

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE
PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA**

**MESOPREDADORES NO AMBIENTE
DEMERSAL BENTÔNICO RASO DO
ARQUIPÉLAGO SÃO PEDRO E SÃO PAULO**

IGOR EMILIANO GOMES PINHEIRO

Tese apresentada ao Programa de
Pós-graduação em Oceanografia
Biológica, da Universidade Federal
do Rio Grande, como requisito
parcial à obtenção do título de
DOUTOR

Orientador: Prof. Dr. Jorge Pablo Castello

**Rio Grande
Agosto, 2015**

P654m Pinheiro, Igor Emiliano Gomes

Mesopredadores no ambiente demersal bentônico raso do arquipélago São Pedro e São Paulo / Igor Emiliano Gomes Pinheiro. 2015. – 160 f. ; graf.; tab.

Orientador: Jorge Pablo Castello
Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Rio Grande, Programa de Pós-Graduação em Oceanografia biológica.

1. Ilhas oceânicas. 2. Isótopos estáveis 3. Interações tróficas 4. Partição de recursos I. Castello, Jorge Pablo. II. Título.

CDU 573(26)

AGRADECIMENTOS

Ao orientador Prof. Jorge Pablo Castello pela confiança, ensinamentos, apoio em todas as etapas deste trabalho e pela grande referência profissional e de amor a ciência.

A Prof^a. Tatiana Leite e Prof. Jorge Eduardo Lins por terem criado as condições necessárias para que o trabalho de campo pudesse ser realizado com sucesso. Agradeço especialmente à Prof^a. Tatiana pela co-orientação e pelo convite para trabalhar no Arquipélago São Pedro e São Paulo (ASPSP).

Aos coordenadores do projeto que financiou as amostragens no ASPSP, Prof. Jean Louis Valentin, Prof. Jorge Eduardo Lins, Prof^a. Tatiana Silva Leite e Dr^a. Aline Aguiar.

Ao Prof. Craig Layman pela co-orientação durante o estágio nos Estados Unidos e pelo exemplo de atuação como pesquisador e orientador. Agradeço também todas as revisões e preciosas dicas sobre as análises e interpretação dos dados de isótopos estáveis.

À todos os mergulhadores que participaram diretamente da coleta de dados em campo: Aline Aguiar, Fábio Flor, Leandro Pessoa, Lidiane Bahls, Lucas Xavier, Rodrigo Coluchi, Rodrigo Garcia e Tatiana Leite.

Às tripulações dos barcos pesqueiros Transmar I e II pelo apoio durante as coletas e pela oportunidade de conviver com os verdadeiros homens do mar. Agradeço especialmente aos senhores que nos acompanhavam fazendo a segurança no bote durante as atividades de mergulho: Seu Aristídes, Pépe, Seu Antônio e Ezequiel.

Aos membros da banca Prof. Alexandre Garcia, Prof. Cassiano Monteiro-Neto, Prof. Gonzalo Velasco e Prof. João Paes Vieira, pelas contribuições. Agradeço especialmente ao Prof. Alexandre que disponibilizou os equipamentos para o processamento das amostras para análise de isótopos estáveis.

Aos amigos do Laboratório de Biologia Pesqueira da Universidade Federal do Rio Grande do Norte: Prof. José Garcia Junior, Dr. Aline Aguiar e Msc. Guido Grimaldi pelo auxílio na identificação de peixes e invertebrados.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq) pela concessão da bolsa de doutorado e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa PDEE (Programa de doutorado no país com estágio no exterior).

A todos os professores, colegas e funcionários do programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica que me auxiliaram de uma forma ou outra durante o curso.

A minha família pelo apoio incondicional e por serem meu porto-seguro em todas as etapas da minha vida.

Por último, um agradecimento especial a Martina Rossato, minha esposa, melhor amiga, companheira, namorada e mãe do meu maior tesouro, Pedro Rossato Pinheiro. Obrigado pelo amor, inspiração e felicidade que vocês me trazem.

ÍNDICE

LISTA DE TABELAS.....	V
LISTA DE FIGURAS.....	VI
LISTA DE ABREVIACÕES.....	VIII
RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
1 CONTEXTUALIZAÇÃO.....	3
1.1 Ilhas oceânicas brasileiras e os impactos da pesca.....	3
1.2 Interações tróficas e relações com habitat: implicações para a conservação de ilhas oceânicas.....	9
1.3 O caso de estudo do Arquipélago São Pedro e São Paulo.....	16
2 OBJETIVOS.....	27
2.1 Objetivo geral:.....	27
2.2 Objetivos específicos:.....	27
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	28
3.1 Área de estudo.....	28
3.2 Ictiofauna endêmica.....	33
3.3 Delineamento amostral e expedições de amostragens.....	34
3.4 Métodos de amostragem.....	36
3.4.1 <i>Coleta de invertebrados</i>	36
3.4.2 <i>Coleta de organismos para estudo da ecologia trófica</i>	37
3.4.3 <i>Censos visuais e caracterização de habitats</i>	40
3.5 Isótopos estáveis.....	42
3.6 Análises estatísticas.....	44

3.6.1	<i>Varição de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre predadores e em relação ao tamanho</i>	44
3.6.2	<i>Nicho isotópico e dieta</i>	45
3.6.3	<i>Variações na estrutura da comunidade</i>	49
3.6.4	<i>Associações entre peixes com as características de habitat e disponibilidade de presas</i>	51
4	RESULTADOS	54
4.1	Macrofauna epibêntica	54
4.2	Estrutura trófica no sistema demersal bentônico raso no Arquipélago São Pedro e São Paulo (Apêndice 1)	57
4.3	Variações de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre predadores e em relação ao tamanho (Apêndice 1)	58
4.4	Nicho isotópico e dieta dos predadores (Apêndice 1)	59
4.5	Estrutura da comunidade e distribuição dos peixes recifais (Apêndice 2 e 3)	61
4.6	Influência da estrutura do habitat e disponibilidade de presas (Apêndice 3)	65
5	PRINCIPAIS CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES	68
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	71
	APÊNDICE	96
	APÊNDICE 1: CHARACTERIZING THE TROPHIC ROLE OF DEMERSAL PREDATORS ON ROCKY REEFS OF AN ISOLATED EQUATORIAL ISLAND	96
	APÊNDICE 2: CONFIRMED RECORD OF SERIOLA RIVOLIANA (VALENCIENNES, 1833) IN THE SAINT PETER AND SAINT PAUL ARCHIPELAGO	120

APÊNDICE 3: REEF FISH COMMUNITY IN A LOW-DIVERSITY ROCKY REEF ECOSYSTEM: INFLUENCE OF BIOTIC AND ABIOTIC FACTORS WITH EMPHASIS IN DEMERSAL MESOPREDATORS.....	123
APÊNDICE 4: LISTA DE ESPÉCIES DE INVERTEBRADOS	159

Lista de Tabelas

Tabela 1: Observações históricas dos tubarões no Arquipélago São Pedro e São Paulo (Fonte: Luiz & Edwards, 2011).	19
Tabela 2: Média (\pm DP) do comprimento total (cm) dos organismos coletados no Arquipélago São Pedro e São Paulo. Para os peixes as categorias tróficas foram definidas de acordo com Ferreira et al., 2001 e Floeter et al., 2004.	39
Tabela 3: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de anelídeos.	54
Tabela 4: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de crustáceos.	55
Tabela 5: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de equinodermos.	55
Tabela 6: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de molusco.	56

Lista de Figuras

- Figura 1: Cadeia trófica em ambientes recifais do Caribe antes (A) e depois (B) dos efeitos da pesca. **Negrito**: espécie dominante na estrutura da cadeia trófica. Setas pretas largas: tendências na abundância das espécies. Setas pretas: fortes interações ecológicas. Setas pontilhadas: interações ecológicas fracas ou inexistentes. Dentro de um nível trófico as interações competitivas podem funcionar como um "módulo" (*sensu* Paine, 1980). Módulos geralmente têm uma hierarquia competitiva ilustrada com espécies dominantes > espécies subordinadas. Modificado de Mumby et al. (2012)..... 7
- Figura 2: Modelo conceitual ilustrando como as razões isotópicas de carbono (A) e nitrogênio (B) podem ser utilizadas para indicar a posição trófica e o uso do habitat para peixes em ambientes recifais. Setas largas indicam a discriminação entre posições tróficas a cada nível da cadeia alimentar e as setas finais indicam a tendência de enriquecimento da razão isotópica... 12
- Figura 3: Arquipélago São Pedro e São Paulo (0°56,2' N e 29°20,6' W) 17
- Figura 4: Captura da pesca comercial nas regiões adjacentes ao Arquipélago São Pedro e São Paulo. Modificado de Divovich & Pauly, (2015). 21
- Figura 5: Cadeia trófica no Arquipélago São Pedro e São Paulo antes (A) e depois (B) dos efeitos da atividade pesqueira. Predadores de topo: (I) *Isurus oxyrinchus*, (II) *Carcharhinus obscurus*, (III) *Sphyrna lewini* e (IV) *Carcharhinus galapagensis*. Mesopredadores: (a) *Caranx lugubris*, (b) *Muraena pavonina* e (c) *Enchelycore nigricans*. Presas: (1) peixes da família Exocoetidae, (2) Pequenos Pomacentrideos, (3) *Chroanthias*

salmopunctatus e (4) peixes das famílias Blenniidae e/ou Gobiidae. Setas cinzas indicam a tendência na abundância, setas pretas indicam interações ecológicas fortes, setas pretas pontilhadas indicam interações ecológicas fracas ou ausente. (+) indica forte interação competitiva e (-) indica interação competitiva fraca ou ausente. Fonte: Autor..... 23

Figura 6: Localização do Arquipélago São Pedro e São Paulo..... 29

Figura 7: Ilhas do Arquipélago São Pedro e São Paulo 30

Figura 8: Sistema de correntes no Oceano Atlântico Tropical com a localização do Arquipélago São Pedro e São Paulo (ASPSP): Contra Corrente Equatorial (CCE); Corrente Norte do Brasil (CNB); Sub-Corrente Equatorial (SCE); Corrente Sul Equatorial (CSE) com as vertentes norte (CSEn), equatorial (CSEe) e central (CSEc) Modificado de Edwards & Lubbock, (1983)..... 31

Figura 9: Ilhas do Arquipélago São Pedro e São Paulo. Áreas em destaque representam as regiões onde os censos visuais foram realizados. 1) Enseada, 2) Cabeço da Tartaruga e 3) Região a Barlavento 34

Lista de abreviações

ADBR.....	Ambiente demersal bentônico raso
AR.....	Atol das Rocas
ASPSP.....	Arquipélago São Pedro e São Paulo
ATMV.....	Arquipélago de Trindade e Martin Vaz
BRT.....	<i>Boosted Regression Tree</i>
CCA.....	Análise de Correspondência Canônica
CE.....	Conteúdo Estomacal
CNB.....	Corrente Norte do Brasil
CSE.....	Corrente Sul Equatorial
IE.....	Isótopos estáveis
LABIPE.....	Laboratório de Biologia Pesqueira
MOP.....	Matéria orgânica particulada
PPR.....	Procedimentos de Permutação de Resíduos
SCE.....	Sub-Corrente Equatorial
ZEE.....	Zona Econômica Exclusiva
ZCIT.....	Zona de Convergência Intertropical

Resumo

O Arquipélago São Pedro e São Paulo (ASPSP), um conjunto de ilhas isoladas no Atlântico Tropical, foi utilizado como sistema modelo para investigar as interações tróficas e o uso do habitat por mesopredadores em sistemas de baixa diversidade. Para isso, foram utilizadas análises de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$), conteúdos estomacais e censos visuais atrelados a caracterização de variáveis bióticas e abióticas. Verificou-se que a cadeia trófica no ambiente demersal bentônico raso do ASPSP, é sustentada por vias tróficas baseadas em recursos bentônicos. Os três abundantes mesopredadores alvos do estudo (i.e. *Caranx lugubris*, *Enchelycore nigricans* e *Muraena pavonina*) exibem uma relação significativa entre o tamanho do corpo e as razões isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$, sugerindo mudanças na dieta associadas ao desenvolvimento ontogenético. Análises do nicho isotópico destes três mesopredadores sugerem que potenciais interações competitivas ocorrem entre a *M. pavonina* e os outros dois mesopredadores estudados. A maior parte dos mesopredadores, principalmente os de maior tamanho, estão associados a habitats mais profundos. Áreas rasas são caracterizadas por habitats mais complexos, os quais abrigam a maioria das espécies de presas. Os mesopredadores alvos do estudo, exibem uma relação positiva com a disponibilidade de presas, as quais são um importante preditor da ocorrência destes predadores.

Palavras chaves: Ilhas oceânicas, interações tróficas, isótopos estáveis, nicho isotópico, partição de recursos e sistemas de baixa diversidade.

Abstract

The Saint Peter and Saint Paul Archipelago, a remote group of barren islets in the Tropical Atlantic Ocean, was used as a model system to investigate the trophic interactions and habitat use by mesopredators in low-diversity systems. For this purpose, we employed stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), gut contents analyses and visual census linked to characterization of biotic and abiotic variables. Three abundant mesopredator targets for the study (i.e. *Caranx lugubris*, *Enchelycore nigricans* and *Muraena pavonina*) had a significant relationship between body size and $\delta^{15}\text{N}$, suggesting potential ontogenetic diet shifts. Isotopic trophic niche analyses for the three targets mesopredator suggest potential competitive interactions between *M. pavonina* with the other two mesopredators. The reef fish community from SPSPA is dominated by few very abundant species and there was little variation in the abundance of fishes around the islands, in part due to low variability in environmental characteristics surrounding these islands. Most mesopredators, mainly with larger sizes, were associated with the deeper habitats. Shallow areas were characterized by more complex environments, which harbored the majority of prey species. Mesopredators exhibiting a positive relationship with prey availability, which was an important predictor of predator occurrence.

Keywords: Low-diversity systems, oceanic islands, isotopic niche, stable isotopes, resource partitioning and trophic interactions.

1 Contextualização

1.1 Ilhas oceânicas brasileiras e os impactos da pesca

Locais remotos, como ilhas oceânicas, possuem alto grau de endemismo e são considerados de alto valor para a biodiversidade (Roberts et al., 2002). Ao longo dos 8.500 km da costa brasileira há quatro conjuntos de ilhas oceânicas: Arquipélago São Pedro e São Paulo (ASPSP) (0°55'N - 29°21'W), Arquipélago de Fernando de Noronha (FN) (3°54'S; 32°25'W), Atol das Rocas (AR) (3°50'S; 33°49'W) e o Arquipélago Trindade (20°30'S, 29°19'W) e Martin Vaz (ATMV) (20°29'S, 28°51'W). Estas pequenas ilhas abrigam 23% da fauna endêmica de peixes recifais da província brasileira (Floeter et al., 2008; Briggs & Bowen, 2012), todas essas consideradas como áreas prioritárias para esforços de conservação (Moura, 2000).

Com exceção do ATMV, que é uma base militar da Marinha do Brasil, todas as outras ilhas oceânicas brasileiras têm algum grau de proteção legal (ICMBio, 2007; Serafini et al., 2010), no entanto, sinais de impactos decorrentes da pesca têm sido evidenciados nestas ilhas (Oliveira et al., 1997; Sampaio et al., 2006; Ferreira et al., 2009; Pinheiro et al., 2010; 2015; Serafini et al., 2010; Luiz & Edwards, 2011; Freire & Pauly, 2015). Por exemplo, a biomassa de predadores (i.e. carnívoros e piscívoros) abrange 33,6% e 22,6% da biomassa total de peixes no ATMV e em FN, respectivamente. Em contraste, em áreas protegidas no Caribe, a biomassa de predadores varia entre 50 a 70% da biomassa total de peixe (Newman et al., 2006; Knowlton & Jackson, 2008). Já em ilhas remotas e presumidamente pristinas no oceano Pacífico, a biomassa de predadores pode chegar a 85% da biomassa total de

peixes (Knowlton & Jackson, 2008; Sandin et al., 2008). Embora comparações diretas entre diferentes comunidades sejam apenas indicativas, o decréscimo das populações de grandes predadores vem sendo detectado nas ilhas oceânicas brasileiras (Pinheiro et al., 2010; Luiz & Edwards, 2011; Freire & Pauly, 2015)

Ilhas oceânicas têm baixa capacidade de suporte devido ao isolamento e reduzido tamanho populacional, características que tornam esses ambientes mais suscetíveis a impactos de origem antrópica e/ou natural (Chown et al., 1998; Robertson, 2001; Allen, 2008). A atividade pesqueira é reconhecida como uma das principais ameaças a ictiofauna insular (Friedlander & DeMartini, 2002; Sampaio et al., 2006) e, mesmo em regiões onde o esforço de pesca é reduzido, já foram detectadas alterações na estrutura da comunidade (Jennings, 1996; Pinheiro et al., 2010). Por exemplo, o decréscimo na abundância de grande predadores foi documentado em Fiji (Pinnegar & Engelhard, 2008), Ilhas Seychelles (Jennings et al., 1995), Ilhas Line (DeMartini et al., 2008) e Filipinas (Russ & Alcala, 1996). Nestes ecossistemas, a exploração é geralmente seguida de uma redução drástica (Koslow et al., 2000) ou da extinção de espécies (Luiz & Edwards, 2011) e, mesmo com o encerramento da atividade pesqueira, a regeneração completa do habitat pode exigir séculos (Althaus et al., 2009). Vale ressaltar que há diferenças na resiliência de ecossistemas recifais que são atribuídas a fatores como composição funcional, riqueza de espécies e às características das espécies e dos ecossistemas impactados (Chown et al., 1998; McClanahan et al., 2002; Bellwood et al., 2004). Por exemplo, grandes peixes recifais como Serranideos

(Ferreira & Russ, 1992), Scarídeos (Choat et al., 1996) e Lutjanídeos (Burton, 2002) raramente excedem 25 anos de idade. Se o recrutamento é suficiente, efeitos significativos do controle da atividade pesqueira podem ser observados em intervalos de 12 a 20 anos (Hutchings, 2002; McClanahan et al., 2002). Em regiões com alta diversidade de espécies e com estoque em situação de pequena depleção, sinais de recuperação da biomassa podem ocorrer em menores intervalos de tempo, como observado em áreas protegidas do Caribe (Polunin & Roberts, 1993) e do Quênia (Mcclanahan & Kaunda-Arara, 1996; McClanahan et al., 2007). No entanto, exceções para tal resiliência podem ser esperadas em regiões com recrutamento limitado (e.g., ilhas oceânicas) e, principalmente, se as espécies impactadas apresentam características de seleção-*K* (e.g., tubarões) (Chown et al., 1998; McClanahan et al., 2002).

Nos últimos 50 anos a pressão pesqueira vem aumentando substancialmente nos oceanos de todo mundo (Myers et al., 2007). Como resultado, os predadores que ocupam níveis superiores das cadeias tróficas marinhas vêm declinando a níveis extremamente baixos (Jackson et al., 2001; Myers & Worm, 2003; Heithaus et al., 2008; Ruppert et al., 2013; Giglio et al., 2015). Uma vez que estes predadores desempenham papel fundamental na organização das comunidades (Boyd et al., 2006), a depleção e/ou extinção destas espécies pode gerar alterações severas em ecossistemas marinhos (e.g. cascata trófica e/ou liberação de mesopredadores) (Ferretti et al., 2008; Heithaus et al., 2008; Baum & Worm, 2009; Sangil et al., 2013). Tais alterações, são tipicamente mediadas por mesopredadores, i.e., predadores de níveis tróficos intermediários que desempenham um papel chave na ligação

entre níveis tróficos inferiores e superiores (Ritchie & Johnson, 2009; Estes et al., 2011). Por exemplo, o decréscimo na abundância de grandes predadores em recifes caribenhos reduziu a pressão de predação sobre mesopredadores (Figura 1). Esta mudança acarretou no aumento da abundância e do tempo de forrageamento destes mesopredadores (e.g. *Cephalopholis fulva*, *Cephalopholis cruentatus* e *Epinephelus guttatus*) (Nagelkerken et al. 2005, Mumby et al. 2012). Concomitantemente, houve um decréscimo na abundância dos pequenos Pomacentrideos (e.g. *Stegastes planifrons* e *Stegastes Partitus*) (Mumby et al. 2012). Mudanças comportamentais, aumento na abundância de mesopredadores e decréscimo na abundância de presas mais vulneráveis vêm sendo observadas principalmente em águas temperadas (e.g. Myers et al., 2007; Polovina et al., 2009). Poucos estudos reportam estes efeitos em cadeias tróficas tropicais, muitos dos quais realizados em ecossistemas de recifes de corais (Friedlander & DeMartini, 2002; Dulvy et al., 2004; Ward & Myers, 2005).

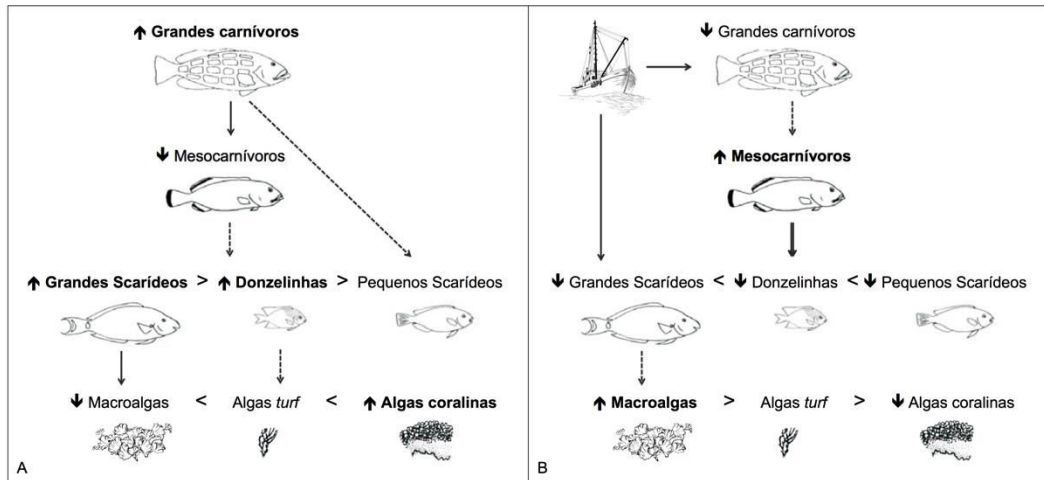


Figura 1: Cadeia trófica em ambientes recifais do Caribe antes (A) e depois (B) dos efeitos da pesca. Negrito: espécie dominante na estrutura da cadeia trófica. Setas pretas largas: tendências na abundância das espécies. Setas pretas: fortes interações ecológicas. Setas pontilhadas: interações ecológicas fracas ou inexistentes. Dentro de um nível trófico as interações competitivas podem funcionar como um "módulo" (*sensu* Paine, 1980). Módulos geralmente têm uma hierarquia competitiva ilustrada com espécies dominantes > espécies subordinadas. Modificado de Mumby et al. (2012).

A magnitude destas mudanças depende da complexidade do ecossistema impactado, bem como do número e função das espécies afetadas (Dunne et al., 2002). Em ilhas oceânicas rochosas estes efeitos tendem a ser mais graves, pois os ecossistemas marinhos de baixa diversidade são fortemente interligados e altamente dependentes das interações tróficas que se desenvolvem dentro destes sistemas (Bellwood & Hughes, 2001; Gislason, 2003). Em ambientes com tais características a exclusão de uma única espécie pode causar alterações significativas, uma vez que há um conjunto pequeno de espécies capazes de substituir a espécie perdida (Bornatowski et al., 2014). Além disso, as informações limitadas sobre o uso do habitat e a ecologia trófica de muitos mesopredadores reduz a capacidade de entender os mecanismos subjacentes às respostas ecológicas (Chase & Leibold, 2003; Ajemian &

Powers, 2011). Sendo os mesopredadores os principais mediadores destas alterações, é de fundamental interesse para conservação destes sistemas elucidar as interações tróficas e o uso do habitat por estas espécies.

1.2 Interações tróficas e relações com habitat: implicações para a conservação de ilhas oceânicas

Compreender o papel das espécies nas cadeias tróficas e suas interações é fundamental para entender a dinâmica das comunidades e os impactos que os componentes individuais têm nos compartimentos de uma teia trófica (Pimm, 2002; Braga et al., 2012; Heithaus et al., 2013). Da mesma forma, um passo crucial para o manejo de ecossistemas de recife é identificar os atributos físicos e ecológicos específicos que influenciam os padrões de distribuição das comunidades de peixes (Paddack et al., 2009; Moore et al., 2010). Tais informações são fundamentais para avaliar a coexistência entre espécies e para, eventualmente, prever as consequências das mudanças nos ecossistemas (Chase & Leibold, 2003).

Um ponto de partida para a compreensão das interações tróficas é o estudo do nicho das espécies. Diferenças entre nichos ecológicos das espécies são demonstradas utilizando indicadores tais como comprimento total (Romanuk et al., 2011), ecologia alimentar (McDonald, 2002) e habitats preferenciais (Young et al., 2010). O comprimento total é um dos fatores de maior influência na estrutura das comunidades e desempenha um papel central nas interações inter e intraespecíficas. Predadores carnívoros são maiores do que suas presas e ao longo da ontogenia, normalmente, são observadas alterações no comportamento alimentar e aumento na posição trófica (Cohen et al., 1993; Morinière et al., 2003; Romanuk et al., 2011). Análises de partição de nicho também são utilizadas para avaliar a utilização de recursos por espécies que coexistem em uma mesma área. Para peixes são esperadas

evidências de segregação de nicho, uma vez que as espécies alimentam-se de diferentes presas com diferentes tamanhos, em distintos momentos do dia ou usando diferentes áreas de alimentação (Young et al., 2010; Cook et al., 2013). Os peixes exibem partição no uso dos recursos devido à interações competitivas passadas ou presentes (Ross, 1986). Respostas nas interações competitivas são esperadas em sistemas onde a pressão de predação diminuiu devido ao decréscimo de grandes predadores, principalmente para as espécies liberadas da predação (*mesopredator release*) (e.g. Ritchie & Johnson, 2009; Mumby et al., 2012).

Tradicionalmente, o estudo das interações tróficas em vertebrados tem sido feito com base na análise de conteúdos estomacais (CE) (Hyslop, 1980; Baker et al., 2014). No entanto, devido às limitações desse método (i.e. subestimação das presas de digestão rápida, sobrestimação das presas de digestão lenta e necessidade de grandes conjuntos de dados) a análise de isótopos estáveis (IE) vem sendo empregada como alternativa para estudos da ecologia trófica (Bearhop et al., 2004; Layman et al., 2007, 2012). A utilização de isótopos estáveis (normalmente carbono $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e nitrogênio $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, expressos como razões isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente) no estudo de cadeias tróficas toma proveito da variação natural das razões de isótopos estáveis e dos aspectos subjacentes ao nicho trófico que estas variações refletem (Newsome et al., 2007). Por exemplo, as razões isotópicas de $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$, fornecem medidas da posição trófica das espécies, pois a cada nível trófico os valores diferem entre 2 e 5‰. Já as razões de $\delta^{13}\text{C}$, que apresentam menor variação entre níveis tróficos ($\sim 0,5\text{‰}$), fornecem

informações sobre as fontes de carbono na base da cadeia alimentar, sendo utilizadas para avaliar o uso de recursos alimentares em distintos habitats (e.g. pelágico vs bentônico) (Peterson & Fry, 1987; Post, 2002) (Figura 2). Em virtude das informações a respeito do nicho trófico geradas a partir das razões de isótopos estáveis, esta análise vem se tornando uma das ferramentas mais empregadas em estudos de ecologia trófica (Layman et al., 2007). Contudo, é importante ressaltar que a análise de IE apresenta limitações como a dificuldade em determinar presas em nível específico. Assim, a análise de IE usada em combinação com a análises de CE podem fornecer melhores resultados e interpretações (Post, 2002).

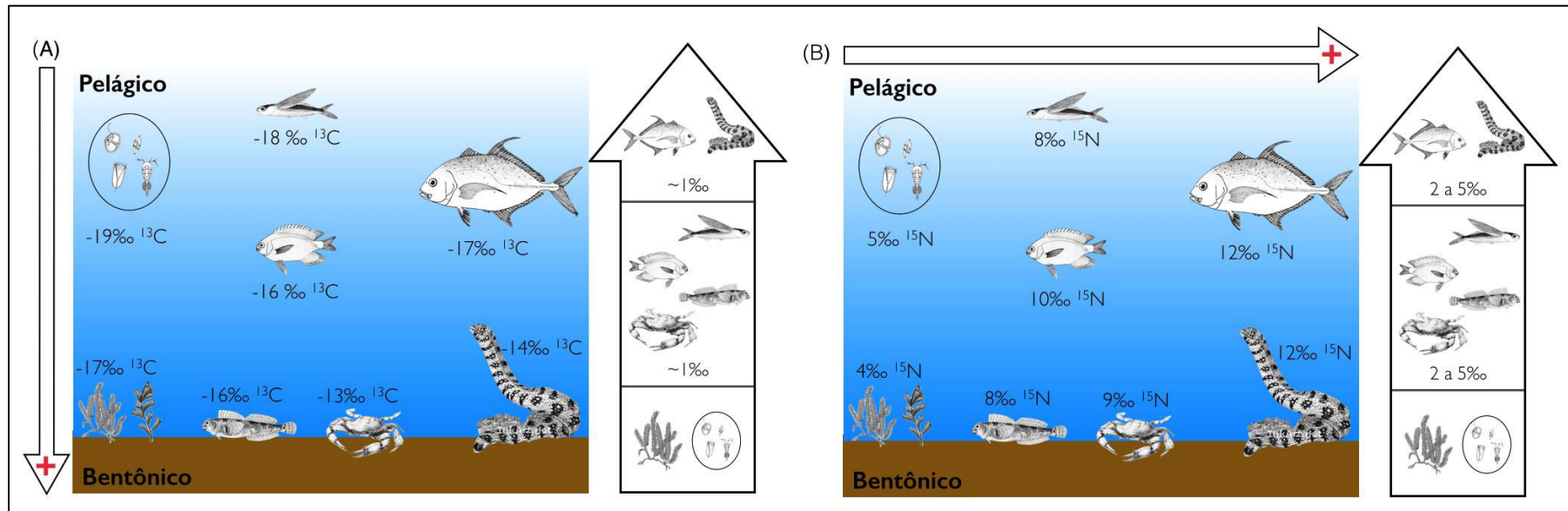


Figura 2: Modelo conceitual ilustrando como as razões isotópicas de carbono (A) e nitrogênio (B) podem ser utilizadas para indicar a posição trófica e o uso do habitat para peixes em ambientes recifais. Setas largas indicam a discriminação entre posições tróficas a cada nível da cadeia alimentar e as setas finais indicam a tendência de enriquecimento da razão isotópica.

Até o momento, poucos estudos sobre ecologia trófica de peixes recifais foram realizados nas ilhas oceânicas brasileiras e a maioria considerou espécies isoladamente. Por exemplo, em FN, Bonaldo et al., (2006) investigaram os hábitos de forrageamento de 3 espécies de scarídeos e Aguiar et al., (2009) estudaram a ecologia trófica da *Dasyatis americana*. Já Coelho et al., (2012), avaliaram a distribuição e dieta do *Cephalofolis fulva* no ATMV e Reis et al., (2012) estudaram a dieta do *Holacanthus ciliares* no ASPSP. Como resultado, pouco se sabe sobre a posição das espécies e o papel dos mesopredadores nas teias tróficas nestes sistemas. Esta carência de dados a respeito das relações tróficas entre as espécies, gera lacunas na compreensão das causas e consequências dos distúrbios em cadeias tróficas (Montoya et al., 2005). Sendo assim, existe a necessidade urgente da caracterização da estrutura trófica para as ilhas oceânicas brasileiras e, principalmente, o conhecimento a respeito das interações tróficas entre os abundantes mesopredadores.

Com relação aos fatores que afetam a estrutura da comunidade de peixes, diversos estudos investigaram a relação entre os parâmetros físicos do habitat (e.g., profundidade, rugosidade de substrato e índices de cobertura bióticos) e as comunidades de peixes. Na maioria dos casos, abundância e a diversidade de espécies apresentam relação positiva com a complexidade estrutural (Gratwicke & Speight, 2005; Wilson et al., 2007; Walker et al., 2009; Schrandt et al., 2012). A interação presa-predador é outro fator importante que pode determinar a abundância e a distribuição dos peixes (Hunter & Price, 1992; Menge, 1992), fator que está fortemente ligado aos parâmetros físicos do

habitat (Denno et al., 2005; Ory et al., 2012). Em geral, os peixes tendem a se concentrar em zonas com maior complexidade estrutural como uma forma de minimizar a sua suscetibilidade a predação (Halpin, 2000; Almany, 2004). Ao mesmo tempo, predadores tendem a se concentrar em regiões com maior disponibilidade de presas (Eklöv, 1997; Begon et al., 2006). Ambos, complexidade estrutural e interação presa-predador, são também influenciados pelas variações na batimetria devido às mudanças substanciais que ocorrem com pequenas variações de profundidade (Travers et al. 2006; Brokovich et al. 2008)

Apesar da potencial importância dos parâmetros físicos do habitat na mediação de interações bióticas, a maioria dos estudos que relacionam a comunidade de peixes e seus habitats foram conduzidos em ecossistemas de alta diversidade como os recifes de coral. Como resultado, pouca informação está disponível para ilhas pequenas e isoladas (Hobbs et al., 2012), que comumente abrigam ecossistemas de baixa diversidade, como é o caso das ilhas oceânicas do Atlântico tropical. Em ecossistemas de recifes de corais, a alta diversidade e complexidade estrutural promovem a evolução de relações especializadas entre peixes e micro-habitats (Munday et al., 2004; Gardiner & Jones, 2005; Wen et al., 2013). Já nas ilhas oceânicas do Atlântico, a ação combinada de fatores como uma topografia mais simples, isolamento e áreas rasas reduzidas (Floeter et al., 2008) oferece menos oportunidade para que essas relações ocorram. Assim, estudos sobre os peixes recifais nestas ilhas podem fornecer informações sobre como estas espécies se adaptam à habitats tão isolados e se estas espécies estão associadas a variáveis ambientais

específicas. Um padrão interessante e diferente do normalmente observado em recifes de corais foi documentado em FN, onde a abundância dos peixes recifais exibe uma associação pouco pronunciada com as variáveis ambientais, como exposição a ondas e cobertura bentônica (Krajewski & Floeter, 2011). Resultados similares foram encontrados no ASPSP, onde inclusive fatores bióticos, como abundância de pomacentrídeos e de predadores não têm influência na estrutura da comunidade de peixes (Luiz et al., 2015).

As ilhas oceânicas do Atlântico tropical recentemente começaram a receber a atenção adequada (Krajewski et al., 2010; Krajewski & Floeter, 2011; Pereira-Filho et al., 2011; Pinheiro et al., 2011a; Luiz et al., 2015), no entanto, a compreensão a respeito dos processos ecológicos dirigindo as assembleias de peixes é ainda limitada.

1.3 O caso de estudo do Arquipélago São Pedro e São Paulo

O Arquipélago São Pedro e São Paulo (ASPSP) é um conjunto de ilhas isoladas no Atlântico tropical que pode ser usado como sistema modelo para investigar as interações tróficas e o uso do habitat por mesopredadores em sistemas de baixa diversidade. Este conjunto de ilhas desperta o interesse de pesquisadores desde o século XVIII (Tabela 1), devido ao reduzido tamanho e alto grau de isolamento (Lubbock & Edwards, 1981; Edwards & Lubbock, 1983a; Joyeux & Floeter, 2001; Feitoza et al., 2003; Luiz-Jr et al., 2007), características que exercem forte influência sobre a ictiofauna (Sandin et al., 2008b). Considerado como um dos menores conjuntos de ilhas do mundo (Figura 3), o ASPSP se destaca por abrigar a menor riqueza de espécies de peixes recifais (~ 60) entre as ilhas tropicais (Ferreira et al., 2009; Luiz et al., 2015). Esta baixa diversidade está associada ao isolamento e, principalmente, a baixa disponibilidade de habitats. Segundo Robertson (2001), este arquipélago tem uma das áreas rasas mais limitadas entre as ilhas oceânicas (< 0,2 km²), o que restringe a oferta de habitats. O isolamento também contribui para a alta taxa de endemismo (Atol das Rocas – 5%, Fernando de Noronha – 5%, ASPSP – 8,3%, Trindade – 9,6%, Ilha de Ascensão – 11% e Ilha de Santa Helena – 13,2%) e menor proporção de peixes com desova demersal (Costa Brasileira – 30%, Atol das Rocas e Fernando de Noronha – 30,1%, Trindade – 24,3% e ASPSP – 22,7%) (Gasparini & Floeter, 2001; Floeter et al., 2008; Krajewski & Floeter, 2011; Pinheiro et al., 2015). A ação combinada do isolamento, baixa diversidade e alta taxa de endemismo faz deste arquipélago

um importante laboratório para ecologia marinha (Vitousek, 2002; Luiz et al., 2015).



Figura 3: Arquipélago São Pedro e São Paulo (0°56,2' N e 29°20,6' W)

Uma série de expedições passaram pelo ASPSP no século 18, 19 e, principalmente, no século 20 (Luiz & Edwards, 2011), incluindo, entre estas Charles Darwin a bordo do HMS Beagle, em 1832, e o irlandês Shackleton, em 1921, a bordo do Quest. Invariavelmente em todas as expedições, pesquisadores e tripulação relataram sobre a alta abundância de tubarões no entorno do ASPSP (Edwards, 1985). Cenário diferente vem sendo observado nas últimas décadas, onde mesmo com mais horas de observação, os tubarões são praticamente ausentes (Feitoza et al., 2003; Vaske Jr et al., 2005). Em função da ausência de dados quantitativos pretéritos, relatos de observações realizadas no passado podem trazer noções do ecossistema em

outras épocas, seguindo o raciocínio de *shifting baseline* proposto por Pauly (1995) (Tabela 1).

Tabela 1: Observações históricas dos tubarões no Arquipélago São Pedro e São Paulo (Fonte: Luiz & Edwards, 2011).

