



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

FRANCYANNE MARIA MARTINS DE SOUZA GODOY TORRES

**EFEITOS DO TAMANHO E COMPOSIÇÃO DE CARDUMES E DE ÁREAS
MARINHAS PROTEGIDAS NA HERBIVORIA POR PEIXES RECIFAIS DO
ATLÂNTICO SUDOESTE**

Recife
2025

FRANCYANNE MARIA MARTINS DE SOUZA GODOY TORRES

**EFEITOS DO TAMANHO E COMPOSIÇÃO DE CARDUMES E DE ÁREAS
MARINHAS PROTEGIDAS NA HERBIVORIA POR PEIXES RECIFAIS DO
ATLÂNTICO SUDOESTE**

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Biologia Animal da
Universidade Federal de Pernambuco,
como requisito parcial para obtenção do
título de mestre em Biologia Animal. Área
de concentração: Ecologia

Orientador: João Lucas Leão Feitosa

Coorientador: Prof. Dr. Carlos Werner Hackradt

Recife

2025

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Torres, Francyanne Maria Martins de Souza Godoy.

Efeitos do tamanho e composição de cardumes e de áreas marinhas protegidas na herbivoria por peixes recifais do Atlântico Sudoeste / Francyanne Maria Martins de Souza Godoy Torres. - Recife, 2025.

62f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, 2025.

Orientação: Prof. Dr. João Lucas Leão Feitosa.

Coorientação: Prof. Dr. Carlos Werner Hackradt.

Inclui referências e material suplementar.

1. Comportamento alimentar; 2. Unidades de conservação; 3. Forrageamento; 4. Áreas protegidas; 5. Ecologia; 6. Pressão de herbivoria. I. Feitosa, Prof. Dr. João Lucas Leão. II. Hackradt, Prof. Dr. Carlos Werner. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

FRANCYANNE MARIA MARTINS DE SOUZA GODOY TORRES

**EFEITOS DO TAMANHO E COMPOSIÇÃO DE CARDUMES E DE ÁREAS
MARINHAS PROTEGIDAS NA HERBIVORIA POR PEIXES RECIFAIS DO
ATLÂNTICO SUDOESTE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, Centro Acadêmico de Biociências, como requisito para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal. Área de concentração: Biologia Animal.

Aprovado em: 30/01/2025.

BANCA EXAMINADORA

Documento assinado digitalmente
 **JOAO LUCAS LEAO FEITOSA**
Data: 27/03/2025 12:00:44-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^a. Dr^a. João Lucas Leão Feitosa
Universidade Federal de Pernambuco

Documento assinado digitalmente
 **LUISA VALENTIM MELO DE VASCONCELOS QUEI**
Data: 27/03/2025 18:42:39-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^o. Dr. Luísa Valentim Melo de Vasconcelos Queiroz Vêras
Universidade Federal de Pernambuco

Documento assinado digitalmente
 **DRAUSIO PINHEIRO VERAS**
Data: 27/03/2025 12:24:33-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^o. Dr. Dráusio Pinheiro Vêras
Universidade Federal Rural de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Inicialmente quero agradecer a Deus por ter estado comigo em todos os momentos, me dando força e sabedoria para continuar. Me fazendo passar por todas as dificuldades durante esse período.

Agradeço aos meus Pais e a minha Irmã por serem o motivo de tudo, por todo amor e paciência. Obrigada por todas as ligações que me fizeram continuar tentando, consegui e é por vocês!

Aos meus orientadores, João Lucas Feitosa, sem você isso não teria acontecido, não seria capaz de expressar a gratidão e admiração que tenho por você, obrigada por acreditar, pela amizade e por ter enfrentado esse desafio comigo, sem me deixar desistir, e Carlos Hackradt, pelo apoio, pelo espaço concedido e por ter acredito que conseguiria enfrentar esse desafio.

As minhas melhores amigas, Savana Albuquerque, por sempre estar comigo, obrigada por toda paciência nesse processo, pelo apoio e paciência em todas as vezes que eu quis desistir, e Beatriz Melo por todas as vezes que fez os dias ruins mais leves!

Agradeço a todos os amigos que fiz ao longo desses anos de UFPE, por todas as conversas, palavras de incentivo e carinho. Pelas ideias e conhecimentos trocados e todas as experiências que fizeram esse caminho mais tranquilo.

A todos meus amigos que fazem parte do LABPIER, obrigada por toda colaboração, disponibilidade, conversa, apoio e carinho! Esse trabalho também não seria possível sem a colaboração de vocês!

RESUMO

Os peixes herbívoros desempenham um papel crucial nos recifes de corais, moldando a comunidade bentônica e regulando a competição entre algas e corais por meio da herbivoria. Com base em fatores como disponibilidade de recursos alimentares, tamanho corporal e presença de cardumes, seus comportamentos e padrões de forrageamento podem variar. No Brasil, a baixa diversidade e o alto grau de endemismo dos recifes tornam essas funções ainda mais relevantes, especialmente diante da redução das populações de herbívoros devido à pressão pesqueira. Uma solução para a recuperação dessas populações é a criação de Áreas Marinhas Protegidas (AMPs). Este estudo investigou dois aspectos principais: (1) como a formação de cardumes de diferentes tamanhos afeta o comportamento de forrageamento dos herbívoros, e (2) como diferentes estratégias de manejo de pesca em AMPs influenciam a herbivoria. A espécie *Sparisoma axillare* foi usada como modelo para analisar 303 vídeos de comportamento alimentar, avaliando se taxas de alimentação, mordidas e tempo de forrageamento variam conforme o tamanho do cardume. O estudo revelou que o tamanho do grupo influencia a intensidade da herbivoria e a escolha de habitats. Peixes em grupos maiores tendem a forragear em áreas mais expostas à predação. Estes achados oferecem uma nova perspectiva sobre a dinâmica alimentar dos peixes-papagaio e seus papéis ecossistêmicos. Em relação ao segundo ponto, o estudo comparou duas categorias de proteção em AMPs: no-take (sem pesca, como no Parque Nacional Marinho dos Abrolhos) e desprotegidas (com pesca, como na Área de Proteção Ambiental Ponta da Baleia). Analisou-se como as taxas de alimentação e habitats utilizados para forrageamento por espécies-modelo de cada guilda (*Scarus trispinosus*, *Sparisoma axillare*, *Acanthurus bahianus* e *Stegastes fuscus*) mudam em diferentes tipos de AMPs. Observou-se que áreas protegidas apresentam maior disponibilidade e variabilidade de recursos, enquanto áreas desprotegidas têm maior dominância de corais moles, que não são usados para alimentação. As densidades de peixes herbívoros são geralmente maiores em áreas protegidas da pesca. Indivíduos de herbívoros podadores (*Acanthurus bahianus*) e raspadores (*Sparisoma axillare*) apresentam maiores taxas de mordida e tempo de forrageamento em áreas desprotegidas, mas a pressão exercida pela herbivoria é semelhante entre as áreas, variando apenas nos habitats utilizados. Os herbívoros territorialistas (*Stegastes fuscus*) dedicam mais tempo ao forrageamento dentro das AMPs, onde sua abundância é seis vezes maior, aumentando a pressão de herbivoria. Os herbívoros escavadores (*S. trispinosus*, acima de 40 cm) apresentam densidades muito baixas fora das áreas protegidas, desempenhando seu papel funcional apenas em áreas de proteção. Esses padrões evidenciam a importância da conservação e do manejo adequado das AMPs para preservar os papéis funcionais dos peixes e a saúde dos recifes de corais.

Palavras-chave: Comportamento alimentar. Unidades de conservação. Forrageamento. Áreas protegidas. Ecologia. Pressão de herbivoria.

ABSTRACT

Herbivorous fish play a crucial role in coral reefs by shaping the benthic community and regulating competition between algae and corals through herbivory. Their behaviors and foraging patterns can vary based on factors such as food resource availability, body size, and the presence of schools. In Brazil, the low diversity and high endemism of reefs make these functions even more relevant, especially in the face of declining herbivore populations due to fishing pressure. A solution to the recovery of these populations is the creation of Marine Protected Areas (MPAs). This study investigated two main aspects: (1) how the formation of schools of different sizes affects the foraging behavior of herbivores, and (2) how different fishing management strategies in MPAs influence herbivory. The species *Sparisoma axillare* was used as a model to analyze 303 videos of feeding behavior, evaluating whether feeding rates, bite rates, and foraging time vary according to school size. The study revealed that group size influences the intensity of herbivory and habitat choice. Fish in larger groups tend to forage in areas more exposed to predation. These findings offer a new perspective on the feeding dynamics of parrotfish and their ecosystem roles. Regarding the second point, the study compared two protection categories in MPAs: no-take (no fishing, as in the Abrolhos Marine National Park) and unprotected (fishing allowed, as in the Ponta da Baleia Environmental Protection Area). It analyzed how feeding rates and habitats used for foraging by model species from each guild (*Scarus trispinosus*, *Sparisoma axillare*, *Acanthurus bahianus*, and *Stegastes fuscus*) change across different types of MPAs. It was observed that protected areas have greater resource availability and variability, while unprotected areas have higher dominance of soft corals, which are not used for herbivory. Herbivore fish densities are generally higher in fishing-protected areas. Individuals of grazers (*Acanthurus bahianus*) and scrapers (*Sparisoma axillare*) show higher bite rates and foraging time in unprotected areas, but the pressure from their herbivory is similar between areas, varying only in the habitats used. Territorial herbivores (*Stegastes fuscus*) spend more time foraging within MPAs, where their abundance is six times greater, increasing herbivory pressure. Excavating herbivores (*S. trispinosus*, above 40 cm) have very low densities outside protected areas, fulfilling their functional role only in protected locations. These patterns highlight the importance of conservation and proper MPA management to preserve the functional roles of fish and the health of coral reefs.

Keywords: Feeding behavior. Conservation Units. Foraging. Protected areas. Ecology. Herbivory pressure.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

IMPLICATIONS OF FORAGING GROUP SIZE TO THE FEEDING OF THE GRAY PARROTFISH, *SPARISOMA AXILLARE*

- Figura 1 – Hypotheses outlined in the present study. (a) Hypothesis 1 postulates that individuals in larger groups will find quality food more often, either by having more fish searching for food (H1a) or by accessing the better food sources defended by territorial damselfishes (H1b). (b) Hypothesis 2 theorizes that increased vigilance of fish joining larger groups will enhance their feeding rates and the time spent feeding (H2). (c) Hypothesis 3 considers that increased vigilance enables fish to access more profitable reef habitats of increased predation risk (H3). Fish silhouettes drawn in green depict herbivores, those in red represent piscivorous predators and drawings in orange illustrate territorial competitors. 25
- Figura 2 – Map of the study area. Overviews of the locations studied along the Brazilian coast are shown in the left panels: Recifes de Corais MPA (yellow), Costa dos Corais MPA (blue) and Abrolhos Marine National Park (gray). A detailed view of the distribution of the study locations is depicted in the panels on the right, where the limits of areas open to fishing are contoured in pink and the no-take areas are represented by green open polygons. In each location, green circles represent sites in no-take areas and red triangles represent sites in areas open to fishing. 27
- Figura 3 – Relationships of fixed factors analyzed in GLMMs with the number of forays (a) and bite rates (b) of *S. axillare*. The GLMM fitted for the foraging time indicated that none of the predictors studied explained the time individuals spent feeding; thus, results were omitted from this figure. Upper panels indicate the mean GLMM estimates, represented by points, and error bars denote their standard error. Coefficients are standardized for the selected factors, and only variables selected to compose models are displayed; non-significant variables appear in grey. 'RHerb' and 'MIV' indicate the abundance of roving herbivores and mobile invertebrate feeders in foraging groups during feeding events, 'THerb' means the abundance of territorial herbivores around the focal individual when feeding and the 'Size' is the focal individual total length. Plots of the relationships of the factors selected as significant predictors with dependent feeding variables are presented in the bottom panels. 30

	Points represent each individual observation, and continuous lines are based on non-standardized coefficients obtained in GLMMs.	
Figura 4 –	<i>Sparisoma axillare</i> use of reef habitats for feeding in different life phases and foraging group sizes, based on bite rates. Size classes were divided into Settlers ($\leq 5\text{cm}$), Juveniles (6-17cm), Maturing (18-25cm) and Adults ($\geq 26\text{cm}$) and foraging group sizes into Small groups (≤ 3 individuals), Medium groups (4-9 individuals), and Large groups (≥ 10 individuals). Inner opaque circles represent mean bite rates and faded outer circles are their standard errors. The percentage of total bite rates for each combination of size class and group size taken in each reef habitat is given. Reef habitats are indicated by colors: the reef slope (at the left and in gray), the reef flat (upper portion and in orange) and the seagrass/macroalgae meadows (at the right and in green). No settlers ($< 6\text{ cm}$) were observed foraging in large groups.	31
HERBIVORIA POR PEIXES BRASILEIROS SUJEITOS À DIFERENTES PRESSÕES DE PESCA		
Figura 1 –	Mapa da localização do PARMAMAR de Abrolhos e da APA da Ponta da Baleia, e dos dezesseis pontos de coleta com as respectivas distribuições dos setores.	43
Figura 2 –	Classificação dos locais da superfície dos recifes que as espécies deferiam as mordidas. Reef flat = superfície horizontal, Reef slope = superfície vertical, meadows = pradaria de gramas marinhas ou algas sobre substrato inconsolidado e other = superfície não identificada.	45
Figura 3 –	Diferenças entre as áreas no-take e desprotegido em relação a cobertura (a), onde os pontos azuis representa área no-take e os pontos rosas, área desprotegida. E os tipos de coberturas são representados por (CA) algas calcárias, (MC) macroalga, (SP) esponjas, (CM) corais moles, (CD) corais duros e (TF) algas turf. E a densidade dos herbívoros (b), marrom (<i>Acanthurus bahianus</i>), azul escuro (<i>Scarus trispinosus</i> $>40\text{cm}$), azul claro (<i>Scarus trispinosus</i> $<40\text{cm}$), rosa (<i>Sparisoma axillare</i>), amarelo (<i>Stegastes fuscus</i>) e em cinza para todos os grupos estão representadas em conjunto as espécies com mesmo habito alimentar que não foram avaliadas como alvo nesse estudo. As barras representam a densidade média (indivíduos por 100m^2) e as barras de erro indicam o erro padrão. Asteriscos destacam as diferenças significativas observadas nos GLMs ajustados para cada grupo, enquanto os valores não significativos estão representados pela sigla ns.	47

Figura 4 –	Diferenças entre áreas no-take e desprotegidas para taxas de bite rates (a) e foraging time (b) nos indivíduos de <i>Acanthurus bahianus</i> (marrom), <i>Scarus trispinosus</i> >40cm (azul escuro), <i>Scarus trispinosus</i> <40cm (azul claro), <i>Sparisoma axillare</i> (rosa) e <i>Stegastes</i> sp. (amarelo). Onde as barras de erro são o erro padrão, os asteriscos são as diferenças significativas, enquanto os valores não significativos estão representados por ns.	48
Figura 5 –	A pressão total da herbivoria realizada pelos indivíduos de cada espécie-modelo das guildas (a) e a distribuição de suas taxas de mordida nos habitats do recife (b) distribuição das taxas de mordida médias (mordidas por minuto) entre os habitats dos recifes, separados entre as áreas no-take (NT) e desprotegida (UNP) para cada uma das guildas de herbívoros analisadas. (c) análises de componentes principais mostram a distribuição das mordidas entre as localidades desprotegidas (Unprotected) e protegidas (No-take) à pesca, onde os polígonos destacam a amplitude de habitats que cada espécie utiliz	50

LISTA DE TABELAS

IMPLICATIONS OF FORAGING GROUP SIZE TO THE FEEDING OF THE GRAY PARROTFISH, *SPARISOMA AXILLARE*

Tabela 1 – Overview of study locations and the distribution of samples of <i>S. axillare</i> feeding observations across sites.	26
---	----

LISTA DE ANEXOS TABELAS SUPLEMENTARES DOS CAPÍTULOS

IMPLICATIONS OF FORAGING GROUP SIZE TO THE FEEDING OF THE GRAY PARROTFISH, *SPARISOMA AXILLARE*

Tabela S1	Model selection for the GLMMs fitted for the number of forays performed by <i>S. axillare</i> in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance. Only the top 5 best models according to the lowest AICc values are shown.	38
—		
Tabela S2	Model selection for the GLMMs fitted for the bite rates performed by <i>S. axillare</i> in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance.	38
—		
Tabela S3	Model selection for the GLMMs fitted for the foraging time used by <i>S. axillare</i> in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance.	38
—		
Tabela S4	Estimates of the best model selected for the GLMMs fitted for the bite rates performed by <i>S. axillare</i> in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance. Estimates shown are not standardized across variables. Significant terms are shown in bold.	38
Tabela S5	Estimates of the best model selected for the GLMMs fitted for the number of forays performed by <i>S. axillare</i> in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance. Estimates shown are not standardized across variables. Significant terms are shown in bold.	39
Tabela S6	Estimates of the best model selected for the GLMMs fitted for the foraging time used by <i>S. axillare</i> in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders	39

abundance. Estimates shown are not standardized across variables. Significant terms are shown in bold.

Tabela S7	Results of the main test of the PERMANOVA for the bite rates performed by <i>S. axillare</i> in observations across the reef habitats. Life phases are based on the size of focal individuals in: Settlers (< 6cm), Juveniles (6-17cm), Maturing (18-25cm) and Adults (> 25cm). Foraging group sizes are divided into Small (< 3 individuals), Medium (4-9 individuals) and Large groups (> 10 individuals). Significant terms are shown in bold.	40
Tabela S8	Mean bite rates ($\pm$ standard error) according to individual life phase and foraging group size. Life phases are based on the size of focal individuals in: Settlers (< 6cm), Juveniles (6-17cm), Maturing (18-25cm) and Adults (> 25cm). Foraging group sizes are divided into Small (< 3 individuals), Medium (4-9 individuals) and Large groups (> 10 individuals). Settlers were not observed foraging in large groups.	40

HERBIVORIA POR PEIXES BRASILEIROS SUJEITOS À DIFERENTES PRESSÕES DE PESCA

Tabela S1	Número de vídeos por indivíduos analisados por cada local de amostragem	59
Tabela S2	Etograma dos comportamentos observados nas quatro espécies analisadas	59
Tabela S3	Resultados dos GLMMs ajustados para avaliar as densidades das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).	60
Tabela S4	Resultados dos GLMMs ajustados para avaliar as taxas de mordida das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).	61
Tabela S5	Resultados dos GLMMs ajustados para avaliar as tempo de alimentação das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).	61
Tabela S6	Resultados dos PERMANOVA ajustados para avaliar as distribuição das taxas de mordida das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).	62

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
REFERENCIAL TEORICO	15
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	19
OBJETIVOS	22
IMPLICATIONS OF FORAGING GROUP SIZE TO THE FEEDING OF THE GRAY PARROTFISH, <i>SPARISOMA AXILLARE</i>	23
1 INTRODUTCION	23
2 MATERIALS AND METHODS	25
3 RESULTS	30
4 DISCUSSION	32
5 REFERENCES	35
6 SUPPLEMENTARY MATERIAL	38
HERBIVORIA POR PEIXES BRASILEIROS SUJEITOS À DIFERENTES PRESSÕES DE PESCA	41
1 INTRODUÇÃO	41
2 METODOLOGIA	43
2.1 ÁREA DE ESTUDO E DESENHO AMOSTRAL	43
2.2 COLETA DE DADOS	44
2.3 ANÁLISE DE DADOS	45
3 RESULTADOS	47
4 DISCUSSÃO	51
5 REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	54
6 MATERIAL SUPLEMENTAR	59

1. INTRODUÇÃO GERAL

No Brasil os recifes de coral são notavelmente únicos, com uma variedade específica de espécies de coral exclusivas. Essas espécies desempenham um papel fundamental na formação de recifes que se destacam em termos de formas e organização estrutural, quando comparados a outros tipos de ambientes coralíneos pelo mundo (LEÃO, 2003). Os peixes associados a esses ambientes de características únicas também se destacam pelo alto grau de endemismo e baixa diversidade, inclusive de espécies herbívoras, e essa correlação resulta em interações e perspectivas únicas nesse ecossistema (BELLWOOD & WAINWRIGHT, 2002; BELLWOOD et al., 2004; PINHEIRO et al., 2018). São os peixes herbívoros que desempenham um papel crucial na competição entre algas e corais, moldando a comunidade bentônica (FERREIRA & GONÇALVES, 2006; CORDEIRO et al. 2016). A baixa diversidade destas espécies e a variação intra e interespecífica deste papel funcional acarreta na diminuição da complementariedade alimentar, podendo levar a preferências alimentares mais generalizadas e sobrepostas (BURKEPILE & HAY, 2008, 2011; FEITOSA et al., 2021).

Os padrões de atividade e comportamento dos animais são sincronizados com os diferentes estímulos internos e externos, como disponibilidade de recurso alimentar, temperatura, tamanho corporal, presença de outros indivíduos e tamanho dos cardumes, a fim de melhorar sua aptidão a depender das condições em que estão submetidos nos diferentes ambientes (PULLIAM 1973; CLIFTON 1990; KRAUSE & RUXTON, 2002; ARÉCHIGA & RODRÍGUEZ-SOSA, 1997; FERREIRA et al., 2004). A formação de cardumes permite o compartilhamento dos custos energéticos nessas espécies, melhorando a busca pelo recurso alimentar e proteção contra predadores (PULLIAM 1973; CLIFTON 1990; KRAUSE & RUXTON, 2002; NADLER et al., 2016). Uma das principais abordagens metodológicas para estudar o comportamento e atividade dos animais é a observação direta (MUELLER et al. 2006), em estudos recentes a organização social e preferência alimentar de peixes-papagaios foi retrata de forma clara, contribuindo para compreensão destas espécies e sua ecologia (BROWNSCOMBE et al., 2017; BELTRAMINO et al., 2019; FEITOSA et al., 2021). Estimar esses padrões de atividades de maneira precisa é essencial para compreender a ecologia das espécies, tanto a nível individual como populacional, auxiliando, portanto, o planejamento de medidas de conservação eficientes para as espécies (MASMAN et al. 1988; JIAO et al., 2018; PILYUGIN et al., 2016).

O controle, gestão e conservação das espécies de peixes nos últimos anos vem se concentrando nas Áreas Marinhas Protegidas (AMP) (PALUMBI, 2002). Mas ainda é limitado o entendimento dos efeitos das AMPs e dos planos de conservação e manejo de Unidades de Conservação nas populações peixes herbívoros brasileiros nestes ambientes recifais (FLOETER et al., 2006; COSTA et al., 2003; GASPARINI et al., 2005). A delimitação de unidades de conservação marinha ainda não garantem a efetividade da conservação dos recursos naturais, no Brasil por vezes as UC's não possuem plano de manejo ou suporte para implementação, não garantindo o sucesso destas áreas (GILL et al., 2017; GIAKOUMI et al., 2018; FREDERICO et al. 2020, BRANDÃO et al., 2021). As espécies não respondem de forma igual à essa proteção, principalmente as fortemente exploradas pela pesca (MICHELI et al., 2005; DULVY et al., 2004). Espécies altamente exploradas, como peixes-papagaios mostraram maior abundância e tamanho em áreas com níveis mais elevados de proteção, em contrapartida, espécies pouco visadas na pesca, como acantúrídeos, não apresentaram essa tendência (FLOETER et al., 2005). Em recifes de coral com baixa riqueza de peixes herbívoros e alto grau de endemismo, como no Brasil, os papéis ecossistêmicos podem ser ainda mais afetados (PINHEIRO et al. 2018). Arelado a isso, os estudos focados na sociobiologia destas espécies herbívoras e como interações e mudanças de ambiente alteram a entrega dos papéis funcionais ainda são insuficientes (BONALDO et al., 2014; FEITOSA et al., 2021).

