



UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA – CAMPUS I
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PRO-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**PADRÕES DE DIVERSIDADE DAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES DE PRAIAS
TROPICAIS EM DIFERENTES ESCALAS HIERÁRQUICAS**

JUAN ALVES PEREIRA

**CAMPINA GRANDE – PB
FEVEREIRO DE 2022**

JUAN ALVES PEREIRA

**PADRÕES DE DIVERSIDADE EM DIFERENTES ESCALAS HIERÁRQUICAS
DAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES EM PRAIAS TROPICAIS**

Trabalho de Dissertação apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração: Processos Ecológicos e Funcionamento em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Sob a orientação do Professor

André Luiz Machado Pessanha

CAMPINA GRANDE – PB

FEVEREIRO DE 2022

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

P436p Pereira, Juan Alves.

Padrões de diversidade das assembleias de peixes de praias tropicais em diferentes escalas hierárquicas [manuscrito] / Juan Alves Pereira. - 2022.

57 p. : il. colorido.

Digitado.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2022.

"Orientação : Prof. Dr. André Luiz Machado Pessanha, Coordenação de Curso de Biologia - CCBS."

1. Ecossistemas costeiros. 2. Morfodinâmica. 3. Biodiversidade. 4. Diversidade beta. 5. Substituição de espécies. I. Título

21. ed. CDD 660.6

JUAN ALVES PEREIRA

PADRÕES DE DIVERSIDADE EM DIFERENTES ESCALAS HIERÁRQUICAS
DAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES EM PRAIAS TROPICAIS

Trabalho de Dissertação apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração: Processos Ecológicos e Funcionamento em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Aprovado em: 21/02/2022.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. André Luiz Machado Pessanha (Orientador)

Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Dra. Carlinda Raily Ferreira Medeiros

Instituto Nacional do Semiárido (INSA)



Dra. Juliana dos Santos Severiano

Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

AGRADECIMENTOS

É concluído mais uma etapa em minha vida, e um mestrado totalmente atípico. Não foi fácil absorver e gerenciar tantos sentimentos aflorados devido à pandemia do nosso século. O sentimento de euforia e felicidade, em realizar o meu sonho de vivenciar a experiência de desenvolver minha pesquisa científica teve que abrir espaço também para outros sentimentos. Angústia, medo, felicidade, entusiasmo, saudades, preocupação, solidariedade, ansiedade, alegria, andavam lado a lado. Nunca foi tão necessário ser resiliente, como nesses últimos dois anos. Apesar das pedras no caminho, a caminhada foi permeada de aprendizados que eu levarei por toda a minha vida, e o sentimento de dever cumprido vem vindo à tona. Esse trabalho, desenvolvido ao longo dos últimos dois anos, faz parte da minha história e de quem eu sou hoje. Tenho muito orgulho dos amigos que cultivei, dos momentos de felicidade e descontração que compartilhei, das broncas que tomei, das ajudas que recebi, e principalmente das lições que aprendi. Esse trabalho de dissertação é um produto coletivo, com a contribuição de várias pessoas. Por esse motivo, eu gostaria de agradecer a todos que contribuíram para esse momento final.

Agradeço de antemão a Deus, por sempre me confortar nos momentos de dúvidas e fraqueza. Agradeço aos meus pais, Ana Maria Alves Pereira e João de Sales Pereira, por me mostrarem, desde criança, o valor que a educação e os estudos tem. Essa consciência de vocês mudou a minha vida e me fez ser quem eu sou. Tenho muito orgulho de ser filho de vocês. Agradeço todo o amor, carinho e preocupação. Hoje eu valorizo ainda mais não só a educação, mas também o respeito e a admiração para com os nossos pais, e espero passar esses valores adiante. Amo vocês. Agradeço também aos familiares, e aos meus irmãos e irmã, os quais eu convivo dia a dia.

Gostaria de agradecer também a minha namorada, Viviane Alves dos Santos Bezerra, por todo o companheirismo, preocupação, cuidado, amor e carinho. Obrigado por partilhar sua vida comigo e deixar eu partilhar a minha com você. São quatro anos, praticamente, de muito amor e companheirismo. Você é uma pessoa incrível. Obrigado por sempre querer o meu melhor, por crescer junto comigo, academicamente, profissionalmente e pessoalmente. Eu realmente não sei o que eu seria sem você. Obrigado pelas brigas, pelos conselhos, pelas conversas, pelo apoio, pelo ombro amigo, pela cumplicidade, por sua amizade, seu carinho, amor e sua preocupação. Você é muito

importante para mim, e uma peça fundamental no meu amadurecimento. Agradeço muito a Deus por ter você em minha vida. Amo você.

Agradeço a Eden Guedes por todo o companheirismo, pela cumplicidade, pela prontidão e boa vontade em me ajudar, pelos conselhos... Enfim, agradeço por ser um amigo sincero e que quer o meu bem. Inclusive, estamos ambos nesse exato momento perdendo sono e partilhando do mesmo sofrimento, concluindo as nossas dissertações.

Agradeço a outros amigos que não são meus colegas de turma, mas que fazem parte do meu convívio e do mesmo núcleo de pesquisa, com exceção de Alexandre Júnior que nos abandonou. Gostaria de registrar isso em documento oficial. Agradeço a Caroline Lima pela ajuda direta com o trabalho, se disponibilizando a me ajudar nas análises estatísticas. Agradeço a Alexandre Júnior por toda a ajuda também, enviando material para leitura, ajudando nas análises e conversando sobre os mais diversos assuntos. Agradeço também a Lidiane Lima e Elizabeth da Silva, por terem se solidarizado para com a minha pessoa. Foi algo incrível o que vocês fizeram, não me deixando abater e me trazendo para a luta, eu não vou esquecer disso. Gostaria de agradecer também a todos que fazem parte da família LEP, Diele, Fernando, Natalice, Gita Juan, Genielyson, Henrique, Mallu, José Carlos, Íris, Maysa e todos os demais.

Gostaria de agradecer em especial ao meu pai acadêmico e orientador, Prof. Dr. André Luiz Machado Pessanha. O senhor tem um coração enorme, onde sempre cabe mais um. A minha admiração pelo senhor só não é maior que a minha gratidão. Eu lhe agradeço toda a paciência, que foi muita, a preocupação, os cuidados, o carinho, as orientações, os conselhos e as conversas. Agradeço também as broncas e os sermões que o senhor me deu, foi daí onde eu mais aprendi. O senhor não faz ideia do quanto é importante para mim e para outras pessoas. Eu sei que não sou um dos melhores filhos que o senhor tem, eu devo ser o que dá mais trabalho, mas tenha a certeza que o senhor é como um farol pra mim. Obrigado por abrir espaço nesse seu coração enorme que o senhor tem, por ter me aceito como orientando e por ter me orientado não só no mestrado, mas me orientado na vida também. O senhor é top!

Por fim, gostaria de prestar minhas condolências, luto e pesar a todas as famílias brasileiras enlutadas pelas perdas de seus entes queridos, sejam amigos, amigas e/ou familiares. Que Deus possa confortar o coração de todos nós nesse momento difícil em que vivemos. Essa tormenta vai passar, e dias melhores virão.

RESUMO

Ecologicamente, a biodiversidade refere-se à variabilidade e distribuição das espécies e pode ser compreendida através de variáveis bióticas e abióticas que agem em diferentes escalas hierárquicas. A partição aditiva da diversidade tem recebido a atenção dos ecólogos, e é uma abordagem promissora na compreensão dos padrões de diversidade de peixes em praias com morfodinâmicas distintas, com implicações no estabelecimento de áreas prioritárias para a conservação. Portanto, o principal objetivo deste trabalho foi avaliar os padrões de diversidade β , em diferentes escalas espaciais, das assembleias de peixes em três tipos-estados de praias tropicais de mesomaré, assim como explorar os componentes da diversidade beta (substituição de espécies e diferença de riqueza) e os efeitos das condições ambientais destes habitats nos padrões observados. Sendo assim, foram propostas como hipóteses: um aumento da dissimilaridade na composição das espécies das assembleias de peixes a medida em que a escala espacial estudada aumenta; e a substituição de espécies como mecanismo predominante que gera a partição da diversidade β nas praias. As amostragens foram realizadas pelo método de arrasto de praia em três tipos-estados morfodinâmicos: praias dominadas por ondas (WD – *Wave dominated*), modificadas por marés (TM – *Tide modified*) e dominadas por marés (TD – *Tide dominated*). Foi estabelecido também um escopo hierárquico geral, na qual apresenta os componentes: α , que corresponde a diversidade dentro das réplicas/arrastos, β_1 a variação da diversidade entre essas réplicas/arrastos, β_2 representando a variação da diversidade entre as praias e β_3 a variação da diversidade entre tipos-estados praias. As amostragens padronizadas correspondem a excursões realizadas entre 2011 e 2018. No presente trabalho, diferenças espaciais na estrutura das assembleias de peixes foram demonstradas, através de uma Análise de Redundância (RDA), entre tipos diferentes de praias que são fortemente influenciadas pela ação das ondas e força das marés. De modo geral, as variáveis ambientais atuaram como filtros ambientais das assembleias, principalmente a salinidade, tempo e altura de onda, resultando em mudanças na diversidade de peixes encontrada nas diferentes praias. A partição aditiva revelou uma maior dissimilaridade encontrada no nível hierárquico mais elevado (β_3), indicando um aumento da dissimilaridade no *pool* de espécies na medida em que a escala espacial aumenta e as marés substituem as ondas, desempenhando o papel dominante no ambiente. Nossos resultados também demonstraram que fatores ambientais e espaciais contribuíram para a substituição de espécies e a diferença de riqueza. Ambos foram determinantes no direcionamento da diversidade das assembleias de peixes. As variações ambientais presentes podem aumentar a variabilidade das condições ambientais às quais as diferentes espécies estão adaptadas. A filtragem ambiental, a heterogeneidade de habitats e a conectividade espacial podem ter efeitos diferentes dependendo da escala espacial. Sendo assim, estudos futuros devem ser desenhados para incorporar o conhecimento existente e desembaraçar tais mecanismos subjacentes à diversidade, ajudando a direcionar as estratégias de conservação.

Palavras chaves: ecossistemas costeiros; morfodinâmica; biodiversidade; diversidade β ; substituição de espécies e diferença de riqueza.

ABSTRACT

Ecologically, biodiversity refers to the variability and distribution of species and can be understood through biotic and abiotic variables that act at different hierarchical scales. The additive partitioning of diversity has received the attention of ecologists, and is a promising approach to understanding fish diversity patterns on beaches with different morphodynamics, with implications for the establishment of priority areas for conservation. Therefore, the main objective of this work was to evaluate the patterns of β diversity, at different spatial scales, of fish assemblages in three types-states of tropical mesotidal beaches, as well as to explore the components of beta diversity (species substitution and difference in richness) and the effects of the environmental conditions of these habitats on the observed patterns. Therefore, the following hypotheses were proposed: an increase in the dissimilarity in the species composition of fish assemblages as the studied spatial scale increases; and the replacement of species as the predominant mechanism that generates the partition of β diversity on beaches. Samplings were performed by the beach trawl method in three morphodynamic state-types: beaches dominated by waves (WD - Wave dominated), modified by tides (TM - Tide modified) and dominated by tides (TD - Tide dominated). A general hierarchical scope was also established, which presents the components: α , which corresponds to the diversity within the replicas/trawls, β_1 the variation of the diversity between these replicas/trawls, β_2 representing the variation of the diversity between the beaches and β_3 the variation diversity among beach types-states. The standardized samplings correspond to excursions carried out between 2011 and 2018. In the present work, spatial differences in the structure of fish assemblages were demonstrated, through a Redundancy Analysis (RDA), between different types of beaches that are strongly influenced by wave action and tidal force. In general, the environmental variables acted as environmental filters for the assemblages, mainly salinity, time and wave height, resulting in changes in the diversity of fish found on the different beaches. The additive partition revealed a greater dissimilarity found at the highest hierarchical level (β_3), indicating an increase in the dissimilarity in the species pool as the spatial scale increases and the tides replace the waves, playing the dominant role in the environment. Our results also showed that environmental and spatial factors contributed to species replacement and richness difference. Both were decisive in directing the diversity of fish assemblages. The environmental variations present can increase the variability of the environmental conditions to which different species are adapted. Environmental filtering, habitat heterogeneity and spatial connectivity can have different effects depending on the spatial scale. Therefore, future studies should be designed to incorporate existing knowledge and untangle such mechanisms underlying diversity, helping to guide conservation strategies.

Keywords: coastal ecosystems; morphodynamics; biodiversity; β diversity; species replacement and richness difference.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	8
2	PERGUNTAS	12
3	HIPÓTESES	12
4	OBJETIVOS	13
a	GERAL.....	13
b	ESPECÍFICOS.....	13
5	ESTRUTURA GERAL DA DISSERTAÇÃO	14
	CAPÍTULO 1	15
1	Introdução	16
2	Materiais e métodos	19
2.1	Área de estudo.....	19
2.2	Desenho amostral, amostragem da ictiofauna.....	21
2.3	Análise dos dados.....	22
2.3.1	Variáveis ambientais e ictiofauna.....	22
2.3.2	Partição aditiva da diversidade.....	23
3	Resultados	24
3.1	Partição aditiva da diversidade.....	24
3.2	Substituição de espécies e diferença de riqueza.....	25
3.3	Estrutura e composição da ictiofauna.....	25
3.4	Variáveis ambientais.....	27
3.5	Influência dos fatores ambientais sobre a ictiofauna.....	29
4	Discussão	31
5	Referências	36
	Apêndice A. Dados Suplementares	52

1. INTRODUÇÃO GERAL

As praias arenosas são ecossistemas costeiros altamente dinâmicos que abrigam uma diversidade de fauna cujo habitat é controlado pelas interações entre as características de turbulência, alta energia e movimentos de suas ondas, marés, sedimento e regime dos ventos (MCLACHLAN; DEFEO, 2018; MCLACHLAN; DEFEO; SHORT, 2018; OLDS *et al.*, 2018; ROMER, 1990). O ecossistema praiial pode ocorrer em qualquer tipo de litoral, desde que haja disponibilidade e volume suficiente de sedimentos a serem depositados acima do nível do mar (VELOSO; NEVES, 2009). Estudos sobre a ictiofauna tem demonstrado que várias espécies de peixes marinhos, dominantes, residentes ou migratórias, utilizam as praias arenosas em diferentes sistemas costeiros, especialmente durante a sua fase juvenil de desenvolvimento. Esses ambientes abrigam densas populações de peixes juvenis, indicando seu papel como berçário, locais de refúgio contra predadores maiores e fornecimento de recursos alimentares para o seu desenvolvimento e sobrevivência (OLDS *et al.*, 2018).

Todavia, a crescente urbanização e sobre-exploração dos recursos naturais, associado à escassa fonte de conhecimento sobre sua biodiversidade e a inabilidade no gerenciamento de planos adequados de manejo desses ecossistemas, expõe as praias a um alto risco de perda de sua biodiversidade (SCHLACHER *et al.*, 2014; SCHLACHER *et al.*, 2015; SCHLACHER *et al.*, 2016; VARGAS-FONSECA *et al.*, 2016). Outras alterações humanas como erosão, supressão de vegetação de dunas, descarga de poluentes e eutrofização comprometem não só o sucesso das populações de peixes, mas também afetam grandemente as comunidades de macroinvertebrados, importantes recursos alimentares para peixes desses ecossistemas costeiros (BESSA *et al.*, 2014; PEREIRA *et al.*, 2015; RABALAIS *et al.*, 2009; VELOSO *et al.*, 2006).

Mclachlan, Defeo e Short (2018) sugeriram um modelo geral baseado em duas etapas, nas quais é possível definir as praias em três tipos-estados praiiais principais: dominadas pelas ondas (WD – *Wave dominated*), modificadas pelas marés (TM – *Tide modified*) ou dominadas pelas marés (TD – *Tide dominated*) (CALLIARI *et al.*, 2003; MCLACHLAN; DEFEO, 2018; SHORT, 2006; SHORT; WOODROFFE, 2009). Para isso, é examinada quantitativamente a altura média de quebra das ondas em combinação com a amplitude da maré, para calcular a amplitude média da maré (RTR – *Relative Tide Range*); posteriormente, munindo-se das informações a respeito da condição das ondas

(altura de quebra e período) e tamanho das partículas de areia, é possível determinar o principal motor atuante na morfologia da praia, ondas ou marés, e assim definir o tipo-estado da praia.