Expedição	Data	Relatos
Perseverance	Dezembro de 1799	<i>"Tubarões eram numerosos no entorno do navio e nossa tripulação interessada em capturá-los perdeu muitas linhas e anzóis"</i> (Delano, 1817).
HMS Beagle	Fevereiro de 1832	<i>"Lutas entre a tripulação dos barcos e tubarões acontecia com frequência. Alguns peixes como <i>Kyphosus sectatrix</i> mordiam as iscas imediatamente quando eram colocadas no mar; assim que o peixe era fisgado uma corrida de tubarões em busca do peixe capturado começava. Muitos dos peixes capturados chegavam a bordo apenas com metade do corpo".</i> <i>"Os marinheiros nos barcos mantiveram uma luta constante contra os tubarões afim de garantir parte dos peixes capturados pelas linhas de pesca"</i> (Darwin, 1845).
HMS Challenger	Agosto de 1873	<i>"As pescarias eram ótimas, com exceção dos tubarões que dificultavam um pouco, arrebatando linhas e anzóis... Também capturamos um grande número de jovens tubarões que tinham menor interesse para nós"</i> (Campbell, 1877).
SY Scotia	Dezembro de 1902	<i>"Os tubarões são incontáveis. Seguramente 8 espécies que tomamos medidas e pesamos. Diversos peixes foram vistos mas nenhum capturado, pois os tubarões capturavam todas as iscas"</i> (Wilton, 1908).
RYS Valhalla	Dezembro de 1905	<i>"As águas em torno dos rochedos são infestadas de tubarões"</i> <i>"Vários peixes e um pássaro caíram na água durante a operação de embarque sendo estes imediatamente capturados por tubarões. Devido a isso ninguém da tripulação foi encorajado a entrar na água."</i> <i>"Em função ao enorme número de tubarões no entorno dessas ilhas, deve haver uma grande oferta de alimento por aqui"</i> (Nicoll, 1908).
RYS Quest	Novembro de 1921	<i>"Durante a aproximação as rochas foi evidente que um grande swell estava agindo e o desembarque foi complicado... Inúmeros tubarões rodeavam o barco"</i> (Wild, 1923a). <i>"Nós descemos um barco na água. Imediatamente um cardume incontável de tubarões rodeou o barco, com dezenas de barbatanas aparecendo acima da água em todos os lados."</i> <i>"O desembarque das espécies capturadas na ilha não foi fácil... A pequena enseada fervilhava de tubarões, que foram atraídos pelo barco e vinham em direção a nós em grande número... Na verdade, não era seguro colocar a mão sobre a amurada dos barcos, pois tubarões imediatamente nadavam em direção."</i> (Wild, 1923b)
Albatross	1948	<i>"Não havia necessidade de nadar para a costa, o que talvez tenha sido melhor assim,</i>

		<i>considerando-se o incontável número de tubarões ansiosos e, provavelmente, famintos que se aglomeraram ao redor do barco, mordendo violentamente nossos remos!” (Pettersson, 1954).</i>
USS Atka	Março de 1955	<i>“Os numerosos tubarões, que se aglomeravam nas águas da enseada e em torno das rochas, rapidamente atacavam os peixes fígados, as vezes roubando o peixe inteiro ou deixando apenas a cabeça presa ao anzol” (Tressler et al., 1956).</i>
R.V. Chain	Março de 1963	<i>“A população de tubarões parece ter diminuído a ponto de permitir que os peixes fígados sejam recolhidos pelos pescadores, bem diferente da experiência dos homens do HMS Beagle e do HMS Challenger” (Bowen, 1966). “Muitos tubarões pequenos foram vistos, embora somente um grande tubarão foi visto pela tripulação. Menos tubarões foram observados em comparação com os relatos dos visitantes anteriores” (Mash, 1966). “...durante a noite 5-20 tubarões sempre apareciam em torno do barco. A maioria dos tubarões são relativamente pequenos (1-1,5 de comprimento total). Durante o dia, tubarões são raramente vistos longe das rochas, mas a noite um número considerável nada próximo a superfície” (Lubbock & Edwards, 1981).</i>
Expedição Cambridge	Setembro de 1979	<i>“Foi notável que durante o dia os tubarões quase não interferiam nas atividades de pesca e foram vistos raramente na superfície o que sugere que a população de tubarões pode ter diminuído um pouco nos últimos anos. Neste contexto, é interessante notar que essas ilhas tem sido alvo de visitas esporádicas de barcos pesqueiros brasileiros; um desses barcos reportou a captura de 2 toneladas de tubarão” (P. Conolly, pers. comm.). “A população de Carcharhinideos ainda é relativamente densa, embora exista alguma evidência de um declínio nos últimos anos, talvez como resultado do aumento da atividade pesqueira” (Edwards & Lubbock, 1982).</i>
Expedição Segredos Submersos	Novembro de 1993	<i>“Todos os mergulhos que nós fizemos foram magníficos, mas a ausência de tubarões foi notável” (Meurer, 2004).</i>

Mesmo muito distante da costa, o ASPSP despertou o interesse da pesca comercial visto que a região é uma importante área de concentração de peixes pelágicos de interesse comercial (Vaske Jr et al., 2005). A atividade pesqueira no ASPSP teve início na década de 1950 com uma frota de barcos de espinhel japoneses arrendados em Recife-PE (Oliveira et al., 1997). Em 1977, a antiga SUDEPE (Superintendência de Desenvolvimento da Pesca), atualmente IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis), iniciou a atividade pesqueira no Arquipélago e desde 1988 uma frota atuneira sediada em Natal-RN mantém pescaria regular nas adjacências do ASPSP (Hazin et al., 1998, 2009; Vaske Jr et al., 2005). Análises a respeito da estatística pesqueira no ASPSP mostram que a captura oriunda da pesca comercial é duas vezes maior que a oficialmente reportada entre 1950 e 2010 (Figura 4) (Divovich & Pauly, 2015). Divovich & Pauly (2015) também ressaltaram que a fiscalização ineficiente resulta em pescarias ilegais praticadas por frotas estrangeiras, o que levanta preocupações sobre a conservação destas ilhas.

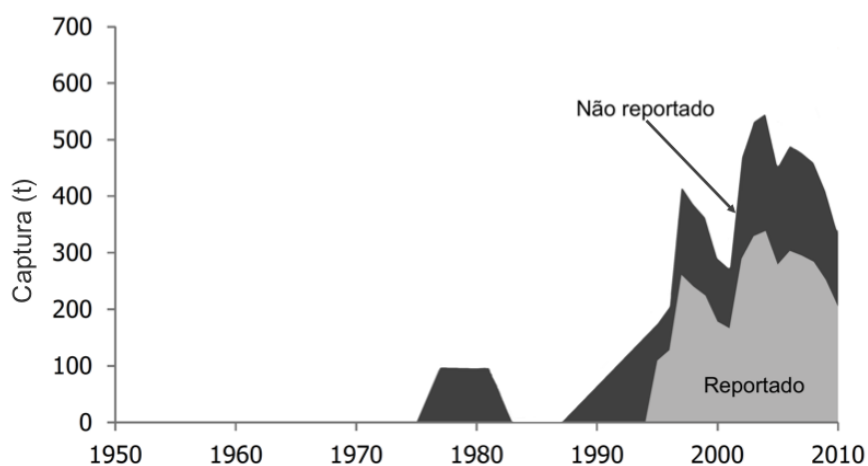


Figura 4: Captura da pesca comercial nas regiões adjacentes ao Arquipélago São Pedro e São Paulo. Modificado de Divovich & Pauly, (2015).

As informações acima apresentadas sugerem que a atividade pesqueira no entorno do ASPSP contribuiu para drástico decréscimo da abundância de tubarões, incluindo a extinção local do tubarão de galápagos (*Carcharhinus galapagensis*) (Luiz & Edwards, 2011), um importante predador de peixes de fundo e cefalópodes (Wetherbee et al., 1996; Froese & Pauly, 2014). Apesar da ausência de dados quantitativos pretéritos a respeito dos peixes recifais que dificultam a inferência de possíveis impactos, algumas considerações merecem atenção. Por exemplo, em amostragens realizadas em 1979, a moreia *Muraena pavonina* era moderadamente abundante e, frequentemente, observada dentro de fendas ou entre macroalgas (Lubbock & Edwards, 1981). Atualmente, a *M. pavonina* é uma das espécies mais abundantes (Ferreira et al., 2009; Pinheiro et al., 2011b) e, atipicamente para uma moreia, esta espécie é observada nadando fora da toca durante o dia (Luiz-Jr, 2005), o que pode ter acarretado em mudanças nas interações competitivas entre mesopredadores. Esta mudança comportamental pode estar associada ao fato de que mesopredadores (i.e. famílias Carangidae e Muraenidae) podem agora passar mais tempo no forrageamento e/ou estar forrageando em áreas maiores, dado o menor risco de predação por tubarões (Heithaus et al., 2008; Ruppert et al., 2013). Tal alteração levanta preocupações sobre o estado de conservação dos peixes de pequeno porte, particularmente espécies endêmicas (Luiz & Edwards, 2011). O pequeno peixe, endêmico e ameaçado de extinção *Chroanthias salmopunctatus*, por exemplo, era comum nas faces rochosas em profundidades maiores que 30 metros em 1979 (Lubbock & Edwards, 1981), mas agora é extremamente raro (Luiz-Jr et al., 2007) (Figura 5).

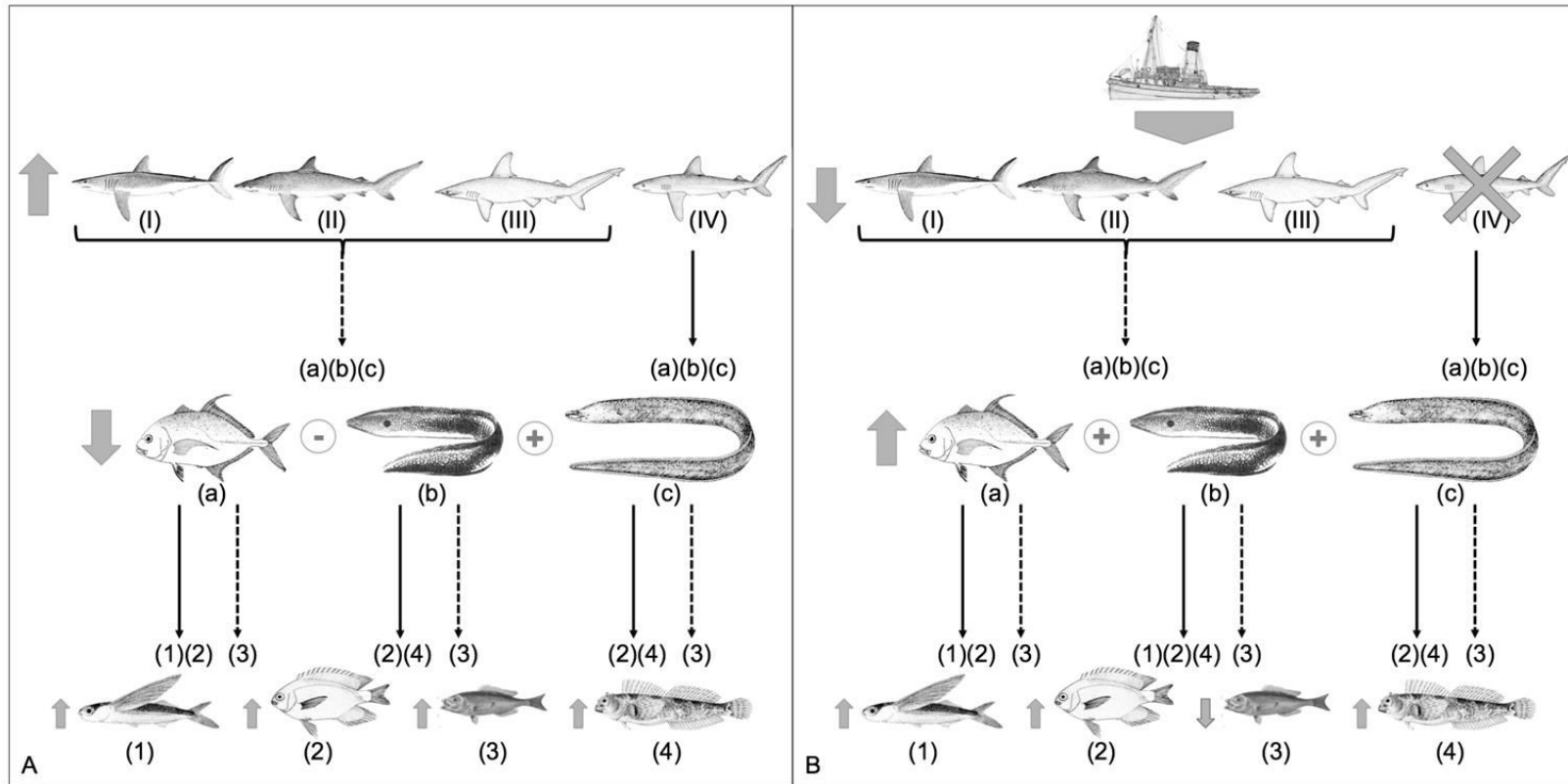


Figura 5: Cadeia trófica no Arquipélago São Pedro e São Paulo antes (A) e depois (B) dos efeitos da atividade pesqueira. Predadores de topo: (I) *Isurus oxyrinchus*, (II) *Carcharhinus obscurus*, (III) *Sphyrna lewini* e (IV) *Carcharhinus galapagensis*. Mesopredadores: (a) *Caranx lugubris*, (b) *Muraena pavonina* e (c) *Enchelycore nigricans*. Presas: (1) peixes da família Exocoetidae, (2) Pequenos Pomacentrideos, (3) *Chroanthias salmopunctatus* e (4) peixes das famílias Blenniidae e/ou Gobiidae. Setas cinzas indicam a tendência na abundância, setas pretas indicam interações ecológicas fortes, setas pretas pontilhadas indicam interações ecológicas fracas ou ausente. (+) indica forte interação competitiva e (-) indica interação competitiva fraca ou ausente. Fonte: Autor

Estas observações destacam a importância do conhecimento a respeito da ecologia trófica e do uso do habitat pelos peixes recifais no ASPSP, especialmente para os mesopredadores. Dada a função que estes mesopredadores desempenham na estrutura e função dos ecossistemas, a compreensão da dinâmica das interações entre estas espécies tem grande importância para iniciativas de conservação. Sabendo-se que para compreender o papel de mesopredadores nos processos dos ecossistemas é importante o estudo de espécies abundantes (Farmer & Wilson, 2011), três foram escolhidos como alvos do estudo, são eles: *Muraena pavonina*, *Enchelycore nigricans* e *Caranx lugubris*. A *M. pavonina* é o mesopredador bentônico mais abundante no ASPSP e apresenta distribuição restrita ao nordeste do Brasil, ilhas oceânicas brasileiras e Ilha de Ascensão (Vaske Jr et al., 2005; Pinheiro et al., 2011a; Froese & Pauly, 2014). *E. nigricans* é outra moreia abundante com ocorrência em áreas tropicais dos oceanos Atlântico e Pacífico (Froese & Pauly, 2014). O xaréu *C. lugubris* tem distribuição circumtropical (Froese & Pauly, 2014) e, no entorno do ASPSP, é o segundo mesopredador demersal mais abundante (Pinheiro et al., 2011a). Assim, utilizando abordagem ainda pouco empregada (i.e. isótopos estáveis) para estudos de peixes recifais no Brasil, este estudo visa fornecer novas informações a respeito da ecologia trófica e associações com o habitat para mesopredadores em ambientes tropicais de baixa diversidade.

Diante do exposto, as seguintes hipóteses de trabalho foram investigadas:

1. Os mesopredadores mais abundantes no ambiente demersal bentônico raso (ADBR) do ASPSP exibem mudanças no comportamento alimentar ao longo da ontogenia que são refletidas por variações nas razões de isótopos estáveis de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$.
2. O mesopredador *Muraena pavonina* apresenta interações competitivas que indicam um padrão diferente no uso dos recursos do que é esperado para uma moreia (i.e. alimentação bentônica).
3. Os atributos físicos e ecológicos específicos que influenciam os padrões de distribuição dos mesopredadores atuam de maneira distinta ao longo do desenvolvimento ontogenético.
4. A disponibilidade de presas tem influência positiva sobre a ocorrência de mesopredadores.

2 Objetivos

2.1 Objetivo geral:

Analisar os fatores que regulam a distribuição dos mesopredadores mais abundantes no ADBR do ASPSP, assim como caracterizar a estrutura da cadeia trófica e as interações tróficas que ocorrem entre estas espécies.

2.2 Objetivos específicos:

1. Caracterizar a macro e megafauna epibêntica (crustáceos, moluscos, anelídeos) disponíveis como potenciais presas.
2. Caracterizar a estrutura trófica no ADBR do ASPSP, utilizando isótopos estáveis de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$.
3. Analisar o uso dos recursos ao longo da ontogenia, amplitude e sobreposição de nicho alimentar de três abundantes predadores do ADBR do ASPSP, utilizando análises de conteúdo estomacal e isótopos estáveis de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$.
4. Analisar os efeitos da sazonalidade, variação espacial e batimetria sobre a estrutura da comunidade de peixes recifais.
5. Caracterizar os efeitos da estrutura do habitat sobre a abundância dos peixes recifais, com ênfase nos mesopredadores.
6. Analisar os efeitos da estrutura do habitat e da disponibilidade de presas sobre a ocorrência de mesopredadores abundantes, considerando as classes de tamanho.

3 Material e Métodos

3.1 Área de estudo

O ASPSP foi descoberto acidentalmente em 1511, quando uma nau portuguesa comandada pelo capitão Manuel de Castro Alcoforado veio a se chocar com os rochedos. Localizado a 0°56,2' N e 29°20,6' W, distante 1.824 km de Guiné-Bissau e 1.010 km de Natal (Figura 6), este arquipélago tem área total emersa da ordem de 16.000 m², cerca de 400 m em sua maior extensão e altitude máxima de 18 m (Edwards & Lubbock, 1983a). Em função da posição estratégica e da importância deste arquipélago para a projeção do País no mar, foi inaugurada em 25 de junho de 1998 a Estação Científica do ASPSP, dando início ao Programa ASPSP. Desde então, a presença permanente de quatro pesquisadores na Estação Científica além de viabilizar a realização de pesquisas, conferiu ao Brasil o direito a 450.000 km² de Zona Econômica Exclusiva (ZEE) em torno do Arquipélago, área equivalente a cerca de 15% de toda a ZEE brasileira (Viana et al., 2009).

Considerado o único afloramento emerso de rochas deformadas do manto abissal em ambiente oceânico (Motoki et al., 2009; Simões et al., 2009), o ASPSP emerge da Cadeia Meso-Atlântica em profundidade superior a 4.000 m, sendo constituído por um complexo de rochas ultramáficas e, mais raramente, rochas sedimentares (Mabesoone & Coutinho, 1970; Sichel et al., 2009). A região do ASPSP é tectonicamente ativa e são observados pequenos terremotos de escala Richter em torno de 4 (Campos et al., 2009).

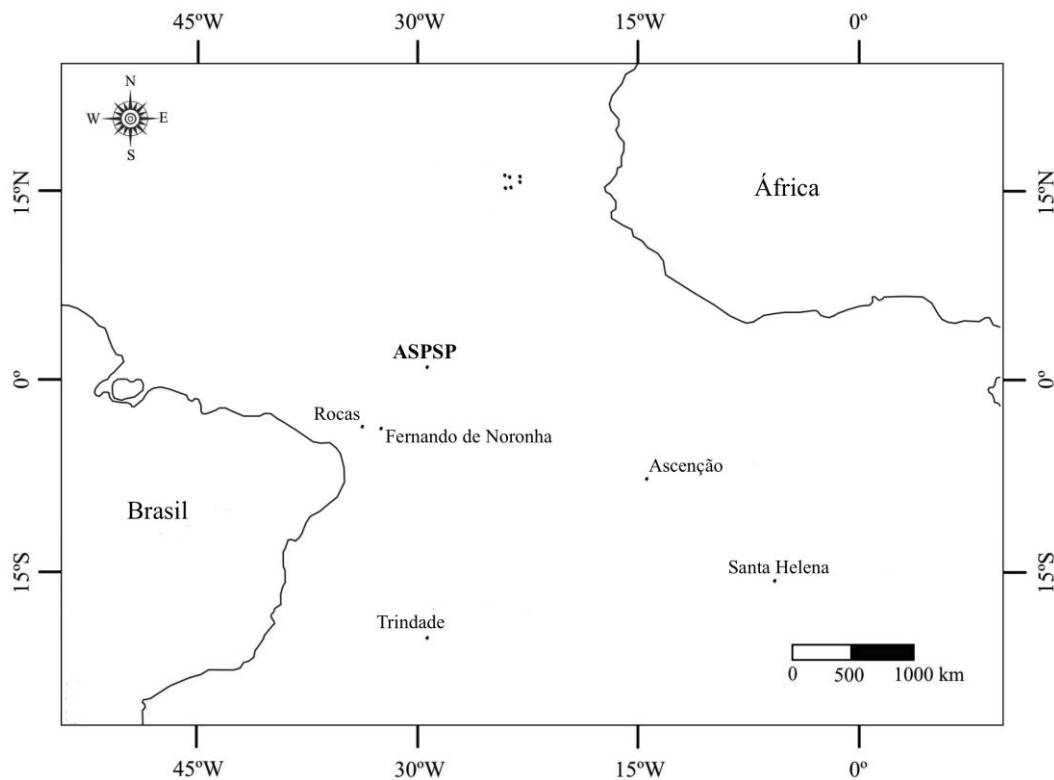


Figura 6: Localização do Arquipélago São Pedro e São Paulo.

Este arquipélago é formado por 5 pequenos pontos rochosos e quatro ilhas maiores (Figura 7). Uma pequena enseada, com dimensões médias de 100 m de comprimento e 50 m de largura, é formada entre as quatro maiores ilhotas (Belmonte, São Paulo, São Pedro e Barão de Tefé) (Feitoza *et al.* 2003). O fundo marinho é caracterizado como recife rochoso onde a maior parte da zona subtidal rasa é dominada pelo coral mole *Palythoa caribeorum* e pela alga *Caulerpa racemosa*. Corais hematípicos (*Madracis decactis* e *Scolymia wellsi*) aparecem próximos aos 30 m, limite da distribuição da *C. racemosa* (Feitoza *et al.*, 2003).

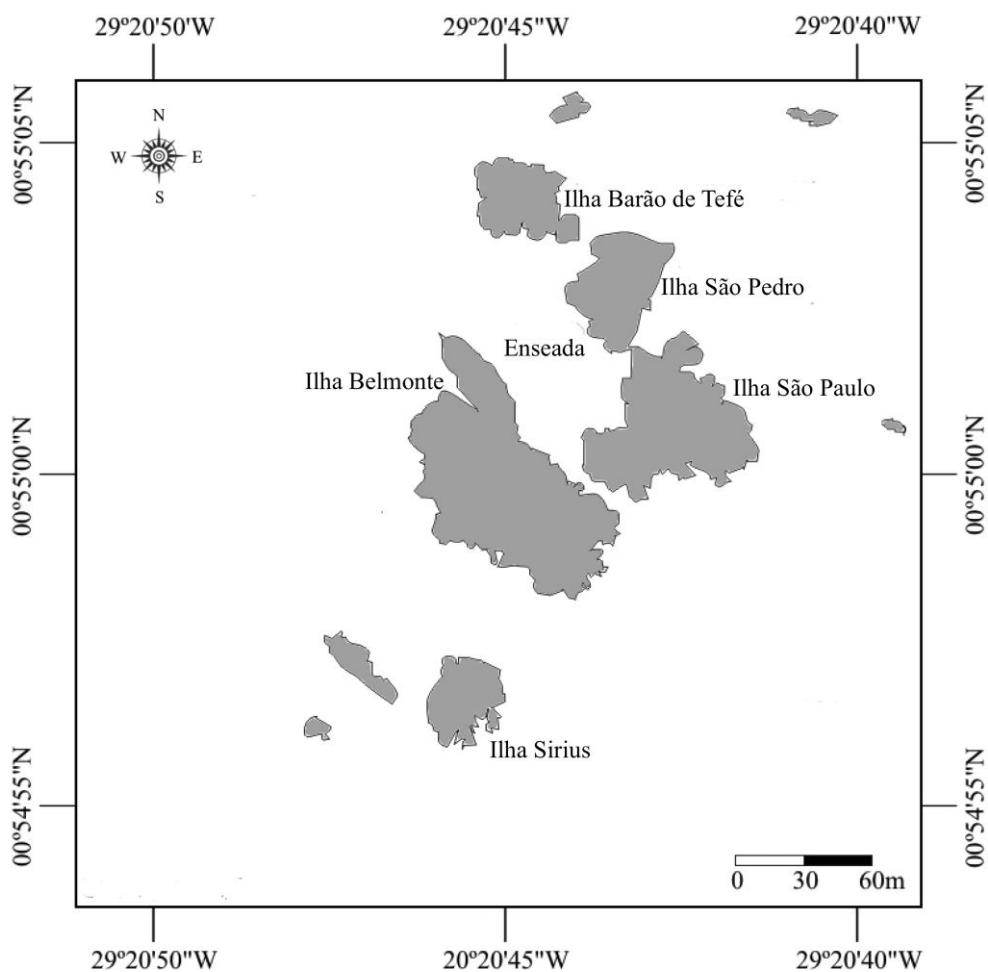


Figura 7: Ilhas do Arquipélago São Pedro e São Paulo

O regime oceanográfico da região é dominado pela influência da Corrente Sul Equatorial (CSE) e da Sub-Corrente Equatorial (SCE) (Araújo & Cintra, 2009) (Figura 8). A corrente de superfície predominante é a CSE, que flui para oeste atingindo o ASPSP com sua vertente norte (CSEn), a uma velocidade de $1,5 \text{ m}\cdot\text{seg}^{-1}$. Um braço da Corrente Norte do Brasil (CNB), a SCE segue para leste em profundidade entre 60 e 100 m, com velocidade superior a $0,7 \text{ m}\cdot\text{seg}^{-1}$ (Philander, 1986; Stramma & England, 1999; Macedo et al., 2009). Assim, apesar do sistema de corrente predominante ter sentido oeste, o ASPSP é também influenciado por águas do atlântico ocidental. A combinação

da ação da CSE e da SCE criam um padrão hidrológico complexo que influencia significativamente este ecossistema insular (Becker, 2001). Estes componentes determinam a ictiofauna compartilhada entre Brasil, África e o Caribe como um resultado da dispersão larval, colonização e assentamento (Feitoza et al., 2003). De fato, a ictiofauna do ASPSP representa um pequeno entreposto faunístico de baixa diversidade da Província Zoogeográfica Brasileira com contribuições das outras ilhas da cordilheira Meso-Atlântica (3 espécies compartilhadas com as Ilhas Ascensão e Santa Helena) (Edwards & Lubbock, 1983b; Floeter & Gasparini, 2000; Feitoza et al., 2003).

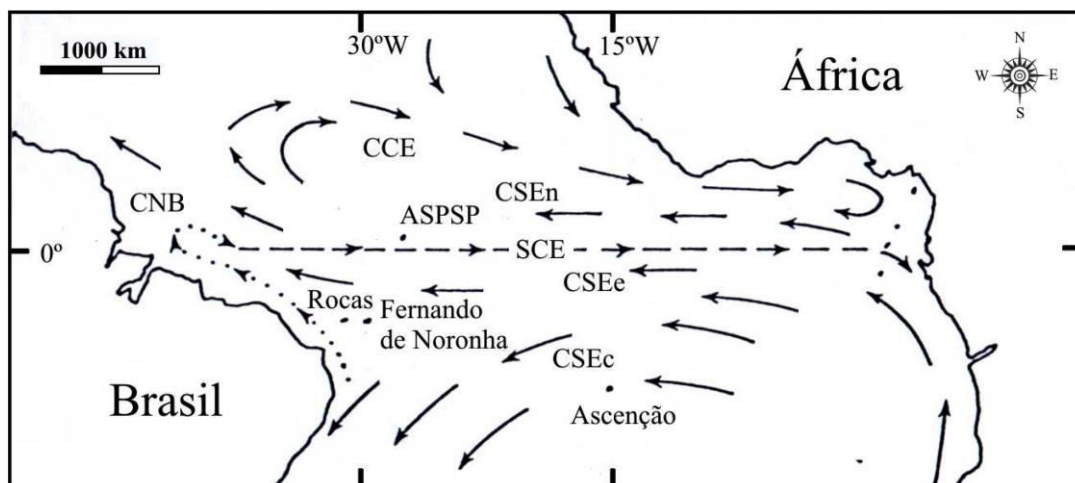


Figura 8: Sistema de correntes no Oceano Atlântico Tropical com a localização do Arquipélago São Pedro e São Paulo (ASPSP): Contra Corrente Equatorial (CCE); Corrente Norte do Brasil (CNB); Sub-Corrente Equatorial (SCE); Corrente Sul Equatorial (CSE) com as vertentes norte (CSEn), equatorial (CSEe) e central (CSEc) Modificado de Edwards & Lubbock, (1983).

O sistema de correntes e a topografia do ASPSP podem resultar em processos físicos típicos de montanhas submarinas como produção de vórtices, perturbações na estrutura termohalina e possíveis ressurgências locais (Araújo & Cintra, 2009). Travassos et al. (1999) estudando os bancos e ilhas oceânicas do nordeste brasileiro observou a presença permanente de

uma termoclina que impede o afloramento de águas mais profundas, não sendo evidenciados fenômenos de ressurgência significativos. Entretanto, em alguns locais próximos às ilhas, foi observado um deslocamento de isotermas que, segundo Travassos et al. (1999), pode ter sido promovida por uma instabilidade decorrente da interação entre a CSE e a SCE. Assim, águas do entorno do ASPSP, apresentam características típicas de regiões de baixas latitudes, com temperaturas elevadas na camada superficial e pequena oscilação espacial. As concentrações de oxigênio dissolvido na superfície são elevadas, porém as concentrações de nutrientes são baixas, caracterizando a região como oligotrófica (Macedo et al., 2009).

Sob o ponto de vista meteorológico, a região do ASPSP encontra-se sob a influência direta da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) entre janeiro e maio, aumentando a nebulosidade e as chuvas neste período (estação chuvosa). A partir de junho, a ZCIT se move para o Norte, reduzindo a nebulosidade e as chuvas na região e intensificando os ventos alísios de SE (estação seca) (Tchernia, 1980; Soares et al., 2009). Apesar da sazonalidade ter pequenos efeitos em áreas oceânicas tropicais, imagens de satélite da região do ASPSP revelam dois cenários oceanográficos distintos: um período quente ($\sim 28^{\circ}\text{C}$) com baixa clorofila *a* (janeiro a maio) e um período com menor temperatura ($\sim 26^{\circ}\text{C}$) e com alta concentração de clorofila *a* (junho a dezembro) (Macedo-Soares et al., 2012).

3.2 Ictiofauna endêmica

As espécies endêmicas do ASPSP são cinco: *Chroanthias salmopunctatus* (Serranidae), *Emblemariopsis* sp., (Chaenopsidae), *Prognathodes obliquus* (Chaetodontidae), *Enneanectes smithi* (Trypterigiidae) e *Stegastes sanctipauli* (Pomacentridae) (Lubbock & Edwards, 1981; Feitoza et al., 2003; Vaske Jr et al., 2005; Ferreira et al., 2009). O *C. salmopunctatus*, ocupa uma faixa específica de habitat (35 a 55 metros) dentro de um conjunto pequeno de ilhas. Esta espécie, provavelmente, possui a menor distribuição geográfica de uma espécie de peixe marinho em todo o mundo (Luiz-Jr et al., 2007). Somente essa característica torna as populações desta espécie muito vulneráveis, não só aos impactos antropogênicos (e.g. pesca), mas também a eventos naturais catastróficos (Sampaio et al., 2006). Outra espécie que merece destaque é o *S. sanctipauli* que apresenta a distribuição mais restrita entre as espécies da família Pomacentridae. Esta é a única espécie dessa família incluída na lista brasileira de espécies ameaçadas e na lista vermelha da IUCN (Ferreira et al., 2001). Espécies endêmicas do Brasil são: *Apogon americanus* (Apogonidae), *Entomacrodus vomerianus* (Blenniidae), *Muraena pavonina* (Muraenidae) e *Thalassoma noronhanum* (Labridae). As espécies endêmicas de ilhas da Cordilheira Mesoatlântica (ASPSP, Ilha Ascensão e Ilha de Santa Helena) são *Bodianus insularis* (Labridae) e *Scorpaenoides insularis* (Scorpaenidae) (Joyeux & Floeter, 2001).

3.3 Delineamento amostral e expedições de amostragens

Entre os dias 11 e 26 de outubro de 2010 foi realizada uma expedição piloto com o objetivo de definir as estações amostrais e testar os métodos de amostragem e coleta. Durante esta expedição, um total de 23 horas de observações subaquáticas foram realizadas no entorno do ASPSP e 3 estações amostrais foram definidas: Enseada, Cabeço da Tartaruga e Região a Barlavento (Figura 9).

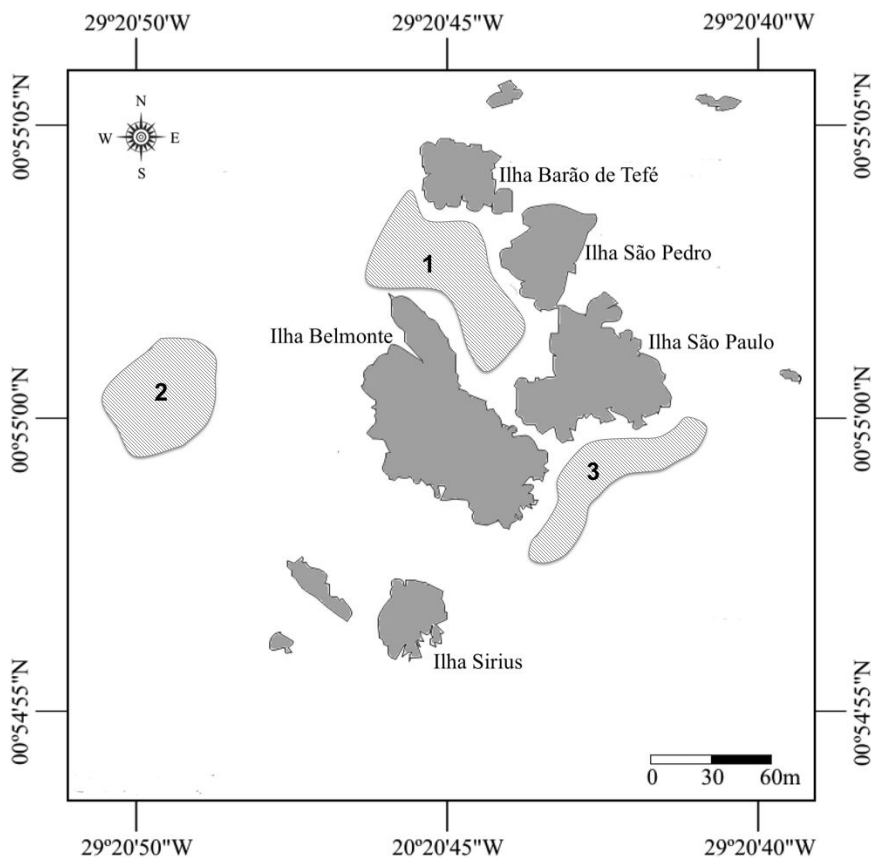


Figura 9: Ilhas do Arquipélago São Pedro e São Paulo. Áreas em destaque representam as regiões onde os censos visuais foram realizados. 1) Enseada, 2) Cabeço da Tartaruga e 3) Região a Barlavento

1 - Enseada: é a região mais protegida do ASPSP e apresenta profundidade de até 35 m. Seu fundo é constituído por sedimentos provenientes da atividade

biológica e da desagregação das rochas que constituem o arquipélago. Algumas rochas grandes estão dispostas sobre o fundo e a declividade é relativamente pequena até os 35 m, a partir dessa profundidade forma-se um paredão rochoso com declive abrupto.

2 - Cabeço da Tartaruga: é um pico rochoso submerso, exposto a forte movimentação de água e com batimetria mínima de 12 m e máxima de 55 m (Burgos et al., 2009). Uma pequena quantidade de sedimento é observada nessa região e ocorre abaixo dos 25 m de profundidade. A declividade do fundo é grande e em algumas partes do cabeço é próxima dos 90 graus.

3 - Região a Barlavento: é a porção mais exposta aos ventos leste e sudeste, predominantes no ASPSP. Neste local encontram-se cavernas de diferentes tamanhos e os sedimentos são provenientes da atividade biológica e da desagregação das rochas. Nesta região, a interface da rocha com o substrato inconsolidado é bem marcada, sendo observada no entorno dos 60 m de profundidade.

Durante quatro expedições para coleta de dados, realizadas em abril e outubro de 2011 e 2012, duas faixas de profundidade (15 – 25 m) e (25 – 35 m) foram amostradas em cada estação. Ambas as faixas foram amostradas em um único mergulho que teve o tempo de fundo variando em torno de 47 minutos. Também, durante estas expedições foram realizadas coletas de peixes e outros organismos de níveis tróficos inferiores.

3.4 Métodos de amostragem

3.4.1 Coleta de invertebrados

Visando auxiliar na caracterização dos ambientes e na distribuição dos predadores, foram realizadas raspagens do substrato para coleta da macrofauna bentônica. Os organismos bentônicos foram coletados a partir de quadrados de 30 x 30 cm dispostos a cada 5 metros ao longo de transectos determinados para amostragem nas 2 faixas de profundidade e nas 3 regiões amostrais. O material coletado foi mantido em formol 10% neutralizado. No Laboratório de Biologia Pesqueira (LABIPE) da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) o material foi triado e, posteriormente, encaminhado a especialistas de cada grupo para identificação conforme segue:

- Crustáceos: Prof. Dr. Jesser Fidelis de Souza-Filho – Universidade Federal do Pernambuco
- Equinodermos: Prof. Dr. Carlos Alberto de Moura Barbosa – Universidade Federal do Rio de Janeiro
- Moluscos: Prof. Dr. Luiz Ricardo L. de Simone – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
- Poliquetas: Prof. Dr. Rômulo Barroso – Pontifícia Universidade Católica do Rio de Janeiro

Os dados de riqueza de espécies dos invertebrados observados no conteúdo estomacal dos três mesopredadores de interesse do estudo foram utilizados para investigar os padrões de ocorrência destes predadores.

3.4.2 Coleta de organismos para estudo da ecologia trófica

Mergulhos autônomos e em apnéia foram conduzidos com intuito de coletar, com uso de arbaletes e pulsar, os peixes e outros organismos de interesse do estudo. Além destas prospecções também foram lançadas armadilhas (covos).

Para análise das interações tróficas entre predadores foram escolhidas as espécies de maior abundância (*Caranx lugubris*, *Muraena pavonina* e *Enchylocore nigricans*), visando em cada caso, exemplares de diferentes classes de tamanho. Todas as espécies coletadas foram medidas (comprimento total em milímetros), pesadas (peso total em gramas) e tiveram os estômagos e intestinos retirados. Esse material foi etiquetado, armazenado em sacos plásticos e preservado em formalina 10% neutralizada. Parte do tecido muscular da região dorso-anterior também foi removido, acondicionado em saco plástico e congelado.

Os estômagos dos predadores coletados foram dissecados no Laboratório de Biologia Pesqueira (LABIPE) da Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN), onde os itens alimentares foram primeiramente triados e separados. Posteriormente, foram identificados com auxílio de lupa e classificados em vários níveis taxonômicos usando referências bibliográficas disponíveis (e.g. Figueiredo & Menezes, 2000). As presas foram separadas por grupo taxonômico, contadas e conservadas em álcool 70%. Os dados de abundância, oriundos dos censos visuais dos peixes observados no conteúdo estomacal, foram utilizados na investigação dos padrões de ocorrência dos predadores estudados.

