



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA
CURSO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - LICENCIATURA NOTURNO

Gabriel Bortoluzzi Victorino

Ecologia trófica de peixes recifais nos recifes rasos da Ilha da Trindade

Florianópolis

2023

Gabriel Bortoluzzi Victorino

Ecologia trófica de peixes recifais nos recifes rasos da Ilha da Trindade

Trabalho de Conclusão de Curso submetido ao curso de Ciências Biológicas – Licenciatura noturno do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título Licenciado em Ciências Biológicas - Licenciatura (noturno).

Orientador: Prof. Dr. Sergio Ricardo Floeter
Coorientador: Dr. Lucas Teixeira Nunes

Florianópolis
2023

Ficha catalográfica para trabalhos acadêmicos [Elemento obrigatório.]

[Insira neste espaço a ficha catalográfica para trabalhos acadêmicos.]

[A ficha é elaborada pelo(a) autor(a) no seguinte link:
<http://portalbu.ufsc.br/ficha>]

Gabriel Bortoluzzi Victorino

Ecologia trófica de peixes recifais nos recifes rasos da Ilha da Trindade

Este Trabalho de Conclusão de Curso foi julgado adequado para obtenção do título de Licenciado e aprovado em sua forma final pelo Curso Ciências Biológicas.

Florianópolis, 21 de 11 de 2023.

Coordenação do Curso

Orientadores:

Orientador: Prof. Dr. Sergio Ricardo Floeter -
ECZ/UFSC

Coorientador: Dr. Lucas Teixeira Nunes - UFF

Banca examinadora

Prof. Dr. Bruno Renaly Souza Figueiredo -
ECZ/UFSC

Dr. Rodrigo Ferreira Bastos - UFES

M. Sc. Isadora Cord - UFSC

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos que me deram força para não desistir e me ajudaram a viver esse sonho. Nesse oceano individualista e competitivo, sortudo é quem vive em cardume. Não vou citar aqui todos os nomes que é gente demais para lembrar, então se não lembrei de escrever, saiba que de qualquer forma você está no meu coração. Fica meu salve pro pessoal de Porto Alegre, rua Teotônia, pessoal do Padre Reus, Cultural, 3 de Outubro, Emancipa.

Agradeço a minha família, meu alicerce, minhas raízes e que nos momentos mais nebulosos ajudaram a lembrar de quem eu sou e onde quero chegar. Foi por causa de vocês que segui firme mesmo nos momentos em que achei que não iria aguentar. Um agradecimento especial aos meus pais, meu irmão, dinda Lu, tia Clara e as minhas avós, que me inspiram a ser o melhor de mim mesmo diante das injustiças da vida. As minhas primas Vitória e Mônica que me mostraram desde a infância a beleza de viver aventuras perto do mar. A minha prima Bru, por ser essa irmã que sempre esteve do meu lado. Um salve especial pra Quinha, Jefferson e Cadu, um pedaço da minha família fundamental nesses meu período da graduação. Jamais vou esquecer aquele sofá na casinha, junto do Slow e todos os momentos de choros e risos que tivemos lado a lado. E um agradecimento do fundo do meu coração à Sereia que eu tenho a sorte e o prazer de compartilhar a vida e de desbravar os 7 mares. Jaqlinda, obrigado por toda paciência, carinho e afeto, contigo o mundo se transforma no brilho do azul oceânico. A família que eu construí, amizades que permitiram ser quem eu sou hoje, fica meu agradecimento. A Karolzinha e os guris da Família 013 (Mateus, Pedro e Xandy), sabe que é nós família, amo muito vocês. Um cheiro especial a Maria Eugênia, Malu, Agier, Andressinha, Josias e Jé por terem feito a graduação uma grande brisa biológica. Um salve a minha irmandade Rasta, ao Gu, o Gui, a Bi e a rapaziada que sempre me lembra da importância de ser justo e coerente no caminho de conquista dos nossos sonhos em meio a jornada na babilônia.

E claro, minha gratidão aos LBMMers, aos que foram e/ou seguem por aí. Muito obrigado a Dé e a Sa por abrirem as portas para a realização de um sonho, vocês têm um lugar muito especial no meu coração. A Mari Mazza por ter um sorriso de raio de sol e iluminar e divertir sempre que chega. Aos meus orientadores Sergio e Lucas que me guiaram e me deram a maravilhosa oportunidade de estudar o submerso mundo de uma ilha oceânica.

Agradeço a beleza dos oceanos! |A paz e o acolhimento que só Iemanjá traz ao coração, Odoyá minha mãe. E um salve especial a cultura hip-hop e ao rap, que todos os dias me lembra da importância de resistir com sorriso no rosto e ir com toda garra do mundo conquistar o meu sonho. Obrigado Racionais MCs, EMICIDA, EVANS e aos demais por levarem força e esperança aos nossos ouvidos e corações.

Por último, mas não menos importante, agradeço ao Bruno, Rodrigo e a Isadora por aceitarem ser a minha banca nesse momento especial e em contribuir na minha evolução como cientista.

A vocês deixo meu muitíssimo obrigado, essa conquista é nossa!

“... Para o desejo do meu coração,
o MAR é uma gota.”
(Prado, 1984, p. 61-62)

RESUMO

A dinâmica das relações alimentares desempenha um papel central na estrutura e funcionamento das comunidades. Compreender essas relações é crucial para explicar como os ambientes sustentam uma ampla diversidade de espécies e como essas espécies compartilham recursos dentro de uma comunidade. Com o intuito de compreender a organização da teia alimentar e o nicho trófico dos peixes de recifes rasos da Ilha da Trindade, foram utilizados duas ferramentas: análise de conteúdo estomacal e análise isotópica de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$). A avaliação abrangeu 20 espécies em cinco grupos tróficos, que consumiram 24 itens alimentares. Grande parte das espécies classificadas no mesmo grupo trófico tiveram elevada amplitude e sobreposição de nicho alimentar. Isso indicou que a maioria das espécies de peixes na ilha da Trindade foram generalistas, consumindo diversos itens em sua dieta. Em termos de nicho isotópico, os herbívoros também apresentaram elevada amplitude e sobreposição de nicho. Por outro lado, os valores isotópicos de outros grupos como comedores de invertebrados sésseis e macrocarnívoros não refletiram a grande sobreposição das dietas, mostrando que eles assimilam matéria orgânica de fontes diferentes. Esse estudo fornece a primeira visão integrativa da cadeia alimentar dos recifes rasos da ilha da Trindade, usando em paralelo a análise de conteúdo estomacal e a assimilação de matéria através de isótopos estáveis para descrever de forma robusta o nicho trófico das espécies de peixes mais abundantes e comuns nessa ilha oceânica.

Palavras-chave: Ilha da Trindade; Dieta; Isótopos estáveis; Nicho ecológico.

ABSTRACT

The dynamics of feeding relationships play a central role in the structure and functioning of communities. Understanding these relationships is crucial to explaining how environments support a wide diversity of species and how these species share resources within a community. In order to understand the organization of the food web and trophic niche of reef fish assemblage from Trindade Island, two different tools were employed: stomach content analysis and stable isotope analysis of Carbon $\delta^{13}\text{C}$ and Nitrogen $\delta^{15}\text{N}$. Our assessment covered 20 species from five trophic category, revealing 24 food items. Many species belonging to the same trophic group exhibited a high niche breadth and overlap degree in both feeding and isotopic niches. In terms of isotopic niche, herbivores also showed a high breadth and niche overlap. On the other hand, isotopic values of other groups like sessile invertebrate feeders and macrocarnivores did not reflect significant diet overlap, showing that they assimilate organic matter from different sources. This study provides the first integrative view of the food chain in the shallow reefs of Trindade Island, using both stable isotope analysis and stomach content analysis to robustly describe the trophic niche of the most abundant and common fish species in this oceanic island.

Keywords: Trindade Island; Diet; Stable isotopes; Ecological niche.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Ilha da Trindade	16
Figura 2 – Instrumento usado para mensurar o volume de cada item alimentar	17
Figura 3 – Análise de agrupamento mostrando a similaridade entre espécies de peixe	21
Figura 4 – Itens alimentares encontrados na dieta dos peixes	21
Figura 5 – Análise de PCoA e Isótopos estáveis - Herbívoros	22
Figura 6 – Análise de PCoA e Isótopos estáveis - Onívoros	23
Figura 7 – Análise de PCoA e Isótopos estáveis - SINV	24
Figura 8 – Análise de PCoA e Isótopos estáveis - MINV	25
Figura 9 – Análise de PCoA e Isótopos estáveis - Macrocarnívoro	26

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
2.MÉTODOS	15
2.1 Área de estudo	15
2.2 Amostragens de campo	15
2.3 Análises estatísticas	16
3. RESULTADOS	17
4. DISCUSSÃO	21
5. CONCLUSÃO	25

1. INTRODUÇÃO

As relações alimentares têm papel fundamental na estruturação e funcionamento de comunidades (Holmlund et al., 1999; Garvey; Whilles, 2016; Viviani et al., 2019), através da transferência de matéria e energia entre os níveis tróficos de sistemas (Lindeman, 1942; Zanden et al., 2016). Entender essas relações é importante para explicar como os ambientes suportam alta riqueza de espécies e como essas espécies compartilham os alimentos em uma comunidade (Mihalitsis et al., 2021). O nicho ecológico de uma espécie pode ser dividido em duas partes: o nicho Grinneliano, Grinnell 1917, descreve um conjunto de variáveis ambientais necessárias para a sobrevivência de uma espécie; já o nicho Eltoniano, Elton 1927, enfatiza as relações tróficas dentro de uma comunidade biológica. Ambos os conceitos foram utilizados por Hutchinson (1957) para descrever o nicho ecológico como sendo o hipervolume que uma espécie ocupa no espaço multidimensional formado pelos fatores que demandam e limitam seu crescimento e sobrevivência (Devictor et al., 2010). Dentre essas muitas dimensões, as relações tróficas desempenham um papel singular em influenciar a permanência e a sobrevivência de uma espécie em um sistema. Logo, estudar as relações alimentares e o compartilhamento de recursos é fundamental para entendermos a estrutura e a dinâmica das comunidades naturais.

O estudo das relações alimentares envolve entender diferentes aspectos do nicho trófico de cada espécie, como, por exemplo, a amplitude alimentar e sobreposição no uso de recursos entre duas ou mais espécies (Hutchinson, 1957; MacArthur; Levin 1967; Poncheville, 2015). A amplitude do nicho trófico de cada espécie avalia a diversidade de recursos que um consumidor alimenta, determinando se a espécie é especialista ou generalista (Devictor et al., 2010). Os especialistas são aqueles com uma baixa amplitude, ou seja, uma dieta restrita a um ou poucos componentes (Feinsinger; Spears; Poole, 1981; Schulz, 2000; Devictor et al., 2010; Nunes et al., 2020). Em contraste, as espécies generalistas são mais flexíveis em sua escolha por recursos alimentares buscando os recursos mais disponíveis no ambiente, o que resulta em uma maior amplitude (Feinsinger; Spears; Poole, 1981; Schoener, 1971). Como as espécies convivem em uma comunidade e compartilham da variedade de recursos presentes no ambiente, aquelas que se alimentam de recursos semelhantes tendem a apresentar um grau de sobreposição de nicho entre elas (Hutchinson 1957; MacArthur; Levin 1967; Poncheville, 2015). Assim, a coexistência dessas espécies em um local depende diretamente da partilha desse alimento (Schoener, 1974). Essa compreensão é crucial para investigar como aspectos relacionados ao forrageamento, ingestão e assimilação de recursos

afetam a sobrevivência dos organismos e a estrutura da teia trófica de uma comunidade (Hutchinson, 1957; Holmlund; Hammer, 1999, Cherel et al., 2008; Robinson; Baum, 2016).

