



MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÕES  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS**

sid.inpe.br/mtc-m21d/2022/09.07.23.08-TDI

**A INFLUÊNCIA DA HISTÓRIA FILOGENÉTICA NA  
RESPOSTA ESPAÇO-TEMPORAL À VARIABILIDADE  
AMBIENTAL DAS COMUNIDADES DE PEIXES  
RECIFAIS NAS ILHAS OCEÂNICAS BRASILEIRAS**

Lorena de Moura Joia Gomes

Dissertação de Mestrado do  
Curso de Pós-Graduação em  
Sensoriamento Remoto, orientada  
pelo Dr. Douglas Francisco  
Marcolino Gherardi, aprovada  
em 10 de agosto de 2022.

URL do documento original:

<<http://urlib.net/8JMKD3MGP3W34T/47JFK3E>>

INPE  
São José dos Campos  
2022

**PUBLICADO POR:**

Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais - INPE  
Coordenação de Ensino, Pesquisa e Extensão (COEPE)  
Divisão de Biblioteca (DIBIB)  
CEP 12.227-010  
São José dos Campos - SP - Brasil  
Tel.:(012) 3208-6923/7348  
E-mail: pubtc@inpe.br

**CONSELHO DE EDITORAÇÃO E PRESERVAÇÃO DA PRODUÇÃO INTELLECTUAL DO INPE - CEPPII (PORTARIA Nº 176/2018/SEI-INPE):**

**Presidente:**

Dra. Marley Cavalcante de Lima Moscati - Coordenação-Geral de Ciências da Terra (CGCT)

**Membros:**

Dra. Ieda Del Arco Sanches - Conselho de Pós-Graduação (CPG)  
Dr. Evandro Marconi Rocco - Coordenação-Geral de Engenharia, Tecnologia e Ciência Espaciais (CGCE)  
Dr. Rafael Duarte Coelho dos Santos - Coordenação-Geral de Infraestrutura e Pesquisas Aplicadas (CGIP)  
Simone Angélica Del Ducca Barbedo - Divisão de Biblioteca (DIBIB)

**BIBLIOTECA DIGITAL:**

Dr. Gerald Jean Francis Banon  
Clayton Martins Pereira - Divisão de Biblioteca (DIBIB)

**REVISÃO E NORMALIZAÇÃO DOCUMENTÁRIA:**

Simone Angélica Del Ducca Barbedo - Divisão de Biblioteca (DIBIB)  
André Luis Dias Fernandes - Divisão de Biblioteca (DIBIB)

**EDITORAÇÃO ELETRÔNICA:**

Ivone Martins - Divisão de Biblioteca (DIBIB)  
André Luis Dias Fernandes - Divisão de Biblioteca (DIBIB)



MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÕES  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS**

sid.inpe.br/mtc-m21d/2022/09.07.23.08-TDI

**A INFLUÊNCIA DA HISTÓRIA FILOGENÉTICA NA  
RESPOSTA ESPAÇO-TEMPORAL À VARIABILIDADE  
AMBIENTAL DAS COMUNIDADES DE PEIXES  
RECIFAIS NAS ILHAS OCEÂNICAS BRASILEIRAS**

Lorena de Moura Joia Gomes

Dissertação de Mestrado do  
Curso de Pós-Graduação em  
Sensoriamento Remoto, orientada  
pelo Dr. Douglas Francisco  
Marcolino Gherardi, aprovada  
em 10 de agosto de 2022.

URL do documento original:

<<http://urlib.net/8JMKD3MGP3W34T/47JFK3E>>

INPE  
São José dos Campos  
2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

---

Gomes, Lorena de Moura Joia.

G585i A influência da história filogenética na resposta espaço-temporal à variabilidade ambiental das comunidades de peixes recifais nas ilhas oceânicas brasileiras / Lorena de Moura Joia Gomes. – São José dos Campos : INPE, 2022.

xxi + 75 p. ; (sid.inpe.br/mtc-m21d/2022/09.07.23.08-TDI)

Dissertação (Mestrado em Sensoriamento Remoto) – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São José dos Campos, 2022.

Orientador : Dr. Douglas Francisco Marcolino Gherardi.

1. Montagem de comunidades. 2. Variabilidade ambiental. 3. História filogenética. 4. HMSC. 5. Ilhas oceânicas. I.Título.

CDU 528.8:575.86

---



Esta obra foi licenciada sob uma Licença [Creative Commons Atribuição-NãoComercial 3.0 Não Adaptada](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/).

This work is licensed under a [Creative Commons Attribution-NonCommercial 3.0 Unported License](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/).



MINISTÉRIO DA  
CIÊNCIA, TECNOLOGIA  
E INOVAÇÕES



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS**  
Secretaria de Pós-Graduação - SEPGR

**DEFESA FINAL DE DISSERTAÇÃO DE LORENA DE MOURA JOIA GOMES**  
**BANCA Nº 208/2022, REG 820707/2020**

No dia 10 de agosto de 2022, às 09h, por teleconferência, o(a) aluno(a) mencionado(a) acima defendeu seu trabalho final (apresentação oral seguida de arguição) perante uma Banca Examinadora, cujos membros estão listados abaixo. O(A) aluno(a) foi APROVADO(A) pela Banca Examinadora, por unanimidade, em cumprimento ao requisito exigido para obtenção do Título de Mestra em Sensoriamento Remoto. O trabalho precisa da incorporação das correções sugeridas pela Banca Examinadora e revisão final pelo(s) orientador(es).

**Novo Título: “A INFLUÊNCIA DA HISTÓRIA FILOGENÉTICA NA RESPOSTA ESPAÇO-TEMPORAL À VARIABILIDADE AMBIENTAL DAS COMUNIDADES DE PEIXES RECIFAIS NAS ILHAS OCEÂNICAS BRASILEIRAS”**

**Membros da banca:**

Dr. Luiz Eduardo Oliveira e Cruz de Aragão – Presidente – INPE  
Dr. Douglas Francisco Marcolino Gherardi – Orientador – INPE  
Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho – Membro Externo – USP



Documento assinado eletronicamente por **Douglas Francisco Marcolino Gherardi, Tecnologista**, em 16/08/2022, às 08:44 (horário oficial de Brasília), com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Ronaldo Bastos francini filho (E), Usuário Externo**, em 16/08/2022, às 16:58 (horário oficial de Brasília), com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Luiz Eduardo Oliveira E Cruz de Aragão, Chefe da Divisão de Observação da Terra e Geoinformática**, em 17/08/2022, às 15:09 (horário oficial de Brasília), com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site <https://sei.mcti.gov.br/verifica.html>, informando o código verificador **10229892** e o código CRC **2260E874**.



## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por tudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio com a concessão da bolsa de mestrado (88887.495120/2020-00).

Ao Programa de Pós-Graduação em Sensoriamento Remoto do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) pela disponibilização de recursos para a elaboração deste trabalho, e também, aos professores por zelar pelas aulas de qualidade com o ensino remoto.

Ao meu orientador Dr. Douglas Gherardi pela excelente orientação durante toda a trajetória do mestrado, pela sua atuação presente, pelo apoio, amparo, parceria, compreensão, paciência e por todo o conhecimento valioso transmitido.

Aos pesquisadores do Programa Ecológico de Longa Duração nas ilhas oceânicas – PELD ILOC pelo levantamento e disponibilização dos dados das espécies de peixes recifais para a elaboração deste trabalho, especificamente ao César Cordeiro, Carlos Eduardo, Sérgio Floeter e Juan Quimbayo pelos esclarecimentos.

Ao Otso Ovaskainen pela atenção e explicações sobre o HMSC, bem como a estruturação dos códigos e dados para a construção dos modelos.

Ao Gabriel Garcia e ao Guilherme Longo pelo apoio inicial com orientações e disponibilização do código para o tratamento dos dados das espécies de peixes.

Ao Nelson Gouvea pelo suporte com a manipulação dos dados de sensoriamento remoto utilizados neste estudo. E também por todos os meus amigos da minha turma do INPE, principalmente Isadora, Maíra e Karol pela força, parceria e acolhimento durante o mestrado.

Às minhas amigas Isabely, Beatriz e Amanda por todo amparo e carinho.

E por fim, para as pessoas mais especiais da minha vida que são meus pais, Alair e Sandra, e minha irmã, Lara, pelo incentivo e amor durante toda a minha trajetória.





## RESUMO

Os ecólogos associam frequentemente os filtros ambiental e biológico como determinantes para a montagem das comunidades biológicas a partir de um conjunto de espécies presentes em uma região. Recentemente, novas evidências têm destacado o papel da história filogenética como uma influência intrínseca na resposta da comunidade à variabilidade ambiental. Isto representa um desafio porque a montagem de comunidades está inserida num contexto espaço-temporal onde as capacidades de dispersão e as interações bióticas podem determinar nichos de espécies, especialmente em ilhas oceânicas isoladas. Aqui, exploramos como a abundância de peixes recifais de quatro ilhas oceânicas no sudoeste do oceano Atlântico responde ao ambiente, considerando as histórias filogenéticas, atributos funcionais e co-ocorrências de espécies. Abordamos o problema por meio de uma modelagem da resposta das espécies à variação ambiental, utilizando um modelo linear generalizado hierárquico multivariado (HMSC - *Hierarchical Modelling of Species Communities* em inglês) que permite incluir efeitos aleatórios espaço-temporais, ajustados com base em inferência Bayesiana. Com base numa probabilidade posterior  $> 0,9$ , foi encontrado forte sinal filogenético (0,98, sendo o valor máximo possível próximo a 1) e uma proporção relativamente baixa da variância em abundâncias explicada por atributos funcionais, variando de 29,55% na primavera a 33,24% no verão. A covariável ambiental mais importante foi a concentração superficial de clorofila-a, explicando até 22,8% de variância da abundância das espécies. Isso pode ser explicado pelo efeito de massa da interação do fluxo com a topografia das ilhas que aumenta a concentração da clorofila no seu entorno. Os efeitos espaciais e temporais sobre a abundância são também baixos, com um máximo de 17,9% para os sítios de amostragem na primavera. Este estudo oferece uma síntese de como as filogenias e os atributos funcionais dos peixes recifais se relacionam com nichos de espécies em ilhas oceânicas isoladas, ganhando novos conhecimentos sobre a forma como os processos de montagem das comunidades se moldaram.

Palavras-chave: Montagem de comunidades. Variabilidade ambiental. História filogenética. HMSC. Ilhas oceânicas.



**THE INFLUENCE OF PHYLOGENETIC HISTORY ON THE SPATIO-  
TEMPORAL RESPONSE TO ENVIRONMENTAL VARIABILITY OF REEF  
FISH COMMUNITIES IN BRAZILIAN OCEANIC ISLANDS**

**ABSTRACT**

Ecologists frequently associate environmental and biotic filtering as determinants of community assembly from a regional species pool. In recent years, new evidences have highlighted the role of phylogenetic history as an intrinsic influence on the community response to environmental variability. This poses a challenge because the assembly of communities is embedded in a spatio-temporal context where dispersal capabilities and biotic interactions may determine species niches, especially in isolated oceanic islands. Here, we explore how reef fish abundances from four oceanic islands in the southwestern Atlantic respond to the environment considering their phylogenetic history, functional traits and species co-occurrences. We approached the problem by modeling species response to environmental variation using a multivariate hierarchical generalized linear mixed model (HMSC - Hierarchical Modelling of Species Communities), that allows the inclusion of spatio-temporal random effects, fitted with Bayesian inference. Based on a posterior probability  $> 0.9$ , we found a strong phylogenetic signal (0.98, maximum possible value being 1) and a relatively low proportion of variance in abundances explained by functional traits, varying from 29.55% for spring to 33.24% for summer. The most important environmental covariate is chlorophyll- a concentration, explaining up to 22.8% of abundance variance. This can be explained by the mass effect of the interaction of the flow with the topography of the islands that increases the concentration of chlorophyll in their surroundings. The global spatial and temporal effects on abundances are also low, with a maximum of 17.9% for sampling sites in spring. Our study offers a synthesis of how phylogenies and functional traits of reef fishes relate to species niches in isolated oceanic islands, gaining new insights into how assembly processes have shaped these communities.

**Keywords:** Community assembly. Environmental variability. Phylogenetic history. Hmsc. Oceanic islands.



## LISTA DE FIGURAS

	<u>Pág.</u>
Figura 3. 1 - Principais ondas de calor marinhas históricas destacadas em todo o oceano global. ....	9
Figura 3. 2 - Espectros de emissão de corpos negros com temperaturas entre -10 °C e 40 °C. ....	12
Figura 4.1 - Fluxograma geral da metodologia. A Matriz Y é constituída pela média da abundância das espécies. Após a seleção das 59 espécies, a média foi realizada por ilha, sítio e ano ( <i>study design</i> ). A Matriz X representa os dados das covariáveis ambientais; a Matriz T é composta pelos atributos funcionais (tamanho do corpo, posição na coluna d'água e dieta) e a Matriz C com os dados filogenéticos. Após estruturar os modelos, foi executado a estimativa de MCMC para a análise dos parâmetros do modelo. Em seguida, foi realizado a análise dos modelos nas etapas do Hmsc. ....	17
Figura 4.2 - Localização das ilhas oceânicas consideradas no presente estudo. ....	19
Figura 4.3 - Esquema da disposição dos transectos para o levantamento da abundância dos peixes. ....	19
Figura 4.4- Período mensal dos censos visuais subaquáticos nas ilhas do Atlântico sudoeste de São Pedro e São Paulo (SPSP), Fernando de Noronha (FN), Atol das Rocas (AR) e Trindade e Arquipélago Martin Vaz (TR) entre 2013 e 2019. ....	22
Figura 4.5- Anomalias mensais de TSM e PCM e os valores de CHL. O triângulo no centro dos mapas representa a localização das ilhas oceânicas. ....	25
Figura 4.6 - Insumos essenciais para a construção dos modelos para cada estação do ano. A análise da comunidade no contexto espaço-temporal foi estruturada com base nos dados representados pela matriz Y, denotando os dados de abundância de espécies de peixes recifais por local em cada ilha oceânica; a matriz X com os dados das covariáveis ambientais por unidade de amostragem; os dados da matriz T referentes aos atributos de cada espécie e os dados da matriz C referentes aos dados filogenéticos da espécie. ....	28
Figura 5.1 - Exemplo de análise de convergência por meio do ess e psrf para os parâmetros beta, gama e ômega[1] do modelo de outono (veja Apêndice C para a análise de convergência dos modelos de todas as estações do ano) para representar como a convergência de todos os modelos resultou. ....	31

Figura 5.2 - Precisão do modelo denotada pelo erro quadrático médio (RMSE) e o poder explicativo baseado no coeficiente de determinação ( $R^2$ ) para cada um dos quatro modelos sazonais.....	32
Figura 5.3 - Particionamento da variância específica da espécie e global entre efeitos ambientais (fixos) e espaço-temporais (aleatórios) para cada um dos quatro modelos sazonais. A correspondência entre o nome e o número da espécie é mostrada no Apêndice B.1. ....	33
Figura 5.4 - Mapas de calor sazonais indicando as respostas específicas da abundância das espécies às covariáveis ambientais (nicho das espécies, parâmetros estimados $\beta$ ). Os efeitos da primeira (1) e segunda (2) ordem indicam se a abundância atinge o pico em condições ambientais extremas ou intermediárias. Somente os covariáveis mais predominantes foram traçados com pelo menos 0,9 probabilidade posterior. ....	35
Figura 5.5 - Mapas de calor sazonais retratando as ligações entre os atributos funcionais das espécies e os nichos das espécies (parâmetros estimados $\gamma$ ). Note que uma variável indicadora (fator) deve ser usada como nível de referência, aqui a classe de tamanho ( <i>Size Class</i> em inglês) S1(0 - 15 cm), posição inferior na coluna de água e carnívoros são os traços do nível de referência. Somente traços significativos (probabilidade posterior > 0,9) foram traçados. ....	38
Figura 5.6 - Associações de espécies residuais computadas para níveis aleatórios relacionados ao esquema de amostragem hierárquico (ilha, local e ano) utilizado nos modelos sazonais. A correlação positiva (vermelha) e negativa das associações de espécies é estimada com probabilidade > 0,9.....	40
Figura 5.7 - Gráfico do gradiente modeladas em relação a abundância do herbívoro <i>Acanthurus coeruleus</i> (a), <i>Sparisoma amplum</i> (b), e os invertívoros <i>Chaetodon ocellatus</i> e <i>Chaetodon striatus</i> (c e d respectivamente) em função da concentração máxima de clorofila superficial.....	41
Figura 5.8 - Gráfico de gradiente modelado em relação a abundância para o <i>Paranthias furcifer</i> (a) e o carnívoro <i>Carangoides bartholomaei</i> (b) como resposta às anomalias de temperatura da superfície do mar (ATSM ou SSTAs). ....	42
Figura 5.9 - Gradiente modelado para o onívoro <i>Abudefduf saxatilis</i> (a) e o invertívoro <i>Heteropriacanthus cruentatus</i> (b) na primavera, e o invertívoro <i>Cantherhines macrocerus</i>	

(c) e o herbívoro <i>Stegastes rocasensis</i> (d) no outono em função das anomalias da profundidade da camada de mistura (APCM ou MLDA).....	43
Figura 5.10 - Gráfico do gradiente modelado em relação a abundância do invertívoro <i>Malacoctenus lineae</i> (a) e o herbívoro <i>Sparisoma amplum</i> (b) como resposta à intensidade acumulada da onda de calor marinha (OCM ou MHW). ....	44
Figura A.1 - Anomalia da Temperatura de Superfície do Mar (ATSM ou SSTA, <i>Sea Surface Temperature Anomaly</i> em inglês) .....	69
Figura A.2 - Anomalia da Profundidade da Camada de Mistura (APCM ou MLDA, <i>Mixed Layer Depth Anomaly</i> em inglês) .....	69
Figura A.3 - Concentração da Clorofila-a superficial acima do percentil 75 - mg/m <sup>3</sup> (CHL, <i>Chlorophyll-a</i> em inglês).....	70
Figura A.4 - Intensidade acumulada da onda de calor marinha - °C/dias (OCM ou MHW, <i>Marine heatwaves</i> em inglês) .....	70
Figura C.1 - Análise de convergência por meio do ess e psrf para os parâmetros beta, gama e ômega[1] do modelo de verãoFonte: Produção da autora.....	74
Figura C.2- Análise de convergência por meio do ess e psrf para os parâmetros beta, gama e ômega[1] do modelo de inverno .....	74
Figura C.3 - Análise de convergência por meio do ess e psrf para os parâmetros beta, gama e ômega[1] do modelo de primavera .....	75





## LISTA DE TABELAS

	<u>Pág.</u>
Tabela 4.1 - Os sítios com amostragem contínua durante o período de 2013 a 2019 utilizados na análise com os números de transectos dispostos ao seu entorno e a profundidade média dos transectos.....	20
Tabela 4.2 - Detalhes dos dados de satélite e de reanálise oceânica usados para calcular as covariáveis ambientais usados no modelo. As variáveis são: TSM, temperatura da superfície do mar; CHL, clorofila de superfície oceânica uma concentração; PCM, profundidade da camada mista e OCM, onda de calor marinha.....	24
Tabela 5.1 - A variação proporcional da abundância das espécies para cada modelo sazonal que é explicada pelos atributos funcionais nos seus nichos, representada $R^2_{T\gamma}$ .	36
Tabela 5.2 – Percentual da influência dos atributos nas respostas das espécies aos covariáveis ambientais ( $R^2_{T\beta}$ ) na primeira (1) e na segunda (2) ordens para cada modelo sazonal. ....	37
Tabela 5.3 - Valores médios do parâmetro $\alpha$ (alpha) para cada covariável ambiental oculta computada para cada variável aleatória sendo o Alpha1 associado ao Sítio, o Alpha2 associado a Ilha e o Alpha3 associado ao Ano, representando a estrutura espaço-temporal embutida na correlação entre as variáveis ambientais e a abundância das espécies. ....	39
Tabela B.1 - Erro quadrático médio (RMSE), coeficientes de determinação (R2) e dieta das espécies de peixes recifais para cada modelo sazonal. Os coeficientes de determinação são o quadrado do coeficiente de correlação Pearson entre os dados observados e previstos, definidos para cada espécie, e representam o poder explicativo dos modelos. ....	71



## LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

APA	Área de Preservação Ambiental
AR	Atol das Rocas
CHL	Concentração de clorofila-a superficial
FN	Fernando de Noronha
HMSC	<i>Hierarchical Modelling of Species Communities</i>
JSDM	<i>Joint Species Distribution Modelling</i>
MCMC	Monte Carlo acoplado a cadeia de Markov ( <i>Markov chain Monte Carlo</i> em inglês)
OCM	Onda de Calor Marinha ( <i>Marine Heatwaves</i> em inglês)
PCM	Profundidade de Camada de Mistura ( <i>Mixed Layer Depth</i> em inglês)
APCM	Anomalia da Profundidade de Camada de Mistura ( <i>Mixed Layer Depth Anomaly</i> em inglês)
NOAA	<i>National Oceanic and Atmospheric Administration</i>
SPSP	Arquipélago de São Pedro e São Paulo
TSM	Temperatura de Superfície do Mar ( <i>Sea Surface Temperature</i> em inglês)
ATSM	Anomalia de Temperatura de Superfície do Mar ( <i>Sea Surface Temperature Anomaly</i> em inglês)
TR	Trindade e Martin Vaz
ZEE	Zona Econômica Exclusiva



## LISTA DE SÍMBOLOS

- $\alpha$  Parâmetro relacionado à influência da escala espacial e temporal na abundância das espécies
- $\beta$  Parâmetro relacionado aos nichos das espécies
- $\gamma$  Parâmetro relacionado à influência dos atributos funcionais nos nichos das espécies
- $\rho$  Parâmetro relacionado ao sinal filogenético nos nichos das espécies
- $\Omega$  Parâmetro relacionado às associações entre as espécies



## SUMÁRIO

	<u>Pág.</u>
1 INTRODUÇÃO .....	1
2 OBJETIVOS.....	5
2.1 Objetivo geral.....	5
2.2 Objetivos específicos.....	5
3 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA .....	6
3.1 Efeito da variabilidade ambiental nos oceanos sobre os organismos marinhos.....	7
3.2 Variáveis oceânicas de relevância ecológica estimadas por sensores remotos orbitais e a partir de dados reanálise oceânica.....	10
3.3 Estruturação das comunidades de peixes recifais .....	13
4 METODOLOGIA .....	16
4.1 Fluxograma da metodologia.....	16
4.2 Caracterização da área de estudo .....	18
4.3 Série de abundância de peixes recifais e processamento dos dados .....	19
4.4 Dados ambientais de sensoriamento remoto e índices climáticos.....	22
4.5 Modelo linear generalizado hierárquico multivariado .....	25
5 RESULTADOS .....	31
6 DISCUSSÃO.....	45
7 MODELO DESCRITIVO DO NICHOS DAS ESPÉCIES DE PEIXES RECIFAIS.....	52
8 CONCLUSÃO .....	53
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	54
APÊNDICE A - COMPORTAMENTO SAZONAL DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS AO LONGO DO PERÍODO ESTUDADO.....	69
APÊNDICE B - IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES E O AJUSTE DOS MODELOS SAZONAIS .....	71
APÊNDICE C - ANÁLISE DE CONVERGÊNCIA DOS MODELOS DAS ESTAÇÕES DE VERÃO, INVERNO E PRIMAVERA .....	74

## 1 INTRODUÇÃO

O estabelecimento e a persistência das espécies dependem além das suas exigências ambientais e de recursos (nicho fundamental), mas também da sua limitação de dispersão e interações bióticas (nicho realizado) (BLONDER, 2017). As espécies são reunidas em estruturas de comunidades de acordo com processos evolutivos e ecológicos inseridos num contexto espaço-temporal (EMERSON; GILLESPIE, 2008; MOUQUET et al., 2012). É plausível assumir que a forma como as espécies respondem ao ambiente, denominada filtro ambiental, tenha uma estrutura conjunta que relaciona atributos funcionais e filogenia (HUGHES et al., 2005; EMERSON; GILLESPIE, 2008; OVASKAINEN; ABREGO, 2020; DINIZ et al., 2021). Tal como em outras comunidades naturais, a história evolutiva e os atributos funcionais dos peixes recifais são fatores determinantes na montagem da comunidade (BENDER et al., 2013; FLOETER et al., 2017). Recentemente, o conservadorismo filogenético (alta semelhança entre espécies presentes e ancestrais) foi relatado mais forte para os peixes recifais no Caribe que na Polinésia (ALLGEIER et al., 2021). Além disso, as interações entre as espécies de peixes recifais dentro de uma comunidade, denominada filtro biológico, também podem ser consideradas como relações não lineares entre as respostas das espécies em nível de comunidade aos fatores de estresse ambiental e humano (MELLIN et al., 2016). No caso das espécies de peixes recifais que vivem nas ilhas tropicais ainda conservadas do Atlântico sudoeste, os processos de especiação e adaptação são suscetíveis de exercer uma forte influência dos filtros ambiental e biológico devido à sua seleção divergente das comunidades costeiras (ROCHA, 2003).

Sabe-se que as mudanças nas condições ambientais, sendo elas naturais ou induzidas pelo homem, causam variações na abundância das espécies dentro das comunidades de peixes recifais (SALE, 2004; MUNDAY et al., 2008; ROBINSON et al., 2019). Esta variação resulta dos seus efeitos em vários processos do ecossistema, especialmente os associados ao desempenho individual, conectividade das populações, recrutamento e interações tróficas. A influência da estocasticidade ambiental na abundância de peixes recifais depende também da forma como limita importantes propriedades dependentes da escala dos sistemas ecológicos (MACNEIL; CONNOLLY, 2015). As mudanças anuais na abundância são, em média, mais variáveis nas espécies mais abundantes, seguindo a lei



de poder de Taylor (MELLIN et al., 2010). Mas na escala sazonal, os processos reprodutivos como a desova, sobrevivência larval e recrutamento são geralmente mais importantes (SALE, 2004). Os efeitos de escala cruzada podem também tornar-se relevantes, tais como as perturbações ambientais globais que afetam a sobrevivência larval e o recrutamento de peixes. De fato, a resposta dos peixes recifais à variação ambiental pode ser abordada como um processo hierárquico em que os filtros ambientais impostos a cada espécie podem ser modulados pela forma como interagem umas com as outras. Ao incluir o contexto espaço-temporal no estudo das mudanças das comunidades impulsionadas pelas condições ambientais, pode-se considerar a abordagem do processo hierárquico que permite estimar tanto os efeitos espaciais como os efeitos temporais da amostragem (OVASKAINEN; ABREGO, 2020). Assim, as estruturas de dependência dos dados que se espera que resultem da análise hierárquica espacial e temporal podem ser avaliadas para permitir inferências ecológicas robustas.

Um estudo com conjuntos de peixes recifais das ilhas oceânicas isoladas em cinco províncias marinhas confirmou que a riqueza e densidade das espécies são principalmente influenciadas por fatores biogeográficos e energéticos, especificamente a temperatura da superfície do mar e a produtividade primária (QUIMBAYO et al., 2018). Esta descoberta contrasta com o fato de que as populações de peixes recifais se encontram em maiores latitudes, gradientes térmicos e têm evoluído e diversificado sob condições ambientais anormais (RUMMER; MUNDAY, 2017). De fato, processos evolutivos como a dispersão e a colonização são também importantes na formação da estrutura e composição da comunidade. Por exemplo, os peixes recifais em sub-províncias como as ilhas oceânicas no Atlântico sudoeste são generalistas no uso do habitat e positivamente relacionados com a dispersão associada à deriva de objetos flutuantes, ou *rafting* (PINHEIRO et al., 2018). As espécies endêmicas nestas ilhas são dispersores fracos e a hipótese proposta foi de que a especiação aumentou através da associação aleatória de espécies com baixa capacidade de dispersão (PINHEIRO et al., 2017). Outro processo candidato à diferenciação filogeográfica é a partição de habitat (água fria vs. água quente) de espécies com potencial de dispersão semelhante, levando à especiação ecológica (ROCHA, 2003). Isto reforça a importância de ter em conta as interações das espécies (por exemplo, filtro biológico), a história filogenética ao avaliar a resposta comunitária aos fatores abióticos (filtro ambiental) e o seu papel nos processos de montagem comunitária. Apesar do

número crescente de estudos dedicados a esclarecer as relações entre filogenia e ecologia de comunidades (EMERSON; GILLESPIE, 2008; EMERSON et al., 2011; MOUQUET et al., 2012, FONTOURA et al., 2020), pouco se sabe sobre os papéis relativos que os atributos funcionais e a história evolutiva dos peixes recifais desempenham nos nichos de espécies e na montagem comunitária.