Visando a caracterização da cadeia trófica nas águas rasas do ASPSP, além dos predadores supracitados, nas expedições realizadas em abril e outubro de 2012 foram coletados os recursos basais mais abundantes, os quais incluem: alga marrom, algas filamentosas e *C. racemosa*. Matéria orgânica particulada (MOP) em suspensão foi coletada a partir de 10 litros de água do mar bombeada através de filtros GF/C de 0,75 μm . Zooplâncton foi obtido a partir de arrastos horizontais superficiais, com 10 minutos de duração, conduzidas com uso de uma rede cônico-cilíndrica de 300 μm de malha. Também foram coletados invertebrados bentônicos e peixes pequenos e intermediários de diferentes categorias tróficas. Peixes carnívoros de médio e grande porte também foram coletados (Tabela 2). Todo o material foi imediatamente congelado após a coleta.

Todos os organismos foram coletados sob a licença do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) nº 25678-1.

Tabela 2: Média (\pm DP) do comprimento total (cm) dos organismos coletados no Arquipélago São Pedro e São Paulo. Para os peixes as categorias tróficas foram definidas de acordo com Ferreira et al., 2001 e Floeter et al., 2004.

	Espécies	n	Comprimento total
Invertebrados	<i>Octopus insularis</i>	2	6,4
	<i>Panulirus echinatus</i>	4	16,2 \pm 1,9
	<i>Plagusia depressa</i>	2	3,6
Planctívoros	<i>Chromis multilineata</i>	4	11,9 \pm 0,6
	<i>Cypselurus cyanopterus</i>	4	29,3 \pm 3,8
	<i>Myripristis jacobus</i>	6	18,9 \pm 0,7
Herbívoro errante	<i>Kyphosus sectatrix</i>	3	43,4 \pm 5,1
Herbívoros territorialistas	<i>Ophioblennius trinitatis</i>	2	6,2
	<i>Stegastes sanctipauli</i>	6	8,5 \pm 1,0
Onívoros	<i>Abudefduf saxatilis</i>	4	13,4 \pm 5,1
	<i>Canthidermis sufflamen</i>	2	39,2
	<i>Melichthys niger</i>	4	27,9 \pm 6,7
Comedor de invertebrados móveis	<i>Halichoeres radiatus</i>	4	31,2 \pm 1,2
Carnívoros	<i>Caranx crysos</i>	3	35,8 \pm 5,1
	<i>Caranx lugubris</i>	43	36,1 \pm 12,2
	<i>Enchelycore nigricans</i>	16	82,1 \pm 8,9
	<i>Lutjanus jocu</i>	2	90,2
	<i>Muraena pavonina</i>	45	61,9 \pm 11,1
	<i>Seriola rivoliana</i>	2	45,8

3.4.3 Censos visuais e caracterização de habitats

A abundância dos peixes recifais foi avaliada através de censos visuais ao longo de transectos (Colvocoresses & Acosta, 2007; Minte-Vera et al., 2008), onde cada transecto cobriu uma área de 60 m² (20 x 3). Esta metodologia, amplamente utilizada no estudo de peixes recifais, gera estimativas de abundância com menor variabilidade e com maior número de indivíduos (Bennett et al., 2009). Os censos seguiram uma sequência pré-determinada onde primeiro foram contados predadores e espécies com alta mobilidade. Em uma segunda passagem ao longo do transecto foram contadas as espécies crípticas através de busca intensiva nas fendas. Todas as observações foram realizadas entre 8 e 15 horas. O mesmo mergulhador realizou todas as contagens evitando assim o viés relacionado ao diferente nível de experiência do observador (Williams et al., 2006). Em cada amostragem o transecto foi aleatoriamente posicionado dentro de cada faixa de profundidade, sendo que a ordem de amostragem foi sempre da região mais profunda para a mais rasa.

Para as duas espécies mais abundantes da família Muraenidae foram definidas 2 classes de tamanho baseadas no tamanho médio das espécies:

1 – *E. nigricans*: Grande (L) - comprimento total (TL) > 60 cm; Pequeno (S) - TL < 60 cm (Cervigón, 1993; Froese & Pauly, 2014);

2 – *M. pavonina*: L - TL > 50 cm; S - TL < 50 cm (Sanches, 1991; Froese & Pauly, 2014).

Para o carangídeo mais abundante, *Caranx lugubris*, as classes de tamanho definidas foram: L - TL > 40 cm e S - TL < 40 cm (Claxton & Elliott,

1994). As classes de tamanho do *Caranx crysos* não foram utilizadas, pois todos os indivíduos observados eram menores que o tamanho médio desta espécie (40 cm) (Cervigón, 1993; Froese & Pauly, 2014).

Duas abordagens diferentes foram empregadas para avaliar a estrutura do habitat: 1 – através de um índice de complexidade topográfica obtido a partir do método da corrente proposto por Luckhurst & Luckhurst (1978)□, adaptado para as condições locais. Nesse método, uma corrente de 2,5 m foi colocada sobre o fundo tantas vezes quanto foram necessárias para cobrir a distância percorrida pelo transecto, moldando-se ao relevo do substrato e contornando rochas e fendas. A relação entre a medida obtida com a corrente sobre a distância do transecto (20m) foi então usada como índice de complexidade (r); 2 – calculando uma porcentagem de cobertura, usando 8 características de substrato: rocha, cascalho, esponjas, *C. racemosa*, coral, algas filamentosas, algas ramificadas e algas calcárias. A porcentagem de cobertura foi estimada usando um quadrante (50 x 50 cm) subdividido em 25 subpartes. Os quadrantes foram dispostos ao longo dos transectos a cada 5 metros e a porcentagem de cada categoria de substrato foi estimada a partir de 5 quadrantes e 125 subpartes. Além disso, em cada quadrante foi aplicado o escore de avaliação visual do tamanho dos refúgios proposto por Gratwicke & Speight (2005).

3.5 Isótopos estáveis

O processamento das amostras para análise de isótopos estáveis de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ seguiu os procedimentos descritos na literatura (e.g. Garcia et al., 2007; Post et al., 2007). No Laboratório de Ictiologia da Universidade Federal do Rio Grande (FURG) as amostras foram descongeladas, lavadas com água destilada e secas em estufa a 60°C durante 48 horas. Depois de secas, as amostras foram maceradas e transformadas em pó com grau e pistilo e armazenadas em tubos *Eppendorf*. Sub-amostras com peso aproximado de 1 mg foram embaladas em cápsulas de estanho (Costech, Valencia, CA) e enviadas para o Laboratório de Química Analítica da Universidade da Geórgia nos Estados Unidos para determinação das razões de isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$).

Dois materiais de referência (padrões com valores isotópicos conhecidos) foram analisados a cada 12 amostras desconhecidas. As diferenças das razões de isótopos estáveis foram expressas na notação δ (delta) em partes por mil (‰) dos materiais de referência internacionais, o PeeDee Belemnite (PDB) para carbono e o ar atmosférico para o nitrogênio, de acordo com a equação de Peterson & Fry (1987):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = \left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{referência}}} - 1 \right) * 1000$$

Onde, R_{amostra} corresponde a razão entre isótopos pesados e leves da amostra e $R_{\text{referência}}$ corresponde à razão entre isótopos pesados e leves das amostras de referência citadas acima. A precisão analítica foi de 0,08‰ para o carbono e 0.02‰ para o nitrogênio.

Amostras com elevado conteúdo de lipídio apresentam valores menores de $\delta^{13}\text{C}$ e, em alguns casos a extração de lipídios ou correções matemáticas podem ser usadas para controlar esse efeito (Jardine et al., 2003). Segundo Post et al., (2007) quando as amostras de animais aquáticos apresentam menos de 5% de conteúdo lipídico que corresponde a uma razão C:N < 3,5, a correção é desnecessária. Uma vez que a maioria dos consumidores (> 95%) possuem valores de C:N menores que 3,5, não foi aplicada a extração ou as correções matemáticas para os lipídios. Além do mais, a extração de lipídios pode causar enriquecimento nos valores de $\delta^{15}\text{N}$, especialmente quando as amostras possuem baixo teor lipídico (Ingram et al., 2007).

3.6 Análises estatísticas

3.6.1 Variação de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre predadores e em relação ao tamanho

Análise de variância de uma via (ANOVA) e o teste *a posteriori* de Tukey foram utilizados para comparar as médias de $\delta^{13}\text{C}$ entre os mesopredadores alvos do estudo. Os dados de $\delta^{15}\text{N}$ não atenderam aos pressupostos para aplicação de análises paramétricas sendo a comparação entre espécies realizada através do teste não paramétrico Kruskal-Wallis, seguido do teste *a posteriori* de Wilcoxon (Zar, 1999).

Com intuito de identificar potenciais mudanças tróficas ao longo da ontogenia para os três mesopredadores, foram empregados modelos lineares (Zar, 1999) para analisar as variações de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ em relação ao tamanho.

3.6.2 Nicho isotópico e dieta

O nicho isotópico é definido como uma área (δ -espaço) com valores isotópicos como eixos (Newsome et al., 2007). Os eixos isotópicos fornecem informação sobre os recursos ($\delta^{15}\text{N}$) e habitats ($\delta^{13}\text{C}$) que são duas dimensões do nicho ecológico e, portanto, podem ser utilizados para medir sobreposição trófica e habitats de forrageamento. No entanto, ressalta-se que o nicho isotópico é uma aproximação do nicho ecológico, não sendo sinônimos, devido às limitações da metodologia de isótopos estáveis (e.g. as presas não são identificadas em nível específico e podem ocorrer valores de isótopos semelhantes em presas distintas) (Newsome et al., 2007).

Foram quantificados três aspectos de nicho: posição do nicho isotópico, sobreposição de nicho e amplitude de nicho. Estas três métricas podem ser usadas para inferir o papel trófico de consumidores e prever situações particulares onde interações competitivas podem estar acontecendo (Layman et al., 2012).

Potenciais diferenças na posição isotópica das espécies no espaço isotópico foram analisadas através de modelos lineares aninhados e procedimentos de permutação de resíduos (PPR) para gerar e comparar medidas da tendência central para cada espécie. Se a distância euclidiana entre dois grupos é significativamente maior que zero, a posição isotópica média é considerada diferente. Valores de p oriundo da PPR foram comparados com aqueles obtidos a partir do teste paramétrico Hotelling's T^2 que consiste em um teste multivariado análogo ao teste t , adequado para comparação de vetores de média de população (Turner et al., 2010).

Amplitude de nicho foi calculada usando a abordagem Bayesiana com base em métricas fundamentadas em elipses multivariadas (Jackson et al., 2011). A análise gera áreas de elipse padrão (*Standard Ellipse Areas* – SEA_B), que é o equivalente bivariado do desvio padrão em análises univariadas e representa o cerne do nicho isotópico de cada espécie. Ao longo dessas análises foi assumido que os dados isotópicos, sob consideração, são adequadamente descritos por uma distribuição normal multivariada; suposição adequada para este tipo de dado (Inger et al., 2006; Jackson et al., 2011). A elipse padrão que descreve os dados de x e y é sustentada por sua matriz de covariância associada, $(\Sigma = \begin{bmatrix} \sigma_x^2 & cov(x, y) \\ cov(y, x) & \sigma_y^2 \end{bmatrix})$, a qual define a forma e o tamanho, e as médias x e y definem a localização. Os autovalores (λ) e autovetores (v) do Σ , em seguida, dão o comprimento do semieixo maior $a=\lambda_1^{-1}$ e do semieixo menor $b=\lambda_2^{-1}$, e o ângulo de a com eixo x é dado por $\theta = \sin^{-1}(v_{12})$. A área da elipse resultante é dada por $SEA_B=\pi ab$.

Como a elipse é susceptível de ser estimada em uma amostra, em vez de toda a população, é necessário em primeiro lugar determinar a matriz de covariância da amostra. No caso univariado, a variância amostral (s^2) fornece uma estimativa imparcial da variância da população (σ^2) para dados x e y . A covariância entre os dados x e y , similarmente, tem uma forma algébrica imparcial. Enquanto o erro padrão desses componentes individuais da matriz de covariância pode ser calculado em suas distribuições marginais, a sua distribuição conjunta não tem uma solução analítica descrita e a variação é subestimada em amostras pequenas (Ricklefs & Nealen, 1998). Isso significa

que a incerteza em torno dessas estimativas médias é difícil de ser quantificada utilizando fórmulas algébricas.

Neste sentido, a inferência Bayesiana é um recurso para estimar a matriz de covariância dos dados. Neste caso, uma *priori* normal não informativa é atribuída para as médias e uma *priori* Wishart-inversa não informativa é usada para o Σ . A estimativa *posteriori* de Σ é então simulada usando Cadeias de Markov (*Markov chain Monte Carlo* - MCMC).

As *priors*, são:

$$\mu_x \sim \text{dnorm}(0, \sigma^2 = 10^3)$$

$$\mu_y \sim \text{dnorm}(0, \sigma^2 = 10^3)$$

$$\Sigma \sim \text{wishart}^{-1}(\rho = 2, V = \begin{bmatrix} 2 & 0 \\ 0 & 2 \end{bmatrix})$$

A verossimilhança:

$$Y_i \sim \text{MVN}([\mu_x, \mu_y], \Sigma)$$

Na abordagem Bayesiana, a estimativa *posteriori* é calculada combinando-se a *priori* e a verossimilhança, que compreendem um conjunto de k repetições geradas pela simulação MCMC. Para cada um dos k gerados, valores posteriores das médias μ_x e μ_y e valores da matriz de covariância Σ são retornados, os quais podem ser usados para construir uma elipse e derivar métricas, como a área referida por $\text{SEA}_B = \pi ab$. Este processo é repetido para todos os valores simulados produzindo uma gama de valores prováveis para a métrica calculada o que reflete a incerteza do valor estimado. Este valores estimados podem então ser diretamente comparados de maneira probabilística em termos de quão similar ou não eles são.

A sobreposição de nicho foi avaliada usando a porcentagem de indivíduos que foram englobados pelo polígono convexo do outro grupo (*convex hull*) (i.e. é a área do menor polígono convexo que contém todos os indivíduos de um grupo de valores $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, Layman et al. 2007). Esta métrica de amplitude de nicho engloba a variação da posição isotópica de todos os indivíduos na amostra (Layman et al., 2012).

Por fim, a porcentagem numérica das presas encontradas no conteúdo estomacal das três espécies, alvo do estudo, foram comparadas através do teste de chi-quadrado. Itens do conteúdo estomacal não identificados foram excluídos dessa análise.

3.6.3 Variações na estrutura da comunidade

Para análise dos dados as espécies foram divididas em categorias tróficas seguindo Ferreira et al. (2001; 2004); Floeter et al. (2006). A média das categorias tróficas não atendeu aos pressupostos para aplicação de análises paramétricas. Sendo assim, para testar a hipótese nula de ausência de diferenças na estrutura trófica entre períodos de amostragem (i.e. seco - chuvoso), estações amostrais e faixas de profundidade foram realizados testes não paramétricos Kruskal-Wallis (Zar, 1999).

A hipótese nula de ausência de diferenças na abundância (geral e de predadores) entre períodos de amostragem, estações amostrais e faixas de profundidade foi testada a partir da análise multivariada de variância baseada em permutação, a PERMANOVA (Anderson et al., 2008). A PERMANOVA é semelhante à MANOVA (ANOVA multifatorial), mas muito mais robusta em relação à violação de seus pressupostos do que a MANOVA (e.g. não-normalidade, uso de transformações) e flexível (usa quaisquer medidas de similaridade ou distância), permitindo o particionamento para modelos aditivos, ou seja, pode ser utilizado para testar modelos experimentais mais complexos, incluindo interações entre estes (Anderson, 2001; Anderson & Braak, 2003; Anderson et al., 2008). O teste foi usado para verificar diferenças na abundância utilizando um desenho experimental cruzado e incluiu três fatores: período de amostragem (fixo, 2 níveis), estação amostral (fixo, 3 níveis) e faixas de profundidade (fixo, 2 níveis). Os dados foram transformados pela raiz quadrada, sendo a PERMANOVA realizada a partir de uma matriz de similaridade gerada pelo índice de Bray-Curtis e baseada em 9999

permutações. Um teste a *posteriori* de comparações pareadas foi realizado para investigar os termos significativos observados na PERMANOVA (Anderson et al., 2008).

A análise de Similaridade Percentual (SIMPER) foi utilizada para determinar quais espécies mais contribuíram para as diferenças detectadas na PERMANOVA. O SIMPER calcula a dissimilaridade percentual média entre os grupos determinados para análise (Clarke & Warwick, 2001).

Uma vez que não foi detectado nenhum efeito associado aos períodos de amostragem, para as análises de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) o fator sazonalidade não foi considerado. nMDS foi utilizado para examinar os padrões de similaridade das assembleias de peixes e da abundância de predadores (i.e. piscívoros e carnívoros) entre estações amostrais e faixas de profundidade. Os dados foram transformados pela raiz quadrada sendo posteriormente calculada a matriz de similaridade utilizando-se a distância de Bray-Curtis (Borcard et al., 2011). Ao contrário de outros métodos de ordenação, o nMDS conserva a proporcionalidade da ordenação dos objetos, representando-os em um número específico de dimensões (Kruskal, 1964).

3.6.4 Associações entre peixes com as características de habitat e disponibilidade de presas

A relação entre a estrutura do habitat e a abundância de peixes foi avaliada utilizando-se a análise de correspondência canônica (CCA; ter Braak, 1986). A CCA é um método de análise direta de gradientes (ter Braak & Verdonschot, 1995) que auxilia no entendimento de como múltiplas espécies respondem simultaneamente a fatores ambientais.

Para realização da CCA, a matriz original de dados foi submetida previamente a uma redução, e foram utilizadas apenas espécies com frequência de ocorrência maior que 25%, visando reduzir o ruído nas análises (Legendre, 2003). Posteriormente, os dados foram transformados pelo [log (abundância + 1)]. Usando a função “ordistep” do pacote “vegan” para o software estatístico R (R Core Team, 2014) foi realizado o procedimento de seleção (*forward selection*) das variáveis independentes mais importantes na CCA (Borcard et al., 2011; Oksanen et al., 2013). Desta forma somente as variáveis ambientais significativas ($p < 0,05$) foram consideradas na análise. O teste de Monte Carlo foi utilizado para checar se os eixos da CCA são significativos (Borcard et al., 2011).

O método *Boosted Regression Tree* (BRT) foi empregado para avaliar os efeitos das principais variáveis de substrato e da disponibilidade de presas (i.e. abundância de peixes e riqueza de espécies de crustáceos e/ou poliquetas que tenham sido encontrados no conteúdo estomacal) sobre a ocorrência dos três predadores alvo do estudo. Os resultados da CCA foram utilizados para selecionar um conjunto menor de 3 variáveis de substrato (profundidade,

rugosidade e tamanho dos refúgios), baseado na consideração dos fatores que mais influenciariam a distribuição dos peixes. O BRT é um método relativamente novo de modelagem e apresenta algumas vantagens que incluem: performance preditora superior se comparado à maioria dos métodos de modelagem tradicionais (e.g. regressão linear), capacidade de lidar com diferentes tipos de variáveis explanatórias (dados podem ser numéricos, binários ou categóricos), capacidade de acomodar dados ausentes e não requer a eliminação de pontos extremos (*outliers*) ou transformações. Este tipo de modelo é insensível a diferentes escalas de medida e podem ajustar complexas relações não lineares e interações entre preditores (De'Ath & Fabricius, 2000; Elith et al., 2008). Para o ajuste do modelo BRT há dois parâmetros chaves que exigem especificação: a complexidade da árvore ("*tree complexity*") (*tc*) e a taxa de aprendizagem ("*learning rate*") (*lr*). Em função do conjunto de dados relativamente pequeno, a *tc* variou de um a três. A *lr*, que controla a quantidade de retração aplicada aos termos do modelo individual (Hastie et al., 2001), variou afim de garantir que cada modelo final contenha um mínimo de 1000 árvores (Elith et al., 2008). A contribuição relativa (%) das variáveis preditoras para ocorrência dos três mesopredadores alvo do estudo foi avaliada. Posteriormente, seguindo Elith & Leathwick (2015), as características de habitat ótimas para ocorrência dos predadores foram determinadas plotando a distribuição dos valores ajustados em relação a cada preditor. Os modelos BRT foram ajustados para as duas classes de tamanho de cada um dos mesopredadores alvo do estudo. Como medida de performance dos modelos foi utilizado a área sob característica de operação do

receptor (*Receiver Operating Characteristic*) (ROC). Modelos são considerados robustos e ecologicamente informativos se sua medida de performance ultrapassa determinado limiar. O limiar para o ROC deve ser maior que 0,5 para indicar um desempenho melhor do que poderia ser esperado ao acaso. Os modelos BRT foram ajustados usando o pacote estatístico “dismo” (Elith & Leathwick, 2015) desenvolvido para o software estatístico R (R Core Team, 2014).

Todos os testes empregados neste trabalho foram realizados usando software estatístico R (R Core Team, 2014).

4 Resultados

4.1 Macrofauna epibêntica

Um total de 60 quadrantes foram amostrados para coleta da macrofauna epibêntica nas duas faixas de profundidade das três estações amostrais. Quatro principais grupos de invertebrados foram identificados: anelídeos, crustáceos, moluscos e equinodermos, em substrato que incluíram algas, corais e rochas. A listagem das espécies identificadas para estes grupos encontra-se no Apêndice 4.

Foram identificados 19 espécies de anelídeos pertencentes a 9 famílias. A região a Barlavento tem a maior riqueza de espécies e abundância, seguida da Enseada e Cabeço da Tartaruga (Tabela 3).

Tabela 3: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de anelídeos.

Anelídeos			
Estações	Profundidades	Riqueza	Abundância
Enseada	15-25	7	44
	25-35	9	28
Cabeço da Tartaruga	15-25	5	26
	25-35	1	1
Barlavento	15-25	5	157
	25-35	12	553

Para os crustáceos foram identificadas 19 espécies pertencentes a 13 famílias. A região a Barlavento abriga a maior abundância de espécies, embora a maior riqueza de espécie tenha sido observada na Enseada. A estação Cabeço da Tartaruga abriga a menor abundância e riqueza de espécies (Tabela 4).

Tabela 4: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de crustáceos.

Crustáceos			
Estações	Profundidades	Riqueza	Abundância
Enseada	15-25	15	174
	25-35	11	50
Cabeço da Tartaruga	15-25	11	75
	25-35	7	30
Barlavento	15-25	10	136
	25-35	11	392

Os equinodermos apresentaram baixa abundância e riqueza de espécies com apenas 3 espécies pertencentes a 2 famílias. A estação a Barlavento apresentou a maior abundância de espécies, seguida do Cabeço da Tartaruga e Região a Barlavento (Tabela 5).

Tabela 5: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de equinodermos.

Equinodermos			
Estações	Profundidades	Riqueza	Abundância
Enseada	15-25	2	7
	25-35	0	0
Cabeço da Tartaruga	15-25	2	5
	25-35	1	6
Barlavento	15-25	1	2
	25-35	2	14

Com relação aos moluscos foram identificados 10 espécies pertencentes a 9 famílias. A estação a Barlavento apresenta a maior abundância e riqueza de espécies, seguido da Enseada e do Cabeço da Tartaruga (

Tabela 6).

Tabela 6: Estações amostrais e faixas de profundidade (m) com os dados de riqueza e abundância de espécies de molusco.

Moluscos			
Estações	Profundidades	Riqueza	Abundância
Enseada	15-25	4	68
	25-35	2	3
Cabeço da Tartaruga	15-25	3	5
	25-35	2	7
Barlavento	15-25	2	2
	25-35	5	312

4.2 Estrutura trófica no sistema demersal bentônico raso no Arquipélago São Pedro e São Paulo (Apêndice 1)

Os valores de isótopos estáveis da MOP ($\delta^{13}\text{C} = -21,12\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 1,81\text{‰}$) e os baixos valores para o zooplâncton (Copépodos: $\delta^{13}\text{C} = -20,99\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 5,56\text{‰}$ e Quetognatos: $\delta^{13}\text{C} = -20,41\text{‰}$ - $\delta^{15}\text{N} = 6,14\text{‰}$) sugerem que estas fontes pelágicas são empobrecidas em relação aos consumidores. Os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foram observados nos mesopredadores *Lutjanus jocu* (11,7‰) e *E. nigricans* (11,5‰), enquanto que os menores valores foram observados no herbívoro *Ophioblennius trinitatis* (7,7‰), no planctívoro *Chromis multilineata* (8,8‰) e no caranguejo *Plagusia depressa* (8,8‰). Com relação ao $\delta^{13}\text{C}$, os valores mais enriquecidos foram verificados no caranguejo *P. depressa* (-12,5‰) e no peixe *Kyphosus sectatrix* (-13,3‰). Já os menores valores foram observados nos peixes *C. multilineata* (-17,7‰), *Caranx crysos* (-17,7‰) e *C. lugubris* (-17,2‰). O endêmico *Stegastes sanctipauli* apresentou valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ (-14,5‰) e $\delta^{15}\text{N}$ (11,5‰) (Figura 2 – Apêndice 1).

4.3 Variações de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ entre predadores e em relação ao tamanho (Apêndice 1)

Diferenças significativas foram observadas na comparação dos valores $\delta^{13}\text{C}$ entre os três predadores (ANOVA: $F = 282.2$, $p < 0.001$), com diferenças significativas sendo observadas em todas as comparações pareadas (Teste de Tukey: $p < 0.001$). Da mesma forma, foram observadas diferenças significativas na comparação dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre espécies (Kruskal-Wallis: $p < 0.001$) e em todas as três comparações par a par (Wilcoxon test: $p < 0.01$).

Uma relação positiva e significativa foi observada entre o comprimento total e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ para os três predadores estudados, embora os valores de R^2 foram relativamente baixos (R^2 para *C. lugubris*: 0,23, *E. nigricans*: 0,36 e *M. pavonina*: 0,23). O comprimento total do *C. lugubris* tem relação significativa com os valores de $\delta^{13}\text{C}$ (embora com efeito relativamente baixo), diferente do que foi observado para as outras duas espécies de moreia (Tabela 2 – Apêndice 1).

4.4 Nicho isotópico e dieta dos predadores (Apêndice 1)

A posição do nicho isotópico foi diferente para as três espécies de predadores: entre *M. pavonina* e *E. nigricans* (distância = 0,74; $p < 0,002$; Hotelling's $T^2 = 41,74$; $p < 0,02$), *E. nigricans* e *C. lugubris* (distância = 2,1, $p < 0,002$, Hotelling's $T^2 = 172,16$, $p < 0,001$) e *M. pavonina* e *C. lugubris* (distância = 13,11; $p < 0,002$; Hotelling's $T^2 = 169,7$; $p < 0,001$)

Não foi verificado sobreposição no nicho isotópico entre o *E. nigricans* e o *C. lugubris*. Entretanto, moderada sobreposição de nicho foi verificada entre *M. pavonina* com as outras 2 espécies de predadores estudadas. *M. pavonina* sobrepõe 51% e 47% do espaço do nicho do *E. nigricans* e *C. lugubris*, respectivamente. A amplitude de nicho do *C. lugubris* foi significativamente maior que a da *M. pavonina* ($p < 0,02$). Não foram verificadas diferenças significativas entre o *C. lugubris* e o *E. nigricans* ($p < 0,1$) e entre as duas moreias estudadas ($p < 0,2$) (Figura 3 – Apêndice 1).

Os três predadores alvos do estudo exibem uma maior frequência de ocorrência de peixes no conteúdo estomacal. O *C. lugubris* preda primariamente sobre pequenos crustáceos pelágicos e pequenos peixes, incluindo entre estes *Myripristis jacobus*, *Chromis* spp., *Abudefduf saxatilis* e peixes da família Exocoetidae. Já a dieta da *M. pavonina* consiste principalmente de pequenos crustáceos, poliquetas e pequenos peixes como *O. trinitatis* e peixes da família Exocoetidae. Já o *E. nigricans* preda sobre caranguejos e pequenos peixes como o *A. saxatilis*. A porcentagem numérica das presas encontradas no conteúdo estomacal difere significativamente entre as três espécies estudadas: *M. pavonina* x *E. nigricans* (df = 2; $X^2 = 21,03$; $p =$

0.03), *C. lugubris* x *E. nigricans* (df = 2; $X^2 = 48.19$; $p = 0.0001$) e *C. lugubris* x *M. pavonina* (df = 2; $X^2 = 44.91$; $p = 0.0001$).

4.5 Estrutura da comunidade e distribuição dos peixes recifais (Apêndice 2 e 3)

Das 124 espécies de peixes registrados no ASPSP, 54 são consideradas peixes recifais. Entre estes peixes as famílias com maior número de espécies são: Muraenidae (8 espécies), Carangidae (6 – uma dessas registrada durante as amostragens deste trabalho – ver Apêndice 2), Pomacentridae (5), Labridae (4), Serranidae (4) e Scaridae (3). O alto grau de isolamento do ASPSP favorece o maior número de espécies das famílias Carangidae e Muraenidae, mesmo padrão observado nas outras ilhas da Cordilheira Meso-Atlântica (Bender et al., 2013). Em geral as espécies da família Muraenidae tem desova pelágica e larvas que resistem longos períodos no ambiente pelágico (Victor, 1991), enquanto que os Carangídeos costumam usar detritos flutuantes como abrigo em mar aberto (Luiz et al., 2012). Essas características melhoram a dispersão das espécies através de longas distâncias (Thiel & Gutow, 2005; Luiz et al., 2012).

Um total de 48 espécies pertencentes a 21 famílias foram observadas em 118 transectos realizados no ASPSP. As 25 espécies de peixes mais frequentes abrangem 96% da abundância total dos peixes observados sendo que 6 predadores estão entre estes, são eles: *Muraena pavonina*, *Caranx lugubris*, *Caranx crysos*, *Aulostomus maculatus*, *Rypticus saponaceus* e *Enchelycore nigricans*. Como esperado, predadores que ocorrem em cardumes (Família Carangidae) apresentam maior variabilidade na abundância em comparação com predadores com hábitos solitários e/ou crípticos.

Peixes planctívoros abrangem 34% de todos os peixes observados seguido por herbívoros territorialistas (21%), omnívoros (17%), carnívoros (14%), comedores de invertebrados móveis (8%), comedores de invertebrados sésseis (3%), piscívoros (2%) e herbívoros errantes (1%). A estrutura trófica entre períodos de amostragem, estações amostrais e faixas de profundidade é praticamente similar e um pequeno aumento na abundância de carnívoros e piscívoros é observado em águas mais profundas na Enseada e na região a Barlavento (Figura 2 – Apêndice 3). Não foram observadas diferenças significativas na abundância das categorias tróficas entre períodos de amostragem (Kruskal-Wallis: $X^2 = 0,2805$; $p > 0,05$), estações amostrais (Kruskal-Wallis: $X^2 = 0,2645$; $p > 0,05$) e faixas de profundidade (Kruskal-Wallis: $X^2 = 0,2058$; $p > 0,05$).

No que diz respeito as características de habitat, as três estações amostrais são relativamente similares e as principais diferenças ocorrem entre as faixas de profundidade. Em áreas rasas há uma maior porcentagem de esponjas, *C. racemosa* e algas calcárias. Já em áreas mais profundas, há maior porcentagem de rochas, cascalhos e algas filamentosas (Figura 3 – Apêndice 3). A estação Cabeço da Tartaruga apresenta a maior porcentagem de cobertura de esponjas em contraste com as demais estações e, somente nesta estação, foram observados indivíduos de *Holacanthus ciliaris* de cor azul (see Luiz-Jr, 2003).

Diferenças significativas na abundância foram encontradas entre faixas de profundidade para a comparação da abundância de todos os peixes (PERMANOVA: $F = 7,389$; $p < 0,01$) e também quando considerados somente

os predadores (PERMANOVA: $F = 9,021$; $p < 0,01$). Situação diferente da observada na comparação entre estações amostrais (Todos os peixes – PERMANOVA: $F = 1,036$; $p > 0,05$ e Predadores – PERMANOVA: $F = 1,599$ $p > 0,05$) e períodos de amostragem (Todos os peixes – PERMANOVA: $F = 2,225$; $p > 0,05$ e Predadores – PERMANOVA: $F = 0,9543$ $p > 0,05$). A análise SIMPER mostrou que as diferenças entre faixas de profundidade são resultados da alta abundância de peixes pequenos em habitats mais rasos: *Chromis multilineata* (19%), *Stegastes sanctipauli* (12%), *Abudefduf saxatilis* (10%), *Melichthys niger* (7%) e *Ophioblennius trinitatis* (6%). Já a diferença entre faixas de profundidade na comparação da abundância de predadores está associada a maior abundância de *C. lugubris* (S) (23%), *M. pavonina* (L) (16%), *C. lugubris* (L) (14%) e *C. crysos* (11%) em habitats mais profundos e a maior abundância *M. pavonina* (S) (13%) em águas rasas.

A interação faixa de profundidade com estação amostral foi significativa quando considerados somente os predadores (PERMANOVA: $F = 2,639$; $p < 0,05$) o que não foi o caso, quando considerados todos os peixes (PERMANOVA: $F = 1,304$; $p > 0,05$). Para as demais interações não foram observadas diferenças significativas quando considerados todos os peixes (faixa de profundidade*período de amostragem: $F = 1,019$; $p > 0,05$ – estação amostral*período de amostragem: $F = 0,781$ $p > 0,05$ – faixa de profundidade *estação amostral*período de amostragem: $F = 0,736$; $p > 0,05$) e também para os predadores (faixa de profundidade*período de amostragem: $F = 0,807$; $p > 0,05$ – estação amostral*período de amostragem: $F = 1,391$; $p > 0,05$ – faixa de profundidade *estação amostral*período de amostragem: $F = 1,921$; $p > 0,05$).

O teste a *posteriori* de comparações pareadas mostrou que a diferença na abundância de predadores ocorre entre faixas de profundidade em todas as estações, com exceção da estação Cabeço da Tartaruga. A região mais profunda da estação Enseada abriga a maior abundância de predadores e exibe a principal diferença detectada na comparação pareada.

Uma vez que não há variabilidade temporal na comunidade de peixes recifais no ASPSP, para análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS), foram considerados 2 variáveis: faixas de profundidade e estações amostrais. De acordo com nMDS, a profundidade é a principal variável influenciando a assembleia de peixes. As amostras da faixa de profundidade superior (15-25) aparecem no lado esquerdo do gráfico enquanto que as amostras da faixa de profundidade inferior (25-35) estão posicionadas do lado direito. Algumas amostras estão posicionados na parte central no nMDS, entre as faixas de profundidades, principalmente amostras da estação Cabeço do Tartaruga (Figura 4 – Apêndice 3).

4.6 Influência da estrutura do habitat e disponibilidade de presas (Apêndice 3)

Os resultados da CCA mostraram que a profundidade é o principal preditor para a assembleia de peixes; seguido da rugosidade de substrato, tamanho dos refúgios, macroalgas filamentosas e esponjas. O primeiro eixo da CCA explicou 60% da relação entre as características de habitat e a estrutura da assembleia de peixes e o primeiro e o segundo eixo juntos explicam 76% da variabilidade dos dados. O teste de Monte Carlo mostrou que os eixos da CCA foram significativos ($p < 0,05$). O primeiro eixo relaciona-se positivamente com a profundidade e macroalgas filamentosas, enquanto que o segundo eixo é positivamente associado com esponjas e negativamente associado com rugosidade e tamanho dos refúgios.

A maioria dos predadores (*M. pavonina*, *E. nigricans*, *C. lugubris* e *R. saponaceus*) estão associados com habitats mais profundos, principalmente os predadores de maior tamanho. Áreas rasas caracterizam-se por ambientes mais complexos (i.e., tem maiores valores de rugosidade e da categoria tamanho dos refúgios) e abrigam a maior parte das presas (e.g. *Myripristis jacobus* e *O. trinitatis*). Espécies crípticas (e.g. *Starksia sluiteri*, *Holocentrus ascensionis*, *M. jacobus* e *E. nigricans*) apresentam uma relação positiva com as variáveis tamanho dos refúgios e rugosidade. Espécies localizadas no centro do gráfico (*A. saxatilis*, *S. sanctipauli*, *Chromis multilineata* e *M. niger*) têm abundância similar em diferentes habitats sugerindo baixa correlação com as variáveis estudadas (Figura 5 – Apêndice 3).

Modelos BRT mostraram que a variação de profundidade é um importante preditor da ocorrência dos predadores alvos do estudo. Contudo, a magnitude e direção deste efeito varia, principalmente quando são consideradas as classes de tamanho (Figura 6 – Apêndice 3). A ocorrência do *C. lugubris* (S) foi fortemente influenciada pela profundidade e pela abundância de duas espécies de presas (*C. multilineata* e *A. saxatilis*). A função ajustada do BRT para o *C. lugubris* (S) indica que esta espécie ocorre em todas as profundidades amostradas sendo mais comum em ambientes mais rasos (15-20 metros). No que diz respeito a abundância de presas o *C. lugubris* parece ser raro quando presas como *C. multilineata* e *A. saxatilis* são ausentes. A rugosidade tem relação negativa com a ocorrência do *C. lugubris* (S) e as demais variáveis apresentam pouca influência (Figura 7 – Apêndice 3). O *C. lugubris* (L) foi essencialmente influenciado pela profundidade e todas as variáveis tem relação positiva com a ocorrência do *C. lugubris* (L). A função ajustada indicou que o *C. lugubris* (L) raramente ocorre em profundidades menores que 18 metros, aumenta sua ocorrência em profundidades entre 19 e 27 metros e são mais comuns em profundidades maiores que 28 metros. O *C. lugubris* (L) foi mais comum quando suas presas exibem maior abundância e também em ambientes com maior disponibilidade de refúgios (Figura 8 – Apêndice 3).

Ambas as classes de tamanho do *E. nigricans* foram fortemente influenciadas por variáveis abióticas. Indivíduos de menor tamanho foram mais comuns em profundidades menores que 20 metros, por outro lado, indivíduos de maior tamanho foram mais comuns próximo dos 30 metros de profundidade

(Figura 9 e 10 – Apêndice 3). Independente da classe de tamanho esta espécie tem preferência por habitats com maior complexidade estrutural (i.e., altos valores de rugosidade e da categoria tamanho dos refúgios) e foram mais comuns em áreas com maior abundância de *A. saxatilis* e maior riqueza de espécies de crustáceos.

A profundidade foi o principal preditor da ocorrência da *M. pavonina* (S), a qual foi mais comum em profundidade inferiores a 20 metros. Esta espécie também ocorre entre 20 e 27 metros sendo rara em zonas mais profundas. O número de espécies de crustáceos e abundância de *O. trinitatis* tem uma relação positiva com a ocorrência da *M. pavonina* (S) e as demais variáveis não tem influência (Figura 11 – Apêndice 3). Indivíduos de *M. pavonina* de maior tamanho relacionam-se de maneira positiva com todas as variáveis, exceto com o número de espécies de poliquetas. A abundância do *O. trinitatis* foi a principal variável preditora da ocorrência da *M. pavonina* (L), seguido da profundidade, tamanho dos refúgios, rugosidade e número de espécies de crustáceos e poliquetas (Figura 12 – Apêndice 3).