As praias controladas principalmente por ondas (WD), com ondas incidentes que se dissipam muito menos e são propagadas com maior energia e poucos obstáculos físicos, apresentam valores de RTR inferior a 3 e são caracterizadas por exibir maior turbidez, areia frequentemente mais grossa, zonas de surf próximos à costa da praia e declive estreito e íngreme. As praias controladas principalmente pelas marés (TD), com ondas que se dissipam muito mais e decaem em direção à costa através da zona de surf (quando essa o tem), é o extremo oposto, com $RTR \geq 10$, sedimento com predomínio de grãos finos de areia, ondas muito baixas (< 1 m) e declive maior, raso e plano. Esse tipo-estado praias geralmente apresenta proteções naturais e canais de drenagem de maré (como rochas entre marés e estuários). Já as praias TM, com $RTR 3 - 10$ são controladas por ondas e marés, e devido a esse motivo podem apresentar características que variam entre os dois extremos anteriormente mencionados. Muitas vezes as praias TM sobrepõem-se às WD, ambas sofrem a ação contínua das ondas em longos períodos, vindas do oceano aberto e apresentam ondas altas (> 1 m) (MASSELINK; SHORT, 1993; MCLACHLAN; DEFEO, 2018; SHORT; JACKSON, 2013).

A diversidade encontrada em ecossistemas costeiros pode ser imposta por variáveis que agem, e são compreendidas, em diferentes escalas espaciais. Enquanto a capacidade de dispersão e filtros ambientais age na escala regional, os filtros ambientais e interações ecológicas atuam em escalas locais (HENRIQUES *et al.*, 2017). Desde Whittaker (1960, 1972), as dissimilaridades ecológicas têm sido usadas para medir a diversidade beta entre unidades de amostragem. Segundo proposto por Whittaker (1960), a diversidade γ representa a diversidade total de dada região, enquanto que a α consiste na diversidade dentro de um local e o componente β expressa a variabilidade entre componentes locais. Nesse sentido, esclarecer como e por que a composição das assembleias muda de um local para outro é fundamental para entender muitos processos ecológicos, incluindo a compreensão dos padrões de composição e distribuição das assembleias de peixes, a partição de nicho ecológico e a coexistência de espécies (BECK *et al.*, 2012; LEIBOLD *et al.*, 2004; RICKLEFS, 2004). A partição da diversidade total (γ) em componentes alfa (α) e beta (β) tem sido cada vez mais usada para quantificar

padrões de diversidade em escalas espaciais hierárquicas (SPECZIÁR *et al.*, 2018; VALENCIA-MÉNDEZ *et al.*, 2018).

O particionamento aditivo da diversidade tem recebido maior atenção dos ecólogos, pois permite uma melhor compreensão das escalas espaciais que geram variações na composição das comunidades de peixes (CUNHA *et al.*, 2019; FRANCISCO-RAMOS *et al.*, 2013). Na abordagem aditiva, a diversidade γ é particionada na soma da diversidade α e da diversidade β , fornecendo uma maneira única de explorar a distribuição de diversidade de espécies em uma variedade de escalas espaciais definidas (CRIST *et al.*, 2003; CUNHA *et al.*, 2019; FRANCISCO-RAMOS *et al.*, 2013; LANDE, 1996; WAGNER *et al.*, 2000). A associação aditiva permite que medidas de diversidade, como riqueza de espécies, sejam hierarquicamente particionadas porque a diversidade β em cada nível é medida nas mesmas unidades (ou seja, presença de espécies) (CLARKE *et al.*, 2010; CRIST *et al.*, 2003; GERING; CRIST, 2002; JOST, 2007). Entender a escala espacial em que os padrões de diversidade são gerados é importante para a conservação da diversidade regional e também local (CUNHA *et al.*, 2019; HENRIQUES *et al.*, 2017).

Além disso, as medidas de diversidade beta total podem ser decompostas em componentes ecológicos. Schmera e Podani (2011), e Podani *et al.*, (2013) propõe que a diversidade beta pode ser decomposta em dois componentes principais, a substituição de espécies e o componente diferença de riqueza. A substituição de espécies refere-se ao fenômeno em que as espécies tendem a se substituir ao longo de gradientes ecológicos, espaciais e temporais, que possam ser suficientemente longos (LEGENDRE, 2014; VALENCIA-MÉNDEZ *et al.*, 2018). Implicam no ganho e perda, de forma simultânea de espécies devido à filtragem ambiental (relacionada à tolerância ecológica e amplitude de nicho das espécies), competição e eventos históricos (LEGENDRE, 2014). Portanto, esse componente reflete, de forma esclarecedora, as influências das variáveis ambientais sobre a estrutura das comunidades (SCHMERA; PODANI, 2011). Enquanto que a diferença de riqueza refere-se à dissimilaridade associada às perdas de espécies nas quais uma assembleia é um subconjunto estrito de outra assembleia mais rica em espécies, e reflete a diversidade de nichos ecológicos disponíveis em diferentes locais ou outros processos que influenciam o número de espécies (CARVALHO *et al.*, 2012; LEGENDRE, 2014). Algumas características podem resultar em um padrão do tipo diferença de riqueza dentro dos quais estão a capacidade dos indivíduos em se

dispersarem, eventos de extinção seletiva, dinâmica de colonização e qualidade do habitat (LEGENDRE, 2014; LEPRIEUR *et al.*, 2011).

Os métodos de partição de diversidade e medidas relacionadas são relevantes para investigar padrões de diversidade e mecanismos subjacentes em diferentes escalas espaciais porque enfatizam diferentes propriedades e padrões, os quais podem ser altamente variáveis entre habitats (CAMARA, 2019; LEWIS *et al.*, 2016; SPECZIÁR *et al.*, 2018). No entanto, ainda não é bem conhecido como diferentes fatores ambientais e espaciais agem e influenciam esses componentes de diversidade. Especificamente, não se tem informações a respeito desses padrões de diversidade em função de ecossistemas praias com morfodinâmicas tão distintas. Além disso, revelar a relação dos componentes pode nos ajudar a entender melhor os impulsionadores da diversidade beta. A gestão com possibilidades de influenciar a biota marinha precisa considerar a biodiversidade costeira e os seus valores ecológicos.

Diante do exposto, o presente trabalho tem como principal objetivo avaliar os padrões de diversidade β , em diferentes escalas hierárquicas, das assembleias de peixes em diferentes tipos-estados de praias tropicais e determinar se a diversidade beta das assembleias de peixes dos tipos praias estão sendo estruturadas pela substituição de espécies ou diferença de riqueza. Sendo assim, foram propostas como hipóteses: um aumento da dissimilaridade na composição das espécies das assembleias de peixes a medida em que a escala espacial estudada aumenta; maior abundância e riqueza de espécies encontrado nas praias dominadas pela força das marés e mais protegidas da ação das ondas, com a salinidade, o tempo e altura de onda atuando como verdadeiros filtros ambientais, revelando a importância do tipo-estado praias e gerando maior dissimilaridade; e a substituição de espécies como mecanismo predominante que gera a partição da diversidade β nas praias, com simultâneo ganho e perda de espécies resultante da filtragem ambiental.

2. PERGUNTAS

P¹: Como os padrões de diversidade das assembleias de peixes em diferentes tipos-estados de praias tropicais são compostas e estruturadas em múltiplas escalas espaciais?

P²: Qual o principal componente da diversidade beta (substituição de espécies ou diferença de riqueza) apresenta maior importância relativa em praias tropicais com morfodinâmicas diferentes?

3. HIPÓTESES

H¹: Os maiores valores de diversidade beta ocorrem nas maiores escalas espaciais analisadas (entre tipos de praias). Isso ocorre porque o tipo morfodinâmico das praias é um importante fator, decisivo na estrutura e composição das assembleias de peixes. Sendo assim, as praias dominadas e modificadas pelas marés agregam mais espécies de peixes e em maior abundância, por apresentarem características que proporcionam águas mais calmas, com baixa energia de ondas, desempenhando um importante papel no recrutamento de peixes juvenis.

H²: A substituição de espécies é o principal fenômeno que gera a partição da diversidade β nas praias arenosas, com simultâneo ganho e perda de espécies causadas pelos filtros ambientais, como a salinidade, a altura e o tempo de onda.

4. OBJETIVOS

a. GERAL

Avaliar os padrões de diversidade β das assembleias de peixes em diferentes tipos-estados de praias tropicais, e os efeitos das condições ambientais destes habitats nos padrões observados.

b. ESPECÍFICOS

- ✚ Avaliar o padrão de diversidade das assembleias de peixes em múltiplas escalas hierárquicas;
- ✚ Identificar o padrão (diferença de riqueza e substituição de espécies) determinante no direcionamento da diversidade beta das assembleias de peixes, que apresenta maior importância relativa;
- ✚ Analisar a composição, riqueza e abundância de espécies de peixes em praias dominadas por ondas, modificadas e dominadas por marés, ao longo da costa da Paraíba;
- ✚ Correlacionar as comunidades aos parâmetros ambientais, objetivando determinar quais filtros ambientais influenciam na distribuição, estrutura e diversidade das comunidades locais.

5. ESTRUTURA GERAL DA DISSERTAÇÃO

A presente dissertação está organizada em um único capítulo, que corresponde ao manuscrito intitulado:

Capítulo 1 – “Padrões de diversidade de assembleias de peixes em praias tropicais em áreas de mesomares”, que será submetido para a revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (Fator de Impacto/2020 = 2,929; Qualis Capes/Biodiversidade = A1). Desse modo, o capítulo a seguir encontra-se formatado de acordo com as normas do periódico.

CAPÍTULO 1.

Esse manuscrito será submetido ao periódico Estuarine, Coastal and Shelf Science

Múltiplos componentes da diversidade beta direcionam assembleias de peixes em praias tropicais em áreas de mesomareés

Juan Alves Pereira¹ e André Luiz Machado Pessanha²

ABSTRACT

Studies that analyze the structure of assemblages across relevant spatial scales can as certain generalizable patterns and be used to guide efforts that allocate resources meant to conserve regional biodiversity. The purpose of this study was to address two questions: (1) Are the diversity patterns of fish assemblages in different beach morphodynamic state are composed and structured at multiple spatial scales? (2) What is the dominant pattern (de diversidade beta dominante) between fish assemblages, species replacement (i.e. spatial species replacement) or richness difference?. Using the additive partitioning method, we evaluated the diversity patterns (alfa, beta e gama), at different spatial scales, of fish assemblages in three types-states of tropical mesotidal beaches, and the effects of environmental conditions in these habitats on the observed patterns. The additive partition revealed a greater dissimilarity found at the highest hierarchical level (β_3). The beach morphodynamic state was considered an important structuring factor in the distribution, diversity and abundance of fish assemblages. Overall species replacement was driven mostly by spatial species replacement rather than richness difference. These results suggest that fish assemblages, particularly in beaches dominated by waves, are structured by environmental filtering and that these assemblages tend to be compositionally distinct.

Keywords: biodiversity; fish; diversity partition; β diversity; species replacement; conservation.

1. Introdução

Os ecossistemas costeiros, além de suportarem uma alta biodiversidade, fornecem uma ampla variedade de serviços ecossistêmicos essenciais, incluindo recreação, turismo e pesca artesanal (COSTA *et al.*, 2017; MCLACHLAN; DEFEO, 2018; TODD *et al.*, 2019). O fornecimento desses serviços está fortemente relacionado e é dependente da biodiversidade associada, o que torna os habitats costeiros áreas-chave para a conservação em nível global (ANNIS *et al.*, 2017). Esses ambientes abrigam densas populações de peixes juvenis, indicando seu papel como berçário, locais de refúgio contra predadores maiores e fornecimento de recursos alimentares para o seu desenvolvimento e sobrevivência (OLDS *et al.*, 2018). Apesar de sua importância ecológica, esses ecossistemas têm sofrido crescentes impactos humanos, como sobre-exploração dos recursos naturais, descarga de poluentes e eutrofização, com aumentos recentes mais expressivos nas regiões costeiras tropicais e subtropicais, especialmente em países com maior crescimento da população costeira (MCCAULEY *et al.*, 2015; PEREIRA *et al.*, 2015; VARGAS-FONSECA *et al.*, 2016).

Quando considerada à importância dos ecossistemas costeiros, as praias representam o maior tipo de ecossistema de costa aberta do mundo, captando aproximadamente 70% da interface entre a terra e o mar (DEFEO *et al.*, 2013; OLDS *et al.*, 2018). Nesse sentido, a abordagem morfodinâmica para praias e sistemas costeiros permite descrever e classificar as praias, com potencial contribuição na implementação de estratégias de conservação da sua biodiversidade (MCLACHLAN; DEFEO, 2018). Estas abordagens incluem tipos-estados morfodinâmicos diferentes, os quais integram variáveis físicas e ecológicas (SHORT; JACKSON, 2013; SCHULTZ *et al.*, 2019). Entre essas variáveis, a altura das ondas e os tipos de amplitude de marés encontradas nos ecossistemas costeiros são decisivos na definição das praias (MCLACHLAN; DEFEO, 2018).

Nos ambientes de praia, compreender a distribuição e composição das comunidades de peixes em relação às condições ambientais em nível local e/ou regional tem sido um dos principais desafios encontrados no estabelecimento de planos adequados de conservação (OLDS *et al.*, 2018; HEINO *et al.*, 2019). Nesse sentido, a partição da diversidade em múltiplas escalas espaciais permite compreender os mecanismos que orientam a estrutura das comunidades ao longo de gradientes ambientais e em diferentes

escalas espaciais, com potencial contribuição para o estabelecimento de estratégias de conservação mais eficientes (SOCOLAR *et al.*, 2016).

A partição da diversidade tem sido compreendida principalmente através do seu componente β (LEGENDRE, 2014). Desde LANDE (1996), o particionamento da diversidade decorre de sua dissociação em três componentes: a diversidade gama (γ), representando o *pool* total de espécies em uma determinada região; diversidade alfa (α), a riqueza dentro de cada local; e a diversidade beta (β), expressando a variação na composição (isto é, dissimilaridade) de espécies entre locais. A diversidade beta pode resultar de processos relacionados à tolerância ecológica, amplitude de nicho e limite de dispersão (LEPRIEUR *et al.*, 2011; LEGENDRE, 2014). Esclarecer os mecanismos que impulsionam a dissimilaridade entre locais dentro de uma região geográfica de interesse é importante, uma vez que esta medida varia de acordo com a escala espacial determinada (MAGURRAN, 2004). Nesse sentido, a teoria de metacomunidades também tem sido bastante difundida, ajudando ecólogos a entender melhor como os processos locais e regionais contribuem na organização das comunidades biológicas, e pode ser aplicada também em diferentes escalas espaciais (BRAGA *et al.*, 2017). Este conceito tem contribuído de forma bastante relevante para entender a montagem das comunidades porque considera as relações dos padrões de distribuição e diversidade de espécies com processos ambientais, interações ecológicas e dispersão (FERNANDES *et al.*, 2014; HEINO *et al.*, 2015).

A diversidade beta pode ser resultante de vários mecanismos ecológicos atuando dentro das comunidades, dentre eles: a substituição de espécies e a diferença de riqueza (ganho ou perda de espécies) (SCHMERA; PODANI, 2011; LEGENDRE, 2014; SPECZIÁR *et al.*, 2018; VALENCIA-MÉNDEZ *et al.*, 2018). A substituição de espécies refere-se ao fenômeno em que as espécies tendem a se substituir ao longo de gradientes espaciais e ambientais, implicando no ganho e perda simultâneos de espécies devido à filtragem ambiental (relacionada à tolerância ecológica e amplitude de nicho), competição e eventos históricos (LEPRIEUR *et al.*, 2011; LEGENDRE, 2014). Já a diferença de riqueza refere-se ao fato de que uma comunidade pode incluir um número maior de espécies do que outra, reflexo da diversidade de nichos ecológicos disponíveis em diferentes locais ou outros processos que influenciem o número de espécies formando conjuntos comunitários menores, ou ainda outros processos ecológicos como qualidade do habitat e barreiras físicas (CARVALHO *et al.*, 2012; LEGENDRE, 2014). A variação

na composição de espécies entre locais, ou diversidade beta, pode ser decomposta através desses dois padrões (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2012).

