



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
Centro de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia e Zoologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia



JUAN PABLO QUIMBAYO AGREDA

**ESTRUTURA DAS COMUNIDADES DE PEIXES RECIFAIS EM
ILHAS OCEÂNICAS DO ATLÂNTICO E PACÍFICO ORIENTAL**

**Florianópolis/SC
Abril 2013**

JUAN PABLO QUIMBAYO AGREDA

**ESTRUTURA DAS COMUNIDADES DE PEIXES RECIFAIS EM
ILHAS OCEÂNICAS DO ATLÂNTICO E PACÍFICO ORIENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal de Santa Catarina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Macroecologia e Biogeografia

Orientador: Dr. Sergio R. Floeter

**Florianópolis
2013**

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

Quimbayo Agreda, Juan Pablo
Estrutura das comunidades de peixes recifais em ilhas
oceânicas do Atlântico e Pacífico Oriental / Juan Pablo
Quimbayo Agreda ; orientador, Sergio Ricardo Floeter -
Florianópolis, SC, 2013.
75 p.

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

Inclui referências

1. Ecologia. 2. Biogeografia de ilhas. 3.
Macroecologia. 4. Comunidades de peixes recifais. I.
Floeter, Sergio Ricardo. II. Universidade Federal de Santa
Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais que me apoiaram e confiaram incondicionalmente em minhas capacidades durante este longo processo. Segundo o “meus orientadores” e amigos Sergio R. Floeter e Cadu pela oportunidade de trabalhar no laboratório o qual tem permitido ampliar meus horizontes e conhecimentos sobre o fascinante mundo de peixes recifais.

Aos meus amigos e colegas de LBMM: Max, Gui, Renato, Anderson, Diego, Anaide, Rachel, Daniel, Lobato, Ana, Nayara, Luisa, Lucas, Alexandre, Mariana e Daniele os quais durante este longo processo me ofereceram sua amizade, casa, comida entre outras coisas quando cheguei no Brasil. Agradeço também a minha amiga e namorada Suzana pela paciência e carinho nos momentos difíceis deste caminho chamado mestrado.

Agradeço de forma especial a todas minhas companheiras e companheiro de turma pelos bons momentos de distração e trabalho. Agradeço também ao programa de pós-graduação em Ecologia e seu corpo docente por a paciência e os conhecimentos brindados nestes dois anos.

A meus amigos e pesquisadores da Colômbia (Fernando Zapata, Carlos Munoz, Adriana Alzate e Diego Lozano) e Mexico (Ismael Mascarenas, Octavio Aburto-Oropeza e Fabian Rodriguez) pela ajuda em campo e cedida de dados para meu trabalho. A CAPES pelos recursos financeiros disponibilizados para minha manutenção durante meu mestrado.

RESUMO

As ilhas oceânicas, apesar de representarem uma pequena fração dos ambientes marinhos do planeta, tem contribuído para o entendimento de processos ecológicos e evolutivos. No entanto, <10% dos estudos que incluem as ilhas oceânicas em suas análises abordam os sistemas marinhos. Esta falta de conhecimento se agrava mais ainda devido à super-exploração dos ambientes marinhos no último século. Diante desta falta de informação e usando os peixes recifais como modelos biológicos, foram avaliadas algumas premissas sobre a estruturação das comunidades marinhas em ilhas oceânicas, tais como: 1) diferenças taxonômicas entre províncias isoladas por barreiras geográficas, 2) a relação entre riqueza de espécies, área e grau de isolamento, 3) a importância relativa de espécies endêmicas locais e regionais para a composição da assembleias e 4) a influência de fatores bióticos, abióticos e antrópicos sobre a riqueza, densidade, biomassa e a estrutura trófica de peixes recifais.

A área de estudo compreendeu onze ilhas oceânicas tropicais e uma subtropical, localizadas entre as latitudes de 28°N e 22°S, sendo cinco ilhas no Pacífico Oriental (Revillagigedo, Cocos, Clipperton, Malpelo e Galapagos), quatro no Atlântico Ocidental (Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas, Fernando de Noronha e Trindade), duas no Atlântico Oriental (Cabo Verde e São Tomé) e uma no Atlântico norte (Açores). As comunidades de peixes recifais foram amostradas através de censos visuais subaquáticos (CV) em áreas variáveis e listas de espécies (LE) publicadas. As variáveis obtidas das comunidades de peixes recifais foram a riqueza, densidade e biomassa de espécies. As variáveis físicas como produtividade primária e temperatura superficial do mar foram obtidas em bancos de dados disponíveis *on-line*. Como indicador de pressão antrópica foi usada a densidade da população humana reportada no último censo para cada ilha e o status de proteção ambiental determinado pela IUCN.

A composição de gêneros de peixes recifais nas ilhas se agruparam em três grupos segundo o grau de similaridade (ANOSIM; $R_{\text{global}}=0,32$; $p=0,01$), esta formação coincide com as províncias biogeográficas propostas por Briggs (1974), refletindo a intensidade das barreiras biogeográficas, como o Istmo de Panamá (IP) e Barreira Central do Atlântico (BCA) na separação da composição dos gêneros. As curvas de riqueza de espécie vs. área apresentaram uma correlação positiva (R^2_{CV} :

0,29 e R^2_{LE} : 0,55), corroborando o padrão observado por MacArthur & Wilson (1967) em seu estudo de biogeografia de ilhas. No entanto, para o grau de isolamento não houve relação significativa, apesar de uma tendência negativa ter sido observada (R^2_{CV} : 0,03 e R^2_{LE} : 0,21). Isto possivelmente se deve a maior capacidade de dispersão dos organismos marinhos em comparação aos organismos terrestres, transpondo grandes distâncias com maior frequência. O maior número de espécies endêmicas regionais que compõem as comunidades de peixes recifais no Pacífico Oriental está relacionado ao maior isolamento desta região com relação às províncias adjacentes (Caribe e Pacífico Central), sendo IP mais efetivo do que BCA.

A Produtividade, temperatura, status de proteção e densidade populacional humana, em conjunto ou separadamente, não foram capazes de explicar as variações observadas na densidade e biomassa entre as ilhas. No entanto, observou-se que os locais com menor biomassa de peixes recifais foram aqueles com presença de população humana residente, sendo esses o Arquipélago de Fernando de Noronha, o Arquipélago de Cabo Verde e a Ilha de São Tomé. Nesses locais, a existência de pesca, mesmo que artesanal, provavelmente influencia negativamente a biomassa de peixes de grande porte. Este trabalho mostra que a composição das espécies de peixes recifais de ilhas oceânicas são intimamente relacionadas a fatores biogeográficos de larga escala, enquanto que padrões da estrutura das comunidades (abundância, biomassa) estão mais suscetíveis a fatores locais, incluindo a ação humana.

Palavras-chave: Biogeografia de Ilhas, endemismo, densidade, biomassa, grupos funcionais, macroecologia.

ABSTRACT

Oceanic islands, although they represent a small fraction of marine environments on the planet, have contributed to understanding the ecological and evolutionary processes. However, <10% of the studies that include oceanic islands in their analyzes approach the marine systems. This lack of knowledge is further aggravated due to over-exploitation of marine environments in the last century. Given this lack of information and using the reef fish as biological models, were evaluated some assumptions about the structure of marine communities on oceanic islands, such as: 1) taxonomic differences between provinces isolated by geographical barriers, 2) the relationship between species richness, area and degree of isolation, 3) the relative importance of local and regional endemic species to the composition of the assemblies and 4) the influence of biotic, abiotic and human activities on the richness, density, biomass and trophic structure of reef fish.

The study area comprised eleven tropical oceanic islands and one subtropical, located between latitudes 28 ° N and 22 ° S, five islands in the eastern Pacific (Revillagigedos, Cocos, Clipperton, Malpelo and Galapagos), four in the Western Atlantic (Archipelago St. Peter and St. Paul, Rocas Atoll, Fernando de Noronha and Trindade), two in the eastern Atlantic (Cape Verde and Sao Tome) and in the North Atlantic (Azores). Reef fish communities were sampled using underwater visual censuses (CV) in variable areas and in species lists (LS) published. The variables obtained from the communities of reef fish were the richness, density and biomass of species. Physical variables such as primary productivity and sea surface temperature were obtained from databases available online. As an indicator of human pressure was used the density of human population in the last census reported for each island and the status of environmental protection given by the IUCN.

The gender composition of reef fish in islands were classified into three groups according to the degree of similarity (ANOSIM; $R_{\text{global}} = 0.32$, $p = 0.01$), this information coincides with the biogeographic provinces proposed by Briggs (1974), reflecting the intensity of biogeographic barriers, as the Isthmus of Panama (IP) and Barrier Central Atlantic (BCA) in the separation of the composition of genres. The curves of species richness vs. area showed a positive correlation (R^2_{CV} : R^2_{LE} and 0.29: 0.55), confirming the pattern observed by MacArthur & Wilson (1967) in their study of island biogeography. However, to the degree of

isolation there was no significant relationship, despite a negative trend was observed (R^2_{CV} : R^2_{LE} 0.03 and 0.21.) This is possibly due to greater dispersal ability of marine organisms compared to terrestrial organisms across great distances with major frequency. The largest number of endemic regional communities that make up the reef fishes in the eastern Pacific is related to greater isolation of this region with respect to the adjacent provinces (Caribbean and Central Pacific), IP is more effective than BCA

Productivity, temperature, status of protected, and human population density, together or separately, were not able to explain the observed variations in density and biomass between the islands. However, it was observed that sites with lower biomass of reef fishes were those with the presence of resident human population, these been the archipelago of Fernando de Noronha, the archipelago of Cape Verde and Sao Tome Island. In these places, the existence of fishing, even artisanal fisheries, probably influence negatively in the biomass of large fish. This work shows that the species composition of reef fishes of oceanic islands are closely related to large-scale biogeographic factors, whereas patterns of community structure (abundance, biomass) are more susceptible to local factors, including human action.

Key-words: Island Biogeography, endemism, density, biomass, functional groups, macroecology.

LISTA DE ABREVIATURAS

ESPÉCIES			
ABU SAX	<i>Abudefduf saxatilis</i>	EPI LAB	<i>Epinephelus labriformis</i>
ACA BAH	<i>Acanthurus bahianus</i>	GNA THO	<i>Gnatholepis thompsoni</i>
ACA CHI	<i>Acanthurus chirurgus</i>	GOB TET	<i>Gobius tetrophthalmus</i>
ACA COE	<i>Acanthurus coeruleus</i>	HAE CHR	<i>Haemulon chrysargyreum</i>
ACA TRI	<i>Acanthurus triostegus</i>	HAE PAR	<i>Haemulon parra</i>
ALB VUL	<i>Albula vulpes</i>	HAL BRA	<i>Halichoeres brasiliensis</i>
ANI VIR	<i>Anisotremus virginicus</i>	HAL MAL	<i>Halichoeres malpelo</i>
APO AFF	<i>Apogon affinis</i>	HAL PEN	<i>Halichoeres penrosei</i>
APO ATR	<i>Apogon atradorsatus</i>	HAL POE	<i>Halichoeres poeyi</i>
APO IMB	<i>Apogon imberbis</i>	HAL RAD	<i>Halichoeres radiatus</i>
AUL CHI	<i>Aulostomus chinensis</i>	HOL CLA	<i>Holacanthus clarionensis</i>
AUL STR	<i>Aulostomus strigosus</i>	HOL LIM	<i>Holacanthus limbaughi</i>
BOD DIP	<i>Bodianus diplotaenia</i>	HOL PAS	<i>Holacanthus passer</i>
CAN SUF	<i>Canthidermis sufflamen</i>	HOL ADS	<i>Holocentrus adscensionis</i>
CAN PUN	<i>Canthigaster punctatissima</i>	JOH NIG	<i>Johnrandallia nigrirostris</i>
CAN SUP	<i>Canthigaster supramacula</i>	KYP ELE	<i>Kyphosus elegans</i>
CAR LUG	<i>Caranx lugubris</i>	KYP SPP	<i>Kyphosus spp.</i>
CAR MEL	<i>Caranx melampygus</i>	LUT VIR	<i>Lutjanus viridis</i>
CAR SEX	<i>Caranx sexfasciatus</i>	MAL BRU	<i>Malacoctenus brunoi</i>
CEP TAE	<i>Cephalopholis taeniops</i>	MAL SP2	<i>Malacoctenus sp. 2</i>
CHR ATR	<i>Chromis atrilobata</i>	MAL SP3	<i>Malacoctenus sp. 3</i>
CHR LUB	<i>Chromis lubbocki</i>	MEL NIG	<i>Melichthys niger</i>
CHR MUL	<i>Chromis multilineata</i>	MIC CHR	<i>Microspathodon chrysurus</i>
CIR OXY	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	MUL DEN	<i>Mulloidichthys dentatus</i>
COR ATL	<i>Coris atlántica</i>	MUL MAR	<i>Mulloidichthys martinicus</i>
COR GLA	<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	MUR PAV	<i>Muraena pavonina</i>
COR SBP	<i>Coryphopterus sp. Brasil</i>	MYR BRE	<i>Myrichthys breviceps</i>
DER DER	<i>Dermatolepis dermatolepis</i>	MYR JAC	<i>Myripristis jacobus</i>
DIP FAS	<i>Diplodus fasciatus</i>	MYR LEI	<i>Myripristis leiognathus</i>
DIP PRA	<i>Diplodus prayensis</i>	SCARIDEO	<i>Scarus spp.</i>
		OPH ATL	<i>Ophioblennius atlanticus</i>

OPH TRI	<i>Ophioblennius trinitatis</i>	THA PAV	<i>Thalassoma pavo</i>
OPH STE	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	THA ROB	<i>Thalassoma robertsoni</i>
PAR COL	<i>Paranthias colonus</i>	THO ANG	<i>Thorogobius angolensis</i>
PAR FUR	<i>Paranthias furcifer</i>	XAN MEN	<i>Xanthichthys mento</i>
PAR HUM	<i>Parapristipoma humile</i>	ZAN COR	<i>Zanclus cornutus</i>
PAR SAL	<i>Parablennius salensis</i>		
PEM SCH	<i>Pempheris schomburgkii</i>	OUTRAS	
PRI BIA	<i>Prionurus biafraensis</i>	APR	Predadores de topo
PRI LAT	<i>Prionurus laticlavus</i>	BP	Providências Brazil
PSE MAC	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	LHD	Hebívoro/ Detritívoros de grande porte
PSE PRA	<i>Pseudupeneus praysensis</i>	LLC	Predadores inferiores
SAR HAS	<i>Sargocentron hastatum</i>	OMN	Onívoro
SPA AMP	<i>Sparisoma amplum</i>	PP	Produtividade primária
SPA AXI	<i>Sparisoma axillare</i>	TEP	Tropical Eastern Pacific
SPA CRE	<i>Sparisoma cretense</i>	TEA	Tropical Eastern Atlantic
SPA FRO	<i>Sparisoma frondosum</i>	TSM	Temperatura superficial do Mar
SPH IDI	<i>Sphyræna idiaestes</i>	SHD	Herbívoro/ Detritívoros de pequeno porte
SPH LEW	<i>Sphyrna lewini</i>	ZPLAN	Zooplânctívoros
SPI MEL	<i>Spicara melanurus</i>		
SPI NIG	<i>Spicara nigricauda</i>		
STE ARC	<i>Stegastes arcifrons</i>		
STE BAL	<i>Stegastes baldwini</i>		
STE BEE	<i>Stegastes beebei</i>		
STE FUS	<i>Stegastes fuscus</i>		
STE IMB	<i>Stegastes imbricatus</i>		
STE LEU	<i>Stegastes leucostictus</i>		
STE ROC	<i>Stegastes rocasensis</i>		
STE SAN	<i>Stegastes sanctipauli</i>		
SUF VER	<i>Sufflamen verres</i>		
THA GRA	<i>Thalassoma grammaticum</i>		
THA LUC	<i>Thalassoma lucasanum</i>		
THA NEW	<i>Thalassoma newtoni</i>		
THA NOR	<i>Thalassoma noronhanum</i>		

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa indicando as doze ilhas oceânicas localizadas na região tropical das diferentes províncias biogeográficas. (●) Pacífico Oriental Tropical (●) Província Brasileira (●) Atlântico oriental Tropical e Atlântico Norte (●). Dados coletados para cada ilha: (CV) Ilhas com censos visuais (LE) Ilhas com listas de espécies de peixes recifais publicadas. Principais correntes oceânicas: (CH) Corrente de Humboldt, (CGC) Corrente de Golfo de Califórnia, (CB) Corrente do Brasil, (CAS) Corrente do Atlântico Sul, (CBE) Corrente de Benguela e (CES) Corrente equatorial sul.....21

Figura 2. Análises de agrupamento do índice de similaridade de Bray-curtis usando o método UPGMA com relação à abundância média das espécies por gênero para as ilhas oceânicas de cada província biogeográfica (●) Pacífico Oriental Tropical (●) Província Brasileira (●) Atlântico oriental Tropical.....30

Figura 3. (A) Riqueza de espécies de peixes recifais em relação à área de plataforma rasa $\log(Km^2)$ e (B) Riqueza de espécies de peixes recifais em relação a distância do recife mais próximo $\log(Km)$. Círculos e linhas de tendência preta representam a riqueza de espécies observada em censos visuais. Círculos e linhas vermelhas representam a riqueza de espécies em listas de espécies.....31

Figura 4. Ranking da densidade relativa das espécies que somaram o 95% da densidade total observada de peixes recifais nas ilhas oceânicas estudadas. Abaixo do nome de cada ilha consta a proporção de indivíduos endêmicos locais, regionais e cosmopolita.* Densidade das 15 espécies mais representativas observadas em $100m^2$ para a ilha de Cocos no estudo de Friedlander *et al.*(2012).Todas as espécies foram classificadas segundo sua área de distribuição geográficas como cosmopolitas (□) endêmicas regionais (▣) e endêmicas locais (■).....33

Figura 5. Ranking da biomassa relativa das espécies que somaram o 95% da biomassa total calculada de peixes recifais nas ilhas oceânicas estudadas. Abaixo do nome de cada ilha consta a proporção de indivíduos endêmicos locais, regionais e cosmopolita.* Biomassa das 15 espécies mais representativas observadas em 100m² para a ilha de Cocos no estudo de Friedlander *et al.* (2012). Todas as espécies foram classificadas segundo sua área de distribuição geográficas como cosmopolitas (□) endêmicas regionais (▣) e endêmicas locais (■).....36