2. REFERENCIAL TEÓRICO

a. Ambientes coralinos do Brasil

As extensões dos recifes de coral brasileiros vão desde a foz do rio Amazonas até o litoral catarinense, apresentando alguns isolamentos geográficos devido a foz dos rios São Francisco e rio Doce e é na região nordeste que estes recifes se encontram em maior abundância quando comparadas as regiões norte e sudeste do país (LABOREL, 1969). A maior parte de sua extensão é bem estreita, com larguras variando em 50km, mas principalmente na região de Abrolhos esses recifes estendem-se por cerca de 200km (LEÃO et al., 2003). Ao todo, ocupam uma área extensa ao longo de 3000km da costa e são os únicos do Atlântico Sul, e as ameaças que estes ambientes marinhos são submetidos são proporcionais a sua extensão (FERREIRA & MAIDA, 2006). Os recifes de coral do Brasil não sofrem com catástrofes naturais como no Indo-pacífico e Caribe, porém são afetados de forma preocupante pelos impactos humanos (MAIDA; FERREIRA, 1997). Devido aos variados impactos como turismo descontrolado, poluição doméstica e industrial, e desmatamento que aumenta a sedimentação, as maiores coberturas coralíneas são observadas em recifes mais distantes da costa, como é visto em Abrolhos, na Bahia (MAIDA & FERREIRA, 1997; PITOMBO et al., 1988; MACEDO, 2009).

Além disso, as características distintivas da fauna de corais brasileira em relação a outros sistemas recifais globais incluem uma diversidade limitada, a predominância de espécies construtoras de recifes endêmicas e a presença de espécies com crescimento bastante lento (LEÃO, 2003). Sobre as espécies de coral endêmicas do Brasil podemos citar *Mussismilia braziliensis* e *Favia leptophylla* sendo as mais restritas quanto a sua distribuição geográfica, sendo vistas apenas no litoral da Bahia, enquanto que *Mussismilia hispida*, *Mussismilia harttii*, *Siderastrea stellata* e *Favia gravida* têm a distribuição mais extensa, sendo encontradas desde ilhas oceânicas até a costa sudeste do país. Enquanto que *Porites astreoides*, *P. branneri*, *Agaricia agaricites*, *A. fragilis*, *Montastraea cavernosa* e *Madracis decactis* possuem uma ampla distribuição e são comumente encontradas nas faunas caribenha e brasileira, sendo responsáveis por um papel secundário na construção dos recifes do litoral nordestino do Brasil (LEÃO et al., 2003).

b. Recifes de coral: importância e ameaças

Dentro dos ecossistemas marinhos, os recifes de coral são conhecidos pela sua complexidade estrutural, por fornecerem serviços vitais para milhões de pessoas, possuírem alta diversidade de organismos e por sua resiliência (SPALDING et al., 2017; BRANDL et al., 2019). A maior riqueza dos ecossistemas marinhos é encontrada nesses recifes de corais e são estes ambientes que desempenham importantes papéis para manutenção da biodiversidade e produtividade marinha, bem como realizam a proteção costeira, servindo como fonte alimentar e recreativa (SPEERS et al., 2016; REYES & BALLINI, 2019). São ambientes complexos, produtivos e encontrados em mais de 100 países em todo o mundo (ADEY, 2000; FERREIRA & MAIDA, 2006; EÇA et al., 2012). Esses ambientes coralíneos apresentam uma relação bastante estreita com peixes, mostrando uma recíproca dependência, e estudos mostram declínios nas condições desses ambientes quando as populações de peixes estão ausentes (HUGHES, 1994 ; HUGHES et al., 2007 ; JACKSON et al., 2014) e uma baixa diversidade de peixes quando há perda de corais (WILSON et al., 2006 ; PRATCHETT et al., 2008).

A variação da temperatura dos oceanos, afeta diretamente os recifes de coral, levando ao evento conhecido por branqueamento de corais, causando até a morte desta fauna (BRITO et al., 2020). Poluição e efeitos antrópicos são outros fatores preocupantes, que acabam afetando a capacidade de regeneração dos recifes e diminuindo as populações de peixes que habitam esses ambientes (BELLWOOD et al., 2004; HUGHES et al., 2007). O despejo de esgoto e de resíduos sólidos levam a uma maior turbidez da água e

eutrofização, prejudicando desta forma espécies marinhas que dependem da luz, como os corais (FEITOSA & LONGO, 2018; BRITO et al., 2020). A grande crescente da atividade pesqueira devido seu valor econômico, acaba por afetar a diversidade de corais e organismos marinhos associados a eles (PRATES, 2003; FERREIRA & MAIDA, 2006; GULDBERG et al., 2007; BRITO et al., 2020). Estudos mostram que em áreas de ambientes recifais exploradas pela pesca, há uma redução na abundância de espécie de peixes, inclusive deixando espécies como vulneráveis a extinção (LESSA, 2004; FERREIRA & MAIDA, 2006; de QUEIROZ-VÉRAS et al., 2023). Muitos recifes vêm perdendo sua capacidade de retornar à forma original após serem submetidos a impactos que estão sofrendo ao longo das últimas décadas, e estas degradações acabam modificando rapidamente os recifes, alterando por exemplo a dominância coralina para dominância por algas (DONE et al., 1992; HUGHES 1994; SCHEFFER, 2001; BELLWOOD et al., 2004).

c. O papel dos herbívoros recifais

Devido às taxas de degradação destes ambientes, estudos buscaram entender como as populações de peixes residentes são importantes, observando que estas espécies fazem parte de grupos funcionais importantes para a resiliência dos recifes, refletindo diretamente no fluxo de energia desse ecossistema (HUGHES, 1994; MUMBY et al., 2006; HUGHES et al., 2007; BELLWOOD et al., 2004; NORSTRÖM et al., 2009). Uma das funções determinantes para o funcionamento dos ambientes coralíneos é a mediação da competição entre algas e corais, realizadas pelos herbívoros (MUMBY et al., 2006; HUGHES et al., 2007; MUMBY, 2009). Podemos citar entre os principais herbívoros encontrados nos ambientes recifais os peixes e ouriços, e em cada um destes os efeitos são distintos quanto como a herbivoria é realizada, alterando a composição de algas de acordo com a espécie dominante (MCCLANAHAN, 1997). Essas espécies atuam sobre a composição da assembleia de plantas, alterando a distribuição, e ao consumirem estas algas impedem que os esqueletos de corais adultos sejam colonizados, realizando também a retirada de esqueletos de corais mortos contribuindo para o processo de bioerosão e transporte de sedimentos (HAY, 1991; BELLWOOD et al. 2004; HUGHES et al. 2006; GRAHAM et al., 2013).

Grupos de peixes herbívoros realizam diferentes funções nos ambientes coralíneos. Eles podem ser classificados quanto ao uso do habitat em (1) territorialistas, como as donzelas (família Pomacentridae), com baixa mobilidade e que através dos seus comportamentos agressivos podem alterar a composição faunística e a flora do ambiente (LOWE-MCCONNELL, 1987; HATA & KATO, 2004; TEBBETT et al., 2017; ROBERT et al., 2019) e; (2) vagueadoras, como peixes-papagaios e cirurgiões (famílias Labridae e Acanthuridae, respectivamente), que nadam e se alimentam em grandes áreas, controlando a biomassa de algas (HOEY & BELLWOOD, 2008; FEITOSA & LONGO, 2018). Além disso, quanto aos modos de alimentação, os peixes vagueadores podem ser distinguidos em (1) podadores, aqueles que retiram porções inferiores e superiores de algas, como os peixes-cirurgiões (2) raspadores, que ao se alimentarem das algas removem pequenos pedaços do substrato, como peixes-papagaios de menor porte e (3) escavadores, que apresentam mordidas mais profundas, retirando grandes quantidades de substrato, como observado em peixes-papagaios de maior porte (CHOAT et al. 2002; BONALDO et al. 2014; LELLYS et al. 2019).

As funções exercidas por estes herbívoros além de diferirem entre as espécies, podem variar ainda de forma intraespecífica (BONALDO & BELLWOOD, 2008; FEITOSA & FERREIRA 2014). Alterando intraespecificamente suas taxas de forrageamento e preferências alimentares com fatores como o tamanho corporal, a disponibilidade de recursos e o comportamento social (BONALDO & BELLWOOD, 2008; FEITOSA & FERREIRA 2014; ROBINSON et al., 2019; FEITOSA et al., 2021; TORRES, 2021). Por um longo período acreditava-se que peixes herbívoros exerciam papéis similares entre si, apresentando um maior grau de sobreposição, ou redundância funcional, onde a perda de uma espécie herbívora seria compensada por outro peixe que praticasse a herbivoria de maneira similar (BURKEPILE & HAY 2008, 2011; MENDES et al. 2015). Essa redundância funcional implicaria numa grande similaridade na remoção de algas em áreas usadas por herbívoros de maneira sobreposta, enquanto que a complementariedade, onde cada uma das espécies praticasse a herbivoria de maneira única, resultando no aumento da cobertura espacial das áreas onde os indivíduos fazem o controle das algas nos recifes (ROBERT et al., 2019).

d. Os peixes herbívoros do Brasil

Dentre os peixes herbívoros encontrados na costa brasileira, os territorialistas *Stegastes* da família Pomacentridae, tem três representantes endêmicos: *Stegastes fuscus*, *S. variabilis* e *S. rocasensis*, esta última ocorrendo apenas nas ilhas oceânicas (MCCORD et al. 2021). Estão associadas principalmente ao topo recifal onde algas predominam (FERREIRA et al., 2004; AUED et al., 2018). Membros da família Acanthuridae se alimentam retirando porções superiores das algas e deixando a base intacta (CHOAT et al., 2002). Na costa brasileira encontramos três representantes da família: *Acanthurus bahianus*, *A. chirurgus* e *A. coeruleus*. Enquanto *A. bahianus* e *A. chirurgus* consomem grande material de detritos, *A. coeruleus* apresenta uma maior seletividade quando consomem algas (DIAS et al., 2001; FERREIRA & GONÇALVES, 2006; FRANCINI-FILHO et al., 2010). Foi observado ainda que *A. bahianus* retira detritos apenas das macroalgas que ingere, enquanto que *A. chirurgus* complementa a dieta forrageando no substrato (DIAS et al., 2001). Peixes papagaios ou budiões (Família Labridae, Tribo Scarini) estão inseridos em 10 gêneros e cerca 100 espécies, e são facilmente notados e dominantes nos recifes de coral (COMEROS-RAYNAL et al., 2012; FROESE & PAULY, 2021). No Atlântico Sul, os budiões são representados por quatro gêneros, mas *Scarus* e *Sparisoma* são os mais abundantes nos ambientes coralíneos brasileiros. Sete espécies destes gêneros são endêmicas: *Scarus trispinosus*, *Scarus zelindae*, *Sparisoma amplum*, *Sparisoma axillare*, *Sparisoma frondosum*, *Sparisoma rocha* e *Sparisoma tuiupiranga*, (FEITOSA & LONGO, 2018). Três outras espécies de budiões, *Sparisoma radians*, *Nicholsina usta* e *Cryptotomus roseus* são comuns ao Brasil e ao Caribe (MOURA et al. 2001, HOEY et al. 2018).

Estudos apontam que os Scarini que habitam águas brasileiras têm afinidade com as espécies caribenhas, uma vez que são observadas espécies-irmãs entre várias espécies das duas províncias (MOURA et al., 2001; FEITOSA & LONGO, 2018). Os peixes-papagaios são um dos principais contribuintes para os ecossistemas recifais devido a sua morfologia mandibular única, tornando-os capazes de se alimentar de uma variedade de substratos (BELLWOOD & CHOAT 1990; BRUGGEMANN et al. 1994; BONALDO et al. 2006; COLE et al. 2008; HOEY & BELLWOOD 2008; BONALDO et al. 2014). Espécies de maior porte como *S. trispinosus* conseguem retirar porções do substrato durante sua alimentação, deixando cicatrizes visíveis na matriz recifal; enquanto que espécies como *S. axillare* quase nunca consomem material inorgânico (FRANCINI-FILHO et al., 2008; FERREIRA & GONÇALVES, 2006; LELLYS et al., 2019). A pesca predatória, a caça submarina e a exportação de peixes herbívoros vêm ameaçando a diversidade dos peixes, inclusive dos budiões (FEITOSA & LONGO, 2018; de QUEIROZ-VÉRAS et al., 2023). Os territorialistas do gênero *Stegastes* e os três representantes da família Acanthuridae encontrados no Brasil estão listados na IUCN (International Union for Conservation of Nature) como pouco preocupantes (COLLEN et al., 2010; CHOAT et al., 2012 a,b; ROCHA et al., 2012; ALLEN, 2022). Enquanto que em 2012, a espécie *Scarus trispinosus* foi adicionada como espécie ameaçada de extinção pela IUCN (FERREIRA et al. 2012), e dois anos depois *S. trispinosus* foi listada como “em perigo”, enquanto as espécies *Scarus zelindae*, *Sparisoma axillare*, *Sparisoma frondosum* e *Sparisoma rocha* foram acrescentadas como “vulneráveis” na lista de espécies aquáticas ameaçadas do Brasil (Decreto MMA 445/2014).

e. Variações do comportamento alimentar em peixes herbívoros

Interações sociais já foram apontadas como importantes para o funcionamento dos ecossistemas e de características de cada uma das espécies, essas relações sociais intra e interespecífica podem influenciar na entrega dos papéis funcionais dos herbívoros nos ambientes coralíneos (GIL & HEIN, 2017; FEITOSA et al., 2021). O aumento da abundância de herbívoros já foi identificado como inversamente proporcional à cobertura e biomassa de algas, facilitando o crescimento de corais (BURKEPILE & HAY, 2008). E o comportamento agressivo de espécies do gênero *Stegastes* já foram vistos influenciando de forma negativa as taxas de alimentação de peixes-papagaios (HATA & KATO, 2004; FEITOSA & FERREIRA, 2014). Em peixes papagaios, os hábitos sociais são tidos como complexos, devido à grande diversidade de comportamentos, que variam intraespecificamente com bastante frequência (VAN ROOIJ et

al., 1996; GIROLAMO et al., 1999; FEITOSA et al., 2021). Indivíduos de peixes-papagaios alteram suas taxas de alimentação e a composição dos substratos mordidos, por exemplo, quando comparados as fases de vida dos indivíduos e entre diferentes espécies (MOREIRA et al., 2024). A organização social de peixes-papagaios influencia a seletividade dos indivíduos, que alteram, portanto, o papel funcional em virtude dos grupos sociais e das fases de vida (FEITOSA et al. 2021).

Os padrões latitudinais de distribuição podem ser alterados pela variação de temperaturas ao longo da costa brasileira, os labrídeos e acanturídeos são largamente restritos aos recifes tropicais (FERREIRA et al., 2004). Correlacionados com a biomassa mais elevada e a maior produtividade de turfs e, portanto, a produção de detritos nos trópicos (Carpenter, 1986; Hatcher, 1988; Choat, 1991; Cebrian, 2002). Enquanto que a abundância de herbívoros territoriais não diminuiu em temperaturas mais baixas (FERREIRA et al., 2004), mas o comportamento agressivo ocorre em menor escala em latitudes temperadas (Horn, 1989). Nesse caso, relacionada a diminuição da competição com outros peixes herbívoros (FERREIRA et al., 2004). Os peixes herbívoros são diurnos e devido ao acúmulo de fotossintato nas algas no meio da tarde, o pico de alimentação é durante este período (TARBORSKY & LIMBERGER, 1980; Polunin & Klumpp, 1989). Para representantes de escarídeos e acanturídeos, é de meio dia e/ou início da tarde, já para representantes do gênero *Stegastes*, esse pico de alimentação é a partir das 15:00hr (FERREIRA et al., 1998).

f. Papel das Unidades de Conservação

Os efeitos de Áreas Marinhas Protegidas (AMP) são complexos e podem ser diversos nesse ecossistema, proteger habitats, restaurar populações e ecossistemas, estabelecer a gestão costeira (GRORUD-COLVERT et al., 2021), e vão depender da espécie e de momentos do estabelecimento (MOSQUEIRA et al., 2000). Alguns estudos mostram que os efeitos na abundância, densidade, biomassa, tamanho médio e diversidade de organismos podem aumentar ao longo do tempo, podendo alterar as relações de competição nesses ambientes (RUSS & ALCALA, 1996), aumentar inicialmente e depois reestabelecer os níveis originais (DUFOUR et al., 1995) e até poucas mudanças ao longo do tempo (DENNY & BABCOCK, 2004). Entre os diversos táxons de peixes, os efeitos causados devido à proteção das AMPs são bastante variáveis, mas de uma forma geral as espécies que são alvo de exploração da pesca são afetadas de uma forma mais positiva quando comparado as espécies que não são alvo (CÔTÉ et al., 2001). O mesmo parece ser verdade para espécies de maior tamanho corporal (MOSQUEIRA et al., 2000). Com relação as espécies que não são exploradas pela pesca, parecem não responder a proteção, inclusive reduzindo as abundâncias, podendo estar ligado a maior pressão de predadores dentro das reservas (RAKITIN & KRAMER, 1996; McCLANAHAN et al., 1999).

A criação e instalação de AMPs é uma forma de preservar a fauna recifal e o habitat, que sofrem com a perda crescente de biodiversidade (WORM et al., 2006; GRORUD-COLVERT et al., 2021). A diminuição de populações e os efeitos na dinâmica de peixes estão sendo relacionados a alta pressão de pesca nos ambientes marinhos e aos efeitos antropogênicos (WORM et al., 2006; MAGURRAN et al., 2015). Essas pressões nas espécies variam durante os períodos do ano, e geralmente têm como principal alvo os indivíduos que apresentam maiores tamanhos corporais (ZHOU et al., 2010). O crescimento individual e as características do comportamento nos peixes podem alterar devido a pressão de pesca, ocasionando mudança na entrega das funções e diminuindo a abundâncias das espécies (ROWE & HUTCHINGS, 2003; OLSEN et al., 2005). Há um crescente no estabelecimento de AMPs que objetivam recuperar essas populações de peixes e preservar estes ambientes marinhos, conservando a dinâmica desses ecossistemas (GRORUD-COLVERT et al., 2021). Espera-se que a proteção contra pesca restaure os padrões de tamanho corporal dos peixes, e portanto, a produção reprodutiva dos indivíduos seja maior, já que espécies maiores tendem a serem mais fecundos (BARNECHE et al., 2018; FERNÁNDEZ-CHACÓN et al., 2020).

3. Referências bibliográficas

- Adey, W.H. Coral reef Ecosystems and Human Health: Biodiversity Counts. *Ecosystem health*, v.6, p. 227-236, 2000.
- Bellwood, D., Hughes, T., Folke, C. *et al.* Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429, 827–833 (2004). <https://doi.org/10.1038/nature02691>
- Bellwood, D. R. & Wainwright, P. C. in *Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem* (ed. Sale, P. F.) 5–32 (Academic, San Diego, 2002)
- Beltramino, L. F.; Bonaldo, R. M.; Sazima, I. Social organization and feeding preferences of the parrotfish *Sparisoma axillare*. (2019). *Environmental Biology of Fishes*, Volume 102, páginas 1235–1245
- Bonaldo R, Hoey A, Bellwood D (2014) The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 52:81–132
- Brandão C.S., Da Rocha W., Zapelini C., Teixeira J.L., Schiavetti A. (2021). Does the respondent's role affect the final value of management effectiveness? The case of Brazilian marine protected areas. *Ethnobiol Conserv* 10:1–25
- Brandl SJ, Rasher DB, Cote IM, Casey JM, Darling ES, Lefcheck JS, Duffy JE (2019) Funcionamento do ecossistema de recifes de corais: oito processos principais e o papel da biodiversidade. *Front Ecol Environ* 17:445–454
- Brito, L. F. De et al. (2019). Aumento da temperatura, turismo, poluição e pesca: os riscos aos corais brasileiros. *REVISTA UNIARAGUAIA*, v. 14, n. 3, p. 44–57.
- Brownscombe JW, Cooke SJ, Danylchuk AJ. Spatiotemporal drivers of energy expenditure in a coastal marine fish. *Oecologia*. 2017 Mar;183(3):689-699. doi: 10.1007/s00442-016-3800-5. Epub 2017 Jan 16. PMID: 28093608.
- Burkepile, D. E.; Hay, M. E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 105, n. 42, p. 16201–16206.
- Burkepile, De & Hay, Me. (2011). Feeding complementarity versus redundancy among herbivorous fish on a Caribbean reef. *Coral Reefs*, 30, 351–362.
- Costa, P.A.S., Braga, A.C., Rocha, L.O.F., 2003. Reef fisheries in Porto Seguro, eastern Brazilian coast. *Fish. Res.* 60, 577–583.
- Clifton KE (1990) The costs and benefits of territory sharing for the Caribbean coral reef fish, *Scarus iserti*. *Behav Ecol Sociobiol* 26:139–147.
- Cordeiro Camm, Mendes Tc, Harborne Ar, Ferreira CEL (2016) Spatial distribution of nominally herbivorous fishes across environmental gradients on Brazilian rocky reefs. *J Fish Biol* 89:939–958.
- Done, T. J. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, v. 247, p. 121-132. 1992.
- Dulvy, NK, Ellis, JR, Goodwin, NB, Grant, A., Reynolds, JD e Jennings, S. (2004), Métodos de avaliação de risco de extinção em peixes marinhos. *Peixes e Pescarias*, 5: 255-276. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2004.00158.x>
- EÇA, G. F.; FILHO, C. V. S. M.; SANTOS, V. H. E W. P. C. (2012). Corais como organismos biomonitores: aplicação, pré-tratamento e determinação de elementos majoritários e minoritários. *Química Nova*, v. 35, n. 3, p. 581–592.
- FEITOSA, J. L. L.; FERREIRA, B. P. (2014). Distribution and feeding patterns of juvenile parrotfish on algal dominated coral reefs. *Marine Ecology*, v. 36, n. 3, p. 462–474.
- Feitosa JLL, Chaves LCT, Queiroz-Véras LVM V., Miranda RJ, Ormond CGA, Ferreira BP (2021) Effects of social organization on the feeding of the striped parrotfish, *Scarus iseri*. *Coral Reefs* 40:951–957.
- FEITOSA, J. L. L. & LONGO, G. O. Ambientes recifais brasileiros, comunidades bentônicas e herbivoria por peixes. (In): Araújo, M.E.; Feitosa, C. V. & Mattos, S.M.G. (org.) *Ecologia de Peixes Recifais de Pernambuco*. 23 Ed. Recife: UFPE, 2018, p. 30-82.
- Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P. & Joyeux, J. C. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* 31, 1093–1106.