A história das métricas dos índices de dissimilaridade que decompõe a diversidade beta, baseados no coeficiente de Sørensen (dados de presença/ausência), tem sido permeada de discussões como parte do processo de decisão do índice a ser calculado, seguido da interpretação de sua variação (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2012). Os índices de SCHMERA e PODANI (2011) correspondem aos mecanismos de diferença de riqueza (**Repl_S**) e diferença riqueza (**RichDiff_S**) e apresentam vantagens sobre outros índices, ao atenuar o peso da substituição de espécies, não subestimando a substituição de espécies (LEPRIEUR *et al.*, 2011; ALMEIDA-NETO *et al.*, 2012; LEGENDRE, 2014). Dessa forma, as somas desses componentes correspondentes a todas as comparações par a par em uma área de estudo formam uma decomposição adequada da diversidade beta total da região estudada (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2012; CARVALHO *et al.*, 2012). Esclarecer a importância relativa desses mecanismos tão atuantes na formação da biodiversidade é importante, pois além de nos fornecer informações refinadas acerca dos padrões de biodiversidade e seus impulsionadores, também tem implicações diretas no âmbito do estabelecimento de áreas prioritárias para a conservação (SOCOLAR *et al.*, 2016).

A partição hierárquica da diversidade tem se apresentado uma abordagem promissora para entender os padrões de distribuição das espécies em sistemas compartimentados em diferentes escalas espaciais (VALLEND, 2010). Sendo assim, o método de particionamento aditivo tem recebido maior atenção dos ecólogos, permitindo uma melhor compreensão das escalas espaciais que geram variações na composição das comunidades, pois permite calcular, de forma equivalente, a contribuição dos componentes α e β em diferentes escalas geográficas, priorizando a diversidade beta (diversidade entre comunidades) (LANDE, 1996; VALLEND, 2010). A diversidade beta, em essência, expressa a variabilidade na composição e estrutura das comunidades ao longo do gradiente espacial em resposta às variáveis ambientais (MAGURRAN, 2004). As variações na composição das comunidades de peixes respondem às condições de habitat e ambientais, ou seja, essas variáveis atuam como filtros ambientais, determinantes na seleção das espécies que persistem dentro de um local. Sendo assim, esses componentes são importantes para compreender como ocorre a distribuição da diversidade de espécies através das comunidades (HENRIQUES *et al.*, 2017).

Em suma, a partição aditiva e suas medidas relacionadas são relevantes para investigar padrões de diversidade em diferentes escalas espaciais porque enfatizam diferentes propriedades e padrões, os quais podem ser altamente variáveis entre habitats (LEWIS *et al.*, 2016; ALAHUHTA *et al.*, 2017; SPECZIÁR *et al.*, 2018; CAMARA *et al.*, 2019). No entanto, ainda não é bem conhecido como diferentes fatores ambientais e espaciais agem e influenciam esses componentes de diversidade. Os estudos envolvendo assembleias de peixes em ecossistemas costeiros tem direcionado seu foco principalmente aos recifes de coral e estuários (e.g., FRANCISCO-RAMOS; ARIAS-GONZÁLES, 2013; BENDER *et al.*, 2017; HENRIQUES *et al.*, 2017; TEICHERT *et al.*, 2018). Especificamente, não se tem informações a respeito desses padrões de diversidade em ecossistemas praias com morfodinâmicas tão distintas (CLARKE *et al.*, 2017). Uma melhor compreensão desses mecanismos que ordenam a dissimilaridade de espécies e os seus impulsionadores é de grande relevância para apoiar ações mais contundentes de conservação e manejo (SOCOLAR *et al.*, 2016; HEINO *et al.*, 2019). A gestão com possibilidades de influenciar a biota marinha precisa considerar a biodiversidade costeira e os seus valores ecológicos (ANNIS *et al.*, 2017; CLARKE *et al.*, 2017; ISBELL *et al.*, 2017; SPECZIÁR *et al.*, 2018; CAMARA *et al.*, 2019).

Portanto, o principal objetivo deste trabalho foi avaliar a partição aditiva da diversidade da comunidade de peixes em praias tropicais morfodinamicamente distintas, e decompor a diversidade beta total nos componentes substituição de espécies ou diferença de riqueza. Para tal, foram propostas e testadas as seguintes hipóteses: (i) verifica-se maior dissimilaridade no *pool* de espécies da comunidade nas maiores escalas espaciais propostas (isto é, entre os tipos de praias) do que nos demais níveis hierárquicos, conforme as marés substituem as ondas e desempenham o papel dominante; (ii) as características dos tipos de praia, como tempo e altura de onda, atuam como filtros ambientais gerando maior dissimilaridade entre os tipos-estados praias; (iii) a substituição de espécies é o principal fenômeno que gera a diversidade beta nas praias devido às condições ambientais destes habitats que atuam como filtros ambientais.

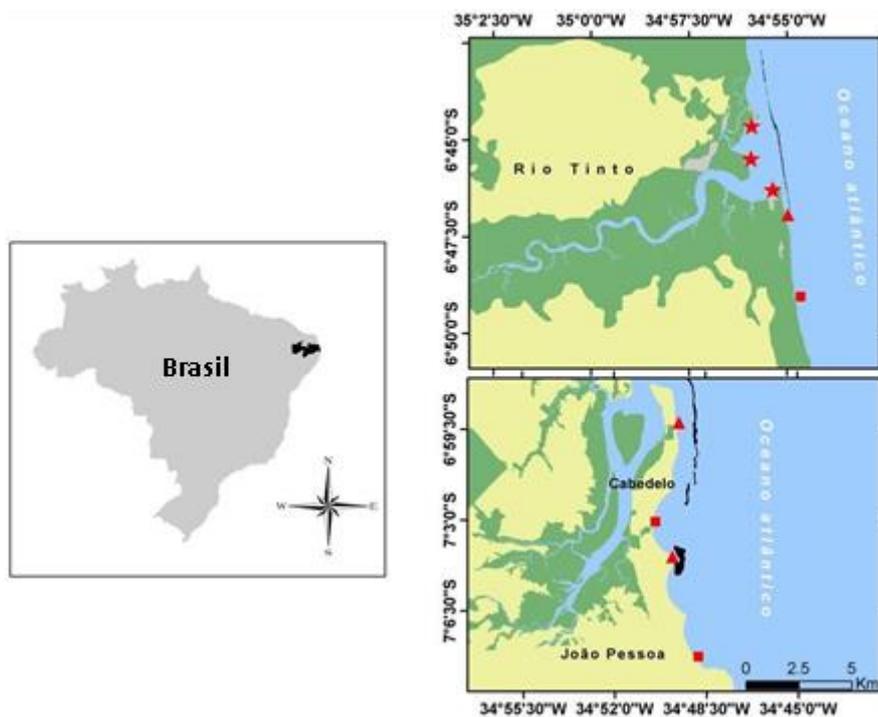
2. Materiais e métodos

2.1. Área de estudo

O presente trabalho tem como área de estudo as regiões costeiras localizadas no

litoral norte do nordeste brasileiro (Fig. 1). O clima da região é do tipo AS de Köppen-Geiger com temperatura média anual entre 24°C e 26°C e precipitação variando entre 1750 a 2000 mm (ALVARES *et al.*, 2013). A estação chuvosa é marcada entre os meses de fevereiro a julho e a estação seca entre os meses de agosto a janeiro (ALVARES *et al.*, 2013). O principal influenciador para aspectos modeladores dessas praias no litoral são as mesomares que oscilam entre -0,1m e 2,7m (SOUZA; FURRIER, 2015).

Fig. 1. Localização geográfica e classificação das praias amostradas: ★ = Praia de Coqueirinho; Praia de Camurupim; Praia da Curva do Pontal, respectivamente (*Tide dominated* – TD), ▲ = Praia do Pontal; Praia de Formosa; Praia de Bessa, respectivamente (*Tide modified* – TM) e ■ = Praia de Campina; Praia de Intermares; Praia de Cabo Branco, respectivamente (*Wave dominated* – WD).



Um total de nove praias foram selecionadas a priori para este estudo. Como critério de seleção das praias, foi utilizado um modelo geral que define o tipo-estado praial de acordo com MCLACHLAN e DEFEO (2018), um modelo geral que define o tipo-estado praial que considera o cálculo da amplitude média da maré (RTR – *Relative Tide Range*), e aspectos relacionados à condição das ondas e tamanho das partículas pode ser usado na classificação desses ambientes costeiros. O RTR foi calculado seguindo a fórmula: $RTR = TR/H_b$, onde TR = intervalo da maré cheia (m) e H_b = altura da quebra da onda (MASSELINK; SHORT, 1993; CALLIARI *et al.*, 2003) classificando as praias em x, y e z. As praias selecionadas para o estudo foram classificadas a priori, calculando

seus valores de RTR segundo a fórmula: $RTR = TR/H_b$, onde TR = intervalo da maré cheia (m) e H_b = altura da quebra da onda (MASSELINK; SHORT, 1993; CALLIARI *et al.*, 2003).

No geral, as praias WD são caracterizadas principalmente por serem ambientes controlados pela força das ondas, apresentam valores de RTR inferior a 3, maior homogeneidade de habitats, alto dinamismo físico, areia grossa e declive estreito e íngreme. Já as TD são controladas pelas marés e apresentam valores de $RTR \geq 10$, ondas que se dissipam muito mais, antes de chegarem à costa, predomínio de grãos fino de areia, declive maior, raso e plano, e ondas muito baixas (< 1 m), podendo apresentar proteções naturais (como rochas entre marés) e canais de drenagem de maré. Enquanto que as TM, controladas por ondas e marés, apresentam RTR entre 3 e 10 e características que variam entre os dois extremos anteriormente mencionados, apresentando ondas altas (> 1 m), e sofrendo a ação contínua destas por longos períodos (MASSELINK; SHORT, 1993; SHORT; JACKSON, 2013; MCLACHLAN; DEFEO, 2018).

Assim, as praias de Cabo Branco, Intermarés e Campina apresentaram o maior grau de exposição ($RTR = 2.9, 2.75$ e 2.85 , respectivamente) e por isso foram classificadas como *wave dominated* (WD); as praias do Bessa, Formosa e Pontal apresentaram valores de $RTR = 4.7, 9.38$ e 8.73 , respectivamente (*tide modified* – TM), enquanto que as praias Coqueirinho, Camurupim e Curva do Pontal foram classificadas como *tide dominated* (TD) pois apresentaram $RTR = 20.63, 21.90$ e 21.11 , respectivamente (Fig. 1).

2.2. Desenho amostral e ictiofauna

As assembleias de peixes das praias foram realizadas nos anos de 2012, 2015 e 2018. Para cada ano, as coletas foram realizadas em seis momentos, três meses durante o período de chuva e três meses no período de seca. Todas as coletas foram conduzidas utilizando os mesmos procedimentos metodológicos durante as marés de sizígia.

Os peixes foram amostrados utilizando uma rede de arrasto do tipo beach seine (comprimento total 11,5m x altura 1,5m; comprimento do saco 3m; malha das asas 5mm e do saco 25mm), arrastada paralelamente à costa das praias durante um período de três minutos. Em cada praia foram realizados três arrastos. Ainda em campo, a ictiofauna capturada foi acomodada em gelo e, por conseguinte, fixada em solução de

formol a 10%. Em laboratório, os peixes coletados foram identificados, com o auxílio da literatura inerente e acondicionamento em solução de álcool a 70% (FIGUEIREDO; MENEZES, 1978; 1980; 1985; 2000; MENEZES; FIGUEIREDO, 1980; 1985).

Antes de cada amostragem, foram aferidos os parâmetros ambientais de salinidade, temperatura, transparência, profundidade, tempo e altura de onda. A salinidade e temperatura (°C) foram aferidos com auxílio de um salinômetro e um termômetro de mercúrio, respectivamente. Já a transparência (cm) e profundidade (cm) foram medidos utilizando um disco de *Secchi*.

Para o cálculo do RTR, o tempo de onda (s) foi aferido utilizando-se de um cronômetro. A contagem se deu a partir da formação da crista da onda, terminando com a quebra da mesma na praia. Enquanto que a altura de onda (cm) foi medida com o auxílio de uma trena. Para tal, foi mensurada a altura em que uma onda alcançava um objeto e este valor foi subtraído da altura total do objeto (OLIVEIRA; PESSANHA, 2014).

2.3. Análises dos dados

2.3.1. Variáveis ambientais e ictiofauna

Para verificar as diferenças espaciais das variáveis ambientais, riqueza e abundância numérica foi usada uma Análise Permutacional Multivariada de Variância (PERMANOVA, com 9999 permutações). Para as análises multivariadas das variáveis ambientais, seus dados foram transformados em $\log(x+1)$ e posteriormente empregados para construir uma matriz de distância euclidiana. Já para as análises de riqueza e abundância numérica, seus dados foram transformados em raiz quarta e utilizados na produção de uma matriz de similaridade utilizando a medida de Bray-Curtis (ANDERSON; BRAAK, 2003; ANDERSON *et al.*, 2008). A fim de verificar diferenças significativas nas variáveis ambientais, foi criado um design de um fator com 3 níveis fixos (*wave dominated* – WD; *tide modified* – TM; *tide dominated* – TD). Para as comparações que foram significativas, posteriormente foi realizada a análise de pair-wise. O PERMANOVA e o pair-wise foram realizados com o auxílio do programa estatístico PRIMER6 (ANDERSON *et al.*, 2008).

Para visualizar quais as variáveis ambientais que mais influenciaram nas comunidades das diferentes praias, foi realizada a Análise de Redundância (RDA). Além

disso, a análise permite visualizar quais as variáveis ambientais que estiveram mais relacionadas com os diferentes tipos-estados praias. Para tal, o desenvolvimento da RDA contou com as matrizes dos dados ambientais, riqueza de espécies e de abundância numérica. De acordo com a análise do Draftsman plot e a matriz de correlação de *Spearman* (correlações $r > 0,7$), não houve variáveis colineares a serem retiradas. Além disso, de acordo com a Frequência de Ocorrência (FO%), foi feito um corte $> 6\%$ das espécies menos abundantes que compuseram a composição e estrutura comunitária dentro das praias. Tais análises foram desenvolvidas utilizando o programa estatístico R 4.0.1 (THE R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2009), por meio das funções de seus pacotes: *vegan* (OKSANEN *et al.*, 2013), *psych* (REVELLE; REVELLE, 2017) e *scales* (WICKHAM *et al.*, 2016).

2.3.2. Partição aditiva e componentes da diversidade beta

A abordagem do particionamento aditivo da diversidade permite a comparação direta da variabilidade na composição de espécies em diferentes níveis hierárquicos, produzindo resultados com baixa dependência entre os componentes estudados. Sendo assim, para o estudo da partição da diversidade, foi estabelecido um escopo hierárquico geral, na qual apresenta os componentes: α , que corresponde a diversidade dentro das réplicas/arrastos, β_1 a variação da diversidade entre essas réplicas/arrastos, β_2 representando a variação da diversidade entre as praias e β_3 a variação da diversidade entre tipos-estados praias. A diversidade total corresponde a soma de todos os componentes alfa e beta ($\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$) (CRIST *et al.*, 2003).

Um modelo nulo baseado em indivíduos foi utilizado a fim de determinar diferenças entre a diversidade dos componentes observados e os indivíduos distribuídos aleatoriamente entre escalas espaciais, através de 9999 randomizações (CRIST *et al.*, 2003). $\text{Propexp} > \text{obs} > 0,975$ indica que os valores observados foram significativamente menores do que os esperados ao acaso, enquanto que baixas proporções ($\text{Propexp} > \text{obs} < 0,025$) indicam que os valores observados foram significativamente maiores do que os esperados ao acaso (CRIST *et al.* 2003).