Figura 6. (A) Proporção da riqueza de espécies observadas nos censos visuais, (B) Proporção da densidade (100m²) e (C) Proporção da biomassa (ton/ha) para as diferentes ilhas estudadas. Todas as espécies foram classificadas segundo sua área de distribuição geográficas como cosmopolitas (□) endêmicas regionais (▣) e endêmicas locais (■).....38

Figura 7. Curvas de rarefação de espécies para cada ilha amostrada usando o número de indivíduos observados em censos visuais. Os números entre parêntesis representam a riqueza de espécies e o número de indivíduos observado. Linhas pontilhadas pequenas indicam intervalo de confiança de 95%. Linha vertical corta o ponto de rarefação em cada curva. As cores nas linhas referem às diferentes províncias biogeográficas (●) Pac. Orien. Tropical (●) Província Brasileira (●)..39

Figura 8. (A) Análises de variância do logaritmo da densidade (ind/100m²), (B) Análises Kruskal-Wallis para cada ilha oceânica. As cores nas barras se referem às diferentes províncias biogeográficas. Letras iguais representam grupos homogêneos identificados pela prova de Tukey. Pacífico Oriental Tropical (●), Província brasileira (●) Atlântico Oriental Tropical (●).....42

Figura 9. Densidade relativa de indivíduos por gênero que representaram o 76% da densidade total das comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas oceânicas. (A) *Chromis*, (B) *Thalassoma*, (C) *Paranthias*, (D) *Stegastes*, (E) *Melichthys* (F) *Myripristis*, (G) *Acanthurus* e (H) *Coryphopterus*.....43

Figura 10. Biomassa relativa de indivíduos por gêneros em ton/ha, que representam o 70% da biomassa total calculada para as comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas oceânicas. (A) *Melichthys*, (B) *Caranx*, (C) *Chromis*, (D) *Cephalopholis*, (E) *Acanthurus*, (F) *Paranthias*, (G) *Myripristis*, (H) *Sparisoma* (I) *Kyphosus*, (J) *Holocentrus*, (J) *Lutjanus* e (L) *Halichoerese*.....44

Figura 11. Análise de correspondência pelas famílias de peixes recifais que representaram 90% da densidade e biomassa total observada nos censos visuais para cada ilha oceânica. (A) Densidade média (B) Biomassa média. Os círculos são proporcionais à média da densidade e biomassa nas áreas de amostragem. As cores nos pontos referem às diferentes províncias biogeográficas. (●) Pacífico Oriental Tropical, (●) Província brasileira, Atlântico Oriental Tropical (●).....46

Figura 12. Densidade média de peixes recifais (ind/100m²) agrupados funcionalmente nas diferentes ilhas oceânicas. ZPLAN= Zooplantívoros, OMN=Onívoros, SHD=herbívoros/detrítivos de pequeno porte, LHD=herbívoros/detrítivos de grande porte, LLC=Predadores inferiores e APR=Predadores de topo. Os círculos são proporcionais à média da densidade observada para cada ilha.....47

Figura 13. Análise de variância fatorial da densidade média das espécies de peixes recifais (ind/100m²) agrupadas funcionalmente para cada ilha oceânica. ZPLAN= Zooplantívoros, OMN=Onívoros, SHD=herbívoros/detrítivos de pequeno porte, LHD=herbívoros/detrítivos de grande porte, LLC=Predadores inferiores e APR= Predadores de topo. Letras iguais representam grupos homogêneos identificados pela prova de Tukey.....49

Figura 14. Biomassa média de peixes recifais (ton/ha) agrupados funcionalmente nas diferentes ilhas oceânicas. ZPLAN= Zooplantívoros, OMN=Onívoros, SHD=herbívoros/detrítivos de pequeno porte, LHD=herbívoros/detrítivos de grande porte, LLC=Predadores inferiores e APR= Predadores de topo. Os círculos são proporcionais à média da densidade observada para cada ilha.....51

Figura 15. Análise de variância fatorial da biomassa média das espécies de peixes recifais (ton/ha) agrupadas em termos funcionais para cada ilha oceânica. ZPLAN= Zooplantívoros, OMN= Onívoros, SHD=herbívoros/detrítivos de pequeno porte, LHD=herbívoros/detrítivos de grande porte, LLC=Predadores inferiores e APR= Predadores de topo. Letras iguais representam grupos homogêneos identificados pela prova de Tukey.....53

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Características físicas como latitude, distância do continente e recife mais próximo, área de plataforma rasa, temperatura superficial do Mar (TSM), produtividade primária [clorofila a], densidade humana (Den .Hum.) nas diferentes ilhas localizadas nas províncias biogeográficas do (TEP) Pacífico oriental tropical, (BP) Província brasileira e (TEA) Atlântico oriental tropical.....22
- Tabela 2.** Número de censos visuais feitos para cada ilha oceânica nos diferentes anos de amostragem. Províncias biogeográficas estudadas: Pacífico Oriental Tropical (TEP), Província Brasileira (BP) e Atlântico Oriental Tropical (TEA).....24
- Tabela 3.** Descrição das categorias funcionais utilizadas, adaptadas da classificação de Ferreira *et al.* (2004) e Friedlander *et al.* (2010)25
- Tabela 4.** Riqueza e porcentagem de endemismo de espécies observadas nos censos visuais e listas de espécies (Checklist) para cada ilha oceânica localizada nas diferentes províncias biogeográficas: Pacífico Oriental Tropical (TEP), Província Brasileira (BP) e Atlântico Oriental Tropical (TEA).....35
- Tabela 5.** Porcentagem da riqueza de espécies de peixes recifais observada em censos visuais (CV) e lista de espécies reportadas na literatura (LE) excluindo o efeito do pool regional reportado por Floeter *et al.* (2008) e Kulbicki *et al.* (in prep) para cada província biogeográfica: Pacífico Oriental Tropical (TEP), Província brasileira (BP) e no Atlântico oriental Tropical (TEA).41
- Tabela 6.** Resumo do modelo linear generalizado misto (GLMM) para a Densidade e Biomassa das comunidades de peixes recifais das ilhas estudadas em relação às variáveis físicas e antrópicas.....54

SUMÁRIO

Introdução	17
Materiais e Métodos	20
• Área de estudo.....	20
• Coleta de dados das comunidades de peixes recifais.....	23
• Estimativa da Biomassa e Diversidade Funcional.....	25
• Fatores físicos e Antropicos.....	25
Resultados	29
• Os gêneros de peixes recifais observados durante os censos visuais se agrupam de acordo com as províncias propostas por Briggs (1974)?	29
• A riqueza de peixes recifais em ilhas oceânicas responde aos efeitos da área e ao grau de isolamento?.....	30
• Espécies com distribuição restrita representam maior densidade e biomassa que espécies com distribuições mais amplas para se manter em sítios isolados?.....	32
• As comunidades de peixes recifais de ilhas oceânicas variam em termos de riqueza, densidade e biomassa?	39
• Grupos funcionais de peixes recifais variam em relação à densidade e biomassa entre as diferentes ilhas oceânicas?.....	46
• Atributos das comunidades de peixes recifais tales como densidade e biomassa funcional são influenciados por fatores físicos e antrópicos?.....	53
Discussão	54
• Os gêneros de peixes recifais observados durante os censos visuais se agrupam de acordo com as províncias propostas por Briggs (1974)?	54
• A riqueza de peixes recifais em ilhas oceânicas responde aos efeitos da área e ao grau de isolamento?.....	56
• Espécies com distribuição restrita representam maior densidade e biomassa que espécies com distribuições mais amplas para se manter em sítios isolados?.....	56
• As comunidades de peixes recifais de ilhas oceânicas variam em termos de riqueza, densidade e biomassa?	58

- Grupos funcionais de peixes recifais variam em relação à densidade e biomassa entre as diferentes ilhas oceânicas?.....62
- Atributos das comunidades de peixes recifais tales como densidade e biomassa funcional são influenciados por fatores físicos e antrópicos?.....65

Considerações finais.....66

Referências Bibliográficas.....68

INTRODUÇÃO

A composição de espécies marinhas apresenta um alto grau de variação geográfica com diferenças notáveis entre e dentro de regiões e ao longo de gradientes latitudinais e longitudinais (Briggs, 1974; Bellwood & Hughes, 2001; Jones *et al.*, 2002; Mora *et al.*, 2003; Bellwood *et al.*, 2005; Mora & Robertson, 2005a). Estas diferenças ocorrem principalmente devido aos processos que acontecem escalas regionais e locais (Mora *et al.*, 2003; Floeter *et al.*, 2008). Dentro dos processos regionais que podem ser reconhecidos como importantes na variação da diversidade de espécies estão os processos geográficos como a formação de barreiras (Mora *et al.*, 2003; Robertson & Cramer, 2009) e os eventos de radiação e diversificação evolutiva (Harrison & Cornell, 2008). Para os processos locais é possível identificar as interações das espécies com seu entorno (Caley & Schluter, 1997; Friendler & Parrish, 1998). A compreensão de como estes processos ocorre são chave para o entendimento das comunidades (Ricklefs & Schluter, 1993).

Neste sentido as ilhas oceânicas, apesar de representarem só uma pequena fração da superfície da terra, têm contribuído significativamente no entendimento sobre como estes processos agem em escalas regionais e locais, pois são considerados laboratórios naturais ou pequenos microcosmos (MacArthur & Wilson, 1967). Isto é devido ao fato de abrigarem uma grande variedade de ambientes que podem suportar comunidades inteiras de organismos marinhos e terrestres (Lomolino *et al.*, 2006).

Alguns mecanismos são identificados como importantes para estruturação das comunidades em ilhas oceânicas incluindo: o tipo de reprodução, a capacidade de dispersão, as condições do ambiente e a idade geológica da ilha, entre outros (Gaston, 1994; Hobbs *et al.*, 2011). Por outro lado, o número de espécies e indivíduos que coexiste dentro destes ambientes depende do balanço entre as taxas de colonização, migração, extinção e especiação (MacArthur & Wilson, 1967). Para alguns casos a interação destes fatores determina a estabilidade de uma comunidade, um exemplo claro é observado entre a capacidade de dispersão e as taxas de colonização (Diamond *et al.*, 1975). Outro exemplo comumente observado é o efeito das condições intrínsecas das ilhas como a área disponível e o grau de isolamento, as quais afetam

diretamente as taxas de extinção e especiação *in situ* das espécies (MacArthur & Wilson, 1967; Whittaker, 1998).

Ilhas oceânicas de forma geral, apresentam uma baixa riqueza de espécies em relação à observada em áreas continentais (MacArthur & Wilson, 1967), com uma alta proporção de espécies endêmicas locais (Whittaker, 1998). Geralmente táxons com grande mobilidade (dispersão) são os primeiros em colonizar novos ambientes, no entanto estes apresentam uma menor proporção de espécies endêmicas em relação a táxons com baixa mobilidade (Diamond *et al.*, 1975).

Espécies marinhas como os peixes recifais exibem algumas destas relações, tais como a variação da riqueza de espécies em função da área disponível (Sandin *et al.*, 2008; Hobbs *et al.*, 2011). Entretanto sabe-se que a riqueza de espécies de peixes recifais é determinada por uma combinação de condições e elementos, alguns dos quais não foram considerados no modelo de equilíbrio da Teoria de Biogeografia de Ilhas (Lomolino *et al.*, 2006). Elementos como características funcionais ou autoecológicas, como: o tamanho corporal, tipo de reprodução e nível trófico possuem um papel importante na colonização e estabelecimento de novas populações em habitat isolados (Choat & Bellwood, 1991; Luiz *et al.*, 2012).

Atualmente, os atributos específicos de cada espécie de peixe recifal estão sendo utilizados para investigar seu papel funcional dentro dos ecossistemas, e assim compreender um pouco mais sobre os padrões que estruturam as comunidades das quais participam (Ferreira *et al.*, 2004; Halpern & Floeter, 2008). Tem-se observado, especificamente, que não existe uma relação direta entre riqueza de espécies e riqueza de tipos funcionais, mostrando que algumas espécies apresentam redundância funcional, especialmente em comunidades mais ricas (Halpern & Floeter, 2008).

Em um contexto ambiental de crise dos ambientes recifais (Bellwood *et al.*, 2004) ocasionada por consequências do crescimento descontrolado da população humana no nível mundial, entender esses ecossistemas com base, não somente em sua composição taxonômica, mas também funcional tem sido essencial. A redução da riqueza de espécies, diversidade funcional e diminuição da densidade e biomassa de espécies de grande porte tem sido alguns dos efeitos detectados nas

comunidades de peixes recifais (Friedlander & DeMartini, 2002; Mora *et al.*, 2011). Esta situação tende a ser mais grave em ambientes com grande grau de isolamento como as ilhas oceânicas, pois este tipo de ambientes são extremadamente sensíveis a modificações tanto biológicas como antropogênicas.

Apesar de ilhas oceânicas representarem um modelo historicamente importante para a compressão dos processos ecológicos e evolutivos também nos organismos marinhos, ainda são menos de 10% dos estudos que envolvem estes ambientes com relação a organismos marinhos (Hobbs *et al.*, 2011; Cameron *et al.*, 2012). Os poucos estudos que incluem este tipo de ambientes se concentram no Indo-Pacífico e Caribe (Friedlander & DeMartini, 2002; Sandin *et al.*, 2008; Friedlander *et al.*, 2010; Hobbs *et al.*, 2011). Outras províncias biogeográficas como o Pacífico Oriental Tropical, a Província Brasileira e o Atlântico Tropical Oriental têm recebido comparativamente menor atenção dos pesquisadores.

Diante desta falta de conhecimento sobre os fatores que interferem na estruturação das comunidades de peixes recifais em ilhas oceânicas e crise atual dos ambientes marinhos, este estudo visou analisar alguns aspectos sobre as estruturas de comunidades de peixes recifais em ilhas oceânicas tais como: riqueza taxonômica, densidade, biomassa e diversidade funcional, como também comparar estes tipo de ambientes com outros sistemas. Neste estudo foram estabelecidas as seguintes perguntas:

- 1) Os gêneros de peixes recifais observados durante os censos visuais se agrupam dentro das províncias propostas por Briggs (1974)?
- 2) A riqueza e endemismo de peixes recifais em ilhas oceânicas respondem aos efeitos da área da plataforma rasa e isolamento?
- 3) Espécies com distribuição restrita representam maior riqueza, densidade e biomassa que espécies com distribuições mais amplas para se manter em sítios isolados?
- 4) As comunidades de peixes recifais de ilhas oceânicas variam em termos de riqueza de gêneros, densidade e biomassa?
- 5) Grupos funcionais de peixes recifais variam em relação à densidade e biomassa entre as diferentes ilhas oceânicas?
- 6) Atributos das comunidades de peixes recifais tais como densidade e biomassa de grupos funcionais são influenciadas por fatores físicos e antrópicos?

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A área de estudo compreendeu onze ilhas oceânicas tropicais localizadas e uma subtropical entre as latitudes 38°N e 22°S, sendo três ilhas no Pacífico Oriental e seis no Atlântico (Fig. 1) compreendendo três províncias biogeográficas marinhas: Província do Pacífico Oriental Tropical (TEP), a Província Brasileira (BP) e Província do Atlântico Oriental Tropical (TEA) (Briggs, 1974). Estas províncias estão separadas por barreiras biogeográficas tais como, o Istmo de Panamá surgido aproximadamente 3,6 milhões de anos e que separa os Oceanos Pacífico do Atlântico e da Barreira Central do Atlântico, uma extensão de mar aberto que separa a costa do continente africano e o continente americano (Mora & Robertson, 2005; Floeter *et al.*, 2008).

As ilhas consideradas para este estudo foram: Revillagigedos, Malpelo, Clipperton (TEP), Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas, Fernando de Noronha e Trindade (BP), Arquipélago Cabo Verde e São Tomé (TEA) (Fig. 1). Estas ilhas se caracterizam por apresentar diferentes áreas de plataforma rasa (até os 100m de profundidade) que variam entre 1 e 890 km² e uma distância em relação à costa que entre 250 e 1160 km (Tabela 1). Sete das nove ilhas são de origem vulcânica, apresentando fundos rochosos misturados a ambientes recifais pouco desenvolvidos. Somente as ilhas de Clipperton e Atol das Rocas apresentam uma formação biogênica bem consolidada (Brattstrom, 1990; Kikuchi & Leão, 1997; Gasparini & Floeter, 2001; Zapata & Vargas, 2003; Krajewski & Floeter, 2011).

Adicionalmente foram extraídos da literatura dados das comunidades de peixes recifais de as ilhas de Galapagos e Cocos no TEP (Edgar *et al.*, 2011; Friedlander *et al.*, 2012) e do Arquipélago de Açores no Atlântico Norte (Bertoncini *et al.*, 2010), para ser incluídos em alguns análises (Fig.1).

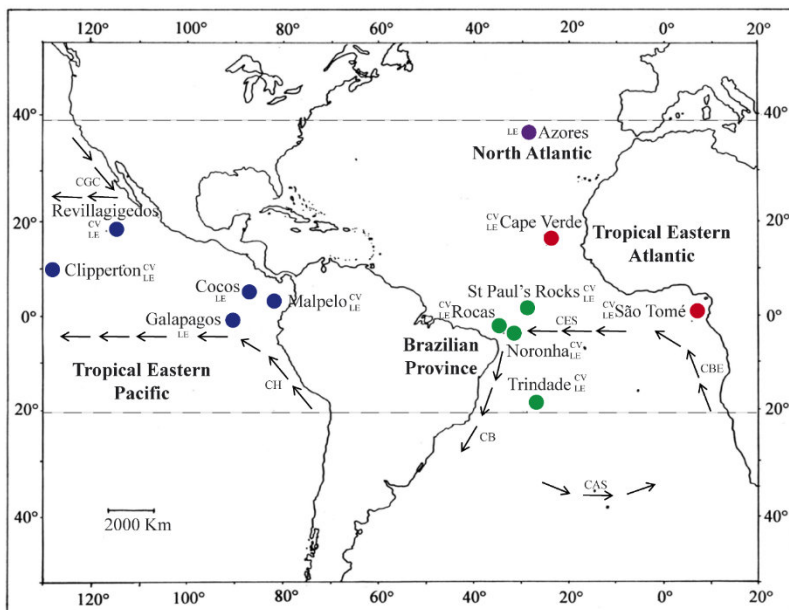


Figura 1. Mapa indicando as doze ilhas oceânicas localizadas na região tropical das diferentes províncias biogeográficas. (●) Pacífico Oriental Tropical (●) Província Brasileira (●) Atlântico oriental Tropical e Atlântico Norte (●). Dados coletados para cada ilha: (CV) Ilhas com censos visuais (LE) Ilhas com listas de espécies de peixes recifais publicadas. Principais correntes oceânicas: (CH) Corrente de Humboldt, (CGC) Corrente de Golfo de Califórnia, (CB) Corrente do Brasil, (CAS) Corrente do Atlântico Sul, (CBE) Corrente de Benguela e (CES) Corrente equatorial sul.

