



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR – LABOMAR**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS**

**LEONARDO MESQUITA PINTO**

**PADRÕES DE DIVERSIDADE ESPAÇO-TEMPORAL DA ASSEMBLEIA DE PEIXES  
ESTUARINOS DA COSTA SEMIÁRIDA BRASILEIRA: EFEITOS DA INFLUÊNCIA  
MARINHA EM DIFERENTES ESCALAS**

**FORTALEZA**

**2023**

LEONARDO MESQUITA PINTO

PADRÕES DE DIVERSIDADE ESPAÇO-TEMPORAL DA ASSEMBLEIA DE PEIXES  
ESTUARINOS DA COSTA SEMIÁRIDA BRASILEIRA: EFEITOS DA INFLUÊNCIA  
MARINHA EM DIFERENTES ESCALAS

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, do Instituto de Ciências do Mar, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Utilização e manejo de ecossistemas marinhos e estuarinos.

Orientador: Dr. Jorge Iván Sánchez Botero  
Coorientador: Dr. Carlos Alberto Sousa Rodrigues Filho

**FORTALEZA**

**2023**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Sistema de Bibliotecas

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

P728p Pinto, Leonardo Mesquita.  
Padrões de diversidade espaço-temporal da assembleia de peixes estuarinos da Costa Semiárida brasileira : efeitos da influência marinha em diferentes escalas / Leonardo Mesquita Pinto. – 2023.  
98 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2023.

Orientação: Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero.

Coorientação: Prof. Dr. Carlos Alberto Rodrigues Sousa Filho.

1. ictiofauna. 2. estuários. 3. ecologia de comunidades. 4. diversidade. I. Título.

CDD 551.46

---

LEONARDO MESQUITA PINTO

PADRÕES DE DIVERSIDADE ESPAÇO-TEMPORAL DA ASSEMBLEIA DE PEIXES  
ESTUARINOS DA COSTA SEMIÁRIDA BRASILEIRA: EFEITOS DA INFLUÊNCIA  
MARINHA EM DIFERENTES ESCALAS

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, do Instituto de Ciências do Mar, da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Utilização e manejo de ecossistemas marinhos e estuarinos.

Aprovada em: \_\_\_/\_\_\_/\_\_\_

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero (Orientador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira  
Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR)

---

Prof. Dr. Fabrício Beggiato Baccaro  
Universidade Federal do Amazonas (UFAM)

---

Prof. Dr. Henrique Manuel Roque Nogueira Cabral  
Institut National de Recherche en Agriculture, Alimentation et Environnement (INRAE)

---

Prof. Dr. José Luís Costa Novaes  
Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA)

## AGRADECIMENTOS

Esta tese de doutorado não foi fruto apenas do meu próprio trabalho individual, mas sim resulta também de um conjunto de esforços de várias outras pessoas. Além disso, o apoio institucional é fundamental para que se possa fazer ciência, em qualquer lugar e especialmente em um país como o Brasil. O fazer científico é um empreendimento coletivo, que para mim desperta o melhor do espírito colaborativo que a espécie humana usou para sobreviver e evoluir ao longo de milhões de anos de evolução. Dessa maneira, deixo aqui meus agradecimentos:

À FUNCAP, pelo apoio financeiro da bolsa de auxílio a pesquisa que foi essencial para a minha continuidade no doutorado.

Ao CNPq, que através do projeto “Pesquisas ecológicas em assembleias de peixes de estuários hipersalinos do Nordeste brasileiro” financiou custos com as atividades de campo.

Ao professor Jorge Iván Sánchez Botero por toda a excelente orientação, participando de todas as etapas desde pôr o pé na lama até a etapa final de escrita, e por toda a motivação e confiança que me foram destinadas nesse processo.

Ao Dr. Carlos Alberto Sousa Rodrigues Filho, por ter coorientado esse trabalho e servido de guia através do terreno fascinante (porém um pouco espinhoso) da estatística.

A todos os membros da banca, pela disponibilidade em contribuir com a construção desse trabalho.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Aquática e Conservação da UFC, por todos os bons momentos passados em laboratório e em campo: Ronaldo Gurgel, Gabriela Valentim, Grazielly Matias, Francisco Marques, Amanda, e todos os demais.

Às professoras Danielle Sequeira Garcez e Rozane Valente Marins pelo suporte no Laboratório de Ecologia Pesqueira (LEP) e Laboratório de Biogeoquímica Costeira (LBC), respectivamente.

À Mariany Sousa Cavalcante, por toda ajuda e pelo tempo tentando decifrar as idiosincrasias de uma máquina de espectrofotômetro, que foram fundamentais para as análises de clorofila-a.

Aos pescadores Raimundo e Andreomar por terem ajudado nas coletas e nos guiado através dos caminhos dos estuários.

Finalmente e não menos importante, aos meus pais e à minha família por todo o apoio ao longo de toda a minha vida.

## RESUMO

Estuários são ecossistemas transicionais e seu funcionamento é condicionado por influências marinhas e dulcícolas. O balanço da interação entre esses dois ambientes resulta em um grande dinamismo no tempo e no espaço. Essa fluutuabilidade é tida como o principal aspecto que molda as assembleias de organismos estuarinos. Índices de diversidade taxonômica alfa e beta descrevem a estrutura da comunidade e apresentam respostas sobre os processos ecológicos que estruturam as assembleias. Agregar a dimensão funcional em análises de diversidade permite a incorporação de atributos que influenciam diretamente o funcionamento dos ecossistemas, oferecendo uma perspectiva complementar às abordagens taxonômicas convencionais. O presente trabalho investiga como diferentes condições ambientais influenciam os padrões de diversidade taxonômica e funcional espaço-temporal das assembleias de peixes estuarinos. No capítulo 1, foram amostrados seis estuários da Costa Semiárida Brasileira com distintos níveis de influência marinha: Aracatimirim, Aracatiaçu, Curu, Pacoti, Malcozinhado e Choró. A hipótese desse capítulo é de que o nível de influência marinha a nível de estuário exerce efeito sobre a composição e diversidade beta espaço-temporal das assembleias de peixes. Os resultados mostraram um efeito significativo da influência marinha nos padrões de composição e diversidade, com maior magnitude na dimensão taxonômica. Estuários com maior nível de influência marinha apresentam menores valores de diversidade beta temporal, condicionados por um ambiente mais estável ao longo do tempo. Os resultados deste estudo demonstram os possíveis efeitos que processos de marinização podem causar nos padrões de diversidade espaço-temporal de assembleias de peixes estuarinos em zonas semiáridas. O capítulo 2 se concentra em uma escala de análise mais refinada, intraestuarina, e tem como objetivo avaliar como os padrões de diversidade são influenciados pela distância em relação ao mar adjacente. Foi utilizada uma abordagem com dados de composição, índices de diversidade alfa (espacial) e diversidade beta (temporal). Espera-se que a relação entre a distância do mar adjacente e as duas facetas da diversidade (alfa e beta) sejam opostas. Pontos mais próximos do mar teriam uma maior  $\alpha$ -diversidade por conta de variáveis ambientais mais favoráveis e proximidade do pool de espécies marinhas. Por outro lado, pontos mais distantes do mar apresentariam uma maior  $\beta$ -diversidade em função de maior variabilidade temporal nas suas condições ambientais. Para tal foram amostradas variáveis abióticas e a assembleia de peixes em dois estuários da Costa Semiárida brasileira. Em contraste ao esperado, a  $\alpha$ -diversidade foi maior em pontos mais distantes do mar, possivelmente pelas condições mais propícias para a colonização e

sobrevivência de peixes juvenis, que representam a maior parte da assembleia estudada. A  $\beta$ -diversidade temporal se mostrou maior em pontos mais à montante, mas esse efeito só foi detectado na dimensão taxonômica. Esses resultados destacam assim a importância das zonas estuarinas mais internas para a geração e manutenção da biodiversidade de peixes e do funcionamento dos ecossistemas estuarinos do semiárido. Considerar os fatores ambientais que levam a mudanças nos padrões de diversidade espaço-temporal de peixes estuarinos é fundamental para planejar ações de conservação da ictiofauna.