Os padrões de diversidade beta determinados foram baseados no coeficiente de Sørensen a partir de uma matriz de dados de presença/ausência, seguindo a abordagem de SCHMERA e PODANI (2011). A diversidade beta total (β_{Sor}), usando o índice de dissimilaridade de Sørensen, foi decomposta em componentes de Diferença de riqueza

($\beta_{RichDiff}$) e substituição de espécies (β_{Repl}), para verificar se a diversidade está sendo determinada pela substituição de espécies ou se há a formação de subconjuntos de riqueza de espécies entre praias e/ou tipos de praias. Assim, a diversidade beta total e seus componentes variam entre 0 e 1. Quanto mais próximo o valor do substituição de espécies e da diferença de riqueza for da diversidade beta total, maior a importância relativa do componente. Tais análises foram desenvolvidas através do programa estatístico R 4.0.1 (THE R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2009), por meio das funções de seus pacotes: *vegan* (OKSANEN *et al.*, 2013), *lattice* (SARKAR, 2008), *permute* (SIMPSON *et al.*, 2019) e *betapart* (BASELGA *et al.*, 2018).

3. Resultados

3.1. Partição aditiva da diversidade

Os resultados da partição aditiva da diversidade mostraram que o componente β_3 (ou seja, diversidade entre os tipos-estados praias) foi responsável pela maior dissimilaridade encontrada (39,21% da variância total na riqueza dos táxons) (Tabela 1). Além disso, os valores observados nas escalas β_3 e β_2 foram significativamente maiores que o seu esperado de acordo com o modelo nulo ($\beta_{2\text{Observado}} > \beta_{2\text{Esperado}}$; $p < 0.0001$) (Tabela 1). Contudo, a escala β_2 apresentou menor proporção do que o β_1 (25% e 29,20%, respectivamente). O β_1 demonstrou valor médio de riqueza observada inferior ao valor esperado ao acaso ($p > 0.975$), assim como a escala α (6,59% e $p > 0.975$) (Tabela 1).

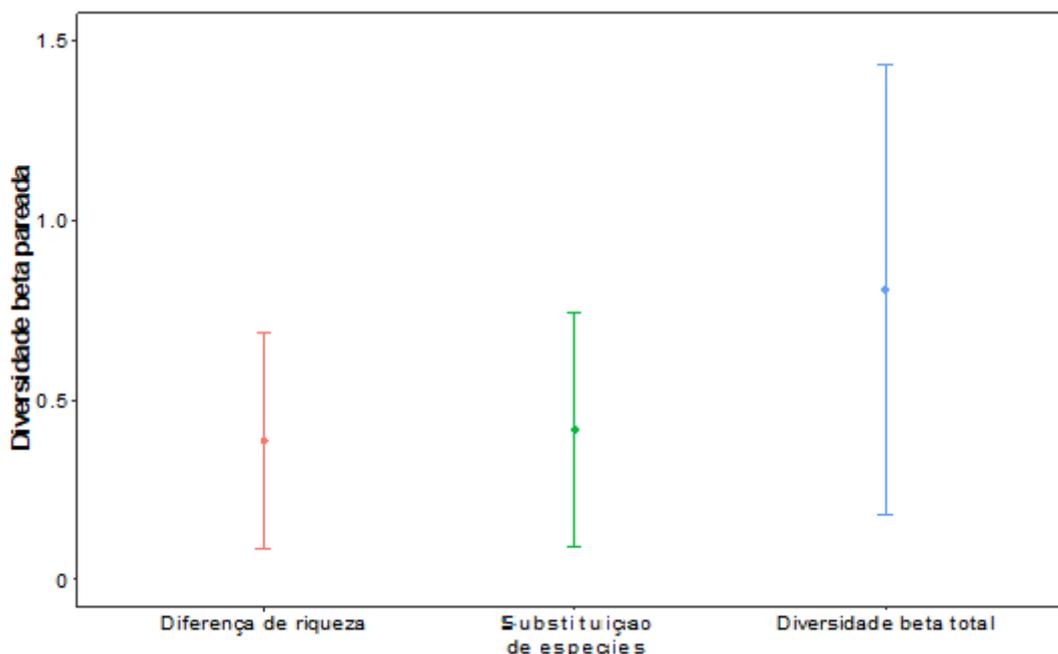
Tabela 1. Valores observados e esperados de cada nível hierárquico, gerados a partir da partição aditiva da diversidade.

Níveis hierárquicos	Observado	Esperado	Observado > Esperado	Valor de p
Diversidade das réplicas/arrastos (α)	9.16	23.72	$\alpha_{\text{Observado}} < \alpha_{\text{Esperado}}$	$p > 0.975$
Diversidade entre réplicas/arrastos (β_1)	40.59	49.25	$\beta_{1\text{Observado}} < \beta_{1\text{Esperado}}$	$p > 0.975$
Diversidade entre pontos (praias) (β_2)	34.75	27.81	$\beta_{2\text{Observado}} > \beta_{2\text{Esperado}}$	$p < 0.0001$
Diversidade entre tipos de praia (β_3)	54.50	38.22	$\beta_{3\text{Observado}} > \beta_{3\text{Esperado}}$	$p < 0.0001$
Diversidade total (γ)	139			

3.2. Substituição de espécies e diferença de riqueza

Quando a diversidade beta pareada de espécies foi decomposta em componentes de diferença de riqueza e substituição de espécies, a variação espacial na composição apresentou maior explicação através da substituição de espécies do que pela diferença de riqueza (Fig. 2). Todavia, a diferença de riqueza apresentou valor semelhante a substituição de espécies, sendo 0,42 (variância 0,33) e 0,39 (variância 0,30), respectivamente. Esses valores médios, entre pares, somados correspondem ao valor de diversidade beta total 0,81 (variância 0,63).

Fig. 2. Diversidade beta pareada de praias amostradas no litoral da Paraíba, Nordeste do Brasil, decomposta em componentes de substituição de espécies e diferença de riqueza. Os símbolos representam valores médios entre pares de praia; as barras indicam a variância superior e inferior. A diversidade beta total refere-se à soma dos componentes de substituição de espécies e diferença de riqueza.



3.3. Estrutura e composição da ictiofauna

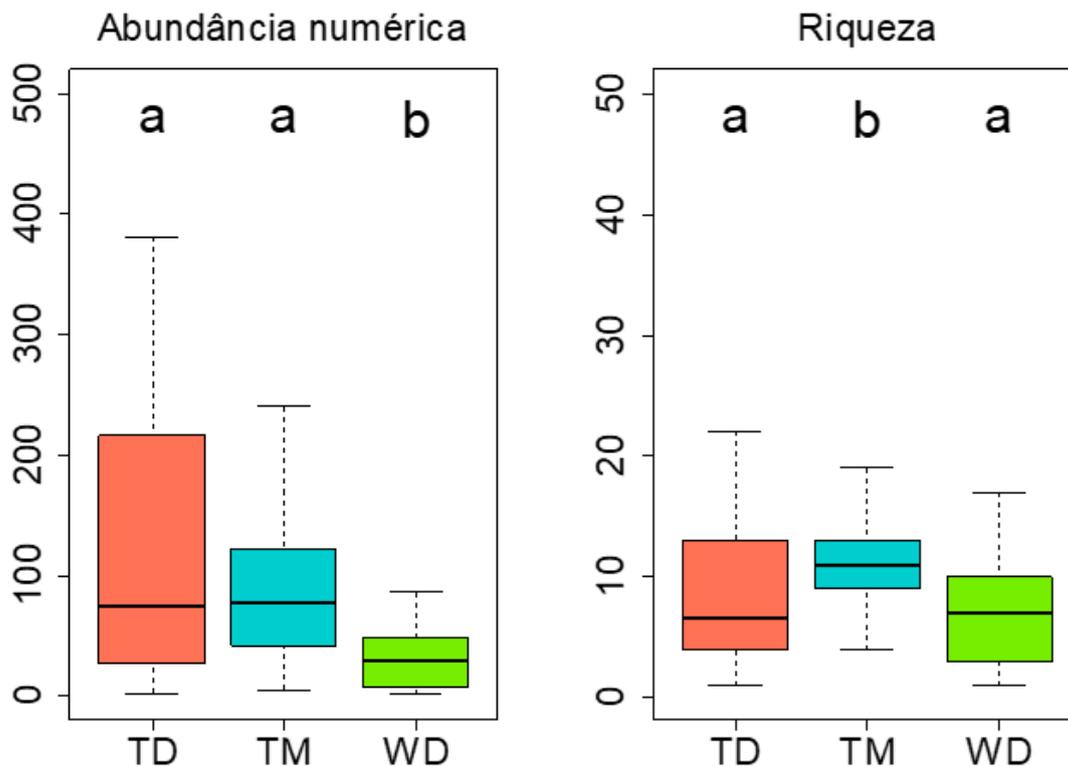
No total, foram registrados 17317 exemplares de peixes, nos diferentes tipos de praia, pertencentes a uma riqueza total de 139 espécies (Material suplementar A). Dentre as 43 famílias encontradas, 4 apresentaram maior riqueza: Scianidae (14 espécies), Engraulidae (11), Haemulidae (11) e Carangidae (10) (A). Dentre as espécies encontradas, *Lycengraulis grossidens* (3828 indivíduos), *Rhinosardinia bahiensis* (2791), *Atherinella brasiliensis* (1154), *Albula vulpes* (1032), *Polydactylus virginicus* (1016) e *Eucinostomus argenteus* (861) foram mais representativas, 61,69% da

abundância total, representando mais da metade dos indivíduos coletados. As famílias Albulidae (1 espécie), Atherinopsidae (2), Hemiramphidae (1) e Polynemidae (1) estiveram presente nos três tipos-estados de praia, enquanto que as praias TD, TM e WD apresentaram 5 (Acanthuridae, Batrachoididae, Fistulariidae, Ophichthidae e Scombridae), 4 (Scorpaenidae, Sparidae, Sphyraenidae e Triglidae) e 1 (Trichiuridae) família exclusiva, respectivamente. O apêndice A pode ser consultado nos dados suplementares.

A composição das espécies diferiu entre as praias amostradas, com as praias TD apresentando maior abundância numérica, enquanto que as praias TM apresentaram maior riqueza de espécies. As espécies *Rhinosardinia bahiensis* (2681), *Lycengraulis grossidens* (2010), *Atherinella brasiliensis* (994) e *Eucinostomus argenteus* (688) representaram juntas 69,57% dos indivíduos encontrados nas praias TD. Já nas praias TM, *Lycengraulis grossidens* (1472), *Albula vulpes* (788) e *Polydactylus virginicus* (641) representaram 48,57% dos indivíduos coletados, enquanto que as espécies *Polydactylus virginicus* (357) e *Lycengraulis grossidens* (346) representaram 32,19% dos indivíduos encontrados nas praias WD.

O resultado da PERMANOVA evidenciou diferenças significativas para os parâmetros abundância numérica (Pseudo- $F_{2,161} = 12,498$; $p = 0,0001$) e riqueza de espécies (Pseudo- $F_{2,161} = 12,041$; $p = 0,0001$), das assembleias de peixes entre os diferentes tipos-estados praias (Fig. 3). Os maiores médias valores da abundância numérica ($169,87 \pm 37,94$) foram observados nas praias TD, enquanto que a Riqueza ($11,35 \pm 0,66$) apresentou seu maior valor nas praias TM (Fig. 3).

Fig. 3. *Box-plot* da variação espacial das variáveis abundância numérica e riqueza, em cada tipo-estado praias, nas diferentes praias amostradas no litoral da Paraíba, Nordeste do Brasil: TD – Praias dominadas por marés; TM – Praias modificadas por marés; WD – Praias dominadas por ondas. As linhas em negrito representam as medianas e amplitude das linhas indicam as maiores e menores observações. As caixas, de cada gráfico, com letras diferentes são significativamente diferentes entre os tipos-estados praias, pelo teste pair-wise.



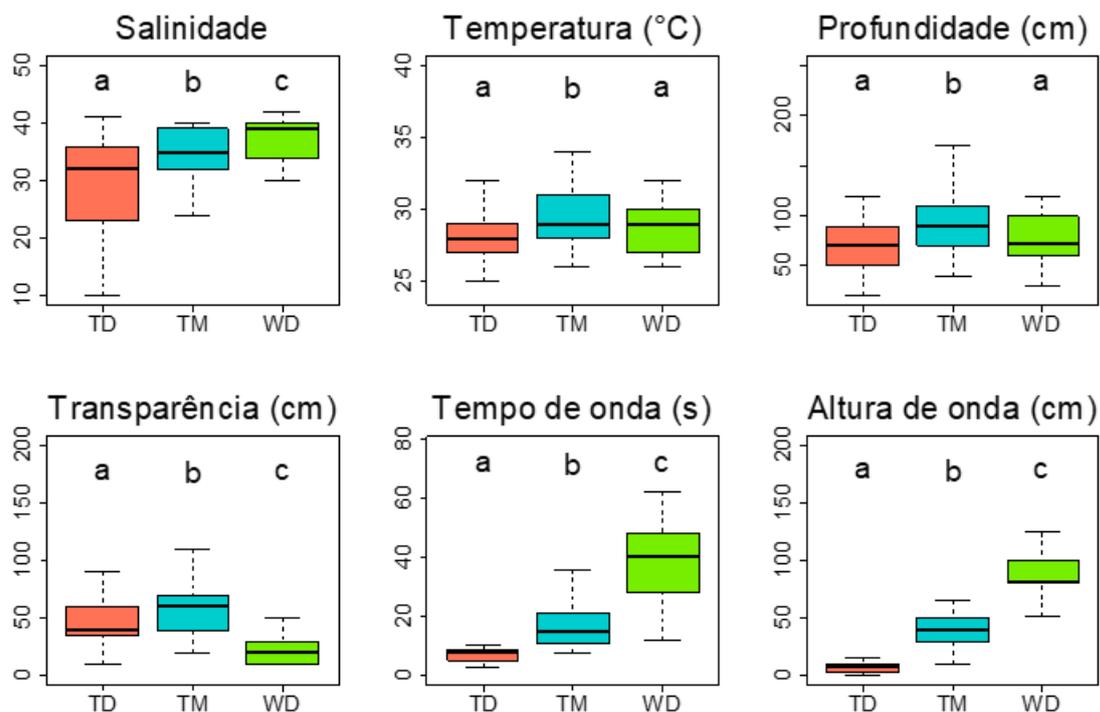
3.4. Variáveis ambientais

Durante o período de estudo, variações entre as praias foram observadas para as variáveis ambientais (Tabela 2). A salinidade teve o seu maior valor médio ($37,20 \pm 0,45$) encontrado nas praias dominadas por ondas (WD). Já as variáveis de temperatura ($29,43 \pm 0,31$), profundidade ($90,00 \pm 3,79$) e transparência ($63,89 \pm 3,91$) tiveram seus maiores valores médios registrados nas praias modificadas por marés (TM). Enquanto que tempo de onda ($37,74 \pm 1,79$) e altura de onda ($87,35 \pm 2,97$), ambos apresentaram seus maiores valores nas praias WD (Fig. 4). As variáveis ambientais de salinidade (Pseudo- $F_{2,161} = 19,536$; $p = 0,0001$), temperatura (Pseudo- $F_{2,161} = 6,3246$; $p = 0,0001$), profundidade (Pseudo- $F_{2,161} = 6,2476$; $p = 0,0001$), transparência (Pseudo- $F_{2,161} = 51,432$; $p = 0,0001$), tempo de onda (Pseudo- $F_{2,161} = 235,86$; $p = 0,0001$) e altura de onda (Pseudo- $F_{2,161} = 272,73$; $p = 0,0001$) também apresentaram diferenças significativas entre os diferentes tipos-estados praias (Tabela 2; Fig. 4).

Tabela 2. Valores de médias e erros padrão das variáveis ambientais, em cada tipo-estado praias, nas diferentes praias amostradas no litoral da Paraíba, Nordeste do Brasil: TD – Praias dominadas por marés; TM – Praias modificadas por marés; WD – Praias dominadas por ondas. Valores da PERMANOVA e do pair-wise são apresentados à direita da tabela. ***= valores de $p < 0,0001$.