Existe uma concordância bem definida na distribuição de espécies e filogenia partilhada entre o Atlântico Noroeste (ANO), Atlântico Sudoeste (ASO, Brasil + ilhas oceânicas brasileiras) e o Atlântico Oriental (AO), sendo as ilhas oceânicas brasileiras consideradas como regiões empobrecidas em relação a província costeira (brasileira) (FLOETER; GASPARINI, 2000; FLOETER et al., 2008). Barreiras de dispersão como o rio Amazonas e o cume do Médio-Atlântico eram por vezes permeáveis e travessias ocasionais permitiam o estabelecimento de novas espécies (ARAÚJO et al., 2022). Origens filogenéticas complexas de gêneros selecionados incluem vicariância de Tethys (por exemplo, 18-20 Ma divisão principal nas filogenias *Halichoeres*, *Holacanthus* e *Pomacanthus*), encerramento do Istmo do Panamá (3,1-3,5 Ma, *Halichoeres*, *Scarus* e *Bodianus*), especiação local (por exemplo, *Sparisoma*), diversificação recente (< 3 Ma, *Aulostomus*, *Gnatholepis*) e invasões (por exemplo, *Centropyge* e *Thalassoma*) (FLOETER et al. 2008 e referências).

A presente análise está centrada nas comunidades de peixes recifais das ilhas do Atlântico sudoeste de São Pedro e São Paulo (SPSP), Fernando de Noronha (FN), Atol das Rocas (AR) e o Arquipélago de Trindade e Martin Vaz (TR) que fazem parte da Província do Atlântico Sudoeste (PAS). Estas ilhas são todas áreas marinhas protegidas (MPAs) com taxas de endemismo de cerca de 9% (PINHEIRO et al., 2018) e onde os processos de diversificação foram influenciados tanto por barreiras duras (Tethys e Panamá) como por filtros biogeográficos porosos (Benguela, barreiras do Médio-Atlântico, e Amazonas) (FLOETER et al., 2008). Investigamos como 59 espécies de peixes recifais responderam às covariáveis ambientais obtidas a partir de um conjunto de produtos de dados de sensoriamento remoto. Utilizamos um esquema de modelagem hierárquica para analisar estas respostas influenciadas pela história filogenética, atributos das espécies e interações bióticas dentro de um contexto espaço-temporal (TIKHONOV et al., 2019). Pelo fato dessas comunidades viverem em ambientes com menos estresse humano, espera-se

capturar a estrutura hierarquica das forçantes ambientais que melhor definem a variabilidade da abundância dos peixes recifais.

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo geral**

Avaliar como a abundância das espécies de peixes recifais que vivem nas ilhas oceânicas do Atlântico sudoeste respondem à variabilidade das condições da superfície do oceano, estimadas a partir de dados de sensoriamento remoto durante o período de 2013 a 2019, considerando os atributos funcionais e estrutura filogenética da comunidade.

### **2.2 Objetivos específicos**

- a) Analisar a relação entre as abundâncias dos peixes recifais e a variabilidade do oceano superficial, levando-se em conta o contexto espaço-temporal.
- b) Investigar a influência dos atributos funcionais e da relação filogenética (história evolutiva) nas respostas das espécies de peixes recifais frente às variações no ambiente.
- c) Elaborar um modelo descritivo do nicho das espécies de peixes recifais com base nos principais processos que determinam a montagem das comunidades nas ilhas oceânicas.

### **3 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA**

Os recifes tropicais são sistemas naturais complexos que abrigam uma diversidade de espécies. Essas espécies não vivem de forma isolada, relacionando-se por meio de uma pluralidade de interações, incluindo aquelas de natureza trófica (CANTOR et al., 2018) que são a chave para o equilíbrio do ecossistema recifal. No entanto, os recifes tropicais estão sendo submetidos a uma série de pressões antropogênicas, tais como mudanças climáticas que causam o aumento da temperatura do mar e também na frequência do surgimento de eventos transientes e extremos de anomalias de temperatura, pesca excessiva e eutrofização. Estes processos representam uma ameaça à biodiversidade e podem influenciar no funcionamento dos ecossistemas marinhos tropicais (FULTON et al., 2019).

Esses habitats abrigam um grande número de espécies incluindo corais, gorgônias, crustáceos, equinodermos, algas marinhas, além dos organismos mais notáveis como os abundantes peixes recifais (CANTOR et al., 2018). Os peixes recifais vivem em habitats estruturados espacialmente e adotam estratégias de dispersão, que são importantes para colonização de novos habitats, além de proporcionar maior variabilidade genética (ALZATE et al., 2019). A dinâmica da interação entre as espécies de peixes é moldada por diferentes fatores, como por exemplo os seus hábitos alimentares. Sendo assim, nas comunidades de peixes recifais caracterizadas por um número elevado de interações tróficas, o aquecimento do oceano pode promover uma perturbação significativa nessa dinâmica devido a resposta fisiológica e/ou comportamental desses organismos ao ambiente aquecido (CANTOR et al., 2018).

A seguir serão abordados os assuntos referentes aos efeitos da variabilidade ambiental nos oceanos e a sua influência sobre os ecossistemas marinhos, incluindo os principais impactos sobre os peixes recifais. Em seguida, serão apresentadas algumas aplicações, princípios físicos e fontes de dados de sensoriamento remoto para os estudos oceanográficos. Também será abordada a natureza complexa das estruturas das comunidades de peixes recifais e os fatores que interferem no ecossistema. E por fim, o relevante papel dos grupos tróficos para a resiliência das comunidades de peixes recifais, principalmente frente às progressivas mudanças ambientais em decorrência do aquecimento global.

### **3.1 Efeito da variabilidade ambiental nos oceanos sobre os organismos marinhos**

Estimativas recentes indicam que as atividades humanas são responsáveis pelo aumento da temperatura média global em aproximadamente 1°C, e desde os anos 50, as mudanças observadas são sem precedentes ao longo de décadas a milênios, com aquecimento considerável da atmosfera e do oceano (ABRAM et al., 2019). As alterações na circulação da atmosfera e do oceano são partes integrantes da variabilidade climática, portanto, um aumento da temperatura média global não significa aquecimento uniforme em todo o globo, mas pode resultar em variações climáticas regionais (TRENBERTH et al., 2007). Portanto, é necessário entender os impactos da variabilidade ambiental sobre os ecossistemas marinhos, mas também a influência relativa das forçantes locais e remotas sobre as condições ambientais (SOARES et al., 2014).

O oceano tem um papel central na estabilização do sistema climático da Terra pela sua capacidade de armazenar e liberar calor durante longos períodos de tempo (DAHLMAN; LINDSEY, 2020). Devido a sua alta densidade e calor específico, a água do mar absorve calor 4000 vezes mais efetivamente do que o ar e pode assim transportar e armazenar grandes quantidades de calor (LAFFOLEY; BAXTER, 2016). Além de fornecer serviços-chave como a regulação climática, o oceano também abriga uma grande biodiversidade desde organismos microscópicos até mamíferos marinhos que formam uma grande variedade de ecossistemas em ambientes pelágicos e costeiros (PÖRTNER et al., 2019).

Nuvens, vapor de água e outros gases de efeito de estufa emitem o calor que absorveram, e parte dessa energia térmica é absorvida pelo oceano. Com a sua capacidade de absorver o dióxido de carbono na atmosfera, o oceano protegeu os seres humanos dos piores impactos da mudança climática, no entanto, o resultado disso é a alteração na sua composição química e o seu aquecimento a um ritmo acelerado (LAFFOLEY; BAXTER, 2016). Com o constante aumento nas concentrações de gases de efeito estufa, espera-se que as mudanças futuras no sistema climático sejam ainda maiores do que as já observadas (COLLINS et al., 2018).

Com base nisso, é esperado que como consequência do aumento da temperatura média global, também aumente a temperatura do oceano, influenciando as características bióticas e abióticas dos ecossistemas marinhos, e consequentemente a sobrevivência dos peixes (DURANT et al., 2019). A temperatura influencia a capacidade aeróbia dos peixes

marinhos que causa a perda de aptidão para realizar as suas funções, afetando negativamente a capacidade de alimentação, crescimento e reprodução (NILSSON; ÖSTLUND-NILSSON; MUNDAY, 2010). Contudo, cada espécie de peixe possui uma sensibilidade térmica, respondendo de maneira particular à variabilidade ambiental. Sendo assim, essas diferenças, possivelmente no nível de família, sugerem que a estrutura comunitária dos peixes recifais pode mudar significativamente à medida que a temperatura do oceano aumenta (NILSSON et al., 2009).

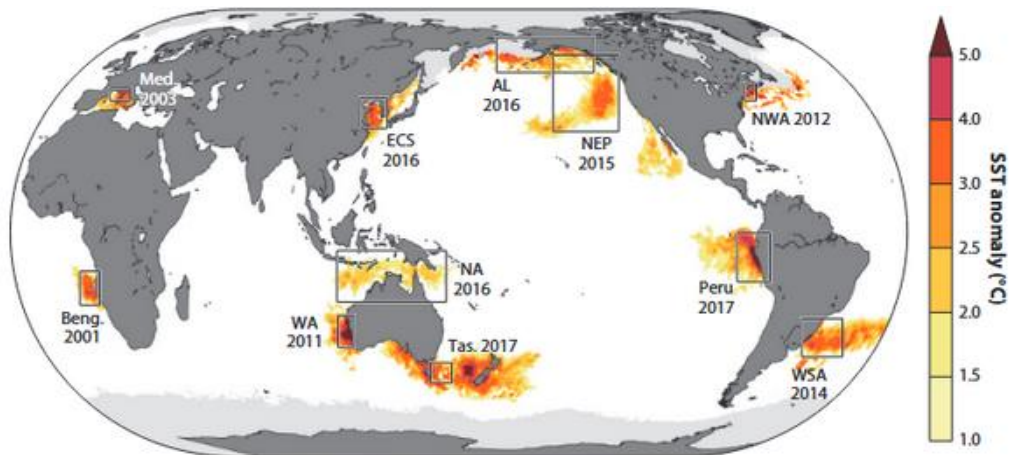
A profundidade da camada de mistura varia ao longo do tempo. Em uma escala sazonal, em geral, a camada de mistura apresenta uma profundidade maior no inverno e menor no verão, enquanto as estações de outono e primavera atuam como períodos de transição (ZHANG et al, 2016). Com o aquecimento da superfície oceânica, como ocorre na estação do verão, a camada superior do oceano torna-se mais estratificada dificultando a mistura vertical (DUNSTAN et al., 2018; SALLÉ et al., 2021). O vento também influencia a mistura vertical revertendo os efeitos do aquecimento superficial do oceano que causa essa estratificação. As consequências desse aquecimento da superfície oceânica geralmente estão associadas a um oceano mais estratificado, menos produtivo e também menos oxigenado (SOMAVILLA; GONZÁLEZ-POLA; FERNÁNDEZ-DIAZ, 2017). Isso porque a profundidade da camada de mistura influencia diretamente as trocas entre a atmosfera e o oceano mais profundo e a disponibilidade de nutrientes para o crescimento do fitoplâncton que é importante para os organismos marinhos (SALLÉ; SPEER; RINTOUL, 2010).

Como mencionado anteriormente, a estratificação da coluna d'água do oceano inibe a troca com águas profundas ricas em nutrientes, e adicionando uma elevada intensidade de irradiância solar à superfície, acarreta numa limitação no desenvolvimento da biomassa fitoplanctônica que é alimento para muitos peixes marinhos, sendo a base de toda a cadeia alimentar (DONELSON et al., 2010; POLL et al., 2013). Na região subtropical, o pico de biomassa fitoplanctônica ocorre durante o inverno, quando a mistura vertical do oceano pelo vento e a convecção térmica restabelece a zona eufótica com os nutrientes (YODER; MCCLAIN; FELDMAN, 1993). Dessa forma, a temperatura, a camada de mistura e o vento são variáveis que influenciam no desenvolvimento da biomassa fitoplanctônica, e consequentemente no aumento da concentração de clorofila-a no oceano (DUNSTAN et al., 2018).

As alterações climáticas intensificadas pelas ações antropogênicas poderão aumentar a ocorrência de eventos climáticos extremos em muitos locais (VÁZQUEZ et al., 2015). Nos últimos anos, foram destacados episódios de um aumento significativo na temperatura superficial do oceano em várias regiões do globo causando forte impacto nos ecossistemas marinhos, sendo eventos conhecidos como ondas de calor marinha (OLIVER et al., 2018). Esses eventos são chamados de ondas de calor marinha (OCM ou *marine heat waves* em inglês) e definidos como um aumento anômalo na temperatura de superfície do mar durante o período de pelo menos cinco dias consecutivos ou mais, com temperaturas acima do percentil 90 com base num período histórico de 30 anos de temperatura da superfície do mar (HOBDAY et al., 2016). O crescente avanço nos estudos desses eventos é motivado em grande parte por seus graves impactos ecológicos e socioeconômicos, além do aumento da sua frequência e intensidade (HOBDAY et al., 2016; OLIVER et al, 2020).

Vários eventos de OCM foram identificados nos últimos anos em todos os oceanos, (Figura 3.1), com destaque para uma severa onda de calor marinha que ocorreu no oeste do Atlântico Sul durante o verão de 2013/14, em que as temperaturas da superfície do mar atingiram até 3 °C acima das médias climatológicas (RODRIGUES et al., 2019).

Figura 3. 1 - Principais ondas de calor marinhas históricas destacadas em todo o oceano global.



Abreviações: AL, Golfo do Alasca e Mar de Bering; Beng., Benguela; ECS, Mar da China Oriental; Med., Mediterrâneo; NA, norte da Austrália; NEP, nordeste Pacífico; NWA, noroeste do Atlântico; Tasman Sea; WA, oeste da Austrália; WSA, oeste do sul Atlântico; SST anomaly, anomalia da Temperatura de Superfície do Mar.

Fonte: Adaptado de Oliver et al. (2020).



Esse evento intenso de OCM ocorrido no oeste do Atlântico Sul durante o verão de 2013/14 foi responsável por uma diminuição da concentração da clorofila superficial a um nível de dois desvios padrão abaixo da média em uma extensa área do Atlântico Sul ocidental (RODRIGUES et al., 2019). Além disso, esses eventos causam diversos impactos como branqueamento de corais em áreas extensas como ocorrido em 2015/16 (HUGHES et al., 2017), mortalidade em massa de espécies de macroinvertebrados bentônicos em 2003 na região noroeste do Mediterrâneo (GARRABOU et al., 2009), entre outros. A ocorrência desses eventos influencia na modificação das respostas dos organismos marinhos em decorrência dessas alterações ambientais, rompendo a estabilidade dos serviços marinhos ecossistêmicos, e ainda, podendo ser intensificado em cenários futuros (HENSON et al., 2017).

### **3.2 Variáveis oceânicas de relevância ecológica estimadas por sensores remotos orbitais e a partir de dados reanálise oceânica**

A detecção remota a partir de satélites, principalmente aplicado em estudos oceânicos, propicia uma gama de benefícios por permitir a cobertura instantânea de grandes extensões do oceano, garantindo uma cobertura global frequente sobre uma determinada localização geográfica (por exemplo, a passagem de quatro vezes ao dia dos satélites da NOAA) e com resoluções espaciais variando de microescala até sub-mesoescala (BELKIN, 2021). De maneira resumida, os dados de sensoriamento remoto são obtidos a partir de um sinal eletromagnético que deixa o oceano carregando informações sobre ele. Este sinal atravessa a atmosfera e é recebido pelo sensor que detecta propriedades particulares da radiação e a converte em um sinal digital (ROBINSON, 2010).

Atualmente vários sensores a bordo de satélites detectam propriedades oceânicas como cor, temperatura da superfície do mar, altura do nível do oceano, velocidades do vento, rugosidade da superfície oceânica e altura das ondas (CHAUHAN; RAMAN, 2017). Pelo fato do elevado tempo e custo dos levantamentos de campo para conduzir em uma escala contínua, a detecção remota deve ser utilizada para escalonar essas observações de campo (MUMBY et al., 2013). Os levantamentos oceânicos por satélite reduzem drasticamente o tempo de amostragem, em que, por exemplo, cada cena detectada por um sensor a bordo de satélite, que tem uma resolução espacial de 1 km, levaria aproximadamente de 10-11

anos para a amostragem de um navio viajando a uma velocidade de 20 km/h (CHAUHAN; RAMAN, 2017).

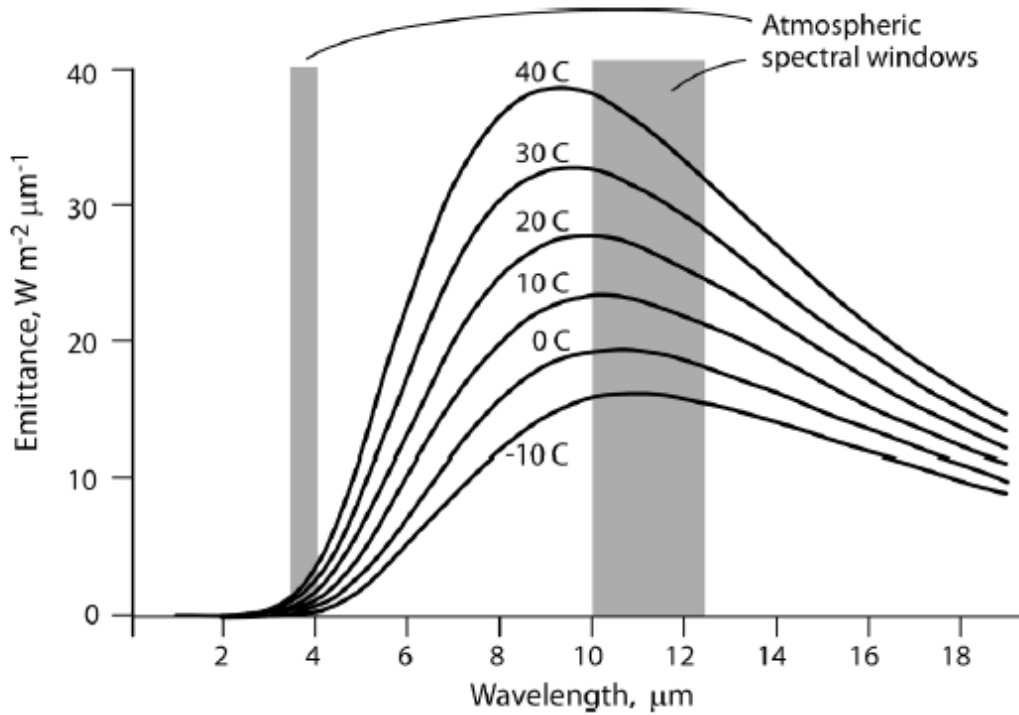
A temperatura de superfície do mar foi a primeira variável oceanográfica a ser medida e continua sendo uma das medidas oceanográficas mais amplamente realizadas (EMERY; THOMSON, 2001). De acordo com Robinson (2010), a temperatura de superfície do mar é obtida por meio do registro da radiância detectada no topo da atmosfera por um sensor que atua na faixa do infravermelho termal. As medidas individuais em cada canal,  $n$ , podem ser expressadas como uma temperatura de brilho equivalente a de um corpo negro (conceito teórico ideal), que é a temperatura na qual um corpo negro (uma superfície com emissividade igual a 100%) emitiria a radiância. Para um determinado comprimento de onda, a emissão do corpo negro é definida pela equação de Planck:

$$L(\lambda, T) = \frac{C_1}{\pi \lambda^5 [\exp(\frac{C_2}{\lambda T}) - 1]} \quad (3.1)$$

onde  $L$  é a radiância espectral deixando a unidade área de superfície do corpo preto; por unidade de ângulo sólido ( $Wm^{-2}m^{-1}str^{-1}$ );  $\lambda$  é o comprimento de onda (m);  $T$  é a temperatura (K) do corpo negro; e  $C_1$  e  $C_2$  são as constantes equivalentes a  $3.74 \times 10^{-16} Wm^2$  e  $1.44 \times 10^{-2} mK$ , respectivamente.

Os espectros de emissão calculados pela Equação 3.1 são apresentados pela Figura 3.2, também explicada por Robinson (2010). De acordo com o autor, a figura apresenta os espectros de emissão de corpos negros com temperaturas variando entre  $-10^\circ C$  e  $40^\circ C$ , em que as faixas cinzas apresentam as janelas atmosféricas (entre 3.5 m e 4.1m e entre 10.0 m a 12.5 m), que são as faixas onde a atmosfera não é opaca, e então, os sensores infravermelhos atuam. Alguns sensores mais conhecidos que trabalham nessa faixa são o Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) desenvolvido pela National Oceanographic and Atmospheric Administration (NOAA) nos Estados Unidos e o Along-track Scanning Radiometer (ATSR) desenvolvido pela Agência Espacial Europeia (ESA).

Figura 3. 2 - Espectros de emissão de corpos negros com temperaturas entre -10 °C e 40 °C.



Fonte: Robinson (2010).

A concentração da clorofila a superficial em  $mg/m^3$  é calculada a partir da relação empírica derivada de medidas *in situ* de concentração de clorofila e a reflectância de sensoriamento remoto ( $R_{rs}$ ) na região do espectro visível compreendendo a faixa do azul ao verde (440 - 670 nm), dada pela combinação de dois algoritmos apresentados por Hu et al. (2012) que é o algoritmo padrão de relação de banda OC3/OC4 (OCx) com o de Índice de Cores (CI) apresentados pelas Equações 3.2 e 3.3 respectivamente.

$$OCx = \log_{10}(chlo_a) = a_0 + \sum_{i=1}^4 a_i \left( \log_{10} \left( \frac{R_{rs}(\lambda_{blue})}{R_{rs}(\lambda_{green})} \right) \right)^i \quad (3.2)$$

Onde o numerador,  $R_{rs}(\lambda_{blue})$ , é o maior de vários valores  $R_{rs}$  de entrada e os coeficientes,  $a_0 - a_4$ , são específicos de cada sensor (mais informações em [https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/atbd/chlor\\_a/](https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/atbd/chlor_a/)).

$$CI = R_{rs}(\lambda_{green}) + [(\lambda_{blue}) + \frac{\lambda_{green} - \lambda_{blue}}{\lambda_{red} - \lambda_{blue}} \times (R_{rs}(\lambda_{red}) - R_{rs}(\lambda_{blue}))] \quad (3.3)$$

Onde  $\lambda_{blue}$ ,  $\lambda_{green}$  e  $\lambda_{red}$  são os comprimentos de onda específicos do instrumento mais próximos a 443 nm, 555 nm e 670 nm, respectivamente.

Produtos de dados de reanálises também são utilizados e construídas para estar o mais próximo possível das observações (isto é, mais realistas possível), de acordo com o modelo físico, e assim, fornecer informações sobre o oceano ao longo dos anos (DRÉVILLON et al., 2021). Os dados relacionados à profundidade da camada de mistura foram obtidos a partir do produto GLORYS12V1. De acordo com Lellouche et al. (2018), a reanálise física global GLORYS12V1, cobre o período de 1993 a 2016, é baseada no atual sistema de previsão global em tempo real no âmbito do Copernicus Marine Environment Monitoring Service (CMEMS), com 1/12° resolução horizontal e 50 níveis verticais, em que o componente modelo é a plataforma NEMO acionada na superfície pela reanálise ECMWF ERA-Interim e recentemente ao ERA5. Portanto, o Global Ocean Reanalysis and Simulations (GLORYS) é um projeto francês que tem como objetivo produzir uma série de reanálises com simulações oceânicas globais através da assimilação de dados e abrangendo diferentes períodos de tempo (FERRY et al., 2010).

### 3.3 Estruturação das comunidades de peixes recifais

Um dos aspectos relevantes na ecologia marinha tropical é determinar quais são os fatores que influenciam a composição, distribuição e estrutura das comunidades de peixes recifais ao longo do tempo e do espaço (ILARRI; SOUZA; ROSA, 2017). Assim, um dos conceitos mais duradouros no estudo da dinâmica da comunidade é o de filtro ambiental, em que o ambiente é descrito como um “filtro” ou “peneira hierárquica”, onde fatores abióticos determinariam quais espécies seriam capazes de se estabelecer e persistir em populações locais (KRAFT et al. 2015, OVASKAINEN et al., 2017). Assim, o gradiente ambiental tem uma forte influência na distribuição das espécies, considerada como uma força seletiva que determina quais conseguirão sobreviver em um local (KRAFT et al., 2015; DRAKE, 1990). Portanto, a presença e abundância de espécies em nível local dependem de uma complexa interação hierárquica entre processos evolutivos e

biogeográficos, características fenotípicas, interação biótica, condições ambientais, além também dos eventos estocásticos (BRANDL et al., 2020; KRAFT et al., 2015; LEIBOLD et al., 2004).

Os “filtros bióticos” são determinados pelas interações interespecíficas e intraespecíficas (OVASKAINEN et al., 2017). Em uma comunidade, as espécies se envolvem em interações bióticas (como predação, competição, mutualismo) que acarretam na distribuição espacial das espécies (CANTOR et al., 2018). Para muitos peixes de recife de coral, por exemplo, a distribuição das populações adultas e a conectividade entre populações locais são governadas pela interação da dinâmica oceânica, características geográficas, comportamento larval e a história de vida das espécies (COUNSELL et al., 2022). É importante ressaltar que esses processos que influenciam as interações e distribuição das espécies não são necessariamente aditivos, mas também combinados. Isto é, a interação entre as espécies pode ser modificada por diferentes processos que atuam simultaneamente e em diferentes escalas temporais e espaciais (OVASKAINEN; ABREGO, 2020).

Os atributos funcionais relacionam-se a aspectos morfológicos, fisiológicos ou comportamentais dos organismos que influenciam as interações das espécies em uma comunidade (HÉBERT; BEISNER; MARANGER, 2016). A ecologia funcional baseada nos atributos contribui para compreender o funcionamento e a manutenção dos serviços ecossistêmicos, permitindo uma compreensão de como as espécies interagem e moldam seus habitats (HADJ-HAMMOU; MULLIOT; GRAHAM, 2021). Peixes de tamanho maior é um atributo relevante para a dispersão da biologia pelágica por facilitar a travessia a barreira da Amazônia devido a sua ampla tolerância ambiental (LUIZ et al., 2012). Dessa maneira, o tamanho do corpo e o uso de multi habitats também são importantes impulsionadores para a especiação das espécies por permitir a travessia a barreira e a adaptação ao novo ambiente (PINHEIRO et al., 2018). Dessa forma, as respostas das espécies a esses filtros abióticos e bióticos variam dependendo dos seus atributos específicos conhecidos como características de resposta que determinam quais espécies alcançam e colonizam determinadas áreas (OVASKAINEN et al., 2017).

É conhecido que as classes de interações principais como o mutualismo, competição, predação, herbivoria e o parasitismo podem impactar a dinâmica populacional, a seleção

natural e a microevolução (HEMBRY; WEBER, 2020). Os atributos funcionais evoluem ao longo dos ramos da filogenia, e dessa forma, as espécies relacionadas evolutivamente tendem a ser ecologicamente semelhantes e apresentam respostas à seleção de forma semelhante (DÍAZ et al., 2013). Assim, utilizar a abordagem filogenética para compreender a dinâmica da diversidade a longo prazo e os determinantes históricos dos padrões de riqueza das espécies também são úteis no contexto das mudanças do ambiente (CONDAMINE; ROLLAND; MORLON, 2013).