**Palavras-chave:** diversidade beta, diversidade alfa, ecologia funcional, ecossistema costeiro

## ABSTRACT

Estuaries are transitional ecosystems and their functioning is conditioned by marine and freshwater influences. The balance of interaction between these two environments results in great dynamism in time and space. This buoyancy is considered to be the main aspect that shapes the assemblages of estuarine organisms. Alpha and beta taxonomic diversity indices describe community structure and provide answers about the ecological processes that structure assemblages. Adding the functional dimension in diversity analyzes allows the incorporation of attributes that directly influence the functioning of ecosystems, offering a complementary perspective to conventional taxonomic approaches. The present work investigates how different environmental conditions influence the patterns of taxonomic and spatiotemporal functional diversity of estuarine fish assemblages. In Chapter 1, six estuaries of the Brazilian Semi-Arid Coast with different levels of marine influence were sampled: Aracatimirim, Aracatiçu, Curu, Pacoti, Malcozinhado and Choró. The hypothesis of this chapter is that the level of marine influence at the estuary level has an effect on the spatio-temporal composition and beta diversity of fish assemblages. The results showed a significant effect of marine influence on composition and diversity patterns, with greater magnitude in the taxonomic dimension. Estuaries with a higher level of marine influence have lower temporal beta diversity values, conditioned by a more stable environment over time. The results of this study demonstrate the possible effects that marinization processes can have on patterns of spatiotemporal diversity of estuarine fish assemblages in semi-arid zones. Chapter 2 focuses on a more refined scale of analysis, intraestuarine, and aims to assess how diversity patterns are influenced by distance from the adjacent sea. An approach with composition data, alpha (spatial) and beta (temporal) diversity indices was used. The relationship between the distance from the adjacent sea and the two facets of diversity (alpha and beta) is expected to be opposite. Points closer to the sea would have

greater  $\alpha$ -diversity due to more favorable environmental variables and proximity to the pool of marine species. On the other hand, points farther from the sea would present greater  $\beta$ -diversity due to greater temporal variability in their environmental conditions. For this purpose, abiotic variables and fish assemblage were sampled in two estuaries of the Brazilian Semi-Arid Coast. Contrary to expectations,  $\alpha$ -diversity was higher at points farther from the sea, possibly due to more favorable conditions for the colonization and survival of juvenile fish, which represent most of the studied assemblage. Temporal  $\beta$ -diversity was higher at points further upstream, but this effect was only detected in the taxonomic dimension. This study highlights the importance of the innermost estuarine zones for the generation and maintenance of fish biodiversity and the functioning of estuarine ecosystems in the semi-arid region. Considering the environmental factors that lead to changes in the patterns of spatiotemporal diversity of estuarine fish is essential to plan conservation actions for the ichthyofauna.

**Keywords:** beta diversity, alpha diversity, functional ecology, coastal ecosystem

# SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	11
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	16
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	17
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	20
2.1 <i>Objetivo geral</i> .....	20
2.2 <i>Objetivos específicos</i> .....	20
<b>3. METODOLOGIA</b> .....	20
3.1 <i>Amostragem</i> .....	20
3.2 <i>Análise de dados</i> .....	23
3.2.1 <i>Dados funcionais da ictiofauna</i> .....	23
3.2.2 <i>Composição taxonômica e funcional da ictiofauna</i> .....	24
3.2.3 <i>Beta diversidade</i> .....	25
<b>4. RESULTADOS</b> .....	26
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	35
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	40
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	54
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	56
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	58
2.1 <i>Objetivo geral</i> .....	58
2.2 <i>Objetivos específicos</i> .....	58
<b>3. METODOLOGIA</b> .....	58
3.1 <i>Área de estudo e amostragem</i> .....	58
3.2 <i>Análise dos dados</i> .....	60
3.2.1 <i>Dados funcionais</i> .....	61
3.2.2 <i>Estimativas de diversidade taxonômica e funcional</i> .....	61
3.2.3 <i>Análises estatísticas</i> .....	63
<b>4. RESULTADOS</b> .....	64
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	75
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	79
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	85
<b>APÊNDICE A – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS USADAS PARA ATRIBUTOS ECOMORFOLÓGICOS</b> .....	86
<b>APÊNDICE B – LISTA DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS</b> .....	87
<b>APÊNDICE C – VALORES DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS CATEGÓRICOS POR ESPÉCIE</b> .....	90
<b>APÊNDICE D - VALORES DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS NUMÉRICOS POR</b>	

ESPÉCIE .....	93
APÊNDICE E – LISTA DE ESPÉCIES COM NOMES CIENTÍFICOS E ABREVIACÕES	96

## INTRODUÇÃO GERAL

Os estuários são ecossistemas costeiros altamente dinâmicos e complexos, caracterizados por uma variedade de fatores físicos, químicos e biológicos. Suas características ambientais apresentam um dinamismo natural resultante de um balanço entre influências marinhas e dulcícolas (BARLETTA; LIMA, 2019; WHITFIELD, 2005). A dinâmica das condições ambientais estuarinas muda ao longo do espaço e do tempo, ensejando assim repostas biológicas em diferentes escalas. Do ponto de vista espacial, diferenças no alcance das marés ao longo do gradiente estuarino geram diferentes condições ambientais, influenciando fatores como salinidade, turbidez e tempo de residência da água (ATTRILL, 2002). Do ponto de vista temporal, a variação no aporte de água doce ao longo do ano gera diferentes condições hidrodinâmicas e incorre em diversos efeitos, como maior ou menor diluição da salinidade da água do mar e entrada de sedimentos e nutrientes no ecossistema estuarino (WHITFIELD, 2015). A variação nas condições ambientais ao longo do espaço e do tempo, portanto, seleciona espécies com tolerâncias e afinidades diferentes, gerando padrões de diversidade distintos (WHITFIELD, 2021). Em função dessas características, assembleias de organismos estuarinos configuram um ótimo modelo para testar a importância de variações ambientais na determinação dos padrões de diversidade espaço-temporal.

Os estuários localizados na costa semiárida brasileira, condicionados pelas condições climáticas da região (pouco volume de precipitação e altas taxas de evaporação), juntamente com fatores antrópicos, como elevado número de barramentos em suas bacias, possuem uma série de características distintivas. São sistemas rasos com uma alta preponderância de influência marinha em função do baixo influxo de água doce (SOARES et al., 2021). Podem apresentar sazonalmente características hipersalinas (salinidade  $> 37$ ), que estão associadas a um alto tempo de residência da água e o surgimento de gradientes invertidos de salinidade, ou seja, um aumento da concentração de sal no sentido jusante-montante (SCHETTINI; VALLE-LEVINSON; TRUCCOLO, 2017). Cenários de mudanças climáticas preveem um panorama de temperaturas mais elevadas, escassez de chuvas e ocorrência mais frequente de eventos extremos de seca (MARENGO; TORRES; ALVES, 2017). Essas condições podem ocasionar em maior penetração das marés ao longo do gradiente espacial estuarino (PASQUAUD et al., 2012) e fazer com que a salinidade desses ambientes varie menos ao longo do tempo (HALLETT et al., 2018). Tais mudanças nas suas características ambientais trazem efeitos também para os padrões de diversidade espaço-temporal das assembleias biológicas nesses ecossistemas. Diante disso, se torna importante entender quais os efeitos da variação da

influência marinha nos padrões de biodiversidade desses ecossistemas. Com isso, será possível fornecer um modelo sobre possíveis efeitos das mudanças climáticas nesses ecossistemas e assim subsidiar ações de adaptação e mitigação desses impactos.

A biodiversidade pode ser entendida de diferentes perspectivas, incluindo a dimensão taxonômica, que se refere à variedade de espécies, e a dimensão funcional, que se refere à variedade de funções ecológicas desempenhadas por diferentes espécies. A dimensão funcional é importante porque diferentes espécies desempenham diferentes funções ecológicas em um ecossistema (VILLÉGER et al., 2017). Por outro lado, a dimensão taxonômica também é importante, uma vez que a riqueza de espécies em uma comunidade pode afetar positivamente a sua estabilidade e funcionamento, através de mecanismos como o aumento de redundância funcional e a diminuição da sensibilidade aos distúrbios ambientais (LOREAU; MAZANCOURT, 2013). Estudos que analisam simultaneamente essas duas dimensões são fundamentais para compreender como a biodiversidade contribui para o funcionamento dos ecossistemas e para a provisionamento dos serviços ecossistêmicos.

A diversidade de assembleias biológicas pode ser quantificada e analisada de várias maneiras. Os índices de diversidade alfa ( $\alpha$ ) descrevem a estrutura da comunidade, avaliando propriedades fundamentais como riqueza e uniformidade e se configuram como um indicador comum de diversidade biológica (JOST, 2006). Porém, a diversidade beta, que se refere à variação de espécies entre diferentes comunidades, também é crucial para entender a dinâmica ecológica. As estimativas de diversidade beta ( $\beta$ ) usam índices de dissimilaridade para inferir sobre a variação na composição de espécies entre diferentes locais ou momentos no tempo (ANDERSON et al., 2011). Por isso, é crucial incluir tanto a diversidade alfa quanto a diversidade beta em estudos de ecologia de comunidades. Isso permite uma compreensão mais completa da biodiversidade e sua relação com o funcionamento dos ecossistemas e as pressões antrópicas.

Os processos ecológicos e interações entre as espécies variam de acordo com a escala temporal e espacial (CHAVE, 2013). Assim os resultados dos estudos em ecologia de comunidades são relativos e dependem estreitamente da escala de análise utilizada (VELLEND, 2010). De fato, a análise de padrões de biodiversidade em diferentes escalas é crucial para entender como a diversidade biológica varia ao longo do espaço e do tempo e compreender quais os processos ecológicos a engendram. A partir disso, se torna possível fazer previsões sobre como essas variações podem afetar a distribuição das espécies e a saúde dos ecossistemas (SOARES et al., 2019; TILMAN, 2004).