Tabela 1. Características físicas como latitude, distância do continente e recife mais próximo, área de plataforma rasa, temperatura superficial do Mar (TSM), produtividade primária [clorofila a], densidade humana (Den.Hum.) nas diferentes ilhas localizadas nas províncias biogeográficas do (TEP) Pacífico oriental tropical, (BP) Província brasileira e (TEA) Atlântico oriental tropical. Dados extraídos de Floeter *et al.* (2008) e base de dados online da NASA (Ocean Watch 2012).

Província	Ilha	Latitude	Distância do continente (km)	Distância do amb. Recifal próximo (km)	Área Plataforma rasa (km ²)	TSM (°C)	Prod. Prim. [Clorofila a] (mg/m ³)	Den. Hum. (ind/km ²)
TEP	Revillagigedos	19° N	643	552*	169	25,2	0,125	0,06
TEP	Malpelo	4° N	490	380**	3,5	26,7	0,32	2,86
TEP	Clipperton	10° N	1100	954 ⁺	8,9	28,3	0,158	0
BP	Ar. São Pedro e São Paulo	1° N	1010	630 [†]	1	26,5	0,015	4
BP	Atol das Rocas	3° S	288	145 ^{††}	7,5	27,2	0,015	0,53
BP	Fernando de Noronha	3° S	345	145 [‡]	27	27	0,09	111
BP	Trindade	20° S	1160	600 [§]	32	25,1	0,05	1,56
TEA	Cabo Verde	16° N	560	560 ^{§§}	35	24,2	0,37	148
TEA	São Tomé	0° N	250	151 [¶]	860	27,4	0,24	61

TEP: Província do Pacífico Oriental Tropical; BP: Província Brasileira; TEA: Província Africana. *Ilhas três Marias; ** Ilha Gorgona; ⁺ Revillagigedos; [†] Fernando de Noronha; [‡] Atol das Rocas; [§] Montanhas submarinas da cadeia Vitoria-Trindade; ^{§§} Continente africano; [¶] Ilha de Principe.

Coleta de dados das comunidades de peixes recifais

(Riqueza, abundância e tamanho corporal)

As comunidades de peixes recifais nos diferentes sites foram amostradas através de censos visuais subaquáticos em transectos paralelos à linha da costa. Nesse método o mergulhador nada por uma determinada distância (transecto), desenrolando uma trena com sua extremidade presa ao substrato e observando atentamente por uma distância fixa em cada lado da trena. Ao mesmo tempo, anota em uma placa de PVC as espécies de peixes presentes na coluna d'água, bem como o número de indivíduos e a estimativa de tamanho de cada indivíduo com base a seu comprimento total (CT). Ao final de cada transecto, o mergulhador retorna recolhendo a trena e anotando os mesmos dados referentes as espécies associadas ao fundo e de hábitos crípticos. Estes censos foram feitos em áreas variáveis de 40m² (20x2m), 50m² (25x2m) e 250m² (50x5), dependendo da localidade e em profundidades que variou entre 5 e 30m. Através desta metodologia pode se estimar com um alto grau de fidelidade a riqueza, abundância e tamanho corporal dos indivíduos (cumprimento total em cm) das diferentes espécies observadas durante o estudo (Floeter *et al.*, 2007). Foram realizados no total 1204 censos visuais, totalizando 57.470 m² de área amostrada ao longo dos anos 2006 e 2012 (Tabela 2)

Tabela 2. Número de censos visuais feitos para cada ilha oceânica nos diferentes anos de amostragem. Províncias biogeográficas estudadas: Pacífico Oriental Tropical (TEP), Provincia Brasileira (BP) e Atlântico Oriental Tropical (TEA).

Pronvincia	Ilha	Núm. Censos visuais	Área (m²)	Ano de coleta
TEP	Revillagigedos	43	50	2006
TEP	Revillagigedos	43	250	2006
TEP	Malpelo	50	40	2010
TEP	Clipperton	25	50	2009
BP	Ar. São Pedro e São Paulo	199	40	2009
BP	Atol das Rocas	166	40	2012
BP	Fernando de Noronha	89	40	2008
BP	Trindade	252	40	2009
TEA	Cabo Verde	198	40	2006
TEA	São Tomé	139	40	2009

Estimativa da Biomassa e Diversidade de Grupos Funcionais

A biomassa dos indivíduos foi estimada usando a conversão alométrica de comprimento-peso: $W = a TL^b$, onde os parâmetros a e b são constantes específicas da espécie obtidas da literatura (Froese & Pauly, 2011), TL é o comprimento total estimado em centímetros de cada indivíduo durante os censos visuais e W é o peso em gramas. Como forma de padronização dos dados, a biomassa foi expressa como toneladas (t) por hectare (ha), enquanto a densidade (abundância) foi expressa como o número de indivíduos em 100 m².

As espécies de peixes recifais observadas nos censos visuais foram classificadas em seis categorias funcionais adaptadas de Ferreira *et al.* (2004) e Friedlander *et al.* (2010) e baseados atributos ecológicos como tamanho corporal e tipo de dieta (Tabela 3).

Tabela 3. Descrição das categorias funcionais utilizadas, adaptadas da classificação de Ferreira *et al.* (2004) e Friedlander *et al.* (2010).

Categoria Funcional	Sigla	Alimentação	Tamanho corporal (cm)
Onívoros	OMN	Material animal, algas ou detritos	0-50
Zooplânctívoros	ZPLA	Zooplâncton	0-50
Herbívoros/Detritívoros de pequeno porte	SHD	Algas pequenas, turf e detritos	0-30
Herbívoros/Detritívoros de grande porte	LHD	Algas, Macroalgas e detritos	>30
Predadores inferiores	LLC	Invertebrados moveis e peixes pequenos	0-50
Predadores de topo	APR	Peixes e invertebrados de grande porte	>50

Fatores físicos e Antrópicos

Foram considerados como fatores físicos: a área da plataforma rasa até os 100m de profundidade, o isolamento, a temperatura superficial do mar (TSM) e a produtividade primária (PP). O isolamento foi calculado a partir dos ambientes recifais mais próximos através do programa ArcGis 10 (Minami, 2000) (Tabela 1). Dados de TSM e PP foram calculados através de dados extraídos de satélite. A TSM se

estimou a partir do cálculo da média dos valores mensais observados entre 1981 e 2008, pelo satélite AVHRR Pathfinder Versão 5 SST Project, com uma resolução de 4km(http://www.nodc.noaa.gov/Satellite_data/pathfinder4km/userguide.html). A produtividade primária (PP), foi calculada também a partir da média observada para concentração de clorofila (a) mensal entre os anos de 2005 e 2012 pelos satélites SeaWiFS e Pathfinder (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/13>), com uma resolução de 9 km.

Foram considerados como fatores antrópicos dois tipos de medidas: 1) A densidade humana estimada a partir do último censo demográfico reportado na literatura para cada localidade em relação à área total da ilha (<http://sedac.ciesin.columbia.edu/gpw/global.jsp>) e 2) O estado de proteção ambiental definido pela União Internacional de Conservação e Natureza (IUCN) para cada ilha.

Os gêneros de peixes recifais observados durante os censos visuais se agrupam dentro das províncias propostas por Briggs (1974)?

Para avaliar se os gêneros de peixes recifais se agrupam segundo as províncias biogeográficas proposta por Briggs (1974), foi feita uma análise de similaridade ANOSIM a partir da abundância observada durante os censos visuais. Adicionalmente, foi realizada uma análise de índice de Bray-curtis pelo método de agrupamento UPGMA, para determinar a similaridade entre as diferentes ilhas oceânicas. Para essas análises foi utilizado o pacote VEGAN na linguagem R (Oksanen *et al.*, 2008).

A riqueza de peixes recifais em ilhas oceânicas responde aos efeitos da área da plataforma rasa e ao grau de isolamento?

A riqueza de espécies nas ilhas oceânicas foi estimada de duas formas: a primeira consistiu em contabilizar o número de espécies observadas nos censo visuais e a segunda a través de listas de espécies para cada ilha. Adicionalmente, para essa análise foram incluídas três localidades com base em dados da literatura, sendo estes: a ilha de Cocos, e o Arquipélago de Galapagos, no TEP e o Arquipélago de Açores, no Atlântico Norte visando aumentar o número de pontos amostrais (Figura 1) (Edgar *et al.*, 2011; Bertonecini *et al.*, 2010; Friedlander *et al.*, 2012). Todos os dados de área de plataforma rasa,

isolamento (recife mais próximos) foram também extraídos de dados publicados na literatura (Floeter *et al.*, 2008; Palacios & Zapata, 2011). Devido à alta variabilidade dos valores encontrados para a área de plataforma rasa e isolamento, estes valores foram transformados mediante uma função logarítmica.

Visando testar se a riqueza de espécies varia em relação à área e isolamento (MacArthur & Wilson, 1967) foram construídos modelos lineares de Pearson utilizando como variáveis explicativas a área de plataforma rasa e a distância do recife mais próximo em relação ao o número de espécie.

Espécies com distribuição restrita representam maior riqueza, densidade e biomassa que espécies com distribuições mais amplas para se manter em sítios isolados?

Todas as espécies observadas durante os censos foram classificadas segundo sua distribuição geográfica em três classes: Endêmicas locais, sendo todas as espécies que se distribuem em uma ilha (distribuição restrita, exceto espécies endêmicas das ilhas de Fernando de Noronha e Atol das Rocas, as quais pela pequena distância entre as duas ilhas são consideradas como a mesma unidade amostral); Endêmicas regionais, sendo todas as espécies que estão restritas a uma província biogeográfica; Cosmopolitas, todas as espécies que estão presentes em mais de duas províncias biogeográficas. A riqueza, abundância e biomassa das espécies observadas nas diferentes classes de endemismo definidos a priori foram comparadas mediante um teste de qui-quadrado baseado em permutações, devido à existência de dados inferiores a cinco (riqueza e biomassa) (Zar, 2010). A ilha de Cocos foi incluída dentro destas análises.

As comunidades de peixes recifais de ilhas oceânicas variam em termos de riqueza, densidade e biomassa?

Para comparar a riqueza de espécies observada nos censos visuais foram usadas duas abordagens. A primeira consistiu em utilizar curvas de rarefação com base ao número de indivíduos para comparar a riqueza das localidades investigadas (Tabela 1). A segunda abordagem consistiu em comparar a riqueza de espécies proporcionalmente, baseada na riqueza observada dividida pelo número total de espécies reportada na literatura para cada província. Esta comparação foi feita

com a finalidade de excluir o efeito do pool regional sobre a variação da riqueza de espécies.

Dada a não normalidade na densidade de indivíduos entre as ilhas (Shapiro-Wilk's $W=0,6$; $p<0,01$), esta foi transformada mediante uma função logarítmica e posteriormente comparada a través de uma análise de variância de uma via (ANOVA). A biomassa calculada foi comparada a través de uma análise de Kruskal-Wallis (pois os dados não apresentaram homogeneidade de variância nem distribuição normal). Devido às diferenças significativas nas médias observadas para densidade e nas medianas da biomassa em cada ilha, foi realizado um teste de comparação múltiple de Tukey (HSD) para a ANOVA, e um teste de comparação múltipla de valores-p para o teste de Kruskal-Wallis.

Para determinar se as famílias de peixes recifais que representaram 90% da densidade e biomassa total apresentaram algum tipo de agrupamento entre as localidades amostradas, foi utilizada uma análise de correspondência (CA).

Grupos funcionais de peixes recifais variam em relação à densidade e biomassa entre as diferentes ilhas oceânicas?

As espécies de peixes recifais observadas durante os censos visuais foram comparadas em termos de densidade e biomassa para todos os grupos funcionais definidos anteriormente (Tabela 3). Devido a que a densidade e a biomassa não apresentaram uma distribuição normal, estas variáveis foram transformadas mediante uma função logarítmica e posteriormente comparadas a través de uma análise de variância fatorial (ANOVA FATORIAL) entre os diferentes grupos funcionais e as diferentes ilhas amostradas. Quando foram detectadas diferenças significativas nos grupos funcionais foi feito um teste *a posteriori* de comparação múltiple de Tukey (HSD) (Zar, 2010).

Atributos das comunidades de peixes recifais tais como densidade e biomassa de grupos funcionais são influenciadas por fatores físicos e antrópicos?

Estudos como este com baixo número de pontos amostrais (Ilhas) podem conduzir a um baixo poder de detecção nas análises de tendências ou relações entre os parâmetros escolhidos. Para superar estas limitações foram utilizados modelos lineares generalizados mistos (GLMM), definindo como variáveis resposta a densidade e biomassa funcional de peixes recifais e como variáveis explicativas os fatores físicos e antrópicos conforme o modelo abaixo apresentado:

$$\gamma = \mu + \alpha + \beta + \delta + \omega + \varphi$$

Onde γ : representam as variáveis explicativas, μ a área, α o isolamento, β a TSM, δ PP, ω densidade humana φ grau de proteção ambiental como fatores fixos e os grupos funcionais para cada ilha como fatores aleatórios. Posteriormente, utilizando o critério de informação de Akaike (AIC) foi selecionado o modelo com maior verossimilhança (Zuur *et al.*, 2007; 2009). Todas estas análises foram feitas usando os pacotes glmmML (Broström & Holmberg, 2011) e lme4 (Bates *et al.*, 2012) em R.

RESULTADOS

Os gêneros de peixes recifais observados durante os censos visuais se agrupam de acordo com as províncias propostas por Briggs (1974)?

A estrutura taxonômica no nível de gênero das comunidades de peixes recifais diferiu significativamente entre as diferentes ilhas estudadas segundo a análise de similaridade ANOSIM ($R_{\text{global}}=0,32$; $p=0,01$). Este resultado é confirmado pela análise de agrupamento com base no índice de similaridade de Bray-curtis, onde se observa a formação de três grupos coincidentes com cada província biogeográfica proposta por Briggs com pelos menos 45% de similaridade (Fig. 2). A ilha de Clipperton foi a que apresentou o menor índice de similaridade com respeito às outras ilhas (45%). Dentro da província brasileira, se observou a maior variação de similaridade entre as ilhas, sendo a ilha de ASPSP a ilha mais basal com 50% de dissimilaridade, enquanto as ilhas de Fernando de Noronha e Rocas apresentaram uma alta similaridade.

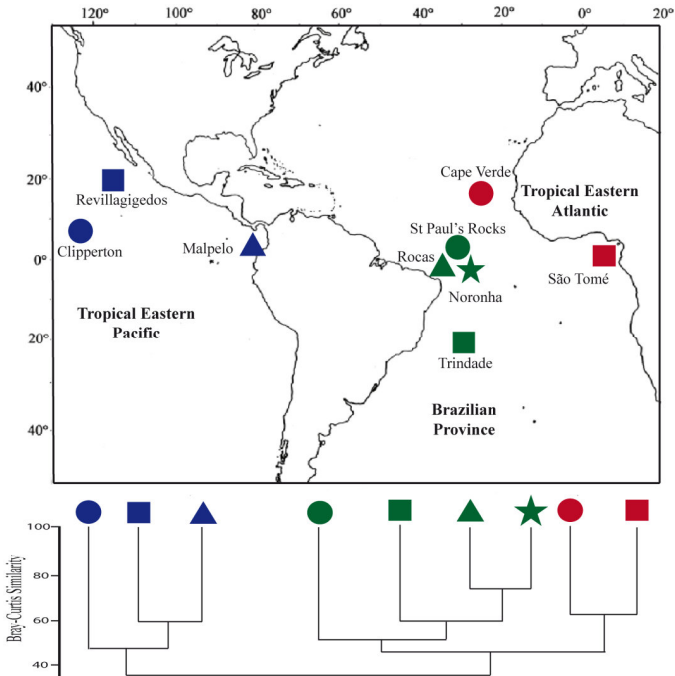


Figura 2. Análises de agrupamento do índice de similaridade de Bray-Curtis usando o método UPGMA com relação à abundância média das espécies por gênero para as ilhas oceânicas de cada província biogeográfica. (●) Pacífico Oriental Tropical (●) Província Brasileira (●) Atlântico oriental Tropical.

A riqueza de peixes recifais em ilhas oceânicas responde aos efeitos da área e ao grau de isolamento?

A riqueza de espécies observada nos censos visuais (CV) e registradas nas listas de espécies (LE) apresentaram uma correlação positiva com relação à área de plataforma rasa (km^2), ou seja existiu um aumento na riqueza de espécies à medida que a área disponível aumenta. No entanto, esta correlação foi fraca para ambas variáveis ($R^2_{\text{CV}}=0,37$; $p=0,03$) e ($R^2_{\text{LE}}=0,36$; $p=0,03$) (Fig. 3a). A riqueza de espécie observada em CV e LE não apresentaram uma correlação com o grau de isolamento aproximado pela distância do recife mais próximo ($R^2_{\text{CV}}=0,08$; $p=0,38$) e ($R^2_{\text{LE}}=0,05$; $p=0,46$) (Fig. 3b).