- FERREIRA, B.P.; MAIDA, M. (2006). Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: Situação Atual e Perspectivas. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 250p.
- FERREIRA CEL & GONÇALVES JEA (2006) Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology*. 69:1533–1551.
- Floeter, S. & Halpern, Benjamin & Ferreira, C.. (2006). Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation*. 128. 391-402. 10.1016/j.biocon.2005.10.005.
- FREDERICO, E.; DA SILVA, J. A. F.; JÚNIOR, J. F. O. Fiscalização Ambiental e Panorama Atual do Brasil. 1o edição. Curitiba: Editora Appris, 2020.
- Gasparini, J.L., Floeter, S.R., Ferreira, C.E.L., Sazima, I., 2005. Marine ornamental trade in Brazil. *Biodiv. Conserv.* (in press). doi:10.1007/s10531-004-0222-1.
- GRAHAM, N. A. et al. (2013). Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 11, n. 10, p. 541–548.
- GIAKOUMI, S. et al. Revisiting “Success” and “Failure” of Marine Protected Areas: 93 A Conservation Scientist Perspective. *Frontiers in Marine Science*, v. 5, p. 1–5, 2018.
- GILL, D. A. et al. Capacity shortfalls hinder the performance of marine protected areas globally. *Nature*, v. 543, p. 665–669, 2017
- GULDBERG, O. H. et al. (2007). Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, V. 318, Issue 5857.
- HATA H., KATO M. (2004). Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313, 285–296.
- HAY, M. E. Fish-Seaweed interaction on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. In: SALE, P. The ecology of fishes on coral reefs. San Diego: Academic Press, 1991. p. 96-119.
- HUGHES, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547–1551.
- HUGHES, T. P. RODRIGUES, M. J. BELLWOOD, D. R. CECCARELLI, D. HOEGH-GULDBERG, O. MCCOOK, L. J. MOLTSCHANIWSKYJ, N. PRATCHETT, M. S. STENECK, R. S. & WILLIS, B. L. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* 17, 360–365.
- Krause, J. & Ruxton, GD (2002) *Viver em grupos* . Oxford University Press, Oxford. LABOREL, J.L. (1969). Madreporaires et hydrocoralliaires recifaux des côtes brésiliennes. *Systematique, ecologie, repartition verticale et geographie*. Ann. Inst. Oceanogr. Paris 47: 171-229.
- Lauren E. Nadler, Shaun S. Killen, Eva C. McClure, Philip L. Munday, Mark I. McCormick; Shoaling reduces metabolic rate in a gregarious coral reef fish species. *J Exp Biol* 15 September 2016; 219 (18): 2802–2805. doi: <https://doi.org/10.1242/jeb.139493>
- Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., & Testa, V. (2003). Corals and coral reefs of Brazil. In J. Cortés (Ed.) *Latin American Coral Reefs* (pp. 9–52). Amsterdam: Elsevier Science. <https://doi.org/10.1016/B978-0444513885/50003-5>
- LESSA, R. P.; NÓBREGA, M.F. DE; JUNIOR, J. L. B. Dinâmica de Populações e Avaliação de Estoques dos Recursos Pesqueiros da Região Nordeste. V. II. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife, 2004.
- LOWE-MCCONNELL, R.H. (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MACEDO, E. C. Um ensaio sobre a sedimentação e suas implicações ecológicas nos recifes costeiros de Tamandaré/PE. Dissertação de Mestrado. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. 2009.
- Maida M., Ferreira B.P. (1997) Coral Reefs of Brazil: an overview and field guide. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, 1, 263–274.
- MCCLANAHAN, T. R. (1997) Primary succession of coral-reef algae: Differing patterns on fished versus unfished reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 218, p. 77-102 1997.
- Mueller, R.P., Brown, R.S., Hop, H. et al. Video and acoustic camera techniques for studying fish under ice: a review and comparison. *Rev Fish Biol Fisheries* 16, 213–226 (2006). <https://doi.org/10.1007/s11160-006-9011-0>
- NORSTRÖM, A. et al. (2009). Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series*, v. 376, p. 295–306.

- Palumbi, S.R., 2002. Marine reserves: a tool for ecosystem management. Pew Oceans Commission, Arlington, VA
- PINHEIRO, H.T., ROCHA, L.A., MACIEIRA, R.M., et al. (2018). South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a 45 secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions* 24:951–965
- PITOMBO, F. et al. Species diversity and zonation pattern of hermatypic corals at two fringing reefs of Abrolhos archipelago, Brazil. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*, v. 2, p. 817-820. 1988.
- PRATCHETT, M. S. MUNDAY, P. L. WILSON, S. K. GRAHAM, N. A. J. CINNER, J. E. BELLWOOD, D. R. JONES, G. P. POLUNIN, N. V. C. & MCCLANAHAN, T. R. (2008). Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes – ecological and economic consequences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 46, 251–296.
- Pulliam HR. On the advantages of flocking. *J Theor Biol.* 1973 Feb;38(2):419-22. doi: 10.1016/0022-5193(73)90184-7. PMID: 4734745.
- de QUEIROZ-VÉRAS, L.V.M.V., FERREIRA, B.P., FREITAS, M. et al. A critical review and knowledge gaps to assess and manage threatened parrotfishes' stocks in Brazil. *Aquat Sci* 85, 44 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00939-x>
- REYES, D. M. V.; BALLINI, R. (2019). Valoração Econômica de mergulho em recifes de corais. *Revibec: revista iberoamericana de economía ecológica*, v. 31, p. 67–83.
- SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, v. 413, p. 591-596. 2001.
- SPALDING, M. et al. Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Mar. Policy* 82, 104–113 (2017).
- SPEERS, A. E. et al. (2016). Impacts of climate change and ocean acidification on coral reef fisheries: An integrated ecological–economic model. *Ecological Economics*, v. 128, n. C, p. 33 43
- TORRES, F. M. M. S. G. Efeitos da abundância de peixes sobre a alimentação do bobó (*Sparisoma axillare*) nos recifes da APA Costa dos Corais. Orientador: João Lucas Leão Feitosa. 2021. 54 f. TCC (Graduação) – Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, 2021.
- WILSON, S. K. GRAHAM, N. A. J. PRATCHETT, M. S. JONES, G. P. & POLUNIN, N. V. C. (2006). Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient? *Global Change Biology* 12, 2220–2234.

4. Objetivos

4.1 Objetivo geral

Entender como a composição e tamanho dos grupos de forrageamento de peixes herbívoros influenciam o padrão de atividade alimentar e avaliar se o comportamento de forrageamento é alterado sob o efeito de diferentes áreas de conservação na entrega dos papéis funcionais de peixes herbívoros e nos recifes do Atlântico Sudoeste

4.2 Objetivos específicos

- Investigar como a composição e tamanhos dos grupos de forrageamento influenciam na entrega do papel funcional de herbivoria em *Sparisoma axillare*
- Avaliar como o tamanho corporal dos indivíduos de *Sparisoma axillare* interage com a composição de cardumes afetam o comportamento durante de o seu forrageamento
- Identificar os padrões de alimentação e as preferências de forrageamento dentro de diferentes grupos funcionais de peixes herbívoros e se há sobreposição de nichos alimentares.
- Analisar como níveis de proteção de unidades de conservação influenciam na entrega das funções-chave de peixes herbívoros

CAPÍTULO 1

Implications of foraging group size to the feeding of the gray parrotfish, *Sparisoma axillare*

Manuscrito a ser submetido à Animal Behaviour (JIF 2.3, Maior percentil 90.8 (JCR), Qualis A1)

Abstract

Gregariousness provides advantages to individuals by the sharing of the costs associated with predator avoidance and food finding. For species subject to high predatory pressure and that use patchily distributed resources, as do herbivorous reef fish, the sociability may have major implications for their feeding and, consequently, for their ecological roles, which are still to be acknowledged. The feeding of more than 300 individuals of the ubiquitous and abundant parrotfish *Sparisoma axillare* was evaluated across 38 sites distributed in three study locations off the Brazilian coast, from 5° to 17° of latitude, appraising for responses of individual feeding to changes in foraging group size. We found that patches of food were found more often by *S. axillare* when in larger numbers, resulting in an individual benefit of increased number of forays (feeding events), which also increased with the abundance of damselfish, whose territories can be accessed more easily by bulkier schools. *Sparisoma axillare* foraging time was not dependent on group size, but bite rates increased in larger groups, which may indicate greater individual food intake. Foraging group size also influenced which reef habitats were explored, and fish joining larger groups used reef habitats more exposed to predation, an effect particularly important for larger fish. Parrotfish have size-dependent functions, and bioerosion, sediment formation and transport and the removal of algae, and the delivery of those in particular habitats of the reef may be reliant on the formation of large groups. Fishing is reducing the abundance of parrotfish and is potentially affecting the formation of larger groups, shifting the delivery of parrotfish functions on coral reefs. The role played by parrotfish is likely undergoing major changes, considering the current overfishing scenario in reef ecosystems.

Key-words:

sociobiology, fish behavior, territoriality, herbivory, functional ecology, feeding

Introduction

Group association is a feature seen in several animal species and provides a series of advantages to parties. Gregariousness reduces energy needs by sharing the costs associated with numerous activities, such as predator avoidance, food finding, territory defense and movement (Pulliam 1973; Clifton 1990; Krause & Ruxton, 2002; Nadler *et al.*, 2016). Larger groups grant individuals early predator detection and greater vigilance time than they could if unattended (Godin & Morgan, 1985), and this extra time can be directed to profitable activities such as foraging. Additionally, new and better sources of nourishment are found more often in groups, and for fish, school size is directly related to the discovery of quality food (Pitcher 1979; Pitcher *et al.*, 1982; Clifton 1989). Thus, significant advantages come with sociability, especially for species subject to high predatory pressure and needing to dedicate a great portion of their time budgets to foraging, such as herbivorous fish.

Additional advantages emerge from group foraging among the reef herbivores, such as access to feeding grounds defended by other fish (Pitcher et al., 1982; Pereira et al., 2011). Smaller damselfishes generally defend these rich food sources and are only accessible for larger fish when in numerous groups (Robertson et al., 1976; Overholtzer & Motta, 2000; Irving & Witman, 2009). In turn, larger fish participate in distinctive reef processes than smaller ones. Parrotfishes, the largest of reef herbivores, take part in reef bioerosion, sediment production and transportation, and mediate benthic competition by consuming plants, corals and sponges (Bellwood & Choat, 1990; Bonaldo & Bellwood, 2008; Bonaldo et al., 2014). The delivery of parrotfish feeding pressure and the intensity with which they perform their ecosystem roles have been found to vary with many factors, including individual body size and types of social grouping (Bonaldo et al., 2014; Feitosa et al., 2021). However, the implications of group foraging to parrotfish contribution to these processes are addressed in a limited body of work (e.g., Clifton 1989, 1990, 1991; Girolamo et al. 1999; Overholtzer & Motta, 2000; Feitosa et al. 2021). Since fisheries have increasingly reduced parrotfish populations (Mumby et al. 2009; Freire & Pauly 2010; Comerós-Rayal et al. 2012; Edwards et al. 2014), modifications in the magnitude of their ecosystem roles are expected to occur (Bozec et al. 2016; Skinner et al. 2019); however, outcomes can depart from those anticipated by the sole reduction in individual density if not only the intensity but the quality of parrotfish functions are also linked to group foraging.

We hypothesize that the individual feeding behavior of parrotfish is driven by the size and composition of their foraging groups, influencing their feeding rates and habitat use. To test this premise, we investigated whether the number of fishes and the identity of trophic categories of fish composing foraging groups affect the feeding rates and preferred feeding grounds of an abundant parrotfish species, *Sparisoma axillare*. More specifically, we expected larger groups to find food patches more often (Hypothesis 1 – H1, Figure 1), either by having more individuals searching for food (H1a, as seen in Clifton 1991) or by gaining more access to food patches defended by other herbivores (H1b, supported by Robertson et al., 1976; Overholtzer & Motta, 2000; Irving & Witman, 2009), which are better food sources than surrounding habitats (Ferreira et al. 1998; Ceccarelli et al. 2005; Ceccarelli 2007; Feitosa et al. 2012). We also outlined that individual fish can benefit from shared vigilance by spending more of their time budgets foraging and/or feeding at higher rates when joining larger schools (Hypothesis 2 – H2, Figure 1, based on Pulliam 1973; Roberts 1996). If these shifts in feeding behaviors are present, they are expected to alter the delivery of the functional roles of individual parrotfish and, ultimately, change their respective contribution to reef processes. Hence, we hypothesized that individual feeding is performed more frequently in habitats that are more exposed to predation, by the reduction of the foraging parrotfish's fear when in larger groups (Hypothesis - H3, Figure 1, situated by the results in Catano et al. 2014, 2016; Gil et al. 2017; Bauman et al. 2019). We also considered that feeding patterns could have a size-related component, as smaller fish generally present higher feeding rates and are more susceptible to predation (Bonaldo et al. 2014; Feitosa and Ferreira 2015; Catano et al. 2016; Feitosa et al. 2021).

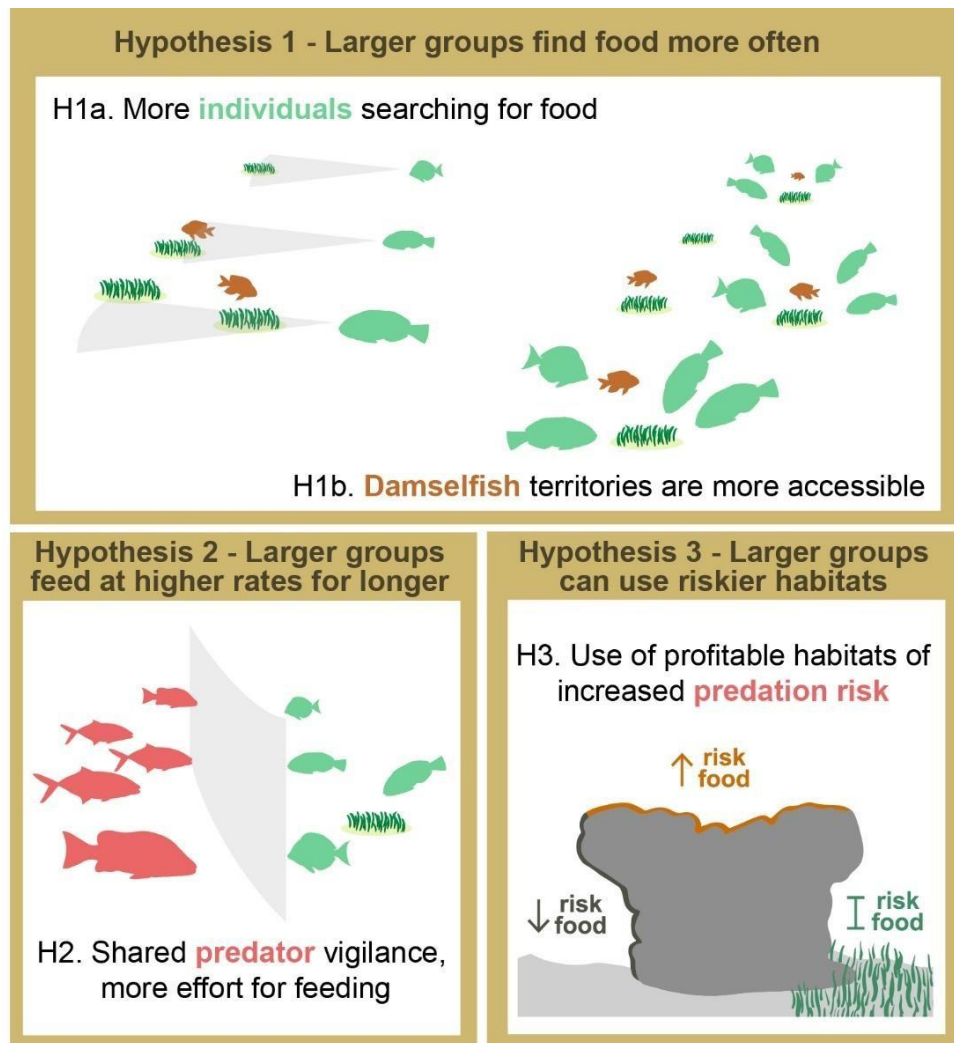


Figure 1 – Hypotheses outlined in the present study. (a) Hypothesis 1 postulates that individuals in larger groups will find quality food more often, either by having more fish searching for food (H1a) or by accessing the better food sources defended by territorial damselfishes (H1b). (b) Hypothesis 2 theorizes that increased vigilance of fish joining larger groups will enhance their feeding rates and the time spent feeding (H2). (c) Hypothesis 3 considers that increased vigilance enables fish to access more profitable reef habitats of increased predation risk (H3). Fish silhouettes drawn in green depict herbivores, those in red represent piscivorous predators and drawings in orange illustrate territorial competitors.

Materials and Methods

Sparisoma axillare is a conspicuous species in the Southwestern Atlantic, common from the Manoel Luis Reefs in northern Brazil to the Santa Catarina coast in southern Brazil, also occurring off the Brazilian oceanic islands (Moura et al. 2001; Araújo et al. 2020). This species is found in coral reefs, algal meadows, seagrass beds and rocky shores, at depths ranging from 1 to at least 54 m (Feitoza et al. 2005). Given its high abundance and widespread distribution

along the Southwestern Atlantic coral reefs, *S. axillare* was chosen as a model species for evaluating patterns in group feeding in parrotfish.

This study was performed in three of the most important reef banks in the Southern Atlantic, located at the Northeastern and Eastern sections of the Brazilian coast (*sensu* Leão et al. 2003), ranging from 5° 15' to 17° 54' S of latitude (Figure 2), where *S. axillare* occurs in high abundances (Araújo et al. 2020) and form foraging groups of varied sizes. These three locations are situated inside Marine Protected Areas: Recifes de Corais MPA, Costa dos Corais MPA and Abrolhos Marine National Park; spanning >1800 km off the Brazilian coast. Those reefs are subjected to a tropical climate and a high stability of climatic conditions, including sea surface temperatures ranging from 20 to 27°C and annual average precipitation around 1500 mm (Maida and Ferreira, 1997). All sites were sampled between March and May of 2021, during the dry season.

Sparisoma axillare feeding was evaluated through video observations of individual behavior using the focal animal method (Altmann, 1974). A total of 393 individual videos were recorded in shallow reefs (< 14 meters deep) across 38 sites distributed across the three study locations. To increase the spatial variation of the videos taken, we defined two to three sectors at each study location, at least a few kilometers apart (Figure 2). Each video had at least two minutes of continuous observation of the focal specimen, longer videos were cropped to the first two minutes after acclimation to the diver's presence. Each individual observed had their total length estimated in situ and recorded on PVC sheets. An overview of the number of samples and their distribution across the sites is given in Table 1.

Table 1 – Overview of study locations and the distribution of samples of *S. axillare* feeding observations across sites.

Brazilian States	Location	Number of individuals sampled	Number of sites sampled
Bahia	Abrolhos Marine National Park	149	8
Pernambuco / Alagoas	Costa dos Corais MPA	114	20
Rio Grande do Norte	Recifes de Corais MPA	40	10

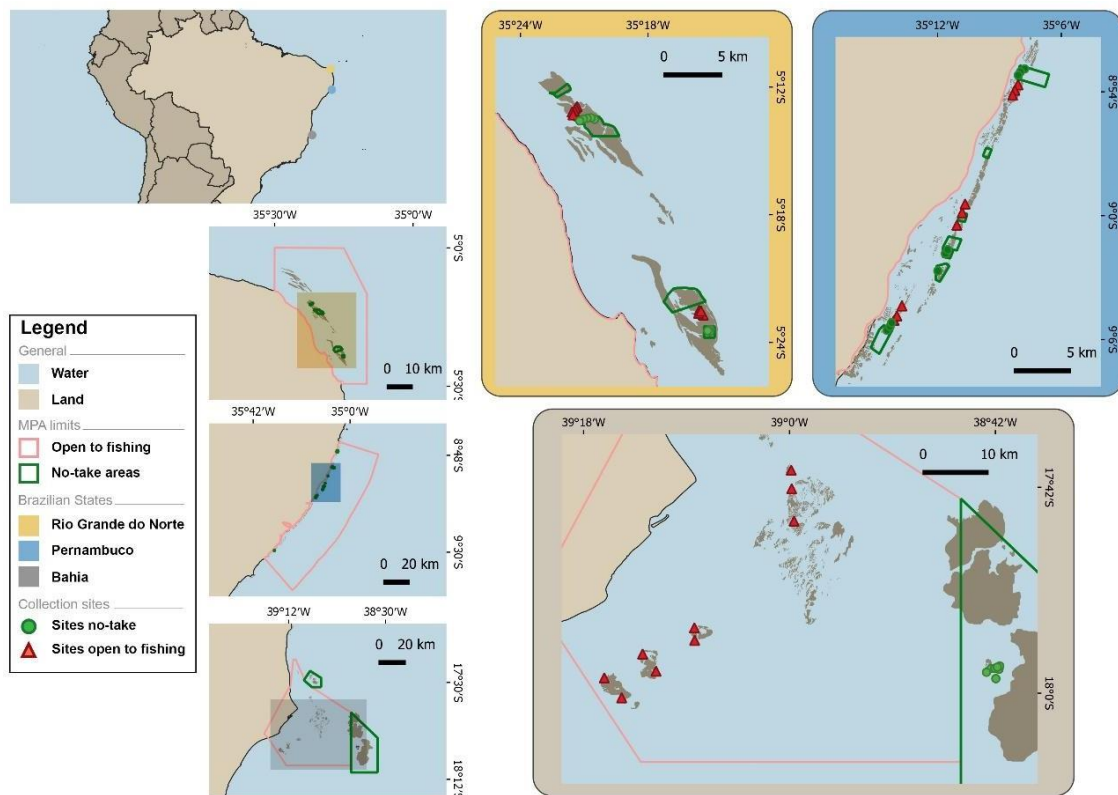


Figure 2 – Map of the study area. Overviews of the locations studied along the Brazilian coast are shown in the left panels: Recifes de Corais MPA (yellow), Costa dos Corais MPA (blue) and Abrolhos Marine National Park (gray). A detailed view of the distribution of the study locations is depicted in the panels on the right, where the limits of areas open to fishing are contoured in pink and the no-take areas are represented by green open polygons. In each location, green circles represent sites in no-take areas and red triangles represent sites in areas open to fishing.