Em ambientes recifais, os peixes ocupam diferentes níveis tróficos e interagem com grande parte da teia alimentar (Randall, 1967; Gerking 1994; Ferreira et al., 2004). Sendo necessário estudos de sua ecologia trófica que revelem as múltiplas interações com os organismos recifais para compreender o papel dos peixes como estruturadores dos recifes. Historicamente, a análise de conteúdo estomacal é um dos métodos mais utilizados para entender as relações entre peixes e a comunidade recifal (Randall, 1967; Ferreira; Gonçalves, 2006; Nunes et al., 2019). Isso se deve a precisão e resolução para quantificar e qualificar cada item ingerido, o que possibilita a compreensão da importância alimentar desses recursos para cada indivíduo da espécie de peixe. Porém, essa análise demanda tempo e um grande esforço laboratorial para triar e identificar os itens alimentares de diversos grupos taxonômicos, além da limitação temporal do método que revela as presas consumidas em um momento imediatamente anterior à captura dos indivíduos (Baker, Buckland; Sheaves, 2013; Garvey; Whilles, 2016; Amundsen; Sanchez-Hernandez, 2019). Para obter uma compreensão mais abrangente das relações tróficas e dos componentes que sustentam o sistema recifal, é necessário complementarmos os dados de conteúdo estomacal com outras abordagens. Para isso, análises de isótopos estáveis—sendo os mais comumente utilizados nesse tipo de abordagem os de Carbono (^{13}C e ^{12}C) e os de Nitrogênio (^{14}N e ^{15}N)—fornecem informação sobre o que foi assimilado nos tecidos dos peixes (e.g. músculo) em uma escala temporal maior, conforme a produção de biomassa (Hesslein et al., 1993; Layman et al., 2007; Layman et al., 2011). As diferenças nas razões isotópicas de Carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) e Nitrogênio ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) entre as espécies fornecem uma série de informações como fluxo de energia, fonte de matéria orgânica e posição trófica dentro de uma cadeia alimentar (Post, 2002; Layman et al., 2011; Shipley; Matich, 2020). No entanto, não fornecem detalhes taxonômicos dos itens alimentares, o que mostra também possuir limitações. Logo, unir as duas análises permite obter informações mais precisas das interações tróficas dos componentes que sustentam o sistema recifal (Post, 2002).

As teias alimentares são afetadas pelas características do local e espécies que a compõem (DeAngelis et al., 1989). As ilhas oceânicas, em particular, são ambientes únicos, pois nunca tiveram conexão com a plataforma continental. Esse isolamento dificulta a dispersão e a colonização de diversas espécies (MacArthur; Wilson, 1967). Dessa forma, as ilhas oceânicas possuem características que as fazem laboratórios naturais para compreender a ecologia e a evolução de muitas espécies (Gillespie, 2001). Por exemplo, possuem baixa

riqueza de espécies e alta taxa de endemismo quando comparados a áreas recifais costeiras (Floeter et al. 2008). Também, devido estarem cercadas por uma água oligotrófica (i.e. pouca produção primária na coluna d'água), o consumo é geralmente maior que a produção primária, ou seja, essas ilhas apresentam cadeias tróficas heterotróficas.

A fim de compreender a organização da teia alimentar e do nicho trófico dos peixes em ambientes isolados, esse trabalho tem como objetivo descrever a partilha de recursos entre as espécies de peixe mais abundantes da Ilha da Trindade utilizando dois métodos para quantificar a ecologia trófica das espécies: análise de conteúdo estomacal e isótopos estáveis de Carbono e Nitrogênio. Para isso será respondido: (1) Qual a sobreposição de nicho alimentar e isotópico entre espécies de um mesmo grupo trófico? (2) A amplitude do nicho trófico das espécies é o mesmo entre o nicho isotópico e alimentar? Testando as hipóteses de que (1) Haverá uma alta sobreposição de nicho entre as espécies dentro de cada guilda trófica, devido ao favorecimento ao hábito generalista em ambientes oligotróficos. (2) Uma vez que o tipo de item alimentar ingerido influencia diretamente na resposta isotópica de carbono e nitrogênio, esperamos que a amplitude de nicho alimentar e isotópico refletirá a dieta das espécies.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A Ilha da Trindade com uma área de apenas 9,28 km² está localizada a 1160 km da costa do estado do Espírito Santo (20°30' S, 29°20' W) (**Figura 1**). Trindade compartilha a maior proporção da fauna recifal com o Atlântico Ocidental, especialmente com a região sudeste do Brasil (Gasparini; Floeter, 2001; Pinheiro et al., 2015). Essa afinidade se deve à existência da cadeia de montanhas submarinas denominada Cadeia Vitória-Trindade (CVT), que conectou a fauna costeira brasileira ao longo do tempo através dos topos dos montes submarinos durante períodos de glaciação (Simon et al., 2021). Atualmente, a Ilha da Trindade e Martin Vaz são os únicos montes emersos da cadeia (Gasparini; Floeter, 2001; Floeter et al., 2008). A Ilha possui águas oligotróficas, com temperatura superficial média de 25°C e influência direta da corrente do Brasil (Silveira, 2000; Gasparini; Floeter, 2001). Seus recifes são formados por rochas vulcânicas cobertas por algas, principalmente Bryopsidales, Dictyotales e Ceramiales, matriz de algas epilíticas, corais e Poríferas (Pereira-Filho et al., 2011; Villaça et al., 2006; Medeiros, 2019).

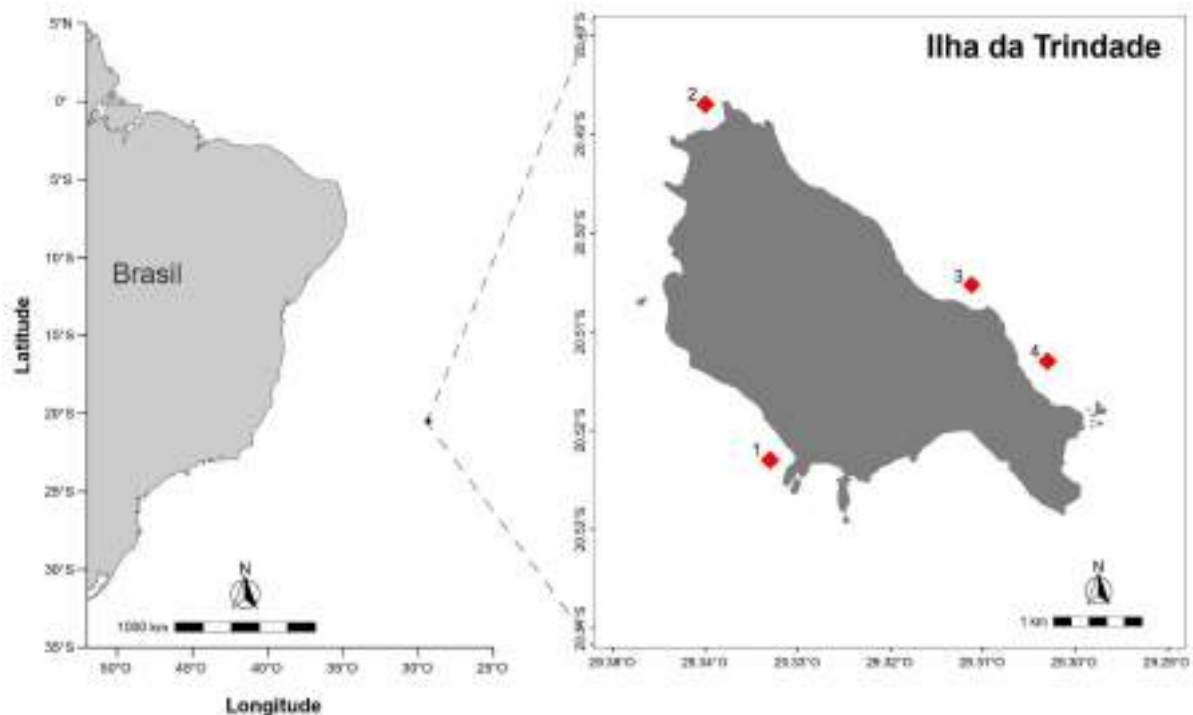


Figura 1: Localização da Ilha da Trindade no Oceano Atlântico, com os sítios amostrados indicados: 1. Farrilhões, 2. Ponta Norte, 3. Calheta e 4. Tartarugas.

2.2 Amostragens de campo

Todas as amostras que analisamos foram coletadas em agosto de 2017, nos recifes rasos da Ilha da Trindade, entre 5 e 15 metros de profundidade. Coletamos entre 3-5 indivíduos das 20 espécies de peixes recifais mais abundantes na ilha (*sensu* Moraes et al. 2017), com o auxílio de arpão havaiano. Para representar a cadeia trófica, amostramos pelo menos três espécies dentro de cada grupo trófico descrito na literatura, exceto pelo grupo dos planctívoros que foi representado por apenas uma espécie (Nunes; Floeter e Ferreira, 2023). Para evitar a interferência de variações ontogenéticas na análise da ecologia trófica das espécies, capturamos apenas indivíduos adultos. Logo após as coletas, congelamos os peixes para cessar processos enzimáticos que pudessem degradar o conteúdo estomacal e o tecido muscular. Em laboratório, realizamos a biometria e dissecação de todos os espécimes amostrados. Para análise do conteúdo alimentar (*i.e.* nicho alimentar), retiramos os estômagos de cada indivíduo e mantivemos congelados até o momento da análise de seu conteúdo. Para análise isotópica de Carbono e Nitrogênio (*i.e.* nicho isotópico), retiramos de cada indivíduo um pedaço de 2x2cm do tecido muscular próximo a nadadeira dorsal.

Para análise de conteúdo estomacal, dissecamos o estômago dos peixes em uma placa de petri sobre um microscópio estereoscópio. Os itens alimentares de cada indivíduo foram separados e identificados no menor nível taxonômico possível (Nunes et al., 2019). Como

Melichthys niger e *Kyphosus* spp. apresentaram uma alta repleção dos estômagos e uma uniformidade dos itens, foi necessário utilizar um método diferenciado para quantificação da dieta dessas espécies. Para as quais, o conteúdo alimentar de cada estômago foi homogeneizado e disposto em uma placa de petri, posteriormente separamos uma alíquota de $\frac{1}{8}$ dessa amostra. Após a qualificação e quantificação dos itens em cada estômago, o volume (mm^3) de cada item foi multiplicado por oito. Também obtivemos informações de conteúdo estomacal da literatura para as espécies *Chaetodon striatus* (Liedke et al. 2018), *Prognathodes brasiliensis* (Nunes et al., 2020) e *Cephalopholis fulva* (Coelho et al., 2012).

Devido analisarmos diferentes espécies e diferentes tamanhos de presas, foi necessário utilizar três métodos distintos para mensuração do volume dos itens alimentares. Itens pequenos (*e.g.* pequenos crustáceos, poliquetas, algas) acomodamos sobre uma Placa de Petri, sobreposta a um papel milimetrado, no meio de duas lamínulas de vidro, com espessura igual a um milímetro cada (**Figura 2**). Posteriormente, prensamos esse item, utilizando uma lâmina (também de vidro) sobre as lamínulas. Após esse procedimento, contamos quantos milímetros cúbicos ($1 \text{ mm}^3 = 0,001 \text{ ml}$) um determinado item ocupava sobre a lâmina (Liedke et al., 2016).

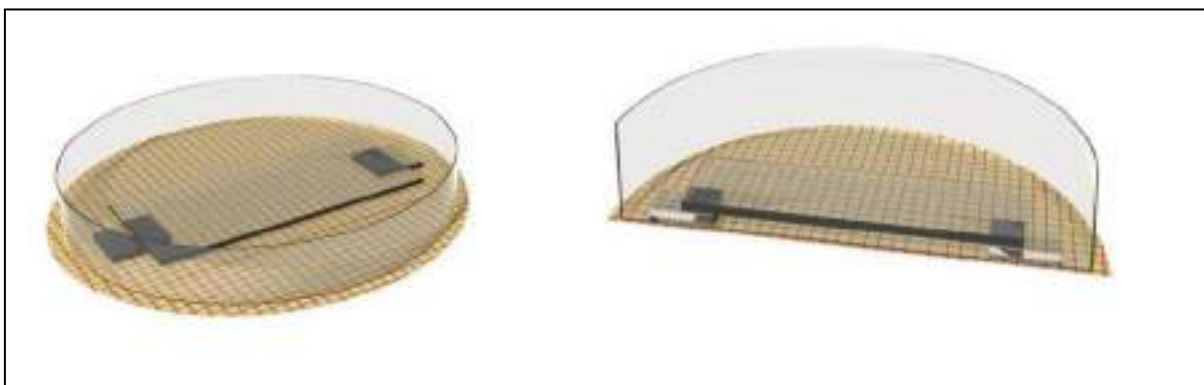


Figura 2: Instrumento usado para mensurar o volume de cada item alimentar onde utiliza-se uma placa de petri sobreposta a um papel milimetrado, cada item é posicionado no centro da placa e pressionado com uma lâmina apoiada em lamínulas com 1mm de espessura (Fonte: Miguel Hall).