5 Principais conclusões e recomendações

Os primeiros dados a respeito da ecologia trófica dos peixes recifais na ilhas oceânicas brasileiras usando análises de isótopos estáveis, mostraram que a cadeia trófica no ambiente demersal bentônico raso do ASPSP é sustentada por vias tróficas baseadas em recursos bentônicos. A maioria dos peixes recifais apresentou valores de $\delta^{13}\text{C}$ relativamente similares, que sugerem dois diferentes cenários: (1) um limitado número de recursos basais sustenta cadeia trófica no SDBR do ASPSP ou (2) os recursos que os peixes recifais utilizam tem assinatura isotópicas similares.

Os três mesopredadores alvos do estudo exibem uma relação significativa entre o tamanho do corpo e as razões isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$, sugerindo potenciais mudanças na dieta associadas ao desenvolvimento ontogenético (conforme previsto na hipótese 1).

As análises do nicho isotópico dos três mesopredadores sugerem que potenciais interações competitivas ocorrem entre a *M. pavonina* e os outros dois mesopredadores estudados (conforme previsto na hipótese 2). Contraditoriamente, os dados do conteúdo estomacal sugerem pouca sobreposição de nicho entre estas três espécies, porém estes dados devem ser interpretados com cautela devido ao pequeno tamanho amostral.

A sazonalidade não tem influência sobre a estrutura da comunidade de peixes recifais no ASPSP e, assim como as outras ilhas oceânicas do Atlântico Oeste, a comunidade de peixes recifais é dominada por poucas espécies muito abundantes. Os grupos tróficos, assim como a abundância dos peixes, exibem

pouca variação ao redor do ASPSP, em parte devido a pouca variabilidade nas características ambientais.

A profundidade é o principal fator influenciando a abundância de peixes e também a estrutura do habitat. A maior parte dos mesopredadores, principalmente os de maior tamanho, estão associados a habitats mais profundos (conforme previsto na hipótese 3). Áreas rasas são caracterizadas por habitats mais complexos, os quais abrigam a maioria da espécies de presas.

Os mesopredadores exibem uma relação positiva com a disponibilidade de presas, as quais são um importante preditor da ocorrência destes (Conforme previsto na hipótese 4).

Uma direção futura importante é o desenvolvimento de um conjunto detalhado de dados de isótopos estáveis, complementados por análises de conteúdo estomacal das espécies mais comuns neste sistema. Além disso, observações comportamentais dos mesopredadores são importantes para melhor entender as estratégias de alimentação, o que também ajudaria na interpretação dos dados isotópicos. O monitoramento da biomassa de predadores e presas, a realização de estudos em profundidades maiores (i.e., >35 metros) e no período noturno são igualmente importantes. Visto que o ASPSP é historicamente afetado pela pesca de grandes peixes pelágicos, a interação dessas espécies pelágicas com o ambiente recifal deve ser considerada em trabalhos futuros a fim de elucidar as interações tróficas e conexões entre estes compartimentos da cadeia trófica do ASPSP. Estas

informações são indispensáveis para o desenvolvimento de planos de manejo e conservação de longo prazo para esta ilha oceânica.

Considerando a baixa resiliência e as evidências de impactos nas ilhas oceânicas brasileiras, em especial no ASPSP, há uma clara necessidade em estabelecer áreas de conservação com características mais restritivas abrangendo estes ambientes. Reestabelecer a integridade da cadeia trófica e os processos ecológicos que levam a uma maior resiliência e estabilidade deste ecossistema deveria ser uma das metas de conservação mais importantes, uma vez que as condições pristinas da região fazem parte de um cenário não tão longínquo. O manejo ineficiente sobre estas ilhas pode resultar na perda de aspectos peculiares a esses sistemas oceânicos de características únicas.

6 Referências Bibliográficas

- Aguiar, A. A., J. L. Valentin, & R. S. Rosa, 2009. Habitat use by *Dasyatis americana* in a south-western Atlantic oceanic island. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89: 1147-1152.
- Ajemian, M. J., & S. P. Powers, 2011. Habitat-specific feeding by cownose rays (*Rhinoptera bonasus*) of the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 95: 79–97.
- Allen, G., 2008. Conservation hotspots of biodiversity and endemism for Indo-Pacific coral reef fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 541–556.
- Almany, G. R., 2004. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages?. *Oikos* 106: 275–284.
- Althaus, F., A. Williams, T. A. Schlacher, R. J. Kloser, M. A. Green, B. A. Barker, N. J. Bax, P. Brodie, & M. A. Schlacher-Hoenlinger, 2009. Impacts of bottom trawling on deep-coral ecosystems of seamounts are long-lasting. *Marine Ecology Progress Series* 397: 279–294.
- Anderson, M., & C. Ter Braak, 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 85–113.
- Anderson, M. J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 32–46.
- Anderson, M. J., R. N. Gorley, & K. R. Clarke, 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. 2008. 214p.
- Araújo, M., & M. Cintra, 2009. Modelagem matemática da circulação oceânica na região equatorial In Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), Arquipélago São

- Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica. SECIRM, Brasília, DF, Brasil: 106–113.
- Baker, R., A. Buckland, & M. Sheaves, 2014. Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries* 15: 170–177.
- Baum, J. K., & B. Worm, 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *The Journal of Animal Ecology* Blackwell Publishing Ltd., 9600 Garsington Road 78: 699–714.
- Bearhop, S., C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller, & H. Macleod, 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007–1012.
- Becker, H., 2001. Hidrologia dos bancos e ilhas oceânicas do nordeste brasileiro. Uma contribuição ao programa REVIZEE. Tese de doutorado - Universidade Federal de São Carlos.
- Begon, M., C. Townsend, & J. Harper, 2006. *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Bellwood, D. R., & T. Hughes, 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* 292: 1532–1534.
- Bellwood, D. R., T. Hughes, C. Folke, & M. Nyström, 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827–833.
- Bender, M. G., M. R. Pie, E. L. Rezende, D. Mouillot, & S. R. Floeter, 2013. Biogeographic, historical and environmental influences on the taxonomic and functional structure of Atlantic reef fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 1173–1182.

- Bennett, R. H., A. Gotz, W. H. Sauer, P. D. Cowley, R. M. Palmer, & A. Götz, 2009. Optimisation of underwater visual census and controlled angling methods for monitoring subtidal temperate reef fish communities. *African Journal of Marine Science* 31: 277–287.
- Bonaldo, R. M., J. P. Krajewski, C. Sazima, & I. Sazima, 2006. Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Biology* 149: 423–433.
- Borcard, D., F. Gillet, & P. Legendre, 2011. *Numerical ecology with R*. Springer New York Dordrecht London Heidelberg.
- Bornatowski, H., A. F. Navia, R. R. Braga, V. Abilhoa, & M. F. M. Corrêa, 2014. Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *Journal of Marine Science Advanced* 7: 1586–1592.
- Bowen, V. T., 1966. St. Paul's on the subway. *Oceanus* 12: 2–4.
- Boyd, I. L., S. Wanless, & C. J. Camphuysen, 2006. *Top predators in marine ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Braga, R. R., H. Bornatowski, & J. R. S. Vitule, 2012. Feeding ecology of fishes: An overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 915–929.
- Briggs, J. C., & B. W. Bowen, 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39: 12–30.
- Brokovich, E., S. Einbinder, N. Shashar, M. Kiflawi, & S. Kark, 2008. Descending to the twilight-zone: changes in coral reef fish assemblages along a depth gradient down to 65 m. *Marine Ecology Progress Series* 371: 253–262.

- Burgos, D. C., S. M. B. Pereira, & M. E. Bandeira-Pedrosa, 2009. Levantamento florístico das rodófitas do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP)–Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 1110–1118.
- Burton, M. L., 2002. Age, growth and mortality of mutton snapper, *Lutjanus analis*, from the east coast of Florida, with a brief discussion of management implications. *Fisheries Research* 59: 31–41.
- Campbell, G., 1877. Log-letters from “The Challenger.” Macmillan and Co., London.
- Campos, T. F., F. H. Bezerra, N. K. Srivastava, R. A. Petta, & J. V. Neto, 2009. As rochas sedimentares e a formação neogênica de São Pedro e São Paulo In Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), *Arquipélago São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica*. SECIRM, Brasília, DF: 74–81.
- Cervigón, F., 1993. *Los peces marinos de Venezuela*. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela.
- Chase, J. M., & M. A. Leibold, 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Choat, J. H., L. M. Axe, & D. C. Lou, 1996. Growth and longevity in fishes of the family Scaridae. *Marine Ecology Progress Series* 145: 33–41.
- Chown, S. L., N. J. Gremmen, & K. J. Gaston, 1998. Ecological biogeography of southern ocean islands: species-area relationships, human impacts, and conservation. *The American Naturalist* 152: 562–575.
- Clarke, K. R., & R. M. Warwick, 2001. *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E. PRIMER-E Ltd.

- Claxton, E., & J. Elliott, 1994. Reef net technology of the Saltwater People. Saanich Indian School Board.
- Coelho, F. D. N., H. T. Pinheiro, R. G. dos Santos, C. Q. de Albuquerque, & A. S. Martins, 2012. Spatial distribution and diet of *Cephalopholis fulva* (Ephinephelidae) at Trindade Island, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 10: 383–388.
- Cohen, J., S. L. Pimm, P. Yodis, & J. Saldana, 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62: 67–78.
- Colvocoresses, J., & C. A. Acosta, 2007. A large-scale field comparison of strip transect and stationary point count methods for conducting length-based underwater visual surveys of reef fish populations. *Fisheries Research* 85: 130–141.
- Cook, T. R., A. Lescroël, Y. Cherel, A. Kato, & C.-A. Bost, 2013. Can foraging ecology drive the evolution of body size in a diving endotherm?. *PloS one* 8: e56297.
- Darwin, C., 1845. *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited during the Voyage of the H.M.S. Beagle Round the World Under the Command of Cap. Fitz Roy*. John Murray, London.
- De'Ath, G., & K. E. Fabricius, 2000. Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178–3192.
- Delano, A., 1817. *Narrative of Voyages and Travels in the Northern and Southern Hemispheres: Comprising Three Voyages Round the World; Together with a Voyage of Survey and Discovery, in the Pacific Ocean and Oriental Islands*. E. G. House, Boston.

- DeMartini, E. E., A. M. Friedlander, S. A. Sandin, & E. Sala, 2008. Differences in fish-assemblage structure between fished and unfished atolls in the northern Line Islands, central Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 365: 199–215.
- Denno, R., D. Finke, & G. Langelloto, 2005. Direct and indirect effects of vegetation structure and habitat complexity on predator–prey and predator–predator interactions In: Barbosa, P., & I. Castellanos (eds), *Ecology of predator–prey interactions*. Oxford University Press: 211–239.
- Divovich, E., & D. Pauly, 2015. Oceanic islands of Brazil: catch reconstruction from 1950 to 2010 In Freire, K. M. F., & D. Pauly (eds), *Fisheries catch reconstructions for Brazil’s mainland and oceanic islands*. Fisheries Centre Research Reports: 31–47.
- Dulvy, N. K., R. P. Freckleton, & N. V. C. Polunin, 2004. Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters* 7: 410–416.
- Dunne, J. A., R. J. Williams, & N. D. Martinez, 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558–567.
- Edwards, A. A. J., & H. R. Lubbock, 1982. The Shark Population of Saint Paul’s Rocks. *Copeia* 1: 223–225.
- Edwards, A. J., 1985. Saint Paul’s Rocks: a bibliographical review of the natural history of a Mid-Atlantic Island. *Archives of Natural History* 12: 31–49.
- Edwards, A., & R. Lubbock, 1983a. The ecology of Saint Paul’s Rocks (Equatorial Atlantic). *Journal of Zoology* 200: 51–69.

- Edwards, A., & R. Lubbock, 1983b. Marine zoogeography of St Paul's Rocks. *Journal of Biogeography* 10: 65–72.
- Eklöv, P., 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1520–1531.
- Elith, J., & J. Leathwick, 2015. Boosted Regression Trees for ecological modeling. 22p. <http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/brt.pdf>.
- Elith, J., J. R. Leathwick, & T. Hastie, 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77: 802–813.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, & D. A. Wardle, 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301–306.
- Farmer, B. M., & S. K. Wilson, 2011. Diet of finfish targeted by fishers in North West Australia and the implications for trophic cascades. *Environmental Biology of Fishes* 91: 71–85.
- Feitoza, B., L. Rocha, & O. Luiz-Júnior, 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.
- Ferreira, B. P., & G. R. Russ, 1992. Age, growth and mortality of the inshore coral trout *Plectropomus maculatus* (Pisces: Serranidae) from the Central Great

- Barrier Reef, Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43: 1301–1312.
- Ferreira, C. E. L., S. R. Floeter, J. L. Gasparini, J. Joyeux, & B. P. Ferreira, 2004. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* 31: 1093–1106.
- Ferreira, C. E. L., J. Gonçalves, & R. Coutinho, 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* 353–369.
- Ferreira, C. E. L., O. J. Luiz, B. M. Feitoza, C. G. W. Ferreira, R. Noguchi, J. L. Gasparini, J. Joyeux, E. A. S. Godoy, C. A. Rangel, L. A. Rocha, S. R. Floeter, & A. Carvalho-Filho, 2009. Peixes recifais: síntese do atual conhecimento In: Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), *Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica*. SECIRM, Brasília, DF, Brasil: 244–250.
- Ferretti, F., R. A. Myers, F. Serena, & H. K. Lotze, 2008. Loss of large predatory sharks from the Mediterranean Sea. *Conservation Biology* 22: 952–964.
- Floeter, S. R., & J. L. Gasparini, 2000. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology* 56: 1099–1114.
- Floeter, S. R., W. Krohling, J. L. Gasparini, C. E. L. Ferreira, & I. R. Zalmon, 2006. 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., L. A. Rocha, D. R. Robertson, J. Joyeux, W. F. Smith-Vaniz, P. Wirtz, A. J. Edwards, J. P. Barreiros, C. E. L. Ferreira, J. L. Gasparini, A. Brito, J. M.

- Falcón, B. W. Bowen, & G. Bernardi, 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* 35: 22–47.
- Freire, K. M. F., & D. Pauly, 2015. Fisheries catch reconstructions for Brazil's Mainland and Oceanic Islands. Fisheries Centre Research Reports.
- Friedlander, A., & E. DeMartini, 2002. Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine Ecology Progress Series* 230: 253–264.
- Froese, R., & D. Pauly, 2014. Fishbase 2014: World Wide Web electronic publication. , www.fishbase.org, version (12/2014).
- Garcia, A. M., D. J. Hoeinghaus, J. P. Vieira, & K. O. Winemiller, 2007. Isotopic variation of fishes in freshwater and estuarine zones of a large subtropical coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 399–408.
- Gardiner, N. M., & G. P. Jones, 2005. Habitat specialisation and overlap in a guild of coral reef cardinalfishes (Apogonidae). *Marine Ecology Progress Series* 305: 163–175.
- Gasparini, J. L., & S. R. Floeter, 2001. The shore fishes of Trindade Island, western South Atlantic. *Journal of Natural History Taylor and Francis Ltd* 35: 1639–1656.
- Giglio, V. J., O. J. Luiz, & L. C. Gerhardinger, 2015. Depletion of marine megafauna and shifting baselines among artisanal fishers in eastern Brazil. *Animal Conservation*: <http://doi.wiley.com/10.1111/acv.12178>.

- Gislason, H., 2003. The effects of fishing on non-target species and ecosystem structure and function In Sinclair, M., & G. Valdimarsson (eds), *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. CBA International, Roma, Italy: 255–274.
- Gratwicke, B., & M. R. Speight, 2005. The relationship between fish species richness , abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* 66: 650–667.
- Halpin, P. M., 2000. Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: Trade-offs between predation and growth. *Marine Ecology Progress Series* 198: 203–214.
- Hastie, T., R. Tibshirani, & J. Friedman, 2001. *The elements of statistical learning - Data mining, inference, and prediction*. Springer Series in Statistics. Springer, New York.
- Hazin, F., D. Viana, P. Pinheiro, A. Fischer, B. C. L. Macena, D. Vêras, P. Oliveira, F. Carvalho, T. Vaske-Jr, & I. Branco, 2009. Ecologia dos grandes peixes pelágicos In: Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), *Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica*. SECIRM, Brasília, DF, Brasil: 226–233.
- Hazin, F. H. V, J. R. Zagaglia, M. K. Broadhurst, P. E. P. Travassos, & T. R. Q. Bezerra, 1998. Review of a small-scale pelagic longline fishery off northeastern Brazil. *Marine Fisheries Review* 60: 1–8.
- Heithaus, M. R., A. Frid, A. J. Wirsing, & B. Worm, 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution Elsevier* 23: 202–210.
- Heithaus, M. R., J. J. Vaudo, S. Kreicker, C. A. Layman, M. Krützen, D. Burkholder, K. Gastrich, C. Bessey, R. Sarabia, K. Cameron, A. Wirsing, J. Thomson, & M.

- Dunphy-Daly, 2013. Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 481: 225–237,.
- Hobbs, J. P. a, G. P. Jones, P. L. Munday, S. R. Connolly, & M. Srinivasan, 2012. Biogeography and the structure of coral reef fish communities on isolated islands. *Journal of Biogeography* 39: 130–139.
- Hunter, M. D., & P. W. Price, 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* ., 724–732.
- Hutchings, J. A., 2002. Influence of population decline, fishing, and spawner variability on the recovery of marine fishes: perceptions and caveats regarding assignment of extinction risk. *Journal of Fish Biology* 59: 306–322.
- Hyslop, E. J., 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411–429.
- ICMBio, 2007. Instituto Chico Mendes para a Conservacao da Biodiversidade. Áreas Protegidas Brasileiras 2004-2007. Ministério do Meio Ambiente, Brasilia, DF.
- Inger, R., G. D. Ruxton, J. Newton, K. Colhoun, J. A. Robinson, A. Jackson, & S. Bearhop, 2006. Temporal and intrapopulation variation in prey choice of wintering geese determined by stable isotope analysis. *The Journal of Animal Ecology* 75: 1190–1200.
- Ingram, T., B. Matthews, C. Harrod, T. Stephens, J. Grey, & R. Markel, 2007. Lipid extraction has little effect on the $\delta^{15}\text{N}$ of aquatic consumers. *Limnology and Oceanography: Methods* 5: 338–343.

- Jackson, A., R. Inger, A. C. Parnell, & S. Bearhop, 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *The Journal of Animal Ecology* 80: 595–602.
- Jackson, J. B., M. X. Kirby, W. H. Berger, K. A. Bjorndal, L. W. Botsford, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J. A. Estes, T. P. Hughes, S. Kidwell, C. B. Lange, H. S. Lenihan, J. M. Pandolfi, C. H. Peterson, R. S. Steneck, M. J. Tegner, & R. R. Warner, 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629–637.
- Jardine, T. D., S. A. Mcgeachy, C. M. Paton, M. Savoie, & R. A. Cunjak, 2003. *Stable Isotopes in Aquatic Systems: Sample Preparation, Analysis, and Interpretation*. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Jennings, S., 1996. Effects of fishing effort and catch rate upon the structure and biomass of Fijian reef fisheries. *Journal of Fisheries Biology* 33: 400–412.
- Jennings, S., E. M. Grandcourt, & N. V. C. Polunin, 1995. The effects of fishing on the diversity, biomass and trophic structure of Seychelles' reef fish communities. *Coral Reefs* 14: 225–235.
- Joyeux, J., & S. R. Floeter, 2001. Biogeography of tropical reef fishes: the South Atlantic puzzle. *Journal of Biogeography* 831–841.
- Khalaf, M. A., & M. Kochzius, 2002. Community structure and biogeography of shore fishes in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Helgoland Marine Research* 55: 252–284.
- Knowlton, N., & J. B. C. Jackson, 2008. Shifting Baselines, Local Impacts, and Global Change on Coral Reefs. *PLoS Biology Public Library of Science* 6: e54.

- Koslow, J. A., G. W. Boehlert, J. D. M. . Gordon, R. L. Haedrich, P. Lorance, & N. Parin, 2000. Continental slope and deep-sea fisheries: implications for a fragile ecosystem. *Journal of Marine Science* 57: 548–557.
- Krajewski, J. P., & S. R. Floeter, 2011. Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Environmental Biology of Fishes* 92: 25–40.
- Kruskal, J. B., 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29: 1–27.
- Layman, C. A., M. S. Araujo, R. Boucek, C. Hammerschlag-Peyer, E. Harrison, Z. R. Jud, P. Matich, A. E. Rosenblatt, J. J. Vaudo, L. A. Yeager, D. M. Post, & S. Bearhop, 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87: 545–562.
- Layman, C. A., D. A. Arrington, C. G. Montaña, & D. M. Post, 2007. Can stable isotopes ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology* 88: 42–48.
- Lubbock, R., & A. Edwards, 1981. The fishes of Saint Paul's Rocks. *Journal of Fish Biology* 18: 135–157.
- Luckhurst, B. E., & K. Luckhurst, 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* 49: 317–323.
- Luiz, O. J., & A. J. Edwards, 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., J. S. Madin, D. R. Robertson, L. a. Rocha, P. Wirtz, & S. R. Floeter, 2012. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1033–1040.
- Luiz, O. J., T. C. Mendes, D. R. Barneche, C. G. W. Ferreira, R. Noguchi, R. C. Villaça, C. A. Rangel, J. L. Gasparini, & C. E. L. Ferreira, 2015. Community structure of reef fishes on a remote oceanic island (St Peter and St Paul's Archipelago, equatorial Atlantic): the relative influence of abiotic and biotic variables. *Marine And Freshwater Research* <http://dx.doi.org/10.1071/MF14150>
- Luiz-Jr, O., 2005. Unusual behaviour of moray eels on an isolated tropical island (St. Paul's Rocks, Brazil). *Coral Reefs Springer* 24: 501–501.
- Luiz-Jr, O., J. Joyeux, & J. L. Gasparini, 2007. Rediscovery of *Anthias salmopunctatus* Lubbock & Edwards, 1981, with comments on its natural history and conservation. *Journal of Fish Biology* 70: 1283–1286.
- Mabesoone, J. M., & P. N. Coutinho, 1970. Littoral and shallow marine geology of northern and northeastern Brazil. *Trabalhos Oceanograficos da Universidade Federal de Pernambuco* 12: 1–224.
- Macedo, S. J., M. J. Montes, & K. M. . Costá, 2009. Hidrologia In: Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), *Arquipélago de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica*. SECIRM, Brasília, DF, Brasil: 100–113.
- Macedo-Soares, L., A. S. Freire, & J. Muelbert, 2012. Small-scale spatial and temporal variability of larval fish assemblages at an isolated oceanic island. *Marine Ecology Progress Series* 444: 207–222.
- Mash, D., 1966. Life on the rocks. *Oceanus* 12: 5–7.

- McClanahan, T. R., N. Graham, J. Calnan, & M. A. MacNeil, 2007. Toward pristine biomass: Reef fish recovery in coral reef marine protected areas in Kenya. *Ecological Applications* 17: 1055–1067.
- McClanahan, T. R., & B. Kaunda-Arara, 1996. Fishery recovery in a coral-reef marine park and its effects on the adjacent fishery. *Conservation Biology* 10: 1187–1199.
- McClanahan, T. R., N. V. C. Polunin, & T. J. Done, 2002. Resilience of Coral Reefs In Gunderson, L. H., & L. J. Pritchard (eds), *Resilience and the Behaviour of Large-Scale Systems*. Island Press, Paris: 111–163.
- McDonald, R., 2002. Resource partitioning among British and Irish mustelids. *Journal of Animal Ecology* 71: 185–200.
- Menge, B. a., 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores?. *Ecology* 73: 755–765.
- Minte-Vera, C. V., R. L. Moura, & R. B. Francini-Filho, 2008. Nested sampling : an improved visual-census technique for studying reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 367: 283–293.
- Montoya, J. M., M. Emmerson, R. Solé, & G. Woodward, 2005. Perturbations and indirect effects in complex food webs In Ruiters, P. C., V. Wolters, J. Moore, & K. Melville-Smith (eds), *Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development, and Environmental Change*. Academic Press, USA: 369–380.
- Moore, C. H., E. S. Harvey, K. Niel, & K. Van Niel, 2010. The application of predicted habitat models to investigate the spatial ecology of demersal fish assemblages. *Marine Biology* 157: 2717–2729.

- Morinière, E. C., B. J. A. Pollux, I. Nagelkerken, M. A. Hemminga, A. H. L. Huiskes, & G. Van Der Velde, 2003. Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series* 246: 279–289.
- Motoki, A., S. E. Sichel, T. F. C. Campos, N. K. Srivastava, & R. Soares, 2009. Taxa de soerguimento atual do arquipélago de São Pedro e São Paulo , Oceano Atlântico Equatorial. *Revista Escola de Minas* 62: 331–342.
- Moura, R. L., 2000. Brazilian reefs as priority for biodiversity conservation in the Atlantic Ocean. *Proceedings 9th International Coral Reef Symposium*. Bali: 917–920.
- Mumby, P., R. Steneck, A. Edwards, R. Ferrari, R. Coleman, A. Harborne, & J. Gibson, 2012. Fishing down a Caribbean food web relaxes trophic cascades. *Marine Ecology Progress Series* 445: 13–24.
- Munday, P. L., L. Van Herwerden, & C. L. Dudgeon, 2004. Evidence for sympatric speciation by host shift in the sea. *Current Biology* 14: 1498–1504.
- Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers, & C. H. Peterson, 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846–1850.
- Myers, R. A., & B. Worm, 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423: 280–283.
- Newman, M. J., G. A. Paredes, E. Sala, & J. Jackson, 2006. Structure of Caribbean coral reef communities across a large gradient of fish biomass. *Ecology Letters* Oxford: Blackwell Science, 1998- 9: 1216–1227.

- Newsome, S. D., C. M. Rio, S. Bearhop, & D. L. Phillips, 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology Environmental* 5: 429–436.
- Nicoll, M. J., 1908. *Three Voyages of a Naturalist; being an Account to Many Little-Known Islands in the Three Oceans visited by the “Valhalla.”* Witherby & Co., London.
- Oksanen, J., F. Blanchet, & R. Kindt, 2013. Package “vegan”.
- Oliveira, G. M., J. Evangelista, & B. P. Ferreira, 1997. Considerações sobre a biologia e a pesca no Arquipélago dos Penedos de São Pedro e São Paulo. *Boletim Técnico Científico do CEPENE* 5: 31–52.
- Ory, N. C., D. Dudgeon, C. P. Dumont, L. Miranda, & M. Thiel, 2012. Effects of predation and habitat structure on the abundance and population structure of the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Caridea) on temperate rocky reefs. *Marine Biology* 159: 2075–2089.
- Paddack, M. J., J. D. Reynolds, C. Aguilar, R. S. Appeldoorn, J. Beets, E. W. Burkett, P. M. Chittaro, K. Clarke, R. Esteves, A. C. Fonseca, G. E. Forrester, A. M. Friedlander, J. García-Sais, G. González-Sansón, L. K. B. Jordan, D. B. McClellan, M. W. Miller, P. P. Molloy, P. J. Mumby, I. Nagelkerken, M. Nemeth, R. Navas-Camacho, J. Pitt, N. V. C. Polunin, M. C. Reyes-Nivia, D. R. Robertson, A. Rodríguez-Ramírez, E. Salas, S. R. Smith, R. E. Spieler, M. A. Steele, I. D. Williams, C. L. Wormald, A. R. Watkinson, & I. M. Côté, 2009. Recent region-wide declines in caribbean reef fish abundance. *Current Biology* 19: 590–595.
- Paine, R. T., 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667–685

- Pauly, D., 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 430.
- Peterson, B. J., & B. Fry, 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293–320.
- Pettersson, H., 1954. *Westward Ho with the "Albatross."* Macmillan & Co., London.
- Philander, S. G. H., 1986. Unusual conditions in the tropical Atlantic Ocean in 1984. *Nature* , 236–238.
- Pimm, S. L., 2002. *Food Webs.* The University of Chicago Press.
- Pinheiro, H. T., A. S. Martins, & J. L. Gasparini, 2010. Impact of commercial fishing on Trindade Island and Martin Vaz Archipelago, Brazil: Characteristics, conservation status of the species involved and prospects for preservation. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 53: 1417–1423.
- Pinheiro, H. T., E. Mazzei, R. L. Moura, G. M. Amado-Filho, A. Carvalho-Filho, A. C. Braga, P. a. S. Costa, B. P. Ferreira, C. E. L. Ferreira, S. R. Floeter, R. B. Francini-Filho, J. L. Gasparini, R. M. Macieira, A. S. Martins, G. Olavo, C. R. Pimentel, L. a. Rocha, I. Sazima, T. Simon, J. B. Teixeira, L. B. Xavier, & J.-C. Joyeux, 2015. Fish Biodiversity of the Vitória-Trindade Seamount Chain, Southwestern Atlantic: An Updated Database. *Plos One* 10: e0118180.
- Pinheiro, I. E. G., T. Leite, & J. P. Castello, 2011a. Abundância de peixes recifais no Arquipélago São Pedro e São Paulo: Influência da estrutura do habitat. *Congresso Latino-Americanos de Ciências do Mar. Balneário Camburiu.*
- Pinheiro, I. E. G., T. S. Leite, & J. P. Castello, 2011b. Distribuição dos predadores de topo associados ao sistema demersal bentônico raso do Arquipélago São

- Pedro e São Paulo: Estação chuvosa. Congresso Latino-Americanos de Ciências do Mar. Balneário Camburiu: 29–31.
- Pinnegar, J. K., & G. H. Engelhard, 2008. The “shifting baseline” phenomenon: A global perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18: 1–16.
- Polovina, J. J., M. Abecassis, E. A. Howell, & P. Woodworth, 2009. Increases in the relative abundance of mid-trophic level fishes concurrent with declines in apex predators in the subtropical North Pacific, 1996-2006. *Fishery Bulletin* 107: 523–531.
- Polunin, N. V. C., & C. M. Roberts, 1993. Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology Progress Series.* , 167–176.
- Post, D. M., 2002. Using Stable Isotopes To Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- Post, D. M., C. A. Layman, D. A. Arrington, G. Takimoto, J. P. Quattrochi, & C. G. Montaña, 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179–189.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. .
- Reis, F., F. Moraes, D. Batista, R. Villaça, A. A. Aguiar, & G. Muricy, 2012. Diet of the queen angelfish *Holocanthus ciliaris* (Pomacanthidae) in São Pedro e São Paulo Archipelago, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93: 453–460.

- Ricklefs, R. E., & P. Nealen, 1998. Lineage-dependent rates of evolutionary diversification : analysis of bivariate ellipses. *Functional Ecology* 12: 871–885.
- Ritchie, E. G., & C. N. Johnson, 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology letters* 12: 982–998.
- Roberts, C. M., C. J. McClean, J. E. N. Veron, J. P. Hawkins, G. R. Allen, D. E. McAllister, C. G. Mittermeier, F. W. Schueler, M. Spalding, F. Wells, C. Vynne, & T. B. Werner, 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295: 1280–1284.
- Robertson, D. R., 2001. Population maintenance among tropical reef fishes: inferences from small-island endemics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5667–5670.
- Romanuk, T. N., A. Hayward, & J. A. Hutchings, 2011. Trophic level scales positively with body size in fishes. *Global Ecology and Biogeography* 20: 231–240.
- Ross, S., 1986. Resource Partitioning in Fish Assemblage: A review of Field Studies. *Copeia* 1986: 352–388.
- Ruppert, J. L. W., M. J. Travers, L. L. Smith, M.-J. Fortin, & M. G. Meekan, 2013. Caught in the middle: combined impacts of shark removal and coral loss on the fish communities of coral reefs. *PloS one* 8: e74648.
- Russ, G. R., & A. C. Alcala, 1996. Do marine reserves export adult fish biomass? Evidence from Apo Island, central Philippines. *Marine Ecology Progress Series* 132: 1–9.
- Sampaio, C. L. S., A. Carvalho-Filho, B. M. Feitoza, C. E. L. Ferreira, S. R. Floeter, J. L. Gasparini, L. A. Rocha, & I. Sazima, 2006. Peixes recifais endêmicos e

- ameaçados das ilhas oceânicas brasileiras e do complexo recifal dos Abrolhos. In: Alves, R., & J. Castro (eds), *Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo*. Vol.2. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília, DF, Brasil: 215–234.
- Sanches, J. G., 1991. *Catálogo dos principais peixes marinhos da República de Guiné-Bissau*. Publicações avulsas do I.N.I.P, Lisboa: Instituto Nacional de Investigação das Pescas.
- Sandin, S. A., J. E. Smith, E. E. DeMartini, E. A. Dinsdale, S. D. Donner, A. M. Friedlander, T. Konotchick, M. Malay, J. E. Maragos, D. Obura, O. Pantos, G. Paulay, M. Richie, F. Rohwer, R. E. Schroeder, S. Walsh, J. B. C. Jackson, N. Knowlton, & E. Sala, 2008a. Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. *PLoS ONE* 3: e1548.
- Sandin, S. A., M. J. A. Vermeij, & A. H. Hurlbert, 2008b. Island biogeography of Caribbean coral reef fish. *Global Ecology and Biogeography* 17: 770–777.
- Sangil, C., L. Martín-García, J. C. Hernández, L. Concepción, R. Fernández, & S. Clemente, 2013. Impacts of fishing and environmental factors driving changes on littoral fish assemblages in a subtropical oceanic island. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 128: 22–32.
- Schrandt, M. N., K. M. Hardy, K. M. Johnson, & S. C. Lema, 2012. Physical habitat and social conditions across a coral reef shape spatial patterns of intraspecific behavioral variation in a demersal fish. *Marine Ecology* 33: 149–164.
- Serafini, T. Z., G. B. De França, & J. M. Andriguetto-Filho, 2010. *Ilhas oceânicas brasileiras: biodiversidade conhecida e sua relação com o histórico de uso e ocupação humana*. *Revista de Gestão Costeira Integrada* 10: 281–301.

- Sichel, S. E., A. Motoki, T. Vargas, D. C. Savi, T. F. C. Campos, & L. S. Simões, 2009. Rocha ultramáfica do manto abissal. In: Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), Arquipélago São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica. SECIRM, Brasília, DF, Brasil: 64–73.
- Simões, L. S., F. G. Andrade, T. F. Campos, S. E. Sichel, & A. Motoki, 2009. Padrão petro-estrutural das rochas e o seu significado no contexto tectônico do Atlântico Equatorial. In: Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), Arquipélago São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica. SECIRM, Brasília, DF, Brasil: 92–97.
- Soares, J., A. P. Oliveira, U. T. Skielka, & J. Servain, 2009. O ar. In: Viana, D., F. H. V Hazin, & M. Souza (eds), Arquipélago São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica. SECIRM, Brasília, DF, Brasil: 38–44.
- Stramma, L., & M. England, 1999. On the water masses and mean circulation of the South Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research* 104: 20,863-20,883.
- Tchernia, P., 1980. Tchernia, P. (1980). *Descriptive regional oceanography*. Oxford: Pergamon Press.
- Ter Braak, C. J. F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector method for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167–1179.
- Ter Braak, C. J. F., & P. F. M. Verdonschot, 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57: 255–289.
- Thiel, M., & L. Gutow, 2005. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. *Oceanography and marine biology: An Annual Review* 43: 279–418.

- Travassos, P., F. Hazin, J. Zagaglia, R. Advincula, & J. Shoeber, 1999. Thermohaline structure around seamounts and islands off North-Eastern Brazil. *Archive Of Fishery And Marine Research* 47: 211–222.
- Travers, M. J., S. J. Newman, & I. C. Potter, 2006. Influence of latitude, water depth, day v. night and wet v. dry periods on the species composition of reef fish communities in tropical Western Australia. *Journal of Fish Biology* 69: 987–1017.
- Tressler, W. L., S. Bershad, & W. H. Berninghausen, 1956. Rochedos de São Pedro e São Paulo (St. Peter and St. Paul Rocks). US Navy Hydrographic Office Technical Report 31: 1–63.
- Turner, T. F., M. L. Collyer, & T. J. Krabbenhoft, 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91: 2227–2233.
- Vaske Jr, T., R. P. Lessa, M. Nobrega, S. Montealegre-Quijano, F. Marcante Santana, & J. L. Bezerra, 2005. A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 75–79.
- Viana, D., F. V Hazin, & M. Souza, 2009. Arquipélago São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica. SECIRM, Brasília, DF, Brasil.
- Victor, B. C., 1991. Settlement strategies and biogeography of reef fishes. In: Sale, P. F. (ed), *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego.: 231–260.
- Vitousek, P. M., 2002. Oceanic islands as model systems for ecological studies. *Journal of Biogeography* 29: 573–582.

- Walker, B. K., L. K. B. Jordan, & R. E. Spieler, 2009. Relationship of Reef Fish Assemblages and Topographic Complexity on Southeastern Florida Coral Reef Habitats. *Journal of Coastal Research*, 39–48.
- Ward, P., & R. A. Myers, 2005. Shifts in Open-Ocean Fish Communities Coinciding With the Commencement of Commercial Fishing. *Ecology* 86: 835–847.
- Wen, C. K. C., M. S. Pratchett, G. R. Almany, & G. P. Jones, 2013. Patterns of recruitment and microhabitat associations for three predatory coral reef fishes on the southern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* 32: 389–398.
- Wetherbee, B. M., G. L. Crow, & C. G. Lowe, 1996. Biology of the Galapagos shark, *Carcharhinus galapagensis*, in Hawai'i. *Environmental Biology of Fishes* 45: 299–310.
- Wild, F., 1923a. The voyage of the "Quest." *The Geographical Journal* 61: 73–97.
- Wild, F., 1923b. Shackleton's Last Voyage. The Story of the "Quest". Cassel, London.
- Williams, I. D., W. Walsh, B. Tissot, & L. E. Hallacher, 2006. Impact of observers' experience level on counts of fishes in underwater visual surveys. *Marine Ecology Progress Series Inter-Research, Nordbunte 23 Oldendorf/Luhe 21385 Germany*, 310: 185–191.
- Wilson, S. K., N. A. J. Graham, & N. V. C. Polunin, 2007. Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Marine Biology* 151: 1069–1076.
- Wilton, D. W., 1908. Zoological Log of S.Y. Scotia, 1902–04. Report of the scientific results of the voyage of S.Y. "Scotia". *Zoology* 4: 1–103.

- Young, J. W., M. J. Lansdell, R. A. Campbell, S. P. Cooper, F. Juanes, & M. a. Guest, 2010. Feeding ecology and niche segregation in oceanic top predators off eastern Australia. *Marine Biology* 157: 2347–2368.
- Zar, J. H., 1999. *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

7 Apêndice

Apêndice 1: Characterizing the trophic role of demersal predators on rocky reefs of an isolated Equatorial Island.

Segunda revisão submetida ao periódico *Hydrobiologia* em 21 de novembro de 2014.

1 **Characterizing the trophic role of demersal predators on rocky reefs of an isolated Equatorial**
2 **Island**

3 Igor E. Pinheiro^{1*}, Craig A. Layman², Jorge P. Castello¹ and Tatiana S. Leite³

4

5 ¹ Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande – CP. 474, Rio Grande, RS – Brazil,
6 CEP: 96201-900.

7 ² Department of Applied Ecology, North Carolina State University – Campus Box 7617, Raleigh, NC
8 27695-7617- USA.