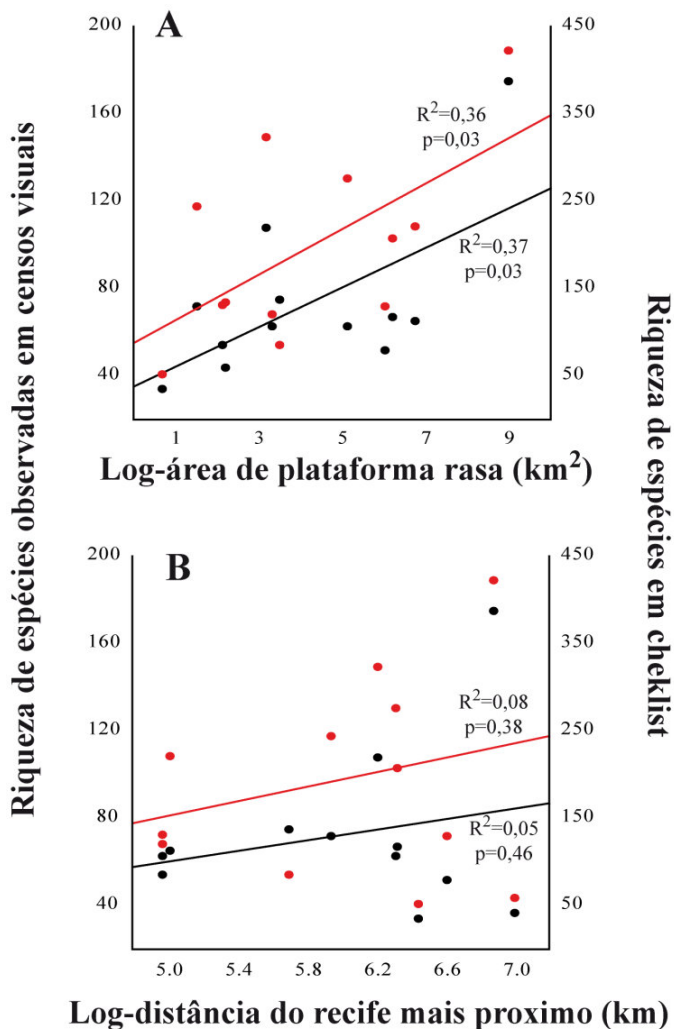


Figura 3. Riqueza de espécies de peixes recifais em relação à área de plataforma rasa log (Km^2) (A) e Riqueza de espécies de peixes recifais em relação a distância do recife mais próximo log (Km) (B). Círculos e linhas de tendência preta representam a riqueza de espécies observada em censos visuais. Círculos e linhas vermelhas representam a riqueza de espécies em listas de espécies. $n=12$ pontos amostrais.

Espécies com distribuição restrita representam maior densidade e biomassa que espécies com distribuições mais amplas para se manter em sítios isolados?

Espécies consideradas como endêmicas locais em geral apresentaram uma baixa contribuição na densidade de indivíduos em quase todas as ilhas estudadas, exceto nas ilhas de Clipperton (TEP) e Cabo Verde (TEA). Nestas ilhas observou-se que os endêmicos *Thalassoma robertsoni*, *Stegastes baldwini* (Clipperton) e *Chromis lubbocki* (Cabo Verde), contribuíram com mais de 40% da densidade total observada. As ilhas de Revillagigedos, Cocos e Malpelo localizadas no TEP, apresentaram a maior densidade de espécies endêmicas regionais que para todas as ilhas, sendo superior ao 60%. Finalmente, as espécies classificadas como cosmopolitas apresentaram uma maior contribuição na densidade observada nas ilhas como Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas, Fernando de Noronha, Trindade na BP e São Tomé no TEA (Fig. 4)

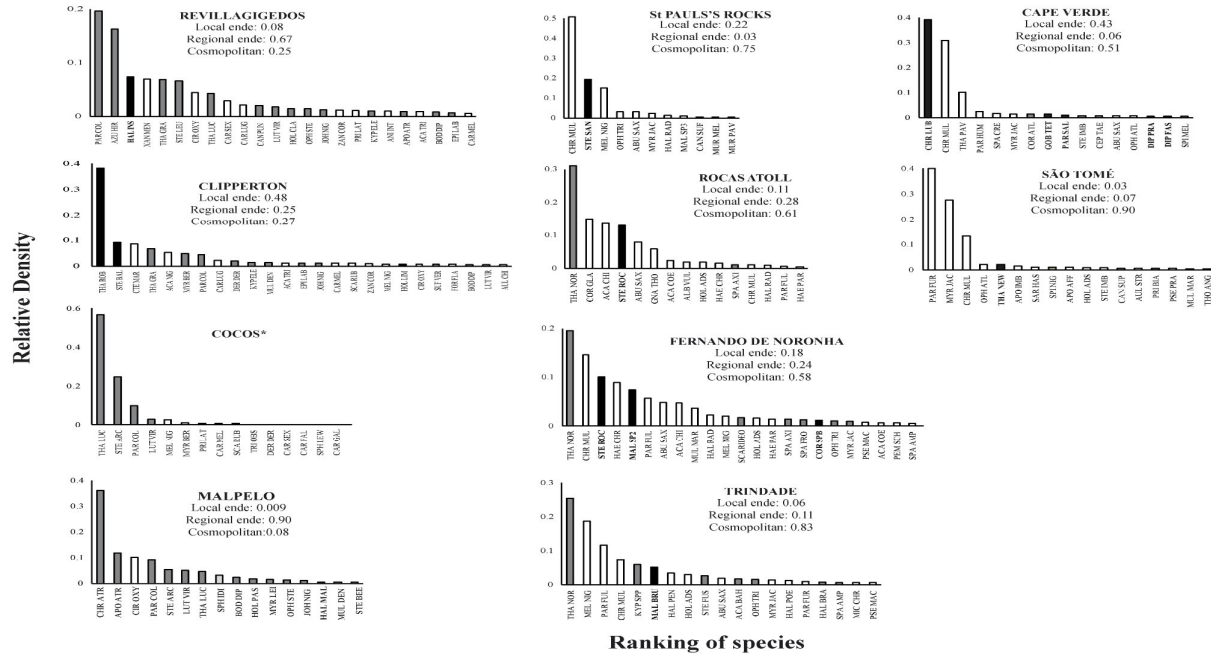


Figura 4. Ranking da densidade relativa das espécies que somaram 95% da densidade total observada de peixes recifais nas ilhas oceânicas estudadas. Abaixo do nome de cada ilha consta a proporção de indivíduos endêmicos locais, regionais e cosmopolita. * Densidade das 15 espécies mais representativas observadas em 100m² para a ilha de Cocos no estudo de Friedlander *et al.* (2012). Todas as espécies foram classificadas segundo sua área de distribuição geográficas como: cosmopolitas (□) endêmicas regionais (▒) e endêmicas locais (■).

A biomassa de espécies endêmicas locais foi baixa para quase todas as ilhas estudadas, sendo inferior a 2%, exceto na ilha de Cabo Verde onde a espécie mais abundante *Chromis lubbocki* (Fig.5), foi também a espécie mais importante em termos de biomassa. Espécies agrupadas como endêmicas regionais representaram um maior aporte na biomassa geral nas ilhas de Clipperton com 53% e Malpelo com 40%, enquanto que as espécies cosmopolitas representaram a maior parte da biomassa na maioria dos casos, chegando a 99% da biomassa no Arquipélago de São Pedro e São Paulo 96% em Revillagigedos e 92% Atol das Rocas (Fig. 5).

A proporção da riqueza de espécies observada para as três categorias distribuição definidas *a priori* (endêmicas locais, regionais e cosmopolitas) diferiu significativamente entre as diferentes ilhas oceânicas com censos visuais ($\chi^2=80,5$; $p<0,01$). A riqueza de espécies observadas em censos visuais foi dominada por espécies classificadas como cosmopolitas em quase todas as ilhas, exceto em Malpelo, Revillagigedos e Clipperton onde espécies endêmicas regionais apresentaram riqueza similar o maior do que espécies cosmopolitas. As espécies consideradas como endêmicas locais representaram uma baixa riqueza em todas as ilhas oceânicas (Fig. 6a). No entanto, apresentaram uma contribuição significativa nas ilhas de Clipperton e Cabo Verde (Tabela 4).

Tabela 4. Riqueza e porcentagem de endemismo de espécies observadas nos censos visuais e listas de espécies (Checklist) para cada ilha oceânica localizada nas diferentes províncias biogeográficas: Pacífico Oriental Tropical (TEP), Província Brasileira (BP) e Atlântico Oriental Tropical (TEA).

Província	Ilha	Censos Visuais			Listas de Espécies		
		Riqueza	Endemismo	% endemimo	Riqueza	Endemismo	% endemismo
TEP	Revillagigedos	63	2	3,17	272	16	5,88
TEP	Malpelo	72	3	4,17	244	5	2,05
TEP	Clipperton	44	4	9,09	130	7	5,38
BP	São Pedro e São Paulo	34	4	11,76	54	5	9,26
BP	Atol das Rocas	54	2	3,70	131	2	1,53
BP	Fernando de Noronha	63	3	4,76	120	2	1,67
BP	Trindade	74	4	5,41	85	6	7,06
TEA	Cabo Verde	67	9	13,43	207	17	8,21
TEA	São Tomé	65	2	3,08	221	4	1,81

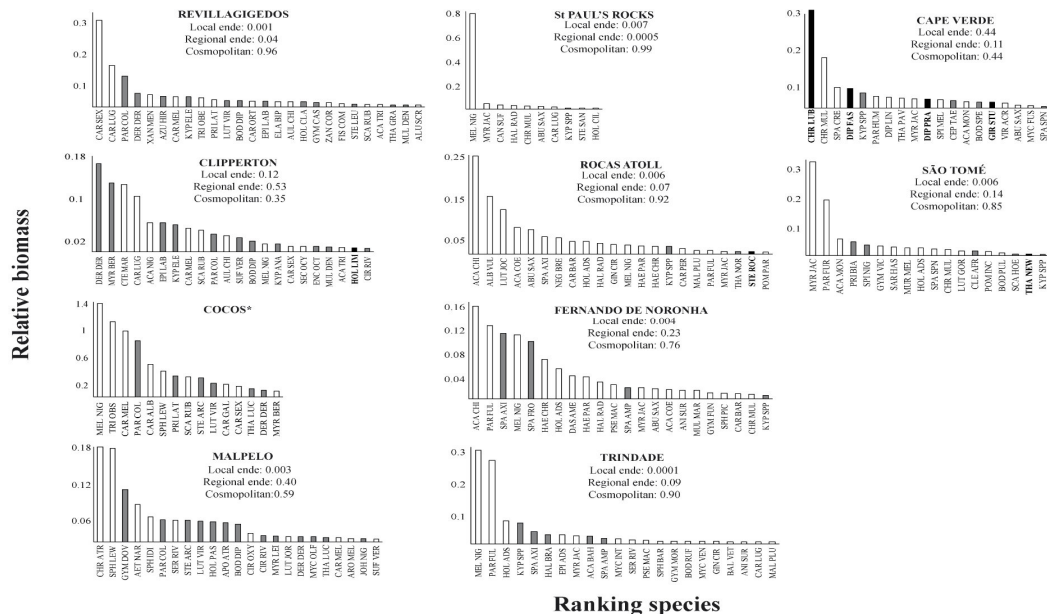


Figura 5. Ranking da biomassa relativa das espécies que somaram 95% da biomassa total calculada de peixes recifais nas ilhas oceânicas estudadas. Abaixo do nome de cada ilha consta a proporção de indivíduos endêmicos locais, regionais e cosmopolita. * Biomassa das 15 espécies mais representativas observadas em 100m² para a ilha de Cocos no estudo de Friedlander *et al.* (2012). Todas as espécies foram classificadas segundo sua área de distribuição geográfica como: cosmopolitas (□) endêmicas regionais (■) e endêmicas locais (■).

A proporção da densidade de indivíduos para cada ilha também apresentou diferenças significativas entre as três classes de distribuição geográfica ($\chi^2=139,869$; $p<0,01$). Assim como a riqueza espécies, a densidade de indivíduos foi dominada pelas espécies classificadas como cosmopolitas na maioria das ilhas. Espécies endêmicas locais apresentaram uma alta contribuição na densidade de indivíduos para as ilhas de Clipperton e Cabo Verde, tendo sido baixa para a maioria das ilhas e quase indetectável para Malpelo. Espécies endêmicas regionais em geral apresentaram uma contribuição significativa, principalmente nas ilhas de Revillagigedos e Malpelo, já para as outras ilhas esta contribuição foi menor que 30% da densidade total reportada (Fig. 6b).

Com relação à biomassa, as diferenças encontradas entre as categorias de distribuição também foram significativas ($\chi^2=24,94$; $p=0,03$). Espécies cosmopolitas apresentaram a maior biomassa em quase todas as ilhas exceto em Clipperton e Malpelo onde a biomassa de espécies endêmicas regionais foi maior e em Cabo Verde, onde a biomassa de endêmicos locais apresentou uma proporção semelhante de espécies cosmopolita (Figura 6c).

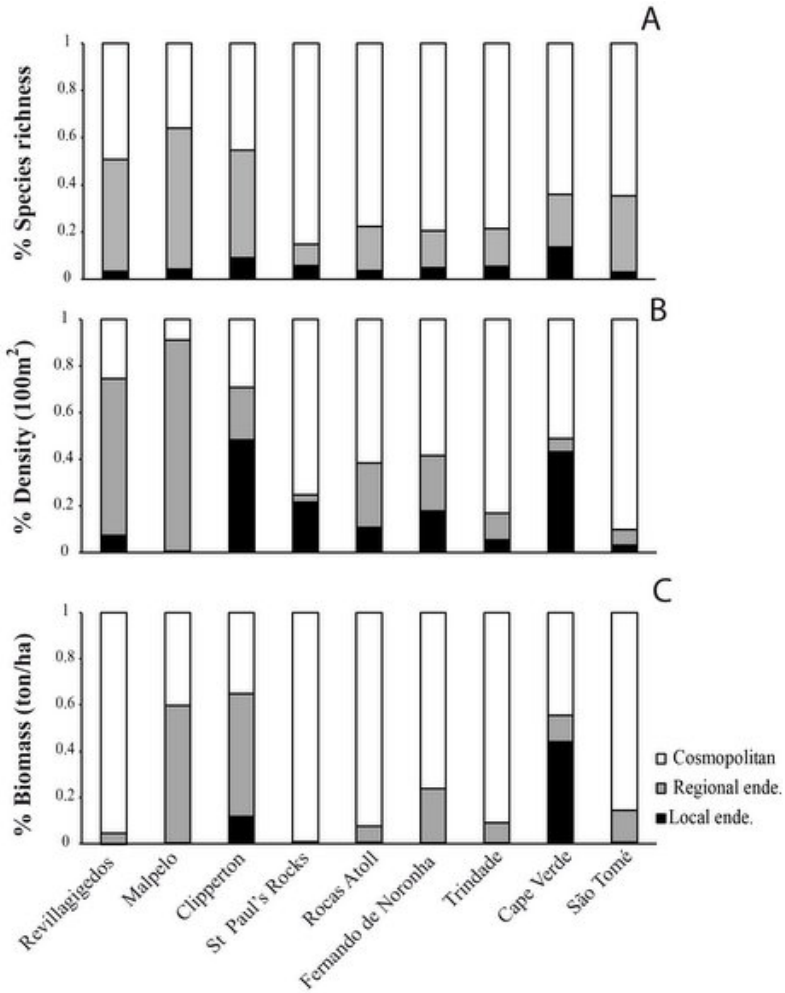


Figura 6. (A) Proporção da riqueza de espécies observadas nos censos visuais, (B) Proporção da densidade de indivíduos (100m²) e (C) Proporção da biomassa (ton/ha) para as diferentes ilhas estudadas. Todas as espécies foram classificadas segundo sua área de distribuição geográficas como cosmopolitas (□) endêmicas regionais (■) e endêmicas locais (■).

As comunidades de peixes recifais de ilhas oceânicas variam em termos de riqueza, densidade e biomassa?

Foram registrados 260.327 indivíduos de 301 espécies pertencentes a 133 gêneros em 55 famílias de peixes recifais. Sendo que 87 destes gêneros foram compartilhados entre as três províncias biogeográficas e 46 foram exclusivos de uma província. As ilhas de São Pedro e São Paulo e Clipperton apresentaram a menor riqueza de espécies (34 e 44 respectivamente), enquanto as ilhas de Malpelo e Trindade apresentaram a maior (72 e 75). No entanto, ao comparar a riqueza de espécies observada nos censos visuais em todas as ilhas estudadas mediante curvas de rarefação, se observou que com o mesmo número de indivíduos amostrados ($N=7548$) o Arquipélago de São Pedro e São Paulo e Rocas apresentam o menor número de espécies observadas em censos visuais (Fig. 7).

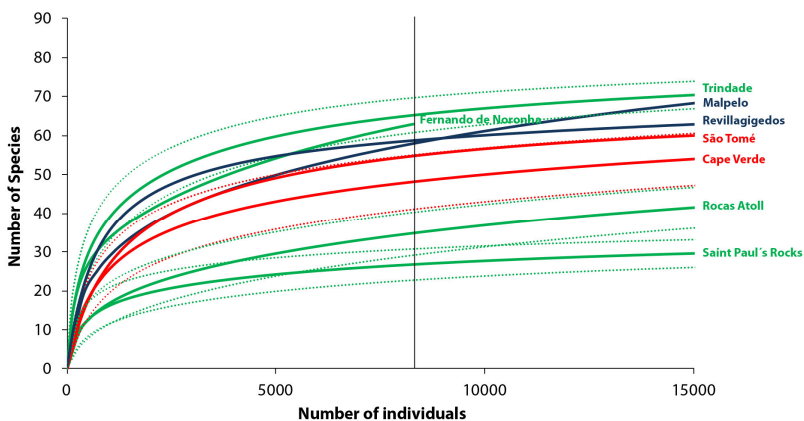


Figura 7. Curvas de rarefação de espécies para cada ilha amostrada usando o número de indivíduos observados em censos visuais. Os números entre parêntesis representam a riqueza de espécies e o número de indivíduos observado. Linhas pontilhadas pequenas indicam intervalo de confiança de 95%. Linha vertical representa o menor número de indivíduos observado ($n=7548$). As cores nas linhas referem às diferentes províncias biogeográficas. Pacífico Oriental Tropical (●), Província brasileira (●), Atlântico Oriental Tropical (●).

Ao excluir o efeito do pool regional sobre a riqueza de espécies reportada nos censos visuais, se observam que as ilhas da província brasileira apresentaram a maior riqueza de espécies, seguidas pelas as ilhas da província do atlântico oriental tropical e finalmente as ilhas localizadas no pacífico oriental tropical (Tabela 5).

A densidade observada nas comunidades de peixes recifais das ilhas oceânicas variou significativamente entre elas (ANOVA: $F=36,83$; $p<0,01$), sendo a ilha de Malpelo a que apresentou a maior densidade média (959,3 ind/100m²) seguida por São Tomé (774 ind/100m²), Atol das Rocas (676 ind/100m²), Cabo Verde (674,3 ind/100m²), São Pedro e São Paulo (614 ind/100m²), Revillagigedos (392 ind/100m²), Trindade (245,2 ind/100m²), Fernando de Noronha (233 ind/100m²) e Clipperton (204 ind/100m²). A ilha de Malpelo apresentou as maiores diferenças na densidade com respeito às outras ilhas (Prova de Tukey; $p<0,01$). Outras ilhas como Clipperton, Fernando de Noronha e Trindade, apresentaram diferenças significativas contra São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas, Cabo Verde e São Tomé (Prova de Tukey; $p<0,05$; Fig. 8a).