Para os itens alimentares medianos com volume superior a 500mm^3 e/ou não eram possíveis de prensar com a lâmina (*e.g.* ossos de peixe), medimos o volume usando o princípio do deslocamento por volume em dois recipientes, dependendo do tamanho do item alimentar. Em um tubo de centrifugação de 50 ml, medimos os itens medianos (*e.g.* Echinoidea e Porifera) e em um Becker de 500 ml, medimos os itens maiores (*e.g.* peixes e caranguejos). Despejamos 25 ml e 100 ml de água destilada em cada recipiente, respectivamente. Os itens alimentares foram imergidos e o valor de volume deslocado,

representou o volume total do item. O volume foi padronizado em mm³, portanto multiplicamos os valores obtidos em ml por 1000 a fim de converter em mm³ (adaptado de Bonino et al., 2009).

Analizamos o percentual de volume de cada item consumido por indivíduo (%VOi) e a frequência de ocorrência dos itens para cada espécie (%FOi). Para determinar a importância de cada item alimentar na dieta de cada espécie, utilizamos o Índice de Importância Alimentar (IAi) proposto por Kawakami & Vazzoler (1980). Este índice relaciona os métodos de Frequência de Ocorrência e Percentual de Volume, através da equação:

$$\%IAi = \left(\frac{\%FOi \cdot \%VOi}{\sum (\%FOi \cdot \%VOi)} \right) * 100$$

Para a garoupinha, *Cephalopholis fulva* utilizamos os valores de Índice de Importância relativa (IRI%) obtidos da literatura. Esse índice relaciona os métodos de frequência de ocorrência (%FO), frequência relativa numérica do item (%N) e o valor de peso úmido do item (%W) (Pinkas et al., 1970).

Para análise isotópica, lavamos os tecidos com água destilada e posteriormente colocamos o tecido muscular de cada indivíduo separadamente em um prato de papel alumínio, devidamente identificado por amostra. Secamos os tecidos em estufa a 60°C durante dois dias (Robinson; Baum 2016; Shipley; Matich, 2020). Após secas, maceramos individualmente cada amostra com auxílio de almofariz e pistilo. Em seguida, colocamos as amostras em tubos do tipo eppendorf, devidamente etiquetados, e encaminhamos para análise das razões isotópicas de Carbono (¹³C/¹²C) e de Nitrogênio (¹⁵N/¹⁴N), na Universidade Federal Fluminense-UFF, em um espectrômetro de massas de razão isotópica acoplado a um analisador elementar. Durante a triagem higienizamos todos os equipamentos com água destilada, para remover a fração hidrossolúvel, e acetona, para remover a fração lipossolúvel, de possíveis restos orgânicos, evitando a contaminação cruzada por Carbono e Nitrogênio de outros materiais.

A variabilidade no conteúdo de lipídio entre diferentes amostras, têm o potencial de modificar os valores de $\delta^{13}\text{C}$, uma vez que os lipídios são mais deplecionados, reduzindo o valor de $\delta^{13}\text{C}$. Por isso foi necessário normalizar os valores de $\delta^{13}\text{C}$ para os indivíduos de peixes cuja razão elementar (C/N) fosse maior que 3,5 (Skinner et al., 2016). Essa normalização foi feita matematicamente através da equação: Corrected $\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C} - 2.21 +$

0.82 * C/N, proposta por Svensson et al., (2014) para valores de $\delta^{13}\text{C}$ advindos do tecido muscular de peixes.

2.3 Obtenção dos dados Análises estatísticas

As espécies de peixes foram, primeiramente, agrupadas de acordo com a similaridade em sua dieta, considerando os valores de importância dos itens alimentares. A análise de agrupamento foi realizada utilizando a dissimilaridade de Bray-Curtis e o método de agrupamento ward.D2. Esse procedimento foi necessário para identificar maior afinidade entre espécies e, dessa forma, identificar grupos tróficos. O coeficiente cofenético foi calculado a fim de verificar se o dendrograma, resultante dessa análise, sofreu distorções. Para evitar ramos únicos no dendrograma, foi necessário agrupar os itens alimentares em grandes grupos: Alga (Chlorophyta, Ochrophyta, Rhodophyta e algas não identificadas); Detrito; Zooplâncton; Invertebrados sésseis (e.g. Bryozoa, Hydrozoa, Porifera e Cnidaria), Invertebrados móveis (eg. pequenos crustáceos, Gastropoda, Echinodermata); Polychaeta; Desova; Brachyura; Testudinata e Actinopterygii. Com os resultados da análise de agrupamento foi possível, posteriormente, calcular a sobreposição, alimentar e isotópica, entre espécies pertencentes a um mesmo grupo trófico.

2.4 Análises dos dados

Para verificar a similaridade no nicho alimentar entre indivíduos de peixes de diferentes espécies de um mesmo grupo trófico, foi realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA). Para essa análise foi utilizado os dados de volume (mm^3) dos itens alimentares considerando os indivíduos de cada espécie como amostras. Os valores de volume dos itens alimentares foram transformados por Hellinger para reduzir a variação nos dados (de 0,001 a 250.000 mm^3). A função “envfit” foi utilizada para calcular, através de 999 permutações, quais itens alimentares (vetores) apresentaram maior significância ($p < 0,05$) e poder explicativo ($r^2 > 0,4$) para as espécies de peixes. A sobreposição alimentar entre os pares de espécies foi calculada pelo índice de Pianka (Pianka, 1973), utilizando os valores de importância dos itens alimentares. A amplitude do nicho alimentar foi obtida através da riqueza de itens alimentares encontrados na dieta de cada espécie.

Para verificar a similaridade no nicho isotópico entre espécies de um mesmo grupo trófico, foi utilizado um gráfico biplot no qual cada amostra corresponde a um indivíduo de peixe e os respectivos valores isotópicos de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e Nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) do tecido muscular. Para cada espécie, foi calculada a média e o desvio padrão desses valores isotópicos; e foi gerada uma elipse que engloba pelo menos 80% dos indivíduos. O valor de

sobreposição de nicho isotópico, entre os pares de espécies, foi obtido calculando a área de sobreposição de duas elipses. A amplitude do nicho isotópico foi obtida através da área total da elipse, corrigida pelo baixo número amostral (SEAc). Todas as análises foram feitas através dos pacotes “EcosimR”, “vegan”, “SIBER” e “tidyverse” do programa R (R core team, 2023).

3. RESULTADOS

Analizamos 20 espécies de peixes recifais, das quais três são herbívoras (duas herbívoros-detritívoros e uma espécie macroalgívora), três onívoras (OMNI), quatro Comedoras de Invertebrados Sésseis (SINV), uma planctívora (PLAN), três Comedoras de Invertebrados Móveis (MINV) e seis macro-carnívoros (MCAR; **Figura 3**). Diferente dos outros grupos tróficos, as espécies onívoras não se agruparam entre si, estando dispersas no dendrograma sempre como grupos externos: *Diplodus argenteus* ficou agrupada junto aos Chaetodontidae; *Balistes vetula* ficou agrupada junto aos macro-carnívoros; *Abudefduf saxatilis* ficou junto com o planctívoro *Azurina multilineata* (**Figura 3**). As quatro espécies pertencentes ao grupo SINV se dividiram em dois ramos distintos, um ramo composto por *Chaetodon striatus* e *Prognathodes brasiliensis*, cujos itens alimentares preferenciais foram Polychaeta e Anthozoa; e outro grupo composto por *Holacanthus tricolor* e *Cantherhines macrocerus* cujo item preferencial foi porífera (**Figuras 3 e 4**).

Identificamos 24 itens alimentares abrangendo uma grande diversidade taxonômica da cadeia trófica da Ilha da Trindade (**Figura 4**). As algas (Ochrophyta, Rhodophyta e Chlorophyta), foram os itens alimentares mais importantes para o grupo trófico herbívoro. Os OMNI exibiram a dieta mais diversa entre os grupos tróficos, sem preferência por algum recurso exclusivo, mas com destaque para crustáceos, Polychaeta e detrito. Entre os SINV, os itens mais importantes variaram entre as espécies, com um grupo que demonstrou preferência por algas e Poríferas, e outro por Polychaetas e Anthozoa (**Figura 4**). Os PLANC se destacaram por terem uma dieta exclusivamente planctônica, com o zooplâncton sendo o item mais importante. Já para MINV, os itens alimentares mais importantes ficaram divididos entre as espécies que se alimentaram de echinoidea e bivalves e as que preferiram crustáceos e echinoidea. Os itens mais importantes para os MCAR foram peixes e crustáceos (**Figura 4**).

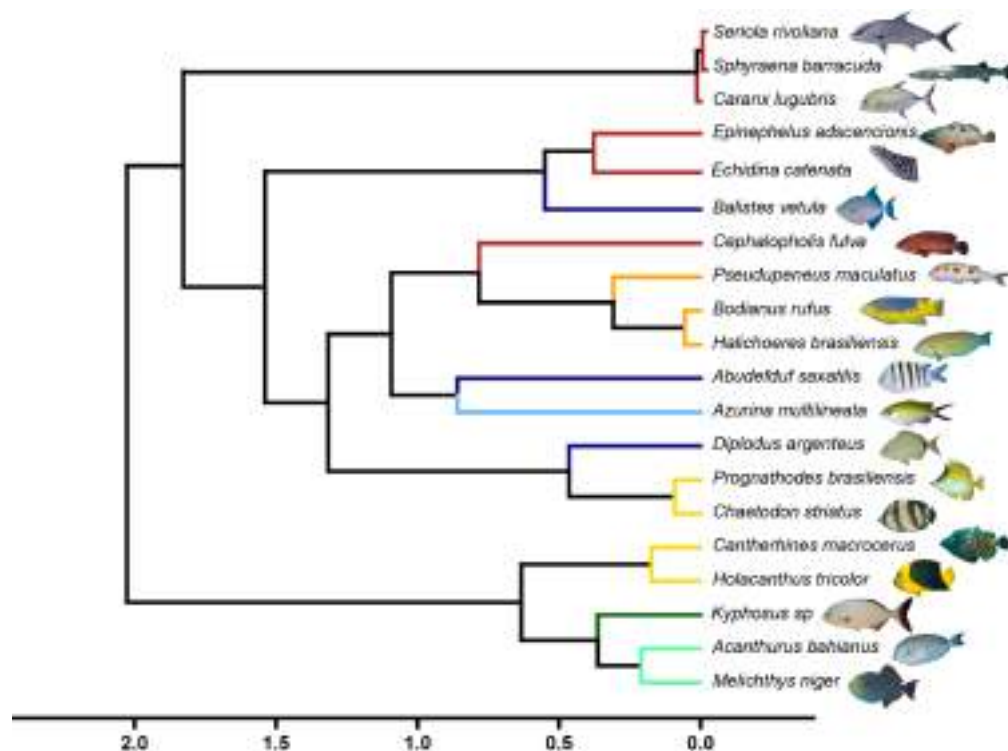


Figura 3: Análise de agrupamento mostrando a similaridade entre espécies de peixe considerando o nicho alimentar. Eixo x representa a dissimilaridade de Bray-Curtis. Cores representam os diferentes grupos tróficos seguindo (Nunes; Floeter e Ferreira, 2023): HERD: verde-claro, MALG: verde-escuro, SINV: amarelo, PLAN: azul-claro, OMNI: azul-escuro, MINV: Laranja, MCAR: vermelho.