9 ³ Departamento de Oceanografia e Limnologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte – Natal,
10 RN – Brazil, Via Costeira, s/n, CEP 59014-100.

11 * Corresponding Author: Phone: + 0055 53 32336512, Fax: +0055 53 32336601

12 e-mail: oc.igoremiliano@gmail.com

13

14 **Abstract**

15 It has been hypothesized that drastic decrease of sharks in São Pedro and São Paulo Archipelago
16 (SPSPA) may have impacts on fish community structure. We examined the food web structure in shallow
17 rocky reefs of SPSPA, a low-diversity ecosystem in the Equatorial Atlantic Ocean. Specifically, we used
18 stable isotopes to describe general food web structure, and both stomach content and isotope analysis for
19 more focused study on three abundant mesopredators (black jack - *Caranx lugubris*, mulatto conger -
20 *Enchelycore nigricans* and whitespot moray - *Muraena pavonina*). Our results suggest that this shallow
21 water food web is supported by trophic pathways originating from benthic resources. Stable isotope data
22 suggest potential competitive interactions between whitespot moray with the other two mesopredators.
23 Conversely, stomach content data suggest little niche overlap by the three focal species, but these data
24 must be interpreted carefully because low sample size and restricted temporal sampling windows. All
25 three mesopredators had a significant, albeit small, relationship between body size and $\delta^{15}\text{N}$, suggesting
26 potential ontogenetic diet shifts. These data contribute baseline information to assess shifts in food web
27 structure that may stem from top predator decline or other aspects of environmental changes in tropical
28 low-diversity ecosystem.

29

30 **Keywords:** food web, predator-prey relationships, reef fish, stable isotopes, stomach content analysis.

31 **Introduction**

32 Food webs studies depict the exchange of matter among organisms within an ecosystem,
33 including the energy flow from basal resources to top predators (Polis & Winemiller, 1996). Fishing is a
34 major agent of disturbance in marine ecosystems (Pauly et al., 2002) and can fundamentally shift the
35 structure of food webs (Pinnegar et al., 2000; Friedlander & DeMartini, 2002; Heithaus et al., 2008).
36 Changes in trophic interactions due fishing impacts are often mediated by mesopredators, species that
37 provide a crucial link between upper and lower trophic levels (Ritchie & Johnson, 2009; Matich et al.,
38 2011). However, the limited information on habitat use and feeding ecology exist for many of these
39 mesopredators throughout their range (e.g. moray eels and jacks), which reduces our ability to understand
40 the mechanisms underlying ecological responses (Chase & Leibold, 2003; Ajemian & Powers, 2011).
41 Shift behavior and abundance increase of mesopredators have been mainly recorded in cold and
42 temperate water (e.g. Myers et al., 2007; Polovina et al., 2009) and few studies has reported this effects in
43 tropical trophic networks, most of which carried out in coral reef ecosystems (Friedlander & DeMartini,
44 2002; Dulvy et al., 2004; Ward & Myers, 2005). Despite the increasing number of studies in the area,
45 there is still very little information on how the fishing impact may affect the trophic interactions in low-
46 diversity systems at tropical regions (e.g. Oceanic rocky reefs).

47 Saint Peter and Saint Paul Archipelago (also known as St Paul's Rocks, hereafter abbreviated as
48 SPSPA), a remote group of barren islets in the equatorial Atlantic Ocean, has a reef fish community with
49 54 species and high percentage of endemic fishes (endemism rate equal to 9 %, according to Floeter et al.,
50 2008). It has been hypothesized that drastic decrease of sharks on this island may have impacts on reef
51 fish community structure, especially in the mesopredator community (Luiz & Edwards, 2011). In surveys
52 from 1979, the whitespot moray (*Muraena pavonina* Richardson, 1845) was moderately common and
53 usually found in holes and crevices (Lubbock & Edwards, 1981), similar to observations from Rocas
54 Atoll Biological Reserve, another Brazilian oceanic island (Véras & Tolotti, 2011). Presently, in SPSPA
55 whitespot moray is one of the most abundant species in rocky reef habitat (Ferreira et al., 2009; Pinheiro
56 et al., 2011) and, uncharacteristically for moray eels, are often observed swimming away from structure
57 during daylight hours (Luiz-Jr, 2005). This may be because individuals can spend more time foraging, or
58 forage over larger areas, with the risk of predation by sharks reduced (Heithaus et al., 2008). Such shifts

59 raise concerns about the status of small fishes that these mesopredators prey upon, particularly endemic
60 species (Luiz & Edwards, 2011). The small endemic basslet *Chroanthias salmopunctatus* (Lubbock &
61 Edwards, 1981; Anderson & Heemstra, 2012), for instance, was once common on rocky surfaces below
62 30 m (Lubbock & Edwards, 1981), but is now extremely rare (Luiz-Jr et al., 2007).

63 Fishing impacts and evidences of shifts in species interaction makes the SPSPA a model system
64 that can be used to investigate trophic interactions among mesopredators. In this context, we used stable
65 isotope and direct diet analysis to characterize general trophic relationships in SPSPA. First, we
66 characterized general aspects of trophic structure using isotope analysis of the most common basal
67 resource pools, invertebrates and fishes. Second, we choose three of the most abundant mesopredators
68 (Black jack - *Caranx lugubris* Poey, 1860; mulatto conger - *Enchelycore nigricans* Bonnaterre, 1788 and
69 whitespot moray) for more focused study using stomach content and isotope analysis. Specifically, we
70 investigated resource use across size classes, niche width and overlap of these mesopredators. Using these
71 data, we discuss some of the general characteristics of food web structure in this low-diversity rocky reef
72 ecosystem.

73 **Materials and Methods**

74 *Study area*

75 Along 8500 km of Brazilian coastline, there are four sets of oceanic islands (Fig.1) and these
76 islands shelter 23% of the reef fishes endemic to the Brazilian Province (Floeter et al., 2008). All islands
77 are considered of high priority for conservation efforts (Moura, 2000). The SPSPA (0°55'N and
78 29°21'W) has a unique geophysical scenario, made up of a small group of 10 islets and rocky points that
79 rise from the deep ocean (Macedo-Soares et al., 2012). The Archipelago lies approximately 1000 km
80 from the Brazilian coast and 1890 km southwest of Senegal, West Africa. Commercial fishing began in
81 the area in 1956, and since 1988 a commercial fishing fleet from Brazil has been operating continuously
82 in SPSPA (Oliveira et al., 1997; Vaske Jr et al., 2010). Significant numbers of sharks have been caught
83 (Oliveira et al., 1997), including the local extirpation of the galapagos shark (*Carcharhinus galapagensis*
84 Snodgrass & Heller, 1905) (Luiz & Edwards, 2011) an important predator of bottom fishes (Wetherbee et
85 al., 1996; Froese & Pauly, 2014).

86 This island is characterized by a rocky reef habitat where most of the shallow subtidal zone is
87 dominated by soft coral *Palythoa caribeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) and algae *Caulerpa*

88 *racemosa* (Agardh, 1873). Hermatipic corals (*Madracis decactis* Lyman, 1859 and *Scolymia wellsi*
89 Laborel, 1967) appear at ~30 m, which is the *C. racemosa* distribution limit (Feitoza et al., 2003). A small
90 bay, with maximum depth 35 meters, is ringed by three of the major islets. Other reef habitats consist
91 almost entirely of nearly vertical cliffs extending >60 m depth. Robertson (2001) noted that this
92 archipelago has one of the most limited areas of shallow habitat (i.e., <50 m deep) among oceanic islands,
93 perhaps <0.2 km².

94 **Methods**

95 We took two different approaches to examine aspects of food web structure in SPSPA. First, we
96 used stable isotope data to provide a general overview of trophic structure. We collected, in April and
97 October 2012, samples of the most abundant basal resources, including brown algae, green filamentous
98 algae and *C. racemosa*. Particulate organic matter (POM) sample was obtained by pumping seawater (10
99 liters) through the 50 mm GF/C filter. Zooplankton was obtained from horizontal tows using a conical-
100 cylindrical plankton net with 300 µm mesh size. Abundant fishes and invertebrates were collected with a
101 hand net (see Table 1 for complete species list).

102 Second, using spearguns and traps, we collected individuals of three of the most abundant
103 benthic-demersal predatory fish species. Whitespot moray is the most abundant benthic predator in
104 SPSPA, with restricted distribution in the northeastern Brazil and oceanic islands (Fernando de Noronha
105 Archipelago, Trindade Island, Rocas Atoll, and SPSPA) and Ascension Island (Vaske Jr et al., 2005;
106 Pinheiro et al., 2011; Froese & Pauly, 2014). Mulatto conger is another abundant moray eel in SPSPA,
107 and is distributed across tropical areas of Atlantic and Pacific Oceans (Froese & Pauly, 2014). Black jack
108 has a circumtropical range (Froese & Pauly, 2014), and around SPSPA is the second most abundant
109 demersal predator (Pinheiro et al., 2011).

110 Individuals of the three focal species (n=138: black jack=56, mulatto conger=18, whitespot
111 moray=64) were collected during four expeditions to SPSPA (April and October, 2011 and 2012).
112 Immediately after collection, fish were measured (total length in millimeters), weighed (grams), and their
113 stomachs and intestines were removed and preserved in 10% formalin. The stomachs were dissected at
114 the laboratory, and the food items were sorted and identified to the lowest possible taxonomic level. Data
115 were organized by numeric percentage (NP%) of individuals of a prey category relative to total prey
116 number, as well as frequency of occurrence (FO) of a prey item across individuals. Due to relatively low

117 sample size and the absence of volumetric data, we focus interpretation on FO (Baker et al., 2014).
118 Specimens had muscle tissue removed from the dorsal region (n=104: black jack 43, mulatto conger 16,
119 whitespot moray 45) and frozen for subsequent stable isotope analysis.

120 Applications of stable isotope ratios have emerged as one of the primary ways to analyze the
121 structure of food webs. $\delta^{13}\text{C}$ provides information about the sources of carbon at the base of the food web,
122 whereas $\delta^{15}\text{N}$ can provide insight into relative trophic positions (Post, 2002; Layman et al., 2012). Sample
123 processing methods for stable isotopes analyses followed (Post et al., 2007). Samples were dried at 60° C
124 during 48 hours and grounded into a fine powder using a mortar and pestle. Sub-samples were loaded in
125 tin capsules (Costech, Valencia, CA) and sent to the Analytical Chemistry Laboratory, Institute of
126 Ecology at the University of Georgia for determination of stable isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). Standards
127 for carbon were from PeeDee Belemnite and nitrogen from air. Analytical precision was 0.08‰ for
128 carbon and 0.02‰ for nitrogen (Standard deviations for replicates of laboratory standards).

129 ***Data analysis***

130 ANOVA one-way and Tukey post hoc tests were used to compare mean $\delta^{13}\text{C}$ values among
131 species. Homogeneity of variance was confirmed using the Levene's test. $\delta^{15}\text{N}$ data did not meet
132 requirements for parametric tests, so differences among species were assessed using a nonparametric
133 Kruskal-Wallis test, followed by the Wilcoxon test (Zar, 1999). Linear models were used to analyze the
134 relationship between total length and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for each of the three focal species, in order to
135 identify potential ontogenetic trophic changes. Since, mesopredators presumably exhibit changes on
136 feeding behavior with body size (Cohen et al., 1993; Morinière et al., 2003; Romanuk et al., 2011), we
137 expected that focal species would exhibit size-based variation in stable isotope signatures.

138 We also quantified three niche aspects: isotopic niche position, niche overlap and niche width.
139 These metrics may be used to infer the trophic role of consumers, and predict particular situations where
140 competitive interactions may be most likely. Potential differences among species in mean positions in
141 isotopic space were analyzed following Turner et al. (2010), where we used nested linear models and
142 residual permutation procedures (RPP) to generate and compare measures of central tendency for each
143 species. If the Euclidean distance between two groups is significantly greater than zero, the mean isotopic
144 niche position was considered to be different. P values from RPP were compared to those obtained using
145 the parametric Hotelling's T^2 test statistic. Hotelling's T^2 is a multivariate analogue of the univariate t test

146 that is suited for comparison of population mean vectors. Niche overlap was assessed using the
147 percentage of individuals that were encompassed by other group's convex hulls (i.e., is the area of the
148 smallest convex polygon that contains all individuals of a group in a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, Layman et al. 2007).
149 Convex hulls are a niche width metric that encompasses variation in niche position among all individuals
150 in a sample (Layman et al., 2012). We also calculated a second niche width measure using a Bayesian
151 approach based on multivariate ellipse-based metrics (Jackson et al., 2011). The analysis generates
152 standard ellipse areas (SEA_B), which are bivariate equivalents to standard deviations in univariate
153 analysis, and represent the core isotopic niche of that species (Layman et al., 2012). These analyses were
154 calculated following methods from Jackson et al. (2011) and the R package SIAR (Parnell et al., 2010).

155 In addition, the numeric percentage (NP%) of prey in the gut contents of the three focal species
156 was compared with a chi-square test. Unidentifiable stomach content items were excluded in this
157 analysis. All tests were performed in R, version 3.0.1 (R Core Team, 2013).

158

159 **Results**

160 The POM stable isotopes values ($\delta^{13}\text{C} = -21.12\text{‰}$ - $\delta^{15}\text{N} = 1.81\text{‰}$) and the low values of the
161 zooplankton (Copepods: $\delta^{13}\text{C} = -20.99\text{‰}$ - $\delta^{15}\text{N} = 5.56\text{‰}$ and Chaetognatha: $\delta^{13}\text{C} = -20.41\text{‰}$ - $\delta^{15}\text{N}$
162 $= 6.14\text{‰}$) suggest that these pelagic sources are depleted relative to consumers (Table 1; Fig. 2). Highest
163 $\delta^{15}\text{N}$ values were for mesopredators, including dog snapper (*Lutjanus jocu* Bloch & Schneider, 1801;
164 11.7‰) and mullato conger (11.5‰), whereas the lowest consumer values occurred in benthic herbivore
165 redlid blenny (*Ophioblennius trinitatis* Miranda Ribeiro, 1919; 7.7‰), planktivorous brown chromis
166 (*Chromis multilineata* Guichenot, 1853; 8.8‰) and tidal spray crab (*Plagusia depressa* Fabricius, 1775;
167 8.8‰). For $\delta^{13}\text{C}$, the most enriched values were found in tidal spray crab (-12.5‰) and Bermuda sea chub
168 (*Kyphosus sectatrix* Linnaeus, 1758; -13.3‰), and most depleted in brown chromis (-17.7‰), blue runner
169 (*Caranx crysos* Mitchill, 1815; -17.7‰) and black jack (-17.2‰). The endemic Saint Paul's gregory
170 (*Stegastes sanctipauli* Lubbock & Edwards, 1981) had relatively enriched values for $\delta^{13}\text{C}$ (-14.5‰) and
171 $\delta^{15}\text{N}$ (11.5‰).

172 Mean $\delta^{13}\text{C}$ values \pm SD differed among three predators (ANOVA: $F = 282.2$, $p < 0.001$), with
173 significant differences for all three pairwise species comparisons (Tukey test: all $p < 0.001$). Mean $\delta^{15}\text{N}$

174 values \pm SD also differed among species (Kruskal-Wallis: $p < 0.001$), with all three pairwise species
175 comparisons significant (Wilcoxon test: all $p < 0.01$).

176 Niche positions were different for the three predator species: between moray and mulatto conger
177 (distance=0.74, $p < 0.002$, Hotelling's $T^2=41.74$, $p < 0.02$), mulatto conger and black jack (distance=2.1,
178 $p < 0.002$, Hotelling's $T^2=172.16$, $p < 0.001$) and whitespot moray and black jack (distance=13.11,
179 $p < 0.002$, Hotelling's $T^2=169.7$, $p < 0.001$). There was no isotopic niche overlap between mulatto conger
180 and black jack; moderate overlap was found between the other pairs of species, with whitespot moray
181 overlapping with 51% of the niche space (using the convex hull niche area) of mulatto conger and 47% of
182 black jack (Fig. 3). Niche width for black jack was significantly greater than whitespot moray ($p < 0.02$);
183 there was no difference between black jack and mulatto conger ($p=0.1$), or between the two moray eel
184 species ($p=0.2$). There was a significant positive linear relationship between total length and $\delta^{15}\text{N}$ for the
185 three predators, although R^2 values were relatively low (R^2 values for black jack=0.23, mulatto
186 conger=0.36, whitespot moray=0.23). Black jack total length and $\delta^{13}\text{C}$ was significantly related (albeit
187 with a relatively low effect size), which was not the case for either eel species (Table 2).

188 Three focal species exhibit greater FO% of fishes in the gut content (Table 3). Black jack
189 preyed primarily on small pelagic crustaceans (Table 3, size range: 1 to 2.5 cm) and small fishes,
190 including flying fish (Family Exocoetidae), blackbar soldierfish (*Myripristis jacobus* Cuvier, 1829),
191 brown chromis and sergeant-major (*Abudefduf saxatilis* Linnaeus, 1758). Whitespot moray diet consisted
192 mainly of small crabs, small fishes such as redlip blenny and flying fish, and polychaetes. Mulatto conger
193 preyed upon small crabs and small fishes (e.g., sergeant-major). Numeric percentage of prey found in the
194 gut contents varied between the two moray eel species ($df=2$; $X^2=21.03$; $p=0.03$), black jack and mulatto
195 conger ($df=2$; $X^2=48.19$; $p=0.0001$) and black jack and whitespot moray ($df=2$; $X^2=44.91$; $p=0.0001$).

196

197 Discussion

198 The relatively depleted $\delta^{13}\text{C}$ of POM and zooplankton (Copepods and Chaetognatos) in relation
199 to most consumer species suggests that species in this shallow water food web are supported by trophic
200 pathways originating from benthic resources (Fry & Sherr, 1984; Cherel & Hobson, 2007; Wyatt et al.,
201 2010). Most reef fish species have relatively similar $\delta^{13}\text{C}$ values (i.e., a range of $<5\text{‰}$), which suggests
202 (1) a limited number of basal resources support this food web or (2) the resources on which the organisms

203 depend have similar isotopic signatures. As would be expected, known predators (e.g., dog snapper,
204 moray eels) had relatively high $\delta^{15}\text{N}$ values but, surprisingly, some fish assumed *a priori* to be
205 herbivorous (Bermuda sea chub and Saint Paul's gregory) were also positioned relatively high along the
206 $\delta^{15}\text{N}$ -axis (Fig. 2). The latter may be because these species consume resources besides primary producers,
207 or direct inference regarding relative trophic level is confounded by subtle differences in isotopic
208 baselines among food resources. More refined sampling of basal resource pools and direct diet
209 information would be needed to further elucidate the trophic roles of many of these species.

210 Variations in isotopic niche positions of the three focal species is driven by variation along both
211 the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ axes (Fig. 3), each of which suggests different aspects of the trophic roles of these
212 species. The $\delta^{13}\text{C}$ values were substantially lower for black jack than moray eels. The black jack is active
213 benthic-pelagic species (Froese & Pauly, 2013) that may utilize prey that rely more on pelagic resource
214 pools, consistent with their relatively depleted $\delta^{13}\text{C}$ values. Moray eels are typically assumed to be
215 primarily benthic feeders (Randall, 1967; Young & Winn, 2003), but the recent shift of whitespot moray
216 to sometimes forage openly during the day may result in consumption of more pelagic prey (e.g., Family
217 Exocoetidae – Table 3), which would be consistent with the depleted $\delta^{13}\text{C}$ relative to mulatto conger
218 (Fig. 3). Black jack niche width is significantly larger than whitespot moray and mulatto conger. The
219 black jack is the most mobile of the three focal predators (Froese & Pauly, 2014), thus it may be able to
220 take advantage of different food resources than the eels (Randall, 1967).

221 Whitespot moray had a moderate overlap in isotopic niche with the other two species (51% of
222 the niche space of mulatto conger and 47% of the black jack niche based on convex hull measures). These
223 data, as well as the fact that whitespot moray is the most abundant mesopredator (Pineiro et al 2011),
224 suggests that there may be some competitive interactions with the other two mesopredators. This is
225 interesting to consider in light of unique behaviors of this species in SPSPA (Luiz-Jr, 2005). Conversely,
226 stomach content data suggested little diet overlap for the three focal species, (Table 3) mainly among the
227 proportion (i.e. FO) of fishes consumed. However, these diet data should be interpreted carefully because
228 of relatively small sample sizes, restricted temporal sampling windows, and absence of volumetric data.
229 Furthermore, there was a high incidence of empty stomachs from moray eel species being difficult to
230 make inferences. Moray eels may be infrequent foragers and can remain for days without energy

231 expenditure (Abrams et al., 1983; Young & Winn, 2003), which become the isotopic data helpful to
232 trophic studies on these species.

233 There were slight differences in $\delta^{15}\text{N}$, perhaps suggesting differences in trophic position among
234 species. But these data should be interpreted cautiously for three reasons. First, the magnitude of the $\delta^{15}\text{N}$
235 differences were small, with mean values among species varying $<1.5\%$. Second, we lack refined
236 baseline values for phytoplakton and other basal resource pools that could be used to calculate more
237 precise trophic position estimates. Third, we found trends in $\delta^{15}\text{N}$ variation through ontogeny (Table 2),
238 with individuals of the three focal species apparently increasing the trophic positions at larger sizes. Such
239 intraspecific variation in trophic niche suggests that different size/age classes may play very different
240 roles within the food web (e.g. (Woodward & Hildrew, 2002).

241

242 **Conclusion**

243 This study provides the first trophic information, using stable isotopes analyses and direct diet
244 information, of reef fishes in the Brazilian Oceanic islands. Detecting changes in trophic interactions
245 when a predator is depleted, is a formidable challenge, in part because of the complexity of marine food
246 webs (Steneck, 1998). Yet our data provide the basis for some intriguing hypotheses regarding the
247 interactions of mesopredators in a system with declining top predator abundance. An important future
248 direction would be to develop a more detailed stable isotope data set, complemented with stomach
249 content analysis of other common species in the system. Further, behavioral observations of the
250 mesopredators would reveal direct information on feeding strategies, which also would help interpret
251 isotope data. Such information on trophic structure would be an important step for developing long-term
252 management and conservation plans in such under-studied systems.

253

254 **Acknowledgements**

255 We would like to thank Aline Aguiar, Fabio Flor, Leandro Pessoa, Lucas Xavier and Rodrigo
256 Coluchi who provided assistance in the fieldwork. Captain Jonas and crew of the F/V Transmar III for at
257 sea and at land kind assistance. We thank the Brazilian Navy and Comissão Interministerial para os
258 Recursos do Mar (CIRM/SECIRM) for the logistic support for the SPSPA expeditions and the Sistema de
259 Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) for sampling permit No. 25678-1. Also, we

260 would like to thank Dr. Alexandre Garcia for assistance in processing stable isotopes samples. We are
261 grateful to coordinators of the project, Dr. Jean Louis Valentin and Dr. Jorge Lins for the support. This
262 work was funded by the National Research and Development Council of Brazil (CNPq, Proc.
263 557157/2009-9). Igor Pinheiro received a CNPq Scholarship (Proc. 141202/2011-4) and during
264 September 2013 to February 2014 he received a CAPES foundation Scholarship (Proc. BEX0379/13-1)
265 to complete data analysis and manuscript preparation at North Carolina State University, USA.

266

267 **References**

268 Abrams, R. W., M. D. Abrams, & M. W. Schein, 1983. Diurnal observations on the behavioral ecology of
269 *Gymnothorax moringa* (Cuvier) and *Muraena miliaris* (Kaup) on a Caribbean Coral Reef. *Coral*
270 *Reefs* 1: 185–192.

271 Ajemian, M. J., & S. P. Powers, 2011. Habitat-specific feeding by cownose rays (*Rhinoptera bonasus*) of
272 the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 95: 79–97.

273 Anderson, W. D., & P. C. Heemstra, 2012. Review of Atlantic and eastern Pacific anthiine fishes
274 (Teleostei: Perciformes: Serranidae), with descriptions of two genera. *Transactions of the*
275 *American Philosophical Society* 102: 1–173.

276 Baker, R., A. Buckland, & M. Sheaves, 2014. Fish gut content analysis: robust measures of diet
277 composition. *Fish and Fisheries* 15: 170–177.

278 Chase, J. M., & M. A. Leibold, 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*.
279 University of Chicago Press, Chicago.

280 Cherel, Y., & K. Hobson, 2007. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine
281 predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Marine Ecology*
282 *Progress Series* 329: 281–287.

283 Cohen, J., S. L. Pimm, P. Yodis, & J. Saldana, 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in
284 food webs. *Journal of Animal Ecology* 62: 67–78.

- 285 Dulvy, N. K., R. P. Freckleton, & N. V. C. Polunin, 2004. Coral reef cascades and the indirect effects of
286 predator removal by exploitation. *Ecology Letters* 7: 410–416.
- 287 Feitoza, B., L. Rocha, & O. Luiz-Júnior, 2003. Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on
288 biology and zoogeography. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 7: 61–82.
- 289 Ferreira, C. E. L., J. Gonçalves, & R. Coutinho, 2001. Community structure of fishes and habitat
290 complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* 353–369.
- 291 Ferreira, C. E. L., O. J. Luiz, B. M. Feitoza, C. G. W. Ferreira, R. Noguchi, J. L. Gasparini, J. Joyeux, E.
292 A. S. Godoy, C. A. Rangel, L. A. Rocha, S. R. Floeter, & A. Carvalho-Filho, 2009. Peixes
293 recifais: síntese do atual conhecimento In Viana, D., F. Hazin, & M. Souza (eds), *Arquipélago*
294 *de São Pedro e São Paulo: 10 anos de estação científica*. SECIRM, Brasília: 244–250.
- 295 Floeter, S. R., C. E. L. Ferreira, A. Dominici-Arosemena, & I. R. Zalmon, 2004. Latitudinal gradients in
296 Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology*
297 1680–1699.
- 298 Floeter, S. R., L. A. Rocha, D. R. Robertson, J. Joyeux, W. F. Smith-Vaniz, P. Wirtz, A. J. Edwards, J. P.
299 Barreiros, C. E. L. Ferreira, J. L. Gasparini, A. Brito, J. M. Falcón, B. W. Bowen, & G. Bernardi,
300 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* 35: 22–47.
- 301 Friedlander, A., & E. DeMartini, 2002. Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the
302 northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine*
303 *Ecology Progress Series* 230: 253–264.
- 304 Froese, R., & D. Pauly, 2014. Fishbase 2014: World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.
305 version (04/2014).
- 306 Fry, B., & E. B. Sherr, 1984. $\delta^{13}\text{C}$ Measurements as indicators of carbon flow in marine and fresh-water
307 ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27: 13–47.

- 308 Heithaus, M. R., A. Frid, A. J. Wirsing, & B. Worm, 2008. Predicting ecological consequences of marine
309 top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution Elsevier* 23: 202–210.
- 310 Heithaus, M. R., J. J. Vaudo, S. Kreicker, C. A. Layman, M. Krützen, D. Burkholder, K. Gastrich, C.
311 Bessey, R. Sarabia, K. Cameron, A. Wirsing, J. Thomson, & M. Dunphy-Daly, 2013. Apparent
312 resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively
313 pristine seagrass ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 481: 225–237.
- 314 Jackson, A., R. Inger, A. C. Parnell, & S. Bearhop, 2011. Comparing isotopic niche widths among and
315 within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *The Journal of Animal
316 Ecology* 80: 595–602.
- 317 Layman, C. A., M. S. Araujo, R. Boucek, C. Hammerschlag-Peyer, E. Harrison, Z. R. Jud, P. Matich, A.
318 E. Rosenblatt, J. J. Vaudo, L. A. Yeager, D. M. Post, & S. Bearhop, 2012. Applying stable
319 isotopes to examine food-web structure : an overview of analytical tools. *Biological Reviews of
320 the Cambridge Philosophical Society* 87: 545–562.
- 321 Layman, C. A., D. A. Arrington, C. G. Montaña, & D. M. Post, 2007. Can stable isotopes ratios provide
322 for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology* 88: 42–48.
- 323 Lubbock, R., & A. Edwards, 1981. The fishes of Saint Paul’s Rocks. *Journal of Fish Biology* 18: 135–
324 157.
- 325 Luiz, O. J., & A. J. Edwards, 2011. Extinction of a shark population in the Archipelago of Saint Paul’s
326 Rocks (equatorial Atlantic) inferred from the historical record. *Biological Conservation* 144:
327 2873–2881.
- 328 Luiz-Jr, O., 2005. Unusual behaviour of moray eels on an isolated tropical island (St. Paul’s Rocks,
329 Brazil). *Coral Reefs* 24: 501–501.

- 330 Luiz-Jr, O., J. Joyeux, & J. L. Gasparini, 2007. Rediscovery of *Anthias salmopunctatus* Lubbock &
331 Edwards, 1981, with comments on its natural history and conservation. *Journal of Fish Biology*
332 70: 1283–1286.
- 333 Macedo-Soares, L., A. S. Freire, & J. Muelbert, 2012. Small-scale spatial and temporal variability of
334 larval fish assemblages at an isolated oceanic island. *Marine Ecology Progress Series* 444: 207–
335 222.
- 336 Matich, P., M. R. Heithaus, & C. A. Layman, 2011. Contrasting patterns of individual specialization and
337 trophic coupling in two marine apex predators. *The Journal of Animal Ecology* 80: 294–305.
- 338 Morinière, E. C., B. J. A. Pollux, I. Nagelkerken, M. A. Hemminga, A. H. L. Huiskes, & G. Van Der
339 Velde, 2003. Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef
340 continuum: stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series* 246: 279–
341 289.
- 342 Moura, R. L., 2000. Brazilian reefs as priority for biodiversity conservation in the Atlantic Ocean.
343 *Proceedings 9th International Coral Reef Symposium*. Bali: 917–920.
- 344 Myers, R. A., J. K. Baum, T. D. Shepherd, S. P. Powers, & C. H. Peterson, 2007. Cascading effects of the
345 loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science (New York, N.Y.)* 315: 1846–1850.
- 346 Oliveira, G. M., J. Evangelista, & B. P. Ferreira, 1997. Considerações sobre a biologia e a pesca no
347 Arquipélago dos Penedos de São Pedro e São Paulo. *Boletim Técnico Científico do CEPENE* 5:
348 31–52.
- 349 Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop, & A. Jackson, 2010. Source partitioning using stable isotopes:
350 coping with too much variation. *PloS one* 5: e9672
- 351 Pauly, D., V. Christensen, S. Guénette, T. J. Pitcher, U. R. R. Sumaila, C. J. Walters, R. Watson, & D.
352 Zeller, 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689–695.

- 353 Pinheiro, I. E. G., T. S. Leite, & J. P. Castello, 2011. Distribuição dos predadores de topo associados ao
354 sistema demersal bentônico raso do Arquipélago São Pedro e São Paulo: Estação chuvosa.
355 Congresso Latino-Americanos de Ciências do Mar. Balneário Camburiu: 29–31.
- 356 Pinnegar, J. K., N. V. C. Polunin, P. Francour, F. Badalamenti, R. Chemello, M.-L. Harmelin-Vivien, B.
357 Hereu, M. Milazzo, M. Zabala, G. D’Anna, & C. Pipitone, 2000. Trophic cascades in benthic
358 marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental*
359 *Conservation* 27: 179–200.
- 360 Polis, G. A., & K. O. Winemiller, 1996. *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and
361 Hall, New York.
- 362 Polovina, J. J., M. Abecassis, E. A. Howell, & P. Woodworth, 2009. Increases in the relative abundance
363 of mid-trophic level fishes concurrent with declines in apex predators in the subtropical North
364 Pacific, 1996-2006. *Fishery Bulletin* 107: 523–531.
- 365 Post, D. M., 2002. Using Stable Isotopes To Estimate Trophic Position: Models, Methods, and
366 Assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- 367 Post, D. M., C. A. Layman, D. A. Arrington, G. Takimoto, J. P. Quattrochi, & C. G. Montaña, 2007.
368 Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in
369 stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179–189.
- 370 R Core Team, 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for
371 Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- 372 Randall, J. E., 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* 5:
373 665–847.
- 374 Ritchie, E. G., & C. N. Johnson, 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity
375 conservation. *Ecology letters* 12: 982–998.

- 376 Robertson, D. R., 2001. Population maintenance among tropical reef fishes: inferences from small-island
377 endemics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5667–5670.
- 378 Romanuk, T. N., A. Hayward, & J. A. Hutchings, 2011. Trophic level scales positively with body size in
379 fishes. *Global Ecology and Biogeography* 20: 231–240.
- 380 Steneck, R. S., 1998. Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades?.
381 *Trends in Ecology & Evolution* 13: 429–430.
- 382 Turner, T. F., M. L. Collyer, & T. J. Krabbenhoft, 2010. A general hypothesis-testing framework for
383 stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91: 2227–2233.
- 384 Vaske Jr, T., R. P. Lessa, M. Nobrega, S. Montealegre-Quijano, F. Marcante Santana, & J. L. Bezerra,
385 2005. A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Journal of*
386 *Applied Ichthyology* 21: 75–79.
- 387 Vaske Jr, T., M. Nóbrega, R. Lessa, F. H. V Hazin, F. M. Santana, A. C. Ribeiro, A. A. Pereira, & C.
388 Andrade, 2010. Pesca In Vaske Jr, T., R. Lessa, M. Nóbrega, F. D. Amaral, S. O'Brien, & F.
389 Costa (eds), *Arquipélago de São Pedro e São Paulo: histórico e recursos naturais*.
390 UFC/NAVE/LABOMAR, Fortaleza: 181–188.
- 391 Vérias, D., & M. Tolotti, 2011. *Guia para identificação de peixes do Atol das Rocas*. Recife, 168 pp.
- 392 Ward, P., & R. A. Myers, 2005. Shifts in Open-Ocean Fish Communities Coinciding With the
393 Commencement of Commercial Fishing. *Ecology* 86: 835–847.
- 394 Wetherbee, B. M., G. L. Crow, & C. G. Lowe, 1996. Biology of the Galapagos shark, *Carcharhinus*
395 *galapagensis*, in Hawai'i. *Environmental Biology of Fishes* 45: 299–310.
- 396 Woodward, G., & A. G. Hildrew, 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation
397 within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 71: 1063–1074.

- 398 Wyatt, A. S. J., A. M. Waite, & S. Humphries, 2010. Variability in isotope discrimination factors in coral
399 reef fishes: implications for diet and food web reconstruction. PloS one 5: e13682.
- 400 Young, R. F., & H. E. Winn, 2003. Activity Patterns, Diet, and Shelter Site Use for Two Species of
401 Moray Eels, *Gymnothorax moringa* and *Gymnothorax vicinus*, in Belize. Copeia 2003: 44–55.
- 402 Zar, J. H., 1999. Bioestatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.
- 403

Tables

Table 1: Mean (\pm SD) size and isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of Saint Peter and Saint Paul Archipelago fauna. Trophic groups based on literature sources (Ferreira et al., 2001; Floeter et al., 2004)

Trophic group	Scientific name	Common names	<i>n</i>	Total length (cm)	Nitrogen (δ^{15})	Carbon(δ^{13})
Invertebrate predator	<i>Octopus insularis</i> ¹ (Leite et al., 2008)	Octopus	2	6.4 \pm 3.1	10.2 \pm 0.5	-13.8 \pm 1.4
	<i>Panulirus echinatus</i> (Smith, 1869)	Spiny lobster	4	16.2 \pm 1.9	9.8 \pm 0.9	-15.4 \pm 0.4
	<i>Plagusia depressa</i> (Fabricius, 1775)	Crab	2	3.6 \pm 1.6	8.8 \pm 0.3	-12.5 \pm 1.1
Zooplanktivore	<i>Chromis multilineata</i> (Guichenot, 1853)	Brown chromis	4	11.9 \pm 0.6	8.8 \pm 0.6	-17.7 \pm 0.1
	<i>Cypselurus cyanopterus</i> (Valenciennes, 1847)	Flyfish	4	29.3 \pm 3.8	9.4 \pm 0.3	-17.3 \pm 0.2
	<i>Myripristis jacobus</i> (Cuvier, 1829)	Blackbar soldierfish	6	18.9 \pm 0.7	9.8 \pm 0.4	-17.3 \pm 0.2
Roving herbivore	<i>Kyphosus sectatrix</i> (Linnaeus, 1758)	Bermuda sea chub	3	43.4 \pm 5.1	10.9 \pm 0.7	-13.3 \pm 1.6
Territorial herbivore	<i>Ophioblennius trinitatis</i> (Miranda Ribeiro, 1919)	Redlip blenny	2	6.2 \pm 0.3	7.7 \pm 0.3	-17.0 \pm 0.1
	<i>Stegastes sanctipauli</i> (Lubbock & Edwards, 1981)	Saint Paul's gregory	6	8.5 \pm 1.0	11.5 \pm 0.9	-14.5 \pm 1.2
Omnivore	<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	Sergeant-major	4	13.4 \pm 5.1	9.7 \pm 0.6	-16.6 \pm 1.1
	<i>Canthidermis sufflamen</i> (Mitchill, 1815)	Ocean triggerfish	2	39.2 \pm 0.1	9.4 \pm 0.4	-16.6 \pm 0.1
	<i>Melichthys niger</i> (Bloch, 1786)	Black triggerfish	4	27.9 \pm 6.7	9.7 \pm 0.5	-16.9 \pm 0.3
Mobile invertebrate feeder	<i>Halichoeres radiatus</i> (Linnaeus, 1758)	Puddingwife wrasse	4	31.2 \pm 1.2	10.6 \pm 0.2	-15.4 \pm 1.1
Carnivore	<i>Caranx crysos</i> (Mitchill, 1815)	Blue runner	3	35.8 \pm 5.1	10.2 \pm 0.9	-17.7 \pm 0.2
	<i>Caranx lugubris</i> (Poey, 1860)	Black jack	43	36.1 \pm 12.2	10.0 \pm 0.9	-17.2 \pm 0.3
	<i>Enchelycore nigricans</i> (Bonnaterre, 1788)	Mulatto conger	16	82.1 \pm 8.9	11.5 \pm 0.4	-15.8 \pm 0.3
	<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Dog snapper	2	90.2 \pm 12.8	11.7 \pm 0.2	-16.2 \pm 0.9
	<i>Muraena pavonina</i> (Richardson, 1845)	Whitespot moray	45	61.9 \pm 11.1	11.0 \pm 0.5	-16.4 \pm 0.3
	<i>Seriola rivoliana</i> (Valenciennes, 1833)	Almaco jack	2	45.8 \pm 5.8	9.5 \pm 0.2	-15.9 \pm 0.2

Table 2: Results from a linear model of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope signatures with total length for each species.

Species	Stable isotope	Slope	<i>y</i> intercept	<i>R</i> ²	<i>p</i>
Black jack	$\delta^{13}\text{C}$	0.008	-17.47	0.11	0.027
	$\delta^{15}\text{N}$	0.04	8.71	0.23	0.001
Mulatto conger	$\delta^{13}\text{C}$	0.009	-16.59	0.01	0.296
	$\delta^{15}\text{N}$	0.032	8.91	0.36	0.008
Whitespot moray	$\delta^{13}\text{C}$	0.005	-16.75	0.03	0.166
	$\delta^{15}\text{N}$	0.024	9.54	0.23	0.0001

Table 3: Numeric percentage (NP%) of the number of prey items and frequency of occurrence (FO) for each kind of prey. NP% calculated excluding individuals with empty stomachs.