Variáveis Ambientais	Tipos-estados praias			PERMANOVA	
Variáveis	(TD)	(TM)	(WD)	Pseudo- F	Post-hoc
Salinidade	29,94±1,24	34,87±0,54	37,20±0,45	19,536***	TM> TD> WD
Temperatura (°C)	28,09±0,20	29,43±0,31	28,61±0,26	6,3246***	TM> WD=TD
Profundidade (cm)	73,78±4,67	90,00±3,79	75,46±3,09	6,2476***	TM> WD=TD
Transparência (cm)	51,59±3,84	63,89±3,91	25,50±2,31	51,432***	TM> TD> WD
Tempo da onda (s)	7,04±0,28	16,80±1,02	37,74±1,79	235,86***	WD> TM > TD
Altura da onda (cm)	6,30±0,59	39,83±2,07	87,35±2,97	272,73***	WD> TM > TD

Fig. 4. Box-plot da variação espacial das variáveis ambientais, em cada tipo-estado praial, nas diferentes praias amostradas no litoral da Paraíba, Nordeste do Brasil: TD – Praias dominadas por marés; TM – Praias modificadas por marés; WD – Praias dominadas por ondas. As linhas em negrito representam as medianas e amplitude das linhas indicam as maiores e menores observações. As caixas, de cada gráfico, com letras iguais não são significativamente diferentes entre os tipos-estados praiais, pelo teste pair-wise.



3.5. Influências dos fatores ambientais sobre a ictiofauna

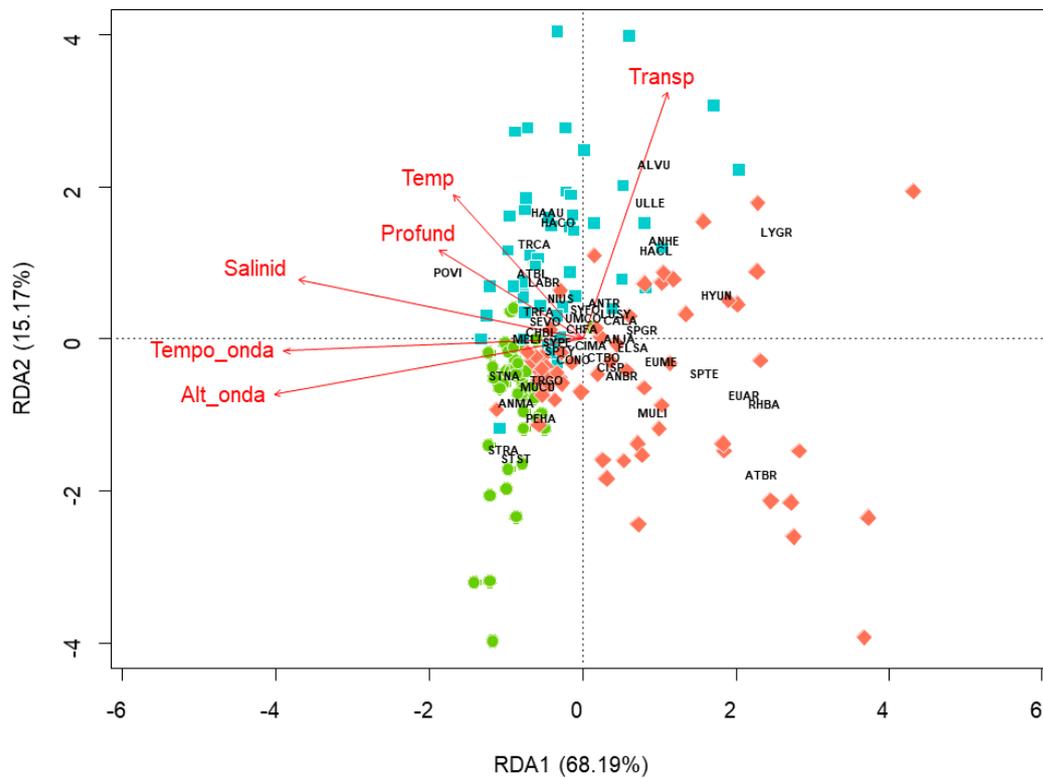
A Análise de Redundância (RDA) foi desenvolvida para as variáveis ambientais em relação à abundância numérica e apresentou os eixos RDA1 e RDA2 explicando 83,36% da variação total dos dados (Fig. 5). Com exceção da transparência, todas as variáveis ambientais apresentaram seus autovalores negativos para o eixo RDA1. Já para o eixo RDA2, com exceção do tempo e altura de onda, todas as variáveis ambientais tiveram seus autovalores positivos (Tabela 3).

Tabela 3. Coeficientes de autovalores da Análise de Redundância e variáveis ambientais amostrados nos diferentes tipos de praia do litoral da Paraíba, Nordeste do Brasil.

Variáveis Ambientais	Coeficiente de autovalores	
	RDA1	RDA2
Salinidade	-0.6979	0.21551
Temperatura (°C)	-0.3166	0.51952
Profundidade (cm)	-0.3519	0.32063
Transparência (cm)	0.2075	0.88916
Tempo da onda (s)	-0.7349	-0.04425
Altura da onda (cm)	-0.7576	-0.19788
Eixos	0.6819	0.1517

Os eixos RDA1 e RDA2 separaram as amostras no diagrama de ordenação de acordo com o gradiente morfodinâmico, com os pontos relativos aos tipos-estados praias TD, TM e WD formando três diferentes grupos plotados entre os quadrantes. As variáveis ambientais de tempo de onda, altura de onda e salinidade apresentaram maior relação com as praias WD, enquanto que a profundidade, temperatura e transparência exibiram maior relação com as praias TM, segundo a RDA (Fig. 5).

Fig. 5. Análise de redundância de acordo com os três tipos-estados das praias amostradas no litoral da Paraíba, Nordeste do Brasil: TD (◆) – Praias dominadas por marés; TM (■); – Praias modificadas por marés; WD (●) – Praias dominadas por ondas. São projetadas as amostras locais e as variáveis ambientais, juntamente com as espécies identificadas por siglas.



A grande maioria das espécies, de acordo com a RDA, aglomerou-se próximo ao centróide do diagrama, contudo, algumas apresentaram relações bastante visíveis nos quadrantes. *Anchoa marinii* (ANMA), *Pellona harroweri* (PEHA), *Mugil curvidens* (MUCU), *Stellifer naso* (STNA), *Stellifer rastrifer* (STRA), *Stellifer Stellifer* (STST) e *Trachinotus goodei* (TRGO) apresentaram forte relação com as praias WD, enquanto que *Albula vulpes* (ALVU), *Anchoa hepsetus* (ANHE), *Atherinella blackburni* (ATBL), *Haemulopsis corvinaeformis* (HACO), *Haemulon aurolineatum* (HAAU), *Harengula clupeola* (HACL), *Larimus breviceps* (LABR), *Polydactylus virginicus* (POVI), *Trachinotus carolinus* (TRCA) e *Ulaema lefroyi* (ULLE) apresentaram maior relação com as praias TM. Por fim, as espécies *Anchoviella brevirostris* (ANBR), *Atherinella brasiliensis* (ATBR), *Eucinostomus argenteus* (EUAR), *Eucinostomus melanopterus* (EUME), *Hyporhamphus unifasciatus* (HYUN), *Lycengraulis grossidens* (LYGR), *Mugil liza* (MULI), *Rhinosardinia bahiensis* (RHBA) e *Sphoeroides testudineus* (SPTE) apresentaram maior relação com as praias TD (Fig. 5).

4. Discussão

Uma das principais bases para entender as assembleias de peixes é o conhecimento de sua distribuição e abundância e sua relação com os fatores abióticos (INOUE *et al.*, 2008; HEINO *et al.*, 2015; OLDS *et al.*, 2018; SIMPSON *et al.*, 2021; ESMAEILI *et al.*, 2021). No presente trabalho, diferenças espaciais na estrutura das assembleias de peixes foram demonstradas pela RDA entre tipos diferentes de praias que são fortemente influenciadas pela ação das ondas e força das marés. De modo geral, as diferentes condições ambientais atuaram como filtros ambientais para as assembleias, resultando em mudanças na diversidade de peixes encontrada nas diferentes praias. Tais observações encontradas corroboram com a hipótese de que o grau de influência das ondas e marés é um fator primordial na formação das assembleias locais de peixes. Esse padrão foi demonstrado em outros estudos realizados em regiões que não são influenciadas pelas mesomarés (JOVANOVIC *et al.*, 2007; BORLAND *et al.*, 2017; OLDS *et al.*, 2018). Em praias com menor hidrodinâmica a alta abundância de espécies formadoras de cardumes pode ser resultante da utilização desses ambientes como áreas de berçário e recrutamento de juvenis (OLIVEIRA-SILVA *et al.*, 2008; HACKRADT *et al.*, 2009; BORLAND *et al.*, 2017). O uso de ambientes com baixa energia de ondas favorece a agregação de indivíduos, possibilitando menor gasto energético, e desempenhando um papel decisivo no recrutamento dessas espécies pelágicas (PICHLER *et al.*, 2015; BORLAND *et al.*, 2017). Além disso, as marés exercem grande influência nos ciclos de disponibilidade de alimentos (WEISBERG *et al.*, 1981; PALMER, 1995). Em geral, praias dominadas pela força das marés, em áreas de mesomarés, conduzem a um aumento da disponibilidade de alimentos na maré alta (WILLIAMS; PILDITCH, 1997). Muitos organismos de águas rasas estão sujeitos a mudanças regulares, frequentes e consideráveis em seu ambiente impostas pelas marés (EMMERSON, 1987). Tais mudanças vão desde alterações complexas nas condições locais, como na zona entre marés e estuários, até variações mais simples na velocidade e direção da corrente offshore (BLACK; MILLER, 1991). Esses movimentos de maré exibem nova fonte de itens de dieta para serem explorados, importantes principalmente para peixes juvenis e recrutas (BEUKEMA; VLAS, 1989; HAMMOCK *et al.*, 2019). Essas mudanças provocadas pela força das marés, embora em um período curto de tempo, influenciam o uso desses habitats, aumentando a diversidade de peixes (FORWARD; TANKERSLEY, 2001). Além disso, a periodicidade desses movimentos de marés gera disponibilidade de alimentos e oportunidade de

forrageamento, e muitas espécies de peixes realizam movimentos verticais e/ou horizontais regulares em sincronia com a maré (GIBSON, 2003; COLOMBANO *et al.*, 2021).

A abundância e riqueza de espécies de peixes nas praias estudadas foram maiores nas praias dominadas e modificadas pela força das marés, respectivamente, próximas a estuários. As praias TD e TM sofrem maior influência dos efeitos das ligações espaciais com outros ecossistemas, principalmente estuários, em comparação às praias WD, que são mais distantes de estuários, apresentando maior salinidade e energia das ondas. Em geral, praias que estão bem conectadas a ecossistemas estruturalmente complexos próximos contêm assembleias que são mais diversas e abundantes do que ecossistemas menos conectados (BOSTRÖM *et al.*, 2011; VAN LIER *et al.*, 2018; MOSMAN *et al.*, 2020). Além disso, a proximidade com ecossistemas estruturalmente complexos também oferece maiores oportunidades de alimentação e crescimento para os peixes, e também podem servir como refúgios de predação (JOHNSON, 2006; WHITFIELD, 2017; HENDERSON *et al.*, 2019). Portanto, tanto o conjunto de variáveis ambientais, como também o contexto da paisagem marinha e o nível de conectividade com ecossistemas próximos, moldam a composição de espécies em todo o mosaico costeiro (PITTMAN, 2017), sendo importante para ecossistemas menos complexos próximos (JOHNSTON; SHEAVES, 2007; HENDERSON *et al.*, 2019; ORTODOSSO *et al.*, 2019; HENDERSON *et al.*, 2022).

Segundo a partição aditiva, o padrão de diversidade das assembleias de peixes encontrado nos diferentes tipos praias apontou para uma maior dissimilaridade encontrada no nível hierárquico mais elevada (β_3), ou seja, os maiores valores de dissimilaridade foram encontrados entre os diferentes tipos de praias, representando 39,21% da variância total na riqueza dos táxons. Esse resultado corrobora com a nossa primeira hipótese, postulada a priori, indicando um aumento da dissimilaridade no *pool* de espécies na medida em que a escala espacial aumenta e as marés substituem as ondas, desempenhando o papel dominante no ambiente. As mudanças na morfodinâmica das praias estudadas apresentaram drivers que filtram as comunidades de peixes em cada tipo de praia, selecionando as espécies com características funcionais e fenotípicas adequadas para o seu estabelecimento e persistência. Poucas espécies conseguem se adaptar e colonizar ambientes com alta dinâmica como as praias WD (VASCONCELLOS *et al.*, 2007; BORLAND *et al.*, 2017; LUIJENDIJK *et al.*, 2018; OLDS *et al.*, 2018). Embora

essas praias ofereçam proteção contra predação e disponibilidade de zooplâncton para alimentação de peixes juvenis e larvas LASIAK (1986) e WOOTTON (1992) demonstraram que os peixes de zonas de alta energia precisaram desenvolver durante sua história evolutiva formas corporais adequadas para minimizar os custos de energia. Nesse caso, a forma corporal neutralizaria efetivamente os efeitos das ondas, *ou seja*, uma forma mais hidrodinâmica que minimiza os efeitos da energia das ondas.

Ademais, o presente trabalho também demonstrou que as praias dominadas e modificadas pelas marés agregam mais espécies de peixes e em maior abundância, por apresentarem características que proporcionam águas mais calmas, com baixa energia de ondas, desempenhando um importante papel no recrutamento de peixes juvenis. Sendo assim, é possível observar que a similaridade de espécies aumenta com a diminuição da escala espacial, indicando que os drivers ambientais são atenuados com a diminuição da escala, acompanhado também de uma maior homogeneidade de habitat, com espécies que tendem a se repetir entre os locais. Áreas com maior diversidade beta, em geral tem uma maior heterogeneidade de habitats (TAMME *et al.*, 2010; SIVADAS *et al.*, 2012). A heterogeneidade ambiental aumenta a dissimilaridade dos componentes beta, pois grandes variabilidades de habitats apresentam características diferentes, assim, suportando distintas composições e maior diversidade de peixes entre locais (PELÁEZ; PAVANELLI, 2019).

A relação entre diversidade beta e heterogeneidade ambiental depende da escala espacial e das taxas de dispersão. Assim, pode-se esperar uma relação positiva de diversidade beta e heterogeneidade ambiental (HEINO *et al.*, 2015), como observado nos nossos resultados indicados pelas diferenças entre as praias que foram apontadas pelos fatores ambientais. A heterogeneidade ambiental incorpora um aumento na variedade de condições ambientais às quais as diferentes espécies estão adaptadas, produzindo assim maior variação na composição de espécies entre localidades dentro de uma unidade de região (CHASE; LEIBOLD, 2003; LEIBOLD *et al.*, 2004; ALAHUHTA, *et al.*, 2017). A escala espacial é uma questão chave na ecologia porque a maioria dos padrões e processos subjacentes são dependentes da escala (LEVIN, 1992; WU; LOUCKS, 1995; HEINO *et al.*, 2015). Os resultados da maioria dos estudos têm refletido que as comunidades de peixes de praias arenosas são controladas por condições físicas (MCLACHLAN *et al.*, 1993; LASTRA *et al.*, 2006; RODIL *et al.*, 2007; CISNEROS *et al.*, 2011; OLDS *et al.*, 2018; PINTO *et al.*, 2021; JARRIN *et al.*, 2022). No entanto, esses

estudos sugerem também que as comunidades não são estruturadas apenas por fatores físicos, mas por outros fatores ambientais, como disponibilidade de nutrientes e locais de abrigo e refúgio contra predadores maiores. Além disso, um controle ambiental mais forte sobre a composição de espécies em escalas espaciais intermediárias pode ser esperado, onde a dispersão não é muito alta para mascarar os efeitos das variáveis ambientais (HEINO *et al.*, 2015; PELÁEZ *et al.*, 2017) nem muito baixo para que as diferenças na composição de espécies sejam relacionadas a processos históricos (por exemplo, VILLEGGER *et al.*, 2013). Isso pode justificar o padrão de riqueza encontrado nas praias TM, contudo, não há documentado estudos que tenham se debruçado a investigar esta relação. Desembaraçar tais mecanismos subjacentes à diversidade beta podem ajudar a direcionar as estratégias de conservação (HEINO *et al.*, 2015; SOCOLAR *et al.*, 2016).