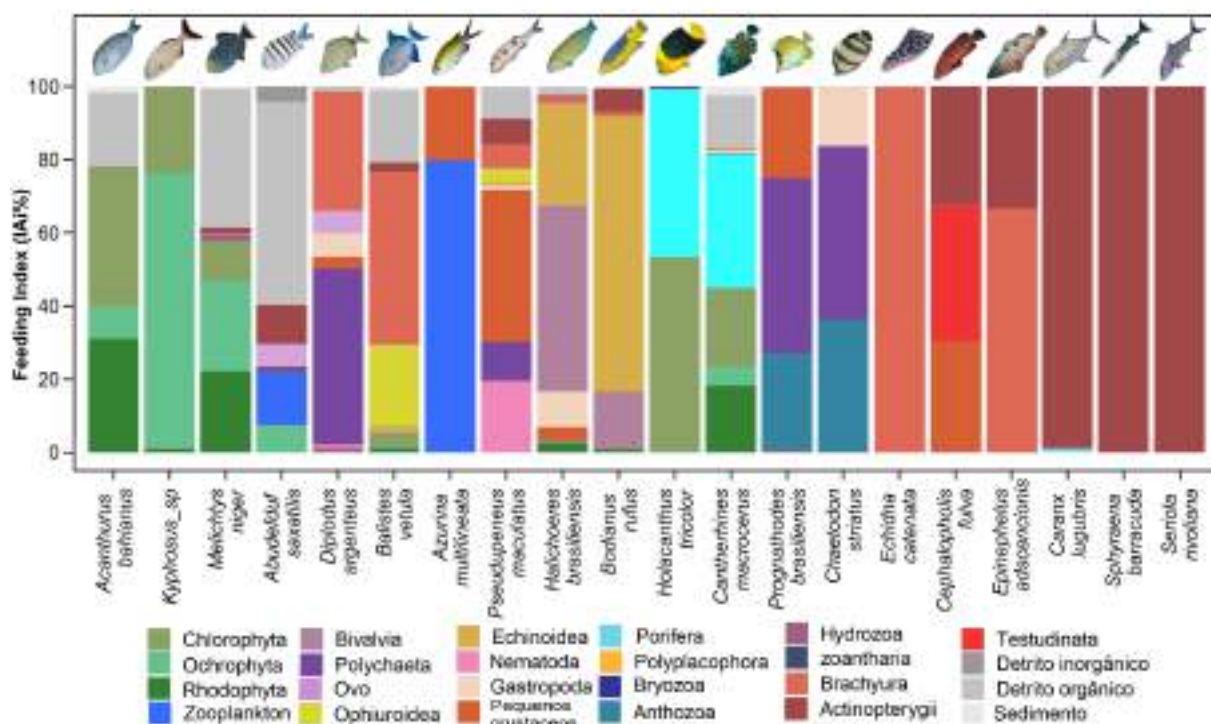


Figura 4: Itens alimentares encontrados na dieta dos peixes recifais na Ilha da Trindade. A importância alimentar (IAi%) dos itens está identificada no eixo y e os itens alimentares estão diferenciados pelas cores.

O grupo dos herbívoros foi composto pelas espécies *Kyphosus* spp., *Acanthurus bahianus* e *Melichthys niger*. As espécies *A. bahianus* e *M. niger* apresentaram 75% de sobreposição em suas dietas, devido principalmente à elevada ingestão dos itens Rhodophyta, sedimento e detrito orgânico (**Figura 5**). *Acanthurus bahianus* e *M. niger* exibiram uma amplitude de nicho alimentar similar, sendo a dieta composta por 13 e 14 itens alimentares, respectivamente. *Kyphosus* spp. teve uma baixa amplitude de nicho (8 itens alimentares), se alimentando principalmente de Ochrophyta, principalmente da família Dictyotaceae, e Chlorophyta. Além disso, sua dieta mostrou uma baixa sobreposição em relação às outras espécies do mesmo grupo trófico (**Figura 5**). Similar ao nicho alimentar, o nicho isotópico de *A. bahianus* e *M. niger* possuem uma similaridade de 60% com uma amplitude de 1,24 e 1,45, respectivamente. Em contraste, *Kyphosus* spp. apresentou uma baixa sobreposição (<15%) em relação às outras espécies. Porém, *Kyphosus* spp. apresentou uma alta amplitude de nicho isotópico (SEAc=6,99; **Figura 5**).

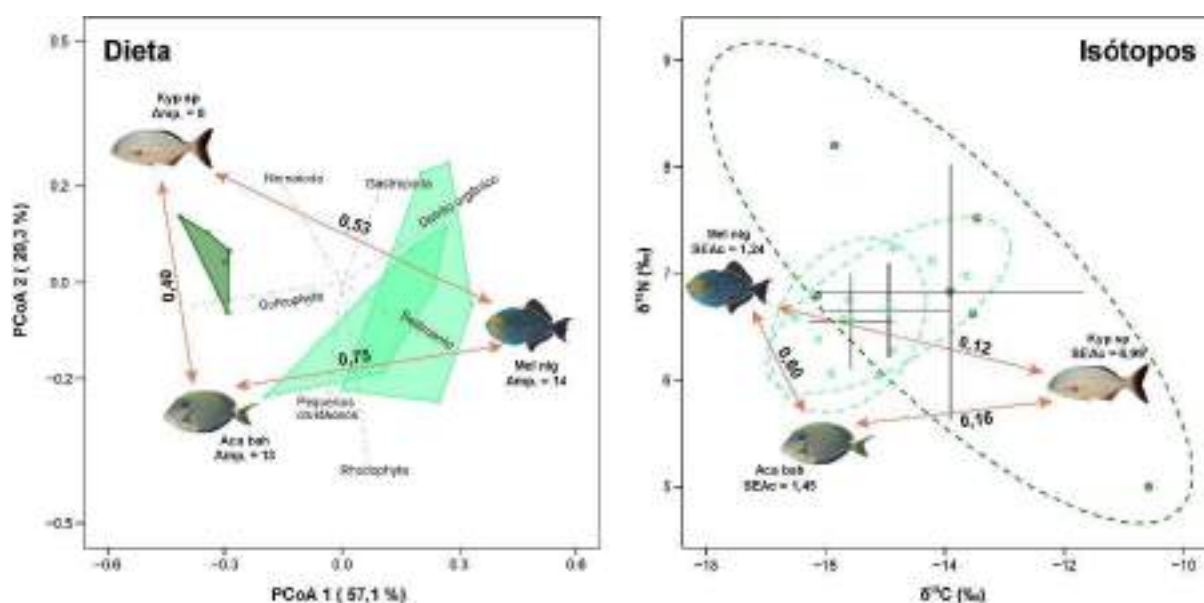


Figura 5: Dieta) Análise de coordenadas principais (PCoA) da dieta, pontos representam indivíduos de cada espécie de peixe. A sobreposição do nicho alimentar (calculado através do índice de Pianka) entre as espécies está identificada pelas flechas vermelhas. **Isótopos)** Razão isotópica das espécies, pontos também representam indivíduos de cada espécie de peixe. No eixo x estão identificados os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e o eixo y os valores de $\delta^{15}\text{N}$. A amplitude de nicho isotópico é identificada pela SEAc. Flechas vermelhas também indicam a sobreposição da área das elipses entre as espécies.

O grupo dos onívoros foi composto pelo Marimbá (*Diplodus argenteus*), o Cangulo-Rei (*Balistes vetula*) e o Sargentinho (*Abudefduf saxatilis*). Estas espécies apresentaram uma elevada amplitude de nicho alimentar com 9, 15 e 9 itens alimentares, respectivamente. As espécies *A. saxatilis* e *D. argenteus* apresentaram 5% de sobreposição na

dieta (**Figura 6**). Já *B. vetula* teve uma sobreposição de 34% com *A. saxatilis* e 48% em relação a *D. argenteus*. Zooplâncton, detritos e Ochrophyta foram os itens mais influentes para *A. saxatilis*, enquanto Ophiuroidea e Brachyura foram mais importantes para *B. vetula* e Polychaeta para *D. argenteus*. O nicho isotópico apresentou algumas diferenças em relação ao nicho alimentar, principalmente, com baixa sobreposição entre as espécies *B. vetula* e *A. saxatilis* (**Figura 6**). No caso de *B. vetula*, a sobreposição na dieta em relação ao *D. argenteus* foi de 25%, destacando a maior amplitude (SEAc=2,10), o que reflete diretamente o nicho alimentar diversificado da espécie. A média do valor isotópico de Nitrogênio foram similares entre as espécies *B. vetula* e *D. argenteus*, enquanto *A. saxatilis* apresentou uma média inferior (**Figura 6**).

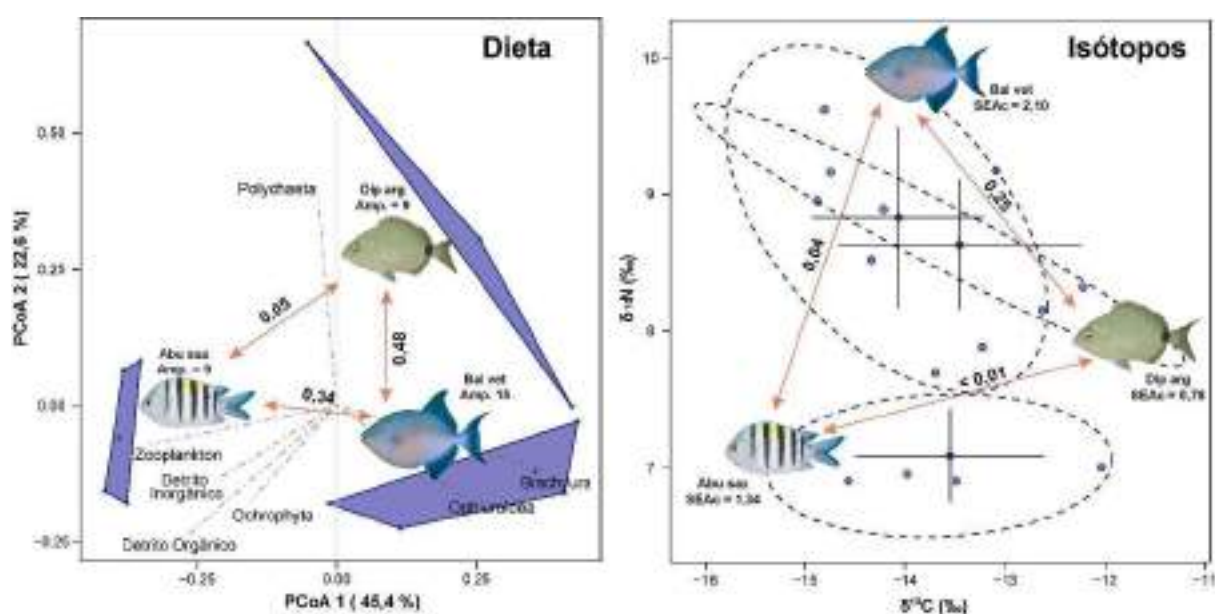


Figura 6: Dieta) Análise de coordenadas principais (PCoA) da dieta, pontos representam indivíduos de cada espécie de peixe. A sobreposição do nicho alimentar (calculado através do índice de Pianka) entre as espécies está identificada pelas flechas vermelhas. **Isótopos)** Razão isotópica das espécies, pontos também representam indivíduos de cada espécie de peixe. No eixo x estão identificados os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e o eixo y os valores de $\delta^{15}\text{N}$. A amplitude de nicho isotópico é identificada pela SEAc. Flechas vermelhas também indicam a sobreposição da área das elipses entre as espécies.