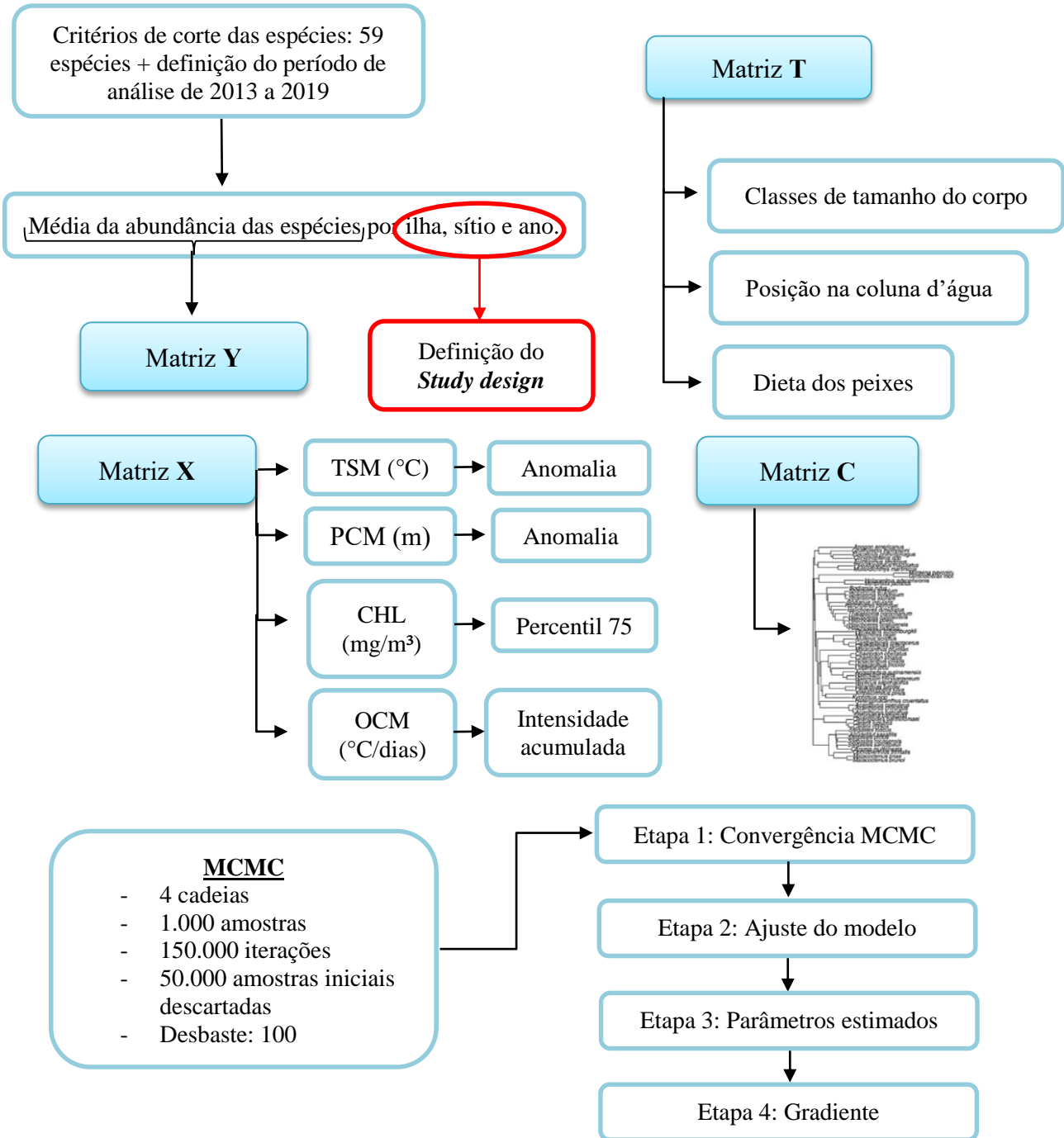
Logo, compreender os fatores que determinam a distribuição das espécies é essencial para prever a resposta do organismo às mudanças ambientais (PEOPLES; FRIMPONG, 2016). No entanto, entender essas variáveis importantes para a estrutura das comunidades dos peixes tem sido uma tarefa desafiadora, principalmente ao levar em consideração a contribuição dos impactos antropogênicos (LUIZ et al., 2015). Além de efeitos oriundos das mudanças climáticas, observa-se também que a pesca descontrolada de peixes recifais tem provocado impactos como o declínio no número de espécies, redução do potencial reprodutivo, mudanças na estrutura da cadeia alimentar, declínio na resiliência dos recifes, entre outros (MORA, 2015). Portanto, é significativa a pressão das mudanças climáticas sobre a distribuição das espécies, ocasionando a alteração da estrutura da comunidade e da função dos ecossistemas marinhos resultando em perturbações nas interações biológicas (DONEY et al., 2012).

## 4 METODOLOGIA

### 4.1 Fluxograma da metodologia

O fluxograma da Figura 4.1 apresenta simplificadamente a metodologia que foi executada neste trabalho. Quatro modelos foram estruturados (um para cada estação) para a análise da resposta das espécies de peixes recifais a variabilidade ambiental utilizando um modelo linear generalizado hierárquico multivariado (HMSC - *Hierarchical Modelling of Species Communities* em inglês). Os insumos essenciais utilizados nos modelos foram a Matriz Y que representa média da abundância das espécies calculadas por ilha, sítio e ano. A Matriz X, as covariáveis ambientais a partir de dados de sensoriamento remoto, como as anomalias da Temperatura de Superfície do Mar (TSM), concentração de clorofila-a superficial acima do percentil 75 (CHL) e a intensidade acumulada da Onda de Calor Marinha (OCM); e dados de reanálise como a anomalia da Profundidade da Camada de Mistura (PCM). As Matrizes T e C que representam os atributos funcionais e os dados filogenéticos, respectivamente. Após a construção dos modelos, foi realizada a amostragem a partir da estimativa MCMC (Monte Carlo acoplado a Cadeia de Markov, *Markov chain Monte Carlo* em inglês) para a análise dos parâmetros estimados. E por fim, foi executado o fluxo de análise dos modelos no Hmsc por meio de quatro etapas: (1) convergência das amostras MCMC; (2) ajuste do modelo; (3) análise dos parâmetros estimados; e por fim, (4) gradiente. A etapa (4) é considerada uma etapa de previsão, no entanto, para este estudo foi utilizada para inferir a resposta das abundâncias de cada espécie ao longo do gradiente de valores de cada covariável ambiental. Os detalhes de cada etapa do fluxograma serão abordados nas seções posteriores.

Figura 4.1 - Fluxograma geral da metodologia.



A Matriz Y é constituída pela média da abundância das espécies. Após a seleção das 59 espécies, a média foi realizada por ilha, sítio e ano (*study design*). A Matriz X representa os dados das covariáveis ambientais; a Matriz T é composta pelos atributos funcionais (tamanho do corpo, posição na coluna d'água e dieta) e a Matriz C com os dados filogenéticos. Após a estruturação dos modelos, foi executado a estimativa de MCMC para a análise dos parâmetros. Em seguida, foi realizado a análise dos modelos nas etapas do Hmsc.

Fonte: Produção da autora.



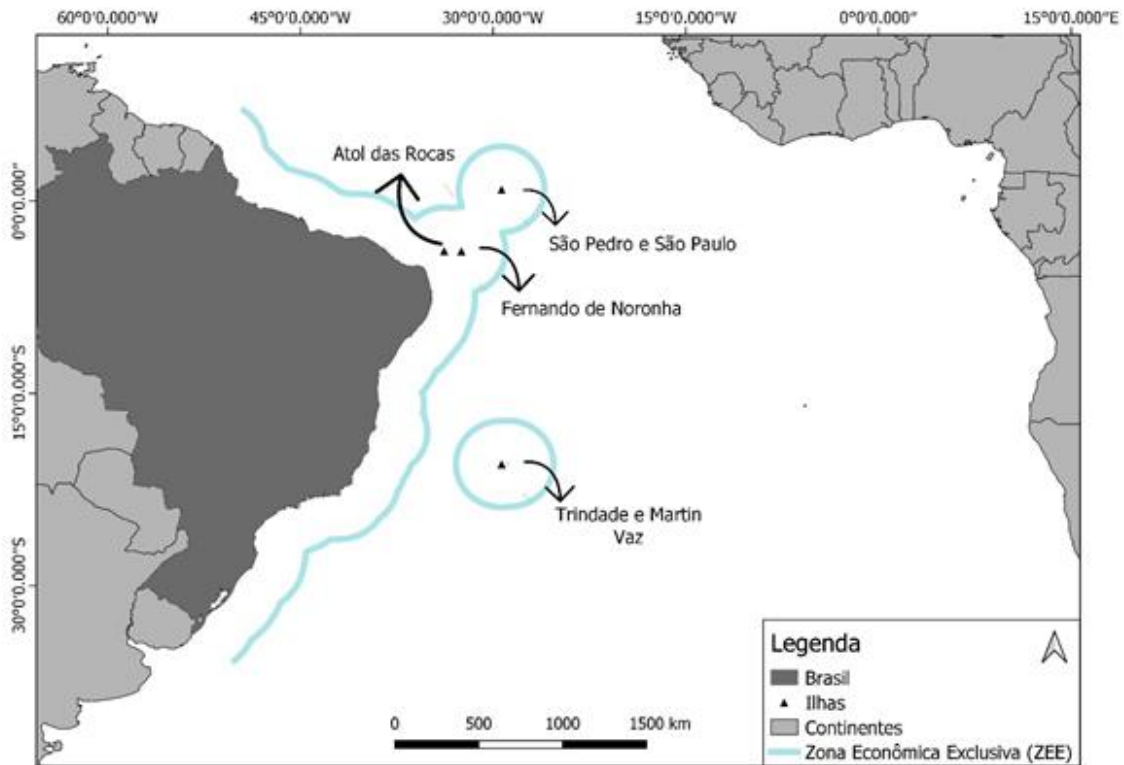
## 4.2 Caracterização da área de estudo

A área de estudo contempla quatro ilhas oceânicas brasileiras, sendo elas os arquipélagos Trindade e Martim Vaz, São Pedro e São Paulo, Fernando de Noronha e Atol das Rocas (Figura 4.2). A ilha oceânica de Trindade (20°29'33.0"S, 29°20'35.2"W) é uma Área de Proteção Ambiental (APA), situada no oceano Atlântico sul, aproximadamente no paralelo de Vitória, Espírito Santo, afastada 1.140 km da linha de costa, com relevo íngreme caracterizado por rochas vulcânicas (MOHR et al., 2009). A ilha constitui, com o Arquipélago Martin Vaz, o extremo oriental da cadeia de Vitória-Trindade, e possui como principal característica na sua paisagem, um grande recife de algas coralíneas distribuídas ao longo de quase toda a sua costa (PINHEIRO et al., 2011).

As ilhas Fernando de Noronha e Atol das Rocas, de acordo com Tchamabi et al. (2017), são localizadas nas águas oligotróficas da Zona Econômica Exclusiva (ZEE) brasileira no Atlântico tropical ocidental, aproximadamente na mesma latitude (3°51"S) e nas longitudes 32°25"W e 33°49"W, respectivamente. Atol das Rocas é uma Reserva Biológica situada a cerca de 270 km da cidade de Natal, Rio Grande do Norte, e a aproximadamente 150 km a oeste do APA de Fernando de Noronha, região banhada pela corrente Sul Equatorial, originada na costa da África (MOHR et al., 2009). Fernando de Noronha foi declarada como zona de proteção ambiental em 1989, possuindo atualmente uma intensa atividade turística, enquanto Atol das Rocas é uma área destinada apenas para proteção de espécies e pesquisas científicas (CLAUDINO-SALES, 2019).

Considerado o menor arquipélago oceânico brasileiro, de acordo com Mohr et al. (2009), a APA do arquipélago de São Pedro e São Paulo está localizada no Atlântico norte equatorial (0°55'00.7"N 29°20'42.6"W), a cerca de 1.010 km da costa brasileira Cabo do Calcanhar, Rio Grande do Norte e aproximadamente a 1.824 km da costa africana. Essa ilha situa-se no caminho do ramo norte da corrente Sul Equatorial que flui para oeste (CARVALHO-FILHO et al., 2016).

Figura 4.2 - Localização das ilhas oceânicas consideradas no presente estudo.

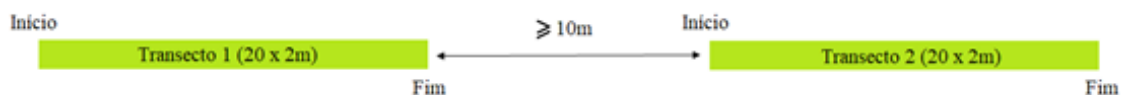


Fonte: Produção da autora.

### 4.3 Série de abundância de peixes recifais e processamento dos dados

A série de abundância dos peixes recifais nas ilhas do Atlântico Sudoeste foi obtida utilizando censos visuais subaquáticos (CVSs) ao longo de transectos com a faixa de 20x2 m (40m<sup>2</sup>) (FERREIRA et al., 2004; FLOETER et al., 2007), realizados no âmbito do Programa Ecológico de Longa Duração nas ilhas oceânicas - PELD ILOC (<https://peldiloc.sites.ufsc.br/>), durante o período de 2006 a 2019. Os transectos foram dispostos em diferentes pontos (chamados aqui de sítios) no entorno das ilhas, espaçados por uma distância de aproximadamente 10 metros entre o fim de um transecto e o início de outro em uma mesma profundidade (Figura 4.3).

Figura 4.3 - Esquema da disposição dos transectos para o levantamento da abundância dos peixes.



Fonte: Produção da autora.

Foram selecionados os dados de abundância para o período entre 2013 e 2019, pelo fato da amostragem ser contínua entre anos e sítios, buscando melhorar a comparabilidade dos resultados utilizando-se uma representação uniforme das amostragem nos sítios. Devido às dificuldades logísticas inerentes à amostragem destes locais remotos, cada ilha oceânica possui diferentes números de sítios, distribuídos da seguinte forma: São Pedro e São Paulo (SPSP) com um sítio, Atol das Rocas (AR) com quatro, Fernando de Noronha (FN) com três, e Trindade e Martim Vaz (TR) com dois sítios. No total, 24473 transectos foram organizados durante o período estudado, considerando apenas os dez sítios selecionados nas ilhas, conforme apresentado na Tabela 4.1. Outras informações como as coordenadas do local de amostragem, o mergulhador que realizou o levantamento, o comprimento do peixe em centímetros, a profundidade da amostragem e o período do levantamento foram também registradas.

Tabela 4.1 – Os sítios com amostragem contínua durante o período de 2013 a 2019 utilizados na análise com os números de transectos dispostos ao seu entorno e a profundidade média dos transectos.

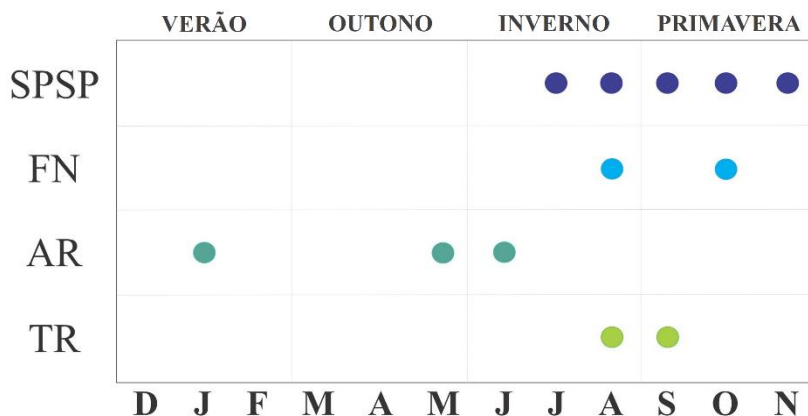
<b>Ilhas</b>	<b>Sítios</b>	<b>Lat</b>	<b>Long</b>	<b>Nº de transectos</b>	<b>P. média (m)</b>	<b>P. min (m)</b>	<b>P. máx (m)</b>
FN	Cagarras	-3.81	-32.39	3646	12,99	3,00	28,00
FN	Laje dois irmãos	-3.85	-32.44	2207	17,75	1,50	22,00
FN	Ponta da sapata	-3.87	-32.47	3661	13,23	4,00	22,20
AR	Ancoras	-3.87	-33.80	1923	2,78	1,00	5,00
AR	Falsa barreta	-3.86	-33.82	1344	2,07	0,50	4,00
AR	Piscina das rocas	-3.87	-33.79	1746	1,81	0,50	5,00
AR	Tartarugas	-3.87	-33.81	1792	2,12	1,00	4,00
SPSP	Enseada	0.92	-29.34	3969	13,74	3,50	32,60
TR	Calheta	-20.51	-29.31	2019	8,14	2,90	18,10
TR	Ponta norte	-20.49	-29.34	2166	9,16	4,00	19,80

Fonte: Produção da autora.

Desta forma, foram considerados os peixes recifais que vivem em águas tropicais ou subtropicais rasas (< 100 m) com hábitos bentônicos ou bentopelágicos que estão consistentemente associados a substratos duros formados por corais ou recifes rochosos e fundo arenoso adjacente (FLOETER et al., 2008). No total, foram registradas 169 espécies em todos os censos dos quais foram retidas 59 espécies (APÊNDICE B) depois de excluir espécies raras e pouco frequentes. As espécies utilizadas nas análises foram aquelas: (1) detectadas em todos os anos ou (2) apareceram em pelo menos cinco censos de pelo menos 50% do total de anos ou (3) atingiram uma abundância média superior a 0,5 indivíduos por metro quadrado por ano (GARCIA, 2021). Estas 59 espécies pertencem a 26 famílias e 40 gêneros distintos. Ao fazer isso, mantivemos os custos computacionais a um nível razoável, enquanto descartamos as espécies raras e menos abundantes para análise. Todas as análises foram realizadas com o software Rstudio.

Vale destacar que os meses de amostragens não foram sempre os mesmos em todas as ilhas, conforme apresentado na Figura 4.4. A maior coincidência de amostragens ocorre no inverno e na primavera, exceto em AR que não apresentou nenhuma amostragem durante a primavera. Dessa forma, como não foi realizado nenhum levantamento em AR para esta estação, a série de dados de variáveis ambientais (apresentada com detalhes na Seção 4.3) foi deslocada somente para esta ilha, começando na primavera de 2012. Isto porque, considerando as análises a partir de 2013, às espécies identificadas em AR para este ano provavelmente ainda estavam respondendo à estação da primavera do ano anterior. Ao fazer isso, o objetivo é tentar capturar tanto os efeitos associados a respostas mais imediatas (como seria o caso das ondas de calor marinha) quanto às respostas atrasadas que poderiam estar associadas ao ciclo reprodutivo dessas espécies.

Figura 4.4- Período mensal dos censos visuais subaquáticos nas ilhas do Atlântico sudoeste de São Pedro e São Paulo (SPSP), Fernando de Noronha (FN), Atol das Rocas (AR) e Trindade e Arquipélago Martin Vaz (TR) entre 2013 e 2019.



Fonte: Produção da autora.

#### 4.4 Dados ambientais de sensoriamento remoto e índices climáticos

Os covariáveis ambientais foram obtidos a partir de séries mensais de dados gerados por diferentes plataformas de sensoriamento remoto e dados de reanálise para o período entre setembro de 2012 (para evitar a falta de um dado de primavera para a amostragem de verão de 2013 em AR, ver Figura 4.4 na Seção 4.3) até dezembro de 2019. Os dados de anomalia da Temperatura da Superfície do Mar (ATSM ou SSTA, *Sea Surface Temperature Anomaly* em inglês) empregados foram derivados dos produtos de nível 4 do *Multi-scale Ultra-high Resolution (MUR) SST analysis* com uma resolução espacial de  $0,01^\circ \times 0,01^\circ$  (aproximadamente 1,1 km) disponível a partir de 2002 até a presente data (CHIN; VAZQUEZ-CUERVO; ARMSTRONG, 2017). É um conjunto de observações de TSM de vários sensores de satélite e dados *in situ*, baixado de <https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html>.

Os dados da concentração superficial da clorofila a (CHL,  $\log_{10} \text{ mg/m}^3$ , *Chlorophyll a* em inglês) foram obtidos do Copernicus Marine Service originalmente adquiridos de observações diárias de multi-sensores (SeaWiFS, MODIS, MERIS, VIIRS-SNPP & JPSS1, OLCI-S3A & S3B) e baseados na interpolação espaço-temporal (sem nuvens) (COLELLA et al., 2021; GARNESON; MANGIN; BRETAGNON, 2021). Aqui foram considerados os valores acima do percentil 75. Os dados utilizados aqui foram os de nível 4 com uma resolução espacial de 4 km x 4 km, disponíveis de 04-09-1997 até a presente

data. Estes dados foram baixados do E.U. Copernicus Marine Service do DOI: <https://doi.org/10.48670/moi-00100>. As anomalias de profundidade da camada de mistura (APCM ou MLDAs, *Mixed Layer Depth Anomaly* em inglês), em metros, foram calculadas usando dados físicos do oceano disponíveis no Copernicus Marine Service (do DOI: <https://doi.org/10.48670/moi-00021>) (DRÉVILLON, 2021a; 2021b). Com cobertura temporal de 01-01-1993 até 31-12-2019 e a resolução espacial é de  $0,083^\circ \times 0,083^\circ$ . Ela utiliza a reanálise ECMWF ERA-Interim e ERA5 dos últimos anos, juntamente com algumas observações *in situ*. O estresse médio mensal do vento (Pa) também está disponível no Copernicus Marine Service (baixado em DOI: <https://doi.org/10.48670/moi-00181>) (DRIESENAAR et al., 2020; BENTAMY, 2021). A série de dados abrange o período de 16-05-2007 até 31-12-2020, com resolução espacial de  $0,25^\circ \times 0,25^\circ$  e nível de processamento 4.

Os dados para as ondas de calor marinhas (OCM ou MHW, *Marine Heatwaves* em inglês) utilizados aqui foram derivados da série de dados disponíveis em <http://www.marineheatwaves.org/tracker.html>. São dados diários de *Optimally Interpolated Sea Surface Temperature* (OISST) da NOAA, especificamente os dados do AVHRR v2.0 de 1982 a 2015 e os dados do AVHRR v2.1 de 2016 até a data atual (SCHLEGEL, 2020). Esses dados possuem uma resolução espacial de  $0,25^\circ \times 0,25^\circ$  (aproximadamente 27,7 km) e cobrem um período de 01-01-1982 até a presente data. A série de dados OCM utilizada neste trabalho disponível para download é calculada e definida de acordo com Hobday et al. (2016). Os dados de OCM são definidos com base na média climatológica desde janeiro de 1982, na qual a temperatura do mar permanece anormalmente elevada (por exemplo, com temperatura acima do percentil 90), por pelo menos 5 dias consecutivos ou mais. Neste trabalho foi usado a intensidade acumulada ( $^\circ\text{C.dias}$ ) das ondas de calor marinha. De acordo com Hobday et al. (2016), é definido como a soma das intensidades (anomalias) diárias durante o evento de OCM. No processo de estruturação dos modelos com os dados (ver a Seção 4.4) foi decidido descartar os dados de estresse do vento para obter o melhor ajuste, de modo que as covariáveis ambientais efetivamente utilizadas foram ATSM, APCM, CHL e OCM (Tabela 4.2).

Tabela 4.2 - Detalhes dos dados de satélite e de reanálise oceânica usados para calcular as covariáveis ambientais usados no modelo. As variáveis são: TSM, temperatura da superfície do mar; CHL, clorofila de superfície oceânica uma concentração; PCM, profundidade da camada mista e OCM, onda de calor marinha.

Variável	Fonte	Período	Nível de processamento	Resolução espacial
TSM	NASA JPL	2002-hoje	L4	0,01° x 0,01°
CHL	Copernicus Marine Services	1997-hoje	L4	4 km x 4 km
PCM	Copernicus Marine Services	1993-2019	L4	0,083° x 0,083°
OCM	Marine Heatwave Tracker	1982-2022	-	0,25° x 0,25°

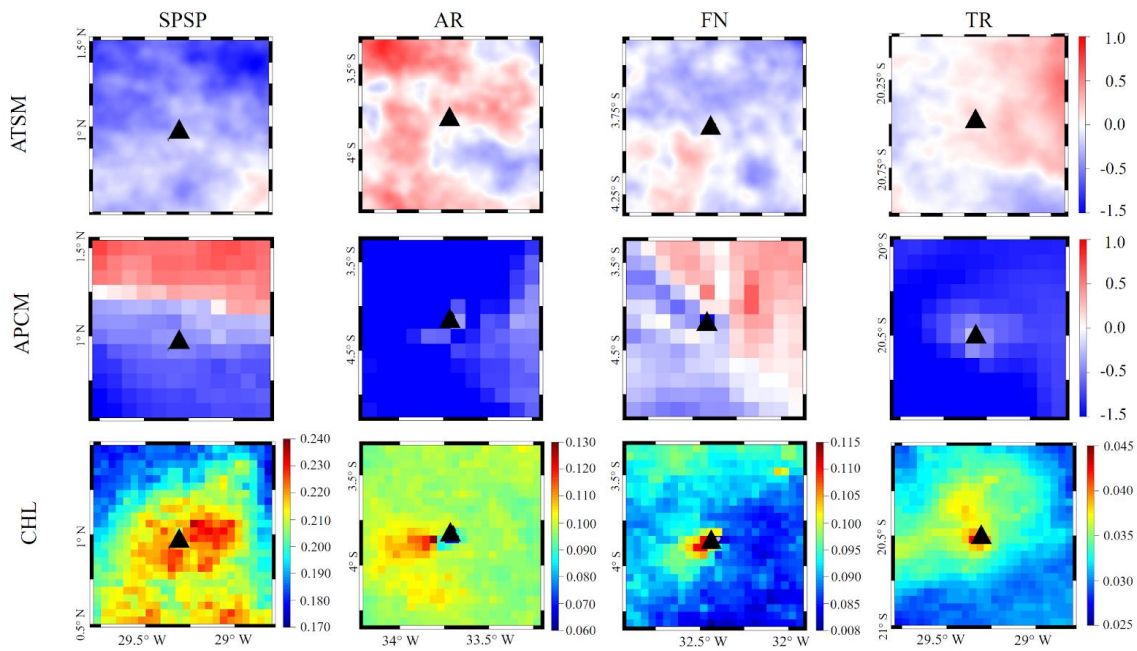
Fonte: Produção da autora.

Também foram testados os efeitos dos índices climáticos na abundância de peixes recifais, tais como Niño 3.4, Índice Tropical do Atlântico Sul (TSA, *Tropical South Atlantic* em inglês), Oscilação Multidecadal do Atlântico (AMO, *Atlantic Multidecadal Oscillation* em inglês) e Oscilação Decadal do Pacífico (PDO, *Pacific Decadal Oscillation* em inglês), baixados do site do *Physical Science Laboratory* da NOAA (link: <https://psl.noaa.gov/data/climateindices/list/>). Como o ajuste do modelo resultante não foi satisfatório, estes foram descartados e não foram utilizados nas análises.

Considerando que as médias mensais dos dados ambientais em áreas tropicais tendem a variar dentro de uma faixa limitada de valores, optamos por computar as anomalias mensais normalizadas da temperatura de superfície do mar (TSM ou SST, *Sea Surface Temperature* em inglês) e da profundidade da camada de mistura (PCM ou MLD, *Mixed Layer Depth* em inglês) dentro de uma área de 1° x 1° centrada em torno de cada ilha, delimitada pelos seguintes valores lat/lon: SPSP (-29,8,-28,8 W, 0,5, 1,5 N); AR (-34,2,-33,2 W, -4,35, -3,35 S); FN (-32,9,-31,9 W, -4,35, -3,35S); e TR (-29,8,-28,8 W, -21,0, -20,0 S). Para a concentração de clorofila-a foi calculada a média dos valores mensais acima do percentil 75. O intuito foi captar o enriquecimento de pigmento observado ao redor das ilhas causado pela interação do fluxo das águas oceânicas com a topografia que

aumenta a biomassa fitoplanctônica no seu entorno (SOUZA et al. (2013). Finalmente, foi realizada a média de cada estação para as anomalias de TSM e PCM, e para OCM foi utilizado o valor máximo da intensidade acumulada do evento para a estação analisada (Apêndice A). A Figura 4.5 ilustra alguns mapas selecionados dos resultados das anomalias mensais, calculadas pixel a pixel para todo o período estudado, para TSM, PCM e também os valores da CHL utilizados nos modelos em cada ilha oceânica.

Figura 4.5- Anomalias mensais de TSM e PCM e os valores de CHL. O triângulo no centro dos mapas representa a localização das ilhas oceânicas.



Fonte: Produção da autora.

#### 4.5 Modelo linear generalizado hierárquico multivariado

Para analisar a resposta das espécies à variação ambiental foi utilizado um modelo linear generalizado hierárquico multivariado, ajustado à inferência Bayesiana, chamada Modelagem Hierárquica de Comunidade de Espécies (HMSC - *Hierarchical Modelling of Species Communities* em inglês, OVASKAINEN et al., 2017; TIKHONOV et al., 2019; OVASKAINEN; ABREGO, 2020), com todas as rotinas implementadas no software Rstudio com o pacote Hmsc. A escolha do HMSC consiste no fato de permitir modelar as relações entre a ocorrência de espécies ou suas abundâncias às covariáveis



ambientais, levando em conta os atributos das espécies e suas relações filogenéticas de uma forma que seja possível fazer inferências sobre os processos de montagem comunitária. O filtro ambiental no nível das espécies é modelado em uma estrutura hierárquica que leva em conta os atributos das espécies e as influências filogenéticas, enquanto as interações bióticas podem ser avaliadas em matrizes de associação residuais entre espécies para diferentes escalas espaço-temporais. A hierarquia de amostragem inerente a este estudo foi explicitamente incorporada na estrutura hierárquica dos dados, ou simplesmente estrutura dos dados (chamada de *study design* no HMSC) onde a dependência entre locais de amostragem, ilhas e tempo (anos) foram identificadas através de efeitos aleatórios modelados como variáveis latentes (OVASKAINEN et al., 2016).