In the laboratory, videos were inspected for image quality that allowed for the proper identification of feeding behavior. 90 videos were excluded from the following analysis due to poor quality (high amount of suspended material, video instability, etc.); thus, 303 videos proceeded to analyses. We quantified the feeding events recorded of individual fish in videos using the Boris software (version 7.12.2, Friard & Gamba, 2016) in total foraging time (measured in seconds), bite rates (as bites per minute) and the number of feeding forays (events of repeated biting per observation, *sensu* Bellwood & Choat, 1990). We expected these variables to address different aspects of *S. axillare* foraging behavior: (1) the number of feeding forays represents the number of quality food patches found by the focal fish within the observation time; (2) foraging time corresponds to the portion of their budget dedicated to inspecting the substrate, finding and acquiring food and; (3) bite rates indicate the degree of feeding pressure exerted by parrotfishes (as considered in numerous works, e.g., Hoey & Bellwood 2008, Bonaldo and Bellwood 2008, Longo et al. 2018, Lellys et al. 2019) and

consequently their individual contribution to reef processes. To determine preferred feeding grounds for parrotfish, we quantified the bite rates of focal individuals taken in each of three major reef habitats, which are distinct in substrate cover and provide different levels of protection from predation to fish: (1) the reef flat: horizontal surfaces exposed to sunlight with a great cover of turf-forming algae, a preferred food source for parrotfish (Feitosa & Ferreira, 2014). This habitat presents smaller holes and crevices that are used only by smaller individuals to protect against predators, representing a portion of reefs with higher predation risk, but highly profitable for food-finding; (2) the reef slope: vertical surfaces located at the reef edges, poorly covered by algae due to limited sunlight exposure, but crenelated with interconnected caves that offer significant protection from predators for parrotfish of all sizes and; (3) meadows of both seagrass (mainly *Halodule wrightii*) and high-canopy macroalgae (mainly *Sargassum* species): which serve for parrotfish as reasonable feeding grounds with moderate predator protection.

To quantify and characterize the number of individuals in foraging groups while correlating it with feeding parameters, we estimated the abundance of fish present in the video during the course of each feeding event using the MaxN method, as the maximum abundance per species seen over the observation period (Ellis and DeMartini, 1995). We chose to estimate the abundance of fish at each feeding event because foraging groups were mostly not cohesive during the whole observation period (2 minutes); splitting and reassembling of the group occurred more often than not. Species composing feeding schools were classified into trophic groups based on Ferreira et al. (2004), Pinheiro et al. (2018), and Quimbayo (2021) in (1) Roving Herbivores (RHerb), which included parrotfishes and surgeonfishes that forage together in larger groups and (2) Mobile Invertebrate Feeders (MIV), which included a diverse set of several families of fish that occasionally composed multi-specific groups with *S. axillare*. The abundance of Territorial Herbivores (THerb) found near the focal individual during feeding events was also quantified, and they were mostly *Stegastes* damselfish. Other fish trophic categories listed by Ferreira et al. (2004), Pinheiro et al. (2018), and Quimbayo (2021) were found joining parrotfish foraging groups too rarely to allow them to be included in further analysis.

These variables attained were applied to investigate our hypotheses by fitting generalized linear mixed models (GLMMs) and a Permutation Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) to test the factors influencing *S. axillare* individual feeding behavior the most. First, to examine whether larger groups find higher-quality food patches more often (Hypothesis 1), we considered that the number of feeding forays (a proxy for the number of food patches found) should be greater when the abundance of roving herbivorous (RHerb) was larger, as more individuals were searching for food (H1a), but that should not apply to the abundance of other trophic groups (e.g., mobile invertebrate feeders, MIV), as they are not inspecting the substrate for the same food source. Concurrently, we considered Hypothesis 1b to be supported if a greater abundance of territorial herbivores (THerb) during feeding events was directly proportional to the number of feeding forays, as parrotfish are accessing food patches with

higher territorial defense more often. Effectively, this GLMM was designed with four continuous independent fixed factors: (1) the abundance of roving herbivores during feeding events (RHerb); (2) the abundance of mobile invertebrate feeders in the foraging group (MIV); (3) the abundance of territorial herbivores near the focal individual during feeding events (THerb) and; (4) individual size (focal individual total length in centimeters), accounting for the variance in feeding parameters associated with fish size.

To test if parrotfish can benefit from the enhanced vigilance in larger groups (Hypothesis 2), we considered that individuals would direct more of their time budgets for foraging and/or have higher bite rates when in larger schools. This hypothesis was also investigated with GLMMs (one for foraging time, other for bite rates) with the same design outlined for Hypothesis 1, but the expected outcomes of this analysis were a positive relationship of the foraging time and/or bite rates with both RHerb and MIV abundances, as fish join schools to protect from the same set of piscivorous fish. On the other hand, THerb abundance would have either no effect or a negative influence on foraging time through the interruption of feeding events.

The other mechanism associated with vigilance that was tested is that larger groups could allow individuals to explore profitable habitats more exposed to predation (Hypothesis 3), which was tested in a two-factor Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA). The PERMANOVA investigated whether individual bite rates performed in sites that provide different levels of protection from predation differ between fish of distinctive total lengths (smaller individuals being more susceptible to predation) and in groups with a distinctive number of individuals. To accomplish that, we categorized individuals' total length to life phases based on their reproductive stages according to parameters estimated in V  ras (2008) as Settlers (≤ 5 cm), Juveniles (6-17 cm, representing sexually immature fish), Maturing (18-25 cm, around the species' L_{50} - length at first maturity - referring to the length at which 50% of a fish population is sexually mature) and Adults (≥ 26 cm, above species' L_{100} , the maximum maturing length). The group size was also categorized, and we divided the number of roving herbivores sighted at feeding events of the focal individual into Small groups (≤ 3 individuals), Medium groups (4-9 individuals), and Large groups (≥ 10 individuals). These two predictors were tested in a PERMANOVA test with an orthogonal design.

All analyses described above (GLMMs and the PERMANOVA) also included the categorical random factors 'Location' (each MPA sampled, separated by hundreds of kilometers), 'Sector' (each spatial division within each MPA, a few kilometers apart), and 'No-take' (to separate different management strategies adopted within MPAs that can influence parrotfish feeding, Leit  o et al. 2023) to account for the spatial variation of the sampling design. GLMMs were fitted using the function 'glmmadmb' from glmmADMB package (Fournier et al. 2012, 2016) in R 4.1.3 (R Core Team, 2022). We chose the appropriate distribution for each dependent variable: the number of forays and foraging time adjusted to the Poisson distribution the best, and bite rates to a negative binomial distribution. After fitting the full model, model selection was based on the lowest Akaike Information Criterion (AIC) values, applying the

'dredge' function from the MuMIn package (Barton 2020) in R 4.1.3 (R Core Team, 2022), and the model selection for each parameter is presented in Tables S1-S3. The PERMANOVA was performed using the function 'adonis2' from the vegan package (Oksanen et al. 2019) in R 4.1.3 (R Core Team, 2022) and was based on a similarity matrix using the Bray-Curtis index.

Results

The analysis of the data obtained corroborated our Hypothesis 1, which postulated that larger groups find food patches more often. The number of forays, the proxy used to assess the number of food patches found during an individual observation, increased with the number of roving herbivores (RHerb) joining the feeding group and was a significant predictor of this variable in GLMM analysis, whereas the abundance of mobile invertebrate feeders (MIV) joining a school was not (Figure 3a, Table S4). These results support the view that having more fish searching for food (H1a) benefits individuals by increasing the number of food patches found. The other mechanism hypothesized to increase the individual finding of quality food (H1b) was also supported by our results, and the number of forays per observation increased when more damselfish were present during feeding events (Figure 3a, Table S5).

Our second hypothesis, that individual fish could benefit from shared vigilance by greater effort dedicated to foraging when joining larger schools, was partially supported by our results. The GLMM fitted for the foraging time indicated that none of the predictors studied explained the time individuals spent feeding (Table S6). On the other hand, individual bite rates were positively influenced by larger feeding groups (Figure 3b, Table S5, at RHerb abundances), increasing with the size of the school. As expected, the number of damselfish was not a significant predictor of bite rates, thus having no effect on the degree of feeding pressure exerted by parrotfish herbivory. The results obtained in the GLMM of bite rates support our Hypothesis 2. Bite rates were also influenced negatively by individual size (Figure 3b, Table S5).

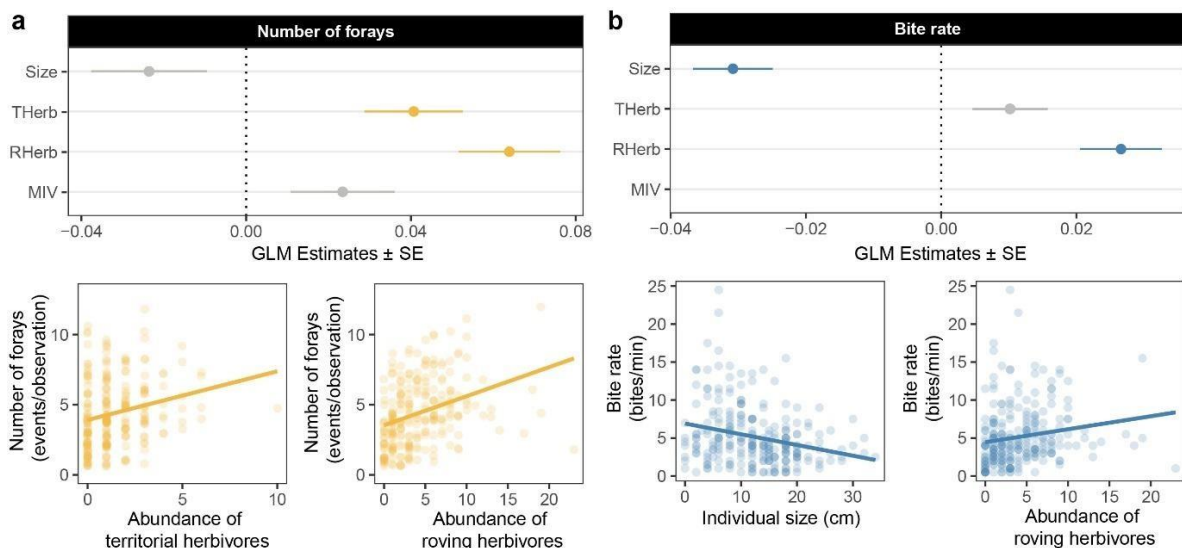


Figure 3 – Relationships of fixed factors analyzed in GLMMs with the number of forays (a) and bite rates (b) of *S. axillare*. The GLMM fitted for the foraging time indicated that none of the predictors studied explained the time individuals spent feeding; thus, results were omitted from this figure. Upper panels indicate the mean GLMM estimates, represented by points, and error bars denote their standard error. Coefficients are standardized for the selected factors, and only variables selected to compose models are displayed; non-significant variables appear in grey. 'RHerb' and 'MIV' indicate the abundance of roving herbivores and mobile invertebrate feeders in foraging groups during feeding events, 'Therb' means the abundance of territorial herbivores around the focal individual when feeding and the 'Size' is the focal individual total length. Plots of the relationships of the factors selected as significant predictors with dependent feeding variables are presented in the bottom panels. Points represent each individual observation, and continuous lines are based on non-standardized coefficients obtained in GLMMs.

We predicted in Hypothesis 3 that fish joining bulkier shoals use habitats with higher predation risk, benefiting from the greater predator vigilance of larger groups, an assumption that was proven to apply by our results. The PERMANOVA analysis indicated significant differences both between fish size classes (Pseudo-F = 2.43, $p < 0.0001$) and abundance of roving herbivores classes (Pseudo-F = 2.96, $p < 0.0001$) (Table S7). Metrics indicate that larger adults (individuals > 25 cm in TL, Figure 4, Table S8) used the reef flat, which is more exposed to predation for adults, as preferred feeding grounds in large schools only; when fewer individuals were foraging together, they used the reef slope more frequently. The reef flat was also frequently used by the settlers in small groups, shifting to the use of the reef slope as their preferred substrate to feed as they grew larger. Fish in medium-sized groups spread bites more evenly across habitats, and adults in these groups used seagrass/macroalgae meadows the most. No settlers (< 6 cm) were observed foraging in large groups (Figure 4).

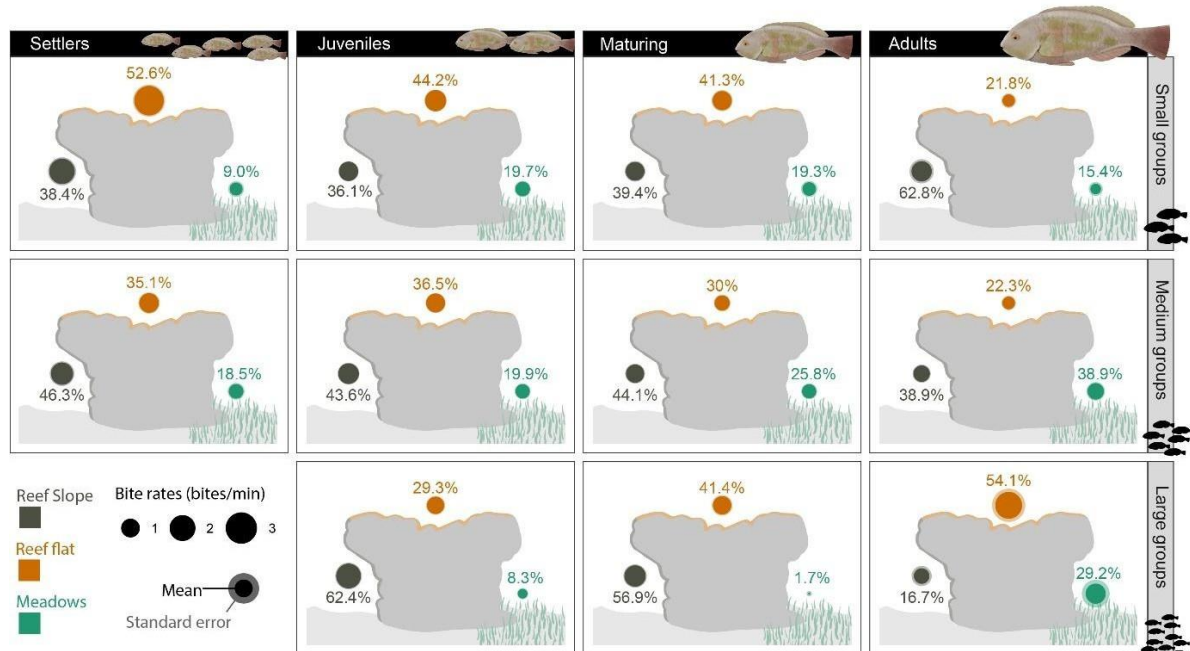


Figure 4 – *Sparisoma axillare* use of reef habitats for feeding in different life phases and foraging group sizes, based on bite rates. Size classes were divided into Settlers ($\leq 5\text{cm}$), Juveniles (6-17cm), Maturing (18-25cm) and Adults ($\geq 26\text{cm}$) and foraging group sizes into Small groups (≤ 3 individuals), Medium groups (4-9 individuals), and Large groups (≥ 10 individuals). Inner opaque circles represent mean bite rates and faded outer circles are their standard errors. The percentage of total bite rates for each combination of size class and group size taken in each reef habitat is given. Reef habitats are indicated by colors: the reef slope (at the left and in gray), the reef flat (upper portion and in orange) and the seagrass/macroalgae meadows (at the right and in green). No settlers ($< 6\text{ cm}$) were observed foraging in large groups.

Discussion

Our results demonstrate the importance of grouping to individual food acquisition in parrotfish and, ultimately, the shifts in feeding pressure exerted by *S. axillare* to the benthos that are associated with grouping behavior. Patches of food were found more often by *S. axillare* when in larger numbers, resulting in an individual benefit of increased number of forays, aligning with results found in previous work on food-finding in fish (e.g., Pitcher 1979; Pitcher et al., 1982; Clifton 1989). Also, the number of forays increased with the abundance of damselfish, whose territories can be accessed more easily by bulkier schools of roving herbivores (Robertson et al., 1976; Overholtzer & Motta, 2000; Irving & Witman, 2009). The patterns observed here indicate that parrotfish may exert their feeding pressure and ecological roles more evenly across the reef when grouped together, even at sections of the reef defended by other fish. Parrotfish take part in several key reef processes: bioerosion, corallivory, spongivory, turf, macroalgae and sediment removal (Siqueira et al. 2019a, b); in particular, *S. axillare* takes part in the last three of them (Siqueira et al. 2019a, b; Feitosa and Ferreira 2015; Feitosa et al. 2024). *Sparisoma axillare* and other sympatric herbivores are found to control macroalgal growth, resulting in changes in benthic communities' dominance and the patterns of ecological succession (Feitosa et al. 2023). Therefore, how large is a foraging group is an important determinant of parrotfish's individual contribution to key reef processes.

Parrotfish may join territorial or roving groups, depending on the species' behavior and environmental constraints (Buckman and Ogden 1973; Ogden and Buckman 1973; Warner and Downs 1977; Clifton 1989, 1990; Feitosa et al. 2021). In previous studies with territorial parrotfish, individuals were found to reduce the time of food patch discovery by having larger groups, but this was not yet reported for individuals joining roving groups, as addressed here. Territorial parrotfish groups may be subjected to different pressures for their formation and maintenance than species in larger roving schools; these include, for instance, the additional benefits of defense-sharing and the dynamics of dominance and subordination within groups (Clifton 1989; 1991). These pressures may limit group size for territorial species, given that they are more subjected to resource depletion for sharing resources within a smaller defended area

(e.g., up to 8 individuals defending an area of $< 20 \text{ m}^2$, Clifton 1989), which is not a limitation to roving individuals that generally have greater home ranges and more food to explore. *Sparisoma axillare* has home ranges of up to 0.44 km^2 (Lippi et al. 2022) and often groups in schools that reach ~20 individuals (Guimarães et al. 2007). In territorial species, food-finding was expected to be an important component of group formation itself, given parrotfish explore a relatively high-quality but unpredictably patchy food resource (Clifton 1991), and this process may also apply to larger roving schools.

Oppositely to parrotfish territories, those defended by damselfish are more uniform in cover and generally are better food sources than surrounding habitats (Ferreira et al. 1998; Ceccarelli et al. 2005; Ceccarelli 2007; Feitosa et al. 2012), what may facilitate the finding of quality food for parrotfish. However, to access these defended resources, roving herbivores as parrotfish and surgeonfish need to overcome territory defense, which is reduced for larger schools of intruders since the number of aggressions a territory owner can is limited (Barlow 1974, Robertson et al. 1976, Foster 1985, Reinthal & Lewis 1986; Overholtzer and Motta 1999; Bruggemann et al. 1994; Pereira et al. 2012, also see Electronic Supplementary Material in Feitosa et al. 2021 for a videographic example). It is established that larger groups of parrotfish are more prone to feed within damselfish territories than do lone fish or small groups of individuals; damselfish territories are also preferred compared to parrotfish territories as feeding grounds for schooling parrotfish (Robertson et al. 1976). Also, the access gained to the defended resources of territory holders decreases the search time for patchily distributed resources (Barlow 1974; Robertson et al. 1976; Foster 1985, 1987; Wolf 1987; Clifton 1991; Overholtzer and Motta 2000). These benefits may offset the costs of increased competition for food among group members, and the access gained to these profitable resources can favor the formation of larger schools. Also, if the food accessed by larger parties is indeed more nutritious, the acceleration of individual growth (i.e., reducing predation risk in early life stages) and the accumulation of biomass (i.e., increasing secondary productivity) are very likely enhanced, a matter that could be deepened in future studies.

A reduction in individual vigilance with increasing group size is frequently reported in the literature for several animal species (Barnard & Thompson 1985; Elgar 1989; Lima 1990; Lima & Dill 1990; Quenette 1990). Individuals joining larger groups can improve predator detection rate while having more time to feed (Pulliam 1973). For the surgeonfish *Acanthurus chirurgus*, an increased amount of time devoted to foraging was observed when in groups (Wolf 1987), but our results show that foraging time in *S. axillare* was not dependent on group size. Bite rates, on the other hand, increased in larger groups, which may also indicate a net benefit of greater individual food intake. However, an interesting counterpoint was observed for redshanks (*Tringa tetanus*, Class Aves), where pecking rates increased as vigilance declined in groups, but their intake of food did not increment (Cresswell, 1994); thus, having more time for other activities may not be an important advantage of reduced vigilance in all cases.

Nevertheless, group size was very important in influencing the intensity and which reef habitats *S. axillare* individuals deliver herbivory on. Fish joining larger groups used reef habitats more exposed to predation (i.e., as large groups of adults at the reef flat, Figure 3). Generally, this habitat is more frequently used by the smallest individuals who use cryptic behavior to escape damselfish territorialism and piscivorous fish predation (Feitosa and Ferreira 2015), which may lose effect in larger groups and for larger individuals. Yet, these smaller parrotfish individuals have a disproportionately lower contribution to the removal of algae (Bonaldo & Bellwood 2008; Lokrantz et al. 2008; Bonaldo et al. 2014), even though smaller *S. axillare* feed at higher bite rates, as seen here and elsewhere for other parrotfish species (Bruggemann et al. 1994, 1996, Mumby et al. 2006, Lokrantz et al. 2008, Jaywardene et al. 2009, Ong & Holland 2010, Afeworki et al. 2011). Therefore, size-related parrotfish functions, such as bioerosion, sediment formation and transport and the removal of algae, may be also dependent on the formation of large groups. Also, the distribution of their feeding pressure through the reef is linked to their gathering, and habitats as the reef flat and seagrass/macroalgae meadows, where plant primary productivity is highest, are more used by larger fish when grouped. The interaction of habitat quality and individual fear is a growing subject of studies, and it is becoming established that it is an important driver for shaping herbivore foraging behavior (Catano et al. 2014, 2016; Gil et al. 2017; Bauman et al. 2019). It is also likely that herbivore fish are having their feeding behavior altered by the fear of human predators as well, a great amount of parrotfish captures is performed by spearfishing (Freire et al. 2021; Queiroz-Véras et al. 2021), which is found to influence fish behavior through the triggering of flight responses by human presence, which also seems to be stronger in parrotfish (Benevides et al. 2018; Nunes et al. 2018; Samia et al. 2019).

The role played by parrotfish is likely undergoing major changes, considering the current overfishing scenario in reef ecosystems. Along with the fear induction, fishing is reducing the abundance of parrotfish, which, according to the results seen here, may affect the formation of larger groups and shift the delivery of parrotfish functions on coral reefs. With smaller groups, the impact of parrotfishes on the reef flat can be significantly reduced; this zone is one of the environments most used by Brazilian hard coral species to settle due to its high availability of light. The reduction of the average size of fish is also expected in overfished reefs, and large parrotfish individuals are the primary consumers of algal biomass and can open up space for other groups to attach to the substrate (Bonaldo & Bellwood 2008; Lokrantz et al. 2008; Charendoff et al. 2023), and parrotfish contribution to sediment production and transport is only attributable to larger individuals (Lellys et al. 2019). Thus, the results attained here add a novel point of view of shoal formation on the dynamics of parrotfish feeding, with implications for both species biology and their ecosystem roles on coral reefs. We recommend management efforts to take into account the recovery of parrotfish populations and monitor the presence of large parrotfish groups to ensure the delivery of their key functions in coral reefs.