O grupo dos SINV foi composto pelas espécies *Holacanthus tricolor*, *Cantherhines macrocerus*, *Chaetodon striatus* e *Prognathodes brasiliensis*. As espécies *H. tricolor* e *C. macrocerus* apresentaram 82% de sobreposição na dieta, enquanto *C. striatus* e *P. brasiliensis* apresentaram 87% de sobreposição (**Figura 7**). Dentro desse grupo trófico, apenas *C. macrocerus* obteve uma amplitude de nicho alimentar elevada, contendo 15 itens alimentares, incluindo itens como Chlorophyta, Ochrophyta, Rhodophyta, Porifera, Detritos (**Figura 7**). Diferente do nicho alimentar, o nicho isotópico de *H. tricolor* e *C. macrocerus* mostrou não

haver sobreposição indicando que essas espécies estão assimilando, no tecido muscular, alimentos diferenciados. Essas espécies também apresentam uma elevada amplitude do nicho isotópico, indicando que se alimentam de diferentes níveis tróficos da cadeia alimentar (Figura 7).

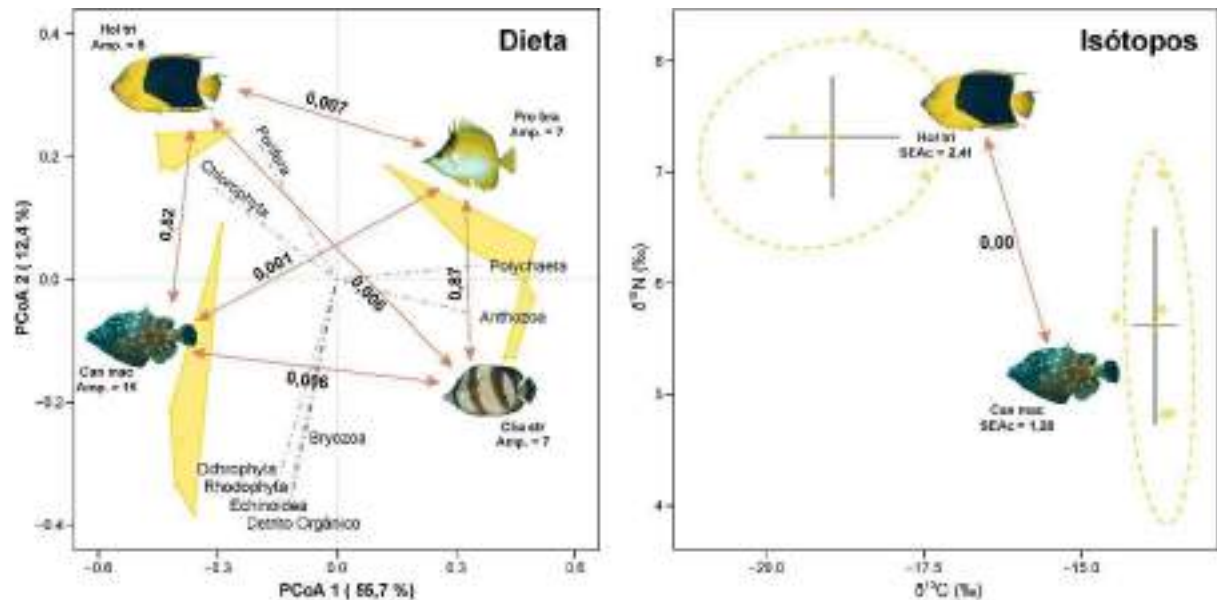


Figura 7: Dieta) Análise de coordenadas principais (PCoA) da dieta, pontos representam indivíduos de cada espécie de peixe. A sobreposição do nicho alimentar (calculado através do índice de Pianka) entre as espécies está identificada pelas flechas vermelhas. **Isótopos)** Razão isotópica das espécies, pontos também representam indivíduos de cada espécie de peixe. No eixo x estão identificados os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e o eixo y os valores de $\delta^{15}\text{N}$. A amplitude de nicho isotópico é identificada pela SEAc. Flechas vermelhas também indicam a sobreposição da área das elipses entre as espécies.

O grupo dos MINVs foi composto pelas espécies *Bodianus rufus*, *Halichoeres brasiliensis* e *Pseudupeneus maculatus*. Apenas as espécies *B. rufus* e *H. brasiliensis* apresentaram uma sobreposição de nicho alimentar elevada igual a 63%. Bivalvia e Echinodermata foram os itens alimentares mais importantes, para ambas as espécies, que levaram a essa alta sobreposição na dieta (Figura 8), enquanto que a sobreposição alimentar dessas duas espécies com *P. maculatus* foi baixa (<1%), devido a se alimentarem principalmente de pequenos crustáceos e Ophiuroidea. *Halichoeres brasiliensis* apresentou a maior amplitude de nicho alimentar desse trabalho (17 itens), e a amplitude das outras duas espécies de MINV também foi alta (Figura 8). O nicho isotópico mostrou pouca variação entre as espécies desse grupo trófico, sendo que *H. brasiliensis* e *P. maculatus* apresentaram médias e desvios de Carbono e Nitrogênio muito similares, com uma amplitude elevada em concordância com o nicho alimentar (Figura 8).

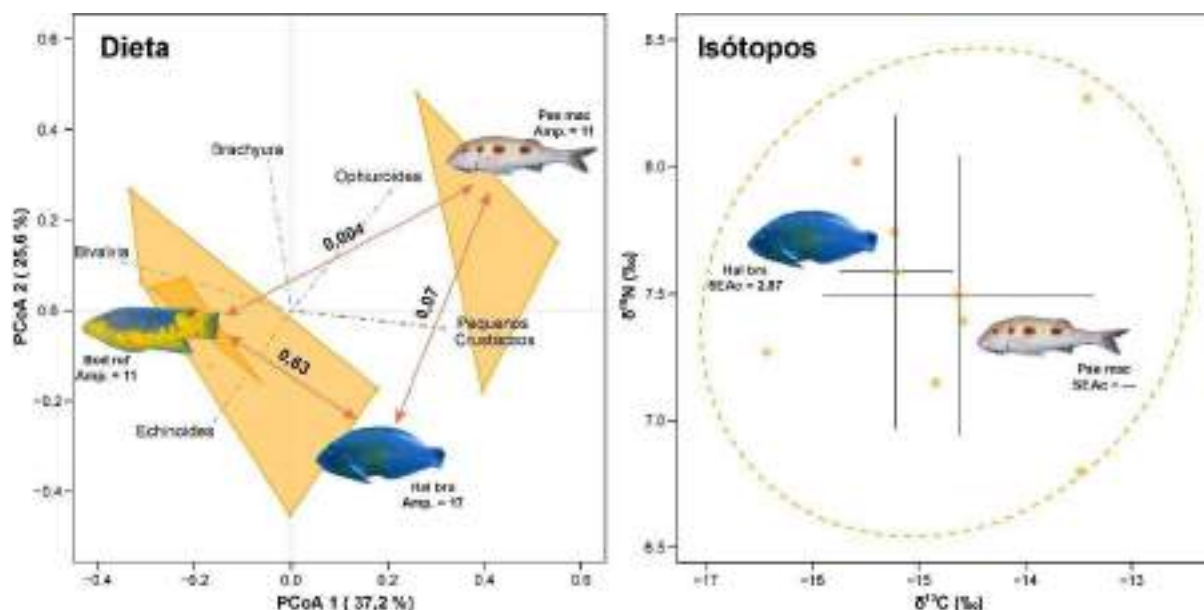


Figura 8: Dieta) Análise de coordenadas principais (PCoA) da dieta, pontos representam indivíduos de cada espécie de peixe. A sobreposição do nicho alimentar (calculado através do índice de Pianka) entre as espécies está identificada pelas flechas vermelhas. **Isótopos)** Razão isotópica das espécies, pontos também representam indivíduos de cada espécie de peixe. No eixo x estão identificados os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e o eixo y os valores de $\delta^{15}\text{N}$. A amplitude de nicho isotópico é identificada pela SEAc. Flechas vermelhas também indicam a sobreposição da área das elipses entre as espécies.

O grupo dos macrocarnívoros foi composto por *Caranx lugubris*, *Cephalopholis fulva*, *Echidna catenata*, *Epinephelus adscensionis*, *Seriola rivoliana*, *Sphyrna barracuda*. As espécies *Epinephelus adscensionis* e *E. catenata* tiveram uma sobreposição de 89% no nicho alimentar, sendo essa sobreposição guiada pelo item Brachyura. *Caranx lugubris*, *Seriola rivoliana*, *Sphyrna barracuda* demonstraram uma sobreposição de mais de 99%, sendo esse padrão guiado principalmente pela ingestão de Actinopterygii (**Figura 9**). A amplitude de nicho alimentar nesse grupo trófico foi baixa (< 6 itens alimentares). O nicho isotópico mostrou uma sobreposição alta apenas entre as garoupas *E. adscensionis* e *C. fulva* (51%); e entre a Barracuda *S. barracuda* e o Xaréu *C. lugubris* (45%). Entre as demais espécies a sobreposição foi menor que 11%. Em concordância com a amplitude do nicho alimentar, as espécies mostraram uma baixa amplitude de nicho isotópico (**Figura 9**).

Em resumo, grande parte das espécies classificadas no mesmo grupo trófico tiveram elevada amplitude e sobreposição de nicho alimentar. Isso indicou que a maioria das espécies de peixes na ilha da Trindade foram generalistas, consumindo diversos itens em sua dieta. Em termos de nicho isotópico, os herbívoros também apresentaram elevada amplitude e sobreposição de nicho. Por outro lado, os valores isotópicos de outros grupos como comedores de invertebrados sésseis e macrocarnívoros não refletiram a grande sobreposição das dietas, mostrando que eles assimilam matéria orgânica de fontes diferentes.

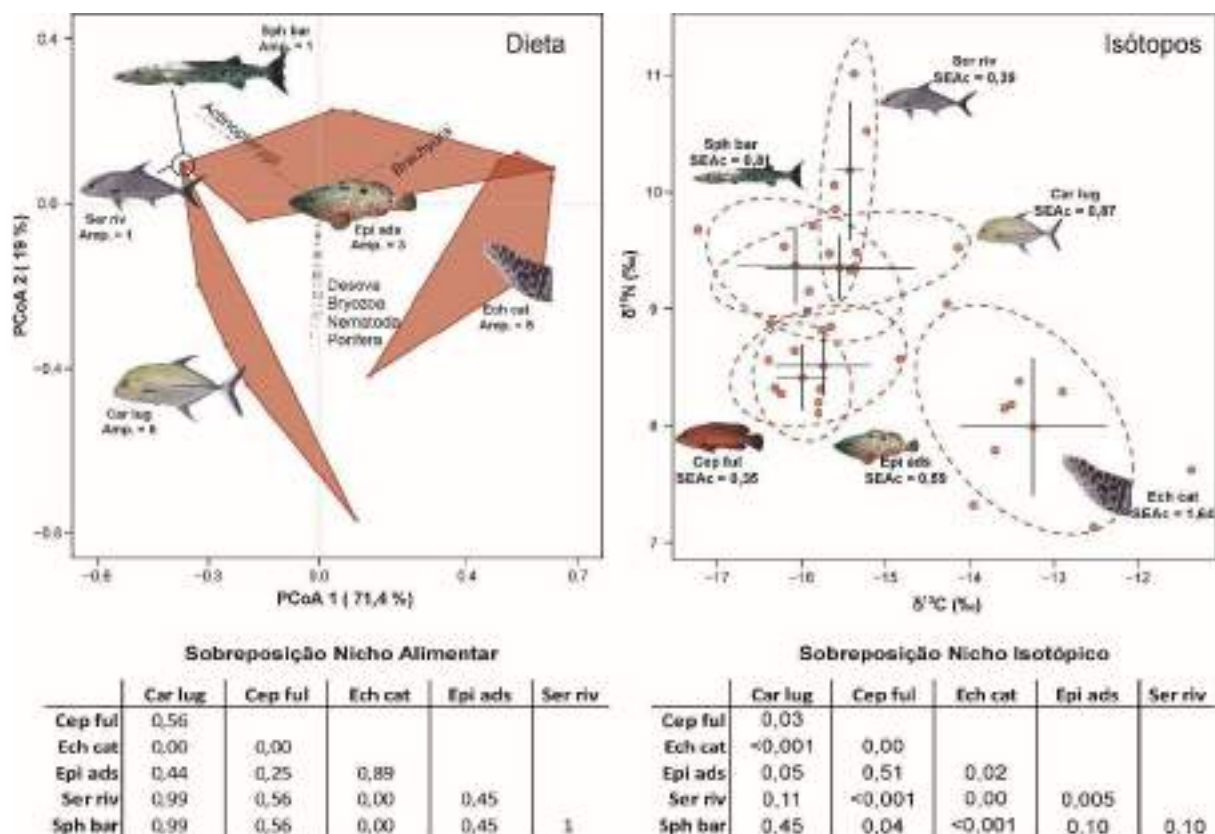


Figura 9: Dieta) Análise de coordenadas principais (PCoA) da dieta, pontos representam indivíduos de cada espécie de peixe. **Isótopos)** Razão isotópica das espécies, pontos também representam indivíduos de cada espécie de peixe. No eixo x estão identificados os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e o eixo y os valores de $\delta^{15}\text{N}$. A amplitude de nicho isotópico é identificada pela SEAc. Os valores de sobreposição alimentar e isotópica estão identificados na tabela.