O fluxo de análise no HMSC está organizado em cinco etapas: (1) definição da estrutura do modelo com base em um preditor linear usando abundância das espécies como variável resposta, covariáveis ambientais como efeitos fixos, dados filogenéticos e de atributos das espécies, além dos efeitos aleatórios, adequando o modelo aos dados. Como as respostas das espécies foram avaliadas em uma base sazonal usando a inferência Bayesiana, os quatro modelos foram estruturados e analisados usando a amostragem a partir da distribuição posterior dos parâmetros dos modelos a partir da execução da estimativa de MCMC (Markov chain Monte Carlo - Monte Carlo acoplado à Cadeia de Markov) (OVASKAINEN; ABREGO, 2020). A segunda etapa (2) envolve verificar se a amostragem a partir da estimativa MCMC dos parâmetros do modelo alcançou uma distribuição estacionária e se possui um número suficiente de amostras. Na terceira fase (3) é avaliada o ajuste dos modelos, examinando se o poder explicativo é alto ou não, bem como o seu poder preditivo usando a validação cruzada condicional. A chave dos resultados do modelo utilizado para a inferência ecológica vem da quarta fase (4) onde é explorado resumos numéricos de estimativas de parâmetros incluindo relações de filogenia, particionamento da variância dos modelos, associações entre covariáveis ambientais e abundância de espécies, atributos e associações residuais em nível de espécies. Na última etapa (5) é possível fazer previsões, e embora este não seja o foco da nossa análise, pode ser usado para ilustrar como as espécies se comportam ao longo do gradiente observado dos covariáveis ambientais.

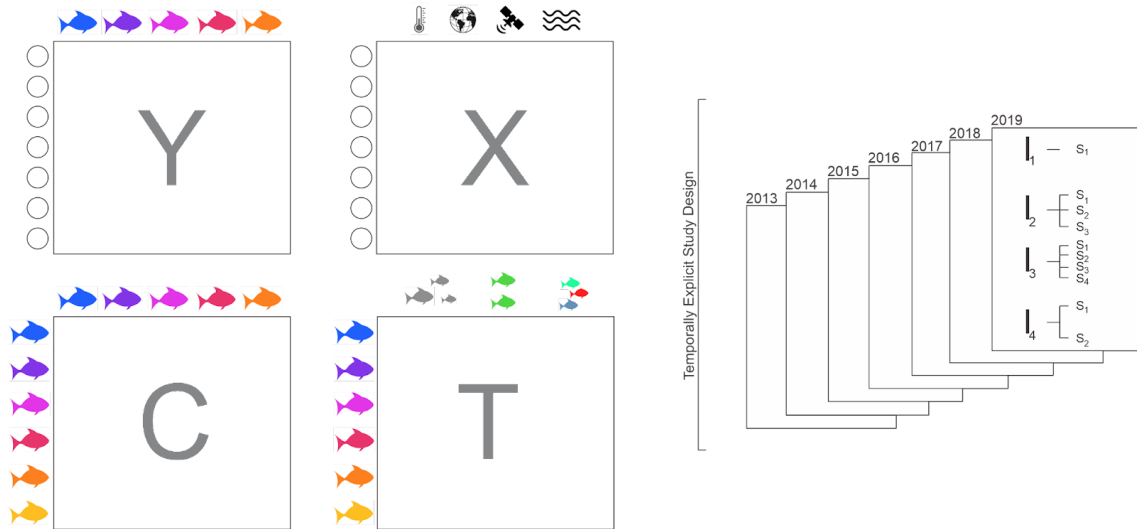
A variável resposta (matriz Y, Figura 4.6) utilizada aqui é a média mensal da abundância dos peixes recifais registrados em cada ilha, sítio e por ano, durante o período entre 2013

e 2019. Devido ao grande número de abundâncias zero neste tipo de dado, foi aplicada a abordagem de modelo Hurdle que separa os dados em dois componentes: um que modela a ausência e presença, e outro que modela a abundância condicionada à presença (declarando zeros como dados ausentes) utilizando uma transformação logarítmica dos dados e definindo o modelo linear (OVASKAINEN; ABREGO, 2020). Como efeitos fixos, usamos (matriz X, Figura 4.6) dados derivados de satélite, sendo eles ATSM, CHL, APCM e OCM, como mencionado na Seção 4.4. Além disso, usamos os atributos das espécies (matriz T, Figura 4.6) e dados filogenéticos (matriz C, Figura 4.6) nos modelos, assumindo que eles influenciam as respostas das espécies no meio abiótico (OVASKAINEN et al., 2017). Os principais parâmetros a serem estimados são:  $\beta$  para nichos de espécies,  $\rho$  para o sinal filogenético nos nichos de espécies,  $\gamma$  para a influência dos atributos nos nichos e  $\Omega$  para associações entre as espécies (o conjunto completo de parâmetros está resumido na Tabela 4.4. de Ovaskainen e Abrego, 2020).

Foram testados 12 diferentes atributos, obtidas nos CVSs e em Quimbayo et al. (2021), quanto à sua influência nos nichos das espécies, mas apenas três apresentaram significativas informações estatísticas, sendo as variáveis categóricas (1) comprimento total máximo (*Size class* em inglês) de espécies dividido em categorias ordenadas (Classe 1: 0 a 15 cm; Classe 2: 15,1 a 50 cm; Classe 3: acima de 50,1 cm), (2) posição na coluna de água, em que Fundo (*Bottom* em inglês) significa espécies que permanecem no fundo todo tempo; Baixo (*Low* em inglês) para espécies que vivem ligeiramente acima do fundo mas ocasionalmente descansam no fundo; Alto (*High* em inglês) é para espécies que passam a maior parte de seu tempo ativo acima do fundo) e (3) principais itens consumidos pelas espécies sendo eles os herbívoros, plactívoros, invertívoros, carnívoros e onívoros (*Herbivore; Planktivore; Invertivore; Carnivore e Omnivore* em inglês). A árvore filogenética quantitativa (a ser convertida na matriz de correlação filogenética C, Figura 4.6) foi obtida usando os dados de filogenia molecular do Rabosky et al. (2017) e representa a fração de tempo evolutivo que é compartilhada por cada par de espécies. Inicialmente, o conjunto de árvores filogenéticas disponível em <https://fishtreeoflife.org/> foi baixado. Em seguida, foi feito um corte na filogenia original para as 59 espécies utilizadas neste trabalho, e depois foi obtido o valor médio para cada táxon de um conjunto de 100 árvores filogenéticas possíveis. Todo o processo de manipulação dos dados das árvores filogenéticas foi realizado no software Rstudio usando o pacote

*phytools*. Os efeitos aleatórios foram definidos para contabilizar a autocorrelação espacial (resíduos) na estrutura hierárquica dos dados (*study design*) de modo que as coordenadas espaciais sejam associadas aos sítios nas ilhas. Uma dimensão temporal também foi adicionada a esta estrutura como outro efeito aleatório para explicar a influência do tempo decorrido entre pares de observações (autocorrelação temporal) (ver Figura 4.6).

Figura 4.6 - Insumos essenciais para a construção dos modelos para cada estação do ano.



A análise da comunidade no contexto espaço-temporal foi estruturada com base nos dados representados pela matriz Y, denotando os dados de abundância de espécies de peixes recifais por local em cada ilha oceânica; a matriz X com os dados das covariáveis ambientais por unidade de amostragem; os dados da matriz T referentes aos atributos de cada espécie e os dados da matriz C referentes aos dados filogenéticos da espécie.

Fonte: Adaptada de Ovaskainen et al (2017).

Assim, inicialmente será modelada a abundância de cada espécie em cada unidade de amostragem, utilizando o modelo linear generalizado (OVASKAINEN et al., 2017):

$$y_{ij} \sim D(L_{ij}, \sigma_j^2) \quad (4.1)$$

Onde  $D$  é a distribuição estatística pertinente ao tipo de dado,  $L_{ij}$  é o preditor linear que modela a expectativa, e  $\sigma_j^2$  é o parâmetro da variância (TIKHONOV et al., 2017).

O preditor linear é modelado com a ajuda de partes aleatória (R) e fixa (F), como  $L_{ij} = L_{ij}^R + L_{ij}^F$  (OVASKAINEN et al., 2017). Os efeitos fixos são modelados como a regressão:

$$L_{ij}^F = \sum_k x_{ik} \beta_{jk} \quad (4.2)$$

Onde o termo  $x_{ik}$  denota a covariável ambiental  $k$  do local  $i$ , e o parâmetro de regressão  $\beta_{jk}$  denota a resposta da espécie  $j$  à covariável  $k$  (OVASKAINEN et al., 2017). De acordo com Ovaskainen et al. (2017), os parâmetros de regressão medem como a ocorrência das espécies depende das condições ambientais, sendo então interpretado como a descrição dos nichos ecológicos. Dessa forma, assume-se que as respostas das espécies aos covariáveis ambientais, medidas pelos coeficientes de regressão, provêm de uma distribuição normal (OVASKAINEN; SOININEN, 2011), como:

$$\beta_j \sim N(\mu, V) \quad (4.3)$$

Onde  $\mu$  é um vetor de comprimento  $k$  que mede a resposta de uma espécie aos covariáveis. Os elementos diagonais da matriz  $\mathbf{V}$  de variância-covariância medem o quanto as espécies variam nas suas respostas aos covariáveis ambientais, e os termos fora da diagonal medem as covariâncias em resposta aos pares de covariáveis ambientais (OVASKAINEN; SOININEN, 2011). Os elementos do vetor  $\mu$  esperado pode ser assumido como o mesmo para todas as espécies, ou alternativamente pode modelar a influência das características específicas das espécies. Nesse último caso, escreve-se  $\mu_{jk} = \sum(t_{jl}\gamma_{lk})$ , onde  $t_{jl}$  é o valor da característica  $l$  para a espécie  $j$  e o parâmetro  $\gamma_{lk}$  mede o efeito do característica  $l$  na resposta à covariável  $k$  (OVASKAINEN et al., 2017).

Já o termo aleatório  $L_{ij}^R$ , modela a variação das ocorrências e co-ocorrências das espécies que não podem ser atribuídas às respostas das espécies aos covariáveis medidos. Para estudos hierárquicos, o modelo pode incluir várias matrizes de associação  $\mathbf{X}$ , cada uma com estrutura espacial ou temporal (OVASKAINEN et al., 2017). Com  $m$  espécies, uma matriz de associação  $\mathbf{X}$  tem parâmetros  $m(m+1)/2$ . Para facilitar a estimativa de tais matrizes, será utilizado uma abordagem de variável latente, que não possui uma interpretação direta em termos de interações ecológicas, mas são fatores que contribuem para direcionar a co-ocorrência das espécies, revelando padrões em que duas espécies co-ocorram mais frequentemente do que o esperado (OVASKAINEN et al. 2017, WARTON et al. 2015). Assim, se os fatores latentes têm o mesmo sinal, as espécies respondem à variável latente da mesma maneira, enquanto que se os fatores têm sinais opostos, as espécies respondem de maneira diferente (OVASKAINEN et al., 2017).

A estrutura matemática do modelo fornece um mapeamento da similaridade ambiental com a similaridade comunitária. Se as covariáveis ambientais para as ilhas 1 e 2 são descritas pelos vetores  $x_1$  e  $x_2$ , então a covariância entre espécies é dada por (OVASKAINEN et al., 2017):

$$Cov(L(x_1), L(x_2)) = x_1^T (\gamma^T Cov(T)\gamma + (1 - \rho m(C))V)x_2 \quad (4.4)$$

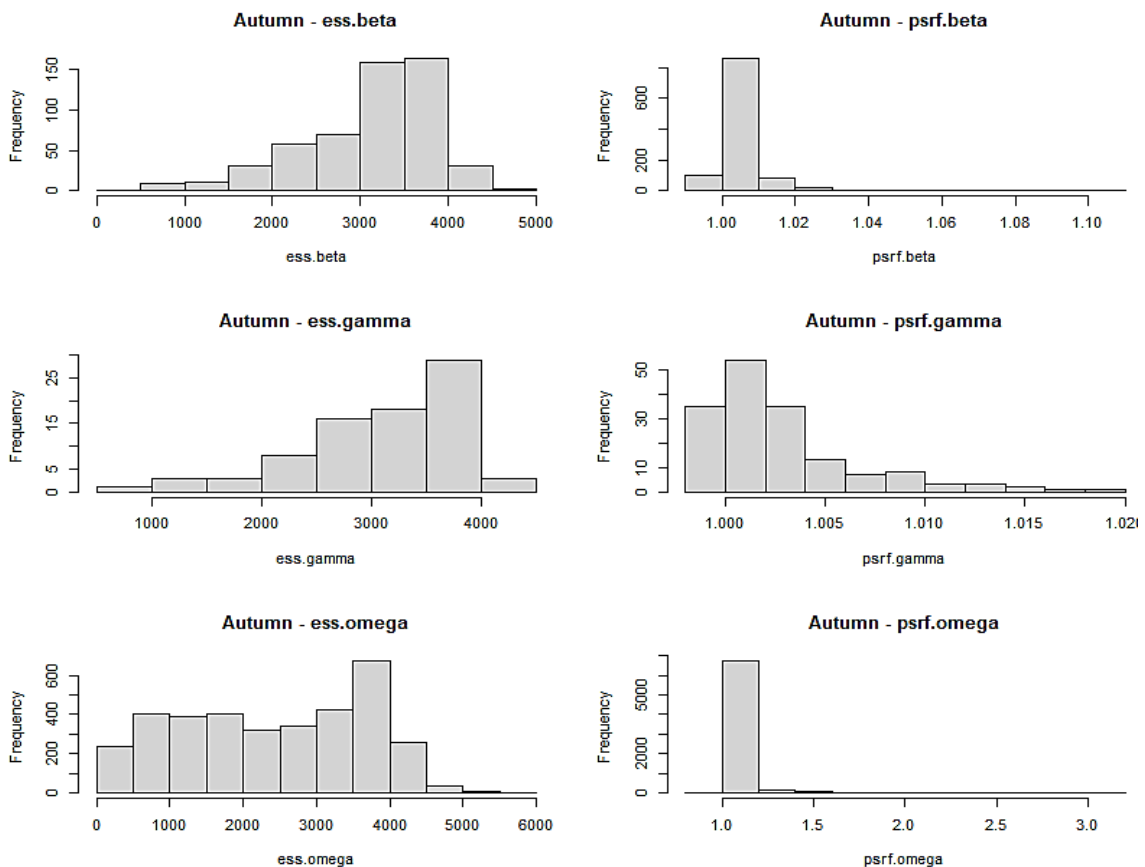
Onde  $m(C)$  denota o valor médio dos elementos fora da diagonal da matriz  $C$ . Já os termos  $\gamma^T Cov(T)\gamma$  e  $(1 - \rho m(C))V$  representam a variação interespecífica nas respostas as covariáveis ambientais a componentes que podem e não podem ser explicados pelas características, respectivamente (OVASKAINEN et al., 2017).

Os modelos foram ajustados assumindo a distribuição prévia padrão e foram realizadas as amostragens para a distribuição posterior com quatro cadeias de MCMC, em que cada cadeia consiste em 150.000 iterações, sendo as primeiras 50.000 descartadas (*burn-in*) e o restante diluídas (*thinned*) em 100 para produzir 1000 amostras por cadeia. Finalmente, um total próximo de 4.000 amostras posteriores foram produzidas e as convergências foram analisadas. O poder explicativo de cada um dos quatro modelos sazonais é avaliado pelo cálculo do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) que mede o grau de relação entre as variáveis dos modelos e a precisão é medida pela raiz quadrática média dos erros dos modelos (RMSE). No contexto Bayesiano, como é o caso do HMSC, a evidência estatística de nível não é medida por um valor-p e a incerteza nos valores dos parâmetros por intervalos de confiança. Aqui, o nível de suporte estatístico é medido pela probabilidade posterior e a incerteza é quantificada por intervalos confiáveis. Assim, com probabilidade posterior  $> 0,9$ , analisamos como as espécies respondem aos covariáveis ambientais ( $\beta$ ), os efeitos dos atributos funcionais nos nichos das espécies ( $\gamma$ ), e as associações das espécies em nível de sítio, nível de ilha, e ao longo dos anos estudados por meio de covariância residual entre espécies (TIKHONOV et al., 2019).

## 5 RESULTADOS

Os modelos de abundância foram gerados para cada estação do ano e a análise de convergência foi realizada para cada um dos modelos. Em geral, os modelos tiveram resultados muito semelhantes em relação ao Tamanho Efetivo da Amostra (*ess*, *effective sample size* em inglês) próximo ao máximo teórico de 4000 (4 cadeias com 1000 amostras) e o Fator de Redução de Escala Potencial (*psrf*, *potencial scale reduction factor* em inglês) próximos a 1 para efeitos beta, gama e ômega, indicando um bom resultado, considerado o ideal. A Figura 5.1 abaixo apresenta um exemplo da convergência dos modelos resultantes, neste caso sendo representado pelo modelo de outono.

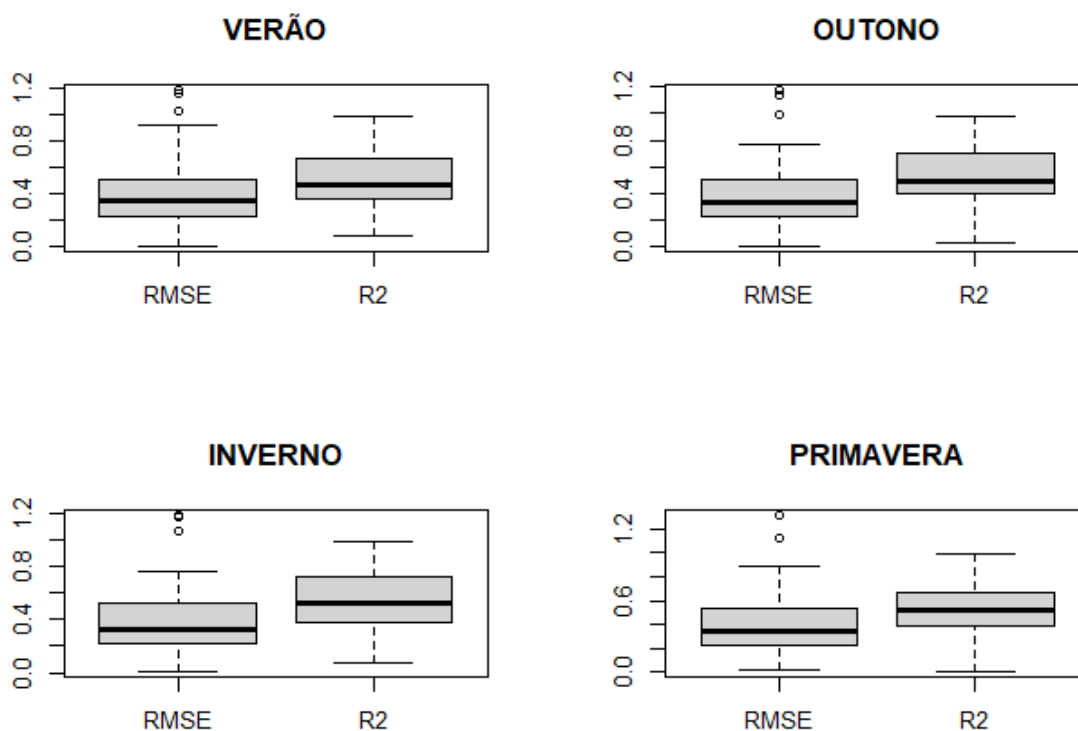
Figura 5.1 - Exemplo de análise de convergência por meio do *ess* e *psrf* para os parâmetros beta, gama e ômega[1] do modelo de outono (veja Apêndice C para a análise de convergência dos modelos de todas as estações do ano) para representar como a convergência de todos os modelos resultou.



Fonte: Produção da autora.

O poder explicativo dos modelos é dado pela proporção da variância que o modelo explica do total da variância nas abundâncias de cada espécie, representado pelo quadrado do coeficiente de correlação de Pearson, (coeficiente de determinação,  $R^2$ ) e pela raiz do erro quadrático médio (em inglês, root mean square error, RMSE) como medida de precisão (OVASKAINEN; ABREGO, 2020). A Figura 5.2 apresenta boxplots com  $R^2$  e RMSE para cada modelo. A mediana do  $R^2$  foi muito semelhante para todos os modelos variando de 0,4 a 0,5. O RMSE tem uma mediana abaixo de 0,4.

Figura 5.2 - Precisão do modelo denotada pelo erro quadrático médio (RMSE) e o poder explicativo baseado no coeficiente de determinação ( $R^2$ ) para cada um dos quatro modelos sazonais.

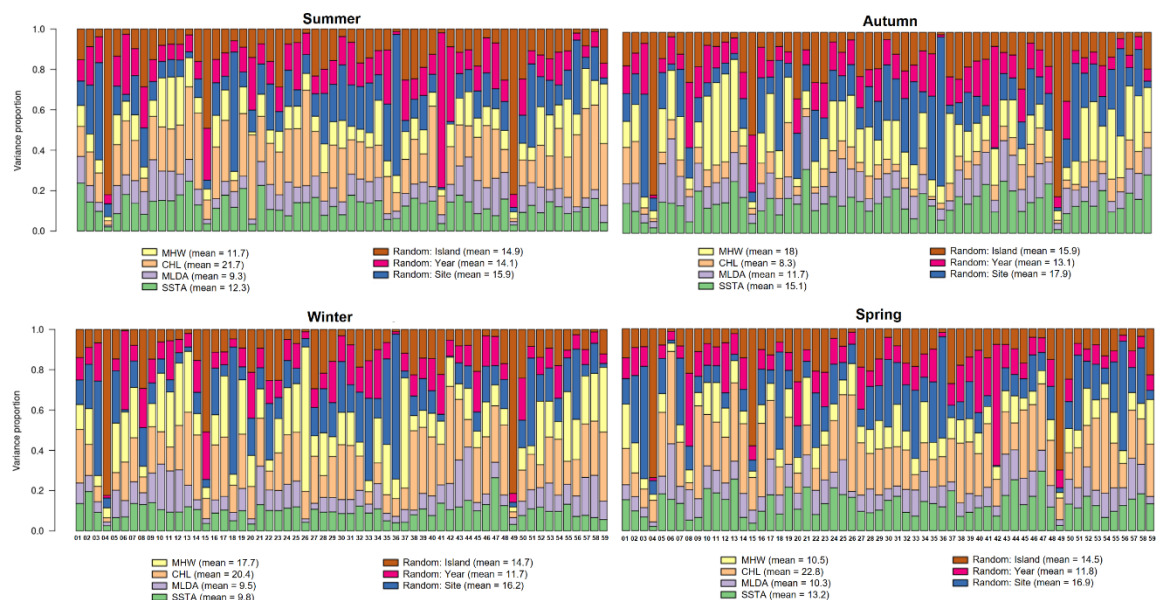


Fonte: Produção da autora.

Portanto, o poder explicativo geral ( $R^2$ ) dos modelos para cada estação é de 0,52 para o verão, 0,54 para o outono e inverno, e 0,53 para a primavera, podendo ser considerado adequado, tendo em vista que os modelos sazonais podem impor alguma suavização das respostas. A resposta geral da comunidade às covariáveis ambientais é resumida na Figura 5.3, representando sua contribuição para a variação explicada da abundância de espécies. A maior resposta observada foi para a concentração superficial máxima de clorofila-a na

primavera (22,8%, por exemplo, *Sphyraena barracuda* e *Sparisoma amplum*, representados pelos números 13 e 47, respectivamente, na Figura 5.3) e a menor em outono (8,3%). A segunda maior resposta comunitária às variáveis ambientais vem de distúrbios transientes representados pelo OCM, explicando até 18% da variação total no modelo de outono (mínimo de 10,5% na primavera). A influência das ATSMs na variação da abundância de espécies foi ligeiramente menor, mas também atingiu um pico no outono (15,1%) e com um mínimo no inverno (9,8%). Por outro lado, a anomalia da profundidade da camada de mistura (APCM) foi a variável que menos explicou, apresentando até 10,3% na primavera. Os efeitos aleatórios sobre a variância, que explicam a estrutura espaço-temporal dos dados, são comparáveis entre as estações e ligeiramente superiores para os sítios (até 17,9% no outono) em comparação com as ilhas (até 15,9% no outono) e o ano (até 14,1% no verão). As espécies *Chromis multilineata* e *Myripristis jacobus* são destacadas por apresentarem uma média de aproximadamente 80% de sua variação em relação ao nível aleatório da ilha, e as espécies *Pempheris schomburgkii* uma média de aproximadamente 70% de sua variação associada ao nível aleatório do sítio em todas as estações (04, 49 e 36 respectivamente na Figura 5.3).

Figura 5.3 - Particionamento da variância específica da espécie e global entre efeitos ambientais (fixos) e espaço-temporais (aleatórios) para cada um dos quatro modelos sazonais. A correspondência entre o nome e o número da espécie é mostrada no Apêndice B.1.

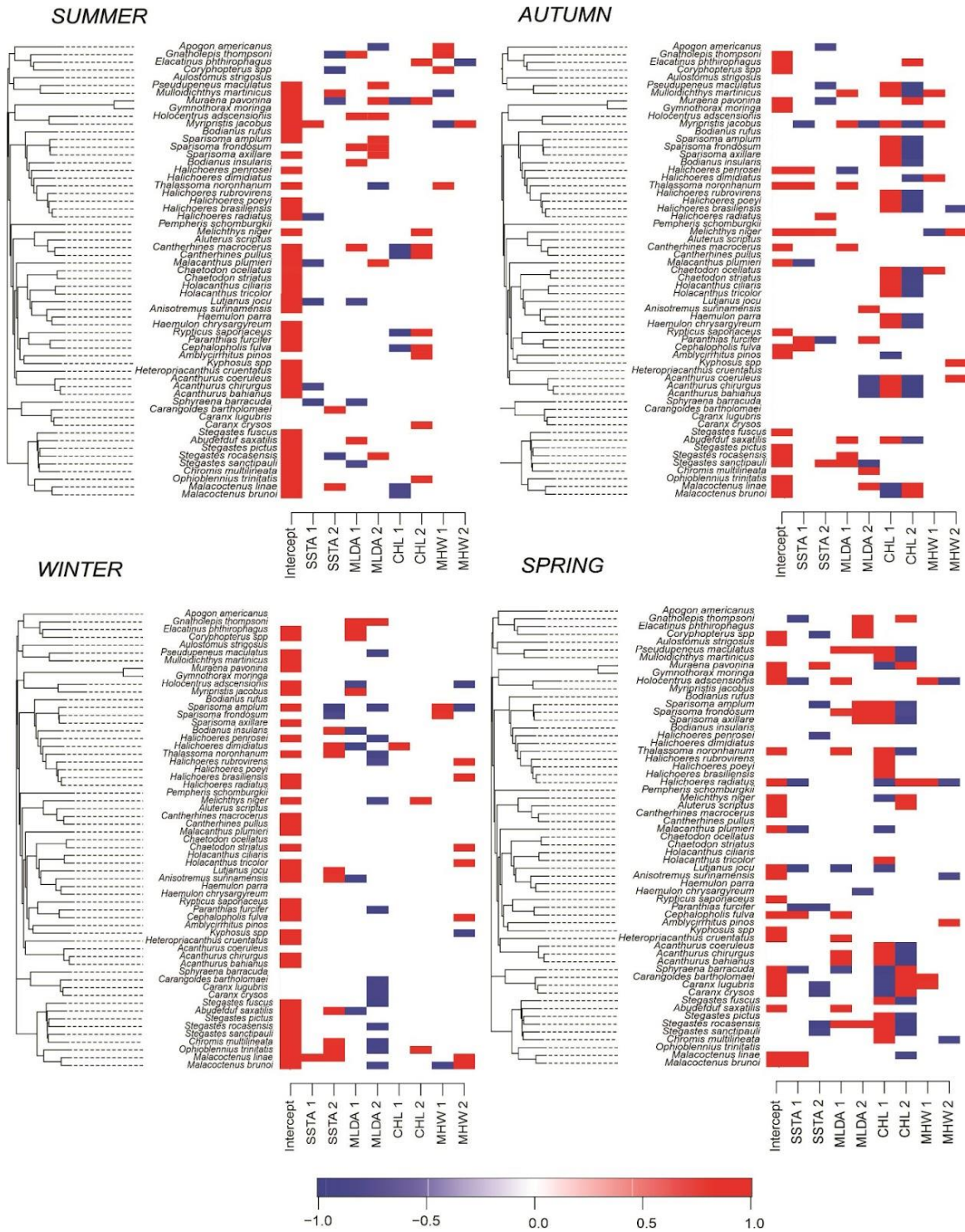


Fonte: Produção da autora.