References

- Adam, T. C., Duran, A., Fuchs, C. E., Roycroft, M. V., Rojas, M. C., Ruttenberg, B. I., & Burkepile, D. E. (2018). Comparative analysis of foraging behavior and bite mechanics reveals complex functional diversity among Caribbean parrotfishes. *Marine Ecology Progress Series*, 597, 207–220.
- Afeworki, Y.A., Bruggemann, J.H. & Videler, J.J. 2011. Limited flexibility in resource use in a coral reef grazer foraging on seasonally changing algal communities. *Coral Reefs* 30, 109–122
- Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*. 1974;49(3):227–67. doi: 10.1163/156853974x00534. PMID: 4597405.
- Araújo ME de, Mattos FMG de, Melo FPL de, Chaves L de CT, Feitosa CV, Lippi DL, Félix Hackradt FC, Hackradt CW, Nunes JLS, Leão ZM de AN, Kikuchi RKP de, Ferreira Junior AV, Pereira PHC, Macedo CHR, Sampaio CLS, Feitosa JLL (2020) Diversity patterns of reef fish along the Brazilian tropical coast. *Mar Environ Res* 160:105038
- Bauman AG, Seah JCL, Januchowski-Hartley FA, Hoey AS, Fong J, Todd PA (2019) Fear effects associated with predator presence and habitat structure interact to alter herbivory on coral reefs. *Biol Lett* 15.
- Bellwood, D. R.; Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (Family Scaridae): the ecological implications. *Environmental Biology of fishes*. 28: 189–214.
- Benevides LJ, Pinto TK, Nunes J de ACC, Sampaio CLS (2018) Fish escape behavior as a monitoring tool in the largest Brazilian multiple-use Marine Protected Area. *Ocean Coast Manag* 152:154–162.
- Bonaldo, R.; Bellwood, D. (2008). Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*. 360: 237–244.
- Bonaldo R, Hoey A, Bellwood D (2014) The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanogr Mar Biol An Annu Rev* 52:81–132
- Bozec YM, O'Farrell S, Bruggemann JH, Luckhurst BE, Mumby PJ (2016) Tradeoffs between fisheries harvest and the resilience of coral reefs. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:4536–4541.
- Bruggemann, J.H., van Kessel, A.M., van Rooij, J.M. & Breeman, A.M. 1996. Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: implications of fish size, feeding mode and habitat use. *Marine Ecology Progress Series* 134, 59–71.
- Catano LB, Shantz AA, Burkepile DE (2014) Predation risk, competition, and territorial damselfishes as drivers of herbivore foraging on Caribbean coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 511:193–207.
- Catano LB, Rojas MC, Malossi RJ, Peters JR, Heithaus MR, Fourqurean JW, Burkepile DE (2016) Reefscapes of fear: Predation risk and reef heterogeneity interact to shape herbivore foraging behaviour. *J Anim Ecol* 85:146–156.
- Clifton KE (1989) Territory sharing by the striped parrotfish, *Scarus iserti*: patterns of resource abundance, group size, and behaviour. *Anim Behav* 37:90–103
- Clifton KE (1990) The costs and benefits of territory sharing for the Caribbean coral reef fish, *Scarus iserti*. *Behav Ecol Sociobiol* 26:139–147.
- Clifton KE (1991) Subordinate group members act as food-finders within striped parrotfish territories. *J Exp Mar Bio Ecol* 145:141–148
- Comeros-Raynal MT, Choat JH, Polidoro BA, Clements KD, Abesamis R, Craig MT, Lazuardi ME, McIlwain J, Muljadi A, Myers RF, Nañola CL, Pardede S, Rocha LA, Russell B, Sanciangco JC, Stockwell B, Harwell H, Carpenter KE (2012) The likelihood of extinction of iconic and dominant herbivores and detritivores of coral reefs: The parrotfishes and surgeonfishes. *PLoS One* 7:e39825.
- Edwards CB, Friedlander a M, Green a G, Hardt MJ, Sala E, Sweatman HP, Williams ID, Zgliczynski B, Sandin S a, Smith JE (2014) Global assessment of the status of coral reef herbivorous fishes : evidence for fishing effects Global assessment of the status of coral reef herbivorous fishes : evidence for fishing effects. *Proc R Soc B* 281:7–11.
- Ellis, D., DeMartini, E., 1995. Evaluation of a video camera technique for indexing abundances of juvenile pink snapper, *Pristipomoides filamentosus*, and other Hawaiian insular shelf fishes. *Fishery Bull.* 93, 67–77

- Feitosa JLL, Ferreira BP (2015) Distribution and feeding patterns of juvenile parrotfish on algal-dominated coral reefs. *Mar Ecol* 36:462–474.
- Feitosa JLL, Concentino AM, Teixeira SF, Ferreira BP (2012) Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: Stegastes) on South-Western Atlantic algal-dominated reefs. *J Sea Res* 70:42–49.
- Feitosa JLL, Chaves LCT, Queiroz-Véras LVM V., Miranda RJ, Ormond CGA, Ferreira BP (2021) Effects of social organization on the feeding of the striped parrotfish, *Scarus iseri*. *Coral Reefs* 40:951–957.
- Feitosa JLL, Queiroz-véras LVM V, Maida M, Ferreira BP (2023) Going further on herbivore fishing : the removal of smaller fishes from algal-dominated reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 713:117–132.
- Feitosa JLL, Miranda RJ, Queiroz-Véras LVM V. (2024) Herbivory and competition for space. In: *Brazilian Coral Reefs*. Kikuchi RKP, Leão ZMAN, De Araújo ME, Lotufo TMDC (eds) p 113–142
- Feitosa B.M., Rosa R.S., Rocha L.A. (2005) Ecology and zoogeography of deep-reef fishes in Northeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 76, 725–742.
- Freire KMF, Almeida ZS, Amador JRET et al (2021) Reconstruction of marine commercial landings for the Brazilian industrial and artisanal Fisheries from 1950 to 2015. *Front Mar Sci* 8:1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.659110>
- Freire KMF, Pauly D (2010) Fishing down Brazilian marine food webs, with emphasis on the east Brazil large marine ecosystem. *Fish Res* 105:57–62.
- Friard O, Gamba M (2016) BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in ecology and evolution*. 7(11):1325–30. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>
- Fournier DA, Skaug HJ, Ancheta J, Ianelli J, Magnusson A, Maunder M, Nielsen A, Sibert J (2012). “AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models.” *Optim. Methods Softw.*, *27*, 233–249.
- Gil MA, Zill J, Ponciano JM (2017) Context-dependent landscape of fear: Algal density elicits risky herbivory in a coral reef. *Ecology* 98:534–544.
- Girolamo M, Scaggiante M, Rasotto MB (1999) Social organization and sexual pattern in the Mediterranean parrotfish *Sparisoma cretense* (Teleostei: Scaridae). *Mar Biol* 135:353–360
- Godin, JG.J., Morgan, MJ Evitação de predadores e tamanho do cardume em um peixe ciprinodontídeo, o killifish anilhado (*Fundulus diaphanus* Lesueur). *Behav Ecol Sociobiol* 16 , 105–110 (1985). <https://doi.org/10.1007/BF00295142>
- Guimarães PR, Bonaldo RM, Krajewski JP, Guimarães P, Pinheiro A, Powers J, Furtado dos Reis S (2007) Investigating small fish schools: Selection of school-formation models by means of general linear models and numerical simulations. *J Theor Biol* 245:784–789.
- Irving, A.D., Witman, J.D., 2009. Positive effects of damselfish override negative effects of urchins to prevent an algal habitat switch. *Journal of Ecology* 97, 337–347.
- Jayewardene, D., Donahue, M.J. & Birkeland, C. 2009. Effects of frequent fish predation on corals in Hawaii. *Coral Reefs* 28, 499–506.
- Kamil Barton (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Krause J, Godin J-GJ. 1995 Predator preferences for attacking particular prey group sizes: consequences for predator hunting success and prey predation risk. *Anim. Behav.* 50, 465–473. (doi:10.1006/anbe.1995.0260)
- Krause, J. and Ruxton, G. D. (2002). *Living in Groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Lauren E. Nadler, Shaun S. Killen, Eva C. McClure, Philip L. Munday, Mark I. McCormick; Shoaling reduces metabolic rate in a gregarious coral reef fish species. *J Exp Biol* 15 September 2016; 219 (18): 2802–2805. doi: <https://doi.org/10.1242/jeb.139493>
- Leitão M, Hackradt CW, Lima e Silva Í, Ciancio JE, Félix-Hackradt FC (2023) Effect of human impact on coral reef herbivorous fish niche. *Mar Biol* 170:59.
- Lokrantz J, Nyström M, Thyresson M, Johansson C (2008) The non-linear relationship between body size and function in parrotfishes. *Coral Reefs* 27: 967–974
- Maida M., Ferreira B.P. (1997) *Coral Reefs of Brazil: an overview and field guide*. Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, 1, 263–274.
- Mumby PJ (2009) Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* 28:761–773.

- Mumby, P. J., Dahlgren, C. P., Harborne, A. R., Kappel, C. V., Micheli, F., Brumbaugh, D. R., ... & Gill, A. B. (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *science*, 311(5757), 98-101.
- Moura R.L., Figueiredo J.L., Sazima I. (2001) A new parrotfish (Scaridae) from Brazil, and revalidation of *Sparisoma amplum* (Ranzani 1842), *Sparisoma frondosum* (Agassiz, 1831), *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878) and *Scarus trispinosus* Valenciennes, 1840. *Bulletin of Marine Science*, 68, 505–524.
- Nunes JACC, Costa Y, Blumstein DT, Leduc AOHC, Dorea AC, Benevides LJ, Sampaio CLS, Barros F (2018) Global trends on reef fishes' ecology of fear: Flight initiation distance for conservation. *Mar Environ Res* 136:153–157.
- Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGinn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs and Helene Wagner (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ong, L. & Holland, K.N. 2010. Bioerosion of coral reefs by two Hawaiian parrotfishes: species, size, differ- ences and fishery implications. *Marine Biology* 157, 1313–1323.
- Overholtzer, K. & Motta, Philip. (1999). Comparative Resource Use by Juvenile Parrotfishes in the Florida Keys. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER.* 177. 177-187. 10.3354/meps177177.
- Overholtzer, K. L.; Motta, P. J. (2000). Effects of Mixed-species Foraging Groups on the Feeding and Aggression of Juvenile Parrotfishes. *Environmental Biology of Fishes*, v. 58, n. 3, p. 345–354.
- Padget Rebecca F. B., Fawcett Tim W. and Darden Safi K. 2023. Guppies in large groups cooperate more frequently in an experimental test of the group size paradox *Proc. R. Soc. B*.2902023079020230790
- Pitcher TJ (1979) Sensory information and the organisation of behaviour in a shoaling cyprinid. *Anim Behav* 27:126–149
- Pitcher TJ, Magurran AE, Winfield IJ (1982) Fish in larger shoals find food faster. *Behav Ecol Sociobiol* 10:149–151
- Pereira PHC, Feitosa JLL, Medeiros D V., Ferreira BP (2013) Reef fishes foraging facilitation behavior: Increasing the access to a food resource. *Acta Ethol* 16:53–56.
- Pulliam HR. On the advantages of flocking. *J Theor Biol.* 1973 Feb;38(2):419-22. doi: 10.1016/0022-5193(73)90184-7. PMID: 4734745.
- Roberts, Gilbert. (1996). Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*. 51. 1077-1086. 10.1006/anbe.1996.0109.
- Robertson DR, Sweatman HPA, Fletcher EA, Cleland MG (1976) Schooling as a Mechanism for Circumventing the Territoriality of Competitors. *Ecology* 57:1208–1220.
- Samia DSM, Bessa E, Blumstein DT, Nunes JACC, Azzurro E, Morroni L, Sbragaglia V, Januchowski-Hartley FA, Geffroy B (2019) A meta-analysis of fish behavioural reaction to underwater human presence. *Fish Fish* 20:817–829.
- Siqueira AC, Bellwood DR, Cowman PF (2019a) Historical biogeography of herbivorous coral reef fishes: the formation of an Atlantic fauna. *J Biogeogr* 46:1611–1624
- Siqueira AC, Bellwood DR, Cowman PF (2019b) The evolution of traits and functions in herbivorous coral reef fishes through space and time. *Proc R Soc B Biol Sci* 286:20182672
- Skinner C, Newman SP, Box S, Narozanski A, Polunin NVC (2019) Chronic spearfishing may indirectly affect reef health through reductions in parrotfish bite rates. *J Fish Biol* 94:585–594.
- Wolf NG (1985) Odd fish abandon mixed-species groups when threatened. *Behav Ecol Sociobiol* 1(7):47–52

Supplementary Material

Table S1 – Model selection for the GLMMs fitted for the number of forays performed by *S. axillare* in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance. Only the top 5 best models according to the lowest AICc values are shown.

MIV	RHerb	Size	THerb	df	AICc
+	+	+	+	7	1,064.525
+	+		+	6	1,066.484
	+	+	+	6	1,066.616
	+		+	5	1,067.330

Table S2 – Model selection for the GLMMs fitted for the bite rates performed by *S. axillare* in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance.

MIV	RHerb	Size	THerb	df	AICc
	+	+	+	7	1,557.691
	+	+		6	1,559.050
+	+	+	+	8	1,559.825
+	+	+		7	1,561.171

Table S3 – Model selection for the GLMMs fitted for the foraging time used by *S. axillare* in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance.

MIV	RHerb	Size	THerb	df	AICc
		+		5	1,508.077
				4	1,508.831
+		+		6	1,509.601
	+	+		6	1,509.737

Table S4 – Estimates of the best model selected for the GLMMs fitted for the bite rates performed by *S. axillare* in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance. Estimates shown are not standardized across variables. Significant terms are shown in bold.

Source	Estimate	SE	p
Size	-0.0081	0.0048	0.0928
THerb	0.0661	0.0194	0.0007
Rherb	0.0408	0.0079	0.0000
MIV	0.0050	0.0027	0.0641

Table S5 – Estimates of the best model selected for the GLMMs fitted for the number of forays performed by *S. axillare* in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance. Estimates shown are not standardized across variables. Significant terms are shown in bold.

Source	Estimate	SE	p
Size	-0.0337	0.0064	0.0000
THerb	0.0528	0.0287	0.0655
Rherb	0.0541	0.0123	0.0000

Table S6 – Estimates of the best model selected for the GLMMs fitted for the foraging time used by *S. axillare* in observations. Size = Individual size (total length in centimeters); RHerb = Roving herbivores abundance; THerb = Territorial herbivores abundance; MIV = Mobile Invertebrate Feeders abundance. Estimates shown are not standardized across variables. Significant terms are shown in bold.

Source	Estimate	SE	p
Size	-1.5483	1.697	0.3616

Table S7 – Results of the main test of the PERMANOVA for the bite rates performed by *S. axillare* in observations across the reef habitats. Life phases are based on the size of focal individuals in: Settlers (< 6cm), Juveniles (6-17cm), Maturing (18-25cm) and Adults (> 25cm). Foraging group sizes are divided into Small (< 3 individuals), Medium (4-9 individuals) and Large groups (> 10 individuals). Significant terms are shown in bold.

	DF	SS	MS	Pseudo-F	p
Life Phase	3	1.59	0.53	2.43	< 0.0001
Group size	2	1.30	0.65	2.96	< 0.0001
Residuals	238	52.03	0.22		

Table S8 – Mean bite rates ($\pm$ standard error) according to individual life phase and foraging group size. Life phases are based on the size of focal individuals in: Settlers (< 6cm), Juveniles (6-17cm), Maturing (18-25cm) and Adults (> 25cm). Foraging group sizes are divided into Small (< 3 individuals), Medium (4-9 individuals) and Large groups (> 10 individuals). Settlers were not observed foraging in large groups.

Life Phase	Group size	Meadows	Reef slope	Reef flat	Total
Settlers	Small	0.45 $\pm$ 0.24	1.93 $\pm$ 0.45	2.64 $\pm$ 0.53	5.02 $\pm$ 1.23
	Medium	0.58 $\pm$ 0.21	1.45 $\pm$ 0.35	1.10 $\pm$ 0.22	3.13 $\pm$ 0.79
Juveniles	Small	0.58 $\pm$ 0.16	1.06 $\pm$ 0.12	1.30 $\pm$ 0.13	2.94 $\pm$ 0.4
	Medium	0.56 $\pm$ 0.14	1.23 $\pm$ 0.14	1.03 $\pm$ 0.11	2.82 $\pm$ 0.4
	Large	0.24 $\pm$ 0.08	1.81 $\pm$ 0.31	0.85 $\pm$ 0.16	2.90 $\pm$ 0.54
Maturing	Small	0.49 $\pm$ 0.25	1.00 $\pm$ 0.22	1.05 $\pm$ 0.23	2.54 $\pm$ 0.7
	Medium	0.55 $\pm$ 0.14	0.94 $\pm$ 0.18	0.64 $\pm$ 0.13	2.13 $\pm$ 0.45
	Large	0.04 $\pm$ 0.04	1.32 $\pm$ 0.28	0.96 $\pm$ 0.26	2.32 $\pm$ 0.58
Adults	Small	0.29 $\pm$ 0.24	1.18 $\pm$ 0.54	0.41 $\pm$ 0.17	1.88 $\pm$ 0.96
	Medium	0.75 $\pm$ 0.23	0.75 $\pm$ 0.18	0.43 $\pm$ 0.13	1.93 $\pm$ 0.53
	Large	1.17 $\pm$ 1.17	0.67 $\pm$ 0.49	2.17 $\pm$ 1.22	4.01 $\pm$ 2.88

CAPÍTULO 2

Herbivoria por peixes brasileiros sujeitos à diferentes pressões de pesca

Resumo

Áreas Marinhas Protegidas (AMPs) são ferramentas importantes para conservação e proteção da biodiversidade marinha e dos ecossistemas recifais. As espécies de peixes que vivem nesses ambientes marinhos variam em seus papéis funcionais. Os papéis funcionais exercidos por peixes herbívoros respondem a características intra e interespecíficas, e também estão sujeitos à alterações ambientais, que podem ser decorrentes de diferentes estratégias de manejo em AMPs. Os comportamentos alimentares de quatro espécies-modelo de cada guilda (*Scarus trispinosus*, *Sparisoma axillare*, *Acanthurus bahianus* e *Stegastes fuscus*), foram comparados em duas categorias de proteção em AMPs: no-take (sem pesca) e desprotegidas (com pesca), analisando se as taxas de alimentação e habitats utilizados para forrageamento mudam em diferentes tipos de AMPs. Descobrimos que as densidades de todas as espécies aqui avaliadas foram maiores dentro de áreas no-take e que a disponibilidade de recursos alimentares para as espécies é menor nas áreas desprotegidas, com predominância de corais moles, enquanto na área no-take a cobertura de substrato é predominantemente de bancos de macroalgas e algas epilíticas. Mas taxas de mordida e o tempo forrageando é maior fora da área protegida para espécies raspadoras e podadores, e o oposto foi observado para a espécie territorialista, que gasta mais tempo forrageando dentro da área protegida. Para única espécie escavadora aqui estudada, a baixa densidade fora da área protegida não permitiu comparar métricas alimentares entre as áreas, que, portanto, desempenha seu papel funcional apenas em áreas de proteção. As pressões de herbivoria foram bastante similares entre as espécies que conseguimos comparar métricas, menos para a espécie territorialista, que exerce uma pressão maior dentro da área no-take. E os alvos alimentares escolhidos para herbivoria diferem entre os níveis de proteção aqui avaliados. Os papéis funcionais desempenhados por estes indivíduos diferem em diferentes pressões de pesca e este conhecimento auxilia para entender as dinâmicas dessas populações e melhorar o manejo de espécies em AMPs.

Palavras-chaves: Áreas protegidas. Comportamento alimentar. Biodiversidade. Manejo. Peixes herbívoros.

1. Introdução

Dentro dos ambientes coralíneos os peixes herbívoros possuem um papel crucial, consumindo algas e mediando sua competição com corais, um papel crítico para composição, manutenção e estruturação da comunidade bentônica (FERREIRA & GONÇALVES, 2006; CORDEIRO et al. 2016). Os diversos impactos antrópicos como mudanças climáticas, poluição, turismo exacerbado e pesca excessiva tem afetado a saúde e resiliências desses corais (BELLWOOD et al. 2004; RIEGL et al. 2009; BONALDO et al. 2014). É devido à pesca excessiva que os peixes herbívoros apresentam um declínio nas suas populações, biomassa e tamanho corporal individual nas últimas décadas, o que pode levar a perda e mudança das funções exercidas nos recifes (BELLWOOD et al. 2006; FRANCINI-FILHO & MOURA 2008; BENDER et al. 2014; ROOS et al. 2016; de QUEIROZ-VÉRAS et al., 2023). As pressões de pesca são diferentes entre as espécies de peixes herbívoros, e os principais alvos são os indivíduos com os maiores tamanhos corporais, como os peixes-papagaios (CUNHA et al. 2012; ROOS et al. 2016, 2020).

As funções exercidas por estes herbívoros além de diferir entre as espécies, podem variar ainda de forma intraespecífica (BONALDO & BELLWOOD, 2008; FEITOSA & FERREIRA 2014). Por exemplo, comportamentos agonísticos de herbívoros territorialistas podem reduzir as taxas de alimentação e as taxas de mordidas de herbívoros vagueadores (HATA E KATO 2004; FEITOSA & FERREIRA, 2014). Até a presença de espécies invasoras pode alterar a pressão da herbivoria reduzindo os substratos disponíveis para alimentação (MIRANDA et al., 2018). Indivíduos dos gêneros *Scarus*, *Sparisoma* e *Acanthurus* apresentam características bastante distintas, que são refletidas em diferentes estratégias alimentares,

porém suas funções dentro dos ecossistemas recifais se enquadram dentro de atividades semelhantes (SIQUEIRA et al., 2019). Portanto, a depender da escala em que se analisa o comportamento destes herbívoros, a entrega de suas funções ecológicas pode ser alterada, e trabalhos recentes discutem a complexidade dessas funções, observando se os peixes herbívoros possuem maior complementariedade funcional entre espécies do que a redundância entre seus papéis (BURKEPILE & HAY 2008, 2011; MENDES et al., 2015; SEMMLER et al., 2021). No caso de uma maior complementariedade dos papéis dos herbívoros do que de sua sobreposição, a perda funcional de uma espécie pode acarretar em maiores prejuízos para o ecossistema.

