

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Plasticidade do nicho ecológico de peixes em ambientes  
entremarés**

Juliana Martins de Andrade

Vitória, ES

Maior, 2019

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

# **Plasticidade do nicho ecológico de peixes em ambientes entremarés**

**Juliana Martins de Andrade**

Orientador: Dr. Jean-Christophe Joyeux

Co-orientador: Dr. Ryan Carlos de Andrades

**Dissertação submetida ao Programa de Pós-  
Graduação em Ciências Biológicas (Biologia  
Animal) da Universidade Federal do  
Espírito Santo como requisito parcial para  
a obtenção do grau de Mestre em Biologia  
Animal**

Vitória, ES

Maio, 2019

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

---

A553p Andrade, Juliana Martins, 1993-  
Plasticidade do nicho ecológico de peixes em ambientes entremarés / Juliana Martins Andrade. - 2019.  
44 f. : il.

Orientador: Jean-Christophe Joyeux.

Coorientador: Ryan Carlos Andrades.

Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Ecologia. 2. Ictiologia. 3. Biologia marinha. 4. Nicho (Ecologia). 5. Morfologia (Animal). I. Joyeux, Jean-Christophe. II. Andrades, Ryan Carlos. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. IV. Título.

CDU: 57

---



## **Agradecimentos**

Agradeço aos meus pais e meus irmãos pelo apoio e compreensão pelos meses ausentes enquanto estive em Trindade.

Aos meus orientadores, Jean e Ryan, pela orientação e pelos ensinamentos transmitidos, pela amizade, pela paciência, pela disponibilidade e pela ajuda ao longo do tempo que permaneci no laboratório.

Aos amigos do Ictiolab (Laboratório de ictiologia), Gabriel, Caio, Larissa, Kathi, Juliana, Thais, Thayane, Rebeka e todos aqueles que me ajudaram no trabalho e foram companheiros em momentos de descontração. A Julia que me ajudou muito no processamento das amostras.

Aos membros da banca Raphael Macieira e Ana Carolina Mazzuco e aos suplentes Ciro Vilar e Anderson Batista por aceitarem o convite.

A Ryan Andrades, Raphael Macieira, João Luiz Gasparini, Kendall D. Clements e Carlos E. L. Ferreira por fornecerem as fotos dos peixes para as figuras.

Aos professores do PPGBAN por todos os ensinamentos passados durante o curso.

À CAPES pela bolsa concedida, à FAPES e ao Protrindade (Programa de pesquisa científica da ilha da Trindade - CNPq) pelo financiamento que possibilitou a realização do trabalho.

## Sumário

<b>Lista de Tabelas .....</b>	<b>7</b>
<b>Lista de Figuras.....</b>	<b>8</b>
<b>I. Resumo .....</b>	<b>10</b>
<b>II. Introdução.....</b>	<b>11</b>
<b>III. Material e Métodos .....</b>	<b>14</b>
<b><i>III.i. Área de estudo .....</i></b>	<b>14</b>
<b><i>III.ii. Amostragem .....</i></b>	<b>15</b>
<b><i>III.iii. Processamento e análise de dados .....</i></b>	<b>16</b>
<b>IV. Resultados .....</b>	<b>19</b>
<b><i>IV.i. Variação ontogenética do nicho isotópico .....</i></b>	<b>19</b>
<b><i>IV.ii. Amplitude e sobreposição do nicho isotópico .....</i></b>	<b>20</b>
<b><i>IV.iii. Amplitude do nicho funcional .....</i></b>	<b>21</b>
<b><i>IV.iv. Variação dos traços funcionais entre grupos tróficos .....</i></b>	<b>21</b>
<b>V. Discussão .....</b>	<b>24</b>
<b><i>V.i. Variação de nicho funcional e nicho isotópico .....</i></b>	<b>24</b>
<b><i>V.ii. MINV: Gobídeos x Labrídeos .....</i></b>	<b>28</b>
<b><i>V.iii. Considerações finais.....</i></b>	<b>29</b>
<b>VI. Referências.....</b>	<b>31</b>
<b><i>VII.i. Variação dos Traços funcionais detalhados.....</i></b>	<b>36</b>
<b><i>VII.ii. Figuras e Tabelas Suplementares.....</i></b>	<b>39</b>

## Lista de Tabelas

**Tabela 1:** Tamanhos limites para cada classe de tamanho (pequenos e grandes) de cada espécie, seus grupos tróficos correspondentes, os tamanhos máximos e mínimos reportados em poças de maré e o tamanho máximo encontrado da espécie, todos em milímetros (Pimentel et al. 2018; Heck & Weinstein 1989). 1 Espécie da ilha, 2 espécie da costa. .... 16

**Tabela 2:** Lista das 10 características funcionais que foram calculadas utilizando as medidas da Figura 3, associadas a locomoção, hábito alimentar e aquisição de presas (Macieira 2013; Zhao et al. 2014). <sup>A</sup> característica relacionada a alimentação, <sup>L</sup> característica relacionada a locomoção e uso de habitat. .... 18

**Tabela 3:** Resultados do teste de Mann-Whitney testando a diferença entre as assinaturas de  $\delta^{15}\text{N}$  e  $\delta^{13}\text{C}$  entre indivíduos grandes e pequenos. NS = p não significativo, <sup>1</sup> espécie da ilha, <sup>2</sup> espécie da costa. .... 19

**Tabela 4:** Valores das amplitudes de nicho isotópico (TA) de indivíduos pequenos (P) e grandes (G) de cada espécie e valores das áreas sobrepostas entre as elipses das duas classes de tamanho (SOB). 1 espécie de ilha, 2 espécie da costa. \* Maiores valores em negrito. .... 20

**Tabela 5:** Coeficientes de correlação dos traços funcionais do eixo 1 e as áreas dos nichos funcionais (Hull Area) das duas classes de tamanho (P = indivíduos pequenos; G = indivíduos grandes). Em negrito os valores fortemente correlacionados com o eixo 1 ( $r > 0,7$ ). 1 espécie da ilha, 2 espécie da costa. \*Maiores valores em negrito. Os sinais negativos indicam a direção correlacionada com os indivíduos pequenos. .... 23

## Material Suplementar

**Tabela S1:** Número de indivíduos (N) utilizados para análise de ecomorfologia funcional para cada classe de tamanho de cada espécie. Média e tamanho máximo e mínimo (CT) dos indivíduos analisados são fornecidos para cada fase ontogenética (P = pequenos; G = grandes). 1 espécie da ilha, 2 espécie da costa. .... 43

**Tabela S2:** Número de indivíduos (N) utilizados para análise de isótopos estáveis para cada classe de tamanho de cada espécie. Médias e tamanhos máximos e mínimos (CT) e as médias e máximos e mínimos das assinaturas de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos indivíduos analisados são fornecidos. 1 espécie da ilha, 2 espécie da costa. .... 44

## Lista de Figuras

**Figura 1:** Localização das áreas de estudo na costa do Brasil. ES = Praia dos Castelhanos (Espírito Santo) e TR = Ilha da Trindade. .... 14

**Figura 2:** Medidas morfológicas em espécie modelo *Labrisomus nuchipinnis*. (A) Vista lateral com as medidas de SL = comprimento padrão, Ed = diâmetro do olho, Eh = altura do olho, Hd = altura da cabeça, PFi = altura da inserção da nadadeira peitoral, PFb = altura do corpo em relação a inserção da nadadeira peitoral, PFl = comprimento da nadadeira peitoral, PFd = altura da nadadeira peitoral, CPd = altura do pedúnculo caudal e CFd = altura da nadadeira caudal, Bd = altura do corpo. (B) Vista frontal evidenciando as medidas de Bw = largura, Md = altura da boca e Mw = largura da boca. .... 17

**Figura 3:** Modelo conceitual de mudança de nichos ecológicos em diferentes fases da vida de espécies de entremarés recifais. As posições dos peixes na figura correspondem ao nicho de cada classe de tamanho relacionado às setas. As setas da esquerda representam as assinaturas de  $\delta^{15}\text{N}$ , as setas da direita representam os tipos de características separam os nichos funcionais e as setas da base representam as assinaturas de  $\delta^{13}\text{C}$ . .... 24

## Material suplementar

**Figura S1:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de MCAR. (○) indivíduos pequenos, (◉) indivíduos grandes. Nos gráficos b e e: (●●) indivíduos da Ilha da Trindade, (○○) indivíduos de Anchieta. (a) *L. nuchipinnis* da Ilha da Trindade, (b) *L. nuchipinnis*, (c) *L. nuchipinnis* de Anchieta, (d e e) *S. plumieri*. Fotos: João Luiz Gasparini e Raphael Macieira. .... 39

**Figura S2:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de MINV. (○) indivíduos pequenos, (◉) indivíduos grandes. Nos gráficos b, d, f e h: (●●) indivíduos da Ilha da Trindade, (○○) indivíduos de Anchieta. (a e b) *T. noronhanum*, (c e d) *H. penrosei*, (e e f) *B. geminatus*, (g e h) *B. soporator*. Fotos: Raphael Macieira e Ryan Andrades. .... 40

**Figura S3:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de OMNI. (○) indivíduos pequenos, (◉) indivíduos grandes. Nos gráficos b e e:

(●●) indivíduos da Ilha da Trindade, (○○) indivíduos de Anchieta. (a) *A. saxatilis* da Ilha da Trindade, (b) *A. saxatilis*, (c) *A. saxatilis* de Anchieta, (d) *S. fuscus* trindadensis, (e) *Stegastes* spp., (f) *S. fuscus*. Fotos: Ryan Andrades e Raphael Macieira .....41

**Figura S4:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de THER e RHER. (○) indivíduos pequenos, (○) indivíduos grandes. Nos gráficos b, d e f: (●●) indivíduos da Ilha da Trindade, (○○) indivíduos de Anchieta. (a e b) *Entomacrodus* sp., (c e d) *O. trinitatis*, (e e f) *S. axillare*. Fotos: Ryan Andrades, Kendall D. Clements e Carlos E. L. Ferreira. ....42

## I. Resumo

Para investigar a plasticidade do nicho ecológico ao longo da ontogenia em peixes do entremarés foi estudada a ecologia trófica e funcional em diferentes fases de vida da ictiofauna em recifes do entremarés continental e insular. Foram selecionados sete *taxa* representativos em abundância, de cada local, pertencentes a grupos tróficos diferentes, divididos em macrocarnívoros (MCAR), comedores de invertebrados móveis (MINV), onívoros (OMNI), herbívoros territoriais (THER) e herbívoros errantes (RHER). Cada espécie foi dividida em duas classes de tamanho (pequeno e grande porte) para investigar a variação do nicho ecológico intraespecífico. As assinaturas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) foram analisadas utilizando o modelo SIBER para obtenção dos nichos isotópicos, bem como a análise de ecomorfologia funcional foi feita para determinar o nicho funcional e como a morfologia variou durante o crescimento. Os nichos funcionais das classes de tamanho são separados em todas as espécies, enquanto que a variação dos nichos isotópicos são dependentes grupo trófico, hábito de vida, comportamento e ambiente. A morfologia e os hábitos alimentares são fatores essenciais que direcionam a variação ontogenética de nicho de diferentes formas entre grupos tróficos, mas não são suficientes para determinar o nicho ocupado em cada fase ontogenética. Fatores como comportamento e habitat também exercem influência sobre a variação de nicho, reduzindo a competição intraespecífica.

**Palavas-chave:** Poça de maré, Ilha da Trindade, relações ecológicas, nicho trófico.

## II. Introdução

O estudo do nicho ecológico é importante para o entendimento das relações ecológicas existentes na comunidade e dos recursos em condições ambientais requeridas para cada espécie. O ecossistema natural é sensível a alterações antrópicas que podem interferir na estrutura demográfica populacional de ambientes marinhos e, conseqüentemente, as relações ecológicas existentes na comunidade (Rudolf & Rasmussen 2013). Mudanças de tamanho na estrutura populacional de predadores e de consumidores basais (e.g., herbívoros) podem alterar a biomassa de espécies de outros níveis tróficos, gerando cascatas tróficas (Bascompte et al. 2005; Shackell et al. 2010).

Variações ontogenéticas de nicho ocorrem na maioria das espécies animais por consequência do aumento do tamanho corporal, das mudanças de comportamento, dos métodos de forrageio e do uso de habitat, devido à redução do risco de predação e à competição inter e intraespecífica (Nakazawa 2015; Sánchez-Hernández et al. 2016; Sánchez-Hernández et al. 2018). Esses fatores podem alterar padrões do uso de recursos, conseqüentemente reduzindo a competição intraespecífica (Werner & Gilliam 1984; Nakazawa 2015). As fases ontogenéticas de uma espécie que consomem presas distintas, interferem de formas diferentes na dinâmica do ecossistema (Rudolf & Rasmussen 2013; Nakazawa 2015). Deste modo, formam subpopulações ecologicamente distintas permitindo a coexistência de indivíduos de classes de tamanho diferentes no mesmo habitat (Sánchez-Hernández et al. 2018). No entanto, a maioria dos estudos negligencia a variação de tamanho das espécies e como cada fase ontogenética pode influenciar a estrutura da comunidade de diferentes formas (Werner & Gilliam 1984; Nakazawa 2015), incluindo comunidades em recifes entremarés.