4. DISCUSSÃO

Esse estudo fornece a primeira visão integrativa da cadeia alimentar dos recifes rasos da ilha da Trindade, usando em paralelo a análise de isótopos estáveis e a análise de conteúdo estomacal a fim de descrever de forma robusta o nicho trófico das espécies de peixes mais abundantes e comuns nessa ilha oceânica. Ao utilizar de forma conjunta as duas metodologias, fornecemos suporte para entender a ecologia trófica das espécies no local, e, consequentemente, classificarmos de forma mais precisa as espécies dentro dos grupos tróficos. Outro aspecto relevante deste estudo é a capacidade de compreender, por meio das relações alimentares, como essas espécies conseguem coexistir em um ambiente com baixa variedade de recursos alimentares disponíveis em relação a recifes costeiros. Esse entendimento está ligado à estabilidade desse ambiente, uma vez que os peixes desempenham papel significativo como um grande estoque de biomassa e na ciclagem de matéria em águas oligotróficas.

Na base da cadeia, os herbívoros possuem papel fundamental no ciclo de energia dentro de um recife, pois consomem altas taxas de carboidratos e de proteína advinda das algas e detritos (Ferreira et al., 2004; Choat; Robbins; Clements, 2004). Entre os diferentes tipos de herbívoros, as espécies do gênero *Kyphosus* são considerados herbívoros clássicos, sendo um dos únicos peixes recifais que se alimentam apenas de alga e possuem uma microbiota intestinal especializada na ação fermentativa no que favorece a digestão dessas algas (Clements; Choat, 1997; Choat; Robbins; Clements, 2004; Pisaniello et al., 2022). Na ilha da Trindade, o macroalgívoro *Kyphosus* sp. apresentou a menor amplitude de nicho alimentar com uma dieta pouco diversa e predominância das algas *Dictyota* e *Dictyopteris*. A ingestão predominante de algas pardas é um comportamento já descrito para o gênero no Brasil e em outros lugares do mundo (Randall, 1967; Clements; Choat, 1997; Moran, 2002; Mendes, Ferreira e Clements, 2018). Essas algas pardas são comuns na ilha (Pereira-Filho et al., 2011) e dessa forma são recursos alimentares explorados por outras espécies. Contribuindo para a sobreposição com a dieta de outros herbívoros.

Dentre a família mais conhecida dos peixes herbívoros estão os peixes cirurgiões (Família Acanthuridae). O grupo é descrito como herbívoro-detritívoro, tendo uma dieta composta majoritariamente por algas e detritos (Ferreira et al. 2004). Isso está relacionado também com a morfologia dentária que possibilita a alta ingestão de detritos associados a matriz de algas epilíticas (MAE), e um intestino com mecanismos de trituração (Mendes, Ferreira e Clements, 2018; Tebbett; Siqueira; Bellwood, 2022). Na Ilha da Trindade, *A. bahianus* consumiu Chlorophytas (eg. *Caulerpa verticillata*) e Rhodophytas (algas calcárias), além de detritos (**Figura 3**), todos componentes abundantes na MAE. Já a espécie *M. niger* é altamente abundante na ilha (Gasparini e Floeter, 2001), conhecida por seus enormes cardumes e um hábito alimentar voraz (Kavanagh; Olney 2006; Lubbock, 1980; Mendes et al. 2019). Apesar da espécie ser comumente descrita como onívora, sua dieta foi composta por algas (eg. *Gigartinales*, *Dictyopteris* sp. e *Corallinophycidae*; **Figura 3**). Padrão semelhante foi observado para a espécie no arquipélago de São Pedro e São Paulo, onde não há presença numerosa de outros peixes herbívoros como peixes-papagaio e peixes-cirurgiões (Mendes et al., 2019). No Caribe, as algas também foram o recurso alimentar mais utilizado (Randall, 1967; Turinga; Wainwright; Hesley, 1995). Nossos resultados mostram que apesar de ter um hábito de forrageio generalista e oportunista, a espécie está selecionando as algas e detritos presentes na MAE, assim como o Peixe-Cirurgião *A. bahianus*. Os detritos presentes na dieta dessas espécies possuem alta concentração de nitrogênio e carbono em relação às algas, e são colonizados por micróbios, que influenciam a quantidade de matéria desse recurso (Pandian;

Vivekanandan, 1985; Crossman et al., 2001; Wilson et al., 2003; Tebbett; Bellwood, 2019). Os isótopos mostram que a espécie *Kyphosus* sp. apresentou uma baixa sobreposição em relação às outras espécies, resultado de sua preferência por podar a fronde de macroalgas, o que também deve ter influenciado o valor elevado de amplitude de nicho, onde a espécie assimilou nutrientes de diferentes níveis tróficos, resultado de uma microbiota especializada na digestão de algas (Pisaniello et al., 2022; **Figura 5**). Já a sobreposição isotópica entre *A. bahianus* e *M. niger* e a semelhança na amplitude de nicho sugere que essas espécies estão assimilando nutrientes da mesma fonte (**Figura 5**).

O grupo trófico dos onívoros foi o que apresentou maior diversidade de itens alimentares. Tal fato se deve às espécies presentes nesse grupo possuírem uma alta plasticidade alimentar, relacionada à capacidade de digerir e assimilar nutrientes de origem animal e vegetal (Chubaty et al., 2013; Machovsk et al., 2019). Por exemplo, a dieta da espécie *Abudefduf saxatilis* foi composta por itens alimentares dos compartimentos planctônico (eg. copépodos) e bentônico (algas), o mesmo resultado já foi encontrado para outros locais no Brasil e Caribe, indicando que essa espécie possui uma plasticidade alimentar ampla, explorando diversos habitats no ambiente recifal (Randall, 1967; Dubiaski-Silva; Masunari, 2008; Nunes et al., 2023). As análises isotópicas mostraram que *A. saxatilis* não teve sobreposição no nicho isotópico com nenhuma outra espécie do grupo, mas apresentou valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares e de $\delta^{15}\text{N}$ menores do que as outras espécie desse grupo trófico, o que poderia estar relacionado a dieta composta por organismos de base da cadeia alimentar conforme encontrado na dieta (**Figura 6**). Já *D. argenteus* e *B. vetula* se alimentaram de níveis tróficos superiores e tiveram valores semelhantes aos encontrados para as espécies MINV (**Figura 3 e 6**). Uma dieta mais calórica e com baixa quantidade de alga já era esperada para *D. argenteus*, visto que essa espécie possui uma alternância sazonal em sua dieta, onde no verão se alimenta de algas e no inverno tem preferência por itens com mais valor energético (Dubiaski-Silva; Masunari, 2006). Espécies do gênero *Balistes* possuem reforço na musculatura da mandíbula, além da habilidade de assoprar o substrato deixando as presas expostas, o que auxilia na plasticidade na busca por diferentes alimentos (Turingan; Wainwright; Hensley, 1995), possibilitando se alimentar de estrelas-do-mar e pequenos crustáceos. A baixa sobreposição e diferença de amplitude de nicho entre essas espécies reflete o que foi encontrado na dieta, onde *D. argenteus* teve uma maior seletividade, enquanto *B. vetula* foi mais generalista (**Figura 3**).

No grupo trófico dos comedores de invertebrados sésseis (SINV), as espécies espongiívoras, *H. tricolor* e *C. macrocerus* apresentaram um padrão diferente do encontrado

no Caribe, em que as espécies se alimentam preferencialmente de Poríferas (Randall, 1967). O consumo de Poríferas e algas varia entre os peixes-anjos (Família Pomacentridae; Padilla; Carballo; Camacho, 2010). Na ilha da Trindade observamos uma dieta composta por quantias semelhantes de Poríferas e algas (**Figura 3**). De maneira complementar, essas espécies não apresentam sobreposição isotópica e provavelmente estão assimilando matéria orgânica de origens distintas (**Figura 7**). Isso ocorre provavelmente pois o *H. tricolor* está ingerindo apenas uma espécie de Porifera (*Verongula* sp.), e não está assimilando as algas que crescem incrustadas nelas. Já *C. macrocerus* tem uma dieta mais variada e busca diferentes tipos de algas e Poríferas em sua dieta, permitindo que ele absorva uma quantia maior de $\delta C\%$. Os peixes-borboleta (Família Chaetodontidae) também apresentaram alta sobreposição alimentar. O que já era esperado, pois essa família tem característica de se alimentar de corais-mole e Polychaeta (Nunes et al., 2020).

Em um ambiente recifal o subsídio planctônico é fundamental para a produtividade local/ambiente isolado (Morais; Bellwood 2019). Na ilha da Trindade a espécie *A. multilineata* é uma das poucas espécies planctívoras e ela permite conectar essa fonte de nutriente ao resto do sistema. O principal item encontrado em sua dieta foram copépodos oriundos do plâncton.

Entre os MINV, *P. maculatus* se alimentou de diferentes organismos presentes no bentos, como camarão (*Caridea*), nematoda e Polychaetas, semelhante ao encontrado no Caribe (Randall, 1967). Essa dieta está relacionada com o uso de barbilhões para revirar o substrato em busca de suas presas (Gosline, 1984). Comportamento diferente do observado nos Labridae que são peixes que possuem uma maior mobilidade e exploram mais locais nos recifes rasos (Fulton; Bellwood; Wainwright, 2001). A preferência alimentar pelos itens bivalvia e echinoidea na dieta dos Labridae pode estar relacionada com a morfologia alimentar dessa família, que possui uma forte mordida, e com a habilidade de usar ferramentas para quebrar conchas, o que permite triturar e se alimentar desse tipo de organismo (Clifton; Motta, 1998; Bernardi, 2011). As espécies *H. brasiliensis* e *P. maculatus* tiveram razões isotópicas semelhantes. Mas por conta do baixo n amostral, não foi possível comparar a amplitude de nicho isotópico entre as espécies e avaliar a sobreposição de nicho entre elas (**Figura 8**).

O macrocarnívoros são o grupo trófico que representa a maior riqueza de espécies de peixes na ilha (Pinheiro et al., 2015). As duas análises revelaram uma baixa diversidade alimentar e uma baixa sobreposição entre as espécies que o compõem. A moreia *E. catenata* comeu apenas caranguejos, encontramos em sua dieta indivíduo adulto de *Grapsus grapsus*.