Os padrões de diversidade das assembleias de peixes estuarinos são condicionados por

uma série de fatores ambientais. A salinidade é entendida como uma das principais variáveis responsáveis pela estrutura da diversidade de organismos estuarinos (WHITFIELD, 2021). Porém, diversos estudos apontam para as respostas que a distribuição da ictiofauna estuarina apresenta em função de diferentes variáveis ambientais, como: clorofila-a, granulometria, turbidez e temperatura (DA SILVA LIMA; DE ARAÚJO SOUTO BADÚ; PESSANHA, 2020; FRANÇA; COSTA; CABRAL, 2011; PAEZ et al., 2018). Entretanto, grande parte desse conhecimento se baseia em sistemas de alto influxo e ainda pouco dos padrões de diversidade em estuários da costa semiárida foi descrito (MEDEIROS et al., 2016; SOARES et al., 2021). Além disso, boa parte dessas informações foca somente em aspectos taxonômicos. Historicamente, esta dimensão foi sempre mais explorada do que a faceta funcional da biodiversidade (VILLÉGER et al., 2017). Assim, descrever os padrões de diversidade em suas dimensões taxonômicas e funcionais e entender sua relação com os fatores ambientais se torna de fundamental relevância. Com isso, será possível compreender os fatores que causam variabilidade na biodiversidade da ictiofauna em estuários da costa semiárida e inferir se essa dinâmica pode ter efeitos a nível de funcionamento de ecossistema.

Ecossistemas estuarinos são responsáveis por uma série de processos ecológicos complexos e importantes para o suporte de diversas espécies e contribuem para o provisionamento de diversos serviços ecossistêmicos para a sociedade (BOEREMA; MEIRE, 2017). Funcionam como um berçário para o pool regional de espécies, incluindo algumas com grande importância pesqueira e comercial (SALES et al., 2016). Na costa brasileira, ambientes estuarinos também sustentam uma atividade de pesca de pequena escala importante para a subsistência de comunidades humanas locais. No entanto, esses ecossistemas estão cada vez mais ameaçados pelos impactos das mudanças climáticas e pelas atividades antrópicas (BARLETTA; LIMA, 2019). Assim, entender a dinâmica das assembleias de peixes estuarinos em resposta a diferentes fatores ambientais é fundamental para desenvolver estratégias de gestão e conservação em meio a esse cenário de crescentes impactos.

O objetivo desse estudo foi analisar os padrões de diversidade-espaco temporal da assembleia de peixes estuarinos em diferentes escalas. Para lançar luz sobre vários aspectos da biodiversidade, foi utilizada uma abordagem que agregou análises de composição e índices de alfa e beta diversidade em suas dimensões taxonômicas e funcionais. No primeiro capítulo, foi estudada a relação entre o nível de influência marinha (indicado pela salinidade) na escala do estuário e a composição e  $\beta$ -diversidade da assembleia de peixes. No segundo capítulo, foi usada uma escala de análise mais refinada, a nível de pontos dentro do estuário para investigar o efeito da distância em relação ao mar na composição,  $\alpha$ -diversidade espacial e  $\beta$ -temporal da

ictiofauna estuarina.

## REFERÊNCIAS

- ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19–28, 2011.
- ATTRILL, M. J. A testable linear model for diversity trends in estuaries. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, n. 2, p. 262–269, mar. 2002.
- BARLETTA, M.; LIMA, A. R. A. Systematic Review of Fish Ecology and Anthropogenic Impacts in South American Estuaries: Setting Priorities for Ecosystem Conservation. **Frontiers in Marine Science**, v. 6, p. 237, 9 maio 2019.
- BOEREMA, A.; MEIRE, P. Management for estuarine ecosystem services: A review. **Ecological Engineering**, v. 98, p. 172–182, 1 jan. 2017.
- CHAVE, J. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? **Ecology Letters**, v. 16, p. 4–16, maio 2013.
- DA SILVA LIMA, C. S.; DE ARAÚJO SOUTO BADÚ, M. L.; PESSANHA, A. L. M. Response of estuarine fish assemblages to an atypical climatic event in northeastern Brazil. **Regional Studies in Marine Science**, v. 35, p. 101121, 1 mar. 2020.
- FRANÇA, S.; COSTA, M. J.; CABRAL, H. N. Inter- and intra-estuarine fish assemblage variability patterns along the Portuguese coast. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 91, n. 2, p. 262–271, jan. 2011.
- HALLETT, C. S. et al. Observed and predicted impacts of climate change on the estuaries of south-western Australia, a Mediterranean climate region. **Regional Environmental Change**, v. 18, n. 5, p. 1357–1373, jun. 2018.
- JOST, L. Entropy and diversity. **Oikos**, v. 113, n. 2, p. 363–375, 2006.
- LOREAU, M.; MAZANCOURT, C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. **Ecology Letters**, v. 16, n. s1, p. 106–115, 2013.
- MARENCO, J. A.; TORRES, R. R.; ALVES, L. M. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, n. 3–4, p. 1189–1200, ago. 2017.
- MEDEIROS, C. R. et al. Tropical Estuarine Macrobenthic Communities Are Structured by Turnover Rather than Nestedness. **PLOS ONE**, v. 11, n. 9, p. e0161082, 1 set. 2016.
- PAEZ, Y. C. et al. Sediment granulometry and salinity drive spatial and seasonal variability of an estuarine demersal fish assemblage dominated by juvenile fish. **Estuarine Coastal and**

**Shelf Science**, v. 212, p. 241–252, 15 nov. 2018.

PASQUAUD, S. et al. Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 104–105, p. 46–53, jun. 2012.

SALES, N. S. et al. Dependence of juvenile reef fishes on semi-arid hypersaline estuary microhabitats as nurseries. **Journal of Fish Biology**, v. 89, n. 1, p. 661–679, 2016.

SCHETTINI, C. A. F.; VALLE-LEVINSON, A.; TRUCCOLO, E. C. Circulation and transport in short, low-inflow estuaries under anthropogenic stresses. **Regional Studies in Marine Science**, v. 10, p. 52–64, 1 fev. 2017.

SOARES, C. J. R. S. et al. Patterns of species diversity in different spatial scales and spatial heterogeneity on beta diversity. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, p. 9–16, 11 nov. 2019.

SOARES, M. O. et al. Challenges and perspectives for the Brazilian semi-arid coast under global environmental changes. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 267–278, jul. 2021.

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 30, p. 10854–10861, 27 jul. 2004.

VELLEND, M. Conceptual Synthesis in Community Ecology. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 2, p. 183–206, jun. 2010.

VILLÉGER, S. et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. **Aquatic Sciences**, v. 79, n. 4, p. 783–801, 1 out. 2017.

WHITFIELD, A. K. Why are there so few freshwater fish species in most estuaries? **Journal of Fish Biology**, v. 86, n. 4, p. 1227–1250, abr. 2015.

WHITFIELD, A. K. Estuaries – how challenging are these constantly changing aquatic environments for associated fish species? **Environmental Biology of Fishes**, v. 104, n. 4, p. 517–528, 1 abr. 2021.

## CAPÍTULO 1

### **Influência marinha nos padrões de diversidade espaço-temporal da assembleia de peixes estuarinos da Costa Semiárida brasileira**

#### **RESUMO**

As características ambientais de ecossistemas estuarinos são determinadas por um balanço de influências marinhas e dulcícolas. Os gradientes ambientais gerados nesses ecossistemas variam no espaço e no tempo, agindo como fatores de estruturação da biota.

O objetivo deste estudo foi entender como diferentes níveis de influência marinha determinam os padrões de diversidade espaço-temporal das assembleias de peixes estuarinos na costa semiárida brasileira. Para isso, foi usada uma abordagem integrada englobando as dimensões taxonômicas e funcionais da biodiversidade de peixes amostrada em seis estuários com diferentes níveis de influência marinha. A salinidade média foi usada com indicador do nível de influência marinha de cada estuário. A composição foi representada a partir de PCoA e sua variação espacial e temporal acessada a partir de estimativas de diversidade- $\beta$ . Análises de PERMANOVA foram realizadas para testar o efeito da influência marinha na composição taxonômica e funcional. Modelos lineares generalizados foram utilizados para testar o efeito da influência marinha na diversidade- $\beta$  espacial e temporal. Estuários com maior nível de influência marinha apresentaram maior abundância de espécies de origem marinha, composição funcional distinta e menores valores de diversidade- $\beta$  no tempo. A menor variação ambiental em estuários com maior influência marinha promove uma maior estabilidade, que resulta em uma composição de espécies mais homogênea no tempo. A diversidade- $\beta$  espacial não sofreu efeito da influência marinha, indicando que outros fatores devem ser responsáveis pela variação da diversidade no espaço. Os resultados deste estudo demonstram os possíveis efeitos que processos de marinização podem causar nos padrões de diversidade espaço-temporal de assembleias de peixes estuarinos em zonas semiáridas.