Poças de maré são ambientes dinâmicos por sofrerem influência direta do nível da maré sendo assim, considerados estressantes por apresentarem elevada variação físico-química (e.g., temperatura, pH e salinidade), principalmente nas regiões próximas ao supralitoral (Horn et al. 1999; Macieira & Joyeux 2011; Mendonça et al. 2018). Poças de maré formadas por substrato consolidado são caracterizadas por serem ricas em algas e invertebrados e sua estrutura física complexa, em comparação com ambientes de substrato inconsolidado, fornece abrigo e alimento para diversas espécies (Horn et al. 1999; White et al. 2015). Desta forma, são ambientes amplamente utilizados por assembleias de peixes, tanto na costa quanto em ilhas oceânicas. As poças de maré de regiões costeiras são consideradas produtivas, pois recebem aporte de nutrientes de

ambientes terrestres e aquáticos adjacentes (e.g., estuários) e por meio de processos oceanográficos (e.g., ressurgência) (Carvalho 2008; Jaquemet & Mcquaid 2008; Mancini & Bugoni 2014). Por outro lado, poças de maré de ilhas oceânicas tendem a apresentar uma produtividade menor, comparada à região costeira (Mancini & Bugoni 2014). Ilhas isoladas não recebem aporte de nutriente continental, e sua formação mais recente contribui para a menor biodiversidade comparada a regiões costeiras (Losos & Ricklefs 2009; Pinheiro et al. 2017). Deste modo, a diferença da diversidade entre habitat costeiro e insular pode influenciar na variação ontogenética de nicho, visto que o número de competidores pode determinar a expansão ou estreitamento do nicho (Costa et al. 2008; Barrett et al. 2014).

A disponibilidade de abundante recurso alimentar e proteção contra predadores fornecidas pelas poças de maré e seu uso como berçário resulta em populações com indivíduos de tamanhos diferentes coexistindo no ambiente (Davis et al. 2012; Dias et al. 2016). A mudança ontogenética da dieta pode ocorrer devido à mudanças morfológicas ao longo o crescimento dos indivíduos que, por conseguinte, alteram seus traços funcionais e hábitos ecológicos, assim como a dinâmica do ecossistema (Zhao et al. 2014; Cardozo-Ferreira et al. 2018). No entanto, esses aspectos da ecologia trófica foram pouco estudados utilizando ferramentas como isótopos estáveis e ecomorfologia funcional, e estudos empregando uma abordagem conjunta de tais métricas, as quais estão diretamente interligadas no que diz respeito a variação ontogenética de nicho, são incipientes (e.g., Zhao et al. 2014). Isótopos estáveis permitem que o ciclo de elementos químicos na natureza seja traçado, assim, mostrando como ocorre o fluxo de matéria e energia na cadeia trófica através das assinaturas isotópicas de carbono e nitrogênio (Fry 2006; West et al. 2006). Isótopos de carbono e nitrogênio (indicativos do uso dos recursos e do nível trófico ocupado, respectivamente) mostram as relações ecológicas existentes na comunidade e a amplitude de nicho ocupado por determinada espécie ou grupo (Fry 2006; Newsome et al. 2007). A análise de ecomorfologia funcional determina quais traços funcionais são mais característicos em determinada espécie ou grupo e como essas características morfológicas influenciam nas interações ecológicas das espécies/grupos com o ecossistema (Dumay et al. 2004; Cardozo-Ferreira et al. 2018). Cada traço funcional está relacionado a formas de aquisição de alimento e/ou formas de locomoção e uso de habitat (Villéger et al. 2010).

A diferença morfológica entre fases de vida distintas de populações pode interferir no tipo de presa que tem a capacidade de ingerir e a forma com que interagem com o meio, influenciando o deslocamento e o tamanho da área de forrageamento. Com o aumento do tamanho corporal, espécies carnívoras geralmente passam a consumir presas maiores em função de mudanças morfológicas, como o aumento da área da boca (Linde et al. 2004; Cocheret De La Morinière et al. 2003; Artero et al. 2015; Sánchez-Hernández et al. 2018), dessa forma, espera-se que a variação da dieta influencie a diferenciação do nicho isotópico entre fases ontogenéticas diferentes devido a mudanças funcionais em características de aquisição de alimento. Do contrário, espécies herbívoras em geral não alteram o tipo de alimento consumido durante a ontogenia (Vaslet et al. 2015), portanto, espera-se a sobreposição do nicho isotópico entre fases ontogenéticas e a morfologia distinta em relação a características locomotoras devido ao aprimoramento das nadadeiras (Wainwright et al. 2002). Onívoros podem variar parcialmente o tipo de presa, aumentando ou reduzindo as proporções de matéria vegetal ou animal da dieta com o crescimento (Davis et al. 2011; Davis et al. 2012), dessa forma, é esperado que o nicho isotópico de onívoros seja parcialmente sobreposto e a morfologia distinta pelos dois tipos de características funcionais (locomoção e aquisição de presa). A variação de presas durante a ontogenia pode resultar na mudança de nicho ecológico, o que não somente otimiza o forrageamento (e.g, otimiza o retorno para dado gasto energético), mas também contribui para redução da competição intraespecífica (Barrett et al. 2014).

Para investigar a plasticidade do nicho ecológico em virtude da ontogenia da ictiofauna de ambientes entremarés costeiro e insular, pertencentes a grupos tróficos diferentes, os objetivos do trabalho foram investigar: (1) como o nicho funcional e isotópico varia entre grupos tróficos diferentes; (2) quais os fatores que influenciam na variação ontogenética do nicho; (3) se a diferença na diversidade entre ambiente costeiro e insular é refletida na variação ontogenética de nicho; (4) o papel das mudanças funcionais e isotópicas na história de vida das espécies estudadas e sua implicação na competição intra e interespecífica.

### III. Material e Métodos

#### III.i. Área de estudo

As coletas foram realizadas na Ilha da Trindade ( $20^{\circ}30' S$ ,  $29^{\circ}20' W$ ), localizada na extremidade da cadeia Vitória-Trindade a 1.160 km leste da costa do Espírito Santo, e na praia dos Castelhanos ( $20^{\circ}49'S$ ,  $40^{\circ}36'W$ ) em Anchieta, Espírito Santo (Figura 1).

O costão rochoso da Ilha da Trindade é formado por rochas fonolíticas de origem vulcânica e substrato carbonático localizado próximo ao infralitoral da região entremarés. O nível médio da maré de acordo com os dados de referência de nível zero das cartas marítimas brasileiras é de 0,62m (Andrades et al. 2018; Macieira et al. 2014). A região recifal da Praia dos Castelhanos é composta predominantemente por substrato carbonático formado por esqueletos de corais e algas coralíneas, além de rochas lateríticas dispersas. As poças de maré, formadas com a maré baixa, possuem substrato variando de rocha, areia e cascalho, e as paredes das poças podem conter incrustação de corais, macroalgas e algas do tipo turf. O nível médio da maré da Praia dos Castelhanos é de 0,82m de acordo com os dados de referência de nível zero das cartas marítimas brasileiras (Macieira & Joyeux 2011).



**Figura 1:** Localização das áreas de estudo na costa do Brasil. ES = Praia dos Castelhanos (Espírito Santo) e TR = Ilha da Trindade (adaptado de Macieira et al. 2015).

### **III.ii. Amostragem**

As espécies selecionadas para o estudo na Ilha da Trindade foram *Labrisomus nuchipinnis* (Labrisomidae); *Abudefduf saxatilis* e *Stegastes fuscus trinidadensis* (Pomacentridae); *Thalassoma noronhanum* e *Halichoeres penrosei* (Labridae); *Entomacrodus* sp. e *Ophioblennius trinitatis* (Blenniidae). Na Praia dos Castelhanos foram *L. nuchipinnis*; *Scorpaena plumieri* (Scorpaenidae); *Bathygobius soporator* e *B. geminatus* (Gobiidae); *A. saxatilis*; *S. fuscus*; *Sparisoma axillare* (Labridae). Estas espécies pertencem a diferentes grupos tróficos (Tabela 1), e exploram diferentes recursos. Devido à abundância dessas espécies em poças de maré e por ocuparem o ambiente em diferentes fases da vida (classes de tamanhos distintas) é possível investigar prováveis variações ontogenéticas de nicho.

A captura de peixes foi realizada com o uso redes manuais e aplicação de anestésico a base de óleo de cravo (40ml/L) dissolvido em etanol. Os peixes capturados foram identificados a nível de espécie e congelados a -20°C dentro de sacos ziplocks para conservação. Em laboratório, foi mensurado o peso com uma balança digital (0,001g) e o comprimento total (CT) de cada exemplar com auxílio de um paquímetro (0,05mm).

Os exemplares de cada espécie foram divididos em duas categorias de tamanho, grandes e pequenos (Tabela 1). Os tamanhos foram escolhidos com base nos tamanhos máximos e mínimos das espécies em poças de marés da Província Brasileira, pois nem todas as espécies permanecem em poças durante todo o ciclo de vida (ver Andrades et al. 2018). Para tal, foram considerados como espécimes grandes os peixes que os respectivos tamanhos corresponderem a indivíduos que completaram no mínimo 60% do tamanho máximo da espécie encontrado no ambiente entremarés das áreas estudadas, dentro do intervalo de tamanho conhecido para cada espécie (ver Andrades et al. 2018). Por outro lado, os tamanhos pequenos corresponderam ao tamanho inferior a 40% do tamanho máximo da espécie em poças de maré.

**Tabela 1:** Tamanhos limites para cada classe de tamanho (pequenos e grandes) de cada espécie, seus grupos tróficos correspondentes, os tamanhos máximos e mínimos reportados em poças de maré e o tamanho máximo encontrado da espécie, todos em milímetros (Pimentel et al. 2018; Heck & Weinstein 1989). <sup>1</sup> Espécie da ilha, <sup>2</sup> espécie da costa.

Espécies	Grupo Trófico	Lim. máx. P	Lim. mín. G	CT mín.	CT máx.	Tamanho máx.
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>1 2</sup>	MCAR	≤60	≥100	25	157	230
<i>Scorpaena plumieri</i> <sup>2</sup>	MCAR	≤60	≥80	17	134	450
<i>Thalassoma noronhanum</i> <sup>1</sup>	MINV	≤20	≥50	13	84	133
<i>Halichoeres penrosei</i> <sup>1</sup>	MINV	≤30	≥60	17	90	90
<i>Bathygobius geminatus</i> <sup>2</sup>	MINV	≤25	≥50	13	53	53
<i>Bathygobius soporator</i> <sup>2</sup>	MINV	≤30	≥70	10	85	150
<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>1 2</sup>	OMNI	≤30	≥60	15	74	229
<i>Stegastes</i> spp. <sup>1 2</sup>	OMNI	≤20	≥70	13	110	126
<i>Entomacrodus</i> sp. <sup>1</sup>	THER	≤20	≥50	16	69	69
<i>Ophioblennius trinitatis</i> <sup>1</sup>	THER	≤55	≥90	48	124	124
<i>Sparisoma axillare</i> <sup>2</sup>	RHER	≤40	≥65	12	109	370

*P* = pequenos, *G* = grandes, *CT* = comprimento total, *MCAR* = macro-carnívoro, *MINV* = comedor de invertebrados móveis, *OMNI* = onívoro, *RHER* = herbívoro errante, *THER* = herbívoro territorial.