A biomassa calculada para as comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas amostradas também apresentaram diferenças significativas (Kruskal-Wallis; $H=424,9$; $p<0,01$). A ilha Malpelo apresentou a maior biomassa calculada 9,3 ton/ha, seguida por Revillagigedos com 7,05 ton/ha, Trindade 4,88 ton/ha, São Pedro e São Paulo 4,37 ton/ha, Clipperton 3,56 ton/ha, Atol das Rocas 3,22 ton/ha, Cabo Verde 3,19 ton/ha, Fernando de Noronha 2,14 ton/ha e São Tomé 1,71 ton/ha. Foram observadas diferenças significativas entre Malpelo com respeito a quase todas as ilhas, exceto com a ilha de Revillagigedos ($p=0,41$), a qual apresentou a segunda maior biomassa. Entre as ilhas localizadas na BP São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas, Fernando de Noronha e Trindade e Clipperton no TEP não foram encontradas diferenças significativas ($p>0,05$; Fig. 8b).

Tabela 5. Porcentagem da riqueza de espécies de peixes recifais observada em censos visuais (CV) e lista de espécies reportadas na literatura (LE) excluindo o efeito do pool regional reportado por Floeter *et al.* (2008) e Kulbicki *et al.* (in prep) para cada província biogeográfica: Pacífico Oriental Tropical (TEP), Província brasileira (BP) e no Atlântico oriental Tropical (TEA).

Província	Ilha	Riqueza (CV)	Riqueza (LE)	Pool Regional (PB)	% CV	% LE
TEP	Revillagigedos	63	277	665	9,47	41,6
TEP	Malpelo	72	240	665	10,83	36,1
TEP	Clipperton	44	130	665	6,62	19,5
BP	São Pedro e São Paulo	34	52	356	9,55	14,6
BP	Atol das Rocas	54	120	356	15,17	33,7
BP	Fernando de Noronha	63	131	356	17,70	36,8
BP	Trindade	74	85	356	20,79	23,8
TEA	Cabo Verde	67	207	403	16,63	51,3
TEA	São Tomé	65	250	403	16,13	62,2

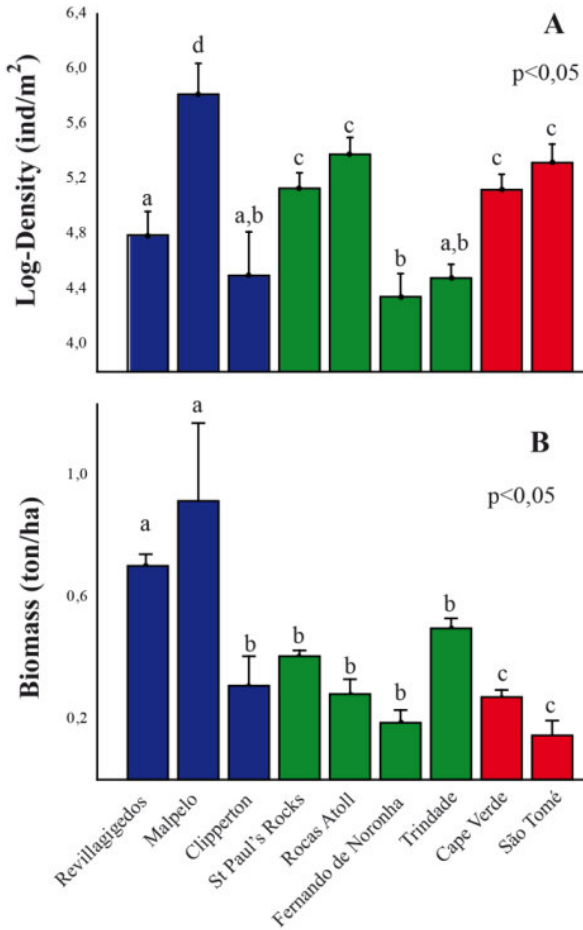


Figura 8. (A) Análises de variância (ANOVA) do logaritmo da densidade (ind/100m²), (B) Análises Kruskal-Wallis para cada ilha oceânica. As cores nas barras se referem às diferentes províncias biogeográficas. Letras iguais representam grupos homogêneos identificados pela prova de Tukey. (●) Pacífico Oriental Tropical (●) Provincia Brasileira (●) Cape Verde.

Para todas as comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas oceânicas foi observado um padrão de distribuição da abundância similar, onde uns poucos gêneros são responsáveis pela abundância total. Em termos de densidade somente sete gêneros representaram o 76 % da densidade total, estes foram: *Chromis* (30%), *Thalassoma* (15%), *Paranthias* (9%), *Stegastes* (8%), *Melichthys* (5%), *Myripristis* (4%) *Acanthurus* (3%) e *Coryphopterus* (2%). No entanto, estes gêneros representaram diferentes proporções dentro de cada ilha (Fig. 9).

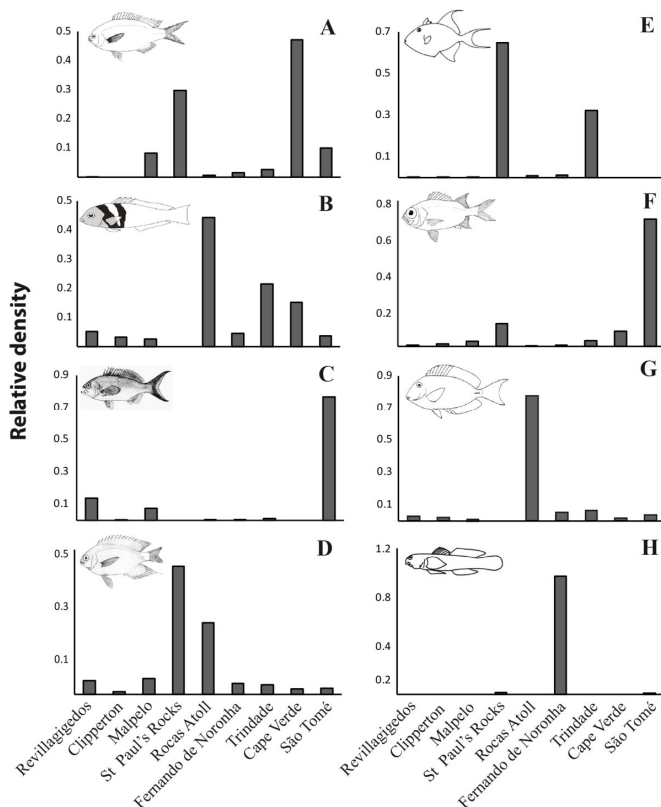


Figura 9. Densidade relativa de indivíduos por gênero que representaram o 76% da densidade total das comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas oceânicas. (A) *Chromis*, (B) *Thalassoma*, (C) *Paranthias*, (D) *Stegastes* (E) *Melichthys* (F) *Myripristis*, (G) *Acanthurus* e (H) *Coryphopterus*

Assim como a densidade a biomassa foi dominada só por 12 gêneros dos 133 observados durante todo o estudo. Estes gêneros representaram 70% da biomassa total das ilhas estudadas, sendo: *Melichthys* (20%) *Caranx* (12%), *Chromis* (9%), *Cephalopholis* (6%), *Acanthurus* e *Paranthias* (4%), *Myripristis*, *Sparisoma* e *Kyphosus* (3%) e *Holocentrus*, *Halichoeres* e *Lutjanus* (2%), tendo variado em sua importância relativa para cada ilha (Fig. 10).

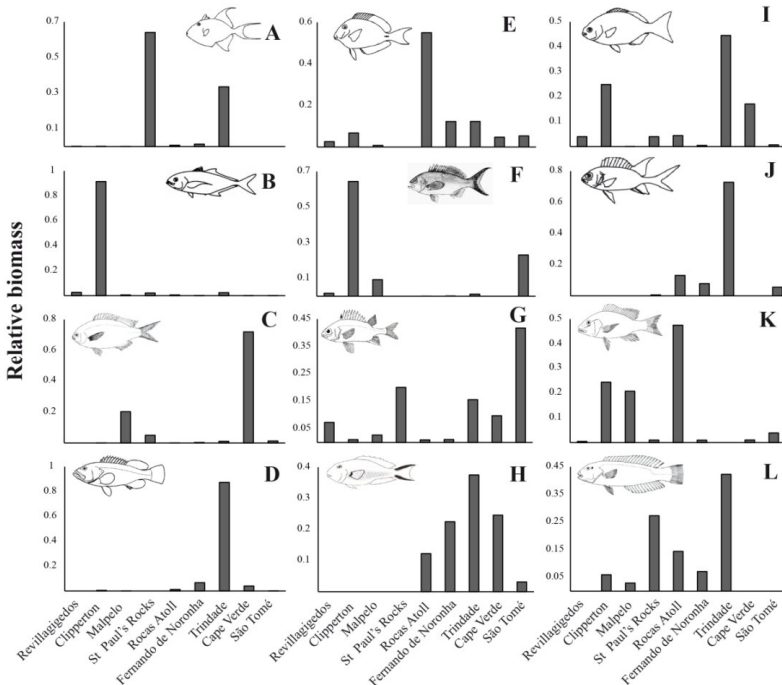


Figura 10. Biomassa relativa de indivíduos por gêneros em ton/ha, que representam 70% da biomassa total calculada para as comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas oceânicas. (A) *Melichthys*, (B) *Caranx*, (C) *Chromis*, (D) *Cephalopholis*, (E) *Acanthurus*, (F) *Paranthias*, (G) *Myripristis*, (H) *Sparisoma* (I) *Kyphosus*, (J) *Holocentrus*, (K) *Lutjanus* (L) *Halichoeres*.

Dezessete famílias de peixes recifais das 55 famílias observadas representaram 90% da abundância total observada durante todo o estudo, enquanto com relação a biomassa foram observadas 20 famílias como responsáveis por 90% da biomassa total. Segundo a análise de correspondência a explicação acumulada para os dois primeiros eixos foi de 62,3% para a densidade e 56,1% para a biomassa (Fig. 11a, b).

A estruturação das comunidades de peixes recifais em termos de famílias apresentou uma associação forte com determinadas ilhas em termos de densidade (Fig. 11a), como Pomacentridae no Arquipélago de São Pedro e São Paulo e Labridae no Atol das Rocas. Enquanto, em termos de biomassa só a família Epinephelidae apresentou uma associação clara com a ilha de Clipperton, para as outras famílias só é possível observar algumas tendências de agrupamento (Fig. 11b).

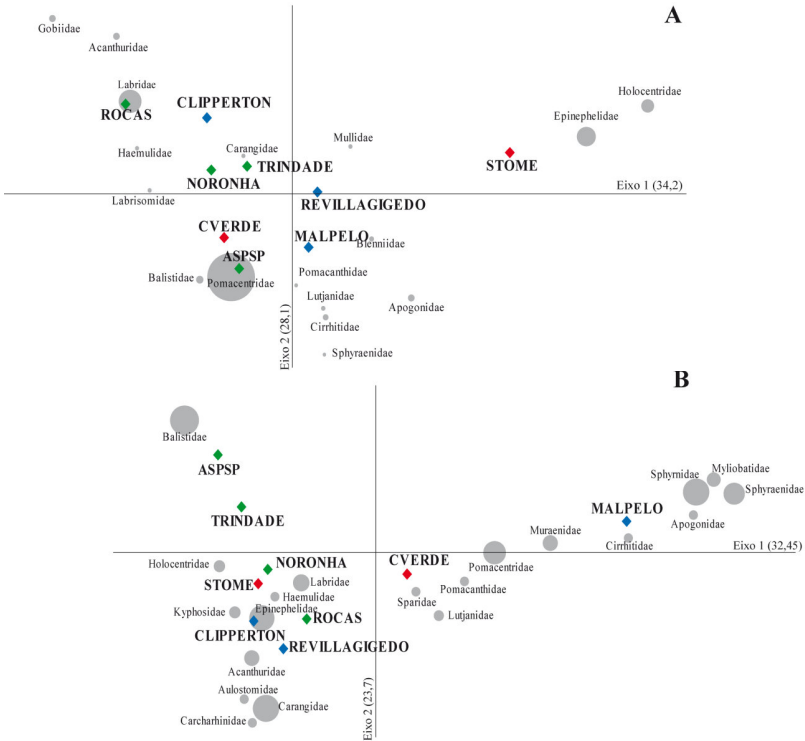


Figura 11. Análise de correspondência pelas famílias de peixes recifais que representaram 90% da densidade e biomassa total observada nos censos visuais para cada ilha oceânica. (A) Densidade média (B) Biomassa média. Os círculos são proporcionais à média da densidade e biomassa nas áreas de amostragem. As cores nos pontos referem às diferentes províncias biogeográficas. (●) Pacífico Oriental Tropical (●) Província Brasileira (●).

Grupos funcionais de peixes recifais variam em relação à densidade e biomassa entre as diferentes ilhas oceânicas?

A densidade média em termos funcionais revelou diferenças significativas entre os grupos funcionais definidos *a priori* (ANOVA FATORIAL, $F=96,58$; $p<0,01$). Espécies classificadas como zooplânctívoras (ZPLAN) compuseram 59% da densidade total de indivíduos de todas as ilhas tendo sido o grupo funcional mais abundante para oito das nove ilhas estudadas, exceto em Clipperton.

O segundo grupo funcional dominante foram os predadores inferiores (LLC) com 15% da densidade total, seguido de espécies classificadas como herbívoros/detrítivas de pequeno porte (SHD) 13%, Onívoros (OMN) com 10%, herbívoros/detrítivos de grande porte (LHD) 2,3% e finalmente os predadores de topo (APR) com 0,5% (Fig. 12).

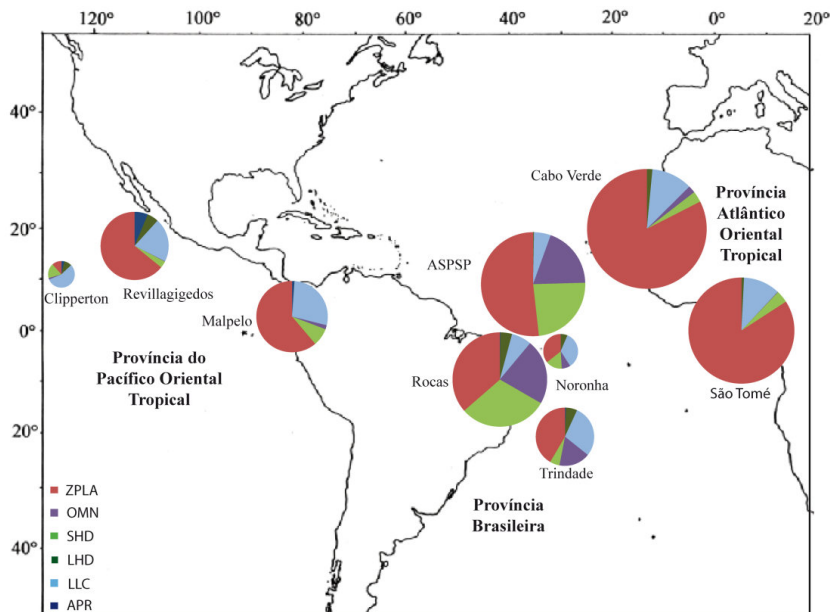


Figura 12. Densidade média de peixes recifais (ind/100m²) agrupados funcionalmente nas diferentes ilhas oceânicas. ZPLAN= Zooplactívoros, OMN=Onívoros, SHD=herbívoros/detrítivos de pequeno porte, LHD=herbívoros/detrítivos de grande porte, LLC=Predadores inferiores e APR= Predadores de topo. Os círculos são proporcionais à média da densidade observada para cada ilha.

A estruturação funcional das ilhas diferiu com relação a sua densidade ($p < 0,05$; Tukey HSD) (Fig. 13). As espécies agrupadas como ZPLAN dominaram principalmente nas ilhas de Malpelo, Cabo Verde e São Tomé (Fig. 13a), enquanto as ilhas de Clipperton e Trindade foram as ilhas com o menor número de indivíduos por unidade de área neste grupo funcional ($p < 0,01$ respectivamente; Tukey HSD).

Espécies OMN no arquipélago de São Pedro e São Paulo e na ilha de Atol das Rocas apresentaram o maior número de indivíduos por 100m², enquanto a ilha de São Tomé contou com o menor número de indivíduos classificados neste grupo funcional (Fig. 13b).

Espécies classificadas como comedoras de algas e detritos de pequeno porte (SHD) apresentaram o maior número de indivíduos por unidade de área no Atol das Rocas (Fig. 13c; $p < 0,01$; Tukey HSD). Enquanto, as espécies de maior porte (LHD) apresentaram densidade similar em sete das nove ilhas, exceto nas ilhas de Malpelo e no Arquipélago de São Pedro e São Paulo, onde foi observado o menor número de indivíduos em 100m² (Fig. 13d).

Predadores inferiores (LLC) nas ilhas Revillagigedos, Clipperton e Malpelo, apresentaram as maiores diferenças com respeito às outras ilhas (Fig. 13e; $p < 0,05$; Tukey HSD). Esta tendência também é observada no grupo funcional APR, o qual apresentou o maior número de indivíduos por unidade de área nas ilhas anteriores ilhas (Fig. 13f; $p < 0,05$; Tukey HSD).