Ainda que a substituição de espécies tenha apresentado valores maiores, a diferença de riqueza também teve a sua contribuição. Ambos foram determinantes no direcionamento da diversidade das assembleias de peixes encontradas nos diferentes tipos praias, sugerindo que as assembleias são formadas devido à diversidade de nichos ecológicos e a filtragem ambiental. Muitas espécies se adaptam a diferentes condições nos diferentes tipos de praia, e isso resulta em mudanças nas assembleias de acordo com as condições encontradas (PELÁEZ *et al.*, 2017; SPECZIÁR *et al.*, 2018; TEICHERT *et al.*, 2018; VALENCIA-MÉNDEZ *et al.*, 2018; PELÁEZ; PAVANELLI, 2019). Dessa forma, a substituição das espécies nas assembleias de peixes entre os tipos de praia se deu devido à variação em que as espécies conseguiram suportar as mudanças nas condições ambientais. Adicionalmente, a riqueza de espécies das assembleias encontradas em nosso estudo inclui muitas vezes um número maior de espécies do que outras, formando subconjuntos comunitários, em razão da diversidade de nichos disponíveis nos diferentes tipos praias. Segundo GIANUCA *et al.*, (2017), uma alta rotatividade pode indicar que os locais diferem nas características ambientais selecionando diferentes espécies. Portanto, uma alta diversidade de espécies pode ser preservada quando a heterogeneidade ambiental em escala de paisagem é mantida (PELÁEZ; PAVANELLI, 2019). Por outro lado, uma alta diferença de riqueza pode mostrar que locais com alta riqueza de espécies devem ser uma prioridade para conservação. Além disso, a diferença de riqueza pode ser baixa e não relacionado às variáveis ambientais quando a dispersão é

alta, ou ser alto quando as variáveis ambientais filtram as espécies de um local para outro e a dispersão é limitada (GIANUCA *et al.*, 2017).

Embora tenhamos encontrado uma relação significativa entre a variação na composição das espécies e as variáveis ambientais, principalmente a salinidade, altura e tempo de onda, é possível que essas variáveis em si não afetem a substituição de espécies ou a diferença de riqueza das espécies de peixes, mas facilite mecanismos para esses dois fenômenos. Em assembleias de peixes de água doce neotropicais, a substituição de espécies está relacionada a fatores espaciais (VITORINO *et al.*, 2016), e o ambiente explica tanto a substituição de espécies quanto a diferença de riqueza (ARANTES *et al.*, 2018). Além disso, a alta rotatividade encontrada no presente estudo pode indicar que os locais diferem nas características ambientais, sugerindo que as assembleias são formadas devido à diversidade de nichos ecológicos, selecionando diferentes espécies (PELÁEZ; PAVANELLI, 2019). Fatores como recrutamento, competição, predação e complexidade estrutural são listados como processos ecológicos que determinam a estrutura dessas comunidades, de modo que as assembleias de peixes são o resultado da complexa interação de fatores abióticos e bióticos (LAEGDSGAARD; JOHNSON, 2001; MARIANI, 2001; PINTO *et al.*, 2021). A agregação de peixes juvenis e recrutas nas praias TD e TM funcionam, portanto como refúgio temporário. Em geral, em habitats mais calmos as espécies utilizam a grande oferta de recursos alimentares para investirem em crescimento. Os locais de alta energia dificultam um pouco esse comportamento. Isso ocorre devido à alta dinâmica da exposição causada pelas ondas, o que potencialmente resulta em alto consumo de energia. O uso de locais mais calmos, como os do interior de baías e estuários (BLABER; BLABER, 1980; PICHLER *et al.*, 2015; BORLAND *et al.*, 2017) e até praias arenosas abrigadas (BARREIROS *et al.*, 2004), desempenha um importante papel nos processos de recrutamento (OLDS *et al.*, 2018).

No geral, nossos resultados demonstraram que fatores ambientais e espaciais contribuem para a substituição de espécies e a diferença de riqueza. Ecologicamente, isso significa que a heterogeneidade ambiental pode aumentar a variabilidade das condições ambientais às quais as diferentes espécies estão adaptadas. Assim, a heterogeneidade ambiental pode contribuir para manter uma maior diversidade de espécies ou variação na composição de espécies entre habitats através da substituição de espécies. Além disso, a filtragem ambiental, a heterogeneidade de habitats e a conectividade espacial podem ter efeitos diferentes dependendo da escala espacial. A partição aditiva revelou uma maior

dissimilaridade encontrada no nível hierárquico mais elevado (β_3). O tipo morfodinâmico da praia também pode ser considerado um importante fator estruturante da distribuição, diversidade e abundância das assembleias de peixes. Foi encontrado uma relação entre a variação na composição das espécies e as variáveis ambientais, principalmente a salinidade, altura e tempo de onda. Estudos futuros devem ser desenhados para incorporar o conhecimento existente. Diferenciar os componentes da diversidade beta (substituição de espécies e diferença de riqueza) resulta em diferentes implicações no que diz respeito ao estabelecimento de áreas prioritárias para a conservação da biodiversidade.

5. Referências

- ALAHUHTA, J.; KOSTEN, S.; AKASAKA, M.; AUDERSET, D.; AZZELLA, M. M.; BOLPAGNI, R.; BOVE, C. P.; CHAMBERS, P. A.; CHAPPUIS, E.; CLAYTON, J.; WINTON, M.; ECKE, F.; GACIA, E.; GECHEVA, G.; GRILLAS, P.; HAUXWELL, J.; HELLSTEN, S.; HJORT, J.; HOYER, M. V.; ILG, C.; KOLADA, A.; KUOPPALA, M.; LAURIDSEN, T.; HUA LI, E.; LUKÁCS, B. A.; MJELDE, M.; MIKULYUK, A.; MORMUL, R. P.; NISHIHIRO, J.; OERTLI, B.; RHAZI, L.; RHAZI, M.; SASS, L.; SCHRANZ, C.; SONDERGAARD, M.; YAMANOUCHI, T.; YU, Q.; WANG, H.; WILLBY, N.; ZHANG, X. K.; HEINO, J. Global variation in the beta diversity of lake macrophytes is driven by environmental heterogeneity rather than latitude. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 8, p. 1758-1769, 2017.
- ALMEIDA-NETO, M.; FRENSEL, D. M. B.; ULRICH, W. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 7, p. 772-777, 2012.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. D. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ANDERSON, M. J.; GORLEY, R. N.; CLARKE, K. R. PERMANOVA for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E Ltd., **Plymouth, United Kingdom**. 2008.
- ANDERSON, M. J.; TER BRAAK, C. J. F. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. **Journal of Statistical Computation and Simulation**, v. 73, p. 85-113, 2003.

ANNIS, G. M.; PEARSALL, D. R.; KAHL, K. J.; WASHBURN, E. L.; MAY, C. A.; TAYLOR, R. F.; COLE, J. B.; EWERT, D. N.; GAME, E. T.; DORAN, P. J. Designing coastal conservation to deliver ecosystem and human well-being benefits. **PloS One**, v. 12, n. 2, p. 0172458, 2017.

ARANTES, C. C.; CASTELLO, L.; CETRA, M.; SCHILLING, A. Environmental influences on the distribution of arapaima in Amazon floodplains. **Environmental Biology of Fishes**, v. 96, p. 1257–1267, 2013.

BARREIROS, J. P.; FIGNA, V.; HOSTIM-SILVA, M.; SANTOS, R. S. Seasonal changes in a sandy beach fish assemblage at Canto Grande, Santa Catarina, South Brazil. **Journal of Coastal Research**, v. 20, n. 3, p. 862-870, 2004.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134-143, 2010.

BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1223-1232, 2012.

BASELGA, A.; ORME, D.; VILLEGGER, S.; DE BORTOLI, J.; LEPRIEUR, F.; BASELGA, M. A. Package ‘betapart’. **Partitioning beta Diversity in Turnover and Nestedness Components version. 1, 1**, 2018.

BEATLEY, T.; BROWER, D.; SCHWAB, A. K. **An introduction to Coastal Zone Management**. Washington: Island Press, 2002.

BECK, J.; HOLLOWAY, J. D.; KHEN, C. V.; KITCHING, I. J. Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. **The American Naturalist**, v. 180, n. 3, p. 64-74, 2012.

BENDER, M G.; LEPRIEUR, F.; MOUILLOT, D.; KULLBICKI, M.; PARRAVICINI, V.; PIE, M. R.; BARNECHE, D. R.; OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R.; FLOETER, S. R. Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. **Ecography**, v. 40, n. 3, p. 425-435, 2017.

BESSA, F.; GONÇALVES, S. C.; FRANCO, J. N.; ANDRÉ, J. N.; CUNHA, P. P.; MARQUES, J. C. Temporal changes in macrofauna as response indicator to potential human pressures on sandy beaches. **Ecological Indicator**, v. 41, p. 49-57, 2014.

BEUKEMA, J. J.; DE VLAS, J. Tidal current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea (Netherlands) to the North Sea. **Marine Ecology Progress Series**, v. 52, n.2, p. 193–200, 1989.

BLABER, S. J. M.; BLABER, T. G. Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. **Journal of Fish Biology**, v. 17, n. 2, p. 143-162, 1980.

BLACK, R.; MILLER, R. J. Use of the intertidal zone by fish in Nova Scotia. **Environmental Biology of Fishes**, v. 31, n. 2, p. 109–121, 1991.

BOSTRÖM, C.; PITTMAN, S. J.; SIMENSTAD, C.; KNEIB, R. T. Seascape ecology of coastal biogenic habitats: advances, gaps, and challenges. 2011. **Marine Ecology Progress Series**, v. 427, p. 191-217.

BORLAND, H. P.; SCHLACHER, T. A.; GILBY, B. L.; CONNOLLY, R. M.; YABSLEY, N. A.; OLDS, A. D. Habitat type and beach exposure shape fish assemblages in the surf zones of ocean beaches. **Marine Ecology Progress Series**, v. 570, p. 203-211, 2017.

BRAGA, C.; DE OLIVEIRA, J. A.; CERQUEIRA, R. Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 2, 2017.

CALLIARI, L.; MUEHC, D.; HOEFEL, F. G.; TOLDO, J. E. Morfodinâmica praial: uma breve revisão. **Revista Brasileira de Oceanografia**, v. 51, p. 63-78, 2003.

CAMARA, E. M.; DE AZEVEDO, M. C. C.; FRANCO, T. P.; ARAÚJO, F. G. Hierarchical partitioning of fish diversity and scale-dependent environmental effects in tropical coastal ecosystems. **Marine Environmental Research**, v. 148, p. 26-38, 2019.

CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P.; GOMES, P. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 7, p. 760-771, 2012.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Ecological Niches, **Chivago University Press**, Chicago, 2003.

CISNEROS, K. O.; SMIT, A. J.; LAUDIE, J.; SCHOEMAN, D. S. Complex dynamic combination of physical, chemical and nutritional variables controls spatio-temporal variation of sandy beach community structure. **Plos One**, v. 6, n. 8, p. 23724, 2011.

CLARKE, A.; MAC NALLY, R.; BOND, N. R.; LAKE, P. S.; Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: the importance of knowing the relative contributions of α and β diversity. **Diversity and Distributions**, v. 16, n. 5, p. 725-736, 2010.

CLARKE, D. A.; YORK, P. H.; RASHEED, M. A.; NORTHFIELD, T. D. Does biodiversity–ecosystem function literature neglect tropical ecosystems?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n. 5, p. 320-323, 2017.

COLOMBANO, D. D.; LIVTIN, S. Y.; ZIEGLER, S. L.; ALFORD, S. B.; BAKER, R.; BARBEAU, M. A.; CEBRIÁN, J.; CONNOLLY, R. M.; CURRIN, C. A.; DEEGAN, L. A.; LESSER, J. S.; MARTIN, C. W.; MCDONALD, A. E.; MCLUCKIE, C.; MORRISON, B. H.; PAHL, J. W.; RISSE, L. M.; SMITH, J. A. M.; STAVER, L. W.; TURNER, R. E.; WALTHAM, N. J. Climate change implications for tidal marshes and food web linkages to estuarine and coastal nekton. **Estuaries and Coasts**, v. 44, n. 6, p. 1637-1648, 2021.

COSTA, L. L.; LANDMANN, J. G.; GAELZER, L. R.; ZALMON, I. R. Does human pressure affect the community structure of surf zone fish in sandy beaches?. **Continental Shelf Research**, v. 132, p. 1-10, 2017.

CRAWLEY, K. R.; HYNDES, G. A.; AYVAZIAN, S. G. Influence of different volumes and types of detached macrophytes on fish community structure in surf zones of sandy beaches. **Marine Ecology Progress Series**, v. 307, p. 233-246, 2006.

CRIST, T. O.; VEECH, J. A.; GERING, J. C.; SUMMERVILLE, K. S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734-743, 2003.

CUNHA, E. R.; WINEMILLER, K. O.; DA SILVA, J. C. B.; LOPES, T. M.; GOMES, L. C.; THOMAZ, S. M.; AGOSTINHO, A. A. α and β diversity of fishes in relation to a gradient of habitat structural complexity supports the role of environmental filtering in community assembly. **Aquatic Sciences**, v. 81, n. 2, p. 1-12, 2019.

DEFEO, O.; MCLACHLAN, A. Global patterns in sandy beach macrofauna: Species richness, abundance, biomass and body size. **Geomorphology**, v. 199, p. 106-114, 2003.

DEFEO, O.; MCLACHLAN, A.; SCHOEMAN, D. S.; SCHLACHER, T. A.; DUGAN, J.; JONES, A.; LASTRA, M.; SCAPINI, F. Threats to sandy beach ecosystems: a review. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 81, n. 1, p. 1-12, 2009.

EMMERSON, W. D. Tidal migration and feeding of the shrimp *Palaemon pacificus* (Stimpson). **South Africa Journal of Science**, v. 83, p. 413–416, 1987.

ESMAEILI, S. Y.; CORTE, G. N.; CHECON, H. H.; BILATTO, C. G.; LEFCHECK, J. S.; AMARAL, A. C. Z.; TURRA, A. Revealing the drivers of taxonomic and functional diversity of nearshore fish assemblages: Implications for conservation priorities. **Diversity and Distributions**, 2021.

FERNANDES, I. M.; HENRIQUES-SILVA, R.; PENHA, J.; ZUANON, J.; PERES-NETO, P. R. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. **Ecography**, v. 37, p. 464–475, 2014.

FIGUEIREDO, L. J. E; MENEZES, N. A. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. II Teleostei (1)**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1978.

FIGUEIREDO, L. J. E; MENEZES, N. A. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. III Teleostei (2)**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1980.

FIGUEIREDO, L. J. E; MENEZES, N. A. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. IV Teleostei (3)**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1980.

FIGUEIREDO, L. J. E; MENEZES, N. A. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. V Teleostei (4)**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1985.

FIGUEIREDO, L. J. E.; MENEZES, N. A. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. VI Teleostei (5)**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2000.

FORWARD, J. R. B.; TANKERSLEY, R. A. Selective tidal-stream transport of marine animals. **Oceanography and Marine Biology, Na Annual Review**, v. 39, p. 305–353, 2001.

FRANCISCO-RAMOS, V.; ARIAS-GONZÁLEZ, J. E. Additive partitioning of coral reef fish diversity across hierarchical spatial scales throughout the Caribbean. **PLoS One**, v. 8, n. 10, p. 78761, 2013.

GERING, J. C.; CRIST, T. O. The alpha–beta–regional relationship: providing new insights into local–regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 433-444, 2002.

GIANUCA, A. T.; DECLERCK, S. A. J.; LEMMENS, P.; DE MEESTER, L. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity. **Ecology**, v. 98, n. 2, p. 525-533, 2017.

GIBSON, R. N. Go with the flow: tidal migration in marine animals. **Migrations and Dispersal of Marine Organisms**, P. 153-161, 2003.

HACKRADT, C. W.; PICHLER, H. A.; FÉLIX-HACKRADT, F. C.; SCHWARZ-JR, R.; SILVA, L. O.; SPACH, H. L. A estrutura da comunidade de peixes em praias de baixa energia do complexo estuarino da Baía de Paranaguá, Brasil. **Revista Brasileira de Zoociências**, 11, 233-244, 2009.

HAMMOCK, B. G.; HARTMAN, R.; SLATER, S. B.; HENNESSY, A.; TEH, S. J. Tidal wetlands associated with foraging success of Delta Smelt. **Estuaries Coast**, v. 42, n. 3, p. 857-867, 2019.