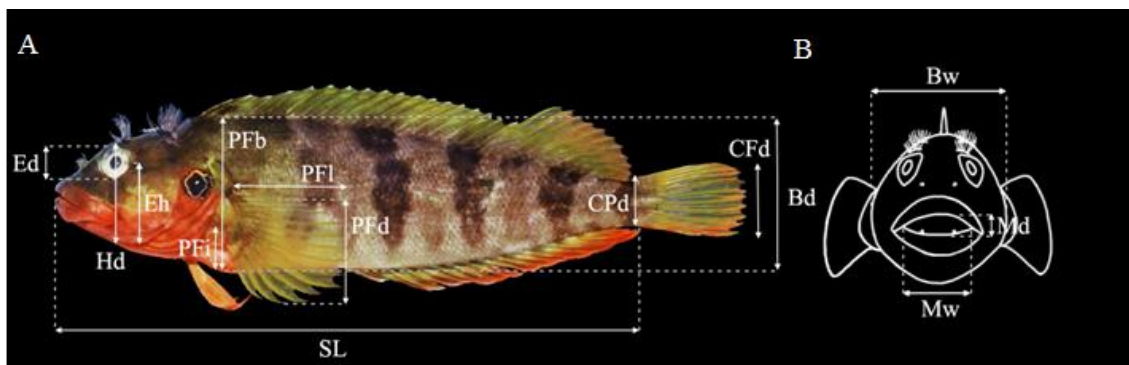
### III.iii. Processamento e análise de dados

Foi retirado tecido muscular de cada indivíduo pertencente às classes de tamanho pequenas e grandes (Tabela 1) para análise de isótopos estáveis. De cada espécie de peixe foram utilizados de 5 a 10 indivíduos para cada classe de tamanho. Todas as amostras foram colocadas em uma estufa a 60°C durante 24h. Após secas, foram maceradas até se tornarem pó e armazenadas em criotubos identificados. De cada amostra foi retirado entre 0,4 e 0,6 mg, pesadas com auxílio de uma microbalança de precisão 0,001 mg, e encapsulado em cápsulas de estanho. As cápsulas foram depositadas em microplacas de identificação alfanumérica e enviadas para a School of Biological Sciences da Washington State University para análise elementar de isótopos estáveis de <sup>13</sup>C e <sup>15</sup>N. As amostras foram incineradas em um catalisador elementar e os gases (CO<sub>2</sub> e N<sub>2</sub>) transferidos para um espectrômetro de massa de razão isotópica. Os resultados são obtidos em notação delta (δ), representada pela formula:  $\delta X = \left[ \left( \frac{R_{amostra}}{R_{padrão}} \right) - 1 \right] \times 10^3$ , dada em partes por mil (‰), sendo X o isótopo pesado e R a razão isotópica entre o isótopo pesado e o isótopo leve (e.g., <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C e <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N). O valor de R<sub>padrão</sub> determinado para δ<sup>13</sup>C é baseado no fóssil de *Belemnite* da formação carbonática de PeeDee, Carolina do Sul e o R<sub>padrão</sub> para δ<sup>15</sup>N se baseia do nitrogênio do ar atmosférico.

A diferença entre valores de δ<sup>15</sup>N e δ<sup>13</sup>C de indivíduos pequenos e grandes foi testada através do teste não-paramétrico Mann-Whitney. A amplitude de nicho isotópico

de indivíduos grandes e pequenos de cada espécie foi determinada utilizando o modelo SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R; Jackson et al. 2011), empregado utilizando o software R (R Core Team 2016). O modelo calcula métricas estabelecidas por Layman et al. (2007) e Jackson et al. (2011) gerando elipses padrão que representam a amplitude do nicho isotópico dos grupos, fornecendo a área da elipse (tamanho do nicho) e a área de sobreposição das elipses. O cálculo da sobreposição relativa da elipse foi baseado na menor elipse para evidenciar o efeito da maior elipse sobre a menor (100% = sobreposição máxima possível).

Para analisar o nicho funcional e as funções ecológicas associadas (aquisição de presa, hábito alimentar e locomoção) foram realizadas 14 medidas morfológicas (Figura 2) com o auxílio de um paquímetro (0,1 mm) e uma balança (0,001 g) para calcular 10 traços funcionais que são relacionados a aquisição de presa e/ou locomoção e uso de habitat (Tabela 2). Para tal, foram utilizados entre 5 e 25 (Tabela S1) exemplares coletados fixados de acordo com o processo padrão e exemplares pertencentes à Coleção Ictiológica da Universidade Federal do Espírito Santo (CIUFES) que foram tombados na coleção mediante processo padrão, ou seja, fixados em formol 10% após a coleta e, posteriormente, preservados em álcool 70%.



**Figura 2:** Medidas morfológicas em espécie modelo *Labrisomus nuchipinnis*. (A) Vista lateral com as medidas de SL = comprimento padrão, Ed = diâmetro do olho, Eh = altura do olho, Hd = altura da cabeça, PFi = altura da inserção da nadadeira peitoral, PFb = altura do corpo em relação a inserção da nadadeira peitoral, PFl = comprimento da nadadeira peitoral, PFd = altura da nadadeira peitoral, CPd = altura do pedúnculo caudal e CFd = altura da nadadeira caudal, Bd = altura do corpo. (B) Vista frontal evidenciando as medidas de Bw = largura, Md = altura da boca e Mw = largura da boca.

**Tabela 2:** Lista das 10 características funcionais que foram calculadas utilizando as medidas da Figura 3, associadas a locomoção, hábito alimentar e aquisição de presas (Macieira 2013; Zhao et al. 2014). <sup>A</sup> característica relacionada a alimentação, <sup>L</sup> característica relacionada a locomoção e uso de habitat.

Traços Funcionais	Fórmula	Relação ecológica
Peso <sup>A L</sup> (P)	$P$	Massa muscular e quantidade de alimento ingerido
Área da Boca <sup>A</sup> (Osf)	$\frac{MwxMd}{BwxBd}$	Característica e tamanho da presa
Formato da Boca <sup>A</sup> (Osh)	$\frac{Md}{Mw}$	Método de aquisição da presa
Tamanho do Olho <sup>A</sup> (Edst)	$\frac{Ed}{SL}$	Detecção de presa
Posição do Olho <sup>L</sup> (Eps)	$\frac{Eh}{Hd}$	Posição na coluna d'água
Formato Transversal do Corpo <sup>L</sup> (Bsh)	$\frac{Bd}{Bw}$	Posição na coluna d'água e hidrodinamismo
Superfície Transversal do Corpo <sup>L</sup> (Bsf)	$\frac{\ln\left(\frac{\pi}{4} x BwxBd\right) + 1}{\ln(P + 1)}$	Distribuição de massa ao longo do corpo
Formato da Nadadeira Peitoral <sup>L</sup> (PFsh)	$\frac{PFl}{PFd}$	Propulsão e manobrabilidade
Posição Nadadeira Peitoral <sup>L</sup> (Pfps)	$\frac{PFi}{Bd}$	Manobrabilidade do peixe
Relação Entre Nadadeira Caudal e Pedúnculo Caudal <sup>L</sup> (Cpt)	$\frac{CFd}{CPd}$	Propulsão caudal e redução de arrasto

O nicho funcional dos peixes foram verificados através de Análises de Componentes Principais (PCA em inglês) utilizando o modelo FactoMineR (Lê et al. 2008) para determinar quais características funcionais são mais importantes na separação dos grupos (grandes e pequenos). Os valores padronizados dos traços funcionais (valor do traço funcional individual menos a média, dividido pelo desvio padrão) foram utilizados como variáveis e cada indivíduo como componentes da PCA e os valores dos coeficientes dos dois eixos mais explicativos foram usados para gerar a representação gráfica do espaço funcional e cálculo da área do nicho funcional no software R. *L. nuchipinnis* e os *Stegastes* spp. de Trindade e de Anchieta não foram separados na análise de ecomorfologia funcional por pertencerem a mesma espécie, portanto, não foi considerada

a variação intraespecífica na morfologia em populações na mesma espécie de locais diferentes.

## IV. Resultados

### IV.i. Variação ontogenética do nicho isotópico

As médias dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de indivíduos grandes foram maiores em todas as espécies MCAR, OMNI e MINV (Tabela S2). De acordo com o teste de Mann-Whitney, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  das espécies MCAR, OMNI e *B. geminatus* e *B. soporator* (MINV) foram significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ) (Tabela 3). As médias de  $\delta^{15}\text{N}$  entre indivíduos de pequenos e grandes de herbívoros (RHER e THER) foram similares, não apresentando diferenças significativas de  $\delta^{15}\text{N}$  (Mann-Whitney; Tabela 3).

Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de *Entomacrodus* sp. e *O. trinitatis* foram significativamente diferentes, enquanto que não houve diferença em *S. axillare* (Tabela 3). Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  não foram influenciados pelo grupo trófico das espécies. As assinaturas de  $\delta^{13}\text{C}$  foram significativamente diferentes entre as classes de tamanho para todas espécies da ilha (exceto por *H. penrosei*) e para *L. nuchipinnis* e *S. fuscus* da costa (Tabela 3).

**Tabela 3:** Resultados do teste de Mann-Whitney testando a diferença entre as assinaturas de  $\delta^{15}\text{N}$  e  $\delta^{13}\text{C}$  entre indivíduos grandes e pequenos. NS =  $p$  não significativo, <sup>1</sup> espécie da ilha, <sup>2</sup> espécie da costa.

Grupo Trófico	Espécie	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
MCAR	<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>1</sup>	< 0,01	< 0,01
	<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>2</sup>	< 0,01	< 0,01
	<i>Scorpaena plumieri</i> <sup>2</sup>	0,04	NS
MINV	<i>Halichoeres penrosei</i> <sup>1</sup>	NS	NS
	<i>Thalassoma noronhanum</i> <sup>1</sup>	NS	0,02
	<i>Bathygobius soporator</i> <sup>2</sup>	< 0,01	NS
	<i>Bathygobius geminatus</i> <sup>2</sup>	< 0,01	NS
OMNI	<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>1</sup>	< 0,01	< 0,01
	<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>2</sup>	< 0,01	NS
	<i>Stegastes f. trinidadensis</i> <sup>1</sup>	0,02	< 0,01
	<i>Stegastes fuscus</i> <sup>2</sup>	< 0,01	< 0,01
THER	<i>Ophioblennius trinitatis</i> <sup>1</sup>	NS	0,02
	<i>Entomacrodus</i> sp. <sup>1</sup>	NS	< 0,01
RHER	<i>Sparisoma axillare</i> <sup>2</sup>	NS	NS

#### IV.ii. Amplitude e sobreposição do nicho isotópico

As diferenças nas amplitudes de nicho de cada classe de tamanho variaram por espécie. Nas espécies herbívoras, no grupo MINV da costa e no grupo OMNI da ilha, os indivíduos grandes tem o nicho isotópico maior que dos indivíduos pequenos (Tabela 4). Nos MCAR, MINV da ilha e OMNI da costa, os indivíduos pequenos tem nichos maiores que indivíduos grandes (Tabela 4; Figuras S1, S2, S3 e S4).

Tabela 4: Valores das amplitudes de nicho isotópico (TA) de indivíduos pequenos (P) e grandes (G) de cada espécie e valores das áreas sobrepostas entre as elipses das duas classes de tamanho (SOB). <sup>1</sup> espécie de ilha, <sup>2</sup> espécie da costa. \* Maiores valores em negrito.

Espécie	TA(% <sup>2</sup> )		SOB (% <sup>2</sup> )	SOB (%)
	P	G		
MCAR				
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>1</sup>	<b>5,62</b>	1,85	0,65	35,0
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>2</sup>	<b>5,64</b>	5,52	0,64	11,6
<i>Scorpaena plumieri</i> <sup>2</sup>	<b>22,7</b>	10,3	5,40	52,4
MINV				
<i>Thalassoma noronhanum</i> <sup>1</sup>	<b>21,7</b>	15,4	10,1	65,4
<i>Halichoeres penrosei</i> <sup>1</sup>	<b>30,7</b>	15,2	14,2	93,6
<i>Bathygobius geminatus</i> <sup>2</sup>	5,56	<b>17,2</b>	3,11	55,9
<i>Bathygobius soporator</i> <sup>2</sup>	10,6	<b>16,1</b>	7,35	69,1
OMNI				
<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>1</sup>	12,1	<b>31,8</b>	5,96	49,3
<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>2</sup>	<b>30,7</b>	9,38	6,46	68,9
<i>Stegastes f. trinidadensis</i> <sup>1</sup>	5,52	<b>17,6</b>	0,25	4,58
<i>Stegastes fuscus</i> <sup>2</sup>	<b>8,71</b>	2,57	0,00	0,00
THER				
<i>Entomacrodus</i> sp. <sup>1</sup>	5,57	<b>20,6</b>	0,02	0,29
<i>Ophioblennius trinitatis</i> <sup>1</sup>	14,9	<b>20,5</b>	5,37	36,0
RHER				
<i>Sparisoma axillare</i> <sup>2</sup>	3,69	<b>7,94</b>	3,28	88,9

No geral, as sobreposições de nicho entre indivíduos pequenos e grandes de cada espécie variaram de 0 a 93,6% (Tabela 4). As áreas das elipses (TA) das classes de tamanho em *S. axillare* e em *H. penrosei* se sobrepõem mais de 70%; *L. nuchipinnis*, *Stegastes* spp. e THER (*Entomacrodus* e *O. trinitatis*) tem menos de 45% de área sobreposta entre as classes de tamanho e nas outras espécies, as TAs se sobrepõem entre 45-70% (Tabela 4). Entre grupos tróficos, as maiores sobreposições de nicho entre classes de tamanho ocorreram em MINV (média = 71%), seguido pelos herbívoros

(média = 41.7%). Em MCAR e OMNI as médias das áreas sobrepostas entre classes de tamanho são 33 e 30.7%, respectivamente.

#### ***IV.iii. Amplitude do nicho funcional***

Os dois eixos mais explicativos das PCAs explicaram juntas mais de 54% da variabilidade dos dados.

Os espaços funcionais representados aqui pela área do polígono (i.e., *Hull Area*) dos indivíduos pequenos foram maiores do que em indivíduos grandes de todas as espécies, exceto *A. saxatilis*. A espécie que teve maior espaço funcional foi *T. noronhanum* de pequeno porte e o menor foi de *A. saxatilis* de pequeno porte (Tabela 5). *B. soporator* foi a única espécie em que o tamanho do espaço funcional foi similar entre as classes de tamanho. A maior diferença entre os espaços funcionais foi de *A. saxatilis* com a área correspondente aos indivíduos grandes mais de 5 vezes maior que a dos indivíduos pequenos. Não houve sobreposição do espaço funcional em nenhuma espécie (Figuras S1, S2, S3 e S4).