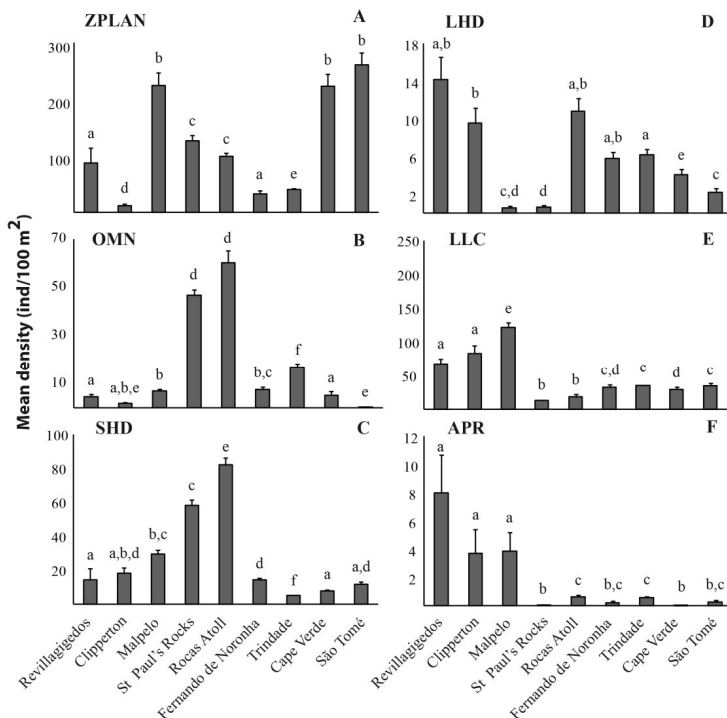


Figura 13. Análise de variância fatorial da densidade média das espécies de peixes recifais (ind/100m²) agrupadas funcionalmente para cada ilha oceânica. ZPLAN= Zooplantívoros, OMN= Onívoros, SHD= herbívoros/detrítivos de pequeno porte, LHD=herbívoros/ detritívoros de grande porte, LLC=Predadores inferiores e APR= Predadores de topo. Letras iguais representam grupos homogêneos identificados pela prova de Tukey.

A biomassa média dos diferentes grupos funcionais apresentou diferenças significativas entre as ilhas estudadas (ANOVA FATORIAL, $F=27,18$; $p<0,05$). Espécies ZPLAN representaram uma maior contribuição na biomassa nas ilhas de São Tomé com 63%, Cabo Verde com o 56% e Malpelo com 28%. No Arquipélago São Pedro e São Paulo espécies OMN dominaram com 80% da biomassa calculada, para a ilha da Trindade também apresentaram uma contribuição importante na biomassa com o 29%, já para outras ilhas este grupo se comportou de maneira mais homogênea com respeito aos outros grupos funcionais (Fig. 14).

O grupo funcional de SHD apresentou uma contribuição similar para biomassa entre as ilhas de Clipperton com 13% Revillagigedo e Malpelo com 5%. Para quase todas as ilhas localizadas entre BP e TEA a contribuição desse grupo funcional para a biomassa foi menor do que 7%, exceto para o Atol das Rocas, onde contribuiu com 16% da biomassa total (Fig. 14). Espécies classificadas como LHD compuseram 16% da biomassa em seis das nove ilhas. A ilha de Malpelo e Arquipélago de São Pedro e São Paulo apresentaram menos do que 2% da biomassa nesse grupo trófico, enquanto Fernando de Noronha apresentou 46%.

Espécies classificadas como LLC apresentaram uma contribuição superior a 30% da biomassa total para oito das nove ilhas, só foi observada uma baixa contribuição no Arquipélago de São Pedro e São Paulo com 7%. Finalmente espécies APR foram mais significativas para as ilhas de Malpelo com 46%, Revillagigedo com 40% e Clipperton com 23%. Outras ilhas como Arquipélago de São Pedro e São Paulo e Cabo Verde, apresentaram menos de 2% da biomassa por esse grupo funcional (Fig. 14).

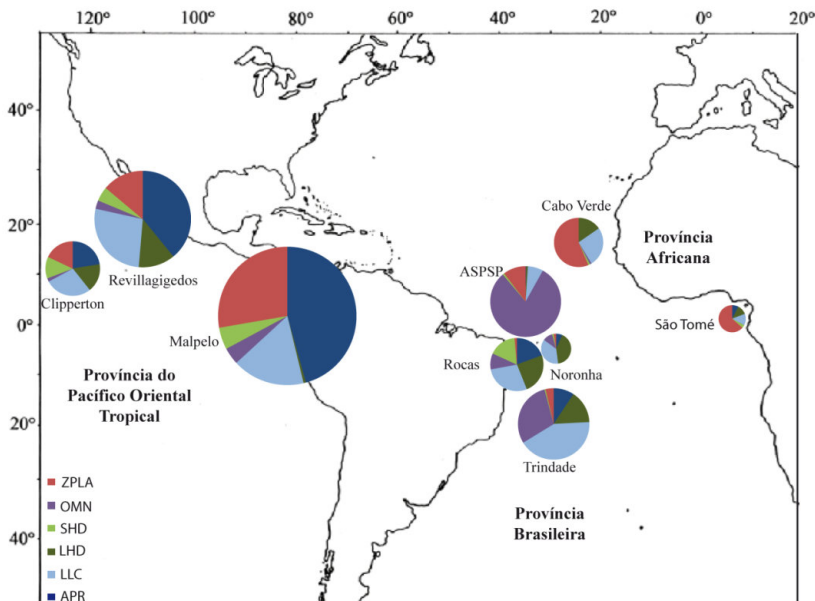


Figura 14. Biomassa média de peixes recifais (ton/ha) agrupados funcionalmente nas diferentes ilhas oceânicas. ZPLAN= Zooplantívoros, OMN=Onívoros, SHD=herbívoros/detrítivos de pequeno porte, LHD= herbívoros/detrítivos de grande porte, LLC= Predadores inferiores e APR= Predadores de topo. Os círculos são proporcionais à média da densidade observada para cada ilha.

A grande variação em termos de biomassa nos grupos funcionais, se mantém entre os mesmo grupos dentro das diferentes ilhas. As espécies agrupadas como ZPLAN na ilha de Malpelo apresentaram a maiores diferenças em termos de biomassa com respeito às outras ilhas ($p < 0,05$; Tukey HSD). Entre as ilhas de Revillagigedos, Cabo Verde e São Tomé se observaram uma contribuição similar da biomassa para este grupo funcional (Fig. 15a). Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Atol das rocas, Fernando de Noronha e Trindade formaram o grupo com a menor biomassa de espécies ZPLAN ($p < 0,01$; Tukey HSD)

Espécies OMN no arquipélago de São Pedro e São Paulo apresentaram a maior contribuição e diferenças de biomassa com respeito às outras ilhas ($p < 0,05$; Tukey HSD). A ilha da Trindade, contou com a segunda maior biomassa (Fig. 15b). As ilhas restantes apresentaram importância semelhante dos OMN ($p < 0,05$; Tukey HSD).

Espécies agrupadas funcionalmente como SHD apresentaram a maior biomassa nas ilhas do TEP, sendo as ilhas de Clipperton e Malpelo grupos independentes com as maiores diferenças em biomassa com respeito às outras ilhas ($p < 0,05$; Tukey HSD). A ilha de Revillagigedos que apresentou também uma alta biomassa se agrupa com Atol das Rocas ($p < 0,01$; Tukey HSD). Enquanto, as ilhas restantes apresentaram uma biomassa baixa agrupando-se e sem diferenças significativas em termos de biomassa (Fig. 15c; $p < 0,01$; Tukey HSD).

Espécies LHD apresentaram biomassa similar entre quase todas as ilhas exceto o Arquipélago de São Pedro e São Paulo, onde foi observada menor biomassa e as diferenças mais significativas com respeito às outras ilhas (Fig. 15d; $p < 0,01$; Tukey HSD). Espécies LLC apresentaram biomassa similar entre quase todas as ilhas, exceto a ilha Revillagigedos a qual apresentou as maiores diferenças com respeito às outras ilhas em termos de biomassa ($p < 0,05$; Tukey HSD).

Finalmente para as espécies agrupadas como APR, houve uma maior contribuição nas ilhas de Revillagigedos, Clipperton e principalmente em Malpelo, onde foram observadas as diferenças mais significativas com respeito às outras ilhas ($p < 0,05$; Tukey HSD). Outras ilhas como Cabo Verde, São Tomé e o Arquipélago apresentaram a menor biomassa observada para este grupo funcional (Fig. 15f).

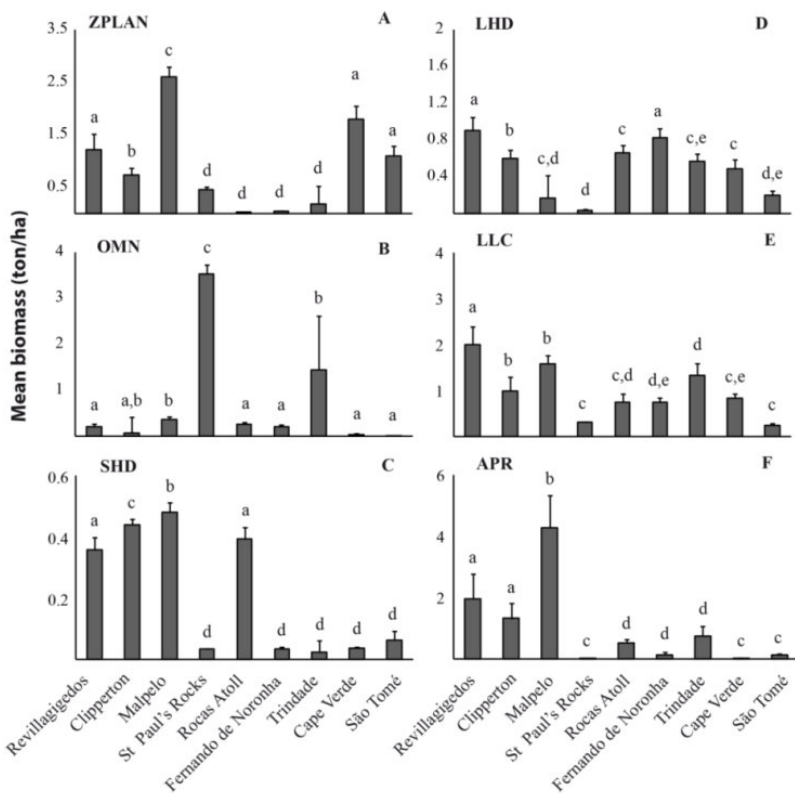


Figura 15. Análise de variância fatorial da biomassa média das espécies de peixes recifais (ton/ha) agrupadas em termos funcionais para cada ilha oceânica. ZPLAN= Zooplantívoros, OMN=Onívoros, SHD= herbívoros/ detritívoros de pequeno porte, LHD=herbívoros/detritívoros de grande porte, LLC=carnívoros inferiores e (APR) Predadores de topo. Letras iguais representam grupos homogêneos identificados pela prova de Tukey.

Atributos das comunidades de peixes recifais tales como densidade e biomassade grupos funcionais são influenciados por fatores físicos e antropicos?

A densidade e a biomassa de grupos funcionais das comunidades de peixes recifais não foram influenciadas pelos fatores físicos o antrópicos considerados como pode ser observado a partir do modelo linear generalizado mixto (GLMM) (Tabela 6).

Tabela 6. Resumo do modelo linear generalizado misto (GLMM) para a Densidade e Biomassa das comunidades de peixes recifais das ilhas estudadas em relação às variáveis físicas e antrópicas.

Variáveis	Densidade			Biomassa		
	Estimado	s.e	<i>p</i>	Estimado	s.e	<i>p</i>
Intercepto	5,77	3,51	1,64	178	400	0,44
TSM	0,18	0,12	1,46	6,6	14	0,47
PP	0,32	1,39	0,23	359	148	2,43
Área	0,05	0,19	0,3	2,7	21,1	0,13
Distancia recife mais próximo	0,001	0,004	0,4	0,06	0,04	1,31
Densidade Humana	0,004	0,003	1,26	0,1	0,3	0,33
Estado de Proteção	0,09	0,11	0,84	4,9	12,3	0,4

DISCUSSÃO

Os gêneros de peixes recifais observados durante os censos visuais se agrupam dentro das províncias propostas por Briggs (1974)?

A separação das nove ilhas em três grupos como foi observado nosso estudo reflete a influência dos processos históricos e geográficos na separação da diversidade de peixes recifais dentro das províncias biogeográficas propostas por Briggs (1974). Este agrupamento é originado principalmente pela formação do Istmo de Panamá formado faz 3,6 milhões de anos, o qual separou o Pacífico do Atlântico (Mora & Robertson, 2005) e pela existência da barreira central do Atlântico, a qual divide o Atlântico em uma porção ocidental e outra oriental (Floeter *et al.*, 2008).

Apesar de estas barreiras geográficas serem as principais responsáveis pelas diferenças no pool regional, em nosso estudo foi possível observar um considerável grau de similaridade entre a Província Brasileira e o Atlântico Oriental Tropical. Este grau de similaridade é associado à capacidade de algumas espécies em ultrapassar a Barreira Central do Atlântico e colonizar novos ambientes. Um exemplo recente dessa transposição é o caso de *Acanthurus*

moronviae, uma espécie típica do Atlântico Tropical Oriental, mas conseguiu colonizar a Província Brasileira (Luiz-Junior *et al.*, 2004).

As espécies que conseguem cruzar a Barreira Central do Atlântico geralmente apresentam características biológicas específicas como alta capacidade natatória, longo período de duração larval e tamanho corporal grande (Luiz *et al.*, 2012). No entanto, na grande maioria dos casos nos quais são reportadas espécies dentro de novas áreas de ocorrência se associa a dois fatores principalmente: o primeiro à capacidade de alguns indivíduos de viver as primeiras etapas de vida sobre estruturas flutuantes de origem naturais ou artificiais as quais são arrastados por correntes marinhas (Luiz *et al.*, 2012; Bender *et al.*, *in press*) e atividades humana capazes de introduzir novas espécies em novos ambientes, como por exemplo o caso do peixe-leão no Caribe (Kulbicki *et al.*, 2012).

O alto índice de similaridade observado entre as ilhas de Fernando de Noronha e Atol das Rocas na província brasileira reflete a pouca distância entre elas (145km). Segundo Floeter *et al.* (2008) estas duas ilhas podem ser consideradas como a mesma unidade pois existem poucas diferenças na estrutura das comunidades de peixes recifais que coexistem em cada ilha. O considerável grau de conectividade entre as comunidades das duas ilhas poderia sugerir que estas formam uma metacomunidade.

Diferentemente dessas, as ilhas de Clipperton e o Arquipélago de São Pedro e São Paulo apresentaram o menor índice de similaridade com as outras ilhas em suas respectivas províncias. Este baixo índice de similaridade poderia ser associado ao grau de isolamento destas ilhas com outros ambientes recifais próximos ou o continente, mas também atributos e comportamentos específicos das espécies que permitem que algumas espécies tenham sucesso ao colonizar outros ambientes (Luiz *et al.*, 2012). Dessa forma, fatores locais como a área e tipos de habitat disponível podem influenciar as comunidades de peixes recifais em lugares isolados como ilhas oceânicas.

A riqueza de peixes recifais em ilhas oceânicas responde aos efeitos da área e ao grau de isolamento?

A riqueza de espécies de peixes recifais observada tanto nos censos visuais como a reportada na literatura (Cheklist) responderam positivamente em relação à área de plataforma rasa disponível, corroborando o padrão observado na teoria de biogeografia de ilhas por MacArthur & Wilson (1967). Esta relação positiva é associada aos processos que ocorrem em uma escala local (e.g. existência de recursos ou densidade de indivíduos), pode-se destacar as interações entre as espécies (e.g. predação e competição) e a plasticidade comportamental e alimentar das espécies (Connor & McCoy, 2000).

O grau de isolamento das ilhas oceânicas em nosso estudo apresentou uma relação negativa com a riqueza de espécies de peixes recifais, sendo contrário ao proposto para outros organismos no âmbito da Teoria de Biogeografia de Ilhas por MacArthur & Wilson (1967). Isto possivelmente se deve ao fato de que peixes recifais apresentam atributos específicos que permitem ultrapassar barreiras físicas como a distância (isolamento) e colonizar novos ambientes (Luiz *et al.*, 2012). O tempo de duração larval é um desses atributos, pois este determina a distância que novos indivíduos podem permanecer nas primeiras camadas de água e assim percorrer grandes distâncias (Mora *et al.*, 2011). A capacidade de nataçãoe tamanho corporal são também dois atributos importantes do tipo morfofuncional para a dispersão das espécies no ambiente marinho, pois espécies com grande capacidade natatória e de grande porte podem alcançar ambientes isolados como ilhas oceânicas (Bessudo *et al.*, 2011).

Espécies com distribuição restrita representam maior densidade e biomassa que espécies com distribuições mais amplas para se manter em sítios isolados?

As espécies consideradas como endêmicas locais neste estudo, em geral apresentaram uma baixa proporção de endemismo em relação a outras ilhas do Atlântico central como Ascensão e Santa Helena e no Pacífico Central como as ilhas de Hawaii (Robertson, 2001). Estas diferenças são principalmente relacionadas aos diferentes processos históricos de colonização, imigração, especiação e extinção que cada ilha tem sofrido (Floeter *et al.*, 2008, Hortal *et al.*, 2012). Estas ilhas apresentam o maior isolamento do planeta, historicamente favorecendo

os processos de especiação e endemismo. Esta relação positiva já foi observada na Teoria de Biogeografia de Ilhas proposta por MacArthur & Wilson (1967) e pode ser explicada a partir da diminuição do fluxo gênico das comunidades que habitam as ilhas com alto grau de isolamento, favorecendo os processos de evolução divergente (Mayr, 1977; Mora *et al.*, 2003). Outros estudos têm evidenciado que a presença de algumas espécies endêmicas em determinadas localidades é simplesmente uma consequência dos processos históricos e geográficos (barreiras geográficas) que reduziram suas áreas de distribuição na parte continental, este tipo de espécies são conhecidas como espécies paleoendêmicas (Whittaker, 1998; Sadler, 1999).

O panorama até agora observado para as espécies endêmicas locais muda em termos de densidade, pois foi observado que espécies endêmicas locais como *Thalassoma robertsoni*, *Stegastes baldwini* em Clipperton e *Chromis lubbocki* em Cabo Verde, contribuíram com mais de 40% da densidade total de peixes recifais. Esta alta densidade de espécies endêmicas locais pode ser explicada a partir de uma elevada taxa de auto-recrutamento e sobrevivência a qual tem sido reportada para estas espécies (Domingues *et al.*, 2005; Mora *et al.*, 2011). Segundo Robertson (2001), espécies de peixes recifais em lugares isolados têm uma alta taxa de auto-recrutamento, como um dos mecanismos para manter seus números populacionais estáveis e não entrar em processo de extinção. No entanto, para a grande maioria de peixes recifais a taxa de mortalidade durante os primeiros estádios de vida é alta levando a um baixo número de indivíduos que chegam ao estágio adulto (Lester *et al.*, 2007). Esta poderia ser a causa da baixa densidade de espécies endêmicas locais observadas para as outras ilhas.