Os modelos sazonais mostraram como a variação da abundância das 59 espécies de peixes recifais responderam às condições ambientais (correlações positivas ou negativas com 0,9 de probabilidade posterior) em padrões lineares e não lineares, detalhada na Figura 5.4. Alguns padrões gerais podem ser observados como respostas negativas em ATSM (primeira e segunda ordens), respostas positivas nos efeitos das variáveis de segunda ordem da APCM e a concentração de clorofila apresentando respostas negativas de primeira ordem e positivas de segunda ordem. O modelo de inverno destaca sobretudo as respostas negativas ao APCM, e também as respostas positivas de segunda ordem ao ATSM e ao OCM. Os modelos de outono e primavera mostram um grande número de espécies respondendo de forma positiva à concentração da clorofila-a superficial de primeira ordem e respostas negativas uma concentração de clorofila-a de segunda ordem. No modelo de outono, predominam as respostas positivas de primeira ordem de ATSM e APCM, mas os efeitos de segunda ordem mostram mais correlações mistas (positivas e negativas) com as espécies. Em contraste, os efeitos do ATSM no modelo de primavera são predominantemente negativos, sendo os efeitos do APCM positivos para a mesma estação. Em ambas as estações, há um domínio dos efeitos positivos de primeira ordem do OCM na abundância e efeitos positivos de segunda ordem no outono e negativos na primavera.

Figura 5.4 - Mapas de calor sazonais indicando as respostas específicas da abundância das espécies às covariáveis ambientais (nicho das espécies, parâmetros estimados  $\beta$ ). Os efeitos da primeira (1) e segunda (2) ordem indicam se a abundância atinge o pico em condições ambientais extremas ou intermediárias. Somente os covariáveis mais predominantes foram traçados com pelo menos 0,9 probabilidade posterior.



Fonte: Produção da autora.

Através das respostas (em blocos) das espécies relacionadas às estimativas do parâmetro  $\beta$  (por exemplo, concentração de clorofila no outono e na primavera), identificou-se um forte sinal filogenético, confirmado a seguir com a média da distribuição posterior do parâmetro  $\rho$  que foi aproximadamente 0,98 em cada estação, sendo o valor máximo possível próximo a 1. Isto indica que os nichos das espécies em um nível de comunidade podem ser explicados por correlações filogenéticas. Por outro lado, a variação proporcional da abundância das espécies que é explicada pelos atributos das espécies nos seus nichos ( $R_{TY}^2$ ) não apresenta uma relação forte, variando em torno de 33,24% para o verão, 27,35% para o outono, 32,53% para o inverno, e 29,55% para a primavera (Tabela 5.1).

Tabela 5. 1 - A variação proporcional da abundância das espécies para cada modelo sazonal que é explicada pelos atributos funcionais nos seus nichos, representada  $R_{TY}^2$ .

<b>Estação</b>	<b><math>R_{TY}^2</math></b>
Verão	33,24%
Outono	27,35%
Inverno	32,53%
Primavera	29,55%

Fonte: Produção da autora.

Também foi observado como os atributos influenciam nas respostas das espécies aos covariáveis ambientais ( $R_{T\beta}^2$ ) com a concentração da clorofila variando de 75% (primeira e segunda ordem) no outono a 47% (segunda ordem) no inverno. A resposta das espécies à variável transitória OCM ligada aos atributos explicou 55% de variação em abundância (primeira e segunda ordem) no verão e 34% (segunda ordem) no outono. Uma porcentagem menor de variação foi explicada pela APCM no outono (29%, segunda ordem e 14%, primeira ordem), e ATSM no outono (28%, segunda ordem e 16%, segunda ordem) e no inverno (28%, segunda ordem). A Tabela 5.2 apresenta todos os percentuais do parâmetro  $R_{T\beta}^2$  de primeira e segunda ordens para cada modelo sazonal.

Tabela 5.2 – Percentual da influência dos atributos nas respostas das espécies aos covariáveis ambientais ( $R_{TB}^2$ ) na primeira (1) e na segunda (2) ordens para cada modelo sazonal.

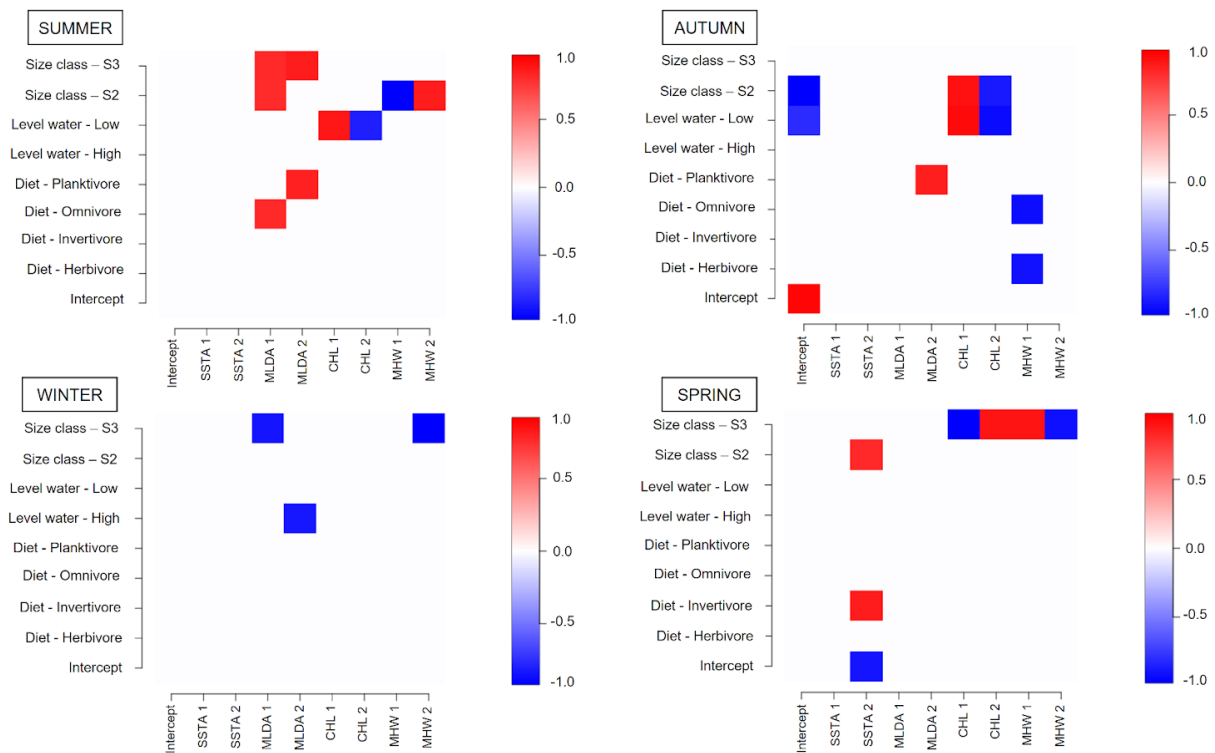
<b>Parâmetro</b>	<b>Verão (%)</b>	<b>Outono (%)</b>	<b>Inverno (%)</b>	<b>Primavera (%)</b>
Clorofila (1)	61,22	75,83	50,24	67,00
Clorofila (2)	53,88	75,48	47,23	62,10
OCM (1)	55,14	47,61	38,49	48,84
OCM (2)	55,73	48,33	47,49	34,19
APCM (1)	24,51	14,07	18,18	20,96
APCM (2)	28,51	29,40	24,88	25,93
ATSM (1)	24,60	22,86	20,96	26,45
ATSM (2)	20,14	28,57	16,42	23,24

Fonte: Produção da autora.

Os atributos que mais responderam aos covariáveis ambientais foram a classe de tamanho do peixe e a dieta com correlações positivas no verão e no outono (Figura 5.5) para peixes maiores ( $S3 > 50,1$  cm, em comparação com um peixe pequeno  $S1 < 15$  cm), e planctívoros (em comparação com um carnívoro). Observe que para as variáveis categóricas como os atributos funcionais utilizados neste trabalho é sempre usada uma variável indicadora (fator) como nível de referência, caso contrário o modelo seria superparametrizado (OVASKAINEN; ABREGO, 2020). Peixes da classe de tamanho intermediário ( $S2, 15,1 - 50$  cm) mostram uma resposta linear negativa ao OCM, mas tem um efeito intermediário positivo de segunda ordem no verão. Ainda nessa estação, os peixes que vivem ligeiramente acima do fundo no nível inferior da coluna de água (Nível da coluna d'água - Baixo (Low)) correlacionaram positivamente com o termo linear da concentração da clorofila e negativamente com seu termo de segunda ordem. O modelo de outono também destacou as relações entre a classe de tamanho  $S2$  e o nível da coluna d'água baixo (Low) com a clorofila (efeitos lineares positivos e negativos de segunda ordem). Herbívoros e onívoros têm respostas lineares negativas ao OCM, e os planctívoros têm respostas positivas ao APCM (termo de segunda ordem). No inverno, os peixes maiores responderam negativamente ao termo de segunda ordem da variável

OCM e ao termo linear do APCM, enquanto os peixes que vivem mais acima da coluna de água (nível da coluna d'água - Alto (High)) respondem negativamente ao termo de segunda ordem do APCM. Finalmente, na primavera, invertívoros e peixes com classe de tamanho S2 têm respostas positivas ao ATSM (termo de segunda ordem). Os peixes com classe de tamanho S3 têm resposta positiva (negativa) ao termo de segunda ordem da concentração de clorofila-a (OCM) e ao termo linear da OCM (concentração de clorofila-a).

Figura 5.5 - Mapas de calor sazonais retratando as ligações entre os atributos funcionais das espécies e os nichos das espécies (parâmetros estimados  $\gamma$ ). Note que uma variável indicadora (fator) deve ser usada como nível de referência, aqui a classe de tamanho (*Size Class* em inglês) S1(0 - 15 cm), posição inferior na coluna de água e carnívoros são os traços do nível de referência. Somente traços significativos (probabilidade posterior > 0,9) foram traçados.



Fonte: Produção da autora.

A estrutura espacial e temporal nos dados avaliados pelo parâmetro  $\alpha$  que estima a escala espacial dos efeitos aleatórios (através das variáveis latentes modeladas, ver Ovaskainen e Abrego, 2020 para detalhes) para cada estação exibiu valores relativamente baixos, com a média estimada igual a zero para os níveis aleatórios Ano e Ilha em todos os fatores

latentes nas estações estudadas. O nível aleatório Sítio também mostrou pouca relação com a estrutura espaço-temporal com alguns valores diferentes de zero (Tabela 5.3).

Tabela 5.3 - Valores médios do parâmetro  $\alpha$  (alpha) para cada covariável ambiental oculta computada para cada variável aleatória sendo o Alpha1 associado ao Sítio, o Alpha2 associado a Ilha e o Alpha3 associado ao Ano, representando a estrutura espaço-temporal embutida na correlação entre as variáveis ambientais e a abundância das espécies.

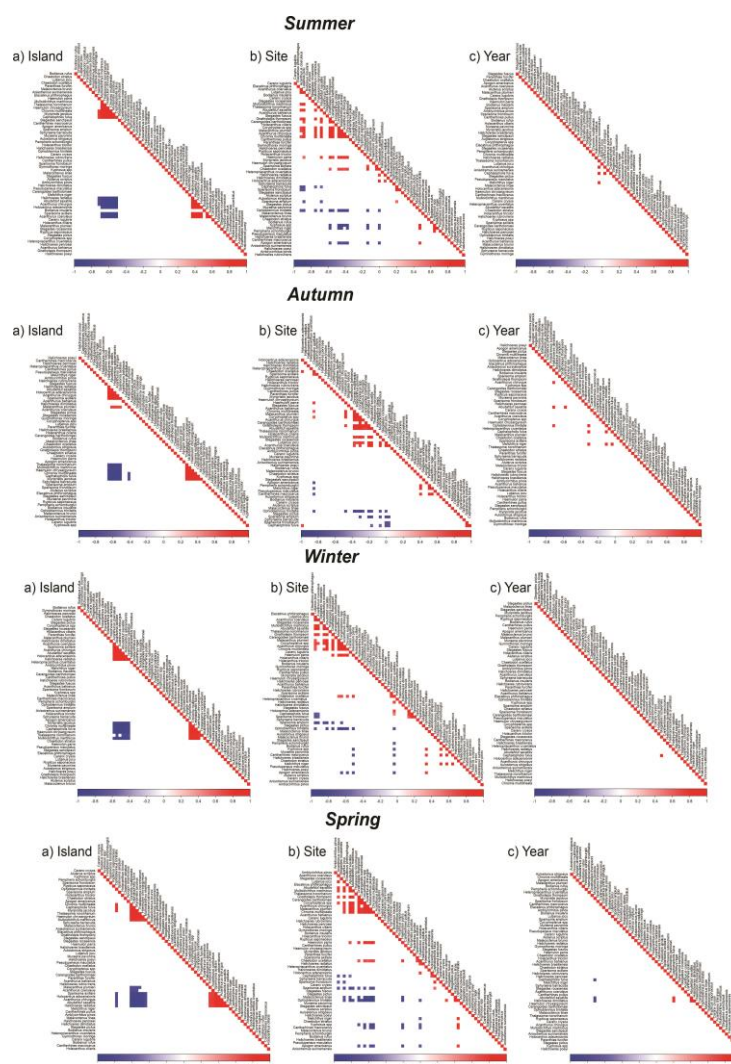
<b>Estação</b>	<b><math>\alpha 1[\text{factor1}]</math></b>	<b><math>\alpha 1[\text{factor2}]</math></b>	<b><math>\alpha 1[\text{factor3}]</math></b>	<b><math>\alpha 1[\text{factor4}]</math></b>	<b><math>\alpha 1[\text{factor5}]</math></b>
<b>Verão</b>	0.000	0.019	5.761	5.523	2.558
<b>Outono</b>	0.000	0.000	4.720	5.299	3.105
<b>Inverno</b>	0.000	0.010	4.930	5.629	-
<b>Primavera</b>	0.000	0.000	4.892	5.665	4.203
	<b><math>\alpha 2[\text{factor1}]</math></b>	<b><math>\alpha 2[\text{factor2}]</math></b>	<b><math>\alpha 2[\text{factor3}]</math></b>	<b><math>\alpha 2[\text{factor4}]</math></b>	<b><math>\alpha 2[\text{factor5}]</math></b>
<b>Verão</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<b>Outono</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	-
<b>Inverno</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<b>Primavera</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<b><math>\alpha 3[\text{factor1}]</math></b>	<b><math>\alpha 3[\text{factor2}]</math></b>	<b><math>\alpha 3[\text{factor3}]</math></b>	<b><math>\alpha 3[\text{factor4}]</math></b>	<b><math>\alpha 3[\text{factor5}]</math></b>
<b>Verão</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<b>Outono</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<b>Inverno</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<b>Primavera</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Fonte: Produção da autora.

Outro cálculo residual permite inferir as interações bióticas a partir da co-ocorrência das espécies (Figura 5.6), estimadas através do parâmetro  $\Omega$ , e resultou em uma estrutura de covariância limitada. No nível (aleatório) da ilha, dois grupos separados de espécies se destacam em quase todas as estações, sendo um formado pelas associações positivas entre *Sparisoma axillare*, *Holocentrus adscensionis*, *Acanthurus chirurgus*, *Abudefduf*

*saxatilis*, *Halichoeres radiatus* e outra também formada por associações positivas entre *Chromis multilineata*, *Haemulon chrysargyreum*, *Cephalopholis fulva*, *Myripristis jacobus*, *Stegastes sanctipauli*, *Thalassoma noronhanum* e *Mulloidithys martinicus*. Curiosamente, parece haver associações negativas entre as espécies destes dois grupos. Como esperado por sua proximidade, as interações bióticas ao nível do sítio são mais frequentes, com uma relação positiva em todas as estações para *Chromis multilineata*, *Malacanthus plumieri*, *Coryphopterus glaucofraenum*, e *Gnatholepis thompsoni*. Finalmente, o nível aleatório referente aos anos de amostragem não mostrou nenhuma informação consistente.

Figura 5.6 - Associações de espécies residuais computadas para níveis aleatórios relacionados ao esquema de amostragem hierárquico (ilha, local e ano) utilizado nos modelos sazonais. A correlação positiva (vermelha) e negativa das associações de espécies é estimada com probabilidade > 0,9.

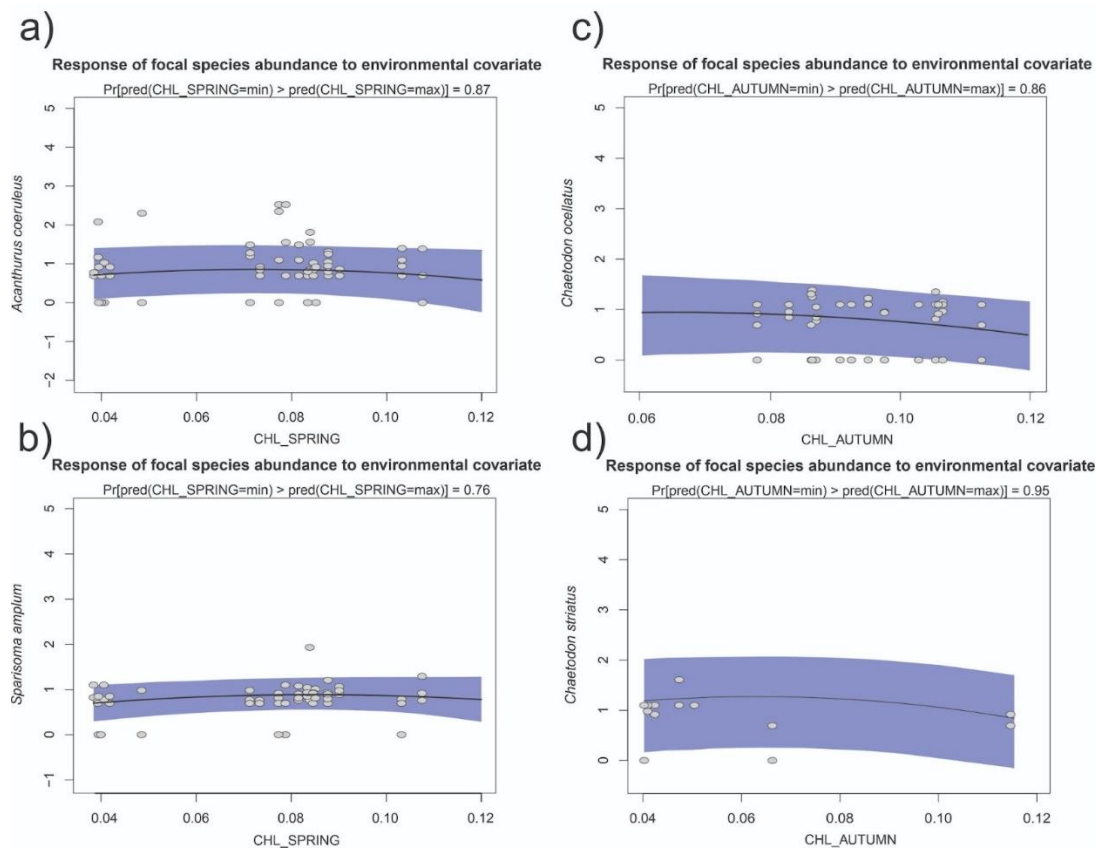


Fonte: Produção da autora.



A resposta modelada relacionada à abundância de diferentes espécies de peixes com as covariáveis ambientais também pode ser ilustrada em detalhes usando os plots de gradiente para espécies e estações do ano selecionadas. O comportamento modelado do herbívoro *Acanthurus coeruleus* mostra um aumento (positivo/linear) na abundância de peixes com aumento da clorofila até uma concentração de até 0,08 mg/m<sup>3</sup>, mas tende a uma redução para concentrações mais altas tanto na primavera como no outono (Figura 5.7, a). O mesmo comportamento é observado para o herbívoro *Sparisoma amplum* (Figura 5.7, b), e os invertívoros *Chaetodon ocellatus* e *Chaetodon striatus* (Figura 5.7, c e d respectivamente). As respostas modeladas na primavera são consistentes para todas as espécies registradas de *Sparisoma*, *Halichoeres*, *Chaetodon*, *Holacanthus*, *Haemulon*, *Acanthurus* e *Malacoctenus* (Figura 5.7) e destaca um robusto filtro ambiental energético atuando sobre as comunidades destas ilhas oceânicas.

Figura 5.7 - Gráfico do gradiente modeladas em relação a abundância do herbívoro *Acanthurus coeruleus* (a), *Sparisoma amplum* (b), e os invertívoros *Chaetodon ocellatus* e *Chaetodon striatus* (c e d respectivamente) em função da concentração máxima de clorofila superficial.

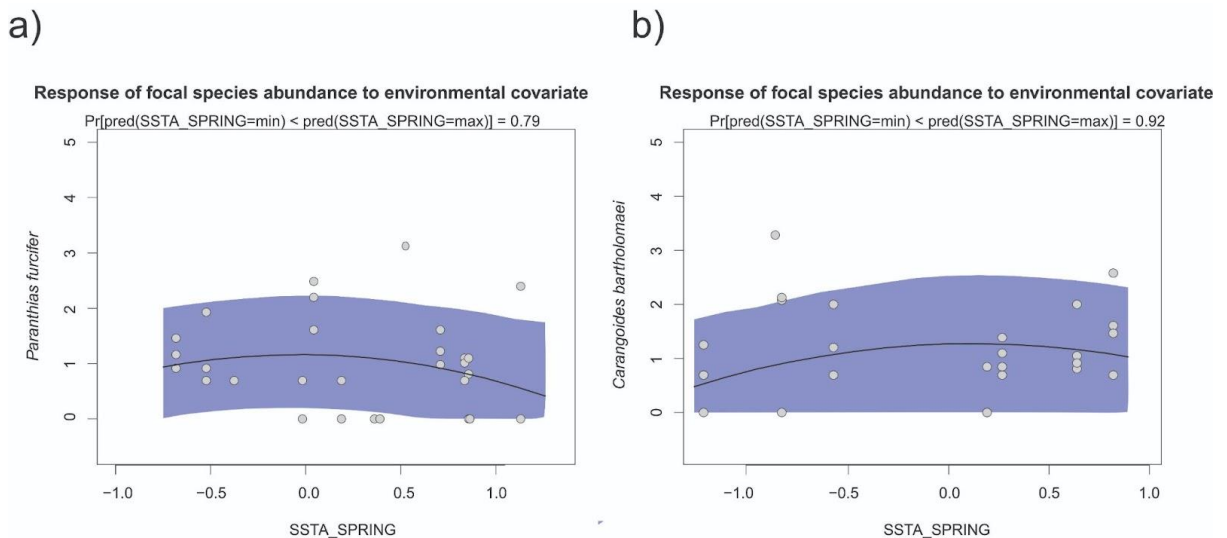


Fonte: Produção da autora.



Embora menos frequente, o ATSM mostrou uma relação principalmente negativa de segunda ordem com carnívoros, invertívoros e planctívoros com indicações de que a transição de anomalias negativas (água mais fria) para o termo médio de TSM (anomalia igual a zero) levaria a algum aumento na abundância e anomalias positivas levando a uma redução da abundância (Figura 5.8).

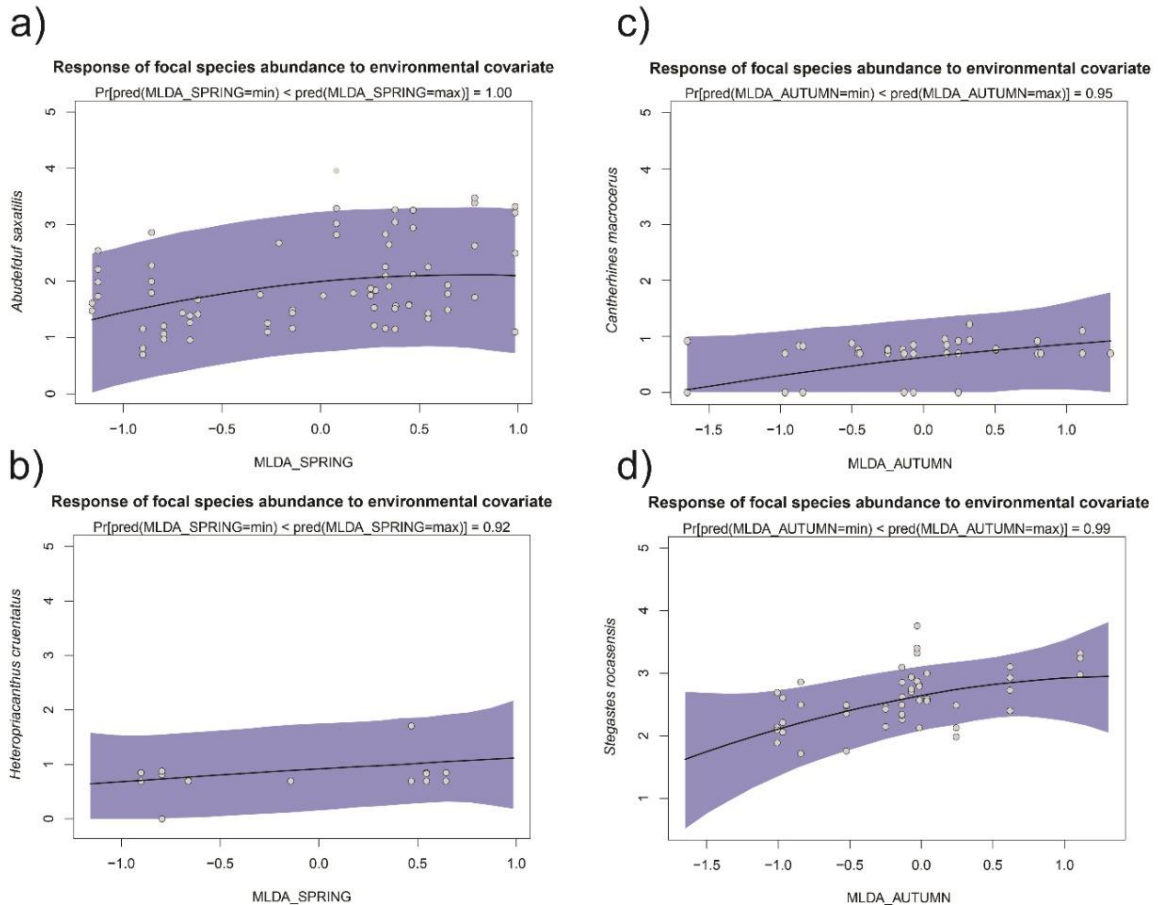
Figura 5.8 - Gráfico de gradiente modelado em relação a abundância para o *Paranthias furcifer* (a) e o carnívoro *Carangoides bartholomaei* (b) como resposta às anomalias de temperatura da superfície do mar (ATSM ou SSTAs).



Fonte: Produção da autora.

Por outro lado, a relação entre a abundância de peixes recifais e a APCM foi positiva nas estações de primavera e outono. Ou seja, com o aumento da profundidade da camada de mistura (anomalias positivas) houve também um aumento da abundância de peixes onívoros, invertívoros e herbívoros. A Figura 5.9 apresenta alguns exemplos para o onívoro *Abudefduf saxatilis* (Figura 5.9 a) e o invertívoro *Heteropriacanthus cruentatus* (Figura 5.9 b) na primavera, e o invertívoro *Cantherhines macrocerus* (Figura 5.9 c) e o herbívoro *Stegastes rocasensis* (Figura 5.9 d) no outono.