As maiores diferenças entre os espaços funcionais das classes de tamanho ocorreu em OMNI, seguido por MCAR (Tabela 5). Herbívoros (THER e RHER) e MINV mostraram menores diferenças do tamanho dos nichos funcionais (Tabela 5).

#### ***IV.iv. Variação dos traços funcionais entre grupos tróficos***

Todos os traços funcionais que mais influenciaram na distribuição dos indivíduos no espaço funcional ( $r > 0,7$ ) apresentaram diferença significativa ( $p < 0,05$ ). O eixo que separou as classes de tamanho foi o eixo 1 em todas as espécies.

Os traços funcionais que correlacionaram com o eixo 1 na maioria das espécies foram: peso, negativamente correlacionado com indivíduos pequenos; Tamanho do olho (exceto *B. geminatus*), positivamente correlacionado com indivíduos pequenos; Superfície transversal do corpo (exceto MCAR), positivamente correlacionada com indivíduos pequenos (Tabela 5). Além dessas características, em todas as espécies área da boca ou formato da boca também influenciaram a separação dos nichos (Tabela 5).

No geral, o grupo trófico influenciou a separação dos nichos funcionais das fases ontogenéticas. Características relacionadas a aquisição de alimento foram mais importantes para MCAR, gobídeos (MINV) e *Stegastes* spp. (OMNI), enquanto para herbívoros, labrídeos (MINV) e *A. saxatilis*, foram características relacionadas a

locomoção e uso de habitat. Detalhes acerca de variações das características funcionais estão descritos no material suplementar.

**Tabela 5:** Coeficientes de correlação dos traços funcionais do eixo 1 e as áreas dos nichos funcionais (Hull Area) das duas classes de tamanho ( $P$  = indivíduos pequenos;  $G$  = indivíduos grandes). Em negrito os valores fortemente correlacionados com o eixo 1 ( $r > 0,7$ ). <sup>1</sup> espécie da ilha, <sup>2</sup> espécie da costa. \*Maiores valores em negrito. Os sinais negativos indicam a direção correlacionada com os indivíduos pequenos.

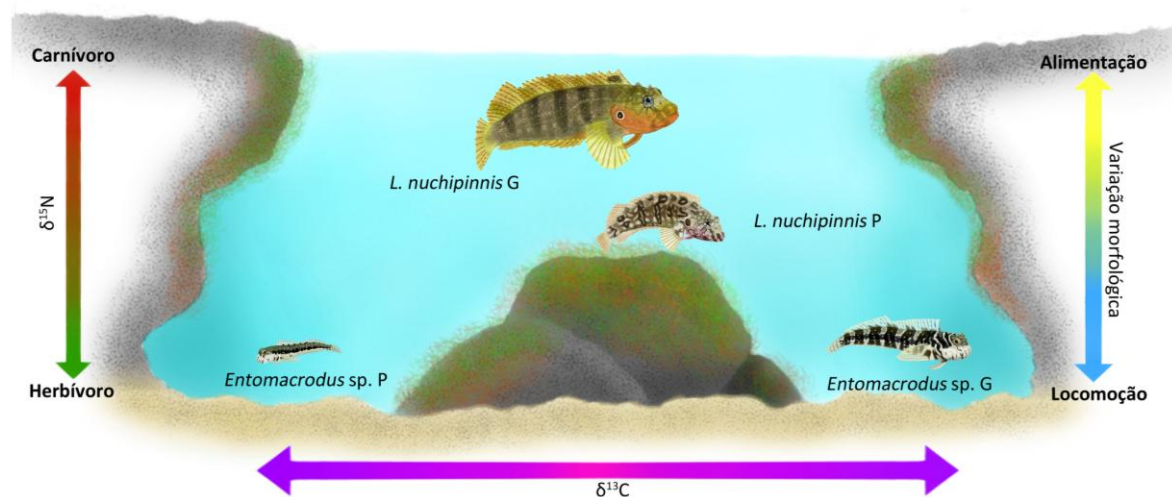
Espécies	Hull Area*		P	Osf	Osh	Edst	Eps	Bsh	Bsf	PFsh	Pfps	CPT
	P	G										
MCCR												
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>1 2</sup>	<b>9,51</b>	6,02	<b>-0,86</b>	0,65	<b>0,86</b>	<b>0,92</b>	-0,06	-0,40	0,64	<b>0,73</b>	0,49	-0,27
<i>Scorpaena plumieri</i> <sup>2</sup>	<b>5,89</b>	2,04	<b>-0,91</b>	<b>0,88</b>	-0,46	<b>0,74</b>	-0,32	0,68	0,49	0,27	0,22	-0,09
MINV												
<i>Thalassoma noronhanum</i> <sup>1</sup>	<b>7,78</b>	4,23	<b>-0,78</b>	<b>0,81</b>	-0,59	<b>0,91</b>	<b>0,85</b>	-0,43	<b>0,84</b>	<b>-0,74</b>	<b>0,77</b>	-0,32
<i>Halichoeres penrosei</i> <sup>1</sup>	<b>3,61</b>	3,1	<b>-0,90</b>	<b>0,81</b>	0,61	<b>0,93</b>	-0,13	<b>-0,71</b>	<b>0,92</b>	-0,45	0,46	<b>-0,84</b>
<i>Bathygobius geminatus</i> <sup>2</sup>	<b>7,97</b>	4,49	<b>-0,91</b>	-0,49	<b>0,70</b>	0,68	-0,64	-0,30	<b>0,82</b>	0,11	0,22	-0,12
<i>Bathygobius soporator</i> <sup>2</sup>	<b>9,82</b>	5	<b>-0,87</b>	<b>0,88</b>	-0,19	<b>0,88</b>	0,55	0,53	<b>0,95</b>	0,62	0,22	0,27
OMNI												
<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>1 2</sup>	1,52	<b>8,21</b>	<b>-0,90</b>	0,56	<b>0,80</b>	<b>0,93</b>	0,23	<b>-0,90</b>	<b>0,93</b>	<b>-0,71</b>	0,47	0,36
<i>Stegastes</i> spp. <sup>1 2</sup>	<b>7,93</b>	3,34	<b>-0,78</b>	<b>0,86</b>	0,38	<b>0,91</b>	0,04	-0,64	<b>0,93</b>	0,49	0,66	0,47
THER												
<i>Entomacrodus</i> sp. <sup>1</sup>	<b>7,73</b>	4,11	<b>-0,89</b>	-0,64	<b>0,94</b>	<b>0,89</b>	-0,54	0,58	<b>0,94</b>	<b>0,80</b>	<b>0,71</b>	<b>-0,83</b>
<i>Ophioblennius trinitatis</i> <sup>1</sup>	<b>4,08</b>	2,56	<b>-0,93</b>	0,41	<b>0,75</b>	<b>0,70</b>	-0,61	0,54	<b>0,89</b>	<b>0,71</b>	0,48	-0,65
RHER												
<i>Sparisoma axillare</i> <sup>2</sup>	<b>5,74</b>	4,61	<b>-0,79</b>	0,69	<b>0,76</b>	<b>0,88</b>	<b>0,82</b>	-0,58	<b>0,88</b>	-0,25	<b>0,88</b>	0,53

P = Peso; Osf = Área da boca; Osh = Formato da boca; Edst = Tamanho do olho; Eps = Posição do olho; Bsh = formato transversal do corpo; Bsf = Superfície transversal do corpo; PFsh = formato da nadadeira peitoral; Pfps = posição da nadadeira peitoral; CPT = Relação entre nadadeira caudal e pedúnculo caudal.

## V. Discussão

### V.i. Variação de nicho funcional e nicho isotópico

De maneira geral, a variação ontogenética de nicho é observada mesmo que os indivíduos não alterem os recursos consumidos ao longo do tempo devido à diferença morfológica entre indivíduos pequenos e grandes. Características funcionais distintas entre classes de tamanho levam a ocuparem nichos funcionais diferentes, independente do grupo trófico em que pertencem. Funcionalmente, fases ontogenéticas diferentes de uma espécie exercem papéis diferentes no ambiente e alteram de formas distintas a dinâmica do ecossistema (Rudolf & Rasmussen 2013). Entretanto, a variação do nicho isotópico depende do grupo trófico (pode influenciar assinaturas de nitrogênio) e do comportamento e habitat (pode influenciar assinaturas de carbono).



**Figura 3:** Modelo conceitual de mudança de nichos ecológicos em diferentes fases da vida de espécies de entomacrodus recifais. As posições dos peixes na figura correspondem ao nicho de cada classe de tamanho relacionado às setas. As setas da esquerda representam as assinaturas de  $\delta^{15}\text{N}$ , as setas da direita representam os tipos de características separando os nichos funcionais e as setas da base representam as assinaturas de  $\delta^{13}\text{C}$ .

Os nichos das espécies carnívoras (MCAR e MINV) são diferenciados funcionalmente por características relacionadas a aquisição de alimento permitindo a mudança da dieta com o crescimento para presas maiores, consequentemente, o nicho isotópico varia enriquecendo em nitrogênio (Linde et al. 2004; Artero et al. 2015) (Figura 3). O mesmo ocorre com os onívoros (OMNI), porém, características funcionais relacionadas a locomoção e uso de habitat também são importantes na separação dos nichos. O tamanho da presa depende do tamanho do predador, ou seja, a variedade e a

média de tamanho das presas deve aumentar durante o crescimento do predador (Werner & Gilliam 1984; Artero et al. 2015). O tamanho do corpo e da boca são limitantes para o tamanho da presa a ser ingerida, dessa forma, mudanças de recurso e uso de habitat ocorrem de acordo com as dimensões de nicho que são dependentes do tamanho corporal (Werner & Gilliam 1984; Sánchez-Hernández et al. 2018). As maiores sobreposições de nicho isotópico em MINV (Tabela 4) indicam que as classes de tamanho consomem mais presas similares comparado aos outros grupos tróficos. O compartilhamento de recursos é possível quando estão em abundância, limitando a competição (Pettitt-Wade et al. 2015), o que pode ser o caso de MINV pelas classes de tamanho exercerem papéis funcionais diferentes no ambiente e mantêm dietas similares. No caso de MCAR, a possível mudança no tipo de presa (substituição de invertebrados por peixes) pode ter influenciado a separação dos nichos entre as classes de tamanho. Por outro lado, o comportamento territorial como de *Stegastes* (ver Osório et al. 2006) pode ser responsável pela diferença nas assinaturas de carbono, fator que pode ter influenciado na total segregação dos nichos isotópicos (Tabela 4).

As espécies herbívoras utilizadas (THER e RHER) consomem o mesmo tipo de alimento (e.g. algas) durante todas as fases de vida, portanto, a variação de nicho isotópico ocorre apenas em relação às assinaturas de carbono quando a espécie é considerada territorial (como *Entomacrodus* sp. e *O. trinitatis*) (Figura 3). Os herbívoros territoriais (THER) maiores expulsam os menores dos territórios, forçando-os a ocuparem áreas menores entre os territórios (Medeiros et al. 2014). Dessa forma, indivíduos grandes e pequenos ao ocuparem áreas diferentes, consomem recursos diferentes (e.g., tipos de algas diferentes), resultando na separação dos nichos das fases ontogenéticas (Tabela 4). Os maiores territórios de THER grandes comparado aos THER pequenos (Medeiros et al. 2014) pode justificar as maiores amplitudes de nicho isotópico de indivíduos grandes. O território maior (com mais variedade de recursos) permite que o nicho individual de cada indivíduo grande seja maior, assim, ampliando o nicho total da classe de tamanho (Sheppard et al. 2018; Costa et al. 2008). O mesmo não foi observado para *S. axillare* (RHER), o que provavelmente se deve a espécie ocorrer apenas na fase juvenil em poças de maré (Macieira & Joyeux 2011; Andrades et al. 2018) visto que somente quando adulta a espécie pode apresentar comportamento territorial (Bonaldo et al. 2006), resultando na sobreposição quase total dos nichos isotópicos.

As assinaturas de carbono também foram influenciadas pela diferença de habitat entre ilha e costa. A região entremarés da Ilha da Trindade possui maior diversidade de ambientes e disponibilidade de recursos por ser composta por áreas com substrato carbonático (caracterizado pela maior diversidade de cobertura vegetal e complexidade resultante da origem coralínea) e áreas com substrato fonolítico (baixa complexidade devido a origem vulcânica e menor diversidade de fontes vegetais), enquanto a região entremarés de Anchieta é composta por substrato carbonático e alguns pontos com rocha laterítica (Macieira et al. 2015; Andrades et al. 2018; Macieira & Joyeux 2011). Dependendo da fase ontogenética, peixes se distribuem na região entremarés de formas diferentes e juvenis ou peixes de pequeno porte são mais vulneráveis a predação, portanto estão distribuídos em poças que fornecem proteção localizadas onde há menos predadores e com características físicas que reduzem a eficiência predatória (Oliveira et al. 2016; Kimirei et al. 2013). Dessa forma, as assinaturas de carbono de peixes de classes de tamanho diferentes que ocupam poças com características diferentes variaram mais na região entremarés mais diversa em microhabitats (e.g., Ilha da Trindade).

