernanda Andreoli Rolim	Aprovada

PARECER:

Todos os membros da comissão examinadora aprovaram a aluna Sabrina Luiza Rabelo na defesa da sua monografia intitulada *Estrutura da comunidade de peixes recifais ao longo do gradiente de profundidade do Arquipélago Fernando de Noronha, Brasil*

CONCEITO FINAL:

A Comissão Examinadora abaixo assinada conclui que a discente **Sabrina Luiza Rabelo** obteve o seguinte conceito:

APROVADO

REPROVADO

São Vicente, 02 de julho de 2025.

Prof. Dr. Hudson Tercio Pinheiro

Prof. Dr. Teodoro Vaske Junior

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Instituto de Biociências
Câmpus do Litoral Paulista



Dra. Fernanda Andreoli Rolim