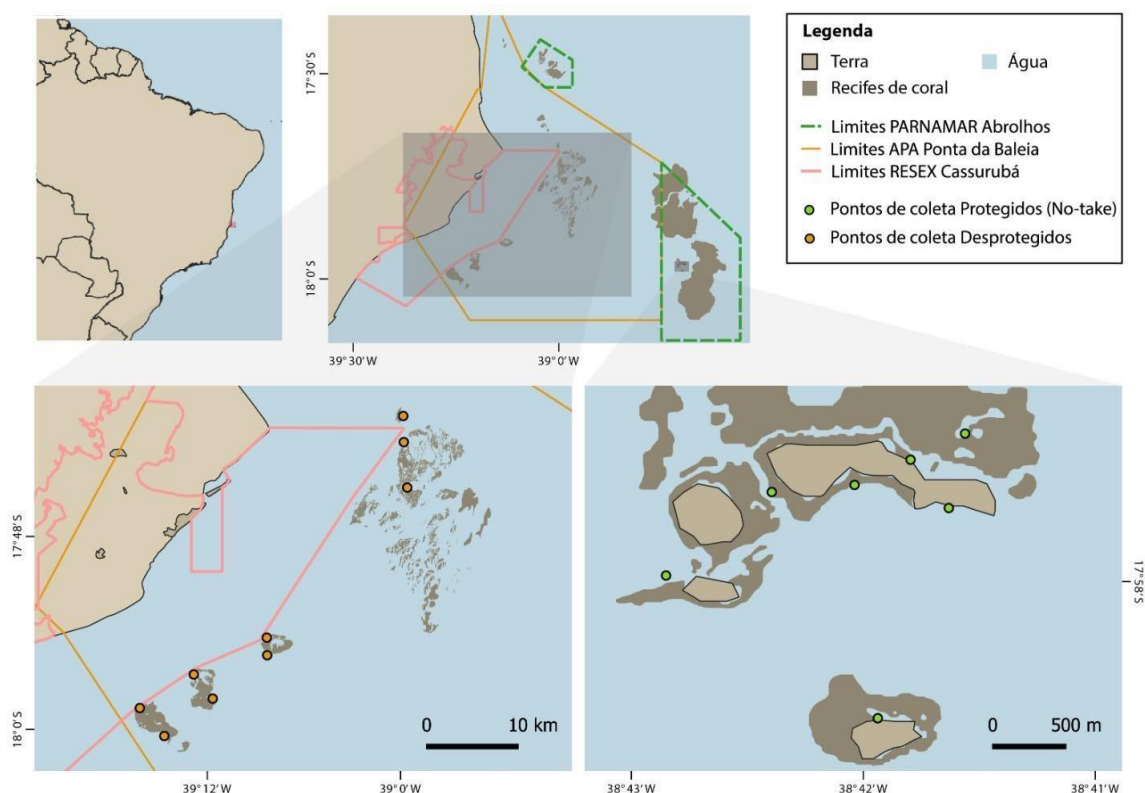
Isto é agravado no cenário onde peixes herbívoros se encontram ameaçados devido a pesca descontrolada, como é o caso do Brasil (Portaria MMA 148/2022). E ainda, o Brasil é carente de estudos que avaliem o papel de áreas marinhas protegidas nesse contexto, tanto em como elas alteram as populações de herbívoros através da proteção, como qual a influência de um potencial distinto habitat nos comportamentos de forrageamento e a entrega dos papéis funcionais de peixes herbívoros. Por tal, levantamos a hipótese de que o comportamento de forrageamento de grupos funcionais de peixes herbívoros são influenciados pelos diferentes níveis de proteção de Unidades de Conservação. Para testar essa hipótese, avaliamos se as categorias de proteção no-take (onde a pesca é proibida) e desprotegidas (onde a pesca é permitida) afetam a herbivoria realizada por estes grupos, comparando entre estas duas categorias de manejo: (1) densidade dos grupos funcionais de herbívoros, (2) as taxas de alimentação e (3) os habitats usados para alimentação. Esperamos que grupos funcionais em áreas de maior proteção da pesca tenham maiores taxas alimentares, utilizem locais mais afastados dos topos recifais e apresentem maiores densidades.

2. Metodologia

2.1 Área de estudo e desenho amostral

O estudo foi realizado no banco dos Abrolhos, considerado dentre os maiores e mais ricos recifes de coral do Atlântico Sul devido a sua alta biodiversidade (LEÃO 1982; FRANCINI-FILHO et al. 2013), e é considerada uma importante área de relevância biológica e ecológica (DUTRA et al., 2012). O banco dos Abrolhos é localizado em uma extensão da plataforma continental de aproximadamente 42.000 km² no leste do Brasil entre os estados do Espírito Santo e Bahia (LEÃO & KIKUCHI, 2001). Foram escolhidos dois complexos recifais no banco dos Abrolhos situados em Unidades de conservação sujeitas à distintas regras de uso para exploração pesqueira para avaliar os efeitos das Áreas Marinhas Protegidas (AMP) nos peixes herbívoros: o Parque Nacional Marinho dos Abrolhos (PARNAMAR Abrolhos) é uma Unidade de Conservação instaurada em 1983 e se localiza a cerca de 53 km da costa e possui um regime de uso restrito, não sendo permitido pesca em seus limites (LEÃO & KIKUCHI, 2001) sendo, portanto, uma estação protegida (No-take) no presente estudo; a Área de Proteção Ambiental Ponta da Baleia (APA da Ponta da Baleia), que abarca os recifes do Parcel das Paredes, localizados a cerca de 10 km da costa, possui um regime de uso sustentável, mas tem sofrido com os efeitos da pesca excessiva (LEÃO et al., 2008; ROSS et al., 2020), sendo considerada no presente estudo a estação desprotegida (Unprotected). Com o intuito de aumentar a espacialidade das amostras, nestes locais foram definidos 16 pontos amostrais, sendo nove na área de regime aberto à pesca (Unprotected) e sete em áreas restritas a pesca (No-take) (Fig. 1).

Figura 1. Mapa da localização do PARNAMAR de Abrolhos e da APA da Ponta da Baleia, e dos dezesseis pontos de coleta com as respectivas distribuições dos setores.



Fonte: A autora (2025)

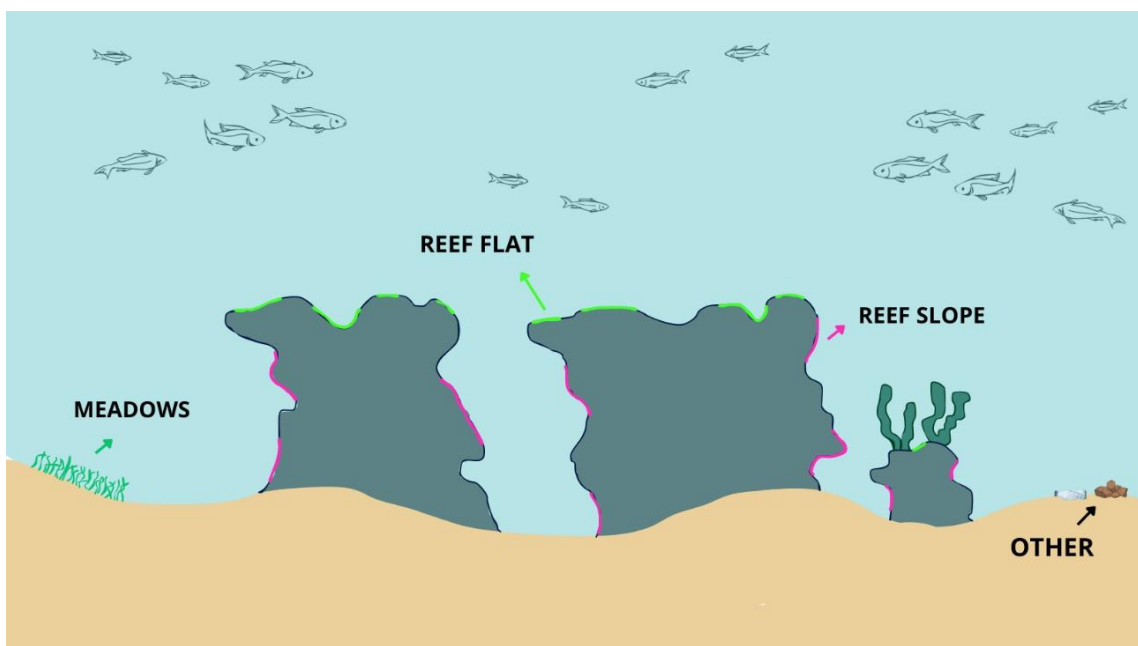
2.2. Coleta de dados

Primeiramente foram analisadas as coberturas do bentos e densidades de herbívoros em cada uma das localidades amostrais. Para coletar os dados de densidade, foram realizados censos visuais utilizando transectos de faixa de 20 x 5m de dimensão. Nestes foram quantificados todos os indivíduos de peixes herbívoros nos mesmos locais onde foram avaliadas seu comportamento alimentar, além de estimar o tamanho de cada peixe em incrementos de 2 cm. Para avaliar a cobertura bentônica, ao longo destas mesmas trenas a cobertura do substrato foi avaliada por meio do método PIT (Point Intercept Transect), onde o pesquisador identificou *in situ* a categoria de substrato a cada 0,5 m, totalizando 40 pontos ao longo da trena de 20 m. As categorias de substrato adotadas foram Algas calcárias (CA), Macroalgas (MA), Esponjas (SP), Corais Moles (CM), Corais Duros (CD) e Algas Turfs (TF).

Para analisar os forrageamento dos peixes herbívoros, foram realizados vídeos subaquáticos para captar comportamentos alimentares. Todas as filmagens foram realizadas entre janeiro e fevereiro de 2022, entre o período circadiano de maior alimentação dos herbívoros (entre 7:00 e 17:00) (FERREIRA et al., 1998), utilizando câmeras GoPro, modelo Hero 6. Foram gravados ao todo 318 vídeos na APA Ponta das Baleias e 400 no PARNA dos Abrolhos. As gravações de comportamentos foram destinadas a espécies de peixes herbívoros, levando em consideração seu uso do habitat e os modos de alimentação. Dentre as espécies de herbívoros vagueadores, foram escolhidos o budião-cinza ou bobó *Sparisoma axillare* (hábito raspador), o budião azul *Scarus trispinosus* (hábito escavador para indivíduos maiores de 40cm e raspador para os menores de 40cm, de acordo com Lellys et al. 2019) e a caraúna ou cirurgião-azul *Acanthurus bahianus* (hábito podador) e dentre as espécies de hábito territorialista a donzelinha ou saberé *Stegastes fuscus* foi selecionada. Todas as espécies foram amostradas em ambas as Unidades de Conservação, para avaliar as preferências de forrageamento nos distintos grupos. Usamos o método de “Animal focal” de ALTMANN (1974) para observar e gravar o comportamento dos indivíduos em um período de tempo pré-determinado de três minutos. As gravações foram iniciadas quando o espécime de peixe herbívoro foco estava visualmente nítido e tinha parado de reagir à presença do mergulhador.

No laboratório, os vídeos foram avaliados quanto a qualidade das gravações e possíveis erros de coleta, para que apenas gravações onde as identificações dos comportamentos alimentares fossem consideradas para análise. Descartamos 36 vídeos devido à má qualidade (instabilidade do vídeo, grande quantidade de material suspenso, troca de indivíduo durante a gravação, etc). Foi utilizado o software Boris (versão 7.12.2, FRIARD & GAMBA, 2016) para registrar e analisar os comportamentos alimentares em 682 vídeos, sendo 177 indivíduos de *Acanthurus*, 112 indivíduos de *Scarus trispinosus*, 234 indivíduos de *Sparisoma axillare* e 159 indivíduos de *Stegastes fuscus* (Tab. 1). Os comportamentos observados foram categorizados em eventos pontuais e eventos de estado, baseado na descrição de TORRES (2021) (Tabela S2). Os parâmetros alimentares considerados nos eventos registrados foram o tempo total de alimentação (medidos em segundos) e taxas de mordidas (medido em mordidas por minuto). Para avaliar o uso dos habitats como locais de alimentação pelos grupos de peixes herbívoros, quantificamos o número de mordidas realizadas em cada um dos quatro habitats dos locais de estudo, adaptado de BRANDL et al., 2015: (1) reef flat – superfícies horizontais com grande cobertura de algas formadoras de turfs; (2) reef slope – superfícies verticais localizadas nas bordas dos recifes, com menor cobertura de algas; ou (3) meadows - pradarias de gramas marinhas ou algas sobre substrato incosolidado, em habitats adjacentes aos recifes, . Além disso, outros habitats que não estavam contemplados nestas três categorias foram classificados na categoria ‘outros’ (Fig. 2).

Figura 2. Classificação dos locais da superfície dos recifes que as espécies deferiam as mordidas. Reef flat = superfície horizontal, Reef slope = superfície vertical, meadows = pradaria de gramas marinhas ou algas sobre substrato inconsolidado e other = superfície não identificada.



Fonte: A autora (2025)

2.3. Análise de dados

Para contemplar se existem diferenças entre as coberturas bentônicas dos recifes sujeitos aos diferentes regimes de uso, foi realizado uma análise de componentes principais (PCA) com os dados obtidos no método PIT, utilizando a função "prcomp" do pacote "stats" 4.1.3 (R Core Team 2022). Para avaliar se as densidades dos grupos de herbívoros são distintas entre recifes sujeitos aos diferentes regimes de uso, foi ajustado um modelo lineares generalizado mistos (GLMM) para cada um dos grupos funcionais de herbívoros: raspadores (scrapers), podadores (browsers), escavadores (excavators) ou territoriais (territorial), divididos entre as espécies-foco do estudo ou as demais espécies que não foram alvo, combinadas a cada tipo de alimentação. Em cada um dos GLMMs ajustados para densidade, foram usadas a variável preditiva categóricas "Tratamento", com dois níveis fixos (protegido e desprotegido), "Setor", aninhado em "Tratamento", com 16 níveis randômicos (cada um dos pontos amostrais, avaliando a variação espacial das amostras) e como covariáveis numéricas os eixos dos componentes principais (PC1, 2 e 3), obtidos na análise PCA supracitada para as variáveis bentônicas, que representaram as características de microhabitat. Tal abordagem permitiu condensar seis parâmetros de microhabitat analisados em três, evitando modelos supersaturados, ao mesmo tempo em que considerou os efeitos das principais diferenças em microhabitat nas densidades dos peixes herbívoros. Os GLMMs foram calculados usando a função 'glmmadmb' do pacote 'glmmADMB' disponível em R (Skaug et al., 2016) e análise considera dados inflados de zero, um atributo observado para os dados de densidade de herbívoros, em especial as espécies mais vageis.

Para avaliar se as métricas da alimentação foram distintas entre e dentro dos diferentes grupos funcionais de peixes herbívoros e de acordo com o manejo de cada UC, foram realizados ajustes de modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), para cada um dos parâmetros (taxas de mordida, número de forays e tempo de forrageamento) como variável dependente. Como variáveis preditivas para os modelos, foram usadas as variáveis categóricas "Tratamento", com dois níveis fixos (protegido e desprotegido), "Grupo funcional", com quatro níveis fixos (podador, raspador, escavador e territorialista) e "Setor", aninhado em "Tratamento", com 16 níveis randômicos (cada um dos pontos amostrais, avaliando a variação espacial das amostras). Como covariável numérica, foi utilizado o valor de tamanho individual de cada animal focal estimado em campo durante as gravações dos vídeos. A título de

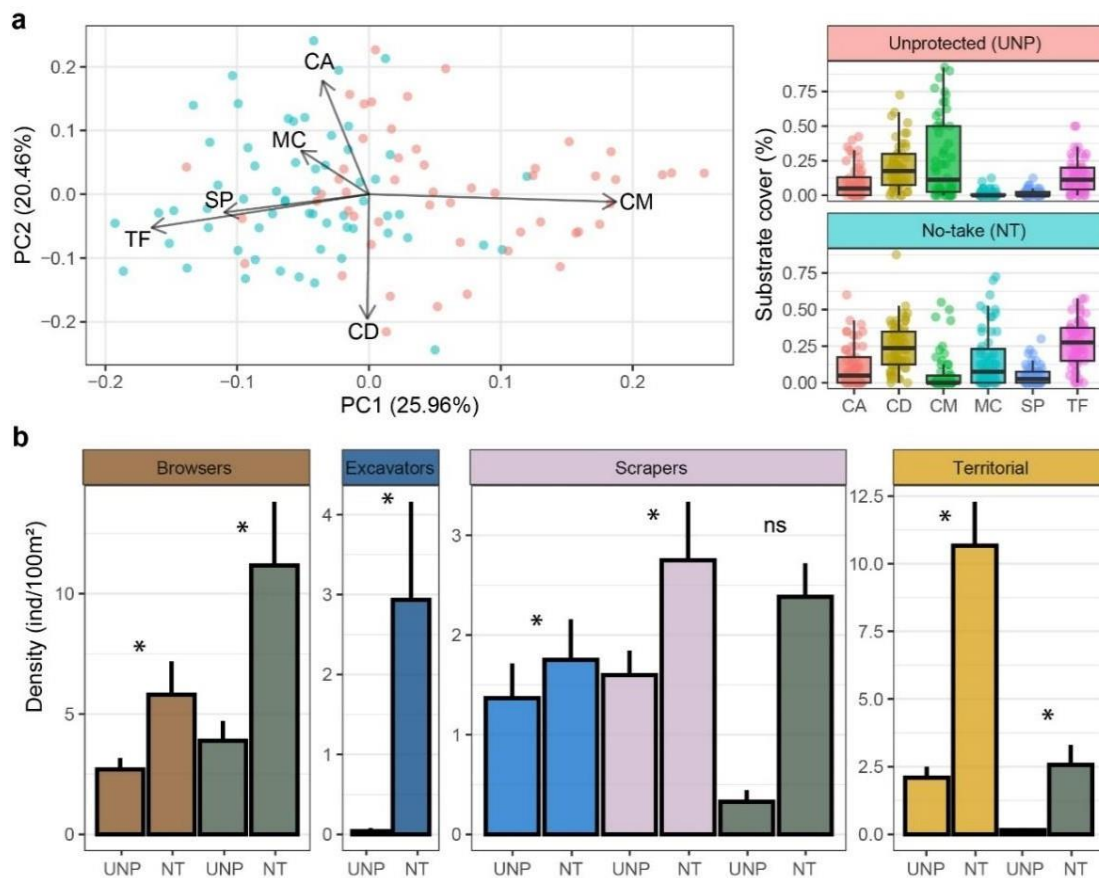
comparação dentro de cada grupo funcional entre os tratamentos, foi realizada uma comparação par-a-par entre a interação do fator "Tratamento" e o fator "Grupo funcional", que são apresentados para evidenciar mudanças em cada métrica entre pontos protegidos e desprotegidos. Os modelos foram ajustados usando a função "glmer.nb" do pacote lme4 1.1-34 (BATES et al. 2015) em ambiente R 4.1.3 (R Core Team 2022), uma vez que as métricas conformaram melhor com uma distribuição binomial negativa. Para os testes par-a-par, foi utilizada a função "emmeans" do pacote homônimo, versão 1.8.8 (LENTH 2023).

Para analisar como níveis de proteção de unidades de conservação influenciam na entrega das funções-chave de peixes herbívoros, foram calculados os valores de pressão da herbivoria pelos indivíduos de cada espécie-modelo das guildas, multiplicando os valores de densidade média obtidos em cada um dos setores de estudo pelos valores médios das taxas de mordida executados pela guilda nos mesmos locais em cada um dos habitats avaliados. Com esta estimativa, foram calculadas as pressões totais de herbivoria da guilda em cada localidade (protegida e desprotegida). A distribuição de suas taxas de mordida nos habitats do recife por cada um dos habitats (reef flat, reef slope, meadows e other) foi testada para diferenças entre os regimes de uso através de uma análise de variância permutacional (PERMANOVA) contemplando o fator "Tratamento", com dois níveis (protegido e desprotegido), utilizando a função "adonis2" do pacote vegan 2.6-8 (Oksanen et al. 2024) em ambiente R 4.1.3 (R Core Team 2022). Para visualizar a diferença entre os habitats usados pelas espécies para alimentação, foram realizadas análises de componentes principais (PCA) utilizando o parâmetro de taxas de mordida por local onde a mordida foi empregada, sendo ajustada uma PCA para cada fator de proteção (Protegido e Desprotegido). As PCAs foram realizadas usando a função "prcomp" do pacote "stats" 4.1.3 (R Core Team 2022).

3. Resultados

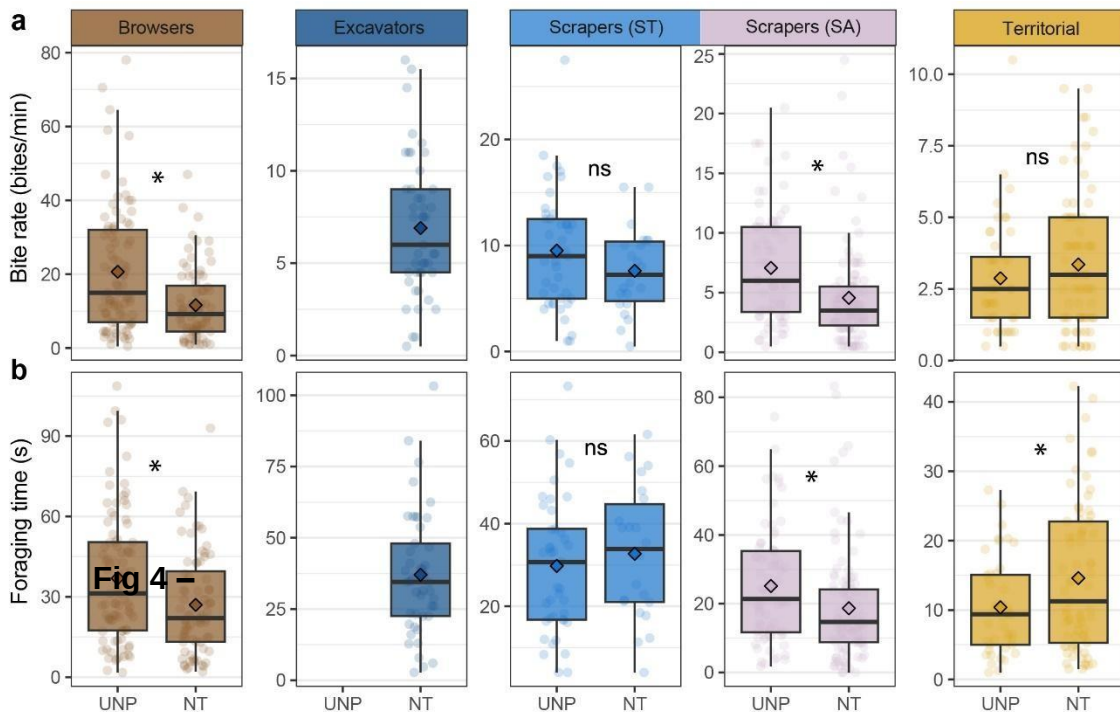
O percentual de cobertura dos grupos de organismos bentônicos diferiu entre as áreas no-take e desprotegidas. Foi observada a dominância de corais moles (CM) nas áreas desprotegidas, enquanto na área no-take existe uma maior abundância de macroalgas (MC), algas calcárias (CA) e algas turf (TF) (Figura 3a). As densidades de todas as guildas de herbívoros foram maiores em sítios da área protegida (PARNAMAR Abrolhos) quando comparados a área desprotegida (APA Ponta da Baleia), com a exceção dos herbívoros raspadores de outras espécies que não foram modelos de alimentação para este estudo (Figura 3b). A espécie *Scarus trispinosus*, avaliada como ameaçada de extinção pela IUCN (FERREIRA et al. 2012), maiores de 40 cm, da guilda de herbívoros escavadores (excavators) tiveram densidades muito baixas nas áreas desprotegidas (média e erro padrão de 0.04 ± 0.03 indivíduos/100m²), diferindo bastante da densidade observada em áreas no-take (2.93 ± 1.23). Os indivíduos territorialistas (*Stegastes fuscus*) também foram mais abundantes em áreas protegidas (10.67 ± 1.63) do que em locais abertos à pesca (2.10 ± 0.40) (Tabela S3).