No presente trabalho características funcionais fundamentais (peso, superfície transversal do corpo, tamanho do olho, tamanho ou formato da boca) que separam os nichos das fases ontogenéticas em todas as espécies (Tabela 5) são, em maioria, relacionadas a aquisição de alimento. Indivíduos pequenos tem as proporções do olho e da boca maiores em relação ao corpo do que indivíduos grandes, o que permite detectar e ingerir maior volume de presas (proporcionalmente) para suprir as demandas energéticas necessárias para o crescimento corporal (Warren & Davis 1967). No entanto, os indivíduos grandes podem consumir maior volume de presas devido ao seu peso e tamanho, além da menor superfície corporal em relação ao volume comparado aos indivíduos pequenos favorecer a resistência e eficiência do nado.

Excluindo as características funcionais fundamentais, os traços funcionais que direcionam a variação de nicho funcional, são diferentes entre grupos tróficos. Para consumir presas maiores, carnívoros (MCAR e MINV) alteram mais características morfológicas relacionadas a aquisição de alimento do que características motoras. Do contrário, herbívoros (THER e RHER), os quais não alteram o tipo de recurso consumido, aprimoram ao longo de sua ontogenia características motoras, como o formato e a posição das nadadeiras. Dessa forma, podem aperfeiçoar a resistência no nado ao percorrer maiores distâncias, reduzindo os custos locomotores (Wainwright et al.

2002) ou melhorar a propulsão e manobrabilidade para expulsar intrusos dos territórios. Os onívoros (OMNI) podem modificar características tanto locomotoras quanto de aquisição de alimento dependendo da espécie e do hábito de vida. Nesse caso, *A. saxatilis* altera mais características funcionais locomotoras provavelmente por percorrer maiores distâncias que *Stegastes* spp., este último sendo territorialista possuindo deslocamento e área de vida restrita (Osório et al. 2006).

As maiores amplitudes dos nichos funcionais de indivíduos pequenos mostram que são mais diversos morfologicamente, portanto possuem maior capacidade de explorar diferentes ambientes (com recursos diferentes) (Villéger et al. 2010). Dessa forma, a competição individual pode ser evitada com mais eficiência. Entretanto, a maior diversidade morfológica de indivíduos pequenos das espécies não correspondeu às amplitudes de nicho isotópico em todos os grupos tróficos estudados. O nicho funcional pode indicar o nicho capaz de ser ocupado (nicho fundamental) (Bellwood et al. 2019) e o nicho isotópico pode refletir o nicho que é realmente ocupado (nicho realizado) (Newsome et al. 2007). Dessa forma, fatores como comportamento e ambiente são importantes para a modificação do nicho durante o crescimento (Brandl et al. 2015). Para se adaptar as condições ambientais (e.g. competição, predação, disponibilidade de recursos) os indivíduos podem alterar hábitos de vida como alimentação, uso de habitat e comportamento, enquanto a morfologia é mantida como característica limitante do nicho que se modifica com o tempo (Bellwood et al. 2006; Manna et al. 2018; Sánchez-Hernández et al. 2018).

Neste caso, os nichos isotópicos das espécies MCAR corresponderam às amplitudes dos nichos funcionais. As espécies representantes de MCAR aqui estudadas são predadores de emboscada, ou seja, tem hábito de ficarem de espreita esperando pela presa (Sazima 1986), portanto, a menor necessidade de deslocamento de indivíduos grandes comparado aos indivíduos pequenos (utilizam a energia para o crescimento corporal) pode ter influenciado a redução da amplitude de nicho isotópico, pois com menos mobilidade, menor o espaço explorado e menores as chances de encontrar presas diferentes. As espécies herbívoras não apresentaram o mesmo padrão de nicho isotópico observado no nicho funcional, podendo ser justificado pelos maiores territórios ocupados pelas espécies THER grandes comparado aos pequenos e a melhor capacidade natatória de *S. axillare* grandes (RHER) (Medeiros et al. 2014; Wainwright et al. 2002). As amplitudes de nicho de OMNI variaram localmente pois, em ambientes com menor

diversidade filogenética como ilhas pode haver menos competição interespecífica resultando na expansão do nicho (Costa et al. 2008). No ambiente costeiro, houve estreitamento do nicho dos onívoros provavelmente pela competição ser mais forte devido à maior biodiversidade presente em comparação à ilha (Costa et al. 2008). O nicho de onívoros da costa pode ser afetado pelo aumento da competição que pode causar a redução do nicho e aumento da especialização (Parent et al. 2014).

#### **V.ii. MINV: *Gobiidae* x *Labridae***

Os nichos das espécies MINV variaram de formas diferentes dependendo da família. *Bathygobius* spp. (*Gobiidae*) variaram nas assinaturas de nitrogênio indicando que as espécies mudam a dieta para presas maiores como os MCAR. Particularmente, há registros de canibalismo de *B. saporator*, comum em gobídeos, além de consumir outras espécies de peixes (Emmanuel & Ajibola 2010; Patzner et al. 2011), o que facilmente classificaria a espécie como MCAR. Por serem ambientes parcialmente confinados, poças de maré são naturalmente propícias ao canibalismo por abrigarem tanto juvenis como adultos juntos no mesmo espaço (Mendonça et al. 2018). Não há registros de piscivoria para *B. geminatus*, porém, observando as assinaturas isotópicas da espécie, pode existir a possibilidade de consumir pequenos peixes devido à menor sobreposição de nicho comparada a *B. saporator* (Tabela 4) e aos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  serem similares aos *L. nuchipinnis* da costa, que consomem peixes (Randall 1967; Pimentel et al. 2018).

Os MINV insulares (*T. noronhanum* e *H. penrosei*) (*Labridae*) de morfologia e comportamento muito distintos de *Gobiidae*. Os *Labridae* tem a boca pequena em comparação a *Gobiidae*, o que limita a capacidade de ingerir presas relativamente grandes mesmo em fase ontogenética tardia. Dessa forma, as assinaturas de nitrogênio de *Labridae* não variaram com a ontogenia indicando que consomem presas de nível trófico similar (Tabela 3). Outro fator que diferenciou a variação de nicho entre as espécies das mesmas famílias foram as características funcionais responsáveis pela separação dos nichos. Os gobídeos variaram na aquisição de alimento e os labrídeos variaram em mobilidade, reflexo do hábito de vida diferenciado das espécies das duas famílias. Labrídeos tem hábito pelágico, tem o corpo adaptado para nadar livremente na coluna d'água enquanto gobídeos tem hábito bentônico. A diferença entre as famílias de MINV aqui estudadas mostra que a morfologia pode limitar a variedade de presas que a espécie pode consumir. Mesmo consumindo majoritariamente invertebrados, espécies com

morfologia distinta consomem variedades de presas diferentes, podendo ou não variar o nicho isotópico em fases ontogenéticas distintas.

Neste caso, devido às diferenças morfológicas particulares de cada família, a variação de nicho dos gobídeos se assemelha mais a MCAR, enquanto a variação de nicho dos labrídeos se assemelha mais aos herbívoros, principalmente ao RHER (*S. axilare*) também pertencente a família Labridae.

### ***V.iii. Considerações finais***

Relações entre morfologia e hábito alimentar são amplamente descritas como governantes de variações ontogenéticas de nichos ecológicos, contudo, o fator comportamento parece ser importante para determinar a variação na dieta (Bolnick et al. 2007; Presente estudo). Apesar da morfologia limitar a variedade de recursos que indivíduos tem capacidade de utilizar (e.g., tamanho da boca determina o tamanho da presa a ser ingerida; formato do corpo adaptado a certo tipo de hábito de vida como bentônico ou pelágico), hábitos alimentares não estão exclusivamente correlacionados com a morfologia (Manna et al. 2018; Bellwood et al. 2006). Populações com indivíduos similares em morfologia podem ter dietas distintas e populações morfológicamente diversas podem consumir o mesmo tipo de recurso dependendo da disponibilidade no ambiente (Manna et al. 2018; Bellwood et al. 2006). Hábitos alimentares são mais plásticos que morfologia, ou seja, indivíduos são mais propensos a alterar hábitos alimentares para se adaptar as condições do ambiente, resultando em elevada variabilidade intraespecífica (Manna et al. 2018; Buisson et al. 2013). Deste modo, o nicho é moldado por um conjunto de fatores, sendo eles: (1) morfologia, limita o tipo de presa a ser ingerido; (2) diversidade de microhabitats e disponibilidade de recursos no ambiente, abundância ou falta de recursos podem estreitar ou expandir o nicho (Costa et al. 2008); (3) competição intra e interespecífica, sendo forte ou fraca, influencia a amplitude de nicho; (4) predação, a abundância de predadores no ambiente interfere na distribuição das fases ontogenéticas (Kimirei et al. 2013; Oliveira et al. 2016); (5) comportamento, como comportamento territorial. Fases ontogenéticas distintas das espécies modificam o ambiente de formas diferentes e se comportam como unidades funcionais distintas independente do grupo trófico. As espécies podem variar mais de forma intraespecífica do que interespecífica (Rudolf & Rasmussen 2013), sendo assim, essencial considerar a importância que cada fase ontogenética das espécies exerce na dinâmica do ecossistema.

Em conclusão, em poças de maré, o nicho funcional varia entre grupos tróficos de formas distintas, sendo herbívoros alterando características locomotoras e macrocarnívoros mudando características de aquisição de alimento, enquanto as características funcionais de onívoros e invertívoros variam dependente da família ou da espécie e de aspectos comportamentais. O nicho isotópico corresponde ao nicho funcional em relação às assinaturas de nitrogênio que varia em carnívoros (MCAR, MINV e OMNI) devido as maiores mudanças em características alimentares, aumentando o tamanho das presas, e não varia em herbívoros devido as maiores mudanças locomotoras, mantendo o mesmo tipo de presa. Em relação as assinaturas de carbono, a variação do nicho não depende do grupo trófico, mas do comportamento e do habitat. O territorialismo e a diversidade de microhabitats no ambiente parecem influenciar na variação ontogenética de nicho em relação ao carbono, o que também pode influenciar na amplitude de nicho das fases ontogenéticas. Dessa forma, as amplitudes de nicho funcional e isotópico não correspondem, ou seja, a diversidade morfológica pode ou não influenciar o generalismo e a expansão do nicho. Por fim, a competição intraespecífica entre fases ontogenéticas pode ser evitada de formas diferentes, podendo ser morfológicas, alimentares, de uso de habitat e comportamentais.

## VI. Referências

- Andrades, R., Reis-Filho, J.A., Macieira, R.M., Giarrizzo, T. & Joyeux, J.-C., 2018. Endemic fish species structuring oceanic intertidal reef assemblages. *Scientific Reports*, 8(1), 10791: 9 p.
- Andrades, R., Machado, F.S. & Reis-filho, J.A., 2018. Intertidal Biogeographic Subprovinces: Local and Regional Factors Shaping Fish Assemblages. *Frontiers in Marine Science*, 5(November), 412: 14 p. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00412>
- Artero, C., Koenig, C.C., Richard, P., Berzins, R., Guillou, G., Bouchon, C. & Lampert, L., 2015. Ontogenetic dietary and habitat shifts in goliath grouper *Epinephelus itajara* from French Guiana. *Endangered Species Research*, 27(2), pp.155–168.
- Barrett, C.J., Johnson, M.L. & Hull, S.L., 2014. The mechanisms of intertidal fish coexistence: a model. *PeerJ PrePrints*. 2: e660v1. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.660v1>.
- Bascompte, J., Melián, C.J. & Sala, E., 2005. Interaction strength combinations and the overfishing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15), pp.5443–5447.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J. & Hoey, A.S., 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1582), pp.101–107.
- Bellwood, D.R., Streit, R.P., Brandl, S.J. & Tebbett, S.B., 2019. The meaning of the term “function” in ecology: a coral reef perspective. *Functional Ecology*, 14 p. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13265>
- Bolnick, D.I., Svanback, R., Araujo, M.S. & Persson, L., 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(24), pp.10075–10079.
- Bonaldo, R.M., Krajewski, J.P., Sazima, C. & Sazima, I., 2006. Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Biology*, 149(3), pp.423–433.
- Brandl, S.J., Robbins, W.D. & Bellwood, D.R., 2015. Exploring the nature of ecological specialization in a coral reef fish community: morphology , diet and foraging microhabitat use. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 1815: 20151147: 10 p.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J. & Laffaille, P., 2013. Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Global Change Biology*, 19(2), pp.387–400.
- Cardozo-Ferreira, G.C., Macieira, R.M., Francini-Filho, R.B. & Joyeux, J.C., 2018.