**Palavras-chave:** diversidade beta, ecossistema costeiro, mudanças climáticas

#### **ABSTRACT**

The environmental characteristics of estuarine ecosystems are determined by a balance of marine and freshwater influences. The environmental gradients generated in these ecosystems vary in space and time, acting as biota structuring factors. The aim of this study was to

understand how different levels of marine influence determine patterns of spatiotemporal diversity of estuarine fish assemblages on the Brazilian semi-arid coast. For this, an integrated approach encompassing the taxonomic and functional dimensions of fish biodiversity sampled in six estuaries with different levels of marine influence was used. The average salinity was used as an indicator of the level of marine influence of each estuary. The composition was represented from PCoA and its spatial and temporal variation accessed from  $\beta$ -diversity estimates. PERMANOVA analyzes were performed to test the effect of marine influence on taxonomic and functional composition. Generalized linear models were used to test the effect of marine influence on spatial and temporal  $\beta$ -diversity. Estuaries with a higher level of marine influence had a higher abundance of species of marine origin, distinct functional composition and lower values of  $\beta$ -diversity over time. Lower environmental variation in estuaries with greater marine influence promotes greater stability, which results in a more homogeneous species composition over time. Spatial  $\beta$ -diversity was not affected by marine influence, indicating that other factors must be responsible for variation in diversity in space. The results of this study demonstrate the possible effects that marinization processes can have on patterns of spatiotemporal diversity of estuarine fish assemblages in semi-arid zones.

**Key-words:** beta diversity, coastal ecosystem, climate change

## 1. INTRODUÇÃO

A composição de assembleias biológicas pode se estruturar em resposta a fatores ambientais determinísticos (VELLEND, 2010). Essas respostas se dão tanto entre locais (gradiente espacial) e no mesmo local ao longo do tempo (gradiente temporal). A diversidade- $\beta$  é uma maneira de quantificar a dinâmica ecológica e se refere à variação de espécies entre diferentes comunidades (ANDERSON et al., 2011). Estimativas de diversidade- $\beta$  usam índices de dissimilaridade que permitem a comparação entre a composição de espécies entre diferentes pontos no espaço e no tempo. Assim, variações nas assembleias podem ser investigadas através desses índices, que levam em consideração tanto aspectos taxonômicos como funcionais da diversidade (CARDOSO et al., 2014). A incorporação do aspecto funcional permite agregar atributos das espécies que influenciam diretamente o funcionamento dos ecossistemas (VILLÉGER et al., 2017). Uma abordagem integrada entre essas diferentes dimensões permite um melhor entendimento das causas e efeitos relacionados aos padrões espaço-temporais de biodiversidade (BREJÃO et al., 2021). A importância dos fatores que explicam a diversidade-

$\beta$  podem mudar de acordo com o gradiente analisado, espaço ou tempo (ROLLINSON et al., 2021). Entretanto, ainda existe uma grande escassez de estudos que avaliem mecanisticamente como ocorrem variações espaço-temporais na composição de espécies nos mais variados ecossistemas do mundo (KHATTAR et al., 2021).

Estuários são ambientes transicionais altamente complexos, dinâmicos e produtivos que se situam na interface entre ambiente marinho e dulcícola. O funcionamento da maioria dos processos estuarinos depende de um dinamismo natural que resulta de um balanço de influências entre esses dois ambientes (BARLETTA; LIMA, 2019; WHITFIELD, 2005). Essa interação gera gradientes que influenciam as características ambientais e, conseqüentemente, as bióticas (e.g. composição de espécies), em diversas escalas espaço-temporais (FRANÇA; COSTA; CABRAL, 2011; PAEZ et al., 2018; WHITFIELD, 2021). Em função dessas características, assembleias de organismos estuarinos configuram um ótimo modelo para testar a importância de variações ambientais nos padrões de diversidade espaço-temporal.

O termo marinização descreve o processo pelo qual as águas marinhas penetram mais a montante da bacia (PASQUAUD et al., 2012). Ocorre por conta da diminuição do aporte de água doce, seja por conta de redução da precipitação ou gestão dos recursos hídricos para fins antrópicos (PASQUAUD et al., 2012) e aumento do nível do mar (SOARES et al., 2021). Em função do menor aporte fluvial e mistura entre duas massas d'água diferentes, um aumento dessa da influência marinha tende a gerar gradientes ambientais mais estáveis ao longo do espaço e do tempo (MIRÓ et al., 2020). O aumento do nível de influência marinha nos estuários é um processo que vem sendo constatado em diversos ecossistemas ao redor do mundo (HALLETT et al., 2018; VALESINI et al., 2017). Assim, é possível supor que modificações nos níveis de influência marinha dos estuários acarretem em efeitos nos padrões de diversidade.

Os estuários localizados na Costa Semiárida brasileira, em função da baixa precipitação e alto nível de barramentos em suas bacias, apresentam uma preponderância da influência marinha (SCHETTINI; VALLE-LEVINSON; TRUCCOLO, 2017). Esse fator faz com que esses sistemas apresentem frequentemente gradientes invertidos e hipersalinidade (BARROSO; BECKER; MELO, 2016; SCHETTINI; VALLE-LEVINSON; TRUCCOLO, 2017). Somando-se a isto, previsões de mudanças climáticas para a região apontam para um panorama com maiores temperaturas e escassez de chuvas, com a ocorrência cada vez mais frequente de eventos extremos de seca (MARENGO; TORRES; ALVES, 2017). Diante dos fatores apresentados, pode-se inferir que a tendência é que os estuários dessa região sejam cada vez mais influenciados pelas condições do ambiente marinho adjacente. Assim, se torna importante entender como a influência marinha afeta os padrões de biodiversidade, de maneira a fornecer

um modelo sobre possíveis efeitos das mudanças climáticas nesses ecossistemas.

O conhecimento sobre padrões de diversidade de organismos estuarinos na costa semiárida brasileira é ainda povoado de muitas lacunas (SOARES et al., 2021). Inexistem estudos que possam indicar como esses padrões podem ser influenciados por fenômenos de marinização, que tendem a se tornar mais comuns na região por conta de mudanças climáticas. O nível com que o ambiente marinho exerce influência nos ecossistemas estuarinos condiciona uma série de gradientes no tempo e no espaço. Maiores valores dessa variável geram condições ambientais mais homogêneas no espaço e mais estáveis no tempo, que podem ter efeito nos padrões de diversidade. Além disso, os estudos que tratam de marinização se concentram nas dimensões taxonômicas da biodiversidade (PASQUAUD et al., 2012; VALESINI et al., 2017). Assim, uma abordagem que agregue também a dimensão funcional permite inferir sobre como mudanças de espécies podem se traduzir em mudanças no funcionamento do ecossistema.

O objetivo do presente trabalho foi caracterizar o nível de influência marinha, indicado pelas variações de salinidade, em seis estuários na costa Semiárida Brasileira e entender como essa variável afeta os padrões de diversidade (taxonômica e funcional) espaço-temporal das assembleias de peixes. Para isso, serão testadas as hipóteses de que o nível de influência marinha exerce um efeito sobre a (1) composição e (2) variação da diversidade espaço-temporal taxonômica e funcional. As previsões são de que em estuários com maior influência marinha serão encontradas assembleias com maior ocorrência de espécies de origem marinha e uma menor diversidade- $\beta$  ao longo do tempo e do espaço.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 *Objetivo geral*

- Caracterizar os níveis de influência marinha indicado pelas variações de salinidade em seis estuários na costa Semiárida Brasileira e entender como essa variável afeta os padrões de diversidade (taxonômica e funcional) espaço-temporal das assembleias de peixes.