Figura 3. Diferenças entre as áreas no-take e desprotegido em relação a cobertura (a), onde os pontos azuis representam área no-take e os pontos rosas, área desprotegida. E os tipos de coberturas são representados por (CA) algas calcárias, (MC) macroalga, (SP) esponjas, (CM) corais moles, (CD) corais duros e (TF) algas turf. E a densidade dos herbívoros (b), marrom (*Acanthurus bahianus*), azul escuro (*Scarus trispinosus* >40cm), azul claro (*Scarus trispinosus* <40cm), rosa (*Sparisoma axillare*), amarelo (*Stegastes fuscus*) e em cinza para todos os grupos estão representadas em conjunto as espécies com mesmo hábito alimentar que não foram avaliadas como alvo nesse estudo. As barras representam a densidade média (indivíduos por 100m²) e as barras de erro indicam o erro padrão. Asteriscos destacam as diferenças significativas observadas nos GLMs ajustados para cada grupo, enquanto os valores não significativos estão representados pela sigla ns.



Em relação às métricas de alimentação, as taxas de mordidas e o tempo de forrageamento foram significativamente diferentes entre as localidades e tiveram valores maiores em áreas desprotegidas para as espécies podadoras (browser, *A. bahianus*) ($p=0.001$ e $p=0.039$, respectivamente) e para a espécie raspadora (scraper, *S. axillare*) ($p=0.007$ e $p=0.012$, respectivamente) (Tabela S4 e S5). O padrão oposto foi visto para a espécie territorialista (*S. fuscus*), que obteve maiores valores dentro das zonas no-take, mas com diferença entre as taxas de mordida não sendo consideradas significativas. Não houveram diferenças entre as taxas de mordida e os tempos de forrageamento para os *S. trispinosus* <40cm, da guilda dos raspadores (scrapers), entre as localidades sujeitas às diferentes estratégias de manejo. Para os indivíduos de *S. trispinosus* maiores de 40 cm, da guilda dos escavadores (excavators), só foi possível realizar estimativas de sua alimentação dentro das áreas protegidas, uma vez que sua ocorrência em zonas abertas à pesca foi muito rara (Fig.4).

Figura 4. Diferenças entre áreas no-take e desprotegidas para taxas de bite rates (a) e foraging time (b) nos indivíduos de *Acanthurus bahianus* (marrom), *Scarus trispinosus* >40cm (azul escuro), *Scarus trispinosus* <40cm (azul claro), *Sparisoma axillare* (rosa) e *Stegastes* sp. (amarelo). Onde as barras de erro são o erro padrão, os asteriscos são as diferenças significativas, enquanto os valores não significativos estão representados por ns.



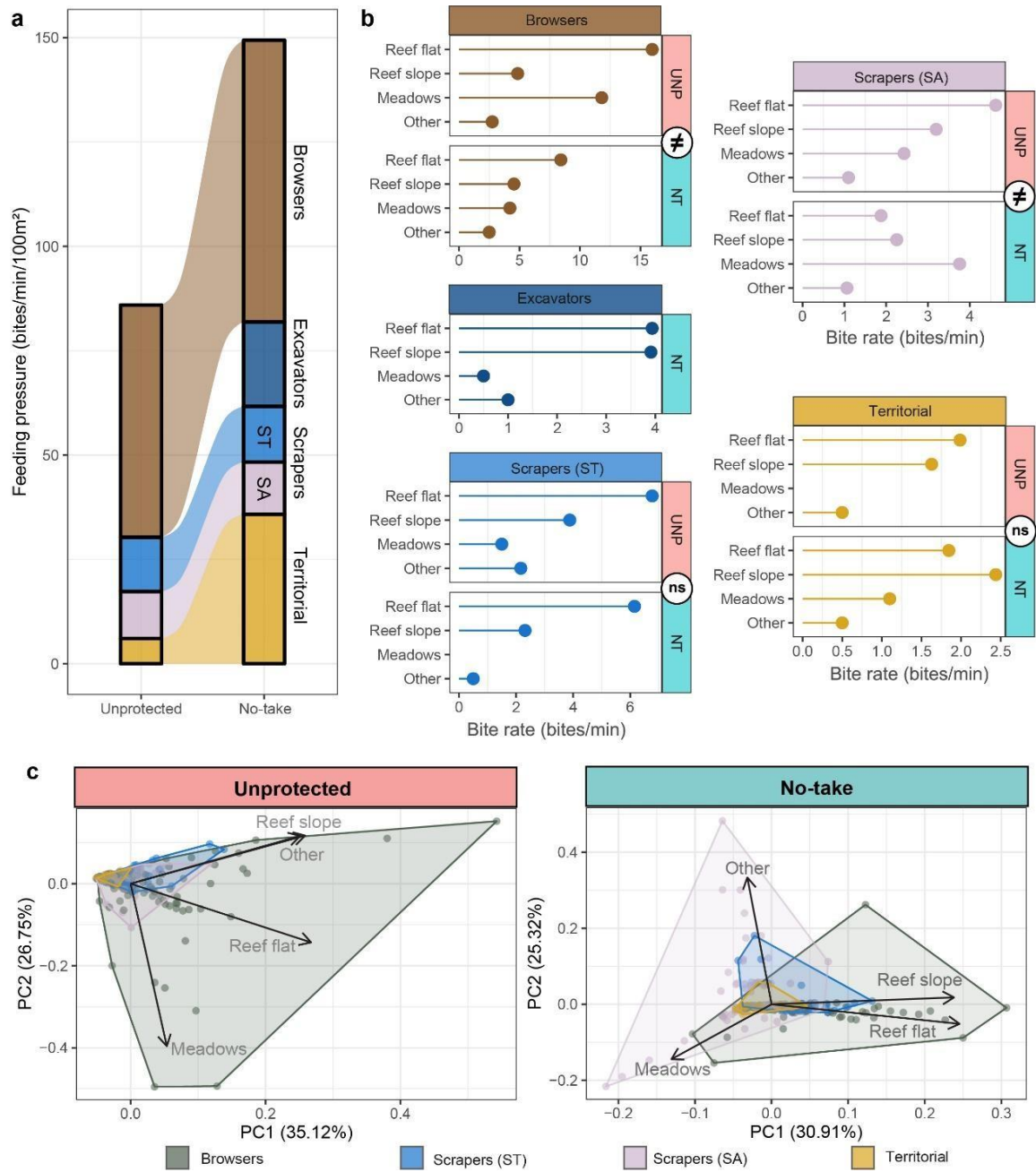
Fonte: A autora (2025)

Em relação a pressão da herbivoria, referente ao quanto a população de cada guilda entrega seu papel de herbivoria, os nossos resultados mostram que os indivíduos da guilda dos herbívoros podadores (*A. bahianus*) exerceram uma pressão geral similar entre os dois ambientes, com a menor densidade de indivíduos na área aberta a pesca (Fig. 3b) sendo compensada por maiores taxas de mordidas individuais (Fig. 4a), resultando em pressões similares desta guilda entre as áreas sujeitas a distintas estratégias de manejo (Fig. 5a). Entretanto, este grupo apresentou diferenças significativas entre quais habitats foram usados durante suas atividades alimentares, e em regiões protegidas da pesca esta guilda utilizou mais equitativamente os diferentes habitats recifais, enquanto em locais abertos, suas taxas de mordida foram maiores nos topos recifais (reef flat) e nas pradarias de gramas marinhas e algas (meadows) (Fig. 5b) (Tabela S6). Para os herbívoros raspadores (*S. trispinosus* <40cm e *S. axillare*), a pressão exercida foi também similar entre as áreas (Fig. 5a), porém foram observadas alterações significativas da entrega da herbivoria em *S. axillare*, que predominantemente se alimentou no topo dos recifes nas áreas desprotegidas e e

prevalentemente exerce sua alimentação em bancos de macroalgas/fanerogamas na área protegida (Fig. 5b). Para os indivíduos territorialistas da espécie *S. fuscus*, observamos que a diferença da pressão de herbivoria foi bastante expressiva entre as áreas, sendo seis vezes maior na área protegida em comparação com os locais desprotegidos. Estas diferenças se deveram mais as maiores densidades de indivíduos (Fig. 3b) nessas áreas protegidas do que por alterações nas médias de taxas de mordida entre as áreas, que se mostraram não significativas (Fig. 4a). Em ambos os locais, as distribuições de suas taxas de mordida nos habitats do recife foram similares, porém com valores um pouco superiores de taxas de mordida nas laterais dos recifes (reef slope) dentro da área protegida. Pela abundância muito baixa dos escavadores (*S. trispinosus* >40cm), a sua pressão de herbivoria foi somente notável nos habitats da área no-take, com taxas de mordidas direcionadas aos topos e laterais dos recifes (fig. 5).

Quando levamos em conta a distribuição de mordidas nos habitats dos recifes pelas diferentes guildas, vemos que as espécies se segregam mais nas áreas protegidas, enquanto que na desprotegida, as espécies sobrepõem em locais que direcionam sua alimentação (Fig. 5c). Em relação a *Acanthurus bahianus*, a espécie podadora estudada, se observa uma grande expansão do uso de habitat alimentar na área desprotegida, principalmente na intensidade que esta espécie usa os bancos de algas e fanerógamas ("meadows"). Este ambiente é mais utilizado, proporcionalmente, pela espécie escavadora (*S. axillare*) dentro da zona protegida. Para a espécie territorialista (*S. fuscus*), uma maior proporção de mordidas é deferida na zona reef slope dentro da área protegida, quando comparada a desprotegida. Para a espécie escavadora (*S. trispinosus*), não foram observadas alterações na entrega de mordidas entre as áreas sob diferentes regimes de proteção, e a espécie possui preferência de morder no topo recifal (reef flat). (Fig 5c).

Figura 5. A pressão total da herbivoria realizada pelos indivíduos de cada espécie-modelo das guildas (a) e a distribuição de suas taxas de mordida nos habitats do recife (b) distribuição das taxas de mordida médias (mordidas por minuto) entre os habitats dos recifes, separados entre as áreas no-take (NT) e desprotegida (UNP) para cada uma das guildas de herbívoros analisadas. (c) análises de componentes principais mostram a distribuição das mordidas entre as localidades desprotegidas (Unprotected) e protegidas (No-take) à pesca, onde os polígonos destacam a amplitude de habitats que cada espécie utiliza.



Fonte: A autora (2025)

4. Discussão

Uma das estratégias utilizadas para proteção e conservação da biodiversidade é a criação de Unidades de Conservação, que atua diretamente na restauração das populações de espécies impactadas (GAINES et al., 2010; LEENHARDT et al., 2015; MCCAULEY et al., 2016). A depender dos níveis de proteção das AMPs as taxas de benefícios em relação a proteção das espécies e crescimento da biodiversidade alteram suas respostas biológicas (GIAKOUMLI et al., 2017; ROJO et al., 2019). Nossos resultados mostram uma predominância de corais moles nas áreas desprotegidas, e essa mudança da cobertura coralínea é uma consequência graves da degradação de recifes (DON, 1999; MCCOOK, 1999; CRUZ et al. 2015, 2016). A complexidade estrutural dos recifes é afetada negativamente com a alteração de dominância desses zoantídeos (KNOWLTON & JACKSON, 2001), além de resultar em perdas também para a riqueza de comunidades associadas, como visto em estudos prévios (CRUZ et al. 2015, 2016; SOARES et al. 2022). Estes ambientes coralíneos modificados, com baixa complexidade, reduzem a diversidade de peixes devido a baixa disponibilidade de abrigos, dificulta coexistência e há perda de variabilidade de recurso alimentar (ALMANY, 2004; TEWS et al., 2004; SMITH et al., 2010; GRAHAM, 2012, 2014). Estes fatores reduzem a qualidade de habitat, que juntamente com a pressão pesqueira podem estar atrelados às menores densidades de peixes herbívoros alvo da pesca nas localidades desprotegidas estudadas aqui.

A redução das abundâncias de espécies-alvo nessas áreas através da pressão de pesca é um fenômeno bastante conhecido em recifes brasileiros (FERREIRA et al., 1998; FERREIRA & MAIDA, 2006; de QUEIROZ-VÉRAS et al., 2023), e corrobora com os resultados de densidade aqui encontrados para os peixes herbívoros. Entretanto, para a espécie territorialista *S. fuscus*, que teve sua abundância significativamente maior dentro das áreas protegidas, pode estar mais ligada à diversidade de recursos alimentares disponíveis, como algas epilíticas, sendo relativamente maior nessas áreas, como visto em FERREIRA et al., (1998). A qualidade do habitat é um fator determinante para a presença e abundância de *S. fuscus* ao longo de toda costa brasileira (MEDEIROS et al. 2010; SOUZA et al. 2011; CHAVES et al. 2021). Espécies territorialistas, como as donzelas, defendem seus territórios de outros herbívoros, e estes ambientes são altamente produtivos e ricos em diversidade e biomassa de algas e sua epifauna associada (BRAWLEY & ADEY, 1977; LASSUY, 1980; HINDS & BALLANTINE, 1987), portanto sua presença e abundância nos recifes é de uma importância grande, visto seu papel ecológico como uma espécie engenheira.

A área protegida (PARNAMAR de Abrolhos) usada para coleta de dados é caracterizada por ilhas que não são distantes umas das outras, além dos bancos de macroalgas serem próximos aos recifes, facilitando a migração e o forrageamento de peixes herbívoros em diferentes recursos alimentares (FERREIRA & GONÇALVES, 2006). Nossos resultados mostraram um crescimento na cobertura de turfs e macroalgas nas áreas protegidas, o que pode se relacionar com a diferença de densidade de *S. axillare* entre as áreas de estudo. A preferência por bancos de macroalgas destas espécies já foi evidenciada, mas varia com o tamanho dos indivíduos; peixes menores são encontrados em maior abundância nestes bancos, migrando para os recifes com alta cobertura de algas epilíticas ao decorrer do crescimento dos indivíduos (FEITOSA & FERREIRA, 2015; MOREIRA et al., 2024). A sua distribuição nos ambientes recifais pode também se expandir para áreas mais profundas, principalmente nas ilhas oceânicas, explicando os resultados aqui observados quanto a variação de alvos para realizar a herbivoria quando estão expostas a níveis diferentes de pressão de pesca (MOURA et al., 2001).

Apesar de *A. bahianus* ser considerada uma espécie mais generalista quanto a sua alimentação, dependente da disponibilidade de recursos, ela é uma espécie comumente observada explorando as regiões em cima dos recifes cobertos por algas (DIAS et al., 2001). Já foi observado que *A. bahianus* preferem lugares com co-específicos, como outros peixes-cirurgiões (*Acanthurus coeruleus* e *A. chirurgus*), e outros herbívoros, como os peixes-papagaios, evitando lugares dominados por donzelinhas para forragear (RISK, 1998). No presente estudo, observamos que na área protegida, onde tem maior abundância de *S. fuscus*, a preferência alimentar de *A. bahianus* foi menor nos topos recifais, um habitat dominado pelas donzelas, direcionando seu forrageio para outras áreas do recife (RISK, 1998; DIAS et al., 2001). Os indivíduos das espécies *A. bahianus* e *S. axillare* passaram mais tempo forrageando nas áreas desprotegidas, o que pode ter relação com a menor disponibilidade de alimento fora da área no-take, sendo necessário que cada indivíduo passe mais tempo

gastando energia para adquirir o alimento (DON, 1999; MCCOOK, 1999). Além disso, peixes cirurgiões podem compartilhar recursos alimentares com outros indivíduos, mas o seu consumo individual diminui em ambientes com maiores densidades de peixes, o que explicaria as maiores taxas de mordida sendo observadas nas áreas desprotegidas, onde as densidades dos indivíduos são menores (CAPITANI et al., 2021). No caso dos indivíduos territorialistas, o oposto foi visto, e eles passaram mais tempo comendo dentro da área no-take, pode estar atrelado ao fato de que em grupos maiores a vigilância realizada, nesse caso pelos indivíduos de *Stegastes* tem seu tempo diminuído e podem então dedicar mais tempo para o forrageamento, corroborando com o que foi visto nos nossos resultados (CLIFTON 1991; BARNARD & THOMPSON 1985; ELGAR 1989; LIMA 1990; LIMA & DILL 1990). Para os territoriais, não é necessária a busca seu alimento ao longo do recife, portanto podem dedicar mais tempo pra o forrageamento (OSORIO et al., 2006; SOUZA et al., 2011). A menor dominância de corais moles na área no-take permite mais disponibilidade de microhabitats adequados para o estabelecimento de territórios de *Stegastes*, o que pode resultar no aumento de sua abundância podem ajudar a reduzir os custos de investimento individual pela divisão da defesa de territórios (WALDNER & ROBERTSON, 1980). Os maiores bite rates individuais dos browsers e dos scrapers fora das áreas no-take podem estar atrelados a qualidade mais baixa do alimento nestes locais, sendo necessário maior quantidade de tempo forrageando e mordendo, devido a baixa complexidade e diversidade de substratos disponíveis, como observado em estudos anteriores (ALMANY, 2004; TEWS et al., 2004). Além disso, o relaxamento da competição pela menor abundância de herbívoros territoriais nessa localidade pode ser um fator que explica as maiores taxas alimentares para área desprotegidas para os browsers e scrapers, como mostrou nossos resultados (DON, 1999; MCCOOK, 1999).

Peixes-papagaios atingem todos os principais grupos funcionais bentônicos através da herbivoria, desde corais duros até macroalgas eretas, criando assim espaços para o assentamento de novos organismos (CHARENDOFF et al., 2023). As espécies escavadoras mais especializadas se encontram em um nicho trófico diferente, retirando porções do substrato coralino durante a alimentação, permitindo o assentamento de novos organismos e facilitando o aumento da cobertura coralina, além de realizar a criação e transporte de sedimentos, tornando-o essencial para os ambientes coralíneos (BELLWOOD, 1994; BELLWOOD et al. 2004; HOEY & BELLWOOD, 2008). A espécie *S. trispinosus* e os indivíduos de maior porte de *Sparisoma amplum* são as únicas espécies escavadoras do Atlântico sudoeste, e a primeira é mais abundante em diversos sítios, sendo distribuída em águas rasas mais próximas da costa em recifes com maior complexidade, onde entregam estes papéis funcionais únicos (BONALDO et al. 2014; LELLYS et al., 2019). Além disso, essa espécie pode estar incluída em dois grupos tróficos a depender do seu tamanho corporal, os indivíduos acima de 40cm são considerados escavadores, mas os menores que isso, são considerados raspadores, alimentando-se das algas e removendo apenas pequenos pedaços dos substratos (FRANCINI-FILHO et al., 2008). Foi observado também que *S. trispinosus* pode ainda atuar como dispersor de algas, transportando e distribuindo assim uma variedade de macroalgas e cianobactérias, que são capazes de sobreviver ao seu trato digestivo, havendo, portanto, uma variedade sazonal nessas espécies de algas onde um dos responsáveis seria *S. trispinosus* (TAMEGA et al., 2016). O tamanho da pré-maxila e o tamanho corporal de *S. trispinosus* podem explicar o papel único de escavadores, sendo ainda mais relevante na região de Abrolhos, devido ao fato que as outras espécies de peixes-papagaios na região estão em nichos tróficos diferentes (LELLYS et al., 2019). Apesar do seu papel único como escavador nos recifes, eles são um dos principais alvos de pesca na região dos Abrolhos devido ao seu tamanho corpóreo (Queiroz-Véras 2023) e nossos resultados mostram o quão preocupante é a sobreexploração dessa espécie, que resulta em abundâncias muito baixas fora das unidades de conservação, como visto também em estudos prévios em diversas localidades (BERNADI et al., 2000; ROOS et al., 2019; de QUEIROZ-VÉRAS et al., 2023).

As espécies vão variar suas respostas e, portanto, seus papéis funcionais dentro dos ambientes recifais a depender do manejo que é imposto dentro das Áreas Marinhas Protegidas (DULVY et al., 2004). O Parque Nacional Marinho dos Abrolhos é a mais antiga área protegida marinha e a distância do parque para costa é um fator limitante para o acesso humano e contribui para redução dos impactos antrópicos, ao contrário do que é visto em AMPs mais próximas a costa (MAIDA & FERREIRA, 1997; LEÃO et al., 2003; MACEDO, 2009). O cenário de conservação, devido à falta de investimentos em recursos humanos, estruturais e para a manutenção e fiscalização de Áreas protegidas, é bastante preocupante. Há falta de verba e de políticas públicas voltadas a esses ambientes, problemas de gestão, falta de engajamento,

além dos conflitos políticos e sociais que acabam sendo determinantes para a não efetividade do papel de AMPs e consequente conservação dos recursos naturais ali encontrados (GILL et al., 2017; GIAKOUMI et al., 2018; FREDERICO et al. 2020, BRANDÃO et al., 2021). No contexto observado no presente estudo, a perda de espécies herbívoras recifais pode se tornar ainda mais desastrosa em locais com baixa diversidade de espécies recifais, como no Brasil (PINHEIRO et al., 2018). Observamos que há uma variação na entrega de papel funcional por peixes herbívoros em diferentes tipos de manejo de AMPs, que podem influenciar o equilíbrio e resiliência desses ecossistemas marinhos. No entanto, ainda há lacunas, e, portanto, são necessários mais estudos que aprofundem nossos conhecimentos em relação as dinâmicas, tanto de peixes herbívoros como de áreas marinhas protegidas, auxiliando na efetividade e conservação desses recursos marinhos naturais.