- Inferring labrid functional roles through morphological and ecological traits. *Marine Ecology Progress Series*, 588, pp.135–145.
- Carvalho, M.C. de, 2008. Uso dos isótopos estáveis de carbono, nitrogênio e enxofre em estudos de ecologia costeira. *Oecologia Australis*, 12(04), pp.694–705.
- Cocheret De La Morinière, E., Pollux, B.J.A., Nagelkerken, I., Hemminga, M.A., Huiskes, A.H.L. & Velde, G. der, 2003. Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: stable isotope and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 246, pp.279–289.
- Costa, G.C., Mesquita, D.O., Colli, G.R. & Vitt, L.J., 2008. Niche Expansion and the Niche Variation Hypothesis: Does the Degree of Individual Variation Increase in Depauperate Assemblages? *The American Naturalist*, 172(6), pp.868–877.
- Davis, A.M., Blanchette, M.L., Pusey, B.J., Jardine, T.D. & Pearson, R.G., 2012. Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river. *Freshwater Biology*, 57(10), pp.2156–2172.
- Davis, A.M., Pearson, R.G., Pusey, B.J., Perna, C., Morgan, D.L. & Burrows, D., 2011. Trophic ecology of northern Australia's terapontids: ontogenetic dietary shifts and feeding classification. *Journal of Fish Biology*, 78, pp.265–286.
- Dias, M., Roma, J., Fonseca, C., Pinto, M., Cabral, H.N., Silva, A. & Vinagre, C., 2016. Intertidal pools as alternative nursery habitats for coastal fishes. *Marine Biology Research*, 12(4), pp.331–344.
- Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A. & Mouillot, D., 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon , southern France. *Journal of Fish Biology*, 64, pp.970–983.
- Emmanuel, O.L. & Ajibola, E.T., 2010. Food and feeding habits and reproduction in Frillfin goby, *Bathygobius soporator* (Cuvier and Valenciennes, 1837) in the Badagry Creek, Lagos, Nigeria. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 2(12), pp.414–421.
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology* 1st ed., New York: Springer Science+Business Media.
- Heck, K.L. & Weinstein, M.P., 1989. Feeding habits of juvenile reef fishes associated with panamanian seagrass meadows. *Bulletin of Marine Science*, 45(May 1975), pp.629–636.
- Horn, M.H., Martin, K.L.M. & Chotkowski, M.A., 1999. *Intertidal fishes* 1st ed., Academic Press.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C. & Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in

- R. *Journal of Animal Ecology*, 80, pp.595–602.
- Jaquemet, S. & McQuaid, C., 2008. Stable isotope ratios in Cape gannets around the southern coasts of Africa reveal penetration of biogeographic patterns in oceanic signatures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80, pp.374–380.
- Kimirei, I.A., Nagelkerken, I., Trommelen, M., Blankers, P., Hoytema, N. van, Hoeijmakers, D., Huijbers, C.M., Mgaya, Y.D. & Rypel, A.L., 2013. What drives ontogenetic niche shifts of fishes in coral reef ecosystems? *Ecosystems*, 16(5), pp.783–796.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G. & Post, D.M., 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecological Society of America*, 88(1), pp.42–48.
- Lê, S., Josse, J. & Husson, F., 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), pp.1–18.
- Linde, M., Grau, A.M., Riera, F. & Massutí-Pascual, E., 2004. Analysis of trophic ontogeny in *Epinephelus marginatus* (Serranidae). *Cybium*, 28(1), pp.27–35.
- Losos, J.B. & Ricklefs, R.E., 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457(February), pp.830–836.
- Macieira, R.M., Simon, T., Pimentel, C.R. & Joyeux, J.-C., 2015. Isolation and speciation of tidepool fishes as a consequence of Quaternary sea-level fluctuations. *Environmental Biology of Fishes*, 98(1), pp.385–393.
- Macieira, R.M., 2013. Peixes de poças de maré da província brasileira: Sistemática , ecologia e aspectos funcionais. *Tese de Doutorado em Oceanografia Ambiental (Área de Concentração em Sistemas Costeiros e Marinhos)*, Universidade Federal do Espírito Santo, 134 p.
- Macieira, R.M. & Joyeux, J.-C., 2011. Distribution patterns of tidepool fishes on a tropical flat reef. *Fishery Bulletin*, 109(3), pp.305–315.
- Mancini, P.L. & Bugoni, L., 2014. Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. *ICES Journal of Marine Science*, 71(9), pp.2599–2607.
- Manna, L.R., Villéger, S., Rezende, C.F. & Mazzoni, R., 2018. High intraspecific variability in morphology and diet in tropical stream fish communities. *Ecology of Freshwater Fish*, (January), 28(1), pp.41–52.
- Medeiros, P.R., Rada, D.P. & Rosa, R.S., 2014. Abundance and behavioural ecology of the blenny *Ophioblennius trinitatis* (Teleostei: Blenniidae) at an oceanic archipelago of Brazil (Atlantic). *Scientia Marina*, 78(2), pp.203–212.
- Mendonça, V., Madeira, C., Dias, M., Vermandele, F., Archambault, P., Dissanayake, A.,

- Canning-Clode, J., Flores, A.A.V., Silva, A. and Vinagre, C., 2018. What's in a tide pool? Just as much food web network complexity as in large open ecosystems. *Plos One*, 13, e0200066.
- Nakazawa, T., 2015. Ontogenetic niche shifts matter in community ecology : a review and future perspectives. *Population Ecology*, 57(1), pp.347–354.
- Newsome, S.D., Rio, C.M. del, Bearhop, S. & Phillips, D.L., 2007. A Niche for Isotope Ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), pp.429–436.
- Oliveira, R.R.D.S., Macieira, R.M. & Giarrizzo, T., 2016. Ontogenetic shifts in fishes between vegetated and unvegetated tidepools: assessing the effect of physical structure on fish habitat selection. *Journal of Fish Biology*, 89, pp.959–976.
- Osório, R., Rosa, I.L. & Cabral, H., 2006. Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology*, 69(1), pp.233–242.
- Parent, C.E., Agashe, D. & Bolnick, D.I., 2014. Intraspecific competition reduces niche width in experimental populations. *Ecology and Evolution*, 4(20), pp.3978–3990.
- Patzner, R., Van Tassell, J.L., Kovacic, M. & Kapoor, B.G., 2011. *The Biology of Gobies* 1st ed., Boca Raton: CRC Press.
- Pettitt-Wade, H., Wellband, K.W., Heath, D.D. & Fisk, A.T., 2015. Niche plasticity in invasive fishes in the Great Lakes. *Biological Invasions*, 17(9), pp.2565–2580.
- Pimentel, C.R., Soares, L.S.H., Macieira, R.M. & Joyeux, J.C., 2018. Trophic relationships in tidepool fish assemblages of the tropical Southwestern Atlantic. *Marine Ecology*, 39(2), e12496.
- Pinheiro, H.T., Bernardi, G., Simon, T., Joyeux, J.C., Macieira, R.M., Gasparini, J.L., Rocha, C., & Rocha, L.A., 2017. Island biogeography of marine organisms. *Nature*, 549(7670), pp.82–85.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Randall, J.E., 1967. Food Habits of Reef Fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5, pp.665–847.
- Rudolf, V.H.W. & Rasmussen, N.L., 2013. Population structure determines functional differences among species and ecosystem processes. *Nature Communications*, 4, 94:1046–1056.
- Sánchez-Hernández, J., Nunn, A.D., Adams, C.E. & Amundsen, P.A., 2018. Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biological Reviews*, 94(2), pp.539–554.
- Sánchez-Hernández, J., Eloranta, A.P., Finstad, A.G. & Amundsen, P.A., 2016.

- Community structure affects trophic ontogeny in a predatory fish. *Ecology and Evolution*, (August 2016), pp.358–367.
- Sazima, I., 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, 29, pp.53–65.
- Shackell, N.L., Frank, K.T., Fisher, J.A.D., Petrie, B. & Leggett, W.C., 2010. Decline in top predator body size and changing climate alter trophic structure in an oceanic ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1686), pp.1353–1360.
- Sheppard, C.E., Inger, R., McDonald, R.A., Barker, S., Jackson, A.L., Thompson, F.J., Vitikainen, E.I.K., Cant, M.A. & Marshall, H.H., 2018. Intragroup competition predicts individual foraging specialisation in a group-living mammal. *Ecology Letters*, 21(5), pp.665–673.
- Vaslet, A., Phillips, D.L., France, C.A.M., Feller, I.C. & Baldwin, C.C., 2015. Trophic behaviour of juvenile reef fishes inhabiting interlinked mangrove-seagrass habitats in offshore mangrove islets. *Journal of Fish Biology*, 87(2), 256–273.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F. & Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications*, 20(6), pp.1512–1522.
- Wainwright, P.C., Bellwood, D.R. & Westneat, M.W., 2002. Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 65, pp.47–62.
- Warren, C.E. & Davis, G.E., 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, pp.175–214.
- Werner, E.E. & Gilliam, J.F., 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, pp.393–425.
- West, J.B., Bowen, G.J., Cerling, T.E. & Ehleringer, J.R., 2006. Stable isotopes as one of nature's ecological recorders. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7), pp.408–414.
- White, G.E., Hose, G.C. & Brown, C., 2015. Influence of rock-pool characteristics on the distribution and abundance of inter-tidal fishes. *Marine Ecology*, 36, pp.1332–1344.
- Zhao, T., Villéger, S., Lek, S. & Cucherousset, J., 2014. High intraspecific variability in the functional niche of a predator is associated with ontogenetic shift and individual specialization. *Ecology and Evolution*, 4(24), pp.4649–4657.

## VII. Material Suplementar

### VII.i. Variação dos Traços funcionais detalhados

Em MCAR, peso e tamanho do olho foram os traços funcionais em comum que separaram os dois grupos nas duas espécies. Superfície transversal do corpo ficou a baixo de  $r = 0,7$ , diferente das espécies dos outros grupos (Tabela 5). *L. nuchipinis* também apresentou formato da boca e formato da nadadeira peitoral fortemente correlacionados com o eixo 1 indicando que indivíduos pequenos tem a abertura da boca maior que a largura e o formato da nadadeira peitoral mais assimétrico, sendo o comprimento maior que a altura. Os indivíduos grandes tem a largura da boca maior que a abertura e nadadeiras peitorais mais simétricas, com comprimento e altura de tamanhos semelhantes. Em *S. plumieri*, a área da boca foi fortemente correlacionada com o eixo 1 indicando que a boca dos indivíduos pequenos é proporcionalmente maior em relação ao corpo. Em MCAR a maioria dos traços funcionais que separaram as classes de tamanho são relacionados à aquisição de alimento.

Nos herbívoros (RHER e THER), os traços funcionais fortemente correlacionados com o eixo 1 (além de peso, tamanho do olho e superfície transversal do corpo) foram: formato da boca, formato da nadadeira peitoral (exceto *S. axillare*), posição da nadadeira peitoral (exceto *O. trinitatis*), relação nadadeira caudal e pedúnculo caudal (*Entomacrodus* sp.) e posição do olho (*S. axillare*) (Tabela 4). Os Blenniidae (*O. trinitatis* e *Entomacrodus* sp.) indivíduos grandes tem a largura da boca maior que a abertura e os indivíduos pequenos tem a boca mais simétrica, sendo que em *Entomacrodus* sp. a abertura tende a ser ligeiramente maior que a largura. *S. axillare* grandes tem o formato da boca mais simétrico que os indivíduos pequenos e a abertura é um pouco maior que a largura. Nos Blenniidae, o comprimento da nadadeira peitoral é maior que a altura nas duas classes de tamanho, porém, enquanto indivíduos pequenos o comprimento é quase o dobro do tamanho da altura. Em *Entomacrodus* sp. e *S. axillare*, a nadadeira peitoral dos indivíduos pequenos é mais alta que dos indivíduos grandes em relação a altura do corpo. Os *Entomacrodus* sp. pequenos tem a altura da nadadeira caudal maior em relação ao pedúnculo caudal que os indivíduos grandes e *S. axillare* pequenos tem o olho mais alto em relação a cabeça que os indivíduos grandes. No geral, os traços funcionais que separaram as classes de tamanho nos herbívoros foram tanto relacionados a alimentação quanto à locomoção e uso de habitat. Comparado aos outros grupos tróficos, os