### 2.2 *Objetivos específicos*

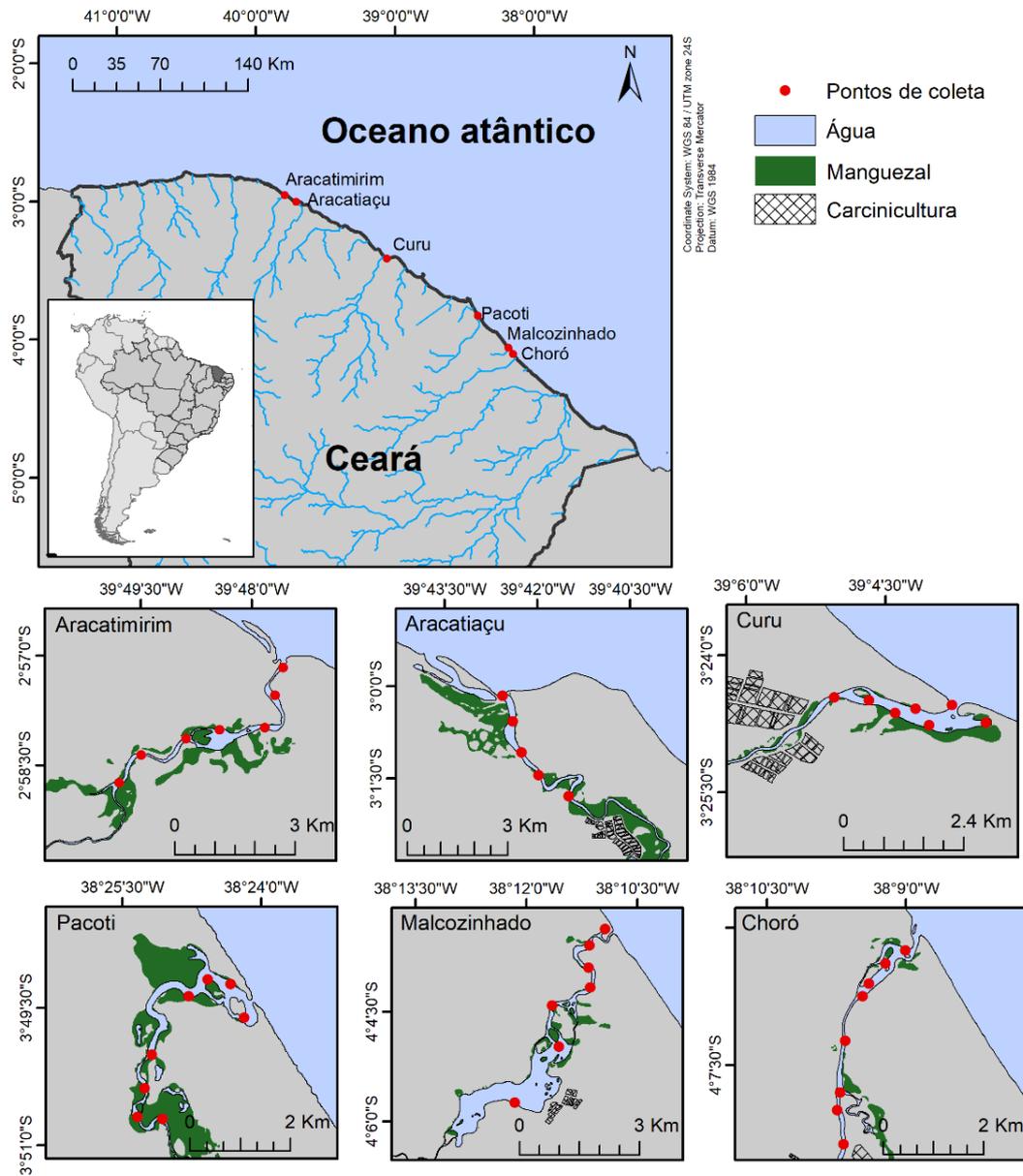
- Testar o efeito da influência marinha na composição taxonômica e funcional da assembleia de peixes.
- Analisar o efeito da influência marinha nos valores de diversidade- $\beta$  espacial das assembleias de peixes.
- Analisar o efeito da influência marinha nos valores de diversidade- $\beta$  temporal das assembleias de peixes.

## 3. METODOLOGIA

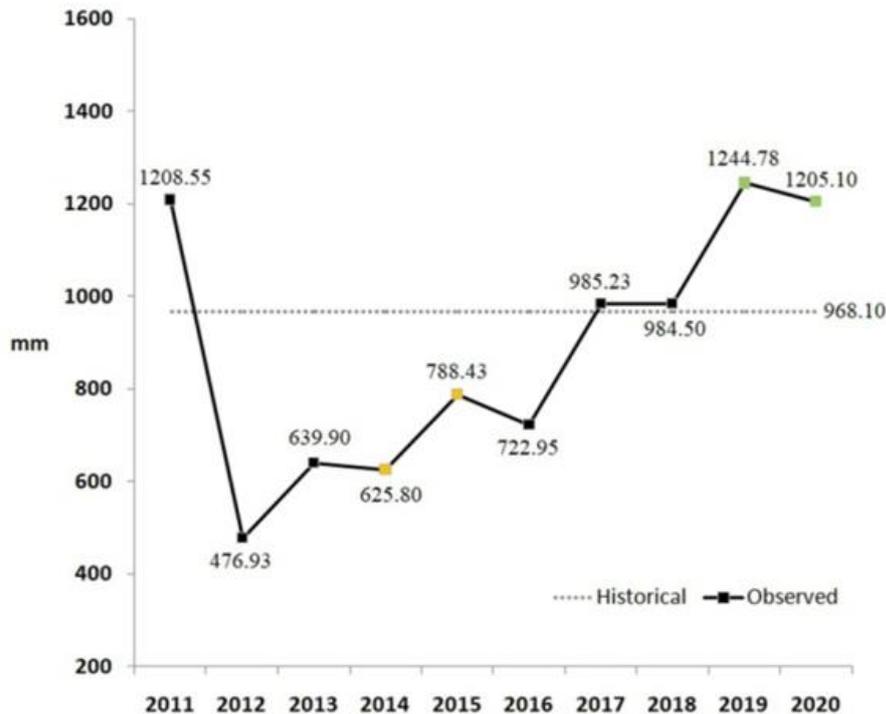
### 3.1 *Amostragem*

Assembleias de peixes foram amostradas em seis estuários da Costa Semiárida Brasileira. Foram realizadas de cinco a sete campanhas em cada estuário, em intervalos bimestrais abrangendo dois períodos com condições meteorológicas distintas. Foram coletados entre cinco e oito pontos por campanha em cada estuário (Figura 1). Os estuários dos rios Choró, Curu e Pacoti foram amostrados em 2014/2015 (Choró: 08/2014 a 08/2015; Curu: 11/2014 a 08/2015; Pacoti: 12/2014 a 09/2015). Esse primeiro período coincide com a ocorrência da seca prologada de maior intensidade na região desde os anos 1960 (MARENGO et al., 2017). Os estuários dos rios Malcozinhado, Aracatimirim e Aracatiaçu foram amostrados em 2019/2020 (Aracatiaçu: 03/2019 a 12/2019; Aracatimirim: 03/2019 a 12/2019; Mal Cozinhado: 01/2019 a 02/2020). Nesse segundo período foram registradas condições de precipitação acima da média histórica da região (Figura 2)

**Figura 1—Localização dos estuários na costa semiárida brasileira e pontos de coleta onde foram realizadas as amostragens de ictiofauna e salinidade**



**Figura 2 – Totalidades pluviométricas anuais (mm) na região mostrando o déficit hídrico de 2012 a 2016 (pontos amarelos) com valores abaixo da média e os anos com chuvas acima da média (pontos verdes).**



As capturas dos peixes foram realizadas de maneira padronizada utilizando rede de arrasto de praia de 25 m de comprimento, 2 m de altura e 12 mm de malha (dois lances de arrastos por ponto) e tarrafa de 3 m de altura com 25 mm de malha (20 a 30 minutos por ponto e contabilizados o número de arremessos). Os arrastos foram realizados em profundidades entre 0.3 m e 1.5 m, enquanto a amostragem com tarrafas foi realizada em áreas com maior amplitude de profundidade, entre 1.0 m e 3.5 m. Cada arrasto percorreu em torno de 200 m<sup>2</sup> de área de acordo com a equação:  $A = D \times L$ , onde A é a área, D é a distância da margem (10 m) e L é o comprimento da rede efetivamente utilizado (20 m). Cada arremesso de tarrafa corresponde aproximadamente a uma área de 10 m<sup>2</sup>, considerando a área circular de abertura da rede ( $\pi \cdot r^2$ ). O número de indivíduos e a biomassa em gramas de cada espécie foram divididos pela área amostrada por cada ferramenta. Em função da distinta seletividade dos aparelhos quanto às espécies e aos tamanhos dos indivíduos capturados, procurou-se reunir os dados padronizados provenientes das duas ferramentas e gerar unidades de biomassa (g/100 m<sup>2</sup>).

Todas as coletas foram realizadas em maré vazante (2.0 a 0.0) e maré enchente (0.0 a

2.0), compreendendo sempre horários diurnos (07:00 h a 17:00 h), e autorizadas pelo ICMBio/SISBio (Licenças: nº43014, 64269). Os peixes coletados foram condicionados em sacos plásticos em isopor com gelo e posteriormente fixados em formol 10%. Após 48h foram preservados em álcool 70% no Laboratório de Ecologia Aquática e Conservação (LEAC) da Universidade Federal do Ceará, as espécies tiveram suas identidades taxonômicas confirmadas segundo literatura especializada.