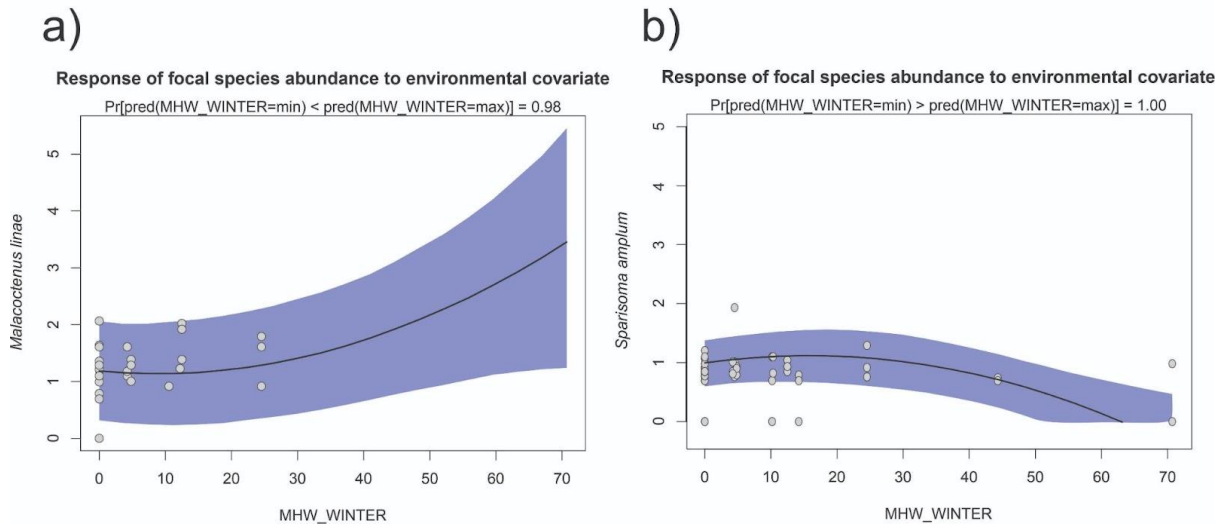
Figura 5.9 - Gradiente modelado para o onívoro *Abudefduf saxatilis* (a) e o invertívoro *Heteropriacanthus cruentatus* (b) na primavera, e o invertívoro *Cantherhines macrocerus* (c) e o herbívoro *Stegastes rocasensis* (d) no outono em função das anomalias da profundidade da camada de mistura (APCM ou MLDA).



Fonte: Produção da autora.

Por fim, a relação entre a covariável OCM e a abundância de espécies é melhor evidenciada na estação do inverno, com uma tendência para que a abundância das espécies de invertívoro aumente e as espécies herbívoras diminuam quanto maior for a intensidade acumulada da onda de calor marinha. Isto é claramente exemplificado na Figura 5.10 pelo invertívoro *Malacoctenus lineae* (Figura 5.10 a) e o herbívoro *Sparisoma amplum* (Figura 5.10 b).

Figura 5.10 - Gráfico do gradiente modelado em relação a abundância do invertívoro *Malacoctenus lineae* (a) e o herbívoro *Sparisoma amplum* (b) como resposta à intensidade acumulada da onda de calor marinha (OCM ou MHW).



## 6 DISCUSSÃO

Os atributos funcionais e a filogenia são conhecidos por influenciar a forma como as espécies respondem ao meio ambiente (HUGHES et al., 2005; EMERSON; GILLESPIE, 2008; OVASKAINEN; ABREGO, 2020; DINIZ et al., 2021) e são elementos-chave para a compreensão da estrutura de comunidades regionais. Os atributos funcionais dos peixes recifais que vivem em ilhas isoladas podem ser geralmente representados como um subconjunto de assembleias mais ricas (padrões aninhados), mas esta tendência não é observada na província das ilhas do Atlântico (BENDER et al., 2017). A teoria também prevê que em locais isolados predominam padrões taxonômicos não aninhados devido à composição de diferentes espécies (BUDD; PANDOLFI, 2010), possivelmente induzidos pelo endemismo e fluxo gênico reduzido entre as populações. Portanto, não é improvável que os efeitos dos filtros criados pelo isolamento possam ter imposto uma forte influência sobre os atuais conjuntos de peixes recifais do que o filtro ambiental (ou seja, seus nichos realizados). De fato, neste trabalho foi identificado que a história filogenética tem uma forte correlação com a resposta das espécies aos covariáveis ambientais, em comparação com os atributos funcionais. A resposta da comunidade ao meio ambiente foi avaliada em uma escala sazonal e foi identificado um forte sinal filogenético, próximo ao valor máximo de 1, estimado pelo parâmetro  $\rho$  (ver Seção 4) em todas as estações com valores médios variando de 0,975 no verão a 0,983 no inverno. Isto significa que as respostas ambientais residuais das espécies após contabilizar os efeitos dos atributos funcionais (até 33,24% para o verão) são totalmente explicadas por suas correlações filogenéticas (ABREGO et al., 2017). Uma interpretação possível é que a montagem comunitária das espécies de peixes recifais nas ilhas do Atlântico sudoeste foi fortemente determinada por processos filogeográficos (por exemplo, transporte de larvas) e, em menor grau, pelo meio ambiente. As abundâncias de certos grupos de gêneros respondem mais consistentemente aos covariáveis ambientais como *Halichoeres* (máximo  $R^2 = 0,98$ , ver Tabela B.1), *Holacanthus* (máximo  $R^2 = 0,95$ ) e *Chaetodon* (máximo  $R^2 = 0,54$ ) no outono (Figura 5.4, estimativa de nichos das espécies com probabilidade posterior  $> 0,9$ ), em que as filogenias estão relacionadas a vicariância de Tethys (FLOETER et al., 2008). Outros grupos de gêneros com alto poder explicativo estão relacionados à diversificação dentro do Atlântico e ao endemismo (FLOETER et al., 2000; 2008) como *Sparisoma* (máximo  $R^2 = 0,41$ ) na primavera e *Stegastes* (máximo  $R^2 = 0,96$ ) no outono. Estas

descobertas estão em consonância com outras evidências que apontam para o efeito combinado da biogeografia e do meio ambiente sobre a estrutura taxonômica e funcional dos conjuntos de peixes recifais do Atlântico (BENDER et al., 2013). Também tem sido sugerido que os processos na escala evolutiva e ecológica podem ser conectados pelo desenvolvimento de atributos funcionais relacionados à locomoção e aquisição de alimentos (FLOETER et al., 2017). Assim, os nichos das espécies de peixes recifais nestas ilhas do Atlântico não devem ser vistos como distribuídos aleatoriamente em relação a sua filogenia.

O papel que as condições ambientais desempenham na abundância das espécies estimada pelo particionamento da variância aponta para uma importância durante todo o ano de restrições energéticas como a concentração da clorofila superficial que explica até 22,8% a variância da abundância na primavera (Figura 5.3). O aumento da concentração de clorofila em torno das ilhas do Atlântico sudoeste é evidente nas imagens de satélite (Figura 4.5) e é provavelmente causado pelo efeito de massa da interação do fluxo das águas oceânicas com a topografia das ilhas evidenciando uma alta produtividade no oeste dessas ilhas, especialmente durante o inverno (SOUZA et al., 2013; TCHAMABI et al., 2017; LEMOS et al., 2018). Esta é uma característica comum no entorno das ilhas oceânicas e em atóis conhecidos por ocorrer como resultado do efeito de massa da ilha que aumenta a biomassa fitoplanctônica em até 86% em relação ao oceano aberto circundante (GOVE et al., 2016). Herbívoros e invertívoros (77,9% de todas as entradas da matriz das espécies) mostraram respostas mais fortes à clorofila, uma concentração exemplificada por gêneros como *Sparisoma*, *Stegastes*, *Acanthurus* (primavera) e *Chaetodon*, *Holacanthus*, *Malacoctenus* (outono). É possível notar que *Sparisoma amplum*, *S. frondosum* e *S. axillare* mostraram a mesma resposta linear positiva à concentração da clorofila superficial na primavera e no outono. Inesperadamente, estas respostas podem ser tanto positivas para o efeito linear quanto negativas para o efeito de segunda ordem, apontando para uma redução da abundância em níveis intermediários de produtividade. Embora os resultados concordem principalmente com a relação positiva e linear da riqueza, densidade e biomassa das espécies de peixes recifais com a produtividade primária encontrada em escala global (QUIMBAYO et al., 2018), eles também revelam respostas locais de segunda ordem (negativas), indicando um contexto regional mais complexo. A resposta linear positiva observada para os invertívoros

também concorda com o esperado aumento da biomassa da fauna bentônica impulsionado pelo fluxo de matéria orgânica morta e material fecal advindo da maior produtividade primária na superfície (GOVE et al., 2016).

A temperatura da superfície do mar influencia as taxas dos processos bioquímicos e celulares dos organismos marinhos ectotérmicos como os peixes recifais, impactando a sua tolerância biológica e a distribuição geográfica (VERGÉS et al., 2016; LIMA et al., 2021). Para espécies tropicais que vivem perto de sua faixa máxima de tolerância térmica (POLOCZANSKA et al., 2016) como no SPSP, FN e AR, nota-se que a variação da abundância a nível comunitário explicada pelas anomalias de temperatura foi a segunda covariável mais importante com uma influência mais forte no outono (15,1%) e na primavera (13,2%). Na primavera, as relações negativas são mais frequentes tanto para respostas de primeira como de segunda ordem, afetando principalmente os invertívoros, mas também os carnívoros (por exemplo, *Carangoides bartholomaei*, *Caranx lugubris* e *C. crysos*), e os planctívoros (*Paranthias furcifer*) (Figura 5.8). As mudanças de biomassa a longo prazo das comunidades de peixes recifais ligadas ao estresse térmico incluíram uma redução nos invertívoros resultante da mudança de regime de cobertura bentônica (ROBINSON et al., 2019). Em uma base sazonal, a resposta negativa da abundância dos invertívoros observada neste estudo pode estar relacionada às mudanças na distribuição dos indivíduos para locais mais profundos (MAGEL et al., 2020). Além disso, pode-se esperar que a redução do PCM (APCM negativo) causaria um aumento da concentração de clorofila superficial (produtividade), ao empurrar a termoclina ou seu aprofundamento (APCM positivo) devido ao aquecimento da camada superficial pela radiação de onda curta (levando a ATSM positivo) (POLOVINA et al., 1995; SALLÉE et al., 2021). Tal colinearidade nos efeitos destes covariáveis sobre a biomassa não foi observada. As espécies que respondem ao APCM podem não responder necessariamente às mudanças de temperatura ou produtividade, exemplificadas por *Stegastes roscencensis* (herbívoros, resposta positiva) e *Cantherhines macrocerus* (invertívoro, resposta positiva) no outono, e *Abudefduf saxatilis* (onívoro, resposta positiva) e *Heteropriacanthus cruentatus* (invertívoro, resposta positiva) na primavera (Figuras 5.4 e 5.9). De fato, a relação entre APCM, ATSM e produtividade primária tem uma natureza não linear devido ao papel desempenhado pela turbulência e a mistura vertical na estratificação da temperatura e a arrastamento de nutrientes para a camada superficial do oceano. Estas relações não

lineares acabariam contribuindo para respostas não simultâneas da abundância das espécies para estes covariáveis ambientais.

Além de usar métricas de anomalias que captam o desvio médio dos covariáveis ambientais ecologicamente relevantes, os índices climáticos também foram testados, porém, sem resultados conclusivos. Entretanto, encontramos efeitos significativos na abundância dos peixes recifais associados às ondas de calor marinha (OCM), que é um evento de anomalia extrema da temperatura de superfície do mar e transitório ligado ao impacto do aquecimento global no aquecimento superficial do oceano (FROLICHER et al., 2018; ELZAHABY et al., 2022). Os efeitos dos OCM foram mais frequentemente observados no inverno (Figura A.4) com resposta positiva de primeira ordem para herbívoros (por exemplo, *Sparisoma amplum* e *S. frondosum*) e negativa para invertívoros como o *Malacoctenus brunoi* (Figura 5.10). Eventos graves de OCM podem resultar em impactos fisiológicos e energéticos nas comunidades de peixes recifais, como no verão de 2013/14 que causaram uma redução de dois desvios padrão abaixo da média da concentração de clorofila superficial no Atlântico Sul (RODRIGUES et al., 2019). A resposta positiva de segunda ordem foi mais frequente e geralmente positiva para invertívoros e negativa para herbívoros (por exemplo, *Sparisoma amplum*, Figura 5.10 b). Estes efeitos frequentes de segunda ordem dos OCMs sobre a abundância poderiam ser interpretados como resultantes de um distúrbio intermediário na estrutura da comunidade em nível trófico, facilitando para a maioria dos invertívoros. Um estresse térmico agudo durante a estação de reprodução primavera-verão causado por um OCM pode causar um efeito retardado no recrutamento alguns meses depois (MILLER et al., 2015). As respostas sinérgicas e retardadas das espécies aos covariáveis ambientais também podem envolver uma cadeia de eventos altamente complexa, tornando difícil identificar seus impactos na estrutura comunitária de cada ilha. Esta análise, no entanto, pode oferecer algumas novas percepções sobre a importância relativa dos nichos das espécies no conjunto dessas comunidades isoladas.

É esperado que as espécies respondam às condições ambientais de acordo com as relações filogenéticas, mas também de acordo com os atributos funcionais. É importante ter em mente que os atributos resultam de processos evolutivos e não podem ser considerados como independentes das filogenias. Dessa forma, os atributos funcionais foram testados quanto a sua relevância ecológica para este estudo, usando atributos em Quimbayo et al.

(2021), e identificou-se que as classes de tamanho corporal médio a grande S2 (15,1 - 50 cm) e S3 (> 50,1 cm) são os principais componentes de atributos que respondem aos covariáveis ambientais (Figura 5.5). As espécies representativas destas classes de tamanho são *Caranx crysos*, *Caranx lugubris*, *Kyphosus sectatrix* e *Halichoeres radiatus*. No outono foi identificadas relações positivas de primeira ordem e negativas de segunda ordem para a concentração da clorofila e para a posição baixa (Low) em relação ao nível na coluna d'água (peixes que vivem ligeiramente acima do fundo). Na primavera, os peixes grandes (classe S3) mostraram uma correlação positiva com a clorofila apenas como um efeito de segunda ordem. Durante o verão, a anomalia positiva de profundidade da camada de mistura (coluna de água mais misturada) tem uma correlação positiva e linear com a classe de tamanho e dieta (onívoros), enquanto o efeito positivo intermediário (segunda ordem) tem uma correlação positiva com o tamanho do corpo grande e os planctívoros (Figura 5.5). No geral, o nível trófico mostrou correlação limitada com a variação ambiental, entretanto, a predominância do tamanho do corpo explicando os efeitos da força ambiental sugere que a abundância dos peixes maiores tende a aumentar linearmente com APCM no verão e o tamanho intermediário (S2) aumenta linearmente com a concentração da clorofila superficial no outono (Figura 4). Se estes efeitos estão relacionados com a aptidão ou movimento não é possível determinar, mas a produtividade primária e o tamanho do corpo (grande) tem contribuído para as altas taxas de evolução em herbívoros com fenótipos bem sucedidos em níveis tróficos extremos ditados pela partição do microhabitat do recife (BORSTEIN et al., 2018). Observe que com uma variável indicadora (fator) sempre usada como nível de referência, as interpretações nem sempre são simples, por isso a atenção foi centrada na importância dos traços para explicar a variação nos nichos de espécies (incluindo a variação no ambiente) dentro da comunidade.

A forte influência filogenética e o grande tamanho corporal (herbívoros e carnívoros) na resposta da abundância comunitária à variabilidade ambiental sugere que os nichos das espécies foram determinados principalmente por sua capacidade de superar barreiras biogeográficas e longas distâncias para estabelecer populações viáveis em ilhas oceânicas isoladas (LUIZ et al., 2012). É possível que a variação a curto prazo na abundância de peixes de recife esteja mais relacionada à alta eficiência de colonização e extinção casual em um ambiente benigno (SALE, 1977). Por isso, coloca-se a hipótese de que a resposta



das comunidades de peixes recifais ao ambiente oceânico nas ilhas do Atlântico sudoeste é principalmente o resultado de vicariância em escala de bacia (vicariância de Tethys e fechamento do Istmo do Panamá) e filtros de dispersão que moldaram a distribuição das espécies (FLOETER et al., 2008). A escassa matriz de interação de espécies residuais (filtragem biológica) (Figura 5.6) é outra evidência da limitada dependência da comunidade em relação aos padrões de co-ocorrência de espécies. As espécies locais que vivem nestas ilhas podem não ter sido escolhidas deterministicamente por sua adequação aos filtros ambientais, mas sim por sua capacidade de chegar lá em primeiro lugar, seguida por sua adaptação às restrições energéticas locais para estabelecer populações viáveis.

Neste trabalho foi utilizado um esquema de modelagem que permite o diagnóstico de como os peixes recifais que vivem em ilhas oceânicas isoladas respondem às variações ambientais com base nos processos de montagem comunitária. Embora permita fazer previsões, a validação cruzada de modelos com base na divisão das unidades de amostragem atribuídas aleatoriamente foi computacionalmente intensiva e produziu resultados insatisfatórios. Espera-se que o pré-processamento cuidadoso dos dados comunitários e ambientais minimize as incertezas, apesar das dificuldades na aquisição de abundância de peixes recifais em locais oceânicos remotos de forma regular durante um número razoável de anos. Entretanto, ao alcançar uma boa convergência estimada pelo MCMC (Figura 5.1) para uma aproximação precisa das distribuições posteriores, entende-se como confiável o poder de discriminação (em termos de  $R^2$ ) desta análise. Os resultados são baseados em uma probabilidade posterior maior que 0,9, que é a probabilidade de que a amostra posterior seja representativa da verdadeira distribuição posterior dependente da convergência MCMC. Uma probabilidade maior da distribuição, por exemplo a 0,95, não foi utilizada porque causou uma redução dos efeitos estimados que teriam comprometido as interpretações. Também é importante observar que os efeitos de nível aleatório e as co-ocorrências residuais podem resultar da falta de preditores ambientais relevantes e não de interações bióticas, de modo que as interações das espécies descritas na Figura 5.6 precisam ser interpretadas com cautela (OVASKAINEN; ABREGO, 2020). Por outro lado, a limitada interação biótica vista em nossos resultados sugere um papel secundário desempenhado por processos de escala local como a exclusão competitiva indicada por uma autocorrelação espacial relativamente pequena entre os

sítios de amostragem de até 17,9% (outono, Figura 5.3). Em geral, a autocorrelação espacial limitada (14,5 - 17,9%) e temporal (11,4 - 14,1%) está de acordo com a falta de aninhamento funcional (BENDER et al., 2017) e a forte influência filogenética na forma como os peixes recifais respondem ao ambiente.

## **7 MODELO DESCRITIVO DO NICHOS DAS ESPÉCIES DE PEIXES RECIFAIS**

Há ainda muito pouco conhecimento sobre o papel que a relação filogenética desempenha nos nichos realizados de peixes recifais. Este trabalho oferece um modelo descritivo de como a filogenia e os atributos funcionais dos peixes recifais se relacionam com nichos de espécies em ilhas oceânicas. Os resultados foram interpretados como a influência de longas distâncias de dispersão, barreiras biogeográficas e adaptação local nos últimos 20 Ma sobre a forma como as espécies respondem à variabilidade ambiental numa escala temporal sazonal. Talvez, a evidência mais importante para a adaptação local seja a relação consistente entre a abundância dos herbívoros e invertívoros e a produtividade primária impulsionada pelo efeito de massa causado pela topografia das ilhas. Também se coloca a hipótese de que a não linearidade das respostas da abundância ao ambiente não está relacionada com a dependência da comunidade dos padrões de co-ocorrência de espécies. Isto é mais provavelmente o resultado da adaptação local a um ambiente onde a mistura vertical desempenha um papel importante na variabilidade dos oceanos. Os resultados deste estudo apoiam a opinião de que as comunidades de peixes recifais em ilhas oceânicas isoladas são entidades que preservam características evolutivas únicas nas suas relações ecológicas. Em particular, a importância do tamanho corporal médio a grande dos peixes recifais para a dispersão a longa distância e adaptação à alimentação, assumindo que estas espécies evoluíram em habitats de recifes de coral e mais tarde em recifes rochosos colonizados (BENDER et al., 2013).

## 8 CONCLUSÃO

Os resultados evidenciam que a maneira como as espécies de peixes recifais das ilhas oceânicas brasileiras respondem à variabilidade das condições ambientais da superfície do oceano está relacionada com a história evolutiva dessas espécies. Por serem consideradas espécies generalistas no uso de habitat, isso possivelmente permitiu a colonização e a adaptação das espécies nas ilhas oceânicas ao longo do tempo. Com base nisso, concluiu-se que:

1. A concentração de clorofila-a superficial foi a covariável que mais explicou a variação da abundância das espécies, principalmente para os herbívoros e invertívoros. Isso se deve ao fato que a concentração de clorofila-a estar associada à presença da biomassa fitoplanctônica que é a base de toda a cadeia trófica.
2. As respostas da abundância das espécies às covariáveis ambientais da superfície do oceano apresentaram uma relação mais evidente com a história evolutiva das espécies do que com a influência dos atributos funcionais. A variação da abundância das espécies às covariáveis ambientais pode ser o resultado do processo de dispersão das espécies que permitiu a colonização e a adaptação local. A baixa conectividade entre as ilhas pode ter favorecido o processo de especiação.
3. A influência do contexto espacial é mais forte quando associado aos sítios amostrais nas ilhas. Isso fortalece a compreensão de que a forma como as espécies respondem a variabilidade do meio ambiente está relacionada à história evolutiva delas.

Os resultados destacam a importância de analisar a estrutura de uma comunidade de peixes recifais a partir de uma abordagem multivariada e hierárquica. A possibilidade de inserir o contexto espaço-temporal, atributos funcionais e dados filogenéticos, além das abundâncias das espécies e covariáveis ambientais, permite tentar aproximar a análise à natureza complexa dessas comunidades.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAM, N.; GATTUSO, J.-P.; PRAKASH, A.; CHENG, L.; CHIDICHIMO, M.; CRATE, S.; ENOMOTO, H.; GARSCHAGEN, M.; GRUBER, N.; HARPER, S.; HOLLAND, E.; KUDELA, R.; RICE, J.; STEFFEN, K.; SCHUCKMANN, K. V. Ipcc special report on the ocean and cryosphere in a changing climate. In: PÖRTNER, H.-O.; ROBERTS, D.; MASSON-DELMOTTE, V.; ZHAI, P.; TIGNOR, M.; POLOCZANSKA, E.; MINTENBECK, K.; ALEGRÍA, A.; NICOLAI, M.; OKEM, A.; PETZOLD, J.; RAMA, B.; WEYER, N. M. (Ed.). **Framing and context of the report**. UK e USA: 2016. p. 73–129. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/9781009157964.003>.

ABREGO, N.; NORBERG, A.; OVASKAINEN, O. Measuring and predicting the influence of traits on the assembly processes of wood-inhabiting fungi. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 4, p. 1070–1081, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12722>.

ALLGEIER, J. E.; WEEKS, B. C.; MUNSTERMAN, K. S.; WALE, N.; WENGER, S. J.; PARRAVICINI, V.; SCHIETTEKATTE, N. M. D.; VILLÉGER, S.; BURKEPILE, D. E. Phylogenetic conservatism drives nutrient dynamics of coral reef fishes. **Nature Communications**, v. 12, n. 5432, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25528-0>.

ALZATE, A.; JANZEN, T.; BONTE, D.; ROSINDELL, J.; ETIENNE, R. S.; BELMAKER, J. A simple spatially explicit neutral model explains the range size distribution of reef fishes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 7, p. 875–890, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.12899>.

ARAUJO, G. S.; ROCHA, L. A.; LASTRUCCI, N. S.; LUIZ, O. J.; DI DARIO, F.; FLOETER, S. R. The Amazon-Orinoco barrier as a driver of reef-fish speciation in the Western Atlantic through time. **Journal of Biogeography**, v. 49, p.1407 – 1419, 2022. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/jbi>.

BATES, A. E.; BARRETT, N. S.; STUART-SMITH, R. D.; HOLBROOK, N. J.; THOMPSON, P. A.; EDGAR, G. J. Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 1, p. 62–67, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nclimate2062>.

BELKIN, I. M. Remote sensing of ocean fronts in marine ecology and fisheries. **Remote Sensing**, v. 13, n. 5, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/rs13050883>.

BELLWOOD, D. R.; HOEY, A. S.; CHOAT, J. H. Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. **Ecology Letters**, v. 6, n. 4, p. 281–285, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00432.x>.

BENDER, M. G.; PIE, M. R.; REZENDE, E. L.; MOUILLOT, D.; FLOETER, S. R. Biogeographic, historical and environmental influences on the taxonomic and functional

structure of Atlantic reef fish assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 11, p. 1173–1182, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.12099>.

BENDER, M. G.; LEPRIEUR, F.; MOUILLOT, D.; KULBICKI, M.; PARRAVICINI, V.; PIE, M. R.; BARNECHE, D. R.; OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R.; FLOETER, S. R. Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 425–435, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ecog.02293>.

BENTAMY, A. **Global ocean wind L4 reprocessed monthly mean observations**. Product user manual for wind product WIND\_GLO\_PHY\_CLIMATE\_L4\_REP\_012\_003. 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.48670/moi-00181>.

BERNHARDT, J. R.; LESLIE, H. M. Resilience to climate change in coastal marine ecosystems. **Annual Review of Marine Science**, v. 5, n. 1, p. 371–392, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172411>.

BLONDER, B. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. **Ecography**, v. 41, n. 9, p. 1-13, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ecog.03187>.

BORSTEIN, S. R.; FORDYCE, J. A.; O'MEARA, B. C.; WAINWRIGHT, P. C.; MCGEE, M. D. Reef fish functional traits evolve fastest at trophic extremes. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. 2, p. 191-199, 2018. Disponível em: [10.1038/s41559-018-0725-x](https://doi.org/10.1038/s41559-018-0725-x).

BRANDL, S. J.; JOHANSEN, J. L.; CASEY, J. M.; TORNABENE, L.; MORAIS, R. A.; BURT, J. A. Extreme environmental conditions reduce coral reef fish biodiversity and productivity. **Nature Communications**, v. 11, n. 3832, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17731-2>.

BUDD, A. F.; PANDOLFI, J. M. Evolutionary novelty is concentrated at the edge of coral species distributions. **Science**, v. 328, n. 5985, p. 1558-1561, 2010. Disponível em: [DOI: 10.1126/science.1188947](https://doi.org/10.1126/science.1188947).

BULGIN, C. E.; MERCHANT, C. J.; FERREIRA, D. Tendencies, variability and persistence of sea surface temperature anomalies. **Scientific Reports**, v. 10, n. 7986, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64785-9>.

CANTOR, M.; LONGO, G.; FONTOURA, L.; QUIMBAYO, J.; FLOETER, S.; BENDER, M. Interaction networks in tropical reefs. In: DÁTTILO, W.; RICO-GRAY, V. **Ecological networks in the tropics**. Cham: Springer, 2018. p. 141–154.

CARDONA, L.; CAMPOS, P.; VELÁSQUEZ-VACCA, A. Contribution of green turtles *Chelonia mydas* to total herbivore biomass in shallow tropical reefs of oceanic islands. **PLOS ONE**, v. 15, n. 1, p. 12, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228548>.

CARVALHO-FILHO, A.; MACENA, B. C. L.; NUNES, D. M. A new species of fanthiadae (teleostei: Serranidae) from São Pedro and São Paulo archipelago, Brazil, equatorial atlantic. **Zootaxa**, v. 4139, n. 4, p. 585–592, 2016. Disponível em: <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4139.4.10>.

CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693-715, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>.

CHAUHAN, P.; RAMAN, M. Satellite remote sensing for ocean biology: an Indian perspective. **Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section A: Physical Sciences**, v. 87, p. 629–640, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s40010-017-0439-5>.

CHIN, T. M.; VAZQUEZ-CUERVO, J.; ARMSTRONG, E. M. A multi-scale high-resolution analysis of global sea surface temperature. **Remote Sensing of Environment**, v. 200, p. 154-169, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.07.029>.

CLAUDINO-SALES, V. Brazilian Atlantic islands: Fernando de Noronha and Atol das Rocas, Brazil. In: \_\_\_\_\_. **Coastal world heritage sites**. [S.l.]: Springer, 2019. Disponível em: [https://doi.org/10.1007/978-94-024-1528-5\\_32](https://doi.org/10.1007/978-94-024-1528-5_32).

COLELLA, S.; BÖHM, E.; CESARINI, C.; GARNESON, P.; NETTING, J.; CALTON, B. **Global ocean chlorophyll, PP and PFT (Copernicus-GlobColour) from satellite observations: monthly and daily interpolated (Reprocessed from 1997)**. Product user manual for all ocean colour products. 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.48670/moi-00100>.

COLLINS, M. et al. **Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility**. United Kingdom and USA, 2018. 108 p. Disponível em: [https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WG1AR5\\_Chapter12\\_FINAL.pdf](https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WG1AR5_Chapter12_FINAL.pdf).

CONDAMINE, F. L.; ROLLAND, J.; MORLON, H. Macroevolutionary perspectives to environmental change. **Ecology Letters**, v. 16, n. 1, p. 72-85, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ele.12062>.

COSTANTINI, F.; ROSSI, S.; PINTUS, E.; CERRANO, C.; GILI, J.-M.; ABBIATI, M. Low connectivity and declining genetic variability along a depth gradient in corallium rubrum populations. **Coral Reefs**, v. 30, n. 4, p. 991–1003, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0771-1>.