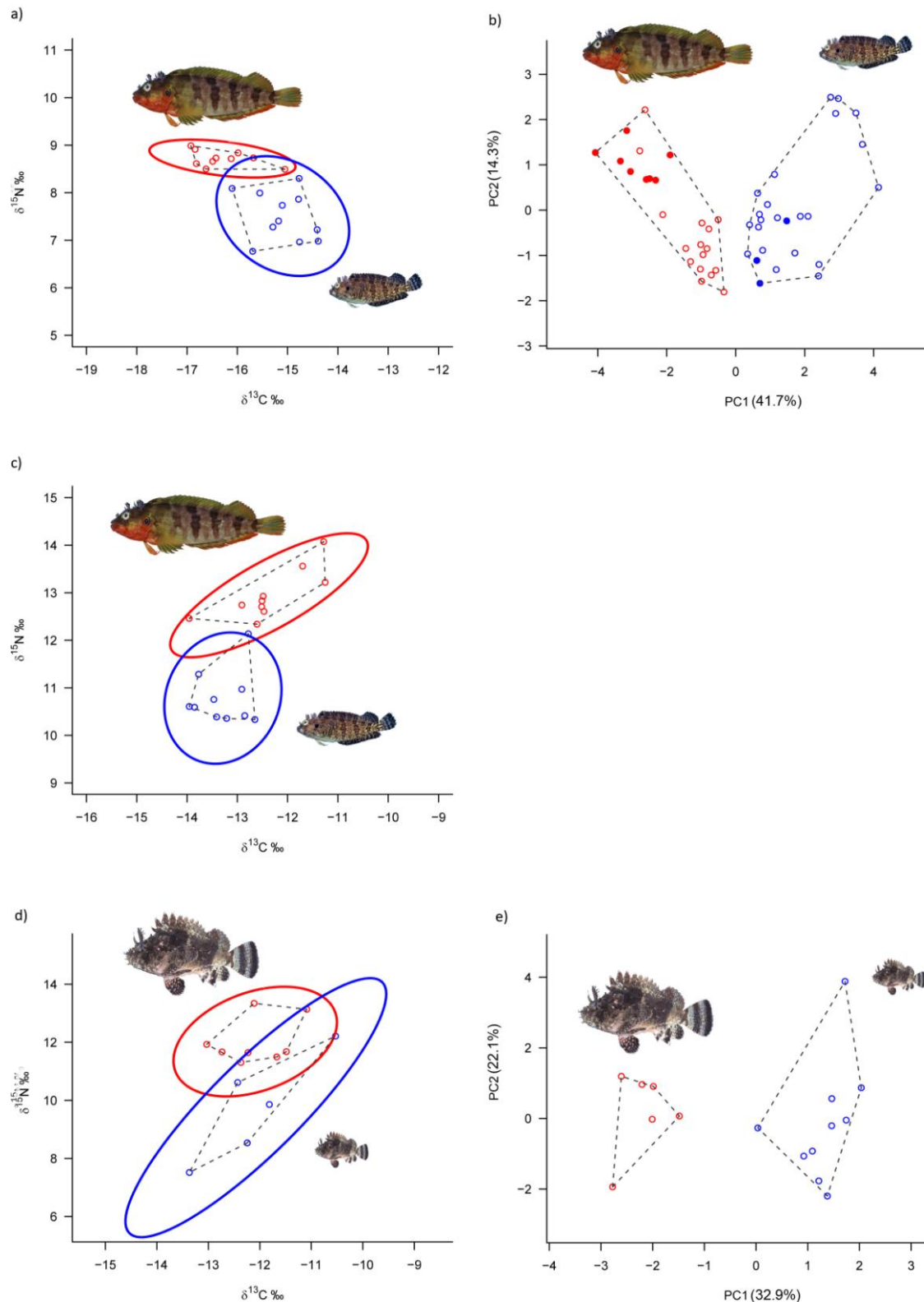
herbívoros tem mais traços funcionais em comum que separam o espaço funcional das classes de tamanho.

Em OMNI, os traços funcionais em comum fortemente correlacionados com o eixo 1 foram peso, tamanho do olho e superfície transversal do corpo, seguindo o padrão da variação ontogenética do nicho funcional (Tabela 5). Em *Stegastes* spp. foi a área da boca, indicando que a área da boca de indivíduos pequenos é proporcionalmente maior em relação ao corpo e em *A. saxatilis*, o formato da boca, formato transversal do corpo e formato da nadadeira peitoral (Tabela 4). A altura da boca dos indivíduos pequenos é maior que a largura e os indivíduos grandes tendem a ter a boca mais simétrica, a altura do corpo é maior nos indivíduos grandes do que nos indivíduos pequenos em relação a largura, o comprimento da nadadeira peitoral dos indivíduos pequenos em relação a altura é menor que dos indivíduos grandes. Em geral, não houve padrão nos traços funcionais que separaram os dois grupos em OMNI. Os traços funcionais em *Stegastes* spp. foram mais correlacionados com alimentação e em *A. saxatilis* foi alimentação e mobilidade e uso de habitat.

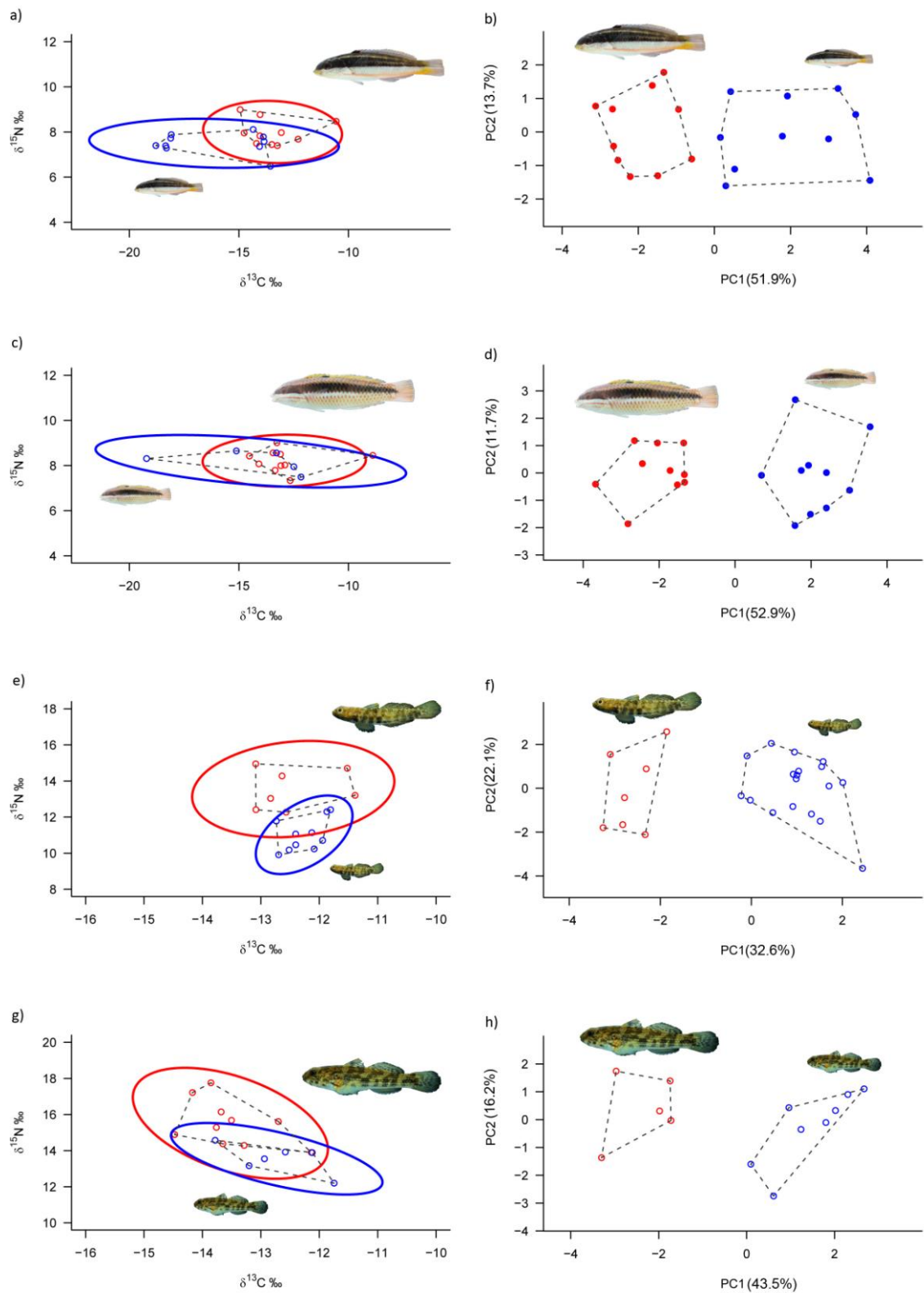
Em MINV, além de peso, superfície transversal do corpo e tamanho do olho (exceto *B. geminatus*), área da boca foi o traço funcional que separou as classes de tamanho no espaço funcional (exceto *B. geminatus*) (Tabela 5). A área da boca dos indivíduos pequenos é maior em relação ao corpo do que indivíduos grandes. Em Labridae (*T. noronhanum* e *H. penrosei*), mais traços funcionais foram correlacionados com o eixo 1 do que em Gobiidae (*B. geminatus* e *B. soporator*), principalmente traços relacionados a mobilidade e uso de habitat. O eixo 1 de *B. geminatus*, diferente das outras espécies, foi correlacionado com formato da boca que em geral é simétrica, porém, a boca dos indivíduos pequenos tem a altura maior que a largura e os indivíduos grandes tem a largura da boca maior que a altura. *B. soporator* não apresentou outro traço funcional fortemente correlacionado com o eixo 1 além dos quatro padrões de MINV. Em *T. noronhanum*, formato da nadadeira peitoral (comprimento da nadadeira é maior que a altura mas em indivíduos pequenos é mais simétrica), posição da nadadeira peitoral (nadadeira de indivíduos pequenos é mais alta que dos indivíduos grandes) e posição do olho (o olho de indivíduos pequenos é mais alto que dos indivíduos grandes em relação a altura da cabeça) foram fortemente correlacionados com eixo 1 (Tabela 5). Em *H. penrosei*, formato transversal do corpo (a altura do corpo é maior que a largura mas em indivíduos grandes a altura é maior comparada a indivíduos pequenos em relação a

largura) e relação entre nadadeira caudal e pedúnculo caudal (a altura da nadadeira de indivíduos grandes é proporcionalmente maior em relação ao pedúnculo caudal que de indivíduos pequenos) separaram os espaços funcionais (Tabela 5). Em geral, os traços funcionais em comum entre as espécies MINV variaram entre família. Em Labridae, mais traços funcionais separaram os espaços funcionais do que Gobiidae, mas nas duas famílias foram relacionados tanto com alimentação quanto mobilidade exceto por *B. soporator* que foram mais relacionados com alimentação.

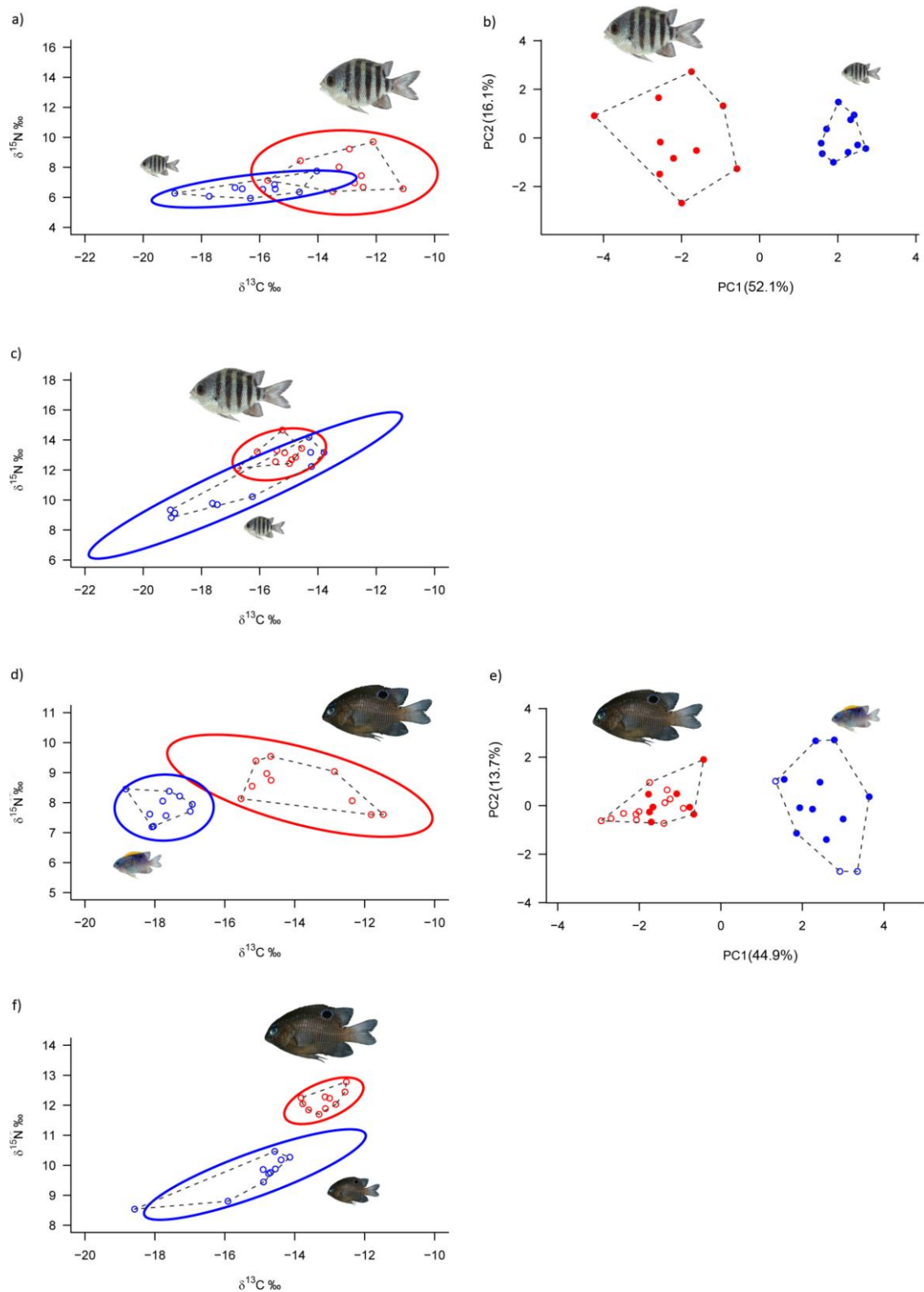
## VII.ii. Figuras e Tabelas Suplementares