Em todas as campanhas foram realizadas medições de salinidade com um refratômetro em cada ponto de coleta. Embora o nível de influência marinha em um estuário tem relação com características como: regime de marés, ondas, características geomorfológicas e vazão fluvial (MIRÓ et al., 2020; PELAGE et al., 2021; SCHETTINI; VALLE-LEVINSON; TRUCCOLO, 2017), ele pode ser indicado pela variação da salinidade. Assim, o nível de influência marinha de cada estuário foi considerado como a média de todas as salinidades obtidas em cada estuário.

### 3.2 *Análise de dados*

Para atingir os objetivos relacionados à caracterização funcional da ictiofauna foram obtidas informações qualitativas e quantitativas sobre os atributos das espécies. O efeito do nível de influência marinha na composição taxonômica e funcional da assembleia de peixes foi testado através de uma PERMANOVA. Para quantificar a variação na composição das assembleias estimativas de diversidade- $\beta$  taxonômica (espacial e temporal) foram obtidas usando o índice de Jaccard adaptado para dados de abundância (CARDOSO; RIGAL; CARVALHO, 2015). Posteriormente esses valores foram inseridos em GLMs usando a influência marinha como variável preditora. Toda a análise de dados foi feita usando o software R 4.2.0 (pacotes específicos estão citados em cada uma das subseções) (R CORE TEAM, 2022).

#### 3.2.1 *Dados funcionais da ictiofauna*

Para caracterizar as espécies de peixes do ponto de vista funcional, foi utilizado um conjunto de atributos qualitativos e quantitativos. Os atributos qualitativos usados foram: guilda trófica (Detri: detritívoras, Plank: planctívoras, Herb: herbívoras, Invert: invertívora, Macro: macrocarnívoras e Oniv: onívoras), posição na coluna d'água (Bent: bentônicas, Nect: nectônicas e NectBent: nectobentônicas), mobilidade (MO: móvel e SE: secundária) e guilda de uso estuarino (MS: marinhas visitantes, MM: marinhas migrantes, ES: estuarinas, DI: diádromas e FW: dulcícolas), seguindo a classificação de Potter et al. (2015). Essas informações

foram compiladas a partir do FishBase (FROESE; PAULY, 2022) e da literatura disponível para as espécies de peixes, em ecossistemas estuarinos e com tamanhos semelhantes aos coletados. Como atributos quantitativos, foram selecionadas 15 características morfológicas relacionadas às funções de aquisição de alimento, locomoção e uso do hábitat. Para compor os atributos, primeiramente foram obtidas massa corpórea e medidas morfométricas de um a cinco indivíduos por espécie (APÊNDICE A). Em seguida, essas medidas foram combinadas em fórmulas para compor os atributos (APÊNDICE B). O conjunto de atributos selecionado reflete características das espécies relacionadas às suas adaptações para sobrevivência no ambiente estuarino e associa-se diretamente com o papel que cada uma representa a nível de ecossistema (APÊNDICE B). O táxon *Mugil sp.* foi tratado como uma espécie à parte devido seu tamanho diminuto (comprimento-padrão <40 mm), o que impossibilitou sua identificação em nível de espécie. Os valores dos atributos qualitativos por espécie se encontram disponíveis no Apêndice C, os quantitativos no Apêndice D.

### 3.2.2 Composição taxonômica e funcional da ictiofauna

A composição taxonômica e funcional das assembleias de peixes foi representada a partir de Análise de Coordenadas Principais (PCoA). A composição taxonômica foi obtida através da matriz campanha x espécies e a funcional a partir de uma matriz de *community weighted mean* (CWM). A CWM foi obtida levando em consideração a abundância relativa das espécies e os valores de seus atributos (LAVOREL et al., 2008), assim, para cada ponto coletado são associados os valores médios de cada atributo. Para gerar o espaço multidimensional foram considerados os dados de cada ponto de coleta de todas as campanhas. Ou seja, cada ponto na PCoA representará uma campanha em um estuário. As abundâncias das espécies foram padronizadas e foi usada a métrica de *bray-curtis* para calcular as distâncias no caso da matriz taxonômica e para a funcional, usou-se a distância euclidiana. Para identificar no espaço multivariado onde cada espécie ou atributo era mais abundante, foi usada a função *envfit* do pacote *vegan* (DIXON, 2003). O efeito do nível de influência marinha na composição taxonômica e funcional da assembleia foi testado a partir de uma PERMANOVA.

### 3.2.3 *Beta diversidade*

Para estimar as medidas de diversidade- $\beta$  taxonômica (espacial e temporal), foi usada a abordagem primeiramente desenvolvida por Podani & Schmera (2011) e Carvalho et al. (2012) e posteriormente expandida por Podani et al. (2013) para lidar com dissimilaridade de dados de abundância. A diversidade- $\beta$  total leva em consideração toda a variação, mas pode ser decomposta em suas frações de substituição (substituição de espécies) e diferença de riquezas/diferença de abundâncias (perda ou ganho de espécies/abundâncias) (CARVALHO; CARDOSO; GOMES, 2012; PODANI; RICOTTA; SCHMERA, 2013; PODANI; SCHMERA, 2011). Todas as estimativas foram realizadas usando o pacote *BAT* (CARDOSO; RIGAL; CARVALHO, 2015).

Para as estimativas de diversidade- $\beta$  funcional (espacial e temporal), primeiramente o espaço funcional ocupado por todas as espécies foi representado a partir da metodologia de hipervolumes n-dimensionais com densidade de kernel (CARVALHO; CARDOSO, 2020; MAMMOLA; CARDOSO, 2020). Os hipervolumes existem dentro de um espaço compreendido por n eixos independentes e são definidos como uma porção desse espaço, ou seja, uma forma geométrica n-dimensional (BLONDER, 2018). Para representar o espaço funcional ocupado por um conjunto de espécies, cada dimensão n representa, portanto, um atributo, e cada espécie corresponde a um hipervolume diferente. As assembleias são representadas a partir da soma dos hipervolumes ocupados pelas espécies, ponderados pela abundância das mesmas. A qualidade do hiperespaço funcional foi acessada através da relação entre uma matriz de distâncias inicial e as distâncias no hiperespaço (MAIRE et al., 2015). Para calcular a diversidade- $\beta$  funcional total é considerada a diferenciação total entre dois hipervolumes, ou seja, a soma das frações exclusivas de espaço que pertencem a cada uma das assembleias (CARVALHO; CARDOSO, 2020). A decomposição do componente de substituição é feita a partir da quantificação da substituição de espaço entre hipervolumes e diferença de abundâncias através do ganho/perda de espaço de cada um dos hipervolumes (MAMMOLA; CARDOSO, 2020).

A unidade amostral das análises de diversidade- $\beta$  espacial (taxonômica e funcional) foi considerada como a média das comparações par a par entre todos os pontos de uma coleta em um estuário. Assim, para cada mês de coleta, foi associado um valor de diversidade- $\beta$  espacial, que representa a dissimilaridade média de composição por campanha. Por conta da diferença

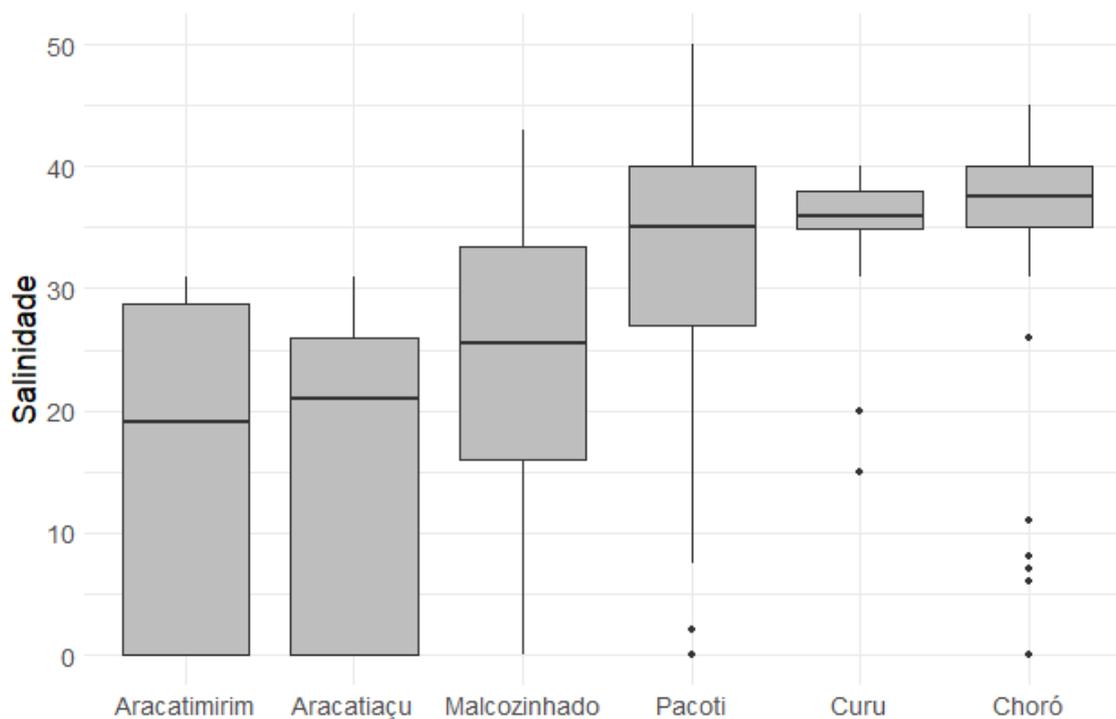
no número de pontos de coleta de peixes entre estuários, foi aplicado uma rarefação, de modo a padronizar o número de pontos de coleta de peixes usados nas estimativas. Assim, se baseando no número mínimo de pontos de coleta de peixes (5 pontos no estuário do rio Aracatiaçu), as estimativas para outros estuários se basearam na diversidade- $\beta$  média obtida considerando todas as combinações geradas a partir do número de pontos de coleta de peixes no estuário e o número mínimo de pontos coletados. Para as estimativas de diversidade- $\beta$  temporal (taxonômica e funcional) foi empregada uma abordagem direcional (ANDERSON et al., 2011). Assim, foram realizadas comparações direcionais entre as diferentes coletas de peixes em cada estuário. Cada uma dessas comparações foi usada como unidade amostral para as análises temporais.