COUNSELL, C. W. W. ; COLEMAN, R. R.; LAL, S. S.; BOWEN, B. W.; FRANKLIN, E. C.; NEUHEIMER, A. B.; POWELL, B. S.; TOONEN, R. J.; DONAHUE, M. J.; HIXON, M. A.; MCMANUS, M. A. Interdisciplinary analysis of larval dispersal for a coral reef fish: opening the black box. **Marine Ecology Progress Series**, v. 684, p. 117–132, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.3354/meps13971>.

DAHLMAN, L.; LINDSEY, R. **Climate change: ocean heat content**. NOAA, 2020. Disponível em: <https://m5.gs/RmFTd0>.

DEVI, G. K.; GANASRI, B. P.; DWARAKISH, G. S. Applications of remote sensing in satellite oceanography: a review. **Aquatic Procedia**, v. 4, p. 579-584, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.aqpro.2015.02.075>.

DÍAZ, S.; PURVIS, A.; CORNELISSEN, J. H. C.; MACE, G. M.; DONOGHUE, M. J.; EWERS, R. M.; JORDANO, P.; PEARSE, W. D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 9, p. 2958-2975, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ece3.601>.

DINIZ, L.P.; BRANCHIN, L.S.M.; PINHEIRO, T.S.A.; MELO, P.A.M.C.; BONECKER, C.C.; MELO JÚNIOR, M. Environmental filter drives the taxonomic and functional  $\beta$ -diversity of zooplankton in tropical shallow lakes. **Hydrobiologia**, v. 848, p. 1881–1895, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04562-5>.

DONELSON, J. M.; MUNDAY, P. L.; MCCORMICK, M. I.; PANKHURST, N. W.; PANKHURST, P. M. **Effects of elevated water temperature and food availability on the reproductive performance of a coral reef fish**. Inter-Research Science Publisher, v. 401, p. 233-243, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.3354/meps08366>.

DONEY, S. C.; RUCKELSHAUS, M.; DUFFY, J. E.; BARRY, J. P.; CHAN, F.; ENGLISH, C. A.; GALINDO, H. M.; GREBMEIER, J. M.; HOLLOWED, A. B.; KNOWLTON, N.; POLOVINA, J.; RABALAIS, N. N.; SYDEMAN, W. J.; TALLEY, L. D. Climate change impacts on marine ecosystems. **Annual Review of Marine Science**. v. 4, p. 11–37, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611>.

DUNSTAN, P. K.; FOSTER, S. D.; KING, E.; RISBEY, J.; O’KANE, T. J.; MONSELESAN, D.; HOBDAV, A. J.; HARTOG, J. R.; THOMPSON, P. A. Global patterns of change and variation in sea surface temperature and chlorophyll a. **Scientific Reports**, v. 8, n. 14624, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33057-y>.

DURANT, J. M.; MOLINERO, J.-C.; OTTERSEN, G.; REYGONDEAU, G.; STIGE, L. C.; LANGANGEN, Contrasting effects of rising temperatures on trophic interactions in marine ecosystems. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 9, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51607-w>.

DRAKE, J. A. The mechanics of community assembly and succession. **Journal of Theoretical Biology**, v. 147, n. 2, p. 213-233, 1990. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80053-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80053-0).

DRÉVILLON, M, LELLOUCHE, J-M, RÉGNIER, C, GARRIC, G, BRICAUD, C, HERNANDEZ, O, BOURDALLÉ-BADIE, R. **Global ocean physics reanalysis. Quality information document for global ocean reanalysis products**



**GLOBAL\_REANALYSIS\_PHY\_001\_030**. Copernicus Monitoring Environment Marine Service (CMEMS). 2021a. Disponível em: <https://doi.org/10.48670/moi-00021>.

DRÉVILLON, M.; FERNANDEZ, E.; LELLOUCHE, J. M. **Global ocean physics reanalysis. Product user manual for the global ocean physical multi year product GLOBAL\_MULTIYEAR\_PHY\_001\_030**. Copernicus Monitoring Environment Marine Service (CMEMS). 2021b. Disponível em: <https://doi.org/10.48670/moi-00021>.

DRIESENAAR, T. et al. **Global ocean wind L4 reprocessed monthly mean observations**. Quality Information Document For the Global Ocean Wind Products WIND\_GLO\_WIND\_L3\_NRT\_OBSERVATIONS\_012\_002, WIND\_GLO\_WIND\_L3\_REP\_OBSERVATIONS\_012\_005, WIND\_GLO\_PHY\_CLIMATE\_L4\_REP\_012\_003. 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.48670/moi-00181>.

ELZAHABY, Y.; SCHAEFFER, A.; ROUGHAN, M.; DELAUX, S. Why the mixed layer depth matters when diagnosing marine heatwave drivers using a heat budget approach. **Frontiers in Climate**, v. 4, n. 838017, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fclim.2022.838017>.

EMERSON, B. C.; CICCONARDI, F.; FANCIULLI, P. P.; SHAW, P. J. A. Phylogeny, phylogeography, phylobetadiversity and the molecular analysis of biological communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2391–2402, 2011. Disponível em: [doi:10.1098/rstb.2011.0057](https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0057).

EMERSON, B.C.; GILLESPIE, R.G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 11, p. 619-630, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.005>.

EMERY, W.J.; THOMSON, R.E. **Data analysis methods in physical oceanography**. 2.ed. [S.l.]: Elsevier, 2001, 613p.

ENDO, C. A. K.; GHERARDI, D. F. M.; PEZZI, L. P.; LIMA, L. N. Low connectivity compromises the conservation of reef fishes by marine protected areas in the tropical South Atlantic. **Scientific Reports**, v. 9, n. 8634, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45042-0>.

FERREIRA, C. E. L.; FLOETER, S. R.; GASPARINI, J. L.; FERREIRA, B. P.; JOYEUX, J. C. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 7, p. 1093–1106, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01044.x>.

FERRY, N.; PARENT, L.; GARRIC, G.; BARNIER, B.; JOURDAIN, N. C.; THE MERCATOR OCEAN TEAM. **Mercator global eddy permitting ocean reanalysis GLORYS1V1: Description and Results**. Mercator Ocean Quarterly Newsletter. 2010. Disponível em: <https://shre.ink/zDz>.

FONTOURA, L.; CANTOR, M.; LONGO, G. O.; BENDER, M. G.; BONALDO, R. M.; FLOETER, S. R. The macroecology of reef fish agonistic behaviour. **Ecography**, v. 43, n. 9, p. 1278-1290, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ecog.05079>.

FLOETER, S. R.; GASPARINI, J. L. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition & zoogeographic patterns. **Journal of Fish Biology**, v. 56, n.5, p.1099–1114, 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02126.x>.

FLOETER, S. R.; KROHLING, W.; GASPARINI, J. L.; FERREIRA, C. E. L.; ZALMON, I. R. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, n. 2, p. 147–160, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9084-6>.

FLOETER, S. R.; ROCHA, L. A.; ROBERTSON, D. R.; JOYEUX, J. C.; SMITH-VANIZ, W. F.; WIRTZ, P.; EDWARDS, A. J.; BARREIROS, J. P.; FERREIRA, C. E. L.; GASPARINI, J. L.; BRITO, A.; FALCO, J. M.; BOWEN, B. W.; BERNARDI, G. Atlantic reef fish biogeography and evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 1, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x>.

FLOETER, S. R.; BENDER, M.G.; SIQUEIRA, A.C.; COWMAN, P. F. Phylogenetic perspectives on reef fish functional traits. **Biological Reviews**, v. 93, n. 1, p. 131 – 151, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/brv.12336>.

FRÖLICHER, T. L.; FISCHER, E. M.; GRUBER, N. Marine heatwaves under global warming. **Nature**, v. 560, n. 7718, p. 360–364, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0383-9>.

FULTON, C. J.; ABESAMIS, R. A.; BERKSTRÖM, C.; DEPCZYNSKI, M.; GRAHAM, N. A. J.; HOLMES, T. H.; KULBICKI, M.; NOBLE, M. M.; RADFORD, B. T.; TANO, S.; TINKLER, P.; WERNBERG, T.; WILSON, S. K. Form and function of tropical macroalgal reefs in the anthropocene. **British Ecological Society**, v. 33, n. 9, p. 989–999, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13282>.

GARCIA, G. S. **A importância do tempo no estudo de peixes recifais: métodos, interações e comunidades**. 2021. 99 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade de Brasília, Brasília, 2021.

GARNESSON, P.; MANGIN, A.; BRETAGNON, M. **Global ocean chlorophyll, PP and PFT (Copernicus-GlobColour) from satellite observations: monthly and daily interpolated (Reprocessed from 1997)**. Ocean Colour Production Centre Satellite Observation Copernicus-GlobColour Products. 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.48670/moi-00100>.

GARRABOU, J. et al. Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. **Global Change Biology**, v. 15, n. 5, p. 1090–1103, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>.

GOVE, J. M.; MCMANUS, M. A.; NEUHEIMER, A. B.; POLOVINA, J. J.; DRAZEN, J. C.; SMITH, C. R.; MERRIFIELD, M. A.; FRIEDLANDER, A. M.; EHSES, J. S.; YOUNG, C. W.; DILLON, A. K.; WILLIAMS, G. J. Near-island biological hotspots in barren ocean basins. **Nature Communications**, v. 7, n. 10581, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ncomms10581>.

HADJ-HAMMOU, J.; MCCLANAHAN, T. R.; GRAHAM, N. A. J. Decadal shifts in traits of reef fish communities in marine reserves. **Scientific Reports**, v. 11, n. 23470, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-03038-9>.

HÉBERT, M.-P.; BEISNER, B.; MARANGER, R. A meta-analysis of zooplankton functional traits influencing ecosystem function. **Ecology**, v. 97, n. 4, p. 1069-1080, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/15-1084.1>.

HEMBRY, D. H.; WEBER, M. G. Ecological interactions and macroevolution: a new field with old roots. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 51, n. 1, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-121505>.

HENSON, S. A.; BEAULIEU, C.; ILYINA, T.; JOHN, J. G.; LONG, M.; SÉFÉRIAN, R.; TJIPUTRA, J.; SARMIENTO, J. L. Rapid emergence of climate change in environmental drivers of marine ecosystems. **Nature Communications**, v. 8, p. 9, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ncomms14682>.

HOBDAY, A. J.; ALEXANDER, L. V.; PERKINS, S. E.; SMALE, D. A.; STRAUB, S. C.; OLIVER, E. C. J.; BENTHUYSEN, J. A.; BURROWS, M. T.; DONAT, M. G.; FENG, M.; HOLBROOK, N. J.; MOORE, P. J.; SCANNELL, H. A.; SEN GUPTA, A.; WERNBERG, T. A hierarchical approach to defining marine heatwaves. **Progress in Oceanography**, v. 141, p. 227-238, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>.

HU, C.; LEE, Z.; FRANZ, B. Chlorophyll a algorithms for oligotrophic oceans: a novel approach based on three-band reflectance difference. **Journal of Geophysical Research: Oceans**, v. 117, n. 1, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1029/2011JC007395>.

HUGHES, T.P.; BELLWOOD, D.R.; FOLKE, C.; STENECK, R.S.; WILSON, J. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 7, p. 380-386, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.022>.

HUGHES, T. P. et al. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. **Nature**, v. 543, n. 7645, p. 373–377, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature21707>.

ILARRI, M. I.; SOUZA, A. T.; ROSA, R. S. 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**, v. 68, n. 7, p. 1303–1316, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1071/MF16071>.

INAGAKI, K. Y.; PENNINO, M. G.; FLOETER, S. R.; HAY, M. E.; LONGO, G. O. Trophic interactions will expand geographically but be less intense as oceans warm. **Global Change Biology**. v. 26, p. 6805–6812, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.15346>.

KRAFT, N J. B.; ADLER, P. B.; GODOY, O.; JAMES, E. C.; FULLER, S.; LEVINE, J. M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**. v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>.

LAFFOLEY, D.; BAXTER, J. M. **Explaining ocean warming: causes, scale, effects and consequences**. Gland, Switzerland, 2016. 456 p. Disponível em: [https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2016-046\\_0.pdf](https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2016-046_0.pdf).

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P. ; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.

LELLOUCHE, J.-M.; LE GALLOUDEC, O.; GREINER, E.; GARRIC, G.; REGNIER, C.; DREVILLON, M.; BOURDALLÉ-BADIE, R.; BRICAUD, C.; DRILLET, Y.; LE TRON, P.-Y. The Copernicus Marine Environment Monitoring Service global ocean 1/12° physical reanalysis GLORYS12V1: description and quality assessment. **Geophysical Research Abstracts**, v. 20, EGU2018-19806, 2018. Disponível em: <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2018EGUGA..2019806L/abstract>.

LEMOS, A. T.; GHISOLFI, R. D. R.; MAZZINI, P. L. F. Annual phytoplankton blooming using satellite-derived chlorophyll- a data around the Vitória-Trindade Chain, Southeastern Brazil. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, v. 136, p. 62–71, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.04.005>.

LIMA, L. S.; GHERARDI, D. F. M.; PEZZI, L. P.; PASSOS, L. G.; ENDO, C. A. K.; QUIMBAYO, J. P. Potential changes in the connectivity of marine protected areas driven by extreme ocean warming. **Scientific Reports**, v. 11, n. 10339, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89192-6>.

LONGO, G. O.; FERREIRA, C. E. L.; FLOETER, S. R. Herbivory drives large-scale spatial variation in reef fish trophic interactions. **Marine and Freshwater Research**, v. 4, n. 23, p. 4553–4566, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ece3.1310>.

LUIZ, O. J.; MADIN, J. S.; ROBERTSON, D. R.; ROCHA, L. A.; WIRTZ, P.; FLOETER, S. R. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 279, n. 1730, p. 1033–1040, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1525>.

LUIZ, O. J.; MENDES, T. C.; BARNECHE, D. R.; FERREIRA, C. G. W.; NOGUCHI, R.; VILLAÇA, R. C.; RANGEL, C. A.; GASPARINI, J. L.; FERREIRA, C. E. L. Community structure of reef fishes on a remote oceanic island (st peter and st paul's archipelago, equatorial atlantic): the relative influence of abiotic and biotic variables. **Marine and Freshwater Research**, v. 66, n. 8, p. 739–749, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1071/MF14150>.

MACNEIL, M. A.; CONNOLLY, S. R. Multi-scale patterns and processes in reef fish abundance. In: MORA, C. **Ecology of fishes on coral reefs**. UK: Cambridge University Press, 2015. p. 117-124.

MADIN, J. S.; HOOGENBOOM, M. O.; CONNOLLY, S. R.; DARLING, E. S.; FALSTER, D. S.; HUANG, D.; KEITH, S. A.; MIZEREK, T.; PANDOLFI, J. M.; PUTNAM, H. M.; BAIRD, A. H. A trait-based approach to advance coral reef science. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 6, p. 419–428, 2016 Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.012>.

MAGEL, J. M. T.; DIMOFF, S. A.; BAUM, J. K. Direct and indirect effects of climate change-amplified pulse heat stress events on coral reef fish communities. **The Bulletin of the Ecological Society of America**, v. 101, n. 3, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/eap.2124>.

MCLEAN, M.; AUBER, A.; GRAHAM, N. A. J.; HOUK, P.; VILLÉGER, S.; VIOLLE, C.; THUILLER, W.; WILSON, S. K.; MOUILLOT, D. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. **Global Change Biology**, v. 25, n. 10, p. 3424–3437, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.14662>.

MELLIN, C.; HUCHERY, C.; CALEY, M. J.; MEEKAN, M. G.; BRADSHAW, C. J. A. Reef size and isolation determine the temporal stability of coral reef fish populations. **Ecology**, v. 91, n. 11, p. 3138–3145, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/10-0267.1>.

MELLIN, C.; MOUILLOT, D.; KULBICKI, M.; MCCLANAHAN, T. R.; VIGLIOLA, L.; BRADSHAW, C. J. A.; BRAINARD, R. E.; CHABANET, P.; EDGAR, G. J.; FORDHAM, D. A.; FRIEDLANDER, A. M.; PARRAVICINI, V.; SEQUEIRA, A. M. M.; STUART-SMITH, R. D.; WANTIEZ, L.; CALEY, M. J. Humans and seasonal climate variability threaten large-bodied coral reef fish with small ranges. **Nature Communications**, v. 7, n. 10491, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ncomms10491>.

MILLER, G. M.; KROON, F. J.; METCALFE, S.; MUNDAY, P. L. Temperature is the evil twin: effects of increased temperature and ocean acidification on reproduction in a reef fish. **Ecological Applications**, v. 25, n. 3, p. 603–620, 2015. Disponível em: [10.1890/14-0559.1](https://doi.org/10.1890/14-0559.1).

MOHAMED, B.; IBRAHIM, O.; NAGY, H. Sea surface temperature variability and marine heatwaves in the black sea. **Remote Sensing**, v. 14, n. 10, p. 2383, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/rs14102383>.

MOHR, L. V.; CASTRO, J. W. A.; COSTA, P. M. S.; ALVES, R. J. V. **Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo**. 2009. 503p. Disponível em: <https://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/comunicacao/Mohretal2009.pdf>.

MORA, C. **Ecology of fishes on coral reefs**. Cambridge: Cambridge University Press, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/CBO9781316105412>.

MORA, C.; GRAHAM, N. A. J.; NYSTRÖM, M. Ecological limitations to the resilience of coral reefs. **Nature Climate Change**, v. 35, n. 4, p. 1271–1280, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1479-z>.

MORI, A. S.; FURUKAWA, T.; SASAKI, T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. **Biological Reviews**, v. 88, n. 2, p. 349–364, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/brv.12004>.

MOUQUET, N. et al. Ecophylogenetics: advances and perspectives. **Biological Reviews**, v. 87, n. 4, p. 769–785, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x>.

MUMBY, P. J.; SKIRVING, W.; STRONG, A. E.; HARDY, J. T.; LEDREW, E. F.; HOCHBERG, E. J. STUMPF, R. P.; DAVID, L. T. Remote sensing of coral reefs and their physical environment. **Marine Pollution Bulletin**, v. 48, n. 3–4, 2004, p. 219–228. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.10.031>.

MUNDAY, P. L.; JONES, G. P.; PRATCHETT, M. S.; WILLIAMS, A. J. Climate change and the future for coral reef fishes. **Fish and Fisheries**, v. 9, n. 3, p. 261–285, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00281.x>.

NILSSON, G. E.; CRAWLEY, N.; LUNDE, I. G.; MUNDAY, P. L. Elevated temperature reduces the respiratory scope of coral reef fishes. **Global Change Biology**, v. 15, n. 6, p. 1405–1412, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01767.x>.

NILSSON, G. E.; ÖSTLUND-NILSSON, S.; MUNDAY, P. L. Effects of elevated temperature on coral reef fishes: loss of hypoxia tolerance and inability to acclimate. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 156, n. 4, p. 389–393, 2010. Disponível em: [10.1016/j.cbpa.2010.03.009](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.03.009).

OLIVER, E. C. J.; DONAT, M. G.; BURROWS, M. T.; MOORE, P. J.; SMALE, D. A.; ALEXANDER, L. V.; BENTHUYSEN, J. A.; FENG, M.; SEN GUPTA, A.; HOBDAY, A. J.; HOLBROOK, N. J.; PERKINS-KIRKPATRICK, S. E.; SCANNELL, H. A.; STRAUB, S. C.; WERNBERG, T. Longer and more frequent marine heatwaves over



the past century. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>.

OLIVER, E. C. J., BENTHUYSEN, J. A., DARMARAKI, S., DONAT, M. G., HOBDAY, A. J., HOLBROOK, N. J., SCHLEGEL, R. W.; GUPTA, A. S. Marine heatwaves. **Annual Review of Marine Science**, v. 13, n. 1, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032720-095144>.

OVASKAINEN, O.; ROY, D. B.; FOX, R.; ANDERSON, B. J. Uncovering hidden spatial structure in species communities with spatially explicit joint species distribution models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 4, p. 428–436, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12502>.

OVASKAINEN, O.; ABREGO, N. **Joint species distribution modelling with applications in R**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2020. 398 p. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/9781108591720>.

OVASKAINEN, O.; TIKHONOV, G.; NORBERG, A.; BLANCHET, F. G.; DUAN, L.; DUNSON, D.; ROSLIN, T.; ABREGO, N.; CHAVE, J. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. **Ecology Letters**. v. 20, n. 5, p. 561–576, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ele.12757>.

PEOPLES, B. K.; FRIMPONG, E. A. Biotic interactions and habitat drive positive co-occurrence between facilitating and beneficiary stream fishes. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 5, p. 923–931, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jbi.12699>.

PINHEIRO, H. T.; FERREIRA, C. E. L.; JOYEUX, J.-C.; SANTOS, R. G.; HORTA, P. A. Reef fish structure and distribution in a south-western atlantic ocean tropical island. **Journal of Fish Biology**, v. 79, n. 7, p. 1984–2006, 2011. Disponível em: [10.1111/j.1095-8649.2011.03138.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03138.x).

PINHEIRO, H. T.; BERNARDI, G.; SIMON, T.; JOYEUX, J.-C.; MACIEIRA, R. M.; GASPARINI, J. L.; ROCHA, C.; ROCHA, L. A. Island biogeography of marine organisms. **Nature**, v. 549, n. 7670, p. 82–85, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature23680>.

PINHEIRO, H. T. et al. South-western Atlantic reef fishes: zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. **Diversity and Distributions**, v. 24, n. 7, p. 951–965, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ddi.12729>.

POLL, W. H.; KULK, G.; TIMMERMANS, K. R.; BRUSSAARD, C. P. D.; VAN DER WOERD, H. J.; KEHOE, M. J.; MOJICA, K. D. A.; VISSER, R. J. W.; ROZEMA, P. D.; BUMA, A. G. J. Phytoplankton chlorophyll a biomass, composition, and productivity along a temperature and stratification gradient in the northeast Atlantic

Ocean. **Biogeosciences**, v. 10, p. 4227–4240, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.5194/bg-10-4227-2013>.

POLOCZANSKA, E. S.; BURROWS, M. T.; BROWN, C. J.; MOLINO, J. G.; HALPERN, B. S.; HOEGH-GULDBERG, O., KAPPEL, C. V.; MOORE, P. J.; RICHARDSON, A. J.; SCHOEMAN, D. S.; SYDEMAN, W. J. Responses of marine organisms to climate change across oceans. **Frontiers in Marine Science**, v. 3, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00062>.

POLOVINA, J. J.; MITCHUM, G. T.; EVANS, G. T. Decadal and basin-scale variation in mixed layer depth and the impact on biological production in the Central and North Pacific, 1960-88. **Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers**, v. 42, n. 10, p. 1701–1716, 1995. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00075-H](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00075-H).

PÖRTNER, H. -O.; ROBERTS, D. C.; MASSON-DELMOTTE, V.; ZHAI, P.; TIGNOR, M.; POLOCZANSKA, E.; MINTENBECK, K.; ALEGRÍA, A.; NICOLAI, M.; OKEM, A.; PETZOLD, J.; RAMA, B.; WEYER, N. M. Special report on the ocean and cryosphere in a changing climate. **IPCC**, 2019. Disponível em: [https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/3/2019/12/SROCC\\_FullReport\\_FINAL.pdf](https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/3/2019/12/SROCC_FullReport_FINAL.pdf).

QUIMBAYO, J. P. et al. Determinants of reef fish assemblages in tropical Oceanic islands. **Ecography**, v. 42, n. 1, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/ecog.03506>.

QUIMBAYO, J. P. et al. Life-history traits, geographical range, and conservation aspects of reef fishes from the Atlantic and Eastern Pacific. **Ecology**, v. 102, n. 5, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ecy.3298>.

RAJEESH, R.; DWARAKISH, G.S. Satellite oceanography – a review. **Aquatic Procedia**, v. 4, p. 165-172, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.aqpro.2015.02.023>.

RABOSKY, D. L.; CHANG, J.; TITLE, P. O.; COWMAN, P. F.; SALLAN, L.; FRIEDMAN, M.; KASCHNER, K.; GARILAO, C.; NEAR, T. J.; COLL, M.; ALFARO, M. E. An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. **Nature**, v. 559, n. 7714, p. 392–395, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038>.

ROBINSON, I. S. **Discovering the ocean from space: the unique applications of satellite oceanography**. UK: Springer. 2010. 685 p.

ROBINSON, J. P. W.; WILSON, S. K.; JENNINGS, S.; GRAHAM, N.A.J. Thermal stress induces persistently altered coral reef fish assemblages. **Global Change Biology**, v. 25, n. 8, p. 2739–2750, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.14704>.



ROCHA, L.A. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 8, p. 1161–1171, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00900.x>.

RODRIGUES, R. R.; TASCETTO, A. S.; SEN GUPTA, A.; FOLTZ, G. R. Common cause for severe droughts in South America and marine heatwaves in the South Atlantic. **Nature Geoscience**, v. 12, p. 620–626, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0393-8>.

RUMMER, J. L.; MUNDAY, P. L. Climate change and the evolution of reef fishes: past and future. **Fish and Fisheries**, v. 18, n. 1, p. 22–39, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/faf.12164>.

SALE, F. S. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. **The American Naturalist**, v. 111, n. 978, p. 337–359, 1977. Disponível em: <https://doi.org/10.1086/283164>.

SALE, F. S. Connectivity, recruitment variation, and the structure of reef fish communities. **Integrative and Comparative Biology**, v. 44, n. 5, p. 390–399, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/icb/44.5.390>.

SALLÉ, J. B.; SPEER, K. G.; RINTOUL, S. R. Zonally asymmetric response of the Southern Ocean mixed-layer depth to the Southern Annular Mode. **Nature Geoscience**, v. 3, p. 273–279, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ngeo812>.

SALLÉ, G.; DOYLE, S. R.; CORTET, J.; CABARET, J.; BERRIMAN, M.; HOLROYD, N.; COTTON, J. A. The global diversity of *Haemonchus contortus* is shaped by human intervention and climate. **Nature Communications**, v. 10, n. 4811, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12695-4>.

SALLÉE, J.-B.; PELLICHERO, V.; AKHOUDAS, C.; PAUTHENET, E.; VIGNES, L.; SCHMIDTKO, S.; GARABATO, A. N.; SUTHERLAND, P.; KUUSELA, M. Summertime increases in upper-ocean stratification and mixed-layer depth. **Nature**, v. 591, n. 7851, p. 592–598, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03303-x>.

SÁNCHEZ-CABALLERO, C.; BORGES-SOUZA, J.; CRUZ-AGÜERO, G. D. L.; FERSE, S. Links between fish community structure and habitat complexity of rocky reef in the gulf of California threatened by development: implications for mitigation measures. **Ocean Coastal Management**, v. 137, p. 96–106, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.12.013>.

SIQUEIRA, A. C.; MORAIS, R. A.; BELLWOOD, D. R.; COWMAN, P. F. Trophic innovations fuel reef fish diversification. **Nature Communications**, v. 11, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16498-w>.

SCHLEGEL, R. W. **Marine heatwave tracker**. 2020. Disponível em: <http://www.marineheatwaves.org/tracker>. doi: 10.5281/zenodo.3787872.

SOARES, H. C.; GHERARDI, D. F. M.; PEZZI, L. P.; KAYANO, M. T.; PAES, E. T. Patterns of interannual climate variability in large marine ecosystems. **Journal of Marine Systems**, v. 134, p. 57–68, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.03.004>.

SOMAVILLA, R.; GONZÁLEZ-POLA, C.; FERNÁNDEZ-DÍAZ, J. The warmer the ocean surface, the shallower the mixed layer. how much of this is true? **Journal of Geophysical Research Oceans**, v. 122, n. 9, p. 7698–7716, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/2017JC013125>.

SOUZA, C. P.; LUZ, J. A. G.; MACEDO, S.; MONTES, M. J. F.; MAFALDA, P. Chlorophyll a and nutrient distribution around seamounts and islands of the tropical south-western Atlantic. **Marine and Freshwater Research**, v. 64, n. 2, p. 168–184, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1071/MF12075>.

TIKHONOV, G.; OPEDAL, H.; ABREGO, N.; LEHIKAINEN, A.; JONGE, M. M. J. D.; OKSANEN, J.; OVASKAINEN, O. Joint species distribution modelling with the r-package hmsc. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 3, p. 442–447, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13345>.

TCHAMABI, C. C.; ARAUJO, M.; SILVA, M.; BOURLÈS, B. A study of the Brazilian Fernando de Noronha island and Rocas atoll wakes in the tropical Atlantic. **Ocean Modelling**, v. 111, p. 9–18, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2016.12.009>.