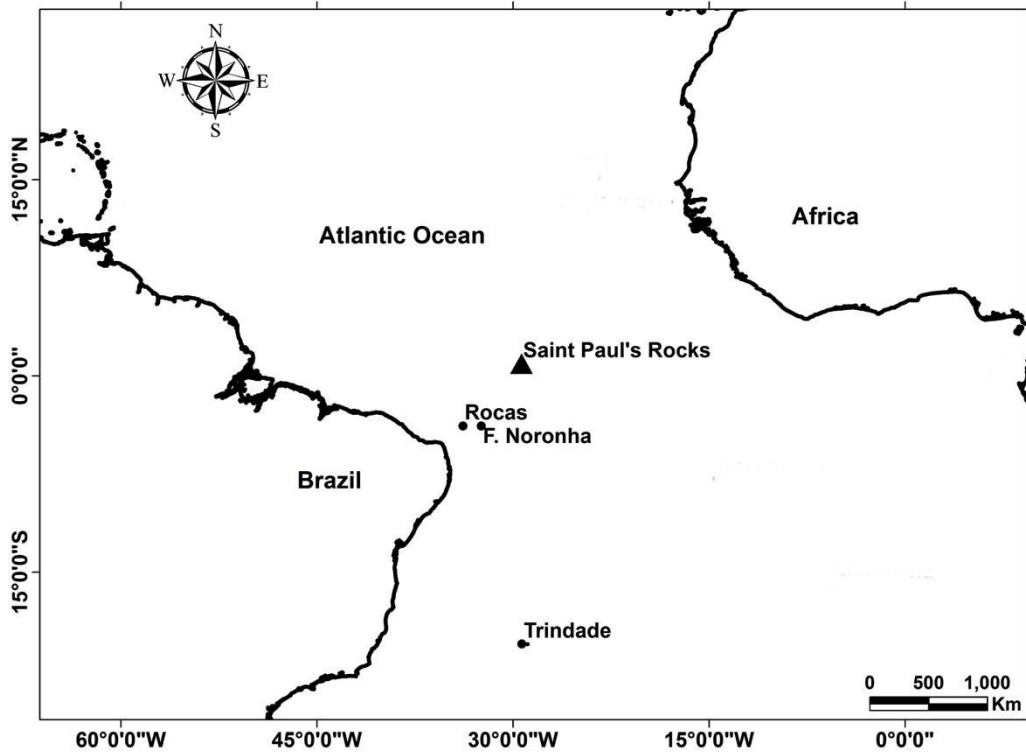
Preys	Black jack (n=56)		Mulatto conger (n=18)		Whitespot moray (n=64)	
	NP%	FO	NP%	FO	NP%	FO
Polychaete	0	0	0	0	15	9
Small pelagic crustaceans	76	25	0	0	0	0
Crabs	0	0	13	6	19	11
Redlip blenny	0	0	0	0	2	2
Family Exocoetidae	1	4	0	0	4	3
Blackbar soldierfish	1	4	0	0	0	0
Sergeant-major	1	2	25	11	0	0
Brown chromis	1	4	0	0	0	0
Non identified fish	10	30	13	6	17	13
Non identified	11	48	50	38	44	38
Empty stomachs (%)	33		55		48	

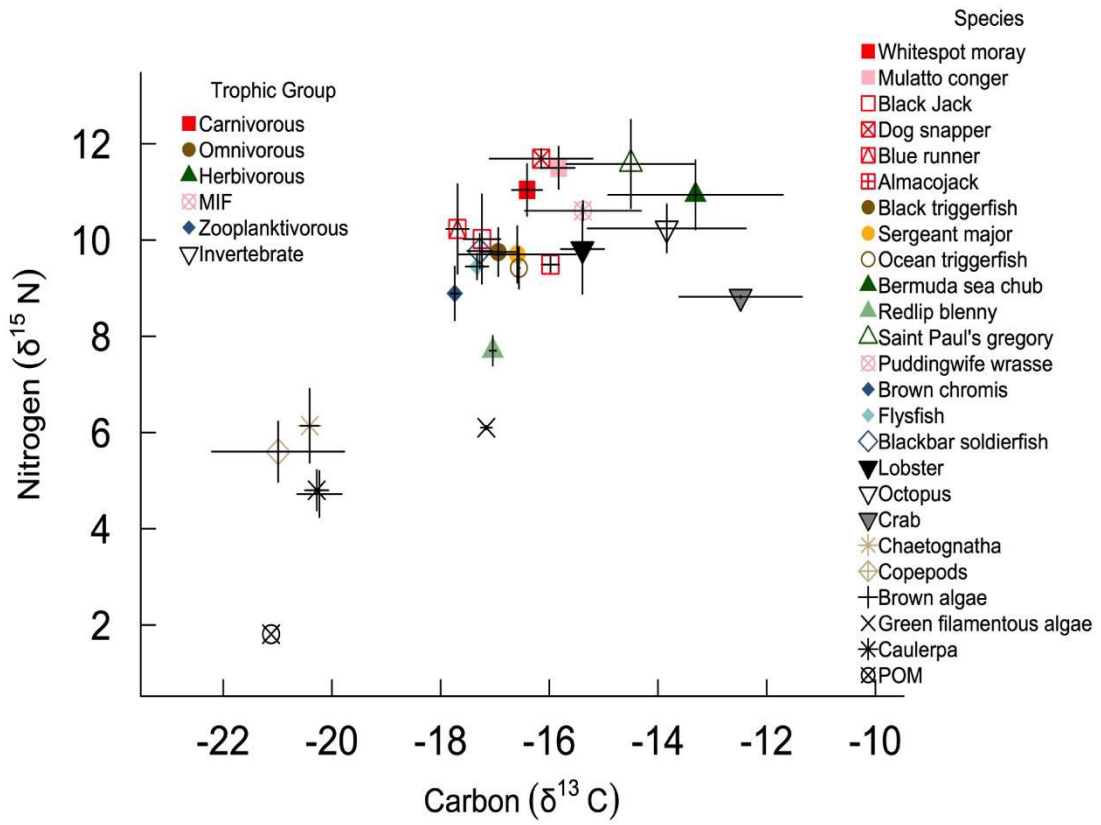
Figures

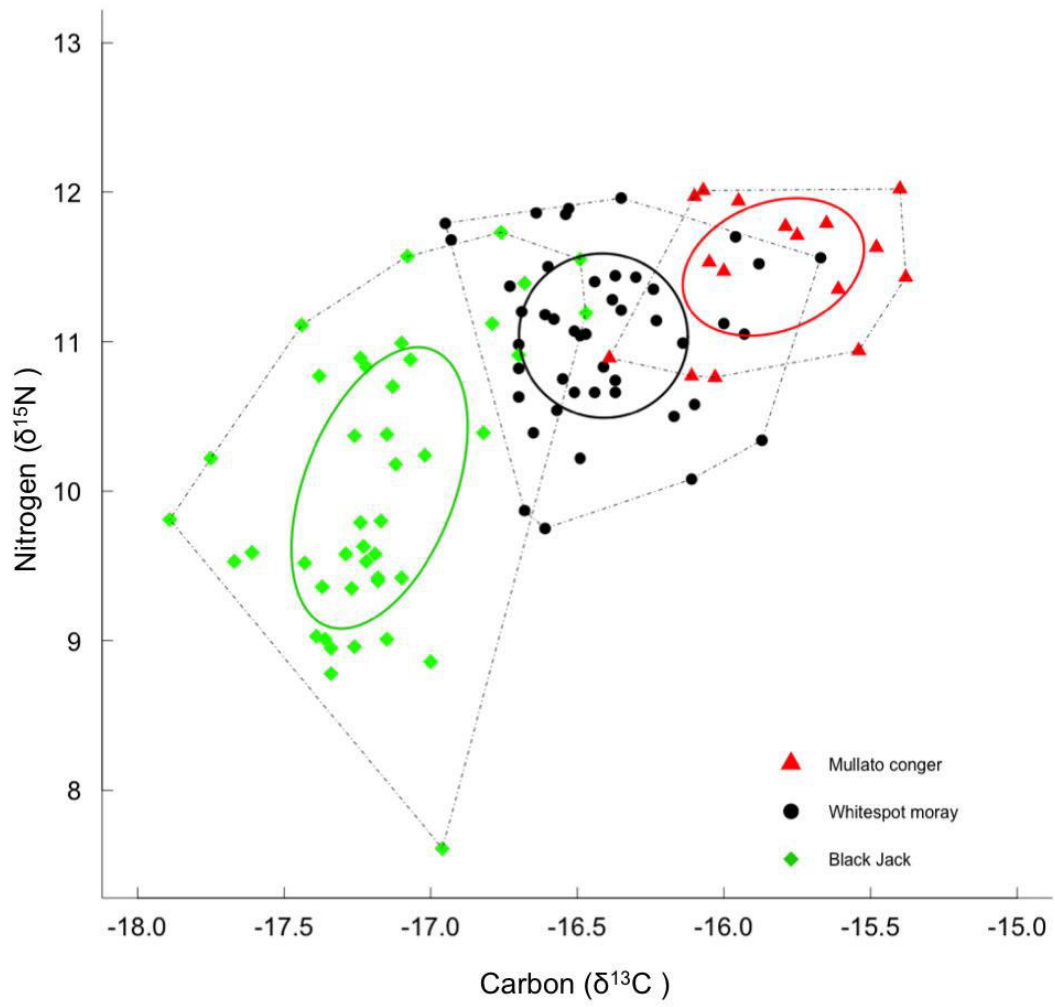
Fig. 1 Location of Saint Paul's Rocks and the three other Brazilian oceanic islands: Rocas Atoll (Rocas), Fernando de Noronha Archipelago (F. Noronha) and Trindade and Martim Vaz Archipelago (Trindade).

Fig. 2 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of Particulate organic matter (POM) and demersal organisms collected from rocky reefs around Saint Paul's Rocks. Each dot represents means and bars represent standard deviations. MIF= Mobile invertebrate feeders.

Fig. 3 Convex hull representation of total niche width (following Layman et al. 2007) depicted with dashed lines. Standard ellipse areas (SEA_B), a representation of the core isotopic niche (following Jackson et al. 2011), are depicted with solid lines.







**Apêndice 2: Confirmed record of *Seriola rivoliana*
(Valenciennes, 1833) in the Saint Peter and Saint
Paul Archipelago**

Short communication

Confirmed record of *Seriola rivoliana* (Valenciennes, 1833) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago

By I. E. G. Pinheiro¹, J. Garcia Jr² and J. P. Castello¹

¹Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil; ²Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Norte, Câmpus Macau, Macau, Rio Grande do Norte, Brazil

Introduction

The Saint Peter and Saint Paul Archipelago (SPSPA) on the mid-Atlantic ridge (0°55'N; 29°21'W), is a small remote group of barren Brazilian islets in the equatorial Atlantic Ocean (Luiz et al., 2007) and a designated Area of Environmental Preservation.

Since the discovery of SPSPA several aspects have been researched, with concomitant literature available (e.g. Darwin, 1845; Feitoza et al., 2003; Hazin et al., 2008; Viana et al., 2009; Freire et al., 2010; Vaske-Jr et al., 2010; Macedo-Soares et al., 2012). In regard to the fishes, a complete taxonomic list was published by Vaske et al. (2005) that was based on records from the literature, local fisheries, scientific expeditions, scuba diving expeditions, videos, bird regurgitation and personal communications.

This short communication augments the taxonomic list of fishes at SPSPA through the confirmation of the occurrence of *Seriola rivoliana*.

Materials and methods

The SPSPA consists of five small rocky and four larger islets covering an area of about 17 000 m² and 18 meters high (Fig. 1) (Viana et al., 2009). Tide pools are present on most of the islands and a small shallow bay is formed by the encirclement of the four major islands with depths between 2 and 25 m. Other reef habitats consist almost entirely of nearly vertical cliffs extending beyond 60 m depth (Feitoza et al., 2003; Macedo-Soares et al., 2012).

Seriola rivoliana was recorded during a visual diving census from 30 September to 15 October 2012. Three regions and two depth ranges (15–25 and 25–35 m) were surveyed (Fig. 1). The methodology applied was strip transects (see Colvocoresses and Acosta, 2007), each transect covering an area of 60 m² (transect size, 3 × 20 m). During four previous expeditions with the same application of methodology, the aim was to describe the community structure of the reef fishes (October 2010 and 2011, March 2011 and 2012), whereby the presence of *S. rivoliana* was not observed.

Results

In a total of 26 visual dives taken in October 2012, specimens of *S. rivoliana* were observed in 11.5% (three censuses) of the cases. Individuals were observed in groups of 5–10 specimens, with sizes smaller than 60 cm TL. Two observations occurred in region 2 and one in region 1 (Fig. 1). Mean and standard

deviations of these three observations were 7.33 cm and 2.51 cm, respectively.

One individual was captured, preserved in formalin and deposited in the Ichthyological Collection of the Laboratory of Fishery Biology at Federal University of Rio Grande do Norte (LABIPE 387). The weight of this *S. rivoliana* individual was 1255 g and the morphometric data is given in Table 1.

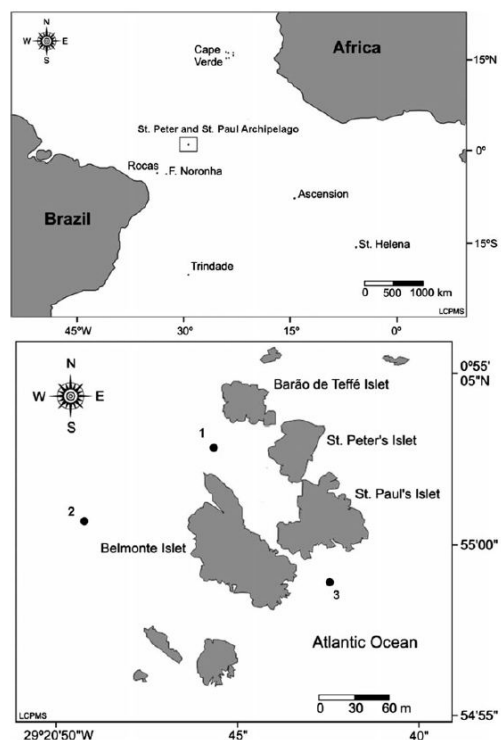


Fig. 1. Top: location of Saint Peter and Saint Paul Archipelago. Bottom: main islets and sampled regions. Points 1, 2 and 3 = sampled regions. Modified from Macedo-Soares et al. (2012)

Table 1
Morphometric data of *Seriola rivoliana* caught in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago. Measurements in centimeters and weight in grams

Total length	53.0	Eye diameter	2.1	Anal base	12.0
Fork length	46.0	Preorbital	3.7	Pectoral fin	5.7
Standard length	41.0	Postorbital	5.1	Pelvic fin	7.1
Body height	12.8	Preopercular	3.2	2nd dorsal fin lobe	9.0
Caudal-peduncle	2.2	Preanal	19.0	Upper jaw	4.5
Predorsal	14.0	1st dorsal base	3.4	Upper jaw breadth	2.0
Head length	10.7	2nd dorsal base	18.0	Total weight	1255

Discussion

The carangid Almaco jack, *S. rivoliana*, has a circumglobal distribution (43°N - 38°S) and is found in outer reef slopes and offshore banks at depths of 160 m. Occurring in the Atlantic, Pacific and Indian oceans (Fischer, 1978), *S. rivoliana* is absent in the Red Sea and French Polynesia (Myers, 1991; Froese and Pauly, 2013). In the western Atlantic this species occurs from Cape Cod, USA, to northern Argentina (Cervigón, 1993), including Florida, Gulf of Mexico, Caribbean and Brazil. In the eastern Atlantic, this species is known from the Azores and Madeira, Portugal (Fisher et al., 1981). In northern Portugal this species has been recorded as a new arrival from tropical waters as result of ocean warming (Quero, 1998), as well as registered in the Mediterranean Sea (Castriota, 2002). Sea surface temperature increases are also indicated as the probable agent for these occurrences in the Mediterranean (Bethoux et al., 1990).

In SPSPA, the occurrence of *S. rivoliana* was reported in a working paper by Oliveira et al. (1996). However, Vaske et al. (2005) questioned this record as a probable misidentification for a similar and abundant carangid species, *Elagatis bipinnulata*. We assume that this questioning was based on the lack of previous reports (e.g. Lubbock and Edwards, 1981; Feitoza et al., 2003).

Seriola rivoliana has been recorded from most of the Atlantic islands (Froese and Pauly, 2013) and therefore its occurrence was also anticipated in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago. Scientific expeditions have been regularly carried out since 1998 when the Brazilian Navy established a scientific research station at SPSPA. Nevertheless, researchers did not report a presence of *S. rivoliana*.

Our work reconfirms the occurrence of *S. rivoliana* at SPSPA. Further studies are needed to determine whether this species has effectively settled in the SPSPA and its possible interaction with other predators and prey living in the same area.

Acknowledgements

This study was supported by the PROARQUIPELAGO program CNPq (Grant 55.7157/2009-9). We thank the Secretaria da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (SecIRM) and the Laboratório de Biologia Pesqueira (LABIPE-UFRN) for logistic support. We are grateful to coordinators of the project, Jean Louis Valentin, Jorge

Eduardo Lins and Tatiana Leite for the opportunity to work in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago.

References

- Bethoux, J.; Gentili, B.; Raunet, J.; Tailliez, D., 1990: Warming trend in the western Mediterranean deep water. *Nature* **347**, 660-662.
- Castriota, L., 2002: First record of *Seriola rivoliana* Cuvier, 1833 in the Mediterranean. *J. Fish Biol.* **60**, 486-488.
- Cervigón, F., 1993: Los peces marinos de Venezuela. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela, pp. 497.
- Colvocoresses, J.; Acosta, A., 2007: A large-scale field comparison of strip transect and stationary point count methods for conducting length-based underwater visual surveys of reef fish populations. *Fisher. Res.* **85**, 130-141.
- Darwin, C., 1845: *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited during the Voyage of the H.M.S. Beagle Round the World Under the Command of Cap. Fitz Roy.* John Murray, London.
- Feitoza, B. M.; Rocha, L. A.; Luiz, O. J., Jr; Floeter, S. R.; Gasparini, J. L., 2003: Reef fishes of St. Pauls Rocks: new records and notes on biology and zoogeography. *J. Ichthyol. Aqua. Biol.* **7**, 61-82.
- Fischer, W., 1978: FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishing Area 31). FAO, Rome.
- Fisher, W.; Bianchi, G.; Scott, W., 1981: FAO species identification sheets for fishery purposes Eastern Central Atlantic; Fishery Areas 34, 47 (in part). Funds-in-T, Ottawa, ON, Canada.
- Freire, A. S.; Pinheiro, M. A. A.; Karam-Silva, H.; Teschima, M. M., 2010: Biology of *Grapsus grapsus* (Linnaeus, 1758) (Brachyura, Grapsidae) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Equatorial Atlantic Ocean. *Helv. Mar. Res.* **65**, 263-273.
- Froese, R.; Pauly, D., 2013: Fishbase: World Wide Web electronic publication. Available at: www.fishbase.org, version (02/2013) (accessed on 02 February 2013).
- Hazin, F. H. V.; Vaske Júnior, T.; Oliveira, P. G.; Macena, B. C. L.; Carvalho, F.; Vaske-Jr, T., 2008: Occurrences of whale shark (*Rhinodon typus* Smith, 1828) in the Saint Peter and Saint Paul archipelago, Brazil. *Braz. J. Biol.* **68**, 385-389.
- Lubbock, R.; Edwards, A. J., 1981: The fishes of Saint Paul's Rocks. *J. Fish Biol.* **18**, 135-157.
- Luiz, O. J., Jr; Joyeux, J. J.-C.; Gasparini, J. L.; Luiz, O. J., 2007: Rediscovery of *Anthias salmopunctatus* Lubbock & Edwards, 1981, with comments on its natural history and conservation. *J. Fish Biol.* **70**, 1283-1286.
- Macedo-Soares, L.; Freire, A. S.; Muelbert, J., 2012: Small-scale spatial and temporal variability of larval fish assemblages at an isolated oceanic island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **444**, 207-222.
- Myers, R., 1991: *Micronesian reef fishes.* Coral Graphics, Agana, Guam.
- Oliveira, G.; Evangelista, J.; Ferreira, B., 1996: *Biologia e pesca no Arquipélago de São Pedro e São Paulo.* CEPENE-IBAMA, Manuscrito, pp. 25.
- Quero, J., 1998: Changes in the Euro-Atlantic fish species composition resulting from fishing and ocean warming. *Ital. J. Zool.* **65**, 493-499.
- Vaske Júnior, T.; Lessa, R.; Nébrega, M.; Amaral, F.; Costa, F., 2010: Arquipélago São Pedro e São Paulo – Histórico e Recursos. Nave/LABOMAR, Fortaleza, pp. 242.
- Vaske, T., Jr; Lessa, R. R.; Nobrega, M.; Montealegre-Quijano, S.; Marcante Santana, F.; Bezerra, J., 2005: A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *J. Appl. Ichthyol.* **21**, 75-79.
- Viana, D.; Hazin, F. H. V.; Souza, M., 2009: *O Arquipélago São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica.* F. Hazin (Ed.). SECIRM, Brasil, pp. 352.
- Author's address:** I. E. G. Pinheiro, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Caixa Postal 474, Rio Grande, Rio Grande do Sul 96201-900, Brazil.
E-mail: oc.igoremiliano@gmail.com

**Apêndice 3: Reef fish community in a low-diversity
rocky reef ecosystem: Influence of biotic and abiotic
factors with emphasis in demersal mesopredators.**

Submetido ao periódico *Environment Biology of Fishes*, em 10 de junho de
2015

Reef fish community in a low-diversity rocky reef ecosystem: Influence of biotic and abiotic factors with emphasis in demersal mesopredators

Igor E. G. Pinheiro^{1*}, Jorge P. Castello¹, Aline Aguiar², Tatiana Leite³ and Joge E. L. Oliveira³

¹Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande – CP. 474, Rio Grande, RS – Brasil, CEP: 96201-900.

²Centro de Ciências da Saúde, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Marinha, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ - Brasil, CEP: 21941-590

³Departamento de Oceanografia e Limnologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte - Via Costeira, s/n, Natal - RN - Brasil, CEP: 59014-002

* Corresponding Author: Phone: + 0055 53 32336512, Fax: +0055 53 32336601
e-mail: oc.igoremiliano@gmail.com

Abstract

This study aimed to characterize the abundance, assess the physical parameters of the habitat that govern the reef fish distribution and investigate the effects of prey availability on the occurrence of abundant demersal mesopredators at Saint Peter and Saint Paul Archipelago (SPSPA) (0°55'N - 29°21'W). Visual census and habitat structure characterization were performed in predetermined sample zones, mesopredator's size classes were defined and the prey species were determined based on gut content data. Seasonality has no influence in the fish community structure and similarly to other oceanic islands in the Western Atlantic, the reef fish community from SPSPA is dominated by few very abundant species. Aside, the trophic structure had minor differences when compared to other tropical oceanic islands in the Atlantic. There was little variation in the trophic groups and abundance of fishes around the islands, in part due low variability in the environment characteristics surrounding the SPSPA. Depth was the main factor influencing the fish abundance, and also the habitat structure. Most mesopredators, mainly with larger sizes, were associated with the deeper habitats. Shallow areas were characterized by more complex environments, which harbored the majority part of prey species. Mesopredators exhibiting a positive relationship with prey availability, which was an important predictor of predator occurrence.

Keywords: reef fish, oceanic islands, habitat structure, prey availability and rocky reefs.

Introduction

Fishing is a major agent of disturbance to marine ecosystems (Pauly et al. 2002) as shown by studies reporting a wide range of indirect effects influencing the ecological processes in different environments (Ward and Myers 2005; Heithaus et al. 2008). Effects of these changes are likely to depend on the complexity of the ecosystem impacted, as well as the number and function of species lost (Dunne et al. 2002). For example, in oceanic rock reefs these effects tend to be more severe, since low-diversity marine ecosystems are generally strongly interconnected and highly dependent on trophic interactions that develop within their networks, which makes them more vulnerable to fishing (Bellwood and Hughes 2001; Gislason 2003).

A crucial step for managing reef ecosystems is to understand patterns of distribution and how environment variables interfere in the fish community, since these information is an essential baseline to assess both natural and anthropogenic effects on vulnerable habitats (Paddack et al. 2009). Several studies have investigated the factors affecting the community structure of fishes analyzing the relation between physical habitat parameters (e.g., depth, complexity and biotic cover indices) and the fish community. In most cases, a positive relationship has been found between fish community structure and structural complexity (Gratwicke and Speight 2005; Wilson et al. 2007; Walker et al. 2009). Predator-prey interaction is another key factor that may determine the abundance and distribution of fishes (Hunter and Price 1992; Menge 1992), which is strongly linked to the physical habitat parameters (Denno et al. 2005; Ory et al. 2012). In general, studies agree that fishes tend to aggregate in zones with high structural complexity as a response to predation (Halpin 2000; Almany 2004). At the same time, predators tend to concentrate in patches of greatest food or prey availability (Eklöv 1997; Begon et al. 2006). Both, structural complexity and predator-prey interactions are also influenced by depth variation as substantial changes occur over relatively short depths (Travers et al. 2006; Brokovich et al. 2008). Despite the potential importance of physical habitat parameters in mediating biotic interactions, most studies linking fish community and physical variables have been conducted in high diversity coral reef systems. Little information is available for small, remote and isolated islands (Hobbs et al. 2012), which usually harbor low-diversity ecosystem as the case of oceanic rocky reefs in the tropical Atlantic. An interesting pattern was documented in Fernando de Noronha Archipelago (3°50'S – 32°20'W), where the reef fish abundance were not strongly associated to environmental variables such as wave exposure and benthic

cover. This is, a result different from the one usually observed in most of the coral reef studies (Krajewski and Floeter 2011). Similar results were documented in Saint Peter and Saint Paul Archipelago (SPSPA - 0°55'N - 29°21'W), where also the biotic factors, such as damselfishes and predators densities, have no influence in fish community structure (Luiz et al. 2015). The oceanic rocky reef in the tropical Atlantic has recently begun to receive the appropriate attention (Krajewski et al. 2010; Pereira-Filho et al. 2011; Krajewski and Floeter 2011; Pinheiro et al. 2011a; Luiz et al. 2015), however, our understanding of the ecological processes driving their fish assemblages (as well as other taxa) is still limited.

SPSPA is a remote group of Brazilian barren islets, which can be used as a model system to investigate the effects of physical parameters of the habitat on the reef fish communities and how preys availability may influence the occurrence of predators in low-diversity ecosystems. SPSPA has the lowest diverse reef fish assemblage (~ 60 species - Ferreira et al. 2009) known for a single tropical island and a high percentage of endemic fishes (endemism rate equal to 9 %, according to Floeter et al., 2008). So far, the reef fish literature from SPSPA is restricted to checklists with comments about conservation status and abundance (Lubbock and Edwards 1981; Feitoza et al. 2003; Vaske Jr et al. 2005; Mendes 2007; Ferreira et al. 2009), studies focused on trophic ecology (Reis et al. 2012) and a recent study dealing with the influence of biotic and abiotic factors on the reef fish community (Luiz et al. 2015). Furthermore, a decrease in shark population abundance was documented for these islets and evidences of community structure changes have been registered (Luiz and Edwards 2011). In surveys from 1979, the *Muraena pavonina* (Richardson, 1845) was moderately common, usually found in holes and crevices (Lubbock and Edwards 1981). Presently, *M. pavonina* is one of the most abundant species in the rocky habitat (Ferreira et al. 2009) and, uncharacteristically for moray eels, they are observed swimming away from their shelter during daylight hours (Luiz-Jr 2005). This may be because mesopredators (i.e. species at intermediate trophic levels such a carangids and moray eels) can spend more time foraging, or feeding over larger areas, when the risk of predation by sharks is reduced (Heithaus et al., 2008; Ruppert, et al, 2013). Such behavior shifts raise concerns about the status of small fishes that these mesopredators prey upon, particularly endemic species (Luiz and Edwards 2011). In this context, there is an urgent demand for studies regarding the influence of biotic and abiotic variables in the reef fish community at SPSPA, mainly focusing on demersal mesopredators. Likewise, these data may provide new insights into the fish-

habitat associations in the oceanic rocky reefs from tropical Atlantic, which are important targets for conservation efforts due to their high proportion of endemic fishes (Moura 2000; Roberts et al. 2002).

Our study in SPSPA aimed to characterize the fish species abundances and to assess which physical habitat parameters (i.e. rugosity, depth and biotic cover indices) influence reef fish distribution at a small spatial scale (from kilometers to meters). We also investigated the influence of prey availability on the occurrence of three of the most abundant benthic-demersal predatory fish species. Three questions were raised: (1) Are there differences in fish community considering the regional seasonality, sampling regions and depths of the archipelago? (2) What are the effects of habitat structure on the most abundant reef fishes? (3) What are the effects of habitat structure and prey availability considering the group size of abundant demersal mesopredators? Using these data, we discuss aspects about the reef fish community structure with emphasis on demersal mesopredators in this low-diversity rocky reef ecosystem.

Material and Methods

Study site

The SPSPA (Fig.1) (0°55'N - 29°21'W) lies approximately 1000 km from the Brazilian coast and 1890 km southwest of Senegal, West Africa (Feitoza et al. 2003; Luiz-Jr et al. 2007). Its strategic position, presence of rare fish species and the abundance of fishes with high commercial value (*Thunnus albacares* Bonnaterre, 1788 and *Acanthocybium solandri* Cuvier, 1832), provide scientific, economic and geopolitical importance to this archipelago (Viana et al. 2009). SPSPA has a unique geophysical scenario, made up of a group of 10 islets and rocky points that rise from the deep ocean (Macedo-Soares et al. 2012). The four main islets, Barão de Teffé, Saint Peter, Saint Paul and Belmonte, form a small bay with a maximum depth of 35 meters. This archipelago is characterized by a rocky reef habitat where most of the shallow subtidal zone is dominated by soft coral *Palythoa caribaeorum* (Duchassaing & Michelotti, 1860) and algae *Caulerpa racemosa* (Agardh, 1873). Hermatypic corals (*Madracis decactis* Lyman, 1859 and *Scolymia wellsi* Laborel, 1967) appear at ~30 m, which is the *C. racemosa* distribution limit (Feitoza et al. 2003). The area is under the influence of the Intertropical Convergence Zone (ITCZ) between January and May, which increases precipitation during this period (the rainy season). From June, the ITCZ moves northward and rainfall in the area decreases (the dry season) (Soares et al. 2009). Despite the minor seasonal effects in oceanic tropical regions, satellite images from SPSPA revealed 2 distinct

oceanographic settings: a warm period (~ 28°C) with low chl *a* (January to May), and a cold period (~ 26°C) with high average chl *a* (June to December) (Macedo-Soares et al. 2012).

During a pilot study carried out in October 2010 three sampling stations and two depth ranges (15-25 and 25-35) were selected: 1 – Bay station: the most sheltered site where depth reaches 35 meters. Its bottom consists of biogenic sediments, rubble and weathering of rocks that constitute the archipelago; 2 - West station: it is a submerged rocky peak, exposed to strong water movement and depths between 12 and 55 meters (Burgos et al. 2009); 3 - Windward Station: on the windward portion of the archipelago, is exposed to the prevalent east and southeastern winds (Soares et al. 2009). Caves of different sizes occur at this station and the interface rock and unconsolidated substrate is observed up to around 60 meters. The two depth ranges were sampled on each of the three stations (Fig. 1).

Fish abundance, habitat structure and prey availability

Data were collected in two expeditions carried out in April 2011-2012 (rain season) and two others in October 2011-2012 (dry season). Water temperature ranged from 24 to 26,5°C during all sampling periods and underwater visibility always exceeded 15 meters.

Abundance of reef fishes was recorded by underwater visual census (UVC) along 20 x 3m strip-transects (Minte-Vera et al. 2008); each transect covered 60 m². Censuses followed a predetermined sequence counting predators and vagile species first, and criptobenthic species, with intensive search, on a second pass over each transect. All observations were conducted between 08:00 a.m. and 04:00 p.m. and the same diver performed all counting. On each sampling station, transect positions were randomly placed within each depth zone and the sampling progression was always performed from deeper to shallower water. Photo records were obtained to confirm and/or facilitate fish identifications.

Two size class were defined for the two most abundant moray eels, based on the medium size of the species: 1 - *Enchylcore nigricans* (Bonnaterre 1788): Large (L) > 60cm of total length (TL); Small (S) < 60cm TL (Cervigón 1993; Froese and Pauly 2014); 2 - *M. pavonina*: L > 50cm TL; S < 50cm TL (Sanches 1991; Froese and Pauly 2014). Furthermore, size classes for the most abundant carangid specie, *Caranx lugubris* (Poey 1860) were defined: L > 40cm of TL and S < 40 cm of TL (Claxton and Elliott 1994). Size classes of *Caranx crysos* (Mitchill, 1815) were not used because all observed individuals were smaller than the medium size (40cm) of this species (Cervigón 1993; Froese and Pauly 2014).

We followed two different approaches to assess the habitat structure: 1 – a topographic complexity index was obtained using an adaptation of the chain-link method (Luckhurst and Luckhurst 1978) [\[1\]](#), which provided a comparative index (r). Therefore, in each quadrat, the score refuge size category proposed by Gratwicke and Speight (2005) was applied. 2- percentage coverage was recorded using eight broader substrate types: rocks, rubbles, sponges, *C. racemosa*, coral, filamentous macroalgae, branched macroalgae, and calcareous algae. The percentage coverage was estimated using a quadrat (50x50 cm) sub-divided in 25 parts. The quadrats were disposed along the strip-transect every 5 meters and the percentage of each substrate category was estimated from 5 quadrats and 125 parts.

Using spearguns and traps, we collected individuals of three of the most abundant benthic-demersal predatory fish species. *M. pavonina* is the most abundant benthic mesopredator in SPSPA, with restricted distribution in the northeastern Brazil and oceanic islands (Fernando de Noronha Archipelago, Trindade Island, Rocas Atoll, and SPSPA) and Ascension Island (Vaske Jr et al. 2005; Pinheiro et al. 2011b; Froese and Pauly 2014). *E. nigricans* is another abundant moray eel in SPSPA, and is distributed across tropical areas of Atlantic and Pacific Oceans (Froese and Pauly 2014). *C. lugubris* has a circumtropical range (Froese and Pauly 2014), and around SPSPA is the second most abundant demersal mesopredator (Pinheiro et al. 2011b).

Individuals of the three focal species (n=138: *C. lugubris* =56, *E. nigricans* =18, *M. pavonina*=64) were collected during four expeditions to SPSPA (April and October, 2011 and 2012). After collection, fish were measured (total length in millimeters), weighed (grams), and their stomachs and intestines were removed and preserved in 10% formalin. The stomachs were dissected at the laboratory, and the food items were sorted and identified to the lowest possible taxonomic level (Table 1). Abundance data from visual census of the fishes found in the gut contents were used to relate with the mesopredators occurrence.

At each sampling station and depth range, ephibenthic fauna was sampled using a quadrat (30x30cm) disposed along the strip-transect (20m) every 5 meters. The ephibenthic community within each quadrat was collected, preserved in 70% ethanol and sorted in the laboratory (Table 2). A total of 10 quadrats were sampled at each location in April 2011 (n=60). The number of species identified on each location and found in the gut content was used to relate with mesopredator occurrence.

Data analyses

The trophic guild of each species was defined following Ferreira et al. (2004) and Floeter et al. (2006). Trophic guild means did not meet requirements for parametric statistical tests, therefore, comparison among season, sampling stations and depth ranges were assessed using the nonparametric Kruskal-Wallis test (Zar 1999).

The effect of depth ranges, sampling stations and seasons on the abundance of reef fish assemblages and predators (i.e. carnivorous and piscivorous fishes) were tested by permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) (Anderson 2001). PERMANOVA was conducted on Bray-Curtis similarity matrices of square-root transformed data. Factors included in the PERMANOVA model were depth range, sampling station, season and depth range*sampling station*season interaction, where statistics were based on 9999 permutations. Posteriori pairwise comparisons were performed to investigate significant terms (Anderson and Gorley 2008). Similarity percentage analysis (SIMPER) was performed to determine which fish species were responsible for differences detected in the PERMANOVA. SIMPER analysis calculated the mean dissimilarities and how much each fish species contributed to mean dissimilarity (Clarke and Warwick 2001). In order to examine patterns of fish assemblages and predator abundances NMDS were conducted on Bray-Curtis similarity matrices of square-root transformed data (Borcard et al. 2011).

Canonical Correspondence Analyses (CCA) was used to evaluate the influence of habitat structure over fish assemblages (ter Braak and Verdonschot 1995). Using the “ordisep” function in the R package “vegan” it was performed a forward selection procedure to select the most important independent variables (Borcard et al. 2011; Oksanen et al. 2013) in the CCA. It was included in these analyses the 25 most frequent fishes. The analysis was performed with log (x+1) transformed data in order to avoid the excessive weight of numerically dominant species (see (Clarke and Warwick 2001).

Boosted regression trees (BRT) were used to examine relationships among the three focal mesopredators occurrence (presence/absence) with main environmental variables and prey availability (i.e. abundance of fishes and crustaceans and/or polychaetes, which have been found in the gut contents). The results of the CCA were further used to help the selection of a subset of 3 main habitat structure variables (depth, rugosity and refuge size) after considering the factors most likely to affect fish distribution. BRT models were fitted using the “Dismo” (Elith and Leathwick 2015) packages developed for R (R Core Team 2013). Ten fold cross-validation was used to train and test the model rather than

dividing the relatively small dataset ($n = 118$) into training and validation sets (De'ath 2007). A bag fraction of 0.75 was used and tree complexities were kept low (1-3) due to the relatively small n of the data set and small predictor set (Elith et al. 2008). Learning rate was adjusted such that the optimum number of trees for each model was around 1000. The relative contribution (%) of the individual predictors was evaluated, and the environmental optima for each species were determined by plotting the distribution of fitted values in relation to each of the predictors following Elith and Leathwick (2015). All tests were performed in R, version 3.0.1 (R Core Team 2013).

Results

A total of 48 species belonging to 21 families were recorded in 118 strip-transects. The 25 most frequent fishes accounted for 96% of fish abundances and 6 predators species were among them: *M. pavonina*, *C. lugubris*, *C.x crysos*, *Aulostomus maculatus* (Valenciennes, 1841), *Rypticus saponaceus* (Bloch & Schneider, 1801) and *E. nigricans*. Predators that occur in shoals (Carangidae family) showed greater abundance variability than cryptic and/or solitary predators (*E. nigricans*, *A. maculatus* and *R. saponaceus*) (Table 3).