O principal local de forrageio desse peixe são as poças de maré e nesses locais utilizam diferentes estratégias de caça, como perseguir os caranguejos dentro, fora d'água ou os emboscando (Sazima; Sazima, 2004). Apesar de uma sobreposição alimentar de 89% com *E. adscensionis*, essas duas espécies possuem locais de forrageio diferentes e *E. adscensionis*, tem a característica de sentar no fundo ou em tocas para esperar suas presas, como pequenos peixes e crustáceos (Randall, 1967; Leal; Pereira; Araujo, 2013). Encontramos na dieta de *E. adscensionis* um indivíduo *G. grapsus* e um juvenil de *E. catenata*. A espécie *C. fulva* é um mesopredador com alta mobilidade, permite explorar melhor os recursos disponíveis no recife e é abundante nas ilhas oceânicas brasileiras (Krajewski; Floeter, 2001; Coelho et al., 2012). Está espécie demonstra comportamento semelhante ao *C. lugubris*, que também possui uma alta mobilidade (Randall, 1967; Pinheiro et al., 2017). Na ilha da Trindade, o Xaréu *C. lugubris* se alimentou principalmente de outros peixes, como *Malacanthus plumieri*, uma presa que presa vive próximo ao substrato como bancos de rodolitos (Baird, 1988; Pereira-Filho et al., 2016), o que mostra a mobilidade dessa espécie ao forragear pelo recife. As espécies *S. barracuda* e *S. rivoliana*, representam os grandes predadores de topo e forrageiam preferencialmente na coluna d'água (Randall, 1967; Barreiros; Morato; Borba, 2003). Suas dietas foram compostas exclusivamente por peixes (e.g. *M. plumieri* consumido pela *S. rivoliana*) e esse comportamento piscívoro explica 99% de sobreposição alimentar com *C. lugubris* e 100% entre elas (**Figura 9**). Espécies predadoras possuem uma rápida digestão (Pandian; Vivekanandan, 1985), o que dificulta a identificação dos itens alimentares presentes na dieta. Desse jeito, os isótopos agem de forma complementar, permitindo uma maior compressão dos hábitos de forrageio desse grupo. Os valores deplecionados de $\delta^{15}\text{N}$ e enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ sugerem que *E. catenata* tem uma fonte diferente de alimento, e mesmo com uma grande amplitude de nicho isotópico não sobrepõe a nenhuma outra espécie, fato que pode estar relacionado ao conhecido hábito de forragear nas poças de maré na Ilha da Trindade (Andrades et al., 2019). As outras espécies de macro-carnívoros tiveram amplitude de nicho isotópico semelhante, com valores de $\delta^{13}\text{C}$ semelhantes mas valores de $\delta^{15}\text{N}$ variáveis, sugerindo pelo menos três grupos com posição trófica distintas. (Figura 9). As espécies *E. adscensionis* e *C. fulva* aparentam estar em posição trófica semelhante e mais baixas quando comparado às outras espécies do grupo e apresentaram 51% de sobreposição, provavelmente por se alimentarem de peixes e crustáceos que vivem mais próximos ao bentos. A espécie *S. rivoliana* apresentou o maior nível trófico e não mostrou sobreposição isotópica com as outras espécies. Esse peixe possui uma alta plasticidade alimentar (Manooch, 1983), mas teve um comportamento alimentar exclusivamente piscívoro em outra

ilha oceânica do Atlântico Sul (Barreiros et al., 2003), o que corrobora com ela ser topo da cadeia alimentar na ilha da Trindade.

5. CONCLUSÃO

Nosso trabalho mostrou que grande parte das espécies pertencentes ao mesmo grupo trófico tiveram elevada amplitude e sobreposição de nicho alimentar e isotópico. Isso indica que a maioria das espécies de peixes na ilha da Trindade são generalistas, consumindo diversos itens em sua dieta. Apesar do nosso estudo ter abordado duas metodologias complementares e explorarmos uma ampla diversidade de espécies abrangendo todos os grupos tróficos, há necessidade de complementar alguns dados pois enquanto algumas espécies tiveram suas dietas analisadas, a análise dos isótopos não foi realizada, e vice-versa. A partir da descoberta de resultados significativos sobre o nicho trófico das espécies de peixes na Ilha da Trindade, enfatizamos a importância de estender estudos semelhantes às demais ilhas oceânicas do Atlântico.

REFERÊNCIAS

- AMUNDSEN, P.; SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, J.. Feeding studies take guts – critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal Of Fish Biology*, 2019. <http://dx.doi.org/10.1111/jfb.14151>
- ANDRADES, R.; JACKSON, A. L.; MACIEIRA, R. M.; REIS-FILHO, J. A.; BERNARDINO, A. F.; JOYEUX, J.; GIARRIZZO, T. Niche-related processes in island intertidal communities inferred from stable isotopes data. *Ecological Indicators*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.039>.
- BAKER, R.; BUCKLAND, A.; SHEAVES, M.. Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. *Fish And Fisheries*, 2013. <http://dx.doi.org/10.1111/faf.12026>.
- BAIRD, T. A.. Female And Male Territoriality And Mating System Of The Sand Tilefish, *Malacanthus Plumieri*. *Environmental Biology Of Fishes*, 1988. [Http://Dx.Doi.Org/10.1007/Bf00001541](http://Dx.Doi.Org/10.1007/Bf00001541).
- BARREIROS, J. P.; MORATO, T.; SANTOS, R. S.; BORBA, A. E. Interannual changes in the diet of the almaco jack *Seriola rivoliana* (Perciformes: Carangidae) from the Azores. *Cybiuim –International Journal of Ichthyology*, 2003
- BELLWOOD, D. R.; TEBBETT, S. B.; BELLWOOD, O.; MIHALITSIS, M.; MORAIS, R. A.; STREIT, R. P.; FULTON, C. J.. The role of the reef flat in coral reef trophodynamics: past, present, and future. *Ecology And Evolution*, 2018. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.3967>.

- BERNARDI, G.. The use of tools by wrasses (Labridae). Coral Reefs, 2011. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-011-0823-6>.
- BONINO, M.; LESCANO, J.; LEYNAUD, G.; HARO, J.. Diet of *Hydromedusa tectifera* (Testudines-Chelidae) in a mountain stream of Córdoba province, Argentina. Amphibia-Reptilia, 2009. <http://dx.doi.org/10.1163/156853809789647040>
- CLEMENTS, K. D.; CHOAT, J. H.. Comparison of herbivory in the closely-related marine fish genera *Girella* and *Kyphosus*. Marine Biology, 1997. <http://dx.doi.org/10.1007/s002270050048>.
- CHEREL, Y.; CORRE, M. L.; JAQUEMET, S.; MÉNARD, F.; RICHARD, P.; WEIMERSKIRCH, H.. Resource partitioning within a tropical seabird community: new information from stable isotopes. Marine Ecology Progress Series, 2008. <http://dx.doi.org/10.3354/meps07587>.
- CHOAT, J.H.; ROBBINS, W.; CLEMENTS, K.. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. Marine Biology, 2004. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-004-1341-7>.
- CHUBATY, A. M.; MA, B. O.; STEIN, R. W.; GILLESPIE, D. R.; HENRY, L. M.; PHELAN, C.; PALSSON, E.; SIMON, F. W.; ROITBERG, B. D.. On the evolution of omnivory in a community context. Ecology And Evolution, 2013. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.923>.
- CLIFTON, K. B.; MOTTA, P. J.. Feeding Morphology, Diet, and Ecomorphological Relationships among Five Caribbean Labrids (Teleostei, Labridae). Copeia, 1998. <http://dx.doi.org/10.2307/1447342>.
- CROSSMAN, D. J.; CHOAT, H. J.; CLEMENTS, K. D.; HARDY, T.; MCCONOCHIE, J.. Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. Limnology And Oceanography, 2001. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2001.46.7.1596>.
- COELHO, F.; PINHEIRO, H. T.; SANTOS, R. G.; ALBUQUERQUE, C. Q.; MARTINS, A. S.. Spatial distribution and diet of *Cephalopholis fulva* (Ephinephelidae) at Trindade Island, Brazil. Neotropical Ichthyology, 2012. <http://dx.doi.org/10.1590/s1679-62252012005000010>.
- CONI, E. O. C.; NUNES, J. A. C. C.; FERREIRA, C. M.; MAIA-NOGUEIRA, R.; MEDEIROS, D.V.; SAMPAIO, C. L. The Spanish hogfish *Bodianus rufus* (Labridae) acting as cleaner of nocturnal fish in the north-east of Brazil. Marine Biodiversity Records, 2010. <http://dx.doi.org/10.1017/s1755267210000187>.
- DEANGELIS, D. L.; MULHOLLAND, P. J.; PALUMBO, A. V.; STEINMAN, A. D.; HUSTON, M. A.; ELWOOD, J. W.. Nutrient Dynamics and Food-Web Stability. Annual Review Of Ecology And Systematics, 1989. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.000443>.
- DUBIASKI-SILVA, J; MASUNARI, S.. Ontogenetic and Seasonal Variation in the Diet of Marimbá, *Diplodus Argenteus* (Valenciennes, 1830) (Pisces, Sparidae) Associated With the Beds of *Sargassum Cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta) at Ponta Das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina. Journal of Coastal Research, 2006

- DUBIASKI-SILVA, J.; MASUNARI, S.. Natural diet of fish and crabs associated with the phytal community of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta, Fucales) at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina State, Brazil. Journal Of Natural History, 2008
- ELTON, C.. Animal ecology. London: Sidwick & Jackson, 1927
- FERREIRA, C. E. L.; FLOETER, S. R.; GASPARINI, J. L.; FERREIRA, B. P.; JOYEUX, J. C.. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. Journal Of Biogeography, 2004. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01044.x>.
- FERREIRA, C. E. L.; GONÇALVES, J. E. A.. Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. Journal Of Fish Biology, 2006. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01220.x>.
- 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.. Atlantic reef fish biogeography and evolution. Journal Of Biogeography, 2008. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x>
- FULTON, C.; BELLWOOD, D.; WAINWRIGHT, P.. The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). Marine Biology, 2001. <http://dx.doi.org/10.1007/s002270100565>.
- GASPARINI, J. L.; FLOETER, S. R.. The shore fishes of Trindade Island, western South Atlantic. Journal Of Natural History, 2001. <http://dx.doi.org/10.1080/002229301317092379>
- GARVEY, J.E.; WHILES, M.R. Trophic ecology. CRC Press, Boca Raton, 2016
- GERKING, S. D.. Feeding ecology of fish. Academic Press Inc, San Diego, 1994
- GILLESPIE, R. G.. Oceanic Islands: models of diversity. Encyclopedia Of Biodiversity, 2007. <http://dx.doi.org/10.1016/b978-012226865-6/00517-1>
- GRINNELL, J. The niche-relationship of the California trasher. The Auk, v. 34, p. 427-433, 1917
- GOSLINE, W. A. Structure, function, and ecology in the goatfishes (family Mullidae). Pacific Science, 1984.
- HESSLEIN, R. H.; HALLARD, K. A.; RAMLAL, P. Replacement of Sulfur, Carbon, and Nitrogen in Tissue of Growing Broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in Response to a Change in Diet Traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1993. doi:10.1139/f93-230
- HOLMLUND, C. M.; HAMMER, M. Ecosystem services generated by fish populations. Ecological Economics, 1999. [http://dx.doi.org/10.1016/s0921-8009\(99\)00015-4](http://dx.doi.org/10.1016/s0921-8009(99)00015-4)

- HUTCHINSON, G. E. Circular Causal Systems In Ecology. Annals Of The New York Academy Of Sciences, 1948. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x>.
- KAVANAGH, K. D.; OLNEY, J. E. Ecological correlates of population density and behavior in the circumtropical black triggerfish *Melichthys niger* (Balistidae). Environmental Biology of Fishes, 2006. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9044-1>
- KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. Boletim Instituto Oceanográfico, v. 29, p. 205-207, 1980.
- KRAJEWSKI, J. P.; FLOETER, S. R.; JONES, G. P.; LEITE, F. P.P. Patterns of variation in behaviour within and among reef fish species on an isolated tropical island: Influence of exposure and substratum. Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom, 2010. <http://dx.doi.org/10.1017/s0025315410000111>.
- LAYMAN, C. A.; ARRINGTON, D. A.; MONTAÑA, C. G.; POST, D. M.. Can Stable Isotope Ratios Provide For Community-Wide Measures Of Trophic Structure? Ecology, 2007. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:csirpf\]2.0.co;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:csirpf]2.0.co;2)
- LAYMAN, C. A.; ARAUJO, M. S.; BOUCEK, R.; HAMMERSCHLAG-PEYER, C. M.; HARRISON, E.; JUD, Z. R.; MATICH, P.; ROSENBLATT, A. E.; VAUDO, J. J.; YEAGER, L. A.. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. Biological Reviews, 2011. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00208.x>
- LEAL, I. C. S.; PEREIRA, P. H. C.; ARAUJO, M. E.. Coral reef fish association and behaviour on the fire coral *Millepora* spp. in north-east Brazil. Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom, 2013. <http://dx.doi.org/10.1017/s0025315413000234>.
- LEVIN, L. A. & CURRIN, C. Stable Isotope Protocols: Sampling and Sample Processing. UC San Diego: Scripps Institution of Oceanography, 2012 <https://escholarship.org/uc/item/3jw2v1hh>
- LINDEMAN, R. L.. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. Ecology, 1942. <http://dx.doi.org/10.2307/1930126>.
- LIEDKE, A. M. R.; BARNECHE, D. R.; FERREIRA, C. E. L.; SEGAL, B.; NUNES, L. T.; BURIGO, A. P.; CARVALHO, J. A.; BUCK, S.; BONALDO, R. M.; FLOETER, S. R.. Abundance, diet, foraging and nutritional condition of the banded butterflyfish (*Chaetodon striatus*) along the western Atlantic. Marine Biology, 2016. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-015-2788-4>.
- LUBBOCK, R.. The shore fishes of Ascension Island. Journal Of Fish Biology, 1980. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02762.x>.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. The American Naturalist, 1967. <http://dx.doi.org/10.1086/282505>.

- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. The theory of island biogeographic. – Princeton Univ. Press, 1967.
- MANOOCH, C. S.; MANUEL H.. Foods of greater amberjack, *Seriola dumerili*, and almaco jack, *Seriola rivoliana* (Pisces: Carangidae), from the south Atlantic bight. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society, 1983.
- MEDEIROS, C. C.. Dinâmica interanual do epibentos do infralitoral rochoso da ilha da Trindade. 2019. 53 f. Tese (Doutorado) - Curso de Oceanografia Biológica, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2019.
- MENDES, T. C.; FERREIRA, C. E. L.; CLEMENTS, K. D.. Discordance between diet analysis and dietary macronutrient content in four nominally herbivorous fishes from the Southwestern Atlantic. Marine Biology, 2018. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-018-3438-4>.
- MENDES, T. C.; QUIMBAYO, J. P.; BOUTH, H. F.; SILVA, L. P.S.; FERREIRA, C. E. L.. The omnivorous triggerfish *Melichthys niger* is a functional herbivore on an isolated Atlantic oceanic island. Journal Of Fish Biology, 2019. <http://dx.doi.org/10.1111/jfb.14075>.
- MCCLANAHAN, T.; GEORGE M. B. Food Webs and the Dynamics of Marine Reefs. Oxford Academic, 2008. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195319958.001.0001>.
- MIHALITSIS, M.; HEMINGSON, C. R.; GOATLEY, C. H. R.; BELLWOOD, DAVID R.. The role of fishes as food: a functional perspective on predator-prey interactions. Functional Ecology, 2021. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.13779>.
- MORAIS, R. A.; BELLWOOD, D. R.. Pelagic Subsidies Underpin Fish Productivity on a Degraded Coral Reef. Current Biology, 2019. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.044>.
- MORAN, D.; CLEMENTS, K. D.. Diet and endogenous carbohydrases in the temperate marine herbivorous fish *Kyphosus sydneyanus*. Journal Of Fish Biology, 2002. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01714.x>
- NUNES, L. T.; CORD, I.; FRANCINI-FILHO, R. B.; STAMPAR, S. N.; PINHEIRO, H. T.; ROCHA, L. A.; FLOETER, S. R.; FERREIRA, C. E. L.. Ecology of *Prognathodes obliquus*, a butterflyfish endemic to mesophotic ecosystems of St. Peter and St. Paul's Archipelago. Coral Reefs, 2019. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-019-01822-8>
- NUNES, L. T.; SIQUEIRA, A. C.; CORD, I.; FORD, B. M.; LIEDKE, A. M. R.; FERREIRA, C. E. L.; FLOETER, S. R.. The influence of species abundance, diet and phylogenetic affinity on the co-occurrence of butterflyfishes. Marine Biology, 2020. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-020-03725-7>.
- NUNES, L. T.; LEÃO, C. C.; FLOYD, A. A.; SAZIMA, I.; FERREIRA, C. E. L.; FLOETER, S. R.. Diel feeding activity of *Abudefduf saxatilis* (Perciformes: Pomacentridae) on southwestern Atlantic reefs. Neotropical Ichthyology, 2023. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0119>

- NUNES, L. T.; FLOETER, S. R.; FERREIRA, C. E. L.. Ecologia alimentar dos peixes recifais brasileiros. In: FLOETER, Sergio R. *et al.* Peixes Recifais Brasileiros. Florianópolis: Editora CRV, 2023. p. 13-20.
- NUNES, J. A. C. C.; SAMPAIO, C. L. S.; Barros, F.. How wave exposure, group size and habitat complexity influence foraging and population densities in fishes of the genus *Halichoeres* (Perciformes: labridae) on tropical rocky shores. *Marine Biology*, 2013. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-013-2233-5>.
- PADILLA VERDÍN, C.J.; CARBALLO, J. L.; CAMACHO, M. L. A Qualitative Assessment of Sponge-Feeding Organisms from the Mexican Pacific Coast. *The Open Marine Biology Journal*, 2010. <http://dx.doi.org/10.2174/1874450801004010039>.
- PANDIAN, T. J.; Vivekanandan, E.. Energetics of Feeding and Digestion. *Fish Energetics*, 1985. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-011-7918-8_4.
- PEREIRA-FILHO, G. H.; AMADO-FILHO, G. M.; GUIMARÃES, S. M. P. B.; MOURA, R. L.; SUMIDA, P. Y. G.; ABRANTES, D. P.; BAHIA, R. G.; GÜTH, A. Z.; JORGE, R. R.; FRANCINI FILHO, R. B.. Reef Fish And Benthic Assemblages Of The Trindade And Martin Vaz Island Group, Southwestern Atlantic. *Brazilian Journal Of Oceanography*, 2011. <http://Dx.Doi.Org/10.1590/S1679-87592011000300001>.
- PEREIRA-FILHO, G. H.; VERAS, P.C.; FRANCINI-FILHO, R. B.; MOURA, R.L.; PINHEIRO, H. T.; GIBRAN, F. Z.; MATHEUS, Z.; NEVES, L. M.; AMADO-FILHO, G. M.. Effects of the sand tilefish *Malacanthus plumieri* on the structure and dynamics of a rhodolith bed in the Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 2015. <http://dx.doi.org/10.3354/meps11569>.
- PINHEIRO, H. T.; MAZZEI, E.; MOURA, R. L.; AMADO-FILHO, G. M.; CARVALHO-FILHO, A.; BRAGA, A. C.; COSTA, P. A. S.; FERREIRA, B. P.; FERREIRA, C. E. L.; FLOETER, S. R.. Fish Biodiversity of the Vitória-Trindade Seamount Chain, Southwestern Atlantic: an updated database. *Plos One*, 2015. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0118180>
- PINHEIRO, E.; LAYMAN, C. A.; CASTELLO, J. P.; LEITE, T. S.. Trophic role of demersal mesopredators on rocky reefs in an equatorial Atlantic Ocean island. *Journal Of Applied Ichthyology*, 2016. <http://dx.doi.org/10.1111/jai.13204>
- PINKAS, L., OLIPHANT, M.S., IVERSON, I.L.K.. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bulletin*. 152, 1–105, 1970
- PISANIELLO, A.; BOJARSKI, L. D.; HANDLEY, K. M.; WHITE, W. L.; ANGERT, E. R.; CLEMENTS, K. D.. Sources of variation in community composition of the hindgut microbiota in two tropical *Kyphosus* species. *Coral Reefs*, 2022. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-022-02299-8>
- POST, D. M.. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:usitet\]2.0.co;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:usitet]2.0.co;2).

- RANDALL, J. E. Food habits of reef fishes of the west indies. Stud. Trop. Oceanogr., 1967
- ROBINSON, J. P. W.; BAUM, J. K.. Trophic roles determine coral reef fish community size structure. Canadian Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences, 2016. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfas-2015-0178>.
- SAZIMA, I.; SAZIMA, C.. Daytime hunting behavior of *Echidna catenata* (Muraenidae): Why chain morays foraging at ebb tide have no followers. aqua. International Journal of Ichthyology, 2004
- SCHOENER, T. W.. Resource Partitioning in Ecological Communities. Science, 1974. American Association for the Advancement of Science (AAAS). <http://dx.doi.org/10.1126/science.185.4145.27>.
- SCHOENER, T. W. Resource partitioning. Community Ecology: Pattern and Process. London: Blackwell Scientific Publications, 1986.
- SHIPLEY, O. N.; Matich, P.. Studying animal niches using bulk stable isotope ratios: an updated synthesis. Oecologia, 2020. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-020-04654-4>
- SILVEIRA, I. C. A.; SCHMIDT, A. C. K.; CAMPOS, E. J. D.; GODOI, S. S.; IKEDA, Y.. A corrente do Brasil ao largo da costa leste brasileira. Revista Brasileira de Oceanografia, 2000. <http://dx.doi.org/10.1590/s1413-77392000000200008>.
- SIMON, T.; PINHEIRO, H. T.; SANTOS, S.; MACIEIRA, R. M.; FERREIRA, Y. S. S.; BERNARDI, G.; ROCHA, L. A.; FLOETER, S. R.; FERREIRA, C. E. L.; JOYEUX, JC. Comparative phylogeography of reef fishes indicates seamounts as stepping stones for dispersal and diversification. Coral Reefs, 2021. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-021-02178-8>.
- SKINNER, M. M.; MARTIN, A. A.; MOORE, B. C.. Is lipid correction necessary in the stable isotope analysis of fish tissues?. Rapid Communications In Mass Spectrometry, 2016. <http://dx.doi.org/10.1002/rcm.7480>.
- SVENSSON, E.; FREITAS, V.; SCHOUTEN, S.; MIDDELBURG, J. J.; VEER, H. W.; DAMSTÉ, J. S. S.. Comparison of the stable carbon and nitrogen isotopic values of gill and white muscle tissue of fish. Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology, 2014. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2014.04.014>.
- TEBBETT, S. B.; BELLWOOD, D. R.. Algal turf sediments on coral reefs: what's known and what's next. Marine Pollution Bulletin, 2019. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110542>.
- TEBBETT, S. B.; SIQUEIRA, A. C.; BELLWOOD, D. R.. The functional roles of surgeonfishes on coral reefs: past, present and future. Reviews In Fish Biology And Fisheries, 2022. <http://dx.doi.org/10.1007/s11160-021-09692-6>.

- TURINGAN, R. G.; WAINWRIGHT, P. C.. Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces, tetraodontiformes). Journal Of Morphology, 1993. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.1052150202>.
- VIVIANI, J.; MORITZ, C.; PARRAVICINI, V.; LECCHINI, D.; SIU, G.; GALZIN, R.; VIRIOT, L.. Synchrony patterns reveal different degrees of trophic guild vulnerability after disturbances in a coral reef fish community. Diversity And Distributions, 2019. <http://dx.doi.org/10.1111/ddi.12931>
- WALTER, G. H.. What is resource partitioning? Journal Of Theoretical Biology, 1991. [http://dx.doi.org/10.1016/s0022-5193\(05\)80327-3](http://dx.doi.org/10.1016/s0022-5193(05)80327-3).
- WILSON, S.; BELLWOOD, D.; CHOAT, J.; FURNAS, M.. Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. Oceanography and Marine Biology. 2003
- ZANDEN, M. J. V.; OLDEN, J. D.; GRATTON, C.; TUNNEY, T. D.. Food Web Theory and Ecological Restoration. Foundations Of Restoration Ecology, 2016. http://dx.doi.org/10.5822/978-1-61091-698-1_11.