Para explorar o efeito da influência marinha, todos os valores de diversidade- $\beta$  obtidos (espacial e temporal) foram inseridos como variável resposta em modelos lineares generalizados (GLMs). Essa categoria de modelos representa uma alternativa mais flexível em relação a regressão linear clássica, quando os seus pressupostos podem ser satisfeitos (ZUUR et al., 2009). Para estimar a magnitude do efeito foi calculado o  $r^2$  dos modelos (proporção da variância). Testes de uniformidade, sobredispersão e detecção de outliers foram realizados para verificar se os pressupostos da análise estavam sendo supridos com funções do pacote *DHARMA* (HARTIG, 2021).

#### 4. RESULTADOS

Os valores de salinidade média obtidos em cada estuário foram, em ordem crescente: Aracatimirim (14.5), Aracatiaçu (15.7), Malcozinhado (25.5), Pacoti (32.0), Curu (35.0) e Choró (33.6). Estuários com maior influência marinha apresentam maior variação espaço-temporal da salinidade (Figura 3). Os estuários dos rios Choró, Curu e Pacoti, amostrados durante um período de estiagem prolongada, apresentaram uma menor variação espaço-temporal da salinidade (Figura 3). Além disso, nesses sistemas também foram registrados com maior frequência a ocorrência de gradientes invertidos e hipersalinidade: no Choró em Novembro/2014 (salinidade = 42), Janeiro/2015 (salinidade = 43) e Agosto/2015 (salinidade = 43), Curu em Novembro/2014 (salinidade = 40) e Pacoti em Dezembro/2014 (salinidade = 50) e Fevereiro/2015 (salinidade = 47). Entre os estuários coletados sob condições pluviométricas mais favoráveis, apenas o Malcozinhado apresentou condições hipersalinas (salinidade = 43) em uma das campanhas (Dezembro/2020). Nos estuários dos rios Aracatimirim e Aracatiaçu, em duas campanhas esses sistemas registraram salinidades nulas em toda a sua extensão longitudinal, Março/2019 no Aracatimirim e Maio/2019 no Aracatiaçu.

**Figura 3 - Boxplots mostrando a distribuição da variação da salinidade em seis estuários localizados na costa semiárida brasileira. Os pontos indicam valores considerados como outliers em cada um dos estuários.**



Um total de 110 espécies de peixes foi coletado, abrangendo 48 famílias e 22 ordens. As ordens mais especiosas foram Perciformes, Clupeiformes e Pleuronectiformes. As famílias mais representativas em número de espécies foram Gerreidae, Gobiidae, Carangidae, Engraulidae e Lutjanidae. A riqueza média de espécies foi maior em estuários com maior influência marinha, que apresentaram hipersalinidade em pelo menos uma campanha de amostragem: Choró ( $46.2 \pm 4.3$  espécies por campanha, 78 total), Pacoti ( $44.5 \pm 4.7$ ; 70), Curu ( $38.4 \pm 4.2$ ; 63) e Malcozinhado ( $36.6 \pm 7.1$ ; 74). Os menores valores de riqueza foram registrados nos estuários dos rios Aracatimirim ( $32.6 \pm 2.8$ ; 61 total) e Aracatiaçu ( $26.8 \pm 7.0$ ; 54).

Cerca de 70% de toda a abundância total, considerando todos os estuários, foi composta por nove espécies, em ordem decrescente de representatividade: *Mugil curema*, *Sphoeroides testudineus*, *Eucinostomus argenteus*, *Atherinella brasiliensis*, *Lile piquitinga*, *Centropomus*

*undecimalis*, *Diapterus auratus*, *Gobionellus oceanicus* e *Cathorops spxii*. A maior parte da abundância foi composta por espécies marinho migrantes (58.0%) e estuarinas (36.5%). Espécies diádromas, marinho-visitantes e dulcícolas representam uma menor parcela, totalizando 4.36%, 0.93% e 2% da biomassa coletada, respectivamente. A composição por guilda trófica foi, em ordem decrescente de representatividade de abundância: invertívoros (36.9%), detritívoros (29.5%), onívoros (17.4%), macrocarnívoros (9.88%), planctívoros (5.82%) e herbívoros (0.47%). Espécies nectônicas e nectobentônicas representam 46.6% e 45% respectivamente, da abundância amostrada, enquanto bentônicas apenas 8.39%.

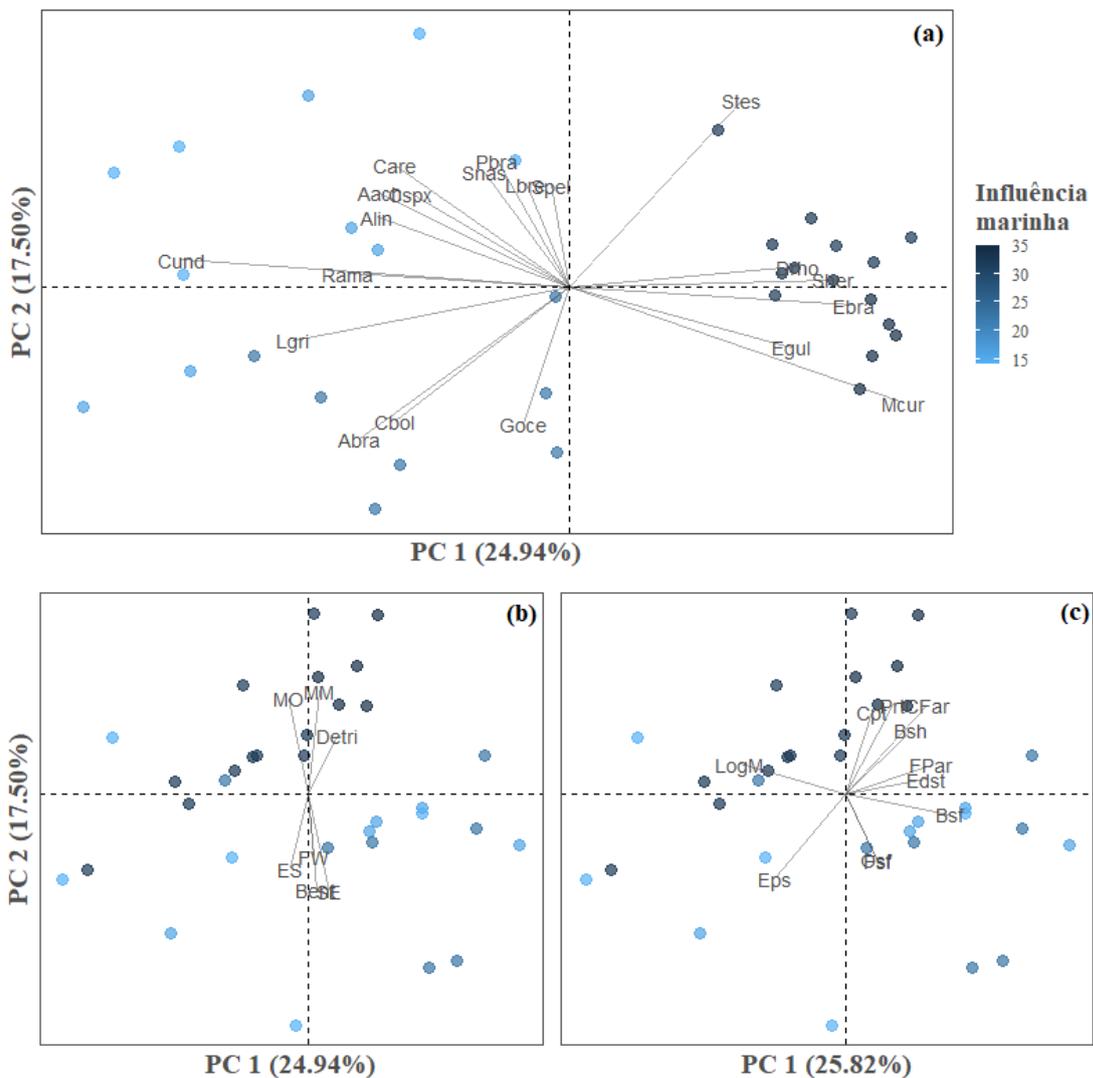
A PCoA gerada a partir dos dados composição taxonômica sugere um padrão de distinção de acordo com o nível de influência marinha (Figura 4). Os pontos correspondentes a uma maior influência marinha aparecem agregados no espaço multivariado (Figura 4-a). Por outro lado, pontos relacionados a uma menor influência marinha se encontram mais dispersos, sugerindo uma maior variação na composição de espécies. Em termos de composição funcional, a separação entre estuários com distintos níveis de influência marinha foi menor (Figura 4-b e c). Ainda assim, é possível notar uma menor dispersão dos pontos associados a maiores valores dessa variável, principalmente ao longo do segundo eixo da PCoA.