TRENBERTH, K.; JONES, P.; AMBENJE, P.; BOJARIU, R.; EASTERLING, D.; TANK, A. K.; PARKER, D.; RAHIMZADEH, F.; RENWICK, J.; RUSTICUCCI, M.; SODEN, B.; ZHAI, P. Climate change 2007: The physical science basis. contribution of working group to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: SOLOMON S. AND QIN, D.; MANNING, M.; CHEN, Z.; MARQUIS, M.; AVERYT, K.; TIGNOR, M.; MILLER, H. (Ed.). **Observations: surface and atmospheric climate change**. United Kingdom and USA: Cambridge University Press, 2007. p. 236–336. Disponível em: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/ar4-wg1-chapter3-1.pdf>.

VÁZQUEZ, D. P.; GIANOLI, E.; MORRIS, W. F.; BOZINOVIC, F. Ecological and evolutionary impacts of changing climatic variability. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 22–42, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/brv.12216>.

VERGÉS, A. et al. Long-term empirical evidence of ocean warming leading to tropicalization of fish communities, increased herbivory, and loss of kelp. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 48, p. 13791–13796, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1610725113>.

WERDELL, P. J.; BAILEY, S. W. An improved in-situ bio-optical data set for ocean color algorithm development and satellite data product validation. **Remote Sensing of**

**Environment**, v. 98, n. 1, p. 122–140, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.07.001>.

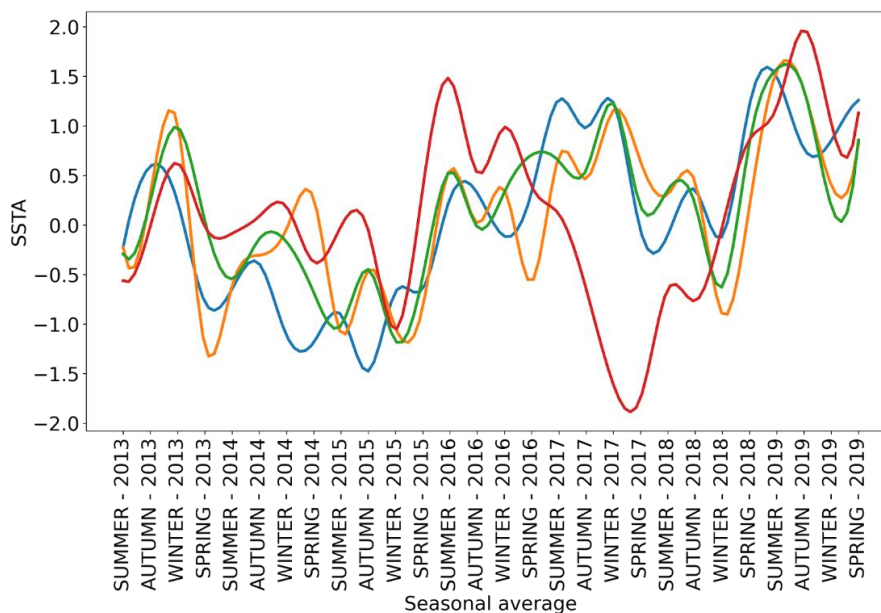
WICKHAM, J. D.; HARRISON, R. D. LU, W.; CHEN, Y.; HANKS, L. M.; MILLAR, J. G. Rapid assessment of cerambycid beetle biodiversity in a tropical rainforest in Yunnan Province, China, using a multicomponent pheromone lure. **Insects**. v. 12, n. 4, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/insects12040277>.

YODER, J. A.; MCCLAIN, C. R.; FELDMAN, G. C.; ESAIAS, W. E. Annual cycles of phytoplankton chlorophyll concentrations in the global ocean: a satellite view. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 7, n. 1, p. 181-193. Disponível em: <https://doi.org/10.1029/93GB02358>.

ZHANG, Y.; XU, H.; QIAO, F.; DONG, C. Seasonal variation of the global mixed layer depth: comparison between Argo data and FIO-ESM. **Frontiers of Earth Science**, v. 12, n. 1, p. 24–36, 2017. Disponível em: doi: <https://doi.org/10.1007/s11707-017-0631-6>.

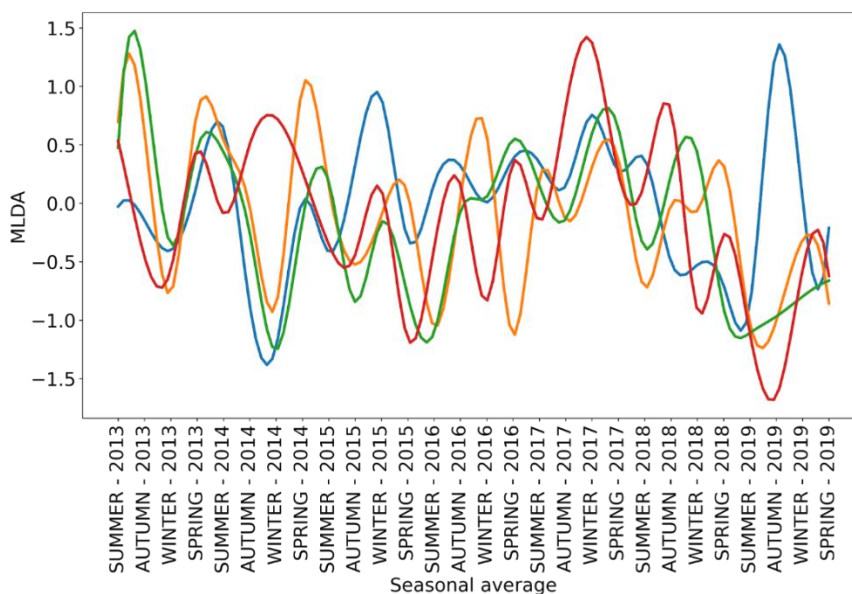
## APÊNDICE A - COMPORTAMENTO SAZONAL DAS VARIÁVEIS AMBIENTAIS AO LONGO DO PERÍODO ESTUDADO

Figura A.1 - Anomalia da Temperatura de Superfície do Mar (ATSM ou SSTA, *Sea Surface Temperature Anomaly* em inglês). Linha azul: SPSP; linha amarela: FN; linha verde: AR; linha vermelha: TR.



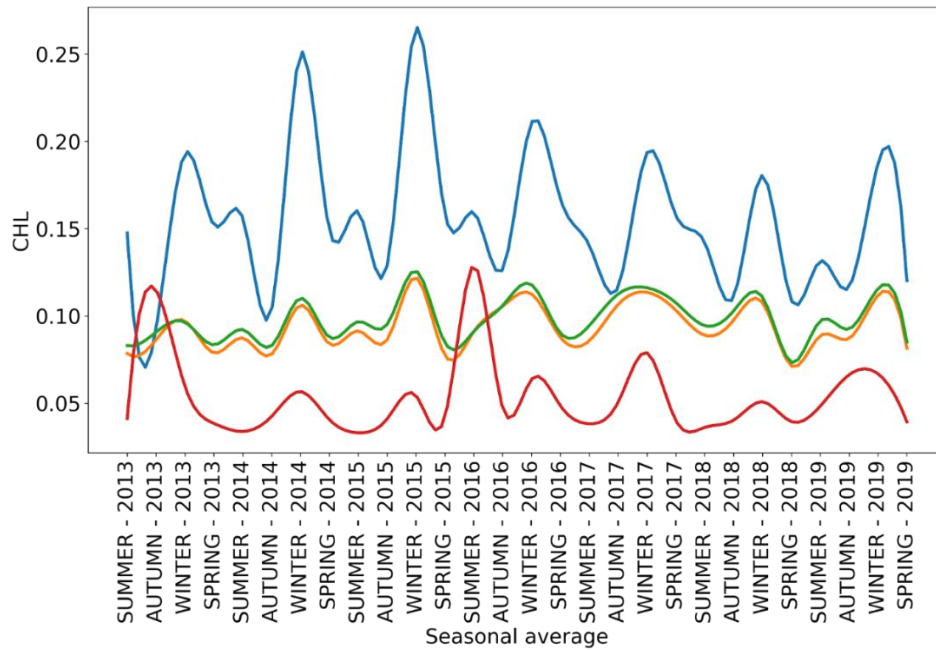
Fonte: Produção da autora.

Figura A.2 - Anomalia da Profundidade da Camada de Mistura (APCM ou MLDA, *Mixed Layer Depth Anomaly* em inglês). Linha azul: SPSP; linha amarela: FN; linha verde: AR; linha vermelha: TR.



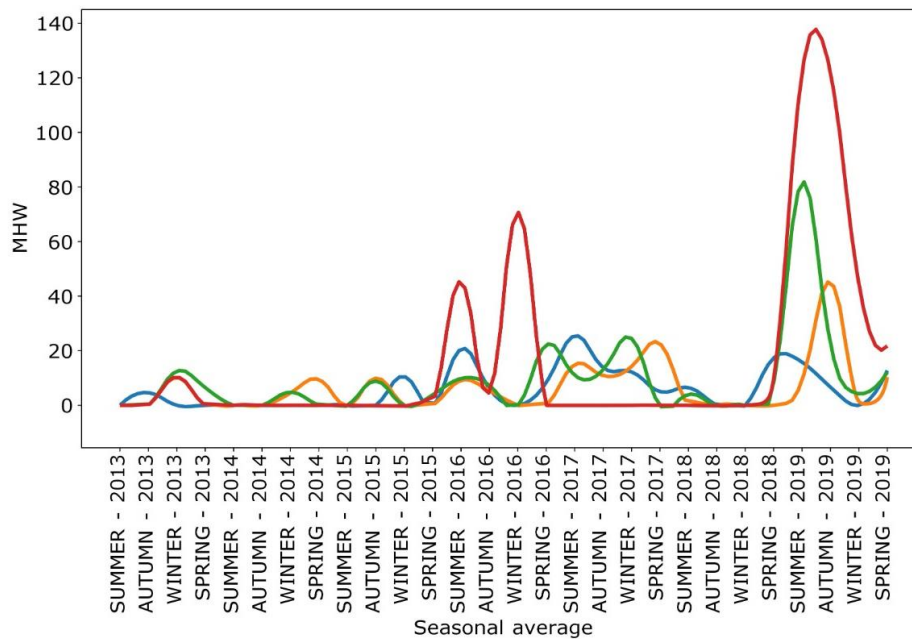
Fonte: Produção da autora.

Figura A.3 - Concentração da Clorofila-a superficial acima do percentil 75 - mg/m<sup>3</sup> (CHL, *Chlorophyll-a* em inglês). Linha azul: SPSP; linha amarela: FN; linha verde: AR; linha vermelha: TR.



Fonte: Produção da autora.

Figura A. 4 - Intensidade acumulada da onda de calor marinha - °C/dias (OCM ou MHW, *Marine heatwaves* em inglês). Linha azul: SPSP; linha amarela: FN; linha verde: AR; linha vermelha: TR.



Fonte: Produção da autora.

## APÊNDICE B - IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES E O AJUSTE DOS MODELOS SAZONAIS

Tabela B.1 - Erro quadrático médio (RMSE), coeficientes de determinação (R<sup>2</sup>) e dieta das espécies de peixes recifais para cada modelo sazonal. Os coeficientes de determinação são o quadrado do coeficiente de correlação Pearson entre os dados observados e previstos, definidos para cada espécie, e representam o poder explicativo dos modelos.

N°	Espécie	Dieta	VERÃO		OUTONO		INVERNO		PRIMAVERA	
			RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>
1	<i>Malacoctenus brunoi</i>	Invertivore	0,290151266	0,45902007	0,231313723	0,64494413	0,24184504	0,66282749	0,27404579	0,515748477
2	<i>Malacoctenus triangulatus</i>	Invertivore	0,35595576	0,42261756	0,330586334	0,47383664	0,3365108	0,45931867	0,29681993	0,681978543
3	<i>Ophioblennius trinitatis</i>	Herbivore	0,420195939	0,50416994	0,388955442	0,5864277	0,38513008	0,59111676	0,39714878	0,559509245
4	<i>Chromis multilineata</i>	Planktivore	0,715927812	0,80915722	0,766442345	0,78101413	0,70936665	0,81235326	0,75240485	0,789038907
5	<i>Stegastes sanctipauli</i>	Herbivore	0,158412681	0,7000353	0,049701952	0,96546797	0,06097645	0,94828259	0,13651937	0,830504071
6	<i>Stegastes rocasensis</i>	Herbivore	0,354377518	0,34333551	0,354204664	0,33662191	0,31884276	0,5147181	0,28547239	0,571967231
7	<i>Stegastes pictus</i>	Invertivore	0,520629041	0,28765473	0,480591814	0,40466173	0,50873821	0,25236937	0,46877085	0,49325707
8	<i>Abudefduf saxatilis</i>	Omnivore	0,537364728	0,51263797	0,483251341	0,61490342	0,51905603	0,55075045	0,46889841	0,634863785
9	<i>Stegastes fuscus</i>	Herbivore	0,18963564	0,67100165	0,160047634	0,77865858	0,14190373	0,81884366	0,16840574	0,758923337
10	<i>Caranx crysos</i>	Carnivore	1,183543908	0,60160843	1,171935176	0,51794004	1,17590884	0,44164079	0,88225548	0,704539105
11	<i>Caranx lugubris</i>	Carnivore	0,744576781	0,28803807	0,661565625	0,57823557	0,58164612	0,63287506	0,62621112	0,455275721
12	<i>Carangoides bartholomaei</i>	Carnivore	0,651639158	0,40065543	0,633208265	0,46630041	0,74224795	0,19398166	0,6664147	0,391997981
13	<i>Sphyaena barracuda</i>	Carnivore	0,640679359	0,18235174	0,653205646	0,14434212	0,66078069	0,12768848	0,65385679	0,143085803
14	<i>Acanthurus bahianus</i>	Herbivore	0,175811931	0,54667446	0,178631462	0,58098093	0,17167109	0,56616592	0,18139126	0,557498418
15	<i>Acanthurus chirurgus</i>	Herbivore	0,45938017	0,79553224	0,50050757	0,75745255	0,51275743	0,74543124	0,50877053	0,748424052
16	<i>Acanthurus coeruleus</i>	Herbivore	0,471251549	0,38750582	0,452266462	0,44562542	0,47013393	0,39505932	0,50157205	0,309289849
17	<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	Invertivore	0,244499314	0,21691798	0,240502687	0,23127875	0,24092622	0,23144869	0,24011284	0,238405561
18	<i>Kyphosus sectatrix</i>	Herbivore	0,703088906	0,44919609	0,714859553	0,43818059	0,6675401	0,52357865	0,73093831	0,423352582

continua

Tabela B.2 – Continuação.

N°	Espécie	Dieta	VERÃO		OUTONO		INVERNO		PRIMAVERA	
			RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>
19	<i>Amblycirrhitus pinos</i>	Invertivore	0,35343446	0,27146674	0,332311379	0,33051985	0,33651747	0,32786787	0,33276392	0,357616528
20	<i>Cephalopholis fulva</i>	Invertivore	0,227493152	0,82399058	0,251344811	0,78410379	0,2148125	0,84123176	0,20221125	0,859830693
21	<i>Paranthias furcifer</i>	Planktivore	0,704955049	0,33203102	0,666474943	0,4046416	0,72179944	0,24802022	0,69053057	0,315636395
22	<i>Rypticus saponaceus</i>	Invertivore	0,204297117	0,3171499	0,204126893	0,32154339	0,20090081	0,34011727	0,21121584	0,272460679
23	<i>Haemulon chrysargyreum</i>	Invertivore	1,159096651	0,25022191	1,139475439	0,28652066	1,16625262	0,2349468	1,12694518	0,309809136
24	<i>Haemulon parra</i>	Invertivore	0,461325796	0,35142975	0,489995523	0,26616635	0,48179032	0,3129159	0,49192367	0,260933451
25	<i>Anisotremus surinamensis</i>	Invertivore	0,342328701	0,57050777	0,317048462	0,57415066	0,32089178	0,62184121	0,3367739	0,585400589
26	<i>Lutjanus jocu</i>	Invertivore	0,187412072	0,44170495	0,193093985	0,41407512	0,1743706	0,52518425	0,15894115	0,593908589
27	<i>Holacanthus tricolor</i>	Invertivore	0,028657789	0,95922966	0,034137701	0,95167123	0,02811405	0,96063532	0,03248262	0,954129141
28	<i>Holacanthus ciliaris</i>	Invertivore	0,007679013	0,97872328	0,026982574	0,54397158	0,01993124	0,79467817	0,02661234	0,547337658
29	<i>Chaetodon striatus</i>	Invertivore	0,290812009	0,53631813	0,287171621	0,54376292	0,29739125	0,53952764	0,3003266	0,538512383
30	<i>Chaetodon ocellatus</i>	Invertivore	0,405015062	0,42958398	0,383577083	0,48650021	0,39844912	0,46079495	0,39566125	0,453121885
31	<i>Malacanthus plumieri</i>	Invertivore	0,282272244	0,34128899	0,287109286	0,31871739	0,29378158	0,29365893	0,28220206	0,341194162
32	<i>Cantherhines pullus</i>	Invertivore	0,335204854	0,10857052	0,33691306	0,08976393	0,33789057	0,07046188	0,33690731	0,129778005
33	<i>Cantherhines macrocerus</i>	Invertivore	0,253362043	0,41250365	0,243770451	0,46662449	0,26008441	0,39440824	0,26072301	0,387304008
34	<i>Aluterus scriptus</i>	Invertivore	0,364993711	0,63604398	0,331455543	0,92389507	0,34278282	0,82829469	0,37073917	0,586960266
35	<i>Melichthys niger</i>	Omnivore	0,454962257	0,69999946	0,457821764	0,73991769	0,42202086	0,73616694	0,58480411	0,506496217
36	<i>Pempheris schomburgkii</i>	Planktivore	1,030186469	0,7771604	0,986707222	0,77951025	1,05627981	0,75334551	1,30918153	0,673784211
37	<i>Halichoeres radiatus</i>	Invertivore	0,15520005	0,52669755	0,160813925	0,49605842	0,15870645	0,50396625	0,15950447	0,500904775
38	<i>Halichoeres brasiliensis</i>	Invertivore	0,035211351	0,9235595	0,034574002	0,93508795	0,03054606	0,94280341	0,03234542	0,941029273
39	<i>Halichoeres poeyi</i>	Invertivore	0,461368469	0,07833804	0,465800431	0,02765434	0,4376163	0,17645963	0,4709906	0,009009056
40	<i>Halichoeres rubrovirens</i>	Invertivore	0,357929022	0,66054902	0,397967875	0,66419885	0,32615108	0,71815791	0,36053018	0,738432155
41	<i>Thalassoma noronhanum</i>	Invertivore	0,495186417	0,58718461	0,591394053	0,40324372	0,53376491	0,50985059	0,6173226	0,350402329

continua

Tabela B.3 – Conclusão.

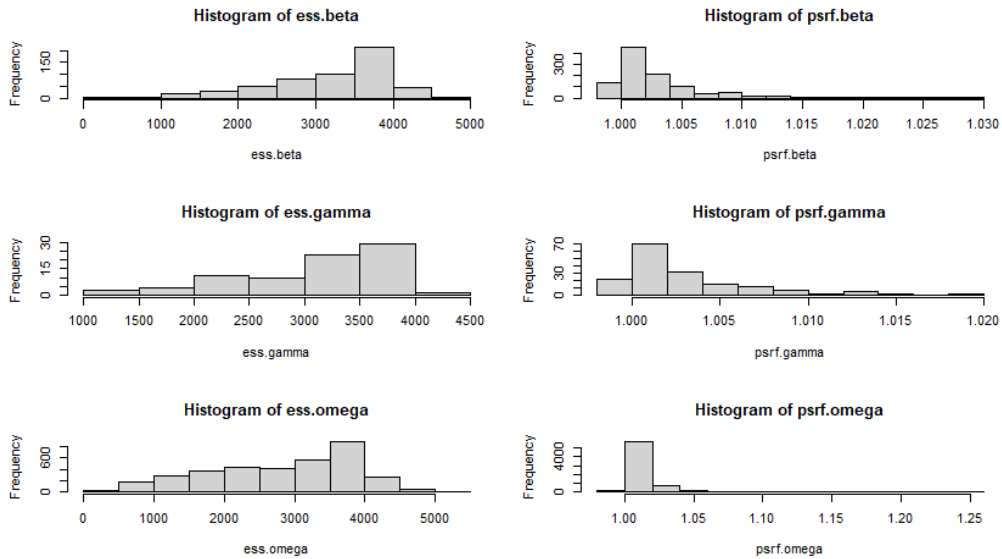
N°	Espécie	Dieta	VERÃO		OUTONO		INVERNO		PRIMAVERA	
			RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>	RMSE	R <sup>2</sup>
42	<i>Halichoeres dimidiatus</i>	Invertivore	0,038012313	0,98547268	0,038312934	0,98518967	0,03883484	0,98522498	0,03806119	0,985314258
43	<i>Halichoeres penrosei</i>	Invertivore	0,918335786	0,08202876	0,675049595	0,61186446	0,7633526	0,51037062	0,67426531	0,579369727
44	<i>Bodianus insularis</i>	Invertivore	0,483104345	0,82963868	0,505611508	0,75973953	0,24426109	0,93339785	0,55953312	0,672471177
45	<i>Sparisoma axillare</i>	Herbivore	0,368068266	0,41415006	0,376904878	0,38954123	0,38280491	0,36657859	0,35986379	0,439999351
46	<i>Sparisoma frondosum</i>	Herbivore	0,307807811	0,37539816	0,314351616	0,35030868	0,30796471	0,387625	0,29932593	0,411216354
47	<i>Sparisoma amplum</i>	Herbivore	0,31078495	0,21208138	0,311283486	0,20815295	0,26950676	0,41744889	0,26838577	0,415111527
48	<i>Bodianus rufus</i>	Invertivore	0,125043052	0,5321973	0,139385559	0,45913224	0,12725398	0,51611915	0,13561786	0,503832695
49	<i>Myripristis jacobus</i>	Invertivore	0,365133746	0,72954608	0,368167252	0,72460321	0,37058702	0,72103702	0,36147218	0,734501121
50	<i>Holocentrus adscensionis</i>	Invertivore	0,312179419	0,53961747	0,308385979	0,55777776	0,31747958	0,52401026	0,30398942	0,562215838
51	<i>Gymnothorax moringa</i>	Carnivore	0,22870843	0,68078306	0,219260072	0,69065204	0,21386449	0,68613061	0,24215477	0,548830181
52	<i>Muraena pavonina</i>	Invertivore	0,027321499	0,9739899	0,029058123	0,96700001	0,10039337	0,65034579	0,03755212	0,974848213
53	<i>Mulloidichthys martinicus</i>	Invertivore	0,646281984	0,41663819	0,614642082	0,48283383	0,68666223	0,32743648	0,65819472	0,386894998
54	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	Invertivore	0,175942015	0,41052378	0,18285647	0,35524406	0,18878162	0,3086742	0,18325472	0,36949225
55	<i>Aulostomus strigosus</i>	Carnivore	0,020120675	0,66780447	0,009417238	0,94285115	0,01111819	0,94542922	0,01815836	0,743936797
56	<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	Omnivore	0,519362053	0,60909034	0,554176873	0,56009332	0,52523382	0,60334418	0,49067661	0,65183189
57	<i>Elacatinus phthirophagus</i>	Invertivore	0,294341908	0,42804663	0,2797874	0,45841312	0,2959873	0,4215024	0,29244959	0,46680487
58	<i>Gnatholepis thompsoni</i>	Omnivore	0,622207081	0,47284417	0,64909812	0,41950188	0,64681858	0,44640412	0,62080579	0,474613483
59	<i>Apogon americanus</i>	Invertivore	0,285456953	0,45628408	0,300138235	0,41112486	0,28760328	0,45009098	0,27744364	0,472926102

Fonte: Produção da autora.



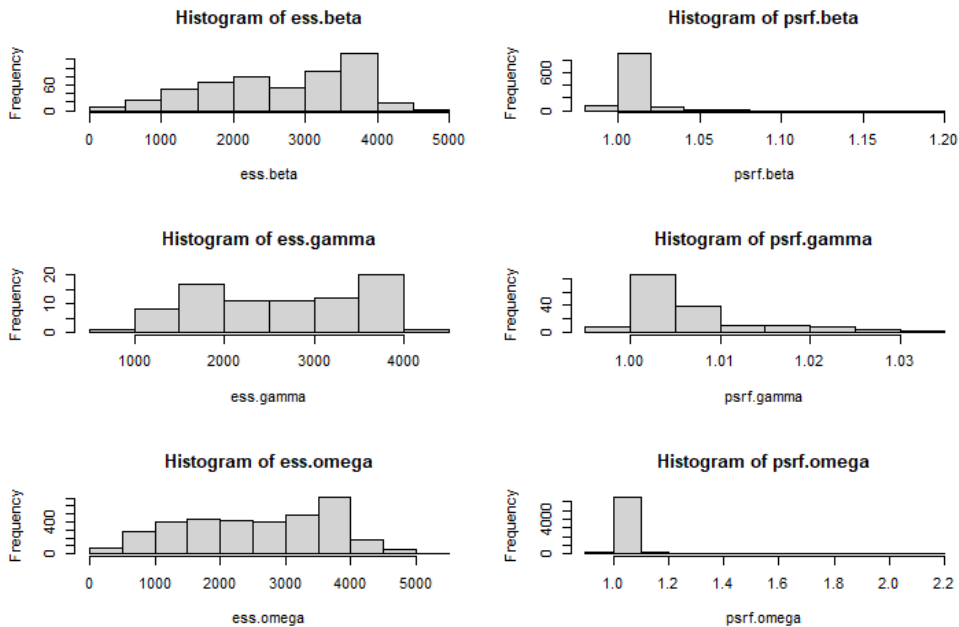
## APÊNDICE C - ANÁLISE DE CONVERGÊNCIA DOS MODELOS DAS ESTAÇÕES DE VERÃO, INVERNO E PRIMAVERA

Figura C.1 - Análise de convergência por meio do ess e psrf para os parâmetros beta, gama e ômega[1] do modelo de verão.



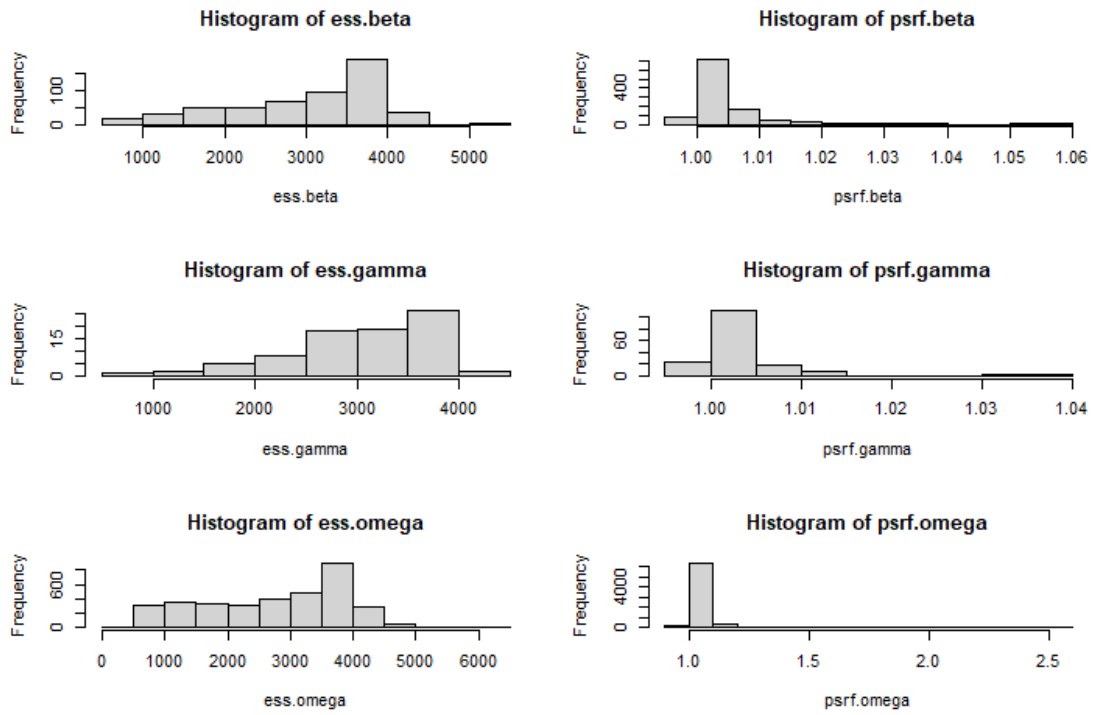
Fonte: Produção da autora.

Figura C.2 - Análise de convergência por meio do ess e psrf para os parâmetros beta, gama e ômega[1] do modelo de inverno.



Fonte: Produção da autora.

Figura C. 3 - Análise de convergência por meio do ess e psrf para os parâmetros beta, gama e  $\hat{\omega}$ [1] do modelo de primavera.



Fonte: Produção da autora.