Planktivores fishes accounted for 34% of all recorded individuals, followed by 21% of territorial herbivores, 17% omnivores, 14% carnivores, 8% mobile invertebrate feeders, 3% sessile invertebrate feeders, 2% piscivores and 1% roving herbivores. Trophic structure among sampling stations and depth ranges was quite similar. A slight increase in carnivores and piscivores fishes occurred in deeper areas at Bay and Windward stations (Fig. 2). There was no difference in the abundance of trophic categories among seasons (Kruskal-Wallis: $X^2=0,2805$; $p > 0,05$), sampling stations (Kruskal-Wallis: $X^2=0,2645$; $p > 0,05$) and depth ranges (Kruskal-Wallis: $0,2058$; $p > 0,05$).

The predominant substrate is rock follow by coral (Fig.3), which in most cases was *P. caribeorum*. West station harbored the greater coverage of sponges. The habitat characteristics for the three stations were relatively similar, the main difference occurs between depth ranges. In shallow areas, there were greater percentages of sponges, *C. racemosa* and calcareous algae, on the other hand, in deeper areas the percentage of rocks, rubbles, filamentous algae were greater.

Significant differences in abundance were found between depth ranges for all fish species (Permanova: $F=7,389$; $p < 0,01$) and predators (Permanova: $F= 9,021$; $p < 0,01$), which was not the case for comparison among sampling stations (All fishes - Permanova: $F= 1,036$; $p > 0,05$ and Predators –

Permanova: $F=1,599$ $p > 0,05$) and seasons (All fishes - Permanova: $F= 2,225$; $p >0,05$ and Predators – Permanova: $F=0,9543$ $p > 0,05$). SIMPER revealed that depth range differences were a result of the higher abundance of small fishes in shallower habitats: *Chromis multilineata* (Guichenot, 1853) (19%), *Stegastes sanctipauli* (Lubbock & Edwards, 1981)(12%), *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758) (10%), *Melichthys niger* (Bloch, 1786) (7%) and *Ophioblennius trinitatis* (Miranda Ribeiro, 1919) (6%). Predators showed differences in depth range that were associated with high abundance of *C. lugubris* (S) (23%), *M. pavonina* (L) (16%), *C. lugubris* (L) (14%) and *C. caryos* (11%) in deeper habitats and the high abundance of *M. pavonina* (S) (13%) in shallower ones. When interaction of depth range with sampling stations is restricted only to predators a significant relationship is found (Permanova: $F= 2,639$; $p <0,05$), which is not the case for all fishes (Permanova: $F= 1,304$; $p > 0,05$). There were no differences in other interactions for all fishes (Depth range*Season: $F= 1,019$; $p >0,05$ – sampling station*season: $F= 0,781$ $p >0,05$ – Depth Range*Station*Season: $F= 0,736$; $p >0,05$) and predators (Depth range*Season: $F= 0,807$; $p >0,05$ – sampling station*season: $F=1,391$; $p >0,05$ – Depth Range*Station*Season: $F= 1,921$; $p >0,05$). Pairwise test revealed differences in the predator abundance between depth ranges, with the exception of West Station. Deeper habitats at Bay Station harbored the greatest abundance of predators (Fig. 2) exhibiting the main differences in the pairwise test (Table 4).

Since there was no temporal variability in the reef fish community in SPSPA, data was lumped for the ordination analyses of depth range and sampling stations. Depth range was the main variable for fish assemblage patterns according to the nMDS (Fig. 4). The upper depth range (15-25) appears on the left side of the graph while the lower (25-35) is on the right side. Some samples, mainly from the West station, were intermixed in both depth ranges in the central part of the nMDS plot.

CCA results (Fig. 5) showed that depth was the main predictor for fish assemblage; followed by rugosity of substrate (Rug), refuge size (RS), filamentous macroalgae (FM) and sponges (SP). The first CCA axis explained 60% of the relationship between habitat characteristics and fish assemblage structure, and the first and second axes jointly explained 76% of the variability. The Monte Carlo Permutation test showed that the axes from CCA analysis were significant ($p < 0,05$). The first axis in the CCA analysis was positively related to depth and filamentous macroalgae, whereas the second axis was positively associated with sponges and negatively associated with rugosity and refuge size category.

Most mesopredators (*M. pavonina*, *E. nigricans*, *C. lugubris* and *R. saponaceus*) were associated with the deeper habitats, mainly the ones with larger sizes (Fig. 5). Shallow areas were characterized by more complex environments (i.e., highest values of rugosity and size refuges category) and harbored the larger part of preys (e.g. *Myripristis jacobus* Cuvier, (1829) and *O. trinitatis*). Cryptic species (e.g. *Starksia sluiteri* Metzelaar, (1919), *Holocentrus ascensionis* Osbeck, (1765), *M. jacobus* and *E. nigricans*) showed a positive relationship with size refuge and rugosity variables. Species located in the center of the plot (*A. saxatilis*, *S. sanctipauli*, *C. multilineata* and *M. niger*) had similar abundances in different habitats, suggesting low correlations with the independent variables.

BRT models performed show that depth variation is an important predictor of the mesopredator's occurrence (Fig. 6). However, the magnitude and direction of these effects varied, mainly when is considered the size classes. *C. lugubris* (S) occurrence was most strongly influenced by depth, following by the abundance of two prey species (*C. multilineata* and *A. saxatilis*). Fitted functions from the BRT indicate that *C. lugubris* (S) occurs across all sampled depths, but are most common in shallow environments (15-20 meters). With respect to prey abundance, *C. lugubris* (S) were rare when preys species like *C. multilineata* and *A. saxatilis* were absent. Rugosity exhibits a negative correlation with *C. lugubris* (S) occurrence; other variables have no influence (Fig. 7). *C. lugubris* (L) occurrence is influenced by all variables of which depth is the most important. The fitted function indicates that *C. lugubris* (L) were rare in waters less than 18 meters, increases its occurrence in depths from 19 to 27 meters and were most common in depths more than 28 meters. This large mesopredator was also more common when their prey's species show higher abundance in environments with greater availability of refuges (i.e., highest size refuges category) (Fig. 8).

Both size classes of *E. nigricans* were most strongly influenced by abiotic variables. Small individuals of *E. nigricans* were most common in less than 20 meters depth. On the other hand, large individuals were most common near to 30 meters depth. Independent of size, this species had preference by more complex habitats (i.e., highest values of rugosity and size refuges category) and were most common when there were greater preys availability (i.e., higher abundance of *A. saxatilis* and higher number of crustaceans species) (Figs. 9 and 10)

Depth is the main variable predicting the occurrence of *M. pavonina* (S), which was most common in less than 20 meters depth, occur between 20 to 27 meters and were rare in deeper

environments. Numbers of crustaceans species and *O. trinitatis* abundance plays a positive relationship with *M. pavonina* (S) occurrence and other variables have no influence (Fig. 11). Large *M. pavonina* correlates positively with all variables, except with number of polychaetes species. *O. trinitatis* abundance is the main variables predicting the occurrence of large *M. pavonina*, followed by depth, refuge size, rugosity and number of invertebrate species (i.e. crustaceans and polychaetes) (Fig. 12).

Discussion

The SPSPA is an oceanic rock-reef ecosystem showing extreme isolation and a relatively small shallower water area, thus diminishing chances of larval inputs from the continental margins, as well as limiting the offer of suitable habitats for the adults (Floeter et al. 2001; Sandin et al. 2008). Furthermore, the fish habitats in oceanic islands at the tropical Atlantic (i.e. rocky reefs ecosystems) are less structurally complex, which result in a low biological diversity. In particular, SPSPA has one of the most limited areas of shallow habitats (i.e., <50 m deep) among oceanic islands, about less than $\sim 0.2 \text{ km}^2$ (Robertson 2001). In order to survive in this environment, reef fishes must be able to cope with a wide range of conditions by resisting to changing conditions. This scenario tends to favor the presence of generalist fishes, i.e. species with a wide geographic range and versatile in their relationship with habitat features (Krajewski et al. 2010). This pattern may explain why the overall fish species density was not strongly associated to environmental variables in the oceanic rock reef (e.g., Pereira-Filho et al. 2011; Krajewski and Floeter 2011; Luiz et al. 2015). For example, among the 25 most frequent species in SPSPA, almost all were widely distributed in the Brazilian Province (Brazilian Coast and/or oceanic islands) and/or Caribbean (Floeter et al. 2008). A similar pattern was reported in Fernando de Noronha Archipelago (Krajewski et al. 2010). Exceptions among the top most abundant species were *Bodianus insularis* (Gomon & Lubbock 1980) endemic to the Mid-Atlantic ridge islands (i.e. Ascension, Santa Helena and SPSPA) and *S. sanctipauli* endemic to SPSPA.

Similarly to other oceanic islands in the Western Atlantic (i.e., Atol das Rocas, Fernando de Noronha Archipelago and Trindade Island), the reef fish community from SPSPA is dominated by few, but very abundant species (e.g. *C. multilineata*, *S. sanctipauli*, *A. saxatilis* and *M. niger*). In contrast, trophic structure had minor differences with other oceanic islands. A high abundance of planktivorous fishes was expected at SPSPA, considering that they are common in other oceanic islands (e.g. Fernando de Noronha Archipelago, Rocas Atoll and Trindade Islands) (Rosa and Moura 1997; Krajewski and

Floeter 2011; Pinheiro et al. 2011a). However, the most abundant planktivorous fish at SPSPA is *C. multilineata*, different from what is found in the western tropical Atlantic islands where *Thalassoma noronhanum* (Boulenger 1890) is the dominant planktivore. Territorial herbivores (e.g. *S. sanctipauli* and *O. trinitatis*), omnivorous (*M. niger* and *A. saxatilis*) and carnivorous (*M. pavonina* and *C. lugubris*) are three others dominant trophic guilds in SPSPA. Roving herbivores fishes had the lowest abundance in SPSPA, a different pattern from that observed in most of oceanic islands. This could be explained by the absence of the family Acanthuridae, probably the only tropical island in the world missing this conspicuous reef associated family (Floeter et al., 2001) and also by the very low density of scarids (e.g. *Sparisoma amplum*, *Sparisoma axillare* and *Sparisoma frondosum*). We believe that the ecological limitations such as the relatively low alga diversity and the lack of fine sediments habitats may be the reasons for the low abundance of roving herbivores at SPSPA. The trophic structure identified has slight differences in contrast with Luiz *et al.* (2015), probably due to the different depths sampled on each study. The main difference relates to macrocarnivorous fishes (i.e. carnivorous and piscivorous) that exhibited higher proportions on the present study. Macrocarnivorous usually exhibit a positive relationship with depth (e.g. Connell and Kingsford 1998; Benfield et al. 2008; Krajewski and Floeter 2011), which may help to explain higher proportion of this trophic guild in the present study that sampled deeper environments in contrast with Luiz et al. (2015).

We found little variation in the trophic guilds and fish abundances among sampling stations, in part due to the low variability of the environment surrounding the SPSPA, corroborating the results found by Luiz et al. (2015). The similar bottom characteristics around the archipelago together with the small size, high exposure to waves and the dominance of generalist species may explain this apparent spatial homogeneity in the fish assemblage attributes. Depth was the main factor influencing fish abundance, and also the habitat structure. Only at the West Station this pattern was weak, likely due to the strong water movement at this sampled zone. As depth quickly increases from the shore, light penetration reduces swiftly and intensity of wave reflection affects the benthic community, therefore, playing important effects on shelters and/or food availability for fishes (Srinivasan et al. 2003). Since, fish distribution patterns result from selection and fidelity to specific habitats (Ferreira et al. 2001; Floeter et al. 2006), the abrupt depth variation may play a key role on the fishes preferences for specific habitats in SPSPA. The highest species abundance, most of them prey species (see Table 1) (e.g. *O. trinitatis*, *M. jacobus* and *A.*

saxatilis) and small mesopredators (e.g. *M. pavonina* (S) and *E. nigricans* (S)) were associated with shallower habitats. Usually, as shown in this study, they harbor higher structural complexity (i.e. rugosity and refuge size), percentage of algae, coral and sponges. High percentage of live cover provides opportunities for small fishes to feed (Bell and Galzin 1984; Heck and Crowder 1987), and high substrate complexity is beneficial for species abundance by creating more niche space and, thus, greater diversity of microhabitats (Friedlander et al. 2003). These characteristics can reduce predation for a wide range of taxa (Babbitt and Tanner 1998; Willis and Anderson 2003), and preys may increase their use of such habitats in the presence of predators (Holbrook and Schmitt 1988). The preferential use of shallower habitats with higher percentage of live cover and structural complexity by small fish species has also been observed on rocky reefs in Australia (Curley et al. 2002), New Zealand (Choat and Ayling 1987) and Gulf of California (Aburto-Oropeza and Balart 2001). At SPSPA, the deeper yet least complex habitats, harbored fewer species, but these are highly characteristic of these habitats, such as *Canthidermis sufflamen* (Mitchill 1815), *Dactylopterus volitans*, (Linnaeus 1758), *R. saponaceus* and large mesopredators. The decrease in the percentage of live cover together with a reduction in the topography complexity in deeper habitats probably resulted in fewer hiding places for small fishes.

Our study corroborated the view that the fish community of oceanic islands on the Western Atlantic (e.g. Trindade Island, Fernando de Noronha Archipelago and SPSPA) are mostly influenced by depth (Pereira-Filho et al. 2011; Krajewski and Floeter 2011; Luiz et al. 2015), including the demersal mesopredators. Large mesopredators exhibiting a positive relationship with depth increase and the opposite were documented for small mesopredators. Interesting patterns emerged, when the effects of prey availability and the main habitat variables on demersal mesopredator occurrence were investigated. There were strong evidences that focal demersal mesopredators has preference by areas with higher prey availability, mainly for the *C. lugubris* and *M. pavonina*. High percentage of contribution of prey availability for the occurrence of both size classes of *C. lugubris* and *M. pavonina*, suggest that this is an important factor affecting the aforementioned mesopredators' occurrence, and therefore habitat selections, at the scale of this study. For large *C. lugubris* occurrence, it is interesting to consider that refuge size was the third most important predict variable, which was the main variable influencing the abundance of *M. jacobus* an important prey specie for this large mesopredator. The three focal demersal mesopredators appear to be influenced in different ways by biotic and abiotic factors, using different

habitats and resources across their ontogeny. Due to foraging needs, predation risk, and conditions for reproduction and changes during ontogeny (e.g., due to increases in body size), animals often shift habitats in order to meet their changing needs (Werner and Gilliam 1984; McNamara and Houston 1986). Thus, the mesopredator occurrence could be the result of an appropriate habitat selection in different life stages (e.g. Holbrook et al. 1994) at SPSPA.

It is worth noting that our methodological approach was mensurative rather than experimental, but nevertheless put forward hypotheses and potential cause-effect relationships that should be examined in greater detail with laboratorial or field experimental studies at low-diversity rock reef ecosystems. During the visual censuses and more than 50 hours of underwater observations, a very low abundance of large top predators was detected (one single shark was observed). Similar scenarios have been identified in Fernando de Noronha Archipelago and Trindade Island, where overfishing have been pointed out as the cause for the recent declines of top predator abundance (Krajewski and Floeter 2011; Pinheiro et al. 2011a; Pinheiro et al. 2015). A particular situation takes place at SPSPA where pelagic fishing for tunas and wahoo using trolling lines and “hand lines” is authorized. A formal agreement between owners of artisanal fishing vessels and the Brazilian Navy allows fishing operations when transportation for researchers is offered at low cost. At the same time this agreement attends to geopolitical national interests. Thus, there is an urgent demand for conservation action and further studies in SPSPA, since this island is a hot spot of endemism in the western Atlantic, but is still poorly known and highly vulnerable to sustained human exploitation.

Acknowledgements

We would like to thank Fabio Flor, Leandro Pessoa, Lucas Xavier, Rodrigo Coluchi, Rodrigo Garcia, and Lidiane Bahls who provided assistance in the fieldwork. Captain Jonas and crew of the F/V Transmar III for at sea and at land kind assistance. We thank the Brazilian Navy and Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (CIRM/SECIRM) for the logistic support for the SPSPA expeditions and the Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) for sampling permit No. 25678-1. We are grateful to coordinators of the project, Dr. Jean Louis Valentin for the support. This work was funded by the National Research and Development Council of Brazil (CNPq, Proc. 557157/2009-9). Igor Pinheiro received a CNPq Scholarship (Proc. 141202/2011-4)

References

- Aburto-Oropeza O, Balart EF (2001) Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Mar Ecol* 22:283–305.
- Almany GR (2004) Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106:275–284.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 32–46.
- Anderson MJ, Gorley RN (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Statistical Methods. PRIMER-E.
- Babbitt KJ, Tanner GW (1998) Effects of cover and predator size on survival and development of *Rana utricularia* tadpoles. *Oecologia* 114:258–262.
- Begon M, Townsend C, Harper J (2006) *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford
- Bell J, Galzin R (1984) Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Mar Ecol Prog Ser* 15:265–274.
- Bellwood DR, Hughes T (2001) Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* 292:1532–1534.
- Benfield S, Baxter L, Guzman HM, Mair JM (2008) A comparison of coral reef and coral community fish assemblages in Pacific Panama and environmental factors governing their structure. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 88:1331–1341.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) *Numerical ecology with R*. Springer New York Dordrecht London Heidelberg, New York
- Ter Braak CJF, Verdonschot PFM (1995) Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquat Sci* 57:255–289.

- Brokovich E, Einbinder S, Shashar N, et al. (2008) Descending to the twilight-zone : changes in coral reef fish assemblages along a depth gradient down to 65 m. *Mar Ecol Prog Ser* 371:253–262.
- Burgos DC, Pereira SMB, Bandeira-Pedrosa ME (2009) Levantamento florístico das rodofíceas do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP)–Brasil. *Acta Bot Brasilica* 23:1110–1118.
- Cervigón F (1993) Los peces marinos de Venezuela. Fundación Científica Los Roques, Caracas.
- Choat J, Ayling A (1987) The relationship between habitat structure and fish faunas on New Zealand reefs. *J Exp Mar Bio Ecol* 110:257–284.
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Claxton E, Elliott J (1994) Reef net technology of the Saltwater People. Saanich Indian School Board.
- Connell SD, Kingsford J (1998) Spatial, temporal and habitat-related variation in the abundance of large predatory fish at One Tree Reef, Australia. *Coral Reefs* 17:49–57.
- Curley BG, Kingsford MJ, Gillanders BM (2002) Spatial and habitat-related patterns of temperate reef fish assemblages: Implications for the design of Marine Protected Areas. *Mar Freshw Res* 53:1197–1210.
- De'ath G (2007) Boosted trees for ecological modeling and prediction. *Ecology* 88:243–251.
- Denno R, Finke D, Langelloto G (2005) Direct and indirect effects of vegetation structure and habitat complexity on predator–prey and predator–predator interactions. In: Barbosa P, Castellanos I (eds) *Ecol. predator–prey Interact.* Oxford University Press, pp 211–239
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol Lett* 5:558–567.
- Eklöv P (1997) Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Can J Fish Aquat Sci* 54:1520–1531.
- Elith J, Leathwick J (2015) Boosted Regression Trees for ecological modeling. <http://cran.r-project.org/web/packages/dismo/vignettes/brt.pdf>
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008) A working guide to boosted regression trees. *J Anim Ecol* 77:802–813.

- Feitoza B, Rocha L, Luiz-Júnior O (2003) Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on biology and zoogeography. *Aqua, J Ichthyol Aquat Biol* 7:61–82.
- Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, et al. (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *J Biogeogr* 31: 1093-1106.
- Ferreira CEL, Gonçalves J, Coutinho R (2001) Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environ Biol Fishes* 353–369.
- Ferreira CEL, Luiz OJ, Feitoza BM, et al. (2009) Peixes recifais: síntese do atual conhecimento. In: Viana D, Hazin F, Souza M (eds) *Arquipélago São Pedro e São Paulo 10 anos estação científica*. SECIRM, Brasília, DF, Brasil, pp 244–250
- Floeter SR, Guimaraes R, Rocha LA, et al. (2001) Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Glob Ecol Biogeogr* 10:423–433.
- Floeter SR, Krohling W, Gasparini JL, et al. (2006) Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environ Biol Fishes* 78:147–160.
- Floeter SR, Rocha LA, Robertson DR, et al. (2008) Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J Biogeogr* 35:22–47.
- Friedlander AM, Brown E k, Jokiel PL, et al. (2003) Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs* 22:291–305.
- Froese R, Pauly D (2014) *Fishbase 2014: World Wide Web electronic publication*. www.fishbase.org, version (12/2013). Accessed 20 Aug 2014
- Gislason H (2003) The effects of fishing on non-target species and ecosystem structure and function. In: Sinclair M, Valdimarsson G (eds) *Responsible Fish. Mar. Ecosyst*. CBA International, Roma, Italy, pp 255–274
- Gratwicke B, Speight MR (2005) The relationship between fish species richness , abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J Fish Biol* 66:650–667.
- Halpin PM (2000) Habitat use by an intertidal salt-marsh fish: Trade-offs between predation and growth. *Mar Ecol Prog Ser* 198:203–214.

- Heck KL, Crowder JLB (1987) Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. In: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (eds) *Habitat Struct. Phys. Arrange*, Chapman and Hall, London, pp 281–299
- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol Evol* 23:202–210.
- Hobbs JP a, Jones GP, Munday PL, et al. (2012) Biogeography and the structure of coral reef fish communities on isolated islands. *J Biogeogr* 39:130–139.
- Holbrook SJ, Kingsford MJ, Schmitt RJ, Stephens JS (1994) Spatial and Temporal Patterns in Assemblages of Temperate Reef Fish. *Am Zool* 34:463–475.
- Holbrook SJ, Schmitt RJ (1988) The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. *Ecology* 69:125–134.
- Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, et al. (1999) Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature* 397:59–63.
- Hunter MD, Price PW (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724–732.
- Khalaf MA, Kochzius M (2002) Community structure and biogeography of shore fishes in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Helgol Mar Res* 55:252–284.
- Krajewski JP, Floeter SR (2011) Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Environ Biol Fishes* 92:25–40.
- Krajewski JP, Floeter SR, Jones GP, Leite FPP (2010) Patterns of variation in behaviour within and among reef fish species on an isolated tropical island: influence of exposure and substratum. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 91:1359–1368.
- Lubbock R, Edwards A (1981) The fishes of Saint Paul's Rocks. *J Fish Biol* 18:135–157.
- Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar Biol* 49:317–323.
- Luiz OJ, Edwards AJ (2011) Extinction of a shark population in the Archipelago of Saint Paul's Rocks (equatorial Atlantic) inferred from the historical record. *Biol Conserv* 144:2873–2881.

- Luiz OJ, Mendes TC, Barneche DR, et al. (2015) Community structure of reef fishes on a remote oceanic island (St Peter and St Paul's Archipelago, equatorial Atlantic): the relative influence of abiotic and biotic variables. *Mar. Freshw. Res.* <http://dx.doi.org/10.1071/MF14150>
- Luiz-Jr O (2005) Unusual behaviour of moray eels on an isolated tropical island (St. Paul's Rocks, Brazil). *Coral Reefs* 24:501–501.
- Luiz-Jr O, Joyeux J, Gasparini JL (2007) Rediscovery of *Anthias salmopunctatus* Lubbock & Edwards, 1981, with comments on its natural history and conservation. *J Fish Biol* 70:1283–1286.
- Macedo-Soares L, Freire AS, Muelbert J (2012) Small-scale spatial and temporal variability of larval fish assemblages at an isolated oceanic island. *Mar Ecol Prog Ser* 444:207–222.
- McCormick MI (1994) Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Mar Ecol Prog Ser* 112:87–96.
- McNamara JM, Houston AI (1986) The Common Currency for Behavioral Decisions. *Am Nat* 127:358.
- Mendes L (2007) *Ophioblennius trinitatis* (Pisces: Blennidae) from the oceanic Archipelagos of São Pedro e São Paulo, Fernando de Noronha and Atol das Rocas. *Brazilian J Oceanogr* 55:63–65.
- Menge B a. (1992) Community regulation: under what conditions are bottom-up factors important on rocky shores? *Ecology* 73:755–765.
- Minte-Vera C V, Moura RL, Francini-Filho RB (2008) Nested sampling : an improved visual-census technique for studying reef fish assemblages. *Mar Ecol Prog Ser* 367:283–293.
- Moura RL (2000) Brazilian reefs as priority for biodiversity conservation in the Atlantic Ocean. *Proc. 9th International Coral Reef Symp. Bali*, pp 917–920
- Oksanen J, Blanchet F, Kindt R (2013) Package “vegan”.
<http://cran.rproject.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Ory NC, Dudgeon D, Dumont CP, et al. (2012) Effects of predation and habitat structure on the abundance and population structure of the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Caridea) on temperate rocky reefs. *Mar Biol* 159:2075–2089. \
- Paddack MJ, Reynolds JD, Aguilar C, et al. (2009) Recent region-wide declines in caribbean reef fish abundance. *Curr Biol* 19:590–595.
- Pauly D, Christensen V, Guénette S, et al. (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418:689–695.

- Pereira-Filho GH, Amado-Filho GM, Guimarães SMPB, et al. (2011) Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, Southwestern Atlantic. *Brazilian J Oceanogr* 59:201–212.
- Pinheiro HT, Ferreira CEL, Joyeux J, et al. (2011a) Reef fish structure and distribution in a south-western Atlantic Ocean tropical island. *J Fish Biol* 79:1984–2006.
- Pinheiro HT, Mazzei E, Moura RL, et al. (2015) Fish Biodiversity of the Vitória-Trindade Seamount Chain, Southwestern Atlantic: An Updated Database. *PLoS One* 10:e0118180.
- Pinnegar JK, Polunin NVC, Francour P, et al. (2000) Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environ Conserv* 27:179–200.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reis F, Moraes F, Batista D, et al. (2012) Diet of the queen angelfish *Holocanthus ciliaris* (Pomacanthidae) in São Pedro e São Paulo Archipelago, Brazil. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 93:453–460.
- Roberts CM, McClean CJ, Veron JEN, et al. (2002) Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295:1280–1284.
- Robertson DR (2001) Population maintenance among tropical reef fishes: inferences from small-island endemics. *Proc Natl Acad Sci* 98:5667–70. d
- Rosa RS, Moura RL (1997) Visual census of reef fish community structure in the Atol das Rocas biological reserve, off Northeastern Brazil. *Proc. 8 Intematlional Coral Reef Symp.*
- Ruppert JLW, Travers MJ, Smith LL, et al. (2013) Caught in the middle: combined impacts of shark removal and coral loss on the fish communities of coral reefs. *PLoS One* 8:e74648.
- Sanches JG (1991) Catálogo dos principais peixes marinhos da República de Guiné-Bissau. Publicações avulsas do I.N.I.P, Lisboa: Instituto Nacional de Investigação das Pescas.
- Sandin SA, Vermeij MJA, Hurlbert AH (2008) Island biogeography of Caribbean coral reef fish. *Glob Ecol Biogeogr* 17:770–777.
- Soares J, Oliveira AP, Skielka UT, Servain J (2009) O ar. In: Viana D, Hazin FH V, Souza M (eds) Arquipélago São Pedro e São Paulo 10 anos estação científica. SECIRM, Brasília, pp 38–44

- Travers MJ, Newman SJ, Potter IC (2006) Influence of latitude, water depth, day v. night and wet v. dry periods on the species composition of reef fish communities in tropical Western Australia. *J Fish Biol* 69:987–1017.
- Vaske Jr T, Lessa RP, Nobrega M, et al. (2005) A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *J Appl Ichthyol* 21:75–79.
- Viana D, Hazin F V, Souza M (2009) Arquipélago São Pedro e São Paulo: 10 anos de Estação Científica. SECIRM, Brasília.
- Walker BK, Jordan LKB, Spieler RE (2009) Relationship of Reef Fish Assemblages and Topographic Complexity on Southeastern Florida Coral Reef Habitats. *J Coast Res* 10053:39–48.
- Ward P, Myers RA (2005) Shifts in Open-Ocean Fish Communities Coinciding With the Commencement of Commercial Fishing. *Ecology* 86:835–847.
- Werner E, Gilliam J (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size-structure populations. *Annu Rev Ecol Syst* 15:393–425.
- Willis TJ, Anderson MJ (2003) Structure of cryptic reef fish assemblages: relationships with habitat characteristics and predator density. *Mar Ecol Prog Ser* 257:209–221.
- Wilson SK, Graham NAJ, Polunin NVC (2007) Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Mar Biol* 151:1069–1076.
- Zar JH (1999) *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Table 3: Reef fishes of Saint Peter and Saint Paul Archipelago. Trophic categories (TC), mean and standard deviation (Mean±SD), frequency of occurrence (FO%), abundance rank among species (Abund.Rank) and occurrences on sampling stations (B= Bay, W= West and WI= Windward) in both depths range 15-25 (Station/15-25) and 25-35 (Station/25-35). Carnivore (Carniv.), Mobile invertebrate feeders (MIF), Omnivore (Omniv.), Piscivore (Pisciv.), Planktivore (Planktiv.), Sessile invertebrate feeders (SIF), Territorial herbivore (Ter.Herbiv.) and Roving herbivore (ROVH).

Families	Species	TC	Mean±SD	FO%	Abund.Rank	Station/15-25	Stations/25-35
Apogonidae	<i>Apogon americanus</i>	Planktiv.	0,02±0,07	0,85	41	-	B
Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i>	Carniv.	0,89±0,54	61,02	16	B,W,WI	B,W,WI
Blenniidae	<i>Ophioblennius trinitatis</i>	Ter. Herbiv.	4,64±3,31	80,51	5	B,W,WI	B,W,WI
Carangidae	<i>Caranghoides bartholomei</i>	Pisciv.	0,24±0,65	6,78	28	W	B,W
	<i>Caranx crysos</i>	Pisciv.	1,65±2,89	12,71	14	W	B,W,WI
	<i>Caranx latus</i>	Carniv.	0,01±0,04	0,85	45	-	WI
	<i>Caranx lugubris (S)</i>	Carniv.	3,21±3,40	48,31	7	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Caranx lugubris (L)</i>	Carniv.	1,70±1,30	55,93	13	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Elagatis bipinnulata</i>	Carniv.	0,86±1,74	8,47	18	W	B,W,WI
	<i>Seriola rivoliana</i>	Pisciv.	0,69±2,01	2,54	21	B,W	B,W
Chaenopsidae	<i>Emblemariopsis spp</i>	MIF	0,01±0,06	0,85	44	WI	-
Chaetodontidae	<i>Chaetodon striatus</i>	MIF	0,89±0,59	44,92	17	B,W,WI	B,W,WI
Dactylopteridae	<i>Dactylopterus volitans</i>	MIF	0,15±0,28	13,56	31	WI	W,WI
Diodontidae	<i>Diodon hystrix</i>	MIF	0,05±0,11	5,08	38	B	B
Holocentridae	<i>Holocentrus ascensionis</i>	MIF	0,52±0,63	24,58	24	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Myripristis jacobus</i>	Planktiv.	2,24±2,01	44,92	9	B,W,WI	B,W,WI
Kyphosidae	<i>Kyphosus sectatrix</i>	ROVH	0,35±0,57	11,02	26	B,W,WI	W,WI
Labridae	<i>Bodianus insularis</i>	MIF	0,75±0,43	46,61	20	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Clepticus brasiliensis</i>	Planktiv.	0,07±0,16	3,39	35	B,W	W,WI
	<i>Halichoeres radiatus</i>	MIF	2,39±1,01	75,42	8	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Thalassoma noronhanum</i>	Planktiv.	0,23±0,35	11,02	29	B,W,WI	W,WI

Labrisomidae	<i>Malacoctenus triangulatus</i>	MIF	1,97±1,65	51,69	12	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Starksia sluiteri</i>	MIF	0,33±0,42	19,49	27	B,W,WI	B,W,WI
Lutjanidae	<i>Lutjanus jocu</i>	Carniv.	0,07±0,17	5,08	34	W,WI	B,W,WI
Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i>	SIF	0,16±0,23	14,41	30	B,W,WI	B,W
	<i>Cantherines macrocerus</i>	SIF	0,86±0,61	41,53	19	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Canthidermis sufflamen</i>	Omniv.	2,16±2,51	16,95	10	W,WI	B,W,WI
	<i>Melichthys niger</i>	Omniv.	5,86±4,65	33,05	4	B,W,WI	B,W,WI
Muraenidae	<i>Enchelycore nigricans (S)</i>	Carniv.	0,13±0,16	12,71	32	B,W,WI	W,WI
	<i>Enchelycore nigricans (L)</i>	Carniv.	0,42±0,43	31,36	25	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Enchelycore anatina</i>	Carniv.	0,02±0,08	2,54	40	-	B
	<i>Gymnothorax funebris</i>	Carniv.	0,01±0,03	0,85	48	W	-
	<i>Gymnothorax miliaris</i>	Carniv.	0,12±0,15	11,32	33	B,W,WI	B
	<i>Muraena pavonina (S)</i>	Carniv.	1,64±1,00	73,73	15	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Muraena pavonina (L)</i>	Carniv.	3,30±1,87	92,37	6	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Muraena melanotis</i>	Carniv.	0,03±0,16	0,85	39	WI	-
Pomacanthidae	<i>Holacanthus ciliaris</i>	SIF	2,01±1,23	73,73	11	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Pomacanthus paru</i>	Omniv.	0,59±0,65	33,05	22	B,W,WI	B,W,WI
Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i>	Omniv.	10,77±5,52	85,59	3	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Chromis multilineata</i>	Planktiv.	30,18±12,10	98,31	1	B,W,WI	B,W,WI
	<i>Stegastes sanctipauli</i>	Ter. Herbiv.	15,73±6,97	94,07	2	B,W,WI	B,W,WI
Scaridae	<i>Sparisoma amplum</i>	ROVH	0,01±0,07	0,85	42	B	-
	<i>Sparissoma axillare</i>	ROVH	0,06±0,13	6,78	37	B,W,WI	B
	<i>Sparissoma frondosum</i>	ROVH	0,01±0,04	0,85	46	WI	-
Scorpaenidae	<i>Scorpaena sp.</i>	Carniv.	0,01±0,04	0,85	47	-	W
Serranidae	<i>Cephalopholis fulva</i>	Carniv.	0,01±0,05	1,69	43	WI	WI
	<i>Rypticus saponaceus</i>	Carniv.	0,57±0,42	39,83	23	WI	B,W,WI
Tripterygiidae	<i>Enneanectes smithi</i>	MIF	0,06±0,20	3,39	36	B,W,WI	-

Table 4: Pairwise comparison using permutations of the t-statistic for the significant interaction depth range by stations.