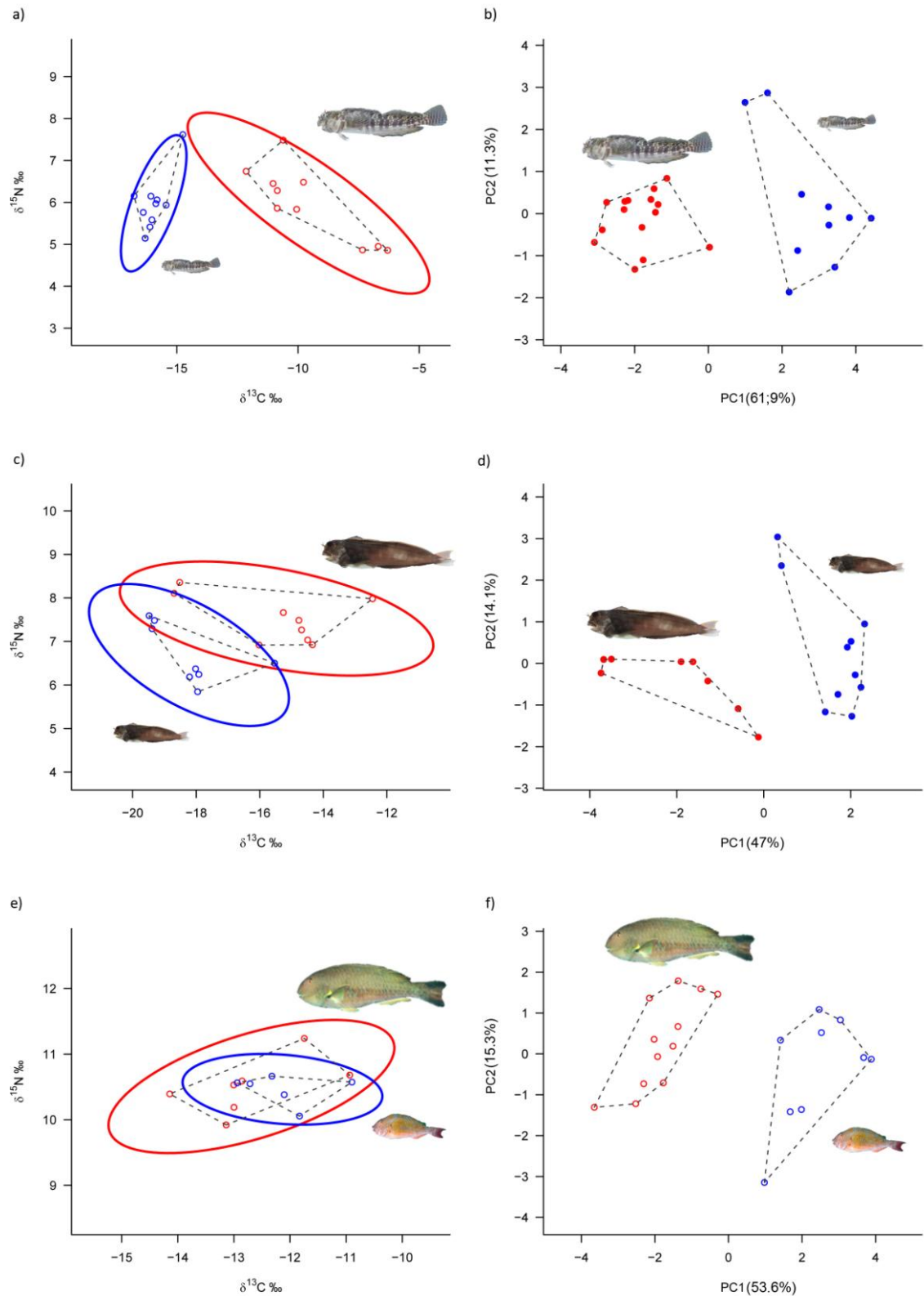
**Figura S1:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de MCAR. (○) indivíduos pequenos, (◉) indivíduos grandes. Nos gráficos b e e: (●●) indivíduos da Ilha da Trindade, (○○) indivíduos de Anchieta. (a) *L. nuchipinnis* da Ilha da Trindade, (b) *L. nuchipinnis*, (c) *L. nuchipinnis* de Anchieta, (d e e) *S. plumieri*. Fotos: João Luiz Gasparini e Raphael Macieira.



**Figura S2:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de MINV. ( $\circ$ ) indivíduos pequenos, ( $\circ$ ) indivíduos grandes. Nos gráficos *b*, *d*, *f* e *h*: ( $\bullet$ ) indivíduos da Ilha da Trindade, ( $\circ$ ) indivíduos de Anchieta. (*a* e *b*) *T. noronhanum*, (*c* e *d*) *H. penrosei*, (*e* e *f*) *B. geminatus*, (*g* e *h*) *B. soporator*. Fotos: Raphael Macieira e Ryan Andrades.



**Figura S3:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de OMNI. (○) indivíduos pequenos, (○) indivíduos grandes. Nos gráficos *b* e *e*: (●●) indivíduos da Ilha da Trindade, (○○) indivíduos de Anchieta. (a) *A. saxatilis* da Ilha da Trindade, (b) *A. saxatilis*, (c) *A. saxatilis* de Anchieta, (d) *S. fuscus trinidadensis*, (e) *Stegastes* spp., (f) *S. fuscus*. Fotos: Ryan Andrades e Raphael Macieira



**Figura S4:** Distribuição dos nichos isotópicos (esquerda) representados pelas elipses dos plots de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  e funcionais (direita), representados pelos plots das PC1 e PC2 da PCA, de THER e RHER. (○) indivíduos pequenos, (○) indivíduos grandes. Nos gráficos b, d e f: (●) indivíduos da Ilha da Trindade, (○) indivíduos de Anchieta. (a e b) *Entomacrodus* sp., (c e d) *O. trinitatis*, (e e f) *S. axillare*. Fotos: Ryan Andrades, Kendall D. Clements e Carlos E. L. Ferreira.

**Tabela S1:** Número de indivíduos (N) utilizados para análise de ecomorfologia funcional para cada classe de tamanho de cada espécie. Média e tamanho máximo e mínimo (CT) dos indivíduos analisados são fornecidos para cada fase ontogenética (*P* = pequenos; *G* = grandes).<sup>1</sup> espécie da ilha, <sup>2</sup> espécie da costa.

Espécie	N		CT	
	P	G	P	G
MCAR				
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>1 2</sup>	25	24	45,6 (18,7-63,6)	124,8 (100-153,9)
<i>Scorpaena plumieri</i> <sup>2</sup>	10	6	37,5 (16,3-54,3)	103,9 (86-133,1)
MINV				
<i>Thalassoma noronhanum</i> <sup>1</sup>	16	7	22,9 (20-25)	58,2 (47,9-57,6)
<i>Halichoeres penrosei</i> <sup>1</sup>	8	5	27,4 (24,4-32)	78,3 (70,2-83)
<i>Bathygobius geminatus</i> <sup>2</sup>	10	10	17,4 (16-20,6)	65,6 (55-80,2)
<i>Bathygobius soporator</i> <sup>2</sup>	10	10	21,1 (17-23,8)	65 (50-78,1)
OMNI				
<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>1 2</sup>	10	10	27,31 (25-30)	94,8 (67-124,7)
<i>Stegastes</i> spp. <sup>1 2</sup>	13	20	18,13 (14,5-20,3)	86,8 (70,2-111,1)
THER				
<i>Entomacrodus</i> sp. <sup>1</sup>	10	15	19,49 (14,3-24,1)	70,3 (50,5-90,5)
<i>Ophioblennius trinitatis</i> <sup>1</sup>	10	8	51,88 (45,9-59,6)	95 (88,7-108,7)
RHER				
<i>Sparisoma axillare</i> <sup>2</sup>	9	12	31,33 (22-36,5)	94,87 (66,15-127,5)

**Tabela S2:** Número de indivíduos (N) utilizados para análise de isótopos estáveis para cada classe de tamanho de cada espécie. Médias e tamanhos máximos e mínimos (CT) e as médias e máximos e mínimos das assinaturas de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  dos indivíduos analisados são fornecidos. <sup>1</sup> espécie da ilha, <sup>2</sup> espécie da costa.

Espécie	N		CT(mm)		$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$		$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	
	P	G	P	G	P	G	P	G
MCAR								
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>1</sup>	11	10	53,1 (35-60)	146,3 (135-257)	-15,1 (-16,1- -14,4)	-16,3 (-16,9- -15,1)	7,51 (6,77-8,30)	8,72 (8,49-8,99)
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> <sup>2</sup>	10	10	49,2 (40-55)	118,6 (102-126)	-13,3 (-14- -12,7)	-12,4 (-14- -11,3)	10,8 (10,3-12,1)	13 (12,3-14,1)
<i>Scorpaena plumieri</i> <sup>2</sup>	5	8	41 (26-60)	119,9 (80-161)	-12,1 (-13,4- -10,5)	-12,1 (-13- -11,1)	9,75 (7,52-12,2)	12,02 (11,3-13,3)
MINV								
<i>Thalassoma noronhanum</i> <sup>1</sup>	10	10	19,3 (16-24)	60,7 (50-80)	-16,2 (-18,8- -13,6)	-13,5 (-14,9- -10,6)	7,5 (6,48-8,11)	8 (7,4-8,99)
<i>Halichoeres penrosei</i> <sup>1</sup>	5	10	26,3 (10-30)	71,3 (62-90)	-14,5 (-19,2- -12,2)	-12,9 (-14,5- -8,89)	8,19 (7,49-8,65)	8,21 (7,33-9,01)
<i>Bathygobius geminatus</i> <sup>2</sup>	10	7	23,6 (21-25)	51,2 (49-56)	-12,3 (-12,7- -11,8)	-12,5 (-13,1- -11,4)	11,02 (9,91-12,4)	13,6 (12,3-15)
<i>Bathygobius soporator</i> <sup>2</sup>	6	10	26,2 (22-30)	72,2 (70-79)	-12,7 (-13,8- -11,8)	-13,5 (-14,5- -12,1)	13,6 (12,2-14,6)	15,5 (13,9-17,8)
OMNI								
<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>1</sup>	10	10	21,3 (17-30)	94,6 (60-186)	-16,2 (-18,9- -14)	-13,1 (-15,7- -11,1)	6,55 (5,94-7,76)	7,6 (6,39-9,7)
<i>Abudefduf saxatilis</i> <sup>2</sup>	9	11	21,1 (15-30)	70,7 (60-104)	-16,7 (-19,1- -13,8)	-15,2 (-16,8- -14,3)	10,6 (8,82-13,2)	13,2 (12,1-14,7)
<i>Stegastes f. trinidadensis</i> <sup>1</sup>	10	10	17,4 (14-20)	84,9 (73-95)	-17,7 (-18,8- -16,9)	-13,9 (-15,5- -11,5)	7,83 (7,19-8,45)	8,56 (7,6-9,54)
<i>Stegastes fuscus</i> <sup>2</sup>	10	10	17,4 (14-20)	78,9 (70-102)	-15,1 (-18,6- -14,1)	-13,2 (-13,8- -12,5)	9,69 (8,54-10,5)	12,2 (11,7-12,8)
THER								
<i>Entomacrodus sp.</i> <sup>1</sup>	10	10	21 (16-22)	55,2 (50-69)	-15,96 (-16,8- -14,8)	-9,57 (-12,2- -6,3)	5,98 (5,14-7,62)	5,98 (4,86-7,48)
<i>Ophioblennius trinitatis</i> <sup>1</sup>	8	10	54,9 (49-60)	98,9 (90-124)	-18,2 (-19,5- -15,5)	-15,5 (-18,7- -12,5)	6,69 (5,85-7,6)	7,33 (5,53-8,36)
RHER								
<i>Sparisoma axillare</i> <sup>2</sup>	6	7	37,2 (33-40)	76,7 (65-101)	-12,1 (-12,9- -10,9)	-12,7 (-14,1- -10,9)	10,5 (10,1-10,7)	10,5 (9,92-11,2)