HEINO, J.; ALAHUHTA, J.; FATTORINI, S.; SCHMERA, D. Predicting beta diversity of terrestrial and aquatic beetles using ecogeographical variables: Insights from the replacement and richness difference components. **Journal of Biogeography**, 46, 2, 304–315, 2019.

HEINO, J.; MELO, A. S.; BINI, L. M.; ALTERMATT, F.; AL-SHAMI, S. A.; ANGELER, D. G.; BONADA, N.; BRAND, C.; CALLISTO, M.; COTTENIE, K.; DANGLES, O.; DUDGEON, F.; ENCALADA, A.; GOTHE, E.; GRONROOS, M.; HAMADA, N.; JACOBSEN, D.; LANDEIRO, V. L.; MARTINS, R. L. R. T.; MISERENDINO, M. L.; RAWI, C. S. M.; RODRIGUES, M. E.; ROQUE, F. O.; SANDIN, L.; SCHMERA, D.; SGARBI, L. F.; SIMAIKA, J. P.; SIQUEIRA, T.; THOMPSON, R. M.; TOWNSEND, C. R. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 6, p. 1235-1248, 2015.

HEINO, J.; MELO, A. S.; BINI, L. M. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 2, p. 223-235, 2015.

HEINO, J.; MELO, A. S.; SIQUEIRA, T.; SOININEN, J.; VALANKO, S.; BINI, L. M. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845-869, 2015.

HENDERSON, C. J.; GILBY, B. L.; OLDS, A. D.; MOSMAN, J.; CONNOLLY, R. M.; HYNDES, G.; KELAHER, B.; MASLO, B.; WILLIAMS, A.; SCHLACHER, T. A. Connectivity Shapes Functional Diversity and Maintains Complementarity in Surf Zones on Exposed Coasts. **Estuaries Coast**, p. 1-11, 2022.

HENDERSON, C. J.; GILBY, B. L.; SCHLACHER, T. A.; CONNOLLY, R. M.; SHEAVES, M.; FLINT, N.; BORLAND, H. P.; OLDS, A. D. Contrasting effects of mangroves and armoured shorelines on fish assemblages in tropical estuarine seascapes. **ICES Journal of Marine Science**, v. 76, n. 4, p. 1052-1061, 2019.

HENRIQUES, S.; CARDOSO, P.; CARDOSO, I.; LABORDE, M.; CABRAL, H. N.; VASCONCELOS, R. P. Processes underpinning fish species composition patterns in estuarine ecosystems worldwide. **Journal of Biogeography**, v. 44, p. 627-639, 2017.

INOUE, T.; SUDA, Y.; SANO, M. Surf zone fishes in an exposed sandy beach at Sanrimatsubara, Japan: does fish assemblage structure differ among microhabitats? **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 77, n. 1, p. 1-11, 2008.

ISELL, F.; GONZALEZ, A.; LOREAU, M.; COWLES, J.; DÍAZ, S.; HECTOR, A.; MACE, G. M.; WARDLE, D. A.; O'CONNOR, M I.; DUFFY, J. E.; TURNBULL, L. A.; THOMPSON, P. L.; LARIGAUDERIE, A. Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. **Nature**, v. 546, n. 7656, p. 65-72, 2017.

JARRIN, J. R. M.; SHANKS, A. L.; MILLER, J. A. The Biology and Ecology of Sandy Beach Surf Zones. **Sandy Beaches as Endangered Ecosystems: Environmental Problems, Possible Assessment and Management Solutions**, p. 26, 2022.

JOHNSON, D. W. Predation, habitat complexity, and variation in density-dependent mortality of temperate reef fishes. **Ecology**, v. 87, n. 5, p. 1179-1188, 2006.

JOHNSTON, R.; SHEAVES, M. Small fish and crustaceans demonstrate a preference for particular small-scale habitats when mangrove forests are not accessible. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 353, n. 2, p. 164-179, 2007.

JOST, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**, v. 88, n. 10, p. 2427-2439, 2007.

JOVANOVIC, B.; LONGMORE, C.; O'LEARY, A.; MARIANI, S. Fish community structure and distribution in a macro-tidal inshore habitat in the Irish Sea. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 75, n. 1-2, p. 135-142, 2007.

LAEGDSGAARD, P.; JOHNSON, C. Why do juvenile fish utilize mangrove habitats? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 257, n. 2, p. 229-253, 2001.

LANDE, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos**, p. 5-13, 1996.

LASIAK, T. A. Juveniles, food and the surf-zone habitat implications for teleost nursery areas. **South Africa Journal of Zoology**, v. 21, n. 1, p. 51-56, 1986.

LASTRA, M.; DE LA HUZ, R.; SA'NCHEZ-MATA, RODIL, I. F.; AERTS, K.; BELOSO, S.; LO'PEZ, J. Ecology of exposed sandy beaches in northern Spain: environmental factors controlling macrofauna communities. **Journal of Sea Research**, v. 55, n. 2, p. 128-140, 2006.

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPEs, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324-1334, 2014.

LEPRIEUR, F.; TADESCO, P. A.; HUGUENY, B.; BEAUCHARD, O.; DURR, H. H.; BROSSE, S.; OBERDORFF, T. A partição de padrões globais de diversidade beta de peixes de águas doce revela assinaturas contrastantes de mudanças climáticas anteriores. **Ecology Letters**, v. 14, p. 325-334, 2011.

LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology, **Ecology**, v. 73, p. 1943-1967, 1992.

LEWIS, R. J.; MARRS, R. H.; PAKEMAN, R. J.; MILLIGAN, G.; LENNON, J. J. Climate drives temporal replacement and nested-resultant richness patterns of Scottish coastal vegetation. **Ecography**, v. 39, n. 8, p. 754-762, 2016.

LUIJENDIJK, A.; HAGENAARS, G.; RANASINGHE, R.; BAART, F.; DONCHYTS, G.; AARNINKHOF, S. The state of the world's beaches. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2018.

MAGURRAN, A. E. Measuring biological diversity blackwell science. Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. **Oxford**, p. 105, 2004.

MARIANI, S. Can spatial distribution of ichthyofauna describe marine influence on coastal lagoons? A Central Mediterranean case study. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 52, n. 2, p. 261-267, 2001.

MASSELINK, G.; SHORT, A. D. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. **Journal of Coastal Research**, p. 785-800, 1993.

MCCAULEY, D. J.; PINSKY, M. L.; PALUMBI, S. R.; ESTES, J. A.; JOYCE, F. H.; WARNER, R. R. Marine defaunation: animal loss in the global ocean. **Science**, v. 347, p. 6219, 2015.

MASSELINK, G.; SHORT, A. D. The effect of tide range on beach morphodynamics and morphology: a conceptual beach model. **Journal of Coastal Research**, p. 785-800, 1993.

MCLACHLAN, A., DEFEO, O. The ecology of sandy shores. **San Diego: Elsevier**, 2018.

MCLACHLAN, A.; DEFEO, O.; SHORT, A. D. Characterising sandy beaches into major types and states: Implications for ecologists and managers. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 215, p. 152-160, 2018.

MCLACHLAN, A.; JARAMILLO, E.; DONN, T. E.; WESSELS, F. Sandy beach macrofauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. **Journal of Coastal Research**, v. 15, p. 27–38, 1993.

MENEZES, N. A.; FIGUEIREDO, J. L. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. IV. Teleostei (3)**. Museu de Zoologia/USP, São Paulo, 1980.

MENEZES, N. A.; FIGUEIREDO, J. L. **Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. V. Teleostei (4)**. Museu de Zoologia/USP, São Paulo, 1985.

MOSMAN, J. D.; HENDERSON, C. J.; OLDS, A. D.; GILBY, B. L.; SCHLACHER, T. A. Seascape connectivity exerts differing effects for fish assemblages in distinct habitats of the surf zones of ocean beaches. **ICES Journal of Marine Science**, v. 77, n. 3, p. 1033-1042, 2020.

OLDS, A. D.; VARGAS-FONSECA, E.; CONNOLLY, R. M.; GILBY, B. L.; HUIJBERS, C. M.; HYNDES, G. A.; LAYMAN, C. A.; WHITFIELD, A. K.; SCHLACHER, T. A. The ecology of fish in the surf zones of ocean beaches: A global review. **Fish and Fishers**, v. 19, n. 1, p. 78-89, 2018.

OLIVEIRA, R. E. M. C. C.; PESSANHA, A. L. M. Fish assemblages along a morphodynamic continuum on three tropical beaches. **Neotropical Ichthyology**, v. 12, n. 1, p. 165-175, 2014.

OLIVEIRA-SILVA, J. T.; PESO-AGUIAR, M. C.; LOPES, P. R. D. Ictiofauna das praias de Cabuçu e Berlinque: Uma contribuição ao conhecimento das comunidades de peixes na Baía de Todos os Santos - Bahia - Brasil. **Biotemas**, v. 21, p. 105-115, 2008.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECs, E.; WAGNER, H. Package 'vegan'. **Community ecology package version**, v. 2, n. 9, p. 1-295, 2013.

ORTODOSSI, N. L.; GILBY, B. L.; SCHLACHER, T. A.; CONNOLLY, R. M.; YABSLEY, N. A.; HENDERSON, C. J.; OLDS, A. D. Effects of seascape connectivity on reserve performance along exposed coastlines. **Conservation Biology**, v. 33, n. 3, p. 580-589, 2019.

PALMER, J. D. The Biological Rhythms and Clocks of Intertidal Animals. **Oxford University Press, New York**, 1995.

PELÁEZ, O.; PAVANELLI, C. S. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. **Freshwater Biology**, v. 64, n. 3, p. 497-505, 2019.

PELÁEZ, O. E.; AZEVEDO, F. M.; PAVANELLI, C. S. Environmental heterogeneity explains species turnover but not nestedness in fish assemblages of a Neotropical basin. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 29, 2017.

PEREIRA, H. H.; NEVES, L. M.; DA COSTA, M. R.; ARAÚJO, F. G. Fish assemblage structure on sandy beaches with diferente anthropogenic influences and proximity of spawning grounds. **Marine Ecology**, v. 36, n. 1, p. 16-27, 2015.

PICHLER, H. A.; SPACH, H. L.; GRAY, C. A.; BROADHURST, M. K.; SCHWARZ, R.; NETO, J. F. O. Environmental influences on resident and transient fishes across shallow estuarine beaches and tidal flats in a Brazilian World Heritage area. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, 164, 482-492, 2015.

PINTO, S. M.; MONTEIRO-NETO, C.; BARBARINO, E.; TUBINO, R. A.; COSTA, M. R. The structure of shallow water fish assemblages in sandy beaches of a tropical bay in the southwestern Atlantic. **Ichthyology Research**, 1-12, 2021.

PITTMAN, S. J. (Ed.). **Seascape ecology**. John Wiley & Sons, 2017.

RABALAIS, N. N.; TURNER, R. E.; DÍAZ, R. J.; JUSTIĆ, D. Global change and eutrophication of coastal Waters. **ICES Journal of Marine Science**, v. 66, n. 7, p. 1528-1537, 2009.

REVELLE, W.; REVELLE, M. W. Package ‘psych’. **The comprehensive R archive network**, v. 337, p. 338, 2015.

RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology Letters**, v. 7, n. 1, p. 1-15, 2004.

RODIL, I. F.; LASTRA, M.; LOPEZ, J. Macroinfauna community structure and biochemical composition of sedimentary organic matter along a gradient of wave exposure in sandy beaches (NW Spain). **Hydrobiologia**, v. 579, p. 301–316, 2007.

RODRÍGUEZ-ZARAGOZA, F. A.; CUPUL-MAGANÁ, A. L.; GALVÁN-VILLA, C. M.; RÍOS-JARA, E.; ORTIZ, M.; ROBLES-JARERO, E. G.; LÓPEZ-URIARTE, E.; ARIAS-GONZÁLEZ, J. E. Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1655-1675, 2011.

ROMER, G. S. Surf zone fish community and species response to a wave energy gradient. **Journal of Fish Biology**, v. 36, n. 3, p. 279-287, 1990.

SARKAR, D. Lattice: multivariate data visualization with R. **Springer Science & Business Media**, 2008.

SCHLACHER, T. A.; LUCREZI, S.; CONNOLLY, R. M.; PETERSON, C. H.; GILBY, B. L.; MASLO, B.; OLDS, A. D.; WALKER, S. J.; LEON, J. X.; HUIJBERS, C. M.; WESTON, M. A.; TURRA, A.; HYNDES, G. A.; HOLT, R. A.; SCHOEMAN, D. S. Human threats to sandy beaches: A meta-analysis of ghost crabs illustrates global anthropogenic impacts. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 169, p. 56-73, 2016.

SCHLACHER, T. A.; SCHOEMAN, D. S.; JONES, A. R.; DUGAN, J. E.; HUBBARD, D. M.; DEFEQ, O.; PETERSON, C. H.; WESTON, M. A.; MASLO, B.; OLDS, A. D.; SCAPINI, F.; NEL, R.; HARRIS, L. R.; LUCREZI, S.; LASTRA, M.; HUIJBERS, C. M.; CONNOLLY, R. M. Metrics to assess ecological condition, change, and impacts in sandy beach ecosystems. **Journal of Environmental Management**, v. 144, p. 322-335, 2014.

SCHLACHER, T. A.; WESTON, M. A.; SCHOEMAN, D. S.; OLDS, A. D.; HUIJBERS, C. M.; CONNOLLY, R. M. Golden opportunities: a horizon scan to expand sandy beach ecology. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 157, p. 1-6, 2015.

SCHMERA, D.; J. PODANI. Comments on separating components of beta diversity. **Community Ecology**, v. 12, p. 153–160, 2011.

SCHULTZ, A. L.; MALCOLM, H. A.; FERRARI, R.; SMITH, S. D. Wave energy drives biotic patterns beyond the surf zone: Factors influencing abundance and occurrence of mobile fauna adjacent to subtropical beaches. **Regional Studies in Marine Science**, v. 25, p. 0100-467, 2019.

SHORT, A. D. Australian beach systems—nature and distribution. **Journal of Coastal Research**, v. 22, n. 1, p. 11-27, 2006.

SHORT, A. D.; JACKSON, D. W. T. Beach Morphodynamics. In: Shroder, J. F. (ed.) *Treatise on Geomorphology*, **San Diego: Academic Press**, p. 106-129, 2013.

SHORT, A. D.; WOODROFFE, C. D. **The Coast of Australia**, New York: Cambridge University Press, 2009.

SIMPSON, G. L. TEAM, R. C.; BATES, D. M.; OKSANEN, J.; SIMPSON, M. G. L. **Package ‘permute’**, 2019.

SMALL, C.; NICHOLLS, R. J. A global analysis of human settlement in coastal zones. **Journal of Coastal Research**, p. 584-599, 2003.

SIMPSON, N. T.; BYBEL, A. P.; WEBER, M. J.; PIERCE, C. L.; ROE, K. J. Factors associated with distributions of six fishes of greatest conservation need in streams in midwestern USA. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 31, n. 7, p. 1831-1846, 2021.

SPECZIÁR, A.; ÁRVA, D.; TÓTH, M.; MÓRA, A.; SCHMERA, D.; VÁRBÍRÓ, G.; ERŐS, T. Environmental and spatial drivers of beta diversity components of chironomid metacommunities in contrasting freshwater systems. **Hydrobiologia**, v. 819, n. 1, p. 123-143, 2018.