A grande maioria de espécies endêmicas locais observadas durante os censos visuais apresentaram o tamanho corporal pequeno (3 a 20 cm), pelo qual sua contribuição em termos de biomassa foi baixa para sete das nove ilhas (Fig. 6c). Clipperton e Cabo Verde foram as únicas ilhas que apresentaram uma biomassa de endêmicos locais alta, associada principalmente à alta densidade destes indivíduos, os quais compensam seu tamanho corporal pequeno com uma alta abundância (formação de cardumes com milhares de indivíduos). Este tipo de troca ecológica “*Trade-off*” é raramente observado para peixes recifais, pois geralmente espécies de pequeno porte sozinhas não representam uma densidade suficientemente alta, como para contribuir significativamente

na biomassa total (Floeter *et al.*, 2001; Joyeux *et al.*, 2001; McGill *et al.*, 2007).

A composição de espécies dentro de cada uma das ilhas oceânicas estudadas foi representada principalmente por espécies consideradas como cosmopolitas, exceto para as ilhas localizadas no Pacífico Oriental Tropical (Revillagigedos, Clipperton e Malpelo). Nestas localidades, as espécies endêmicas regionais apresentaram uma riqueza, densidade e biomassa similar ou maior que a observada para espécies cosmopolitas. Esta variação no padrão observado para as outras ilhas se associa ao alto grau de isolamento que o TEP apresenta (Briggs, 1974; Robertson & Cramer, 2009), pois esta região encontra-se isolada do Caribe pelo Istmo de Panamá, do Indopacífico pela barreira central do Pacífico, do Pacífico norte pela corrente do Golfo da Califórnia e do Pacífico Sul pela corrente de Humboldt, o qual contribuiria ao alto endemismo regional observado (Mora & Robertson, 2005b, Robertson & Cramer, 2009).

As comunidades de peixes recifais de ilhas oceânicas variam em termos de riqueza, densidade e biomassa?

As comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas estudadas em geral apresentaram uma baixa porcentagem na riqueza de espécies em relação ao pool regional de espécies de peixes recifais reportado para cada província (Tabela 5). Este baixo número de espécies pode ser atribuído aos diferentes processos históricos que tem interferido na estruturação das comunidades de peixes recifais tais como períodos de glaciações da terra, os quais são responsáveis pelas extinções em massa das comunidades de peixes recifais tropicais (Briggs, 1966), e pela idade geológica da ilha, pois ilhas mais velhas em geral apresentam uma maior riqueza de espécies (Badano *et al.*, 2005). Além destes processos históricos, as ilhas oceânicas têm sofrido também com os efeitos dos processos geográficos como a formação de barreiras físicas, as quais são responsáveis pelas diferentes taxas de diversificação e especiação que são observadas para cada região, pois o nível de isolamento afeta diretamente os processos que determinam a riqueza de espécie (Briggs, 1974; Rocha *et al.*, 2005; Floeter *et al.*, 2008; Briggs & Bowen, 2012).

O Arquipélago de São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas (BP) e Clipperton (TEP), segundo as curvas de rarefação, foram às ilhas com o menor número de espécies em relação às outras ilhas (Tabela 5). Este

resultado é associado a duas possíveis causas a primeira delas se relaciona com a interação entre a baixa disponibilidade de área de plataforma rasa e ao alto grau de isolamento (Rosa & Moura, 1997; Feitosa *et al.*, 2003; Vaske *et al.*, 2005) e a segunda à baixa heterogeneidade de ambientes que foram observados nestas ilhas em comparação às outras como Malpelo e Trindade, as quais apresentam uma maior área, riqueza e diversidade de ambientes recifais tanto biogênicos como rochosos. Esta relação tem sido amplamente observada em diversos estudos, os quais têm mostrado que localidades com alta heterogeneidade ambiental apresentam comunidades altamente ricas (Aburto-Oropeza & Balart, 2001; García-Charton & Pérez-Ruzafa, 2001).

As diferenças observadas no número de indivíduos registrados em 100 m² (densidade) entre as diferentes ilhas refletiram as particularidades históricas e geográficas que cada uma apresenta. Apesar das ilhas estarem agrupadas dentro das diferentes províncias biogeográficas, não foi possível observar algum tipo de semelhança em termos de densidade por província. Ao comparar a ilha que apresentou a maior densidade (Malpelo com 959 ind/100m²), com outras ilhas de características geológicas similares e localizadas dentro da mesma província como a ilha do Coco na Costa Rica (670 ind/100m²; Friedlander *et al.*, 2012), observa-se que a ilha de Malpelo continua apresentando a maior densidade, a qual é associada à alta quantidade de indivíduos do gênero *Chromis* (Fig. 9). Apesar da ilha de Malpelo apresentar uma alta densidade esta foi menor do que observada nas Ilhas do Hawaii no Pacífico Central (Friedlander & DeMartini, 2002). As ilhas que apresentaram a menor densidade de indivíduos (Clipperton e Fernando de Noronha) foram as ilhas menos amostradas, o que pode afetar diretamente a estimativa da densidade total (Palacios & Zapata, 2011).

O padrão de distribuição da abundância observado nas diferentes comunidades de peixes recifais, no qual alguns gêneros são responsáveis por uma grande proporção da abundância, é comumente observada para várias comunidades de peixes recifais de diferentes províncias (Aburto-Oropeza & Balart, 2001; García-Charton & Pérez-Ruzafa, 2001; Floeter *et al.*, 2001; 2004, McGill *et al.*, 2007). Este padrão de distribuição tem sido descrito como um modelo log-Normal característico de comunidades altamente diversas (Magurran, 1988). Apesar de que alguns gêneros foram responsáveis por mais do 70% da densidade total

observada, estes apresentaram uma distribuição heterogênea entre as ilhas (Fig. 9), indicando que a estruturação das comunidades de peixes recifais é atribuído principalmente às condições locais que atuam sobre as ilhas tais como: temperatura, correntes marinhas, produtividade primária, ondulação, transparência da água, complexidade entre outras (Ferreira *et al.*, 2001; Garcia-Charton *et al.*, 2004; Floeter *et al.*, 2007; Krajewski & Floeter, 2011).

A biomassa calculada das comunidades de peixes recifais nos diferentes pontos de amostragem apresentou uma variação ao nível das províncias e ao nível das ilhas, esta variação encontra-se associado, múltiplos fatores incluindo processos naturais e ação humana. Alguns destes processos naturais são observados com frequência nas ilhas de Revillagidos, Malpelo e Clipperton no TEP onde ainda é possível ver grandes cardumes de espécies de grande porte como tubarões, garoupas e xaréis, sendo estas espécies as principais responsáveis pela alta biomassa calculada nestas ilhas (7,05; 9,3 e 3,56 ton/h, respectivamente).

Estes altos valores de biomassa observados para estas ilhas correspondem a alguns dos mais altos reportados para outras localidades que incluem algumas ilhas oceânicas e áreas marinhas protegidas, os quais são considerados atualmente como áreas pristinas tais como Isla del Coco: 7,8 ton/ha (Friedlander *et al.*, 2012), Ilhas do norte de Hawaii 4,3ton/ha (Friedlander & DeMartini, 2002) e Cabo Pulmo 4,24 ton/ha (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011). Outro fator natural importante na alta biomassa observada nas ilhas oceânicas localizadas no TEP é o grau de isolamento e as condições extremas na parte terrestre das ilhas, ambos funcionando como fatores que dificultam o acesso a embarcações e o estabelecimento de populações humanas.

As ilhas localizadas na província brasileira também apresentam uma biomassa de peixes recifais alta, principalmente para as ilhas de Trindade (4,88 ton/ha) e São Pedro e São Paulo (4,37 ton/ha). Esta alta biomassa pode ser comparada com ilhas mencionadas anteriormente consideradas como pristinas. No entanto, alguns estudos sugerem que a biomassa observada nestas ilhas já foi similar à observada no TEP, mas foi reduzida pela sobrepesca de espécies de grande porte como tubarões no século passado (Luiz & Edwards, 2011, Pinheiro *et al.*, 2011). Atualmente a biomassa destas duas ilhas está constituída principalmente por alguns gêneros (Fig. 10), os quais estariam compensando em termos

de biomassa a falta de grandes espécies como é caso de *Melichthys niger* a qual é a espécie com maior contribuição na densidade e biomassa no arquipélago de São Pedro e São Paulo.

Apesar do Atol das Rocas ser a única ilha em apresentar o maior estado de proteção ambiental no Brasil (Reserva marinha), sua biomassa total 3,22 ton/ha, foi menor à observada que para as ilhas de Trindade e São Pedro e São Paulo. Isto provavelmente se deve a uma combinação de fatores, como o fato dos ambientes amostrados estarem todos localizados no interior do anel recifal, onde a complexidade ambiental é relativamente baixa e as variações ambientais devido a mudanças de maré extremas. Além disso, alguns desses ambientes configuram ambientes pouco acessíveis para espécies de grande porte devido ao pequeno volume de água na maré baixa. Amostragens considerando a parte externa do anel recifal poderiam resultar em um padrão diferente com relação à biomassa dessas localidades. Outro fator importante que poderia influenciar de forma negativa a biomassa observada é o fato que espécies de grande porte como alguns Tubarões, garoupas e xaréis migram para outras ilhas próximas como Fernando de Noronha a 145 km, pelo qual não são consideradas dentro do amostragem. Este tipo de comportamento é bastante comum entre espécies grandes as quais percorrem diferentes ambientes em procura de comida, refúgio ou reprodução (Bessudo *et al.*, 2011).

As ilhas de Fernando de Noronha, Cabo Verde e São Tomé foram as únicas ilhas com populações humanas estabelecidas, que provavelmente está relacionado com a baixa biomassa observada em relação às outras ilhas deste estudo. Esta relação de causa e efeito tem sido observada por alguns estudos, os quais enfatizam que populações próximas à costa explorarem com maior intensidade seus recursos costeiros, reduzindo de forma drástica a biomassa dos sistemas marinhos em particular dos recifais (Mora *et al.*, 2011; Richards *et al.*, 2012).

As famílias das comunidades de peixes recifais de forma geral apresentaram uma distribuição heterogêna, sem nenhum padrão claro de associação que agrupe as famílias em torno de uma ilha em particular como foi observado na análise de correspondência (Fig. 11), isso é devido a que quase todas as famílias observadas durante este estudo são compartilhadas entre as três províncias. Segundo Floeter *et al.* (2008) as diferenças entre as províncias estudadas são principalmente no nível de

gênero e espécie, só uma família não é compartilhada entre as províncias comparadas. Esta família é Sparidae, a qual apresentou seu centro de origem no Atlântico depois do fechamento do istmo de Panamá, pelo qual não conseguiu colonizar o TEP (Orrell & Carpenter, 2004).

Apesar de que não foi observado um padrão claro na distribuição das famílias por ilha, foram observadas algumas afinidades como foi o caso das famílias como Pomacentridae e Labridae as quais apresentaram em termos de densidade uma associação forte com as ilhas de São Pedro e São Paulo e Atol das Rocas. Isto é devido à alta densidade destes indivíduos nestas ilhas. Em termos biomassa também foi observado alguns agrupamentos com relação às ilhas, por exemplo, a família de Carangidae apresentou uma forte associação com a ilha de Clipperton, enquanto a família de Balistadae apresentou uma afinidade maior com São Pedro e São Paulo, devido à alta contribuição da espécie *Melichthys niger* na biomassa total desta ilha (cerca de 80%). Outras famílias como *Sphyraenidae* e *Sphyrnae* estiveram mais associadas com a ilha Malpelo devido à abundância de cardumes de *Sphyraena idiaestese* de tubarões martelo. Esta alta variação na estruturação e distribuição das famílias está sugerindo novamente que a estruturação das comunidades de peixes recifais é determinada principalmente pelos processos locais (Ferreira *et al.*, 2001; Garcia-Charton, *et al.*, 2004, Floeter *et al.*, 2007).

Grupos funcionais de peixes recifais variam em relação à densidade e biomassa entre as diferentes ilhas oceânicas?

As comunidades de peixes recifais nas diferentes ilhas apresentaram em termos de densidade foi dominado por espécies classificadas como zooplânctívoras, as quais formam grandes cardumes. Essas espécies são favorecidas por características ambientais como transparência da água, alta exposição às ondas e profundidade (Ferreira *et al.*, 2004; Floeter *et al.*, 2007; Krajewski & Floeter, 2011). No entanto, esta situação muda em relação a biomassa, pois só as ilhas de Cabo Verde e São Tomé continuam apresentam um predomínio de espécies zooplânctívoras, isto possivelmente devido duas razões: a primeira se relaciona com a alta produtividade primária que estas ilhas podem apresentando devido às correntes das Canárias para Cabo Verde e as Correntes de Bengala e Equatorial para São Tomé; e a segunda razão que poderia explicar a alta biomassa deste grupo funcional se relaciona com atividades humanas como a pesca em ambientes recifais,

que normalmente se concentra em indivíduos de grande porte, deixando de lado indivíduos de pequeno porte como os zooplânctívoros.

Espécies classificadas como onívoras apresentaram uma maior contribuição na densidade e biomassa nas ilhas de São Pedro e São Paulo, Atol das Rocas e Trindade, causada pela presença de uma espécie em particular *Melichthys niger*. Esta espécie se caracteriza por apresentar uma distribuição global e uma alta plasticidade alimentar, o qual, permite que esta espécie explore diferentes tipos de recursos (plâncton, algas, detritos) (Gasparini & Floeter, 2001; Feitoza *et al.*, 2003; Kavanagh & Olney, 2006).

Espécies herbívoras de pequeno porte foram representadas principalmente por espécies do gênero *Stegastes*. Se caracterizam por possuir cuidado parental (pouca dispersão), comportamentos territoriais e alimentação restrita a alguns grupos de algas mantidas dentro de um pequeno 'jardim' (Barneche *et al.*, 2008). Este gênero apresentou sua maior densidade na ilha de Atol das Rocas, a qual se caracteriza por apresentar uma área rasa maior proporcionalmente a seu tamanho total em comparação a outras ilhas. Isto favoreceria os jardins de alga que são mantidos por estas espécies, pois ao estar mais perto da superfície maior será a taxa fotossintética das algas (Fox & Bellwood, 2007). Em termos de biomassa este grupo funcional apresenta seus maiores picos nas ilhas do TEP e Atol das Rocas na BP, isto é devido a presença de outros gêneros além de *Stegastes* os quais aportam de forma significativa na biomassa total tais como *Sparisoma*, *Prionurus* e *Acanthurus*

Espécies herbívoras de grande porte de forma geral apresentaram uma baixa densidade e uma alta biomassa em todas as ilhas, especialmente devido ao fato destas espécies naturalmente apresentarem tamanhos populacionais baixos em ambientes isolados, porém com indivíduos de tamanhos corporais grandes contribuindo significativamente para a biomassa total (Ferreira *et al.*, 2004; Floeter *et al.*, 2005). Este grupo funcional foi representado principalmente em termos de densidade e biomassa por três gêneros *Acanthurus*, *Kyphosus*, e *Sparisoma*, os quais tiveram uma alta contribuição nas ilhas de Fernando de Noronha e Trindade. Esta alta contribuição concorda com o observado em alguns outros estudos (Krajewski & Floeter, 2011; Pinheiro *et al.*, 2011).

O grupo dos predadores inferiores foi o grupo funcional que apresentou um maior número de gêneros com respeito aos outros grupos, isso é devido ao fato das espécies agrupadas aqui possuírem uma alta diversidade ecomorfológica o que os permite explorar vários tipos de presa (Ferreira *et al.*, 2004). Este grupo foi mais representativo em termos de densidade nas ilhas do TEP, devido uma razão: 1) à formação de possíveis grandes agregações de espécies dos gêneros *Cephalopholis*, *Dermatolepis*, *Ephinephelus*, *Caranx* e *Seriola*, as quais se reúnem nestas ilhas para reprodução ou alimentação (Quimbayo *et al in press*). Pelo contrário, as ilhas localizadas na BP e TEA apresentam uma baixa densidade de LLC provavelmente devido à atividade humana (pesca) durante este último século o qual tem reduzido drasticamente as espécies que se agrupam dentro desta categoria funcional (Luiz & Edwards, 2011).

Apesar de observar uma densidade menor para o grupo funcional LLC no BP e TEA em relação às ilhas do TEP, a biomassa dos indivíduos observados durante os censos foi parecida entre as diferentes ilhas. Esta biomassa pode ser associada à presença de mais indivíduos de grande porte nas ilhas de BP e TEA, o qual compensaria a baixa densidade deste grupo (Ferreira *et al.*, 2004). Finalmente, as espécies predadoras de topo (APR) apresentaram uma densidade mais baixa em relação aos outros grupos funcionais em todas as ilhas. Entretanto, em termos de biomassa, as ilhas localizadas no TEP apresentaram os valores mais altos. Estes altos valores podem ser comparados com áreas consideradas como pristinas (Friedlander & DeMartini, 2002; Friedlander *et al.*, 2012; Aburto-Oropeza *et al.*, 2011), deve-se especialmente à presença de grandes predadores como tubarões nessas ilhas. Isso é um reflexo de uma menor exploração histórica dessas ilhas com relação ao TEA e a BP, regiões nas quais a pesca de grandes predadores tem sido muito mais pervasiva, tem levando a extinção local de espécies como foi o caso dos tubarões no Arquipélago de São Pedro e São Paulo (Luiz & Edwards, 2011).

Atributos das comunidades de peixes recifais tales como densidade e biomassa de grupos funcionais são influenciados por fatores físicos e antropicos?

A densidade e biomassa das comunidades de peixes recifais em ilhas oceânicas não apresentaram nenhuma relação com os fatores físicos como produtividade primária e temperatura, como tem sido observada para outros organismos marinhos. Esta falta de relação com a produtividade primária pode ser associada à perda e dissipação de energia quando ingressa no sistema marinho e passa através dos diferentes níveis trópicos que compõem os ambientes marinhos (Mittelbach *et al.*, 2001) ou simplesmente pela ineficiência dos métodos atuais para estimar esta variável física.

Apesar de que nosso estudo não revelou uma influência direta da densidade humana sobre as densidade e biomassa de peixes recifais das diferenças ilhas. Ao detalhar de forma separa cada ilha em relação a sua densidade e biomassa total, é possível observar que a biomassa diminuiu nas ilhas onde existem populações humanas estabelecidas como foram o caso de Cabo Verde, São Tomé e Fernando de Noronha. Esta relação tem sido observada em diversos estudos de incluem escalas locais e regionais (Mora *et al.*, 2011; Bellwood *et al.*, 2012). Dessa forma acreditamos que considerar a biomassa de peixes em geral como uma medida de funcionamento ecossistêmico, ou como uma medida do estado de saúde dos ecossistemas marinhos, seja uma forma mais adequada para conhecer a fragilidades de ambientes isolados como ilhas oceânicas

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As comunidades de peixes recifais observados nas diferentes ilhas oceânicas se agrupam nas províncias biogeográficas propostas por Briggs (1974), exibindo a influência dos processos históricos e geográficos na separação da composição de espécies.