	Windward 15-25	Windward 25-35	West 15-25	West 25-35	Bay 15-25
Windward 25-35	0,2918	-	-	-	-
West 15-25	0,0075	0,7221	-	-	-
West 25-35	0,4963	0,1521	0,0075	-	-
Bay 15-25	0,2475	0,1912	0,0075	0,9020	-
Bay 25-35	0,0175	0,5065	0,2183	0,0075	0,0120

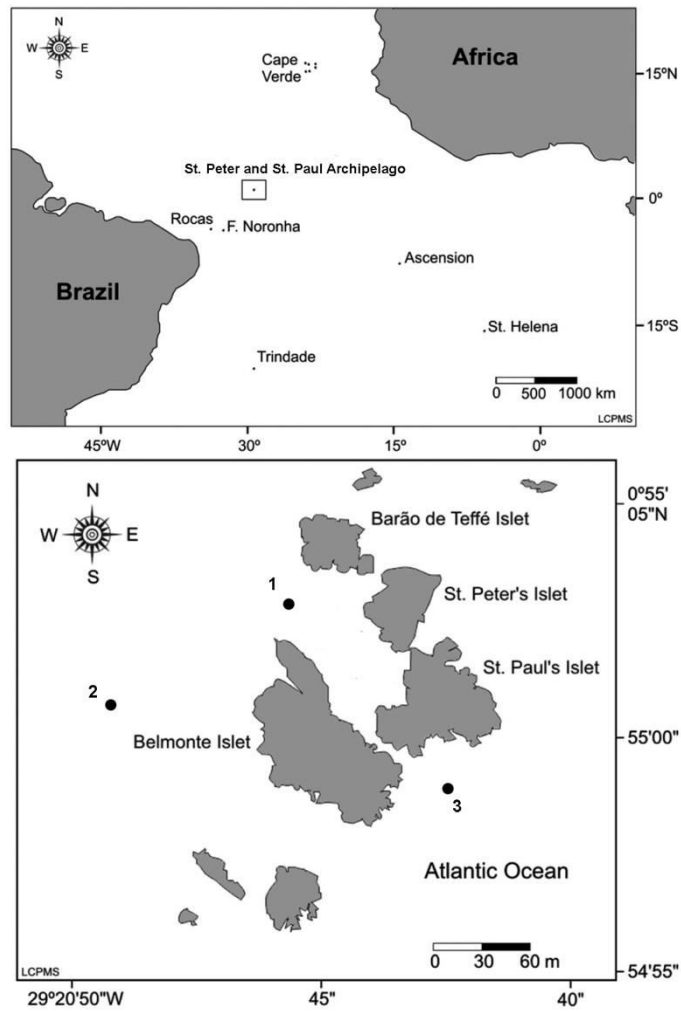


Fig. 1 Localization of Saint Peter and Saint Paul Archipelago (top) and the main islets and sampled regions (bottom). Points 1, 2 and 3 were the sampled regions Bay, West and Windward, respectively. Modified from Macedo-Soares et al. (2012) □

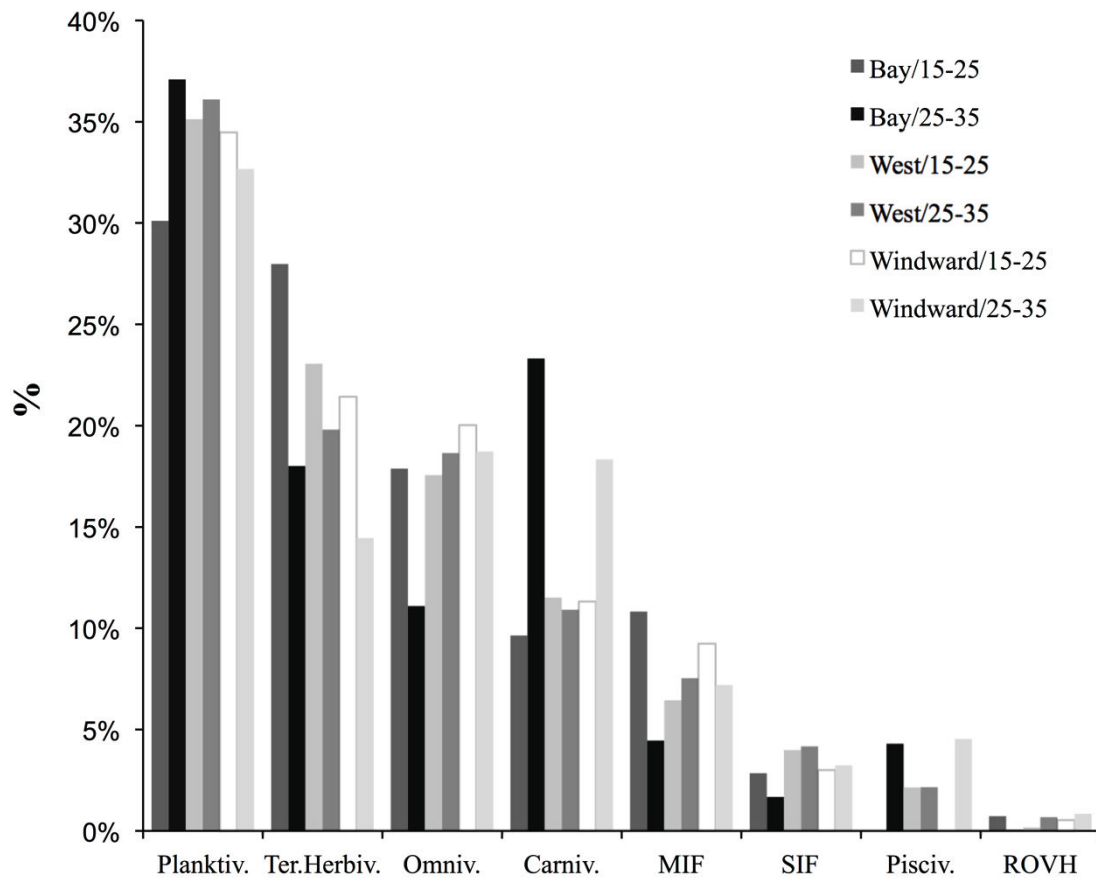


Fig. 2 Contribution (%) of each trophic category in the three stations (Bay, West, Windward) and depth ranges (15-25 and 25-35 meters). Planktivore (Plankiv.), Territorial herbivore (Ter.Herbiv.), Omnivore (Omniv.), Carnivore (Carniv.), Mobile invertebrate feeders (MIF), Sessile invertebrate feeders (SIF), Piscivore (Pisciv.), Roving herbivore (ROVH)

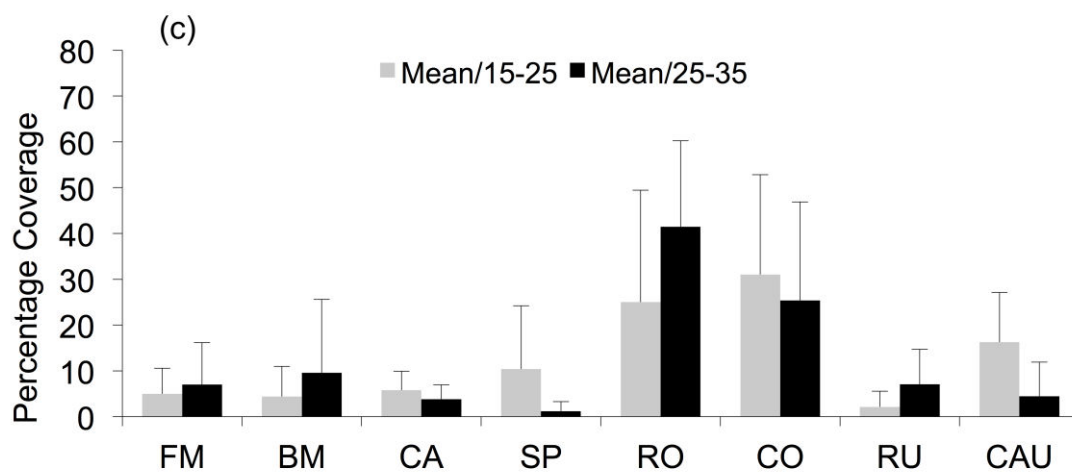
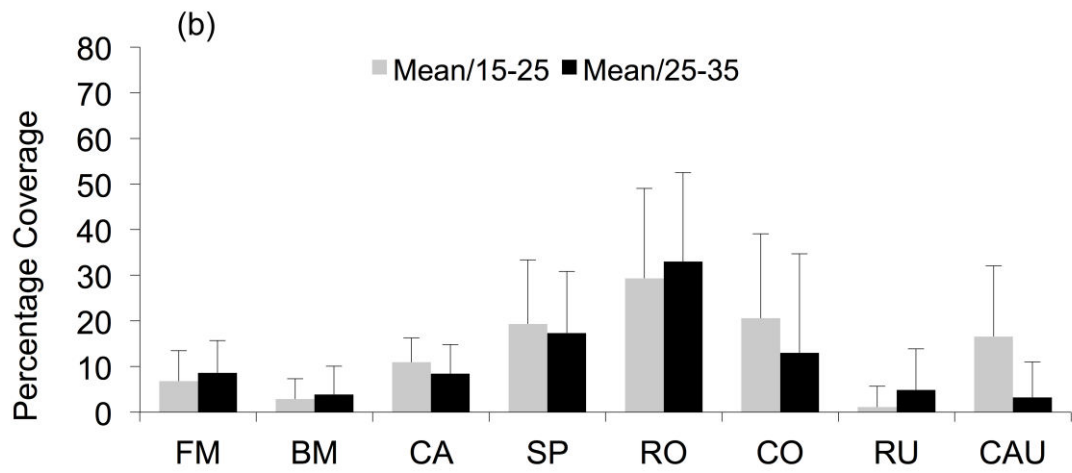
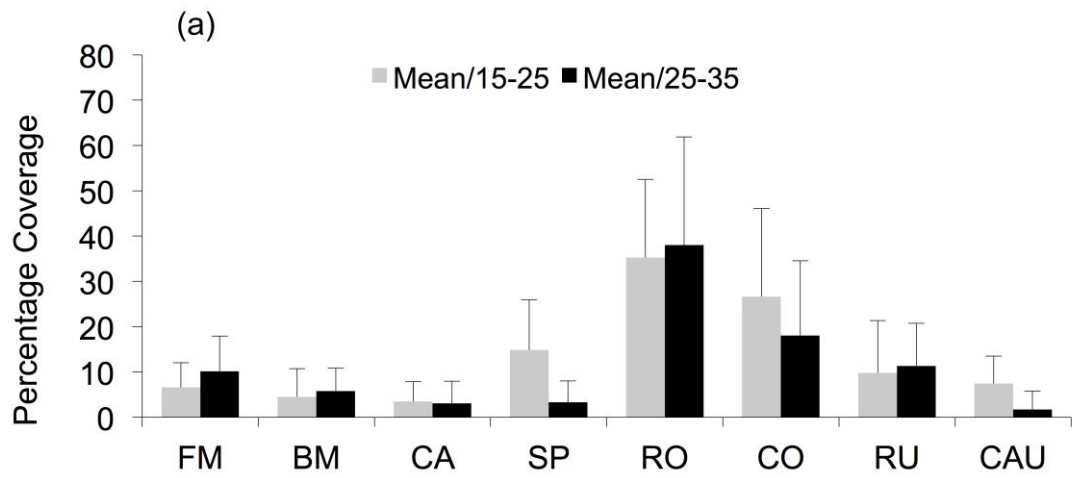


Fig. 3 Percentage coverage of substrate categories at Bay Station (a), West Station (b) and Windward Station (c). Substrate types: rocks (RO), rubbles (RU), sponges (ES), *Caulerpa racemosa*. (CAU), coral (CO), filamentous macroalgae (FM), branched macroalgae (BM), and calcareous algae (CA)

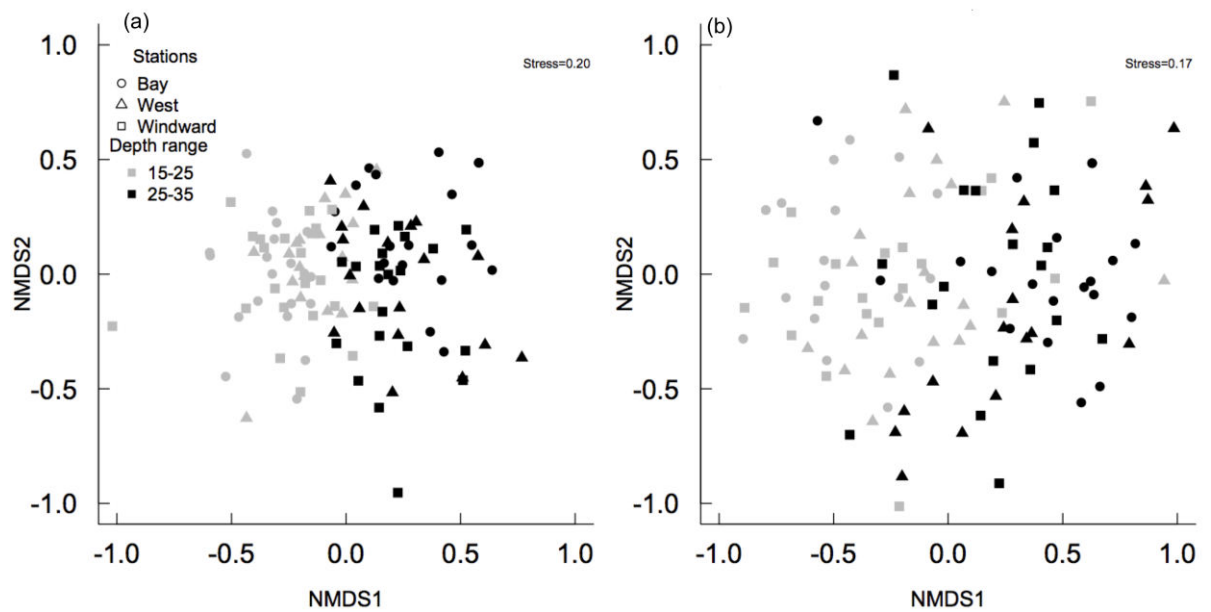


Fig. 4 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) based on fish abundance (a) and predator abundance (b) data.

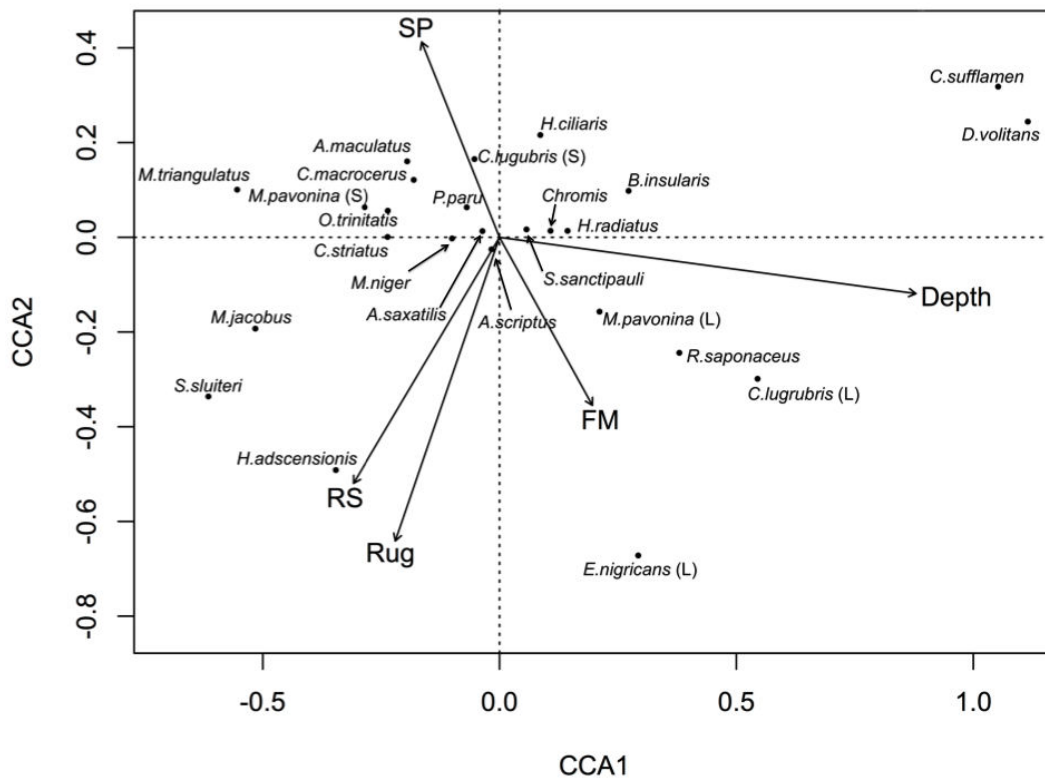


Fig. 5 Canonical correspondence analysis of fish abundance vs. habitat structure obtained from transects along the rocky shores of study sites. RS=refuge size, Rug=rugosity, FM=filamentous algae and SP=sponges

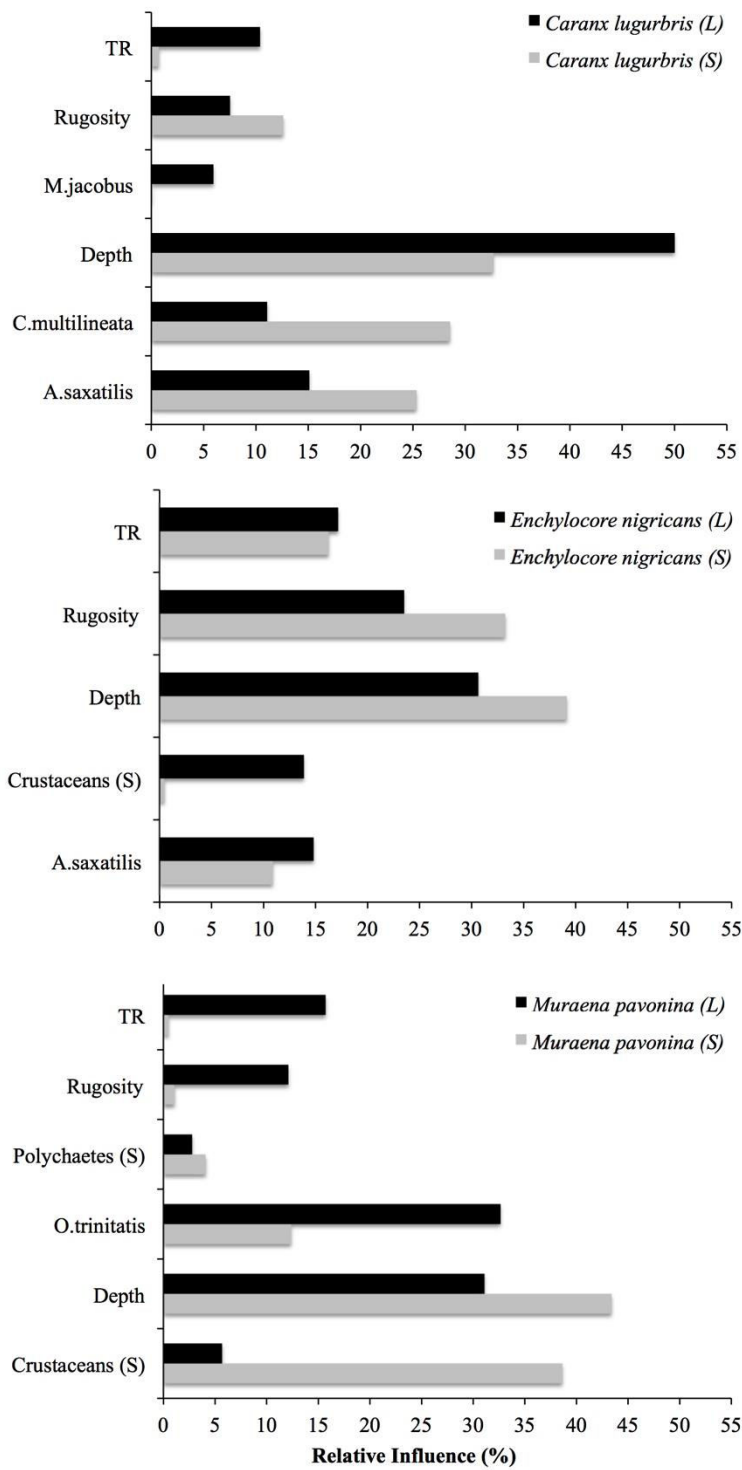


Fig. 6 Average contributions (%) of prey availability and abiotic variables predicting presence or absence of 3 focal predator species considering the size classes

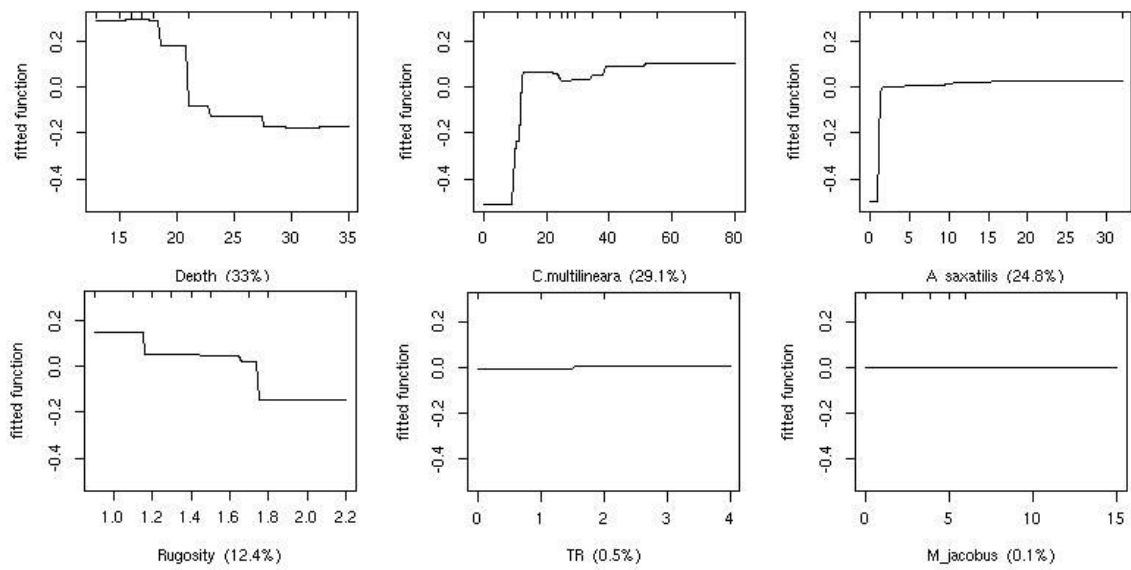


Fig. 7 Functions fitted for the predictor variables by a boosted regression trees (BRT) model relating the probability of occurrence of *Caranx lugubris* (S) to the environment. Y-axes are on the logit scale with mean zero. X-axes parameters: Depth (meters), *Chromis multilineata* (Abundance), *Abudefduf saxatilis* (Abundance) rugosity (r index), refuge size (TR) and *Myripristis jacobus* (Abundance)

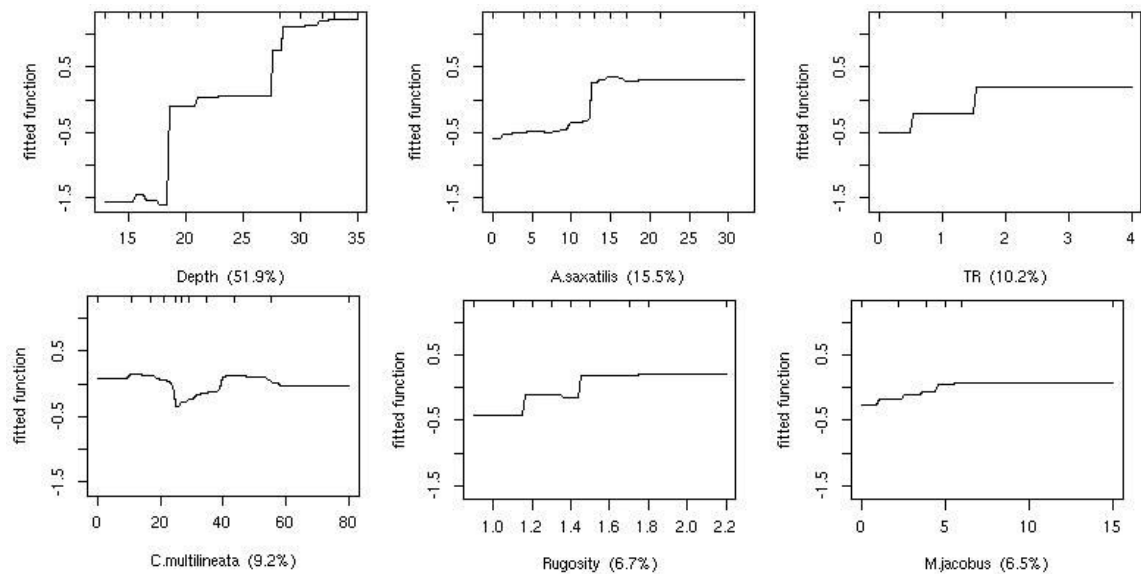


Fig. 8 Functions fitted for the predictor variables by a boosted regression trees (BRT) model relating the probability of occurrence of *Caranx lugubris* (L) to the environment. Y-axes are on the logit scale with mean zero. X-axes parameters: Depth (meters), *Abudefduf saxatilis* (Abundance), refuge size (TR), *Chromis multilineata* (Abundance), rugosity (r index) and *Myripristis jacobus* (Abundance)

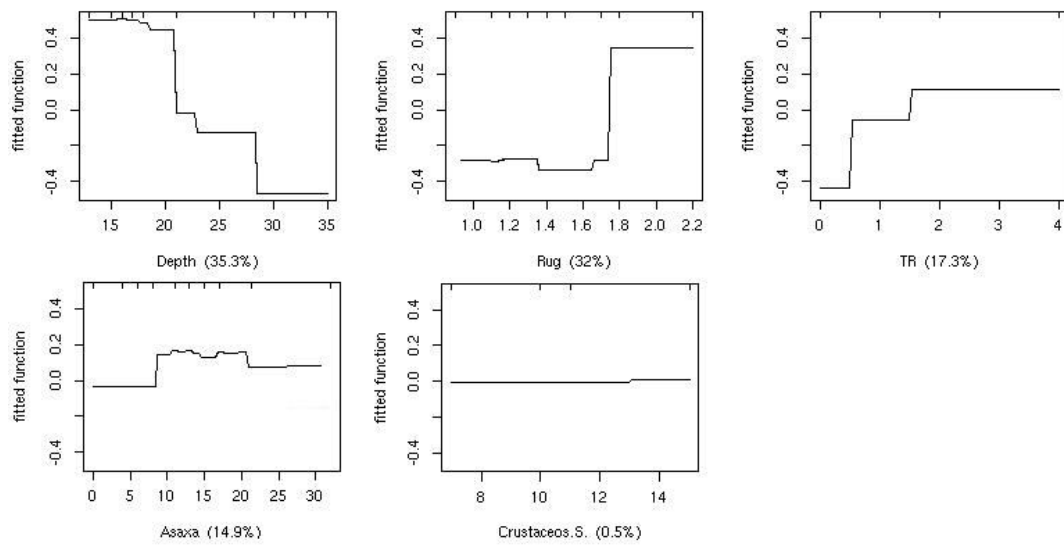


Fig. 9 Functions fitted for the predictor variables by a boosted regression trees (BRT) model relating the probability of occurrence of *Enchelycore nigricans* (S) to the environment. Y-axes are on the logit scale with mean zero. X-axes parameters: Depth (meters), rugosity (r index), refuge size (TR), *Abudefduf saxatilis* (Abundance) and Crustaceans (richness)

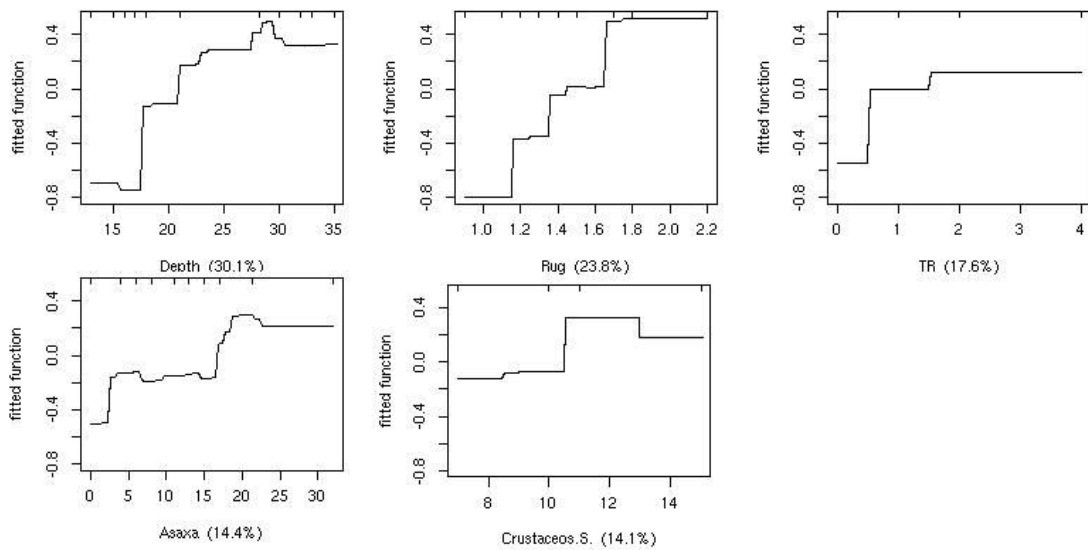


Fig. 10 Functions fitted for the predictor variables by a boosted regression trees (BRT) model relating the probability of occurrence of *Enchelycore nigricans* (L) to the environment. Y-axes are on the logit scale with mean zero. X-axes parameters: Depth (meters), rugosity (r index), refuge size (TR), *Abudefduf saxatilis* (Abundance) and Crustaceans (richness)

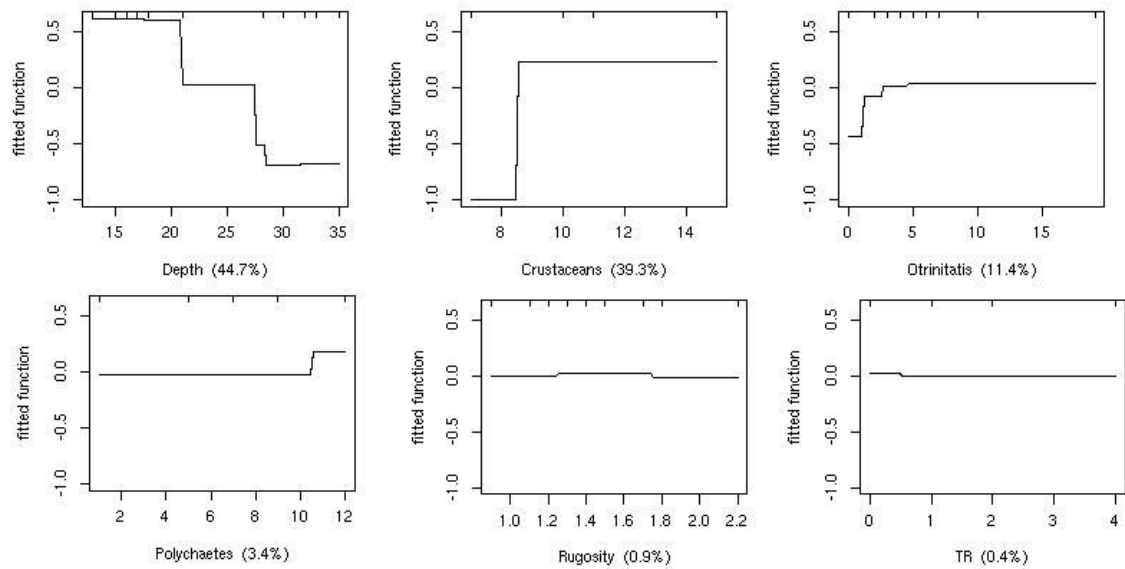


Fig. 11 Functions fitted for the predictor variables by a boosted regression trees (BRT) model relating the probability of occurrence of *Muraena pavonina* (S) to the environment. Y-axes are on the logit scale with mean zero. X-axes parameters: Depth (meters), Crustaceans (richness), *Ophioblennius trinitatis* (Abundance), Polychaetes (richness), rugosity (r index) and refuge size (TR)

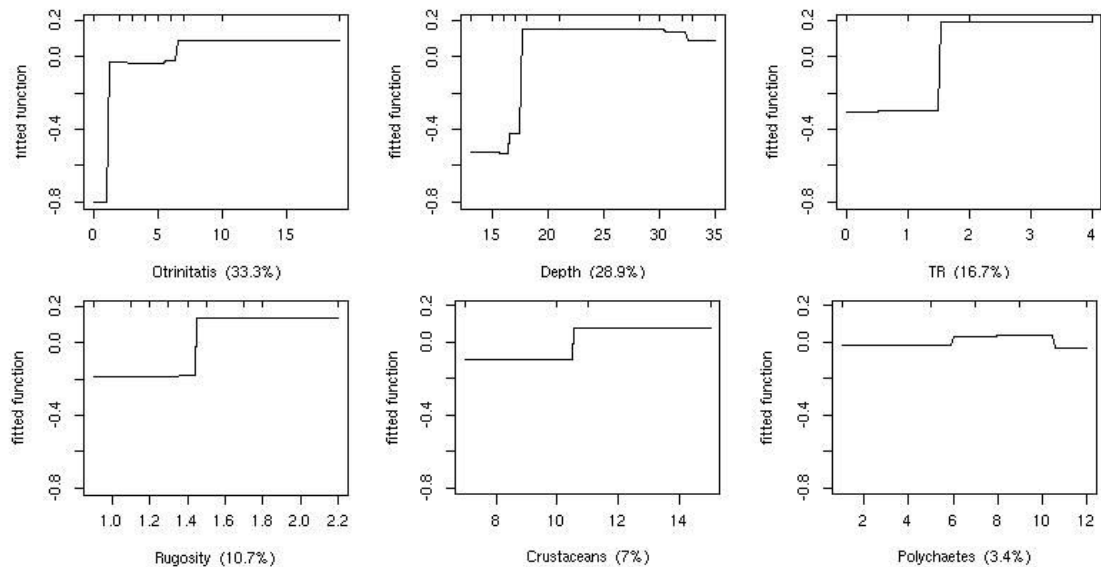


Fig. 12 Functions fitted for the predictor variables by a boosted regression trees (BRT) model relating the probability of occurrence of *Muraena pavonina* (L) to the environment. Y-axes are on the logit scale with mean zero. X-axes parameters: *Ophioblennius trinitatis* (Abundance), Depth (meters), refuge size (TR), rugosity (r index), Crustaceans (richness) and Polychaetes (richness)

Appendices

Table 1: Numeric percentage (NP%) of the number of prey items and frequency of occurrence (FO) for each kind of prey. NP% calculated excluding individuals with empty stomachs.

Preys	Black jack (n=56)		Mulatto conger (n=18)		Whitespot moray (n=64)	
	NP%	FO	NP%	FO	NP%	FO
Polychaete	0	0	0	0	15	9
Small pelagic crustaceans	76	25	0	0	0	0
Crabs	0	0	13	6	19	11
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	0	0	0	0	2	2
Family Exocoetidae	1	4	0	0	4	3
<i>Myripristis jacobus</i>	1	4	0	0	0	0
<i>Abudefduf saxatilis</i>	1	2	25	11	0	0
<i>Chromis ssp.</i>	1	4	0	0	0	0
Non identified fish	10	30	13	6	17	13
Non identified	11	48	50	38	44	38
Empty stomachs (%)	33		55		48	

Table 2: Ephibenthic fauna identified for each sampling station (Bay, West and Windward) and depth ranges (15-25 and 25-35 meter)

	Bay		West		Windward	
Depth Range	Polychaetes	Crustaceans	Polychaetes	Crustaceans	Polychaetes	Crustaceans
15-25	Branchiosyllis sp. 1	<i>Ampithoe sp.1</i>	Chaetopteridae	<i>Stenetrium sp.</i>	<i>Branchiosyllis sp. 1</i>	<i>Calozodion sp.</i>
	Chaetopteridae	<i>Calozodion sp.</i>	<i>Branchiosyllis sp. 1</i>	<i>Ampithoe sp.1</i>	<i>Linopherus canariensis</i>	<i>Caprella sp.</i>
	Eusyllis lamelligera	<i>Carpias sp.</i>	<i>Timarete punctata</i>	<i>Carpias sp.</i>	<i>Lumbrineris sp.</i>	<i>Carpias sp.</i>
	Filograna sp.	<i>Ceradocus sp.</i>	<i>Lumbrineris sp.</i>	<i>Cymadusa sp.1</i>	<i>Lysidice sp.</i>	<i>Cymadusa sp. 2</i>
	Odontosyllis sp. 1	<i>Cymadusa sp. 1</i>	<i>Nicidion sp.</i>	<i>Elasmopus sp.</i>	<i>Nicidion sp.</i>	<i>Cymadusa sp.1</i>
	<i>Opisthosyllis brunnea</i>	<i>Cymadusa sp. 2</i>	<i>Timarete punctata</i>	<i>Leucothoe sp.</i>	<i>Timarete punctata</i>	<i>Elasmopus sp.</i>
	<i>Syllis sp. 1</i>	<i>Elasmopus sp.</i>		<i>Mithrax sp.</i>		<i>Leucothoe sp.</i>
	<i>Syllis sp. 2</i>	<i>Globosolembos sp.</i>		<i>Protohyale macrodactyla</i>		<i>Protohyale macrodactyla</i>
	<i>Timarete punctata</i>	<i>Leptochelia sp.</i>		<i>Quadrimeaera sp. 1</i>		<i>Stenetrium sp.</i>
		<i>Leucothoe sp.</i>		<i>Stenothoe sp.</i>		<i>Stenothoe sp.</i>
	<i>Maera sp.</i>		<i>Synalpheus sp.</i>			
	<i>Quadrimeaera sp. 1</i>					
	<i>Stenetrium sp.</i>					
	<i>Stenothoe sp.</i>					
	<i>Synalpheus sp.</i>					
25-35	<i>Lumbrineris sp.</i>	<i>Ampithoe sp.1</i>	<i>Nicidion sp.</i>	<i>Elasmopus sp.</i>	<i>Branchiosyllis sp. 1</i>	<i>Carpias sp.</i>
	<i>Lysidice sp.</i>	<i>Carpias sp.</i>		<i>Stenothoe sp.</i>	Capitellidae	<i>Ceradocus sp.</i>
	<i>Branchiosyllis sp. 1</i>	<i>Ceradocus sp.</i>		<i>Quadrimeaera sp. 1</i>	Chaetopteridae	<i>Cymadusa sp. 1</i>
	<i>Timarete punctata</i>	<i>Cymadusa sp. 1</i>		<i>Cymadusa sp. 1</i>	<i>Linopherus canariensis</i>	<i>Cymadusa sp. 2</i>
	<i>Nicidion sp.</i>	<i>Elasmopus sp.</i>		<i>Cymadusa sp. 2</i>	<i>Lumbrineris sp.</i>	<i>Elasmopus sp.</i>
	<i>Syllis sp. 1</i>	<i>Globosolembos sp.</i>		<i>Caprella sp.</i>	<i>Lysidice sp.</i>	<i>Leucothoe sp.</i>
	<i>Syllis sp. 2</i>	<i>Maera sp.</i>		<i>Carpias sp.</i>	<i>Malmgreniella sp.</i>	<i>Mithrax sp.</i>
	<i>Filograna sp.</i>	<i>Mithrax sp.</i>			<i>Nicidion sp.</i>	<i>Protohyale macrodactyla</i>
		<i>Quadrimeaera sp. 1</i>			<i>Opisthosyllis brunnea</i>	<i>Quadrimeaera sp. 1</i>
		<i>Stenothoe sp.</i>			<i>Syllis corallicola</i>	<i>Stenothoe sp.</i>
	<i>Synalpheus sp.</i>			<i>Syllis garciai</i>	<i>Synalpheus sp.</i>	
				<i>Timarete punctata</i>		
				<i>Trypanosyllis zebra</i>		

8 Apêndice 4: Lista de espécies de invertebrados

Tabela 1: Lista de famílias e espécies de poliquetas coletados entre 15 e 35 metros de profundidade no Arquipélago São Pedro e São Paulo

Família	Espécie	Abundância
Amphinomidae	<i>Linopherus canariensis</i>	51
Capitelidae		2
Chaetopteridae		17
Cirratulidae	<i>Timarete punctata</i>	568
	<i>Eunice sp</i>	4
Eunicidae	<i>Lycidise sp.</i>	4
	<i>Nicidion sp.</i>	17
Lumbrineridae	<i>Lumbrineris sp</i>	17
Polynoidae	<i>Malmgreniella sp</i>	5
Serpulidae	<i>Filograna sp.</i>	2
	<i>Branchiosyllis sp. 1</i>	83
	<i>Eusyllis lamelligera</i>	1
	<i>Odontosyllis sp. 1</i>	1
	<i>Opisthosyllis cf. brunnea</i>	12
Syllidae	<i>Syllis corallicola</i>	13
	<i>Syllis garciai</i>	1
	<i>Syllis sp. 1</i>	6
	<i>Syllis sp. 2</i>	3
	<i>Trypanosyllis zebra</i>	2

Tabela 2: Lista de famílias e espécies de crustáceos coletados entre 15 e 35 metros de profundidade no Arquipélago São Pedro e São Paulo

Família	Espécies	Abundância
Alpheidae	<i>Synalpheus sp.</i>	54
Amphitoidae	<i>Ampithoe sp. 1</i>	12
	<i>Cymadusa sp. 1</i>	139
Aoridae	<i>Globosolembos sp.</i>	8
Caprellidae	<i>Caprella sp.</i>	3
Hyalidae	<i>Protohyale macrodactyla</i>	18
Leptocheliidae	<i>Leptochelia sp.</i>	15
Leucothoidae	<i>Leucothoe sp.</i>	2
	<i>Ceradocus sp.</i>	4
Maeridae	<i>Elasmopus sp.</i>	352
	<i>Quadrimaera sp.</i>	41
	<i>Maera sp.</i>	2
Majidae	<i>Majidae gen. sp (Jovem)</i>	1
	<i>Mithrax sp.</i>	13
Metapseudidae	<i>Calozodion sp.</i>	48
Stenetriidae	<i>Stenetrium sp.</i>	20
	<i>Carpias sp.</i>	91
Stenothoidae	<i>Stenothoe sp.</i>	33
Xanthidae	<i>Xanthidae gen. sp.</i>	1

Tabela 3: Lista de famílias e espécies de equinodermos coletados entre 15 e 35 metros de profundidade no Arquipélago São Pedro e São Paulo.

Famílias	Espécies	Abundância
Amphiuridae	<i>Amphipholis squamta</i>	5
Ophiactidae	<i>Ophiactis lymani</i>	24
	<i>Ophiactis savignyi</i>	5

Tabela 4: Lista de famílias e espécies de moluscos coletados entre 15 e 35 metros de profundidade no Arquipélago São Pedro e São Paulo

Família	Espécies	Abundância
Volvatellidae	<i>Ascobulla sp.</i>	8
Cavoliniidae	<i>Cavolinia sp.</i>	7
Cylindrobullidae	<i>Cylindrobulla sp.</i>	6
Plakobranchidae	<i>Elysia ornata</i>	1
Fissurellidae	<i>Fisserela sp.</i>	2
	<i>Fissurela mesoatlantica</i>	14
Cystiscidae	<i>Gibberula sp</i>	299
Buccinidae	<i>Pisania pusio</i>	16
Vermetidae	<i>Thylaeodus equatorialis</i>	2
Columbellidae	<i>Zafrona macronata</i>	2
Bivalvia		18
Gastropoda		22