- SIVADAS, S. K.; INGOLE, B.; GANESAN, P.; SAUTYA, S.; NANAJKAR, M. Role of environmental heterogeneity in structuring the macrobenthic community in a tropical sandy beach, west coast of India. **Journal of Oceanography**, v. 68, n. 2, p. 295-305, 2012.
- SPECZIÁR, A.; ÁRVA, D.; TÓTH, M.; MÓRA, A.; SCHMERA, D.; VÁRBÍRÓ, G.; ERŐS, T. Environmental and spatial drivers of beta diversity components of chironomid metacommunities in contrasting freshwater systems. **Hydrobiologia**, v. 819, n. 1, p. 123-143, 2018.
- SOCOLAR, J. B.; GILROY, J. J.; KUNIN, W. E.; EDWARDS, D. P. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, 2016.
- SOUZA, A. D. S.; FURRIER, M. Caracterização geomorfológica e ocupação antrópica de zonas costeiras: o caso da ponta do seixas, litoral da paraíba-brasil. **Revista do Departamento de Geografia**, v. 30, p. 166-178, 2015.
- TAMME, R.; HIIESALU, I.; LAANISTO, L.; SZAVA-KOVATS, R.; PARTEL, M. Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 4, p. 796-801, 2010.
- TEICHERT, N.; LEPAGE, M.; CHEVILLOT, X.; LOBRY, J. Environmental drivers of taxonomic, functional and phylogenetic diversity (alpha, beta and gamma components) in estuarine fish communities. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 2, p. 406-417, 2018.
- The R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna. ISBN 3-900051-07-0.
- TODD, P. A.; HEERY, E. C.; LOKE, L. H.; THURSTAN, R. H.; KOTZE, D. J.; SWAN, C. Towards an urban marine ecology: characterizing the drivers, patterns and processes of marine ecosystems in coastal cities. **Oikos**, v. 128, n. 9, p. 1215-1242, 2019.
- VALENCIA-MÉNDEZ, O.; RODRÍGUEZ-ZARAGOZA, F. A.; CALDERON-AGUILERA, L. E.; DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ, O.; LÓPEZ-PÉREZ, A. Gamma-diversity partitioning of gobiid fishes (Teleostei: Gobiidae) ensemble along of Eastern

Tropical Pacific: Biological inventory, latitudinal variation and species turnover. **PloS One**, v. 13, n. 8, p. 0202863, 2018.

VAN LIER, J. R.; WILSON, S. K.; DEPCZYNSKI, M.; WENGER, L. N.; FULTON, C. J. Habitat connectivity and complexity underpin fish community structure across a seascape of tropical macroalgae meadows. **Landscape Ecology**, v. 33, n. 8, p. 1287-1300, 2018.

VARGAS-FONSECA, E.; OLDS, A. D.; GILBY, B. L.; CONNOLLY, R. M.; SCHOEMAND, S.; HUIJBERS, C. M.; HYNDES, G. A.; SCHLACHER, T. A. Combined effects of urbanization and connectivity on iconic coastal fishes. **Diversity and Distributions**, v. 22, n. 12, p. 1328-1341, 2016.

VASCONCELLOS, R. M.; SANTOS, J. N. S.; SILVA, M. A.; ARAÚJO, F. G. Efeito do grau de exposição às ondas sobre a comunidade de peixes juvenis em praias arenosas do Município do Rio de Janeiro, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 7, p. 171-178, 2007.

VILLÉGER, S.; GRENOUILLET, G.; BROSSE, S. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 671-681, 2013.

VITORINO, O. B. J.; FERNANDES, R.; AGOSTINHO, C. S.; PELICICE, F. M. Riverine networks constrain β -diversity patterns among fish assemblages in a large Neotropical river. **Freshwater Biology**, v. 61, p. 1733–1745, 2016.

VELOSO, V. G.; NEVES, G. Praias arenosas. In: PEREIRA, R. C.; SOARES-GOMES, A. (ed.) **Biologia Marinha**, Rio de Janeiro: Interciência, p. 339-360, 2006.

VELOSO, V. G.; SILVA, E. S.; CAETANO, C. H.; CARDOSO, R. S. Comparison between the macroinfauna of urbanized and protected beaches in Rio de Janeiro State, Brazil. **Biological Conservation**, v. 127, n. 4, p. 510-515, 2006.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

WAGNER, H. H.; WILDI, O.; EWALD, K. C. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. **Landscape Ecology**, v. 15, n. 3, p. 219-227, 2000.

WEISBERG, S. B.; WHALEN, R.; LOTRICH, V. A. Tidal and diurnal influence on food consumption of a salt marsh killifish *Fundulus heteroclitus*. **Marine Biology**, v. 61, n. 2, p. 243-246, 1981.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279-338, 1960.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, v. 21, n. 2-3, p. 213-251, 1972.

WICKHAM, H.; WICKHAM, M. H. Rcolorbrewer, I. **Package ‘scales’**, 2016.

WILLIAMS, B. G.; PILDITCH, C. A. The entrainment of persistent tidal rhythmicity in a filter-feeding bivalve using cycles of food availability. **Journal of Biological Rhythms**, v. 12, n. 2, p. 173-181, 1997.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279-338, 1960.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, v. 21, n. 2-3, p. 213-251, 1972.

WHITFIELD, A. K. The role of seagrass meadows, mangrove forests, salt marshes and reed beds as nursery areas and food sources for fishes in estuaries. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 27, n. 1, p. 75-110, 2017.

WOOTTON, R. J. Fish Ecology. **London, Blackie and Son Limited**, 1992.

WU, J.; LOUCKS, O. L. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. **The Quarterly Review of Biology**, v. 70, n. 4, p. 439-466, 1995.

Apêndice A: Espécies organizadas de acordo com suas famílias e tipos de praias em que foram amostradas, juntamente com a sua respectiva sigla.

FAMILIAS	ESPÉCIES	SIGLAS	TIPOS-ESTADOS PRAIAIS		
			TD	TM	WD
Achiridae	<i>Trinectes paulistanus</i> (Miranda Ribeiro, 1915)	TRPA			
Albulidae	<i>Albula vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	ALVU			
Atherinopsidae	<i>Atherinella blackburni</i> (Schultz, 1949)	ATBL			
	<i>Atherinella brasiliensis</i> (Quoy and Gaimard, 1825)	ATBR			
Carangidae	<i>Caranx latus</i> (Agassiz, 1831)	CALA			
	<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	CAHI			
	<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	SEVO			
	<i>Trachinotus carolinus</i> (Linnaeus, 1766)	TRCA			
	<i>Trachinotus falcatus</i> (Linnaeus, 1758)	TRFA			
	<i>Trachinotus goodie</i> (Jordan & Evermann, 1896)	TRGO			
	<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (Linnaeus, 1766)	CHCH			
	<i>Oligoplites saurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	OLSA			
Clupeidae	<i>Harengula clupeola</i> (Cuvier, 1829)	HACL			
	<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	OPOG			
Cynoglossidae	<i>Symphurus plagusia</i> (Bloch & Schneider, 1801)	SYPL			
Cyclopsettidae	<i>Citharichthys arenaceus</i> (Evermann & Marsh, 1900)	CIAR			
Diodontidae	<i>Cyclichthys antillarum</i> (Jordan & Rutter, 1897)	CYAN			
Engraulidae	<i>Anchoa hepsetus</i> (Linnaeus, 1758)	ANHE			
	<i>Anchoa lyolepis</i> (Evermann & Marsh, 1900)	ANLY			
	<i>Anchoa marinii</i> (Hildebrand, 1943)	ANMA			
	<i>Anchoa tricolor</i> (Spix & Agassiz, 1829)	ANTR			
	<i>Anchoviella brevirostris</i> (Günther, 1868)	ANBR			
	<i>Lycengraulis grossidens</i> (Spix & Agassiz, 1829)	LYGR			
Haemulidae	<i>Conodon nobilis</i> (Linnaeus, 1758)	CONO			
	<i>Haemulopsis corvinaeformis</i> (Steindachner, 1868)	HACO			
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i> (Ranzani, 1841)	HYUN			
Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i> (Cuvier, 1828)	LUAN			
Mugilidae	<i>Mugil curema</i> (Valenciennes, 1836)	MUCU			
	<i>Mugil liza</i> (Valenciennes, 1836)	MULI			
Polynemidae	<i>Polydactylus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	POVI			
Scianidae	<i>Menticirrhus americanus</i> (Linnaeus, 1758)	MEAM			
	<i>Menticirrhus littoralis</i> (Holbrook, 1847)	MELI			
	<i>Stellifer rastrifer</i> (Jordan, 1889)	STRA			
Tetraodontidae	<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linnaeus, 1766)	LALA			
	<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	SPTTE			
	<i>Sphoeroides tyleri</i> (Shipp, 1972)	SPTY			
Belonidae	<i>Strongylura timucu</i> (Walbaum, 1792)	STTI			
Centropomidae	<i>Centropomus parallelus</i> (Poey, 1860)	CEPA			
Clupeidae	<i>Rhinosardinia bahiensis</i> (Steindachner, 1879)	RHBA			
	<i>Lile piquitinga</i> (Schreiner & Miranda Ribeiro, 1903)	LIPI			
Cyclopsettidae	<i>Citharychthys macrops</i> (Dresel, 1885)	CIMA			

	<i>Citharychthys spilopterus</i> (Günther, 1862)	CISP		
Dactylopteridae	<i>Dactylopterus volitans</i> (Linnaeus, 1758)	DAVO		
Dactyloscopidae	<i>Dactyloscopus crossotus</i> (Starks, 1913)	DACR		
Diodontidae	<i>Chilomycterus spinosus spinosu</i> (Linnaeus, 1758)	CHSP		
Elopidae	<i>Elops saurus</i> (Linnaeus, 1766)	ELSA		
Engraulidae	<i>Anchovia clupeioides</i> (Swainson, 1839)	ANCL		
	<i>Anchoa januaria</i> (Steindachner, 1879)	ANJA		
	<i>Anchoiella lepidentostole</i> (Fowler, 1911)	ANLE		
Ephippidae	<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	CHFA		
Gerreidae	<i>Eucinostomus argenteus</i> (Baird & Girard, 1855)	EUAR		
	<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	EUGU		
	<i>Ulaema lefroyi</i> (Goode, 1874)	ULLE		
Gobiidae	<i>Ctenogobius boleosoma</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	CTBO		
Lutjanidae	<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	LUSY		
Mugilidae	<i>Mugil brevirostris</i> (Ribeiro, 1915)	MUBR		
Mullidae	<i>Pseudupeneus maculatus</i> (Bloch, 1793)	PSMA		
Scaridae	<i>Nicholsina usta</i> (Valenciennes, 1840)	NIUS		
Syngnathidae	<i>Cosmocampus elucens</i> (Poey, 1868)	COEL		
	<i>Syngnatus pelagicus</i> (Linnaeus, 1758)	SYPE		
Synodontidae	<i>Synodus foetens</i> (Linnaeus, 1766)	SYFO		
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides greeleyi</i> (Gilbert, 1900)	SPGR		
Ariidae	<i>Aspistor luniscutis</i> (Valenciennes, 1840)	ASLU		
	<i>Sciades herzbergii</i> (Bloch, 1794)	SCHE		
Carangidae	<i>Caranx lugubris</i> (Poey, 1860)	CALU		
Cyclopsettidae	<i>Etropus crossotus</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	ETCR		
Diodontidae	<i>Chilomycterus antennatus</i> (Cuvier, 1816)	CHAN		
Pristigasteridae	<i>Chirocentrodon bleekermanus</i> (Poey, 1867)	CHBL		
	<i>Pellona harroweri</i> (Fowler, 1917)	PEHA		
Scianidae	<i>Larimus breviceps</i> (Cuvier, 1830)	LABR		
	<i>Umbrina coroides</i> (Cuvier, 1830)	UMCO		
	<i>Stellifer naso</i> (Jordan, 1889)	STNA		
Mugilidae	<i>Mugil hospes</i> (Jordan & Culver, 1895)	MUHO		
Scianidae	<i>Stellifer brasiliensis</i> (Schultz, 1945)	STBR		
	<i>Stellifer stellifer</i> (Bloch, 1790)	STST		
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i> (Castelnau, 1855)	ACBA		
Achiridae	<i>Achirus lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	ACLI		
	<i>Gymnachirus nudus</i> (Kaup, 1858)	GYNU		
Batrachoididae	<i>Thalassophryne nattereri</i> (Steindachner, 1876)	THAN		
Carangidae	<i>Oligoplites palometa</i> (Cuvier, 1832)	OLPA		
Clupeidae	<i>Sardinella brasiliensis</i> (Steindachner, 1879)	SABR		
Cyclopsettidae	<i>Citharichthys cornotus</i> (Günther, 1880)	CICO		
Cynoglossidae	<i>Symphurus tessellatus</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	SYTE		
Eleotridae	<i>Erotelis smaragdus</i> (Valenciennes, 1837)	ERSM		
Engraulidae	<i>Cetengraulis edentulous</i> (Cuvier, 1829)	CEED		
Fistulariidae	<i>Fistularia tabacaria</i> (Linnaeus, 1758)	FITA		
Gerreidae	<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)	DIRH		
	<i>Eugerres brasilianus</i> (Cuvier, 1830)	EUBR		
	<i>Eucinostomos melanopterus</i> (Bleeker, 1863)	EUME		

Gobiidae	<i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes, 1837)	BASO		
	<i>Ctenogobius smaragdus</i> (Valenciennes, 1837)	CTSM		
	<i>Ctenogobius stigmaticus</i> (Poey, 1860)	CTST		
	<i>Gobionellus stomatus</i> (Starks, 1913)	GOST		
Lutjanidae	<i>Lutjanus cyanopterus</i> (Cuvier, 1828)	LUCY		
	<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	LUGR		
Mugilidae	<i>Mugil curvidens</i> (Valenciennes, 1836)	MUCU		
	<i>Mugil incilis</i> (Hancock, 1830)	UIN		
Ophichthidae	<i>Myrichthys ocelatus</i> (Lesueur, 1825)	MYOC		
Scianidae	<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)	BAOC		
Scombridae	<i>Scomberomorus brasiliensis</i> (Collete, Russo & Zavala-Camim, 1978)	SCBR		
Serranidae	<i>Epinephelus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)	EPAD		
	<i>Serranus flaviventris</i> (Cuvier, 1829)	SEFL		
	<i>Serranus phoebe</i> (Poey, 1851)	SEPH		
Syngnathidae	<i>Pseudophallus mindii</i> (Meek & Hildebrand, 1923)	PSMI		
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	SPSP		
Achiridae	<i>Achirus declivis</i> (Chabanaud, 1940)	ACDE		
Belonidae	<i>Strongylura marina</i> (Walbaum, 1792)	STMA		
Bothidae	<i>Bothus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)	BOOC		
Cyclopsettidae	<i>Syacium micrurum</i> (Ranzani, 1842)	SYMI		
Haemulidae	<i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch, 1791)	ANSU		
	<i>Anisotremus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	ANVI		
	<i>Haemulon aurolineatum</i> (Cuvier, 1830)	HAAU		
	<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	HAFL		
	<i>Genyatremus luteus</i> (Bloch, 1790)	GELU		
	<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)	HAPA		
	<i>Haemulon plumieri</i> (Lacepède, 1801)	HAPL		
	<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	HAST		
	<i>Orthopristis ruber</i> (Cuvier, 1830)	ORRU		
Lutjanidae	<i>Lutjanus alexandrei</i> (Moura & Lindeman, 2007)	LUAL		
Scianidae	<i>Odontoscion dentex</i> (Cuvier, 1830)	ODDE		
Scorpaenidae	<i>Scorpaena plumieri</i> (Bloch, 1789)	SCPL		
Serranidae	<i>Alphestes afer</i> (Bloch, 1793)	ALAF		
Sparidae	<i>Calamus penna</i> (Valenciennes, 1830)	CAPE		
Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i> (Edwards, 1771)	SPBA		
Syngnathidae	<i>Microphis lineatus</i> (Kaup, 1856)	MILI		
Triglidae	<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch, 1793)	PRPU		
Ariidae	<i>Bagre bagre</i> (Linnaeus, 1766)	BABA		
	<i>Bagre marinus</i> (Mitchill, 1815)	BAMA		
	<i>Sciades parkeri</i> (Traill, 1832)	SCPA		
Centropomidae	<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	CEUN		
Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i> (Bloch, 1792)	DOMA		
Engraulidae	<i>Anchoa spinifera</i> (Valenciennes, 1848)	ANSP		
Pristigasteridae	<i>Odontognathus mucronatus</i> (Lacepède, 1800)	ODMU		
Scianidae	<i>Isopisthus parvipinnis</i> (Cuvier, 1830)	ISPA		
	<i>Nebris microps</i> (Cuvier, 1830)	NEMI		
	<i>Ophioscion punctatissimus</i> (Meek & Hildebrand, 1925)	OPPU		

	<i>Stellifer microps</i> (Steindachner, 1864)	STMI			
Trichiuridae	<i>Trichiurus lepturus</i> (Linnaeus, 1758)	TRLE			
TOTAL			95	93	62