5. Referências bibliográficas

- ALMANY GR (2004) Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106: 275–284.
Available: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.0030-1299.2004.13193.x>
- ALTMANN, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods, *Behaviour*, 49(3-4), 227-266. doi: <https://doi.org/10.1163/156853974X00534>
- AMADO-FILHO, GM *et al.* Os leitos de rodolitos são importantes biofábricas de CaCO₃ no Sudoeste Atlântico tropical. *PLoS ONE* 7, e35171 (2012).
- BASTOS, AC *et al.* Morfologia da plataforma como indicador de regimes sedimentares: uma síntese a partir de uma plataforma mista siliciclástica-carbonática na margem leste brasileira. *JS Am. Ciências da Terra*. **63**, 125–136 (2015).
- BELLWOOD, D. R. (1994). A phylogenetic study of the parrotfish family Scaridae (Pisces: Labroidea), with a revision of genera. Records of the Australian Museum, Supplement, v. 20, p. 1–86.
- BELLWOOD, D. R. HUGHES, T. P. FOLKE, C. & NYSTRÖM, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429, 827–833.
- BONALDO, R.; BELLWOOD, D. (2008). Size-dependent variation in the functional role of the parrotfish *Scarus rivulatus* on the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*. 360: 237-244
- BONALDO, R. M.; HOEY, A. S. & BELLWOOD, D. R. (2014) The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 2014, 52, 81-132.
- BONALDO, R.; KRAJEWSKI, J.; 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. 423-433.
- BRANDÃO C.S., DA ROCHA W., ZAPELINI C., TEIXEIRA J.L., SCHIAVETTI A. (2021). Does the respondent's role affect the final value of management effectiveness? The case of Brazilian marine protected areas. *Ethnobiol Conserv* 10:1–25
- BRANDL SIMON J. ROBBINS WILLIAM D. AND BELLWOOD DAVID R. (2015) Exploring the nature of ecological specialization in a coral reef fish community: morphology, diet and foraging microhabitat use *Proc. R. Soc. B*. 282 2015.
- BRANDL, S. J., JOHANSEN, J. L., CASEY, J. M., TORNABENE, L., MORAIS, R. A., AND BURT, J. A. 2020. Extreme environmental conditions reduce coral reef fish biodiversity and productivity. *Nature communications*, 11(1), 1-14. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1147>
- Brawley, S.H., Adey, W.H., 1977. Territorial behaviour of threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. *Environ. Biol. Fish* 2, 45–51.
- BRUNO JF, CÔTÉ IM, TOTH LT (2019) Climate Change, Coral Loss, and the Curious Case of the Parrotfish Paradigm: Why Don't Marine Protected Areas Improve Reef Resilience? *Ann Rev Mar Sci* 11: 307– 334.
- BURKEPILE, D. E.; HAY, M. E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 105, n. 42, p. 16201–16206.
- BURKEPILE, DE & HAY, ME. (2011). Feeding complementarity versus redundancy among herbivorous fish on a Caribbean reef. *Coral Reefs*, 30, 351–362.
- CAPITANI L, ROOS N, LONGO GO, ANGELINI R, SCHENONE L (2021) Resource-to-consumer ratio determines the functional response of an herbivorous fish in a field experiment. *Oikos*: 2100–2110.
- CHAVES L DE CT, FEITOSA JLL, XAVIER TF, FERREIRA BP, FERREIRA CEL (2021) Drivers of damselfishes distribution patterns in the southwestern Atlantic : tropical and subtropical reefs compared. *Neotrop Ichthyol* 19:1–22.
- Charendoff JA, Edwards CB, Pedersen NE, Petrovic V, Zgliczynski B, Sandin SA, Smith JE (2023) Variability in composition of parrotfish bite scars across space and over time on a central Pacific atoll. *Coral Reefs* 42:905–918.
- CHOAT, J. H. *et al.* The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. I: Dietary analyses. *Marine Biology*, v. 140, p. 613-623. 2002.

- CHOAT, JH, ABESAMIS, R., CLEMENTS, KD, MCILWAIN, J., MYERS, R., NANOLA, C., ROCHA, LA, RUSSELL, B. & STOCKWELL, B. 2012. *Acanthurus bahianus*. A Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas da IUCN 2012.
- CLEMENTS, K. D., GERMAN, D. P., PICHÉ, J., TRIBOLLET, A., & CHOAT, J. H. (2016). Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: Multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages. *Biological Journal of the Linnean Society*.
- CLIFTON KE (1991) Subordinate group members act as food-finders within striped parrotfish territories. *J Exp Mar Bio Ecol* 145:141–148
- COLE, A.J., PRATCHETT, M.S. & JONES, G.P. 2008. Diversity and functional importance of coral-feeding "shes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries* 9, 286–307.
- Collen, B., Richman, N. & Ram, M. (Sampled Red List Index Coordinating Team). 2010. *Stegastes fuscus* (errata version published in 2017). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2010: e.T154684A115221790.
- COMEROS-RAYNAL, M. T. et al. (2012). The likelihood of extinction of iconic and dominant herbivores and detritivores of coral reefs: the parrotfishes and surgeonfishes. *PloS One*, v. 7, n. 7, p. e39825.
- CORDEIRO CAMM, MENDES TC, HARBORNE AR, FERREIRA CEL (2016) Spatial distribution of nominally herbivorous fishes across environmental gradients on Brazilian rocky reefs. *J Fish Biol* 89:939–958.
- Cruz ICS, Kikuchi RKP, Creed JC (2016) Ecological processes of phase shift to *Palythoa* grandiflora dominance on reefs of Todos-os-Santos Bay, Brazil. *Front Mar Sci* 3.
- Cruz ICS, Loiola M, Albuquerque T, Reis R, De Nunes JACC, Reimer JD, Mizuyama M, Kikuchi RKP, Creed JC (2015) Effect of phase shift from corals to zoantharia on reef fish assemblages. *PLoS One* 10:1–16.
- de QUEIROZ-VÉRAS, L.V.M.V., FERREIRA, B.P., FREITAS, M. et al. A critical review and knowledge gaps to assess and manage threatened parrotfishes' stocks in Brazil. *Aquat Sci* 85, 44 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00939-x>
- DIAS, T. L. P. et al. Food resource and habitat sharing by the three Western South Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae: Acanthurus) off Paraíba Coast, North-Eastern Brazil. *Aqua*, v. 5, n. 1, p. 1-10. 2001.
- DONE, T. J. Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, v. 247, p. 121-132. 1992.
- DOUGLAS BATES, MARTIN MAECHLER, BEN BOLKER, STEVE WALKER (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Dulvy, NK, Ellis, JR, Goodwin, NB, Grant, A., Reynolds, JD e Jennings, S. (2004), Métodos de avaliação de risco de extinção em peixes marinhos. *Peixes e Pescarias*, 5: 255-276. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2004.00158.x>
- EÇA, G. F.; FILHO, C. V. S. M.; SANTOS, V. H. E W. P. C. (2012). Corais como organismos biomonitoros: aplicação, pré-tratamento e determinação de elementos majoritários e minoritários. *Química Nova*, v. 35, n. 3, p. 581–592.
- FEITOSA, J. L. L.; FERREIRA, B. P. (2014). Distribution and feeding patterns of juvenile parrotfish on algal dominated coral reefs. *Marine Ecology*, v. 36, n. 3, p. 462–474.
- FEITOSA, J. L. L. & LONGO, G. O. Ambientes recifais brasileiros, comunidades bentônicas e herbivoria por peixes. (In): Araújo, M.E.; Feitosa, C. V. & Mattos, S.M.G. (org.) *Ecologia de Peixes Recifais de Pernambuco*. 23 Ed. Recife: UFPE, 2018, p.30-82.
- FERREIRA, B.P.; MAIDA, M. (2006). Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: Situação Atual e Perspectivas. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 250p.
- FEITOSA, J.L.L., CHAVES, L.C.T., QUEIROZ-VÉRAS, L.V.M.V. et al. Effects of social organization on the feeding of the striped parrotfish, *Scarus iseri*. *Coral Reefs* 40, 951–957 (2021). <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02080-3>
- Feitosa JLL, Concentino AM, Teixeira SF, Ferreira BP (2012) Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: Stegastes) on South-Western Atlantic algal-dominated reefs. *J Sea Res* 70:42–49.
- Ferreira, DEL, Peret, AC e Coutinho, R. (1998), Taxas de pastejo sazonais e processamento de alimentos por peixes herbívoros tropicais. *Journal of Fish Biology*, 53: 222-235. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01029.x>
- Ferreira CEL, Gonçalves JEA, Coutinho R, Peret AC. Herbivory by the Dusky Damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic

- community, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Volume 229, Issue 2, 1998, Pages 241-264.
- FERREIRA CEL & GONÇALVES JEA (2006) Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. *Journal of Fish Biology*. 69:1533–1551.
- FERREIRA, B.P.; MAIDA, M. (2006). Monitoramento dos recifes de coral do Brasil: Situação Atual e Perspectivas. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 250p.
- FRANCINI-FILHO, R. B. et al. Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, v. 90, p. 481-492. 2010.
- FREDERICO, E.; DA SILVA, J. A. F.; JÚNIOR, J. F. O. Fiscalização Ambiental e Panorama Atual do Brasil. 1o edição. Curitiba: Editora Appris, 2020.
- FROESE, R. E PAULY, D. Editores. 2021. FishBase. Publicação eletrônica na World Wide Web. www.fishbase.org (20/08/21).
- GIAKOUMI, S. et al. Revisiting “Success” and “Failure” of Marine Protected Areas: 93 A Conservation Scientist Perspective. *Frontiers in Marine Science*, v. 5, p. 1–5, 2018.
- GIL, M. A.; HEIN, A. M. (2017). Social interactions among grazing reef fish drive material flux in a coral reef ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 114, n. 18, p. 4703–4708.
- GILL, D. A. et al. Capacity shortfalls hinder the performance of marine protected areas globally. *Nature*, v. 543, p. 665–669, 2017.
- GRAHAM, N. A. et al. (2013). Managing resilience to reverse phase shifts in coral reefs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 11, n. 10, p. 541–548.
- Graham NAJ (2014) Habitat complexity: coral structural loss leads to fisheries declines. *Curr Biol* 24: R359–61. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24801184>. Accessed: 2014 Jul 12. pmid:24801184
- HATA H., KATO M. (2004). Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313, 285–296.
- HAY, M. E. Fish-Seaweed interaction on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. In: SALE, P. The ecology of fishes on coral reefs. San Diego: Academic Press, 1991. p. 96-119.
- Hinds, P.A., Ballantine, D.L., 1987. Effects of the Caribbean three-spot damselfish, *Stegastes planifrons* on algal lawn composition. *Aquatic Bot.* 27, 299–308.
- HOEY, A.S.; BELLWOOD, B.R. (2008). Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 27: 37-47.
- HOEY A.S., BERUMEN M.L., BONALDO RM, et al. (2018). The Ecology of Parrotfishes in Marginal Reef Systems. In: *Biology of Parrotfishes*. pp 276–301
- HUGHES, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547–1551.
- HUGHES, T. P. RODRIGUES, M. J. BELLWOOD, D. R. CECCARELLI, D. HOEGH-GULDBERG, O. MCCOOK, L. J. MOLTSCHANIWSKYJ, N. PRATCHETT, M. S. STENECK, R. S. & WILLIS, B. L. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* 17, 360–365.
- JACKSON, J. B. C. DONOVAN, M. K. CRAMER, K. L. & LAM, W. (2014). *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970–2012*. Global Coral Reef Monitoring Network, Washington.
- LABOREL, J.L. (1969). Madreporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. Systematique, ecologie, repartition verticale et geographie. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris* 47: 171-229.
- Lassuy, D.R., 1980. Effects of ‘farming’ behavior by *Eupomacentrus lividus* and *Hemiglyphidodon plagiometopon* on algal community structure. *Bull. Mar. Sci.* 30, 304–312.
- LEÃO, Z. M. A. N. et al. (2003). Corals and coral reefs of Brazil. In: CORTÉS, J. *Latin American Coral Reefs*. Amsterdam: Elsevier Science, 2003. p. 9-52.
- LELLYS, NT & MOURA, RODRIGO & BONALDO, ROBERTA & FRANCINI-FILHO, RONALDO & GIBRAN, FERNANDO. (2019). Parrotfish functional morphology and bioerosion on SW Atlantic reefs. *Marine Ecology Progress Series*. 629. 10.3354/meps13102.
- LOWE-MCCONNELL, R. H. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge: Cambridge University Press. 1987.

- MACEDO, E. C. Um ensaio sobre a sedimentação e suas implicações ecológicas nos recifes costeiros de Tamandaré/PE. Dissertação de Mestrado. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. 2009.
- MAIDA, M.; FERREIRA, B.P. (1997). Coral Reefs of Brazil: an overview. *Proceedings of the 8th international Coral reef Symposium*. 1: 263 – 274.
- Medeiros PR, Souza AT, Ilarri MI (2010) Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the south-western Atlantic Ocean. *J Fish Biol* 77:1599–1615.
- MCCLANAHAN, T. R. (1997) Primary succession of coral-reef algae: Differing patterns on fished versus unfished reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 218, p. 77-102 1997.
- MENDES, T.C.; CORDEIRO, C.A.M. & FERREIRA, C.E.L. (2015). An experimental evaluation of macroalgal consumption and selectivity by nominally herbivorous fishes on subtropical rocky reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 471: 146-152.
- MIRANDA RJ, TAGLIAFICO A, KELAHER BP, MARIANO-NETO E, BARROS F (2018) Impact of invasive corals *Tubastrea* spp. on native coral recruitment. *Mar Ecol Prog Ser* 605:125-133.
- MOREIRA, A. L. P. Uso do habitat e atividade de forrageio de duas espécies de *Sparisoma* (Labridae: Scarinae), na área de proteção ambiental dos recifes de corais, Maracajaú-RN. (Dissertação) Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, 2012.
- MOREIRA A, DE MEDEIROS P, ROOS N (2024). Two ubiquitous parrotfishes exhibit distinct foraging ecologies on tropical Brazilian reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 730:79–93.
- MOURA, RL *et al.* Padrões espaciais de megahabitats bentônicos e planejamento conservacionista no Banco dos Abrolhos. *Cont. Prateleira Res.* **70** , 109–117 (2013).
- MOURA, RL, ABIERI, ML, CASTRO, GM *et al.* Os leitos de rodólitos tropicais são um importante e menosprezado habitat de peixes de recife. *Sci Rep* **11** , 794 (2021). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80574-w>
- MOURA, R.L.; FIGUEIREDO, J.L. & SAZIMA, I. (2001). A new parrotfish (Scaridae) from Brazil, and revalidation of *Sparisoma amplum* (Ranzani, 1842), *Sparisoma frondosum* (Agassiz, 1831), *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878) and *Scarus trispinosus* Valenciennes, 1840. *Bulletin of Marine Science*, 68(3): 505-524.
- MUMBY, P. J. *et al.* Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science*, v. 311, p. 98-101. 2006.
- MUMBY, P. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean. *Coral Reefs*, v. 28, n. 3, p. 761-773. 2009.
- NORSTRÖM, A. *et al.* (2009). Alternative states on coral reefs: beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series*, v. 376, p. 295–306.
- OKSANEN J, BLANCHET FG, FRIENDLY M, KINDT R and others (2012) Vegan: community ecology package. [https:// CRAN.R-project.org/package=vegan](https://CRAN.R-project.org/package=vegan)
- PINHEIRO, H.T., ROCHA, L.A., MACIEIRA, R.M., *et al.* (2018). South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a 45 secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions* 24:951–965.
- PITOMBO, F. *et al.* Species diversity and zonation pattern of hermatypic corals at two fringing reefs of Abrolhos archipelago, Brazil. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*, v. 2, p. 817-820. 1988.
- PRATCHETT, M. S. MUNDAY, P. L. WILSON, S. K. GRAHAM, N. A. J. CINNER, J. E. BELLWOOD, D. R. JONES, G. P. POLUNIN, N. V. C. & MCCLANAHAN, T. R. (2008). Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes – ecological and economic consequences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 46, 251–296.
- R CORE TEAM (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- REYES, D. M. V.; BALLINI, R. (2019). Valoração Econômica de mergulho em recifes de corais. *Revibec: revista iberoamericana de economia ecológica*, v. 31, p. 67–83.
- RIEGL B, BRUCKNER A, COLES SL, RENAUD P, DODGE RE. 2009. Coral reefs: threats and conservation in an era of global change. *Ann N Y Acad Sci* 1162:136–186.
- ROBERT P. STREIT, GRAEME S. CUMMING, DAVID R. BELLWOOD. (2019). Patchy delivery of functions undermines functional redundancy in a high diversity system. *Functional Ecology*. Disponível em: <<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2435.13322>>

- ROBINSON JPW, MCDEVITT-IRWIN JM, DAJKA JC, HADJ-HAMMOU J, HOWLETT S, GRABA-LANDRY A, HOEY AS, NASH KL, WILSON SK, GRAHAM NAJ (2019) Habitat and fishing control grazing potential on coral reefs. *Funct Ecol* 34:240–251
- Rocha, L.A., Myers, R., Abesamis, R., Clements, K.D., Choat, J.H., McIlwain, J., Nanola, C., Russell, B. & Stockwell, B. 2012. *Acanthurus chirurgus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2012:e.T177982A1510626. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012.RLTS.T177982A1510626.en>
- RUSSELL V. LENTH (2023). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.8.8. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- ROOS, N.C., LONGO, G.O., PENNINO, M.G. *et al.* Protecting nursery areas without fisheries management is not enough to conserve the most endangered parrotfish of the Atlantic Ocean. *Sci Rep* 10, 19143 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76207-x>
- Roos NC, Pennino MG, Carvalho AR, Longo GO (2019) Drivers of abundance and biomass of Brazilian parrotfishes. *Mar Ecol Prog Ser* 623:117–130.
- Roos NC, Carvalho AR, Lopes PFM, Pennino MG (2015) Modeling sensitive parrotfish (Labridae: Scarini) habitats along the Brazilian coast. *Mar Environ Res* 110:92–100.
- SCHEFFER, M. *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, v. 413, p. 591-596. 2001.
- SEMMLER, ROBERT & BRANDL, SIMON & KEITH, SALLY & BELLWOOD, DAVID. (2021). Fine-scale foraging behavior reveals differences in the functional roles of herbivorous reef fishes. *Ecology and Evolution*. 11. 10.1002/ece3.7398.
- SKAUG H, FOURNIER D, NIELSEN A, MAGNUSSON A, BOLKER B. 2016. glmmADMB: generalized linear mixed models using AD Model Builder [Computer software manual – Internet], R package, version 0.8. 0.
- SIQUEIRA ALEXANDRE C. BELLWOOD DAVID R. AND COWMAN PETER F. (2019) The evolution of traits and functions in herbivorous coral reef fishes through space and time *Proc. R. Soc. B*. 2862018267220182672 <http://doi.org/10.1098/rspb.2018.2672>
- Soares MO, Kitahara MV, Santos MEA, Bejarano S, Rabelo EF, Cruz ICS (2022) The flourishing and vulnerabilities of zoantharians on Southwestern Atlantic reefs. *Mar Environ Res* 173:105535.
- Souza AT, Ilarri MI, Rosa IL (2011) Habitat use, feeding and territorial behavior of a Brazilian endemic damselfish *Stegastes rocasensis* (Actinopterygii: Pomacentridae). *Environ Biol Fishes* 91:133–144.
- Smith JE, Hunter CL, Smith CM (2010) The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia* 163: 497–507. pmid:20058024
- SPALDING, M. *et al.* Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Mar. Policy* 82, 104–113 (2017).
- SPEERS, A. E. *et al.* (2016). Impacts of climate change and ocean acidification on coral reef fisheries: An integrated ecological–economic model. *Ecological Economics*, v. 128, n. C, p. 33–43
- Tâmega FTS, Figueiredo MAO, Ferreira CEL, Bonaldo RM (2016) Seaweed survival after consumption by the greenbeak parrotfish, *Scarus trispinosus*. *Coral Reefs* 35:329–334.
- TEBBETT, S. B., GOATLEY, C. H. R., & BELLWOOD, D. R. (2017). Clarifying functional roles: Algal removal by the surgeonfishes *Ctenochaetus striatus* and *Acanthurus nigrofasciatus*. *Coral Reefs*, 36(3), 803–813. Disponível em <<https://doi.org/10.1007/s00338-017-1571-z>>
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, *et al.* (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31: 79–92. Available: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- VAN ROOIJ, J. M.; KROON, F. J.; VIDELER, J. J. (1996). The social and mating system of the herbivorous reef fish *Sparisoma viride*: one- male versus multi- male groups. *Environ Biol Fishes* 47:353-378.
- WALDNER, R. E., & ROBERTSON, D. R. (1980). Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science*, 30(1), 171-186.
- WILSON, S. K. GRAHAM, N. A. J. PRATCHETT, M. S. JONES, G. P. & POLUNIN, N. V. C. (2006). Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient? *Global Change Biology* 12, 2220–2234.
- WILKINSON, C. (2008). Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research. Centre, Townsville, Australia, 296 p.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Número de vídeos por indivíduos analisados por cada local de amostragem

Espécies	Unprotected	No-take	Total Geral
<i>A. bahianus</i>	93	84	177
<i>S. trispinosus</i>	42	70	112
<i>S. axillare</i>	85	149	234
<i>S. fuscus</i>	77	82	159
Total Geral	297	385	682

Tabela S2. Etograma dos comportamentos observados nas quatro espécies analisadas

Comportamento	Definição do comportamento
Eventos pontuais	Mordeu a superfície horizontal
	Mordeu superfície vertical
	Mordeu uma grama ou alga sobre a areia
	Mordeu diretamente a areia
	Mordeu outra categoria não identificada
Eventos de estado	Contagem de tempo comendo
	Contagem de deslocamento lento
	Contagem de deslocamento rápido
	Contagem de tempo estático
	Contagem de tempo em interações
	Contagem de tempo fora de cena

Tabela S3 – Resultados dos GLMMs ajustados para avaliar as densidades das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).

Guilda - espécie	Estimate	SE	z value	p
Browser <i>Acanthurus bahianus</i>	0.837	0.102	8.190	< 0.001
Browser outras espécies	0.953	0.082	11.635	< 0.001
Excavator <i>Scarus trispinosus</i> >40cm	4.275	0.757	5.649	< 0.001
Scraper <i>Scarus trispinosus</i> >40cm	1.890	0.297	6.362	< 0.001
Scraper <i>Sparisoma axillare</i>	0.706	0.144	4.885	< 0.001
Scraper Outras espécies	0.262	0.164	1.598	0.110
Territorial <i>Stegastes fuscus</i>	2.717	0.421	6.452	< 0.001
Territorial Outras espécies	1.372	0.111	12.381	< 0.001

Tabela S4 – Resultados dos GLMMs ajustados para avaliar as taxas de mordida das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).

Functional group	Estimate	SE	z value	p
Browser				
<i>Acanthurus bahianus</i>	-0.574	0.132	-4.360	0.000
Scraper				
<i>Sparisoma axillare</i>	-0.439	0.111	-3.969	0.000
Scraper				
<i>Scarus trispinosus</i>	-0.224	0.156	-1.439	0.150
< 40cm				
Territorial				
<i>Stegastes fuscus</i>	0.155	0.134	1.156	0.248

Tabela S5. Resultados dos GLMMs ajustados para avaliar as tempo de alimentação das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).

Functional group	Estimate	SE	z value	p
browser	-0.314	0.113	-2.778	0.005
scraper SA	-0.298	0.119	-2.509	0.012
scraper ST	0.094	0.150	0.627	0.531
territorial	0.340	0.140	2.430	0.015

Tabela S6 – Resultados dos PERMANOVA ajustados para avaliar as distribuição das taxas de mordida das diferentes guildas de herbívoros entre áreas protegidas (no-take) e áreas abertas à pesca (unprotected).

Functional group	Factor	Df	SS	Pseudo-F	p
browser	MPA	1	1.356	6.603	0.001
	Residual	161	33.067		
	Total	162	34.423		
scraper SA	MPA	1	3.066	15.092	0.001
	Residual	173	35.140		
	Total	174	38.206		
scraper ST	MPA	1	0.214	1.339	0.269
	Residual	61	9.733		
	Total	62	9.946		
territorial	MPA	1	0.405	2.105	0.091
	Residual	115	22.110		
	Total	116	22.515		