A relação entre a riqueza de espécies de peixes recifais e a área de plataforma rasa das diferentes ilhas oceânicas sustenta o padrão descrito na Teoria de Biogeografia de ilhas (TBI) de MacArthur & Wilson (1967). Este padrão é associado principalmente aos processos ecológicos que ocorrem em uma escala local (interações entre as espécies). Por outro lado, a riqueza de espécies não apresentou nenhum tipo de padrão em relação ao grau de isolamento, contrário ao previsto pela TBI, possivelmente devido à capacidade de dispersão das espécies de peixes recifais para romper barreiras de distância e colonizar novos ambientes.

A baixa proporção de densidade e biomassa composta pelos endêmicos locais na maioria das ilhas não ocorreu nas ilhas de Cabo Verde e Clipperton. Estas espécies endêmicas apresentam estratégias de sobrevivência como o auto-recrutamento e a formação de cardumes que favorece a ocorrência de grandes populações.

A riqueza de espécies observada entre as diferentes ilhas variou principalmente devido ao pool regional, no entanto algumas comunidades como São Pedro e São Paulo apresentam uma baixa riqueza possivelmente associada a fatores locais como a área submersa disponível e o grau de isolamento. Medidas como a densidade e biomassa mostraram diferenças significativas entre as ilhas, algumas destas diferenças são associadas a fatores biológicos, físicos ou antrópicos.

O grupo funcional predominante em termos de densidade para todas as ilhas foi Zooplactívoros. Enquanto que a biomassa foi representada por predadores inferiores e herbívoros detritívoros de pequeno porte.

A densidade e biomassa de peixes recifais não apresentaram nenhuma relação direta com a produtividade primária (PP), isso pode ser um reflexo da pouca precisão dos métodos para medir produtividade plancônica, o qual estaria gerando uma interpretação errada da

importância da PP na biomassa da comunidade de peixes recifais outra explicação ao resultado observada é a perda de energia em cada nível trófico ser desproporcional em cada ilha. Com relação à temperatura superficial do mar também não foi possível achar nenhuma relação. Uma possível explicação para esta falta de relação é associada à pouca variação térmica entre as ilhas estudadas, pois todas elas encontram-se dentro da região tropical a qual não apresenta variações de temperatura drásticas como áreas temperadas. Apesar de não haver uma correlação direta entre a densidade humana com a densidade e biomassa de peixes, observou-se uma tendência a baixos valores da densidade e biomassa nas ilhas que sustentam populações humanas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aburto-Oropeza, O. & Balart, E.F. (2001) Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology*, **22**, 283–305.
- Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Galland, G.R., Mascarenas-Osorio, I., Sala, E. & Ezcurra, E. (2011) Large Recovery of Fish Biomass in a No-Take Marine Reserve. *Plos one*, **6**, 1–7.
- Badano, E.I., Regidor, H.A., Núñez, H.A., Acosta, R. & Gianoli, E. (2005) Species richness and strictures of ant communities in a dynamic archipelago: effects of island area and age. *Journal of Biogeography*, **32**, 221–227.
- Bates, D., Maechler, M. & Bolker, B. (2012) lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999999-0. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Barneche, D.R., Floeter, S.R., Ceccarelli, D.M., Frensel, D.M.B., Dinslaken, D.F., Mário, H.F.S. & Ferreira, C.E.L. (2008) Feeding macroecology of territorial damselfishes (Perciformes: Pomacentridae). *Marine Biology*, **156**, 289–299.
- Bellwood, D.R. & Hughes, T.P. (2001) Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science*, **29**, 1532–1534.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C. & Nystrom, M. (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* **429**, 827–833.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Connolly S.R. & Tanner, J. (2005) Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecology Letters*, **8**, 643–651.
- Bertoncini, A.A., Machado, L.F., Barreiros, J.P., Hostim-Silva M. & Verani, J.R. (2010) Rocky reef fish community structure in two Azorean islands (Portugal) central North Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **90**, 1353–1362.
- Bessudo, S., Soler, G.A., Klimley, A.P., Ketchum, J.T., Hearn, A. & Arauz, R. (2011) Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environmental biology Fish*, **91**, 165–176.

- Broström, G. & Holmberg, H. (2011) glmmML: Generalized linear models with clustering. R package version 0.82-1. <http://CRAN.R-project.org/package=glmmML>
- Brattstrom, B.H. (1990) Biogeography of the Islas Revillagigedo, Mexico. *Journal of Biogeography* **17**, 177–183.
- Briggs, J.C. (1966) Oceanic islands, Endemism, and Marine Paleotemperatures. *Systematic Zoology*, **15**, 153–163.
- Briggs, J.C. (1974) *Marine zoogeography*. McGraw-Hill, New York.
- Briggs, J.C. & Bowen, B.W. (2012) Marine biogeographic provinces: a realignment with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography*, **39**, 12–30.
- Caley, M.J. & Schluter, D. (1997) The Relationship Between Local And Regional Diversity. *Ecology*, **78**, 70–80.
- Cameron, R.A.D., Triantis, K.A., Parent, C.E., Guilhaumon, F., Alonso, M.R., Ibañez M., De Frias Martins, A., Ladle, R.J. & Whittaker, R.J. (2012) Snails on oceanic islands: testing the general dynamic model of oceanic island biogeography using linear mixed effect models. *Journal of Biogeography*, **40**, 117–130.
- Choat, J.H. & Bellwood, D.R. (1991) Reef fishes: their history and evolution. in: SALE, P.F. (ed). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego USA.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. (2000) *Species-area relationships*. Biodiversity. Academic press, USA.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities* (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 342–444. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Domingues, V.S., Bucciarelli, G., Almada, V.C. & Bernardi, G. (2005) Historical colonization and demography of the Mediterranean damselfish, *Chromis chromis*. *Molecular Ecology*, **14**, 4051–4063.
- Edgar, G.J., Banks, S.A., Bessudo, S., Cortés, J., Guzmán, H.M., Henderson, S., Martínez, C., Rivera, F., Soler, G., Ruiz, D. & Zapata, F.A. (2011) Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the Eastern Tropical Pacific seascape. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 730–743.

- Ferreira, C.E.L., Gonçalves, J.E.A. & Coutinho, R. (2001) Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes*, **61**, 353–369.
- Ferreira, C.E.L., Floeter, S.R., Gasparini, J.L. Ferreira, B.P. & Joyeux J.C. (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, **31**, 1093–1106.
- Feitoza, B.M., Rocha, L.A., Luiz-Júnior, O.J., Floeter, S.R. & Gasparini, J.L. (2003) Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on biology and zoogeography. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, **7**, 61–82.
- Floeter, S.R., Guimarães, R.Z.P., Rocha, L.A., Ferreira, C.E.L., Rangel, C.A. & Gasparini, J.L. (2001) Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 423–433.
- Floeter, S.R., Ferreira, C.E.L., Dominici-Arosemena, A. & Zalmon, I. (2004) Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology*, **64**, 1680–1699.
- Floeter, S.R., Behrens, M.D., Ferreira, C.E.L., Paddock, M.J. & Horn, M.H. (2005) Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology*, **147**, 1435–1447.
- Floeter S.R., Krohling, W., Gasparini, J.L., Ferreira, C.E.L. & Zalmon, I. (2007) Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes* **78**, 147–160.
- Floeter, S.R., Rocha, L.A., Robertson, D.R., Joyeux, J.C., Smith-Vaniz, W.F., Wirtz, P. Edwards, A.J., Barreiros, J.P., Ferreira, C.E.L., Gasparini, J.L., Brito, A., Falcón, J.M., Bowen B.M. & Bernardi, G. (2008) Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, **35**, 22–47.
- Fox, R.J. & Bellwood, D.R. (2007) Quantifying herbivory across acoral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*, **339**, 49–59.
- Friedlander, A.M. & Parrish, J.D. (1998) Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **224**, 1–30.

- Friedlander, A.M. & DeMartini, E.E. (2002) Contrasts in density, size and biomass of reef fishes between the northwestern and main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine ecology progress series*, **230**, 253–264.
- Friedlander, A.M., Sandin S.A., DeMartini, E.A. & Sala, E. (2010) Spatial patterns of the structure of reef fish assemblages at a pristine atoll in the central Pacific. *Marine ecology progress series*, **410**, 219–231.
- Friedlander, A.M., Zglicznski, B.J., Ballesteros, E., Aburto-Oropeza, O., Bolanos, A. & Sala, E. (2012) The shallow-water fish assemblage of Isla del Coco National Park, Costa Rica: structure and patterns in an isolated, predator-dominated ecosystem. *Revista de Biología Tropical*, **60**, 321–338.
- García-Charton, J.A & Pérez-Ruzafa, A. (2001) Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology*, **138**, 917–934.
- Gasparini, J.L. & Floeter, S.R. (2001) The shore fishes of Trindade Island western South Atlantic. *Journal of Natural History*, **35**, 1639–1656.
- Gaston, K.J. (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London
- Halpern, B.S. & Floeter, S.R. (2008) Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, **364**, 147–156.
- Harrison, S & Cornell, H. (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology letters*, **11**, 1–11.
- Hobbs, J.P., Jones, G.P., Munday, P.L., Conolly, S.R. & Srinivasan, M. (2011) Biogeography and the structure of coral reef fish communities on isolated islands. *Journal of Biogeography*, **30**, 130–139.
- Hortal, J., De Marco, P.Jr., Santos, A.M.C. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012) Integrating biogeographical processes and local community assembly. *Journal of Biogeography*, **39**, 327–328.
- Kavanagh, K. & Olney, J.O. (2006) Ecological correlates of population density and behavior in the circumtropical black triggerfish *Melichthys niger* (Balistidae). *Environmental Biology Fish*, **76**, 387–398.
- Kikuchi, R.K.P. & Leão, Z.M.A.N. (1997) Rocas (Southwestern equatorial tropical, Brazil): An Atoll built primarily coralline algae. Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama.

- Kulbicki, M., Beets, J., Chabanet, P., Cure, K., Darling, E., Floeter, S.R., Galzin, R., Green, A., Harmelin-Vivien, M., Hixon, M., Letourneur, Y., de Loma, T.L., McClanahan, T., McIlwain, J., MouTham, G., Myers, R., O'Leary, J.K., Planes, S., Vigliola, L. & Wantiez, L. (2012) Distributions of Indo-Pacific lionfishes *Pterois* spp. in their native ranges: implications for the Atlantic invasion. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 189–205.
- Krajewski, J.P. & Floeter, S.R. (2011) Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Environmental Biology Fish*, **92**, 25–40.
- Lester, S.E., Ruttenberg, B.I., Gaines, S.D. & Kinlan, B.P. (2007) The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters*, **10**, 745–758.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. (2006) *Biogeography*. 3rd Sinauer Associates, Massachusetts.
- Luiz-Junior, O., Floeter S.R., Gasparini, J.L., Ferreira, C.E.L. & Wirtz, P. (2004) The occurrence of *Acanthurus monroviae* (Perciformes: Acanthuridae) in the south-western Atlantic, with comments on other eastern Atlantic reef fishes occurring in Brazil. *Journal of Fish Biology*, **65**, 1173–1179.
- Luiz, O.J. & Edwards, A.J. (2011) Extinction of a shark population in the Archipelago of Saint Paul's Rocks (equatorial Atlantic) inferred from the historical record. *Biological Conservation*, **144**, 2873–2881.
- Luiz, O.J., Madin, J.S., Robertson, D.R., Rocha, L.A., Wirtz, P. & Floeter, S.R. (2012) Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society of London*, **279**, 1033–1040.
- Jones, G.P., Caley, M.J. & Munday, P.L. (2002) Rarity in coral reef fish communities. Pags. 81-101. Em: Sale, P.F. (ed). *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press, Inc., San Diego. 754p.
- Joyeux, J. C., Floeter, S.R., Ferreira, C.E.L. & Gasparini, J.L. (2001) Biogeography of tropical reef fish: the South Atlantic puzzle. *Journal of Biogeography*, **28**, 831–841.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- Magurran, A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mayr, E. (1977) *Populações, espécies e evolução*. Editora Nacional e EDUSP. São Paulo.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., Dornelas, M., Enquist, B.J., Green, J.L., He, F., Hurlbert, A.H., Magurran, A.E., Marquet, P.A., Maurer, B.A., Ostling, A., Soykan, C.U., Ugland, K.I. & White, E.P. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within anecological framework. *Ecology Letters*, **10**, 995-1015.
- Minami, M. (2000) *Using ArcMap*. ESRI, USA, 146p.
- Mittelbach, G.G., Christopher, F., Steiner, S.M., Scheiner, K.L., Gross, H.L., Reynolds, R.B. Waide, M.R. Willig, S.I. D. and Gough, L. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**, 2381–2396.
- Mora, C., Chittaro, P.M., Sale, P.F., Kritzer, J.P. & Ludsin, S.A. (2003) Patterns and processes in reef fish diversity. *Nature*, **421**, 933–936.
- Mora, C. & Robertson, D.R. (2005a) Causes of latitudinal gradients in species richness: a test with fishes of the tropical eastern pacific. *Ecology*, **86**, 1771–1782.
- Mora, C. & Robertson, D.R. (2005b) Factors shaping the range-size frequency distribution of the endemic fish fauna of the Tropical Eastern Pacific. *Journal of Biogeography*, **32**, 277–286.
- Mora, C., Aburto-Oropeza, O., Bocos, A.A., Ayotte, P.M., Banks, S., Bauman, A.G., Beger, M., Bessudo, S., Booth, D.J., Brokovich, E., Brooks, A., Chabanet, P., Cinner, J.E., Cortes, J., Cruz-Motta, J.J., Magana, A.C., Demartini, E.E., Edgar, G.J., Feary, D.A., Ferse, S.C.A., Friedlander, A.M., Gaston, K.J., Gough, C., Graham, N.A.J., Green, A., Guzman, H., Hardt, M., Kulbicki, M., Letourneur, Y., Perez, A.L., Loreau, M., Loya, Y., Martinez, C., Mascarenas-Osorio, I., Morove, T., Nadon, M.O., Nakamura, Y., Paredes, G., Polunin, N.V.C., Pratchett, M.S., Bonilla, H. R., Rivera, F., Sala, E., Sandin, S.A., Soler, G., Stuart-Smith, R., Tessier, E., Tittensor, D.P., Tupper, M., Usseglio, P., Vigliola, L., Wantiez, L., Williams, I., Wilson, S. K. & Zapata, F.A. (2011) Global Human Footprint on the Linkage between Biodiversity and Ecosystem Functioning in Reef Fishes. *Plos Biology*, **9**, 1–9.

- Mora, C., Treml, E.A., Roberts, J., Crosby, K., Roy, D. & Tittensor, D.P. (2011) High connectivity among habitats precludes the relationship between dispersal and range size in tropical reef fishes. *Ecography*, **35**, 89–96.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. (2008) vegan: Community Ecology Package. R package version 1.13-1. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- Orrell, T.M. & Carpenter, K.M. (2004) A phylogeny of the fish family Sparidae (porgies) inferred from mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **32**, 425–434.
- Palacios, M.M. & Zapata, F.A. (2011) Sesgos asociados a censos visuales de peces arrecifales en el Pacífico Oriental Tropical: Implicaciones del uso de transectos sencillos o de tamaño mixto, de la experiencia de los buzos y de la estimación de la talla. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, **40**, 117–139.
- Pinheiro, H.T., Ferreira, C.E.L., Joyeux, J.C., Santos, R.G. & Horta, P.A. (2011) Reef fish structure and distribution in a south-western Atlantic Ocean tropical island. *Journal fish biology*, **79**, 1984–2006.
- Richards, B.L., Williams, I.D., Vetter, O.J. & Williams, G.J. (2012) Environmental Factors Affecting Large-Bodied Coral Reef Fish Assemblages in the Mariana Archipelago. *Plos one*, **7**, 1–25.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) Species diversity in ecological communities. The University of Chicago Press. Estados Unidos de America. 414p.
- Robertson, D.R. (2001) Population maintenance among tropical reef fishes: Inferences from small-island endemics. *PNAS*, **98**, 5667–5670.
- Robertson, D.R. & Cramer, K.L. (2009) Shore fishes and biogeographic subdivisions of the tropical eastern pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **380**, 1–17.
- Rocha, L.A., Robertson, D.R., Roman, J. & Bowen, B.W. (2005) Ecological speciation in tropical reef fish. *Proceedings of the Royal Society of London*, **272**, 573–579.
- Rosa, R.S. & Moura, R.L. (1997) Visual assessment of reef fish community structure in the Atol das Rocas Biological Reserve, off NE Brazil. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, **1**, 983–986.

- Sadler, J.P. (1999) Biodiversity on ocean island a palaeoecological assessment. *Journal of Biogeography*, **26**, 75–89.
- Sandin, S.A., Vermeij, M.J.A. & Hurlbert, A. H. (2008) Island biogeography of Caribbean coral reef fish. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 770–777.
- Vaske Jr, Lessa, R.P. Nóbrega, M., Montealegre-Quijano, S., Santana F.M. & Bezerra Jr. (2005) A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil, *Journal of Applied Ichthyology*, **21**, 75–79.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York.
- Wirtz, P., Ferreira, C.E.L., Floeter, S.R., Fricke, R., Gasparini, J.L. Iwamoto, T., Rocha, L.A., Sampaio, C.L. & Schliewen, U.K. (2007) Coastal Fishes of São Tomé and Príncipe islands, Gulf of Guinea (Eastern Atlantic Ocean) – an update. *Zootaxa*, **1523**: 1–48.
- Whittaker, R.J., Triantis, K.A. & Ladle, R.J. (2008) A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, **35**, 977–994.
- Zapata, F.A. & Vargas-Ángel, B. (2003) Corals and coral reefs of the Pacific coast of Colombia. p. 419–447. In: Cortés, J. (Ed.). *Latin American CoralReefs*. Elsevier Science B.V. Amsterdam.
- Zar, J.H. (2010) *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice Hall, New Jersey.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N and Smith, G.M. (2007) *Analysing Ecological Data*. Springer. New York, USA.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Statistics for Biology and Health*. Springer. New York, USA.