Com a análise de *envfit*, utilizando a composição taxonômica, foi possível identificar dois grupos de espécies de peixes característicos de estuários com diferentes níveis de influência marinha. As principais espécies indicadoras de maior influência marinha foram: *Sphoeroides testudineus*, *Mugil curema*, *Eucinostomus gula*, *Eugerres brasiliensis*, *Diapterus rhombeus* e *Sciades herzbergii*. Por outro lado, as espécies mais correlacionadas com uma menor influência marinha foram: *Centropomus undecimalis*, *Lutjanus alexandrei*, *Rhinostomus amazonicus*, *Atherinella brasiliensis*, *Achirus lineatus*, *Achirus achirus*, *Citharichthys arenaceus*, *Ctenogobius boleosoma*, *Cathorops spixii*, *Stellifer nasus*, *Gobionellus oceanicus*, *Paralichthys brasiliensis* e *Larimus breviceps*.

Na análise de *envfit* usando a composição funcional, foram registrados 8 atributos correlacionados com um maior nível de influência marinha e dez com uma menor intensidade dessa variável. O maior nível de influência marinha está correlacionado com os atributos: móveis, marinhas migrantes, marinho oportunistas e dieta detritívora. Além disso, são espécies com maior tamanho (LogM), comprimento da protusão bucal (Prt), maior índice de formato transversal do corpo (Bsh), maior tração do pedúnculo caudal (Cpt) e de aspecto da caudal (Cfar). Por outro lado, uma menor influência marinha está correlacionada a atributos como sedentarismo, hábitos bentônicos e espécies estuarinas e dulcícolas. Do ponto de vista ecomorfológico, a composição das assembleias nessas condições apresenta maiores valores do

índice de forma da cavidade oral (Osf), olhos posicionados na região superior da cabeça (maior Eps), maior relação entre superfície das nadadeiras e o tamanho do corpo (Fsf), maior índice de área transversa do corpo (Bsf), maior tamanho do olho (Edst) e maior índice de aspecto da peitoral (Fpar).

**Figura 4 – Análise de Coordenadas Principais (PCoA) de composição taxonômica (a) e composição funcional, com atributos categóricos (b) e numéricos (c) da ictiofauna de seis estuários da região semiárida do Brasil. As abreviaturas indicam o nome científico das espécies de peixes (a) e dos atributos categóricos (b) e numéricos (c) (referências para os nomes completos disponíveis nos Apêndice E para espécies, Apêndice B para atributos numéricos e Apêndice C para atributos categóricos).**



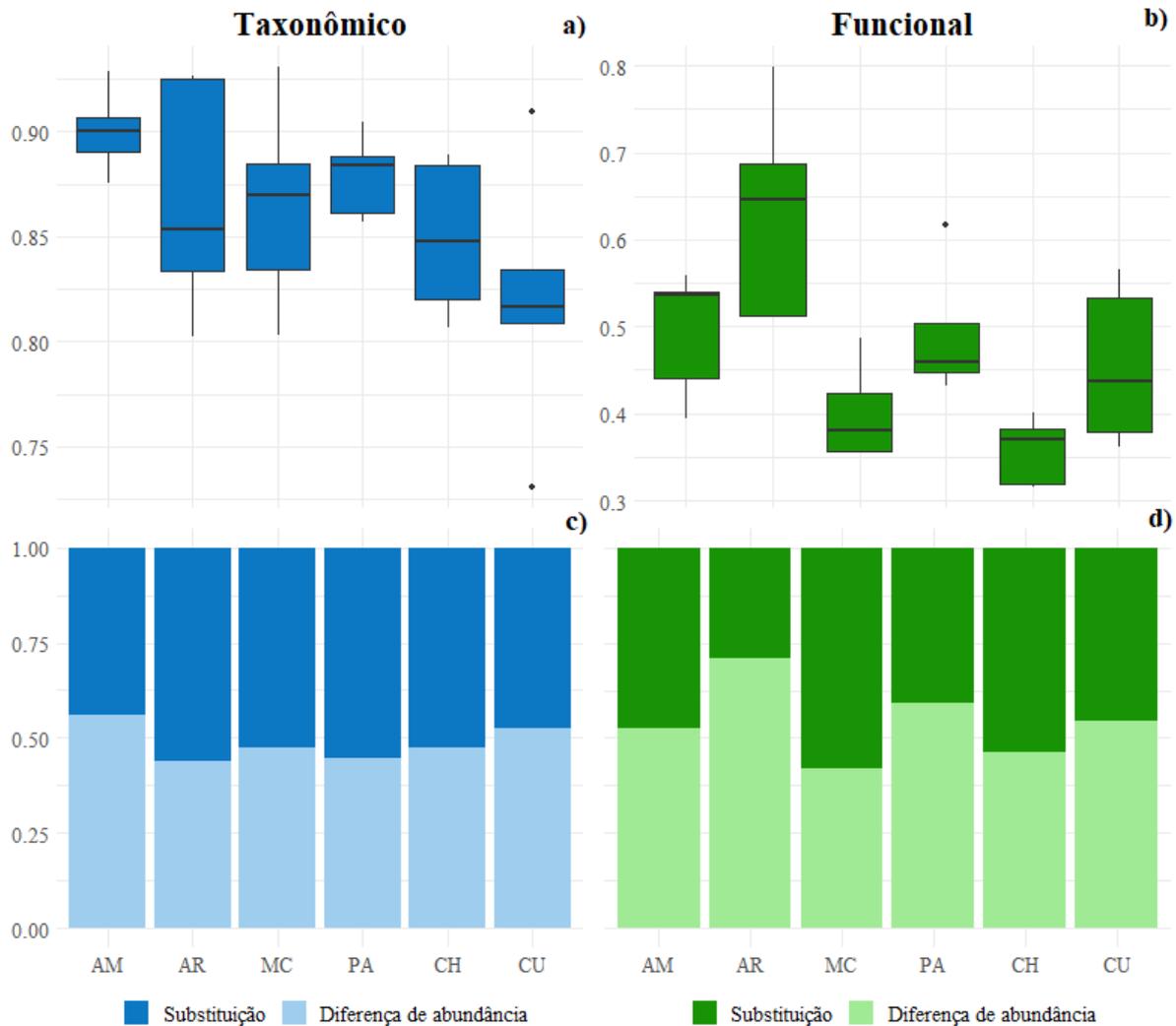
O teste de PERMANOVA indicou que o nível de influência marinha teve efeito significativo sobre a composição taxonômica e funcional das assembleias. A magnitude do efeito da variável explicativa foi maior no caso da diversidade taxonômica ( $r^2 = 0.21$ ) do que na funcional ( $r^2 = 0.15$ ) (Tabela 1).

**Tabela 1 – Resultados da análise de PERMANOVA realizada entre composição taxonômica (a) e funcional (b) e influência marinha.**

Modelo	GL	$r^2$	Pseudo-F	p (perm)
<b>a)</b> composição taxonômica~influência marinha	1	0.2198	8.4518	<b>0.001</b>
Residual	30	0.7802		
<b>b)</b> composição funcional~influência marinha	1	0.1504	5.3095	<b>0.001</b>
Residual	30	0.8496		

Os valores de diversidade -  $\beta$  espacial foram maiores para dimensão taxonômica ( $0.86 \pm 0.05$ ) do que na funcional ( $0.47 \pm 0.11$ ) (Figura 5-a-b). O menor valor de diversidade- $\beta$  taxonômica foi encontrado no Curu ( $0.73$  em Março/2015), enquanto que o Aracatimirim e Malcozinhado registraram o valor máximo (ambos com  $0.93$  em Agosto/2019 e Janeiro/2019, respectivamente). Do ponto de vista funcional, o menor valor de diversidade-  $\beta$  foi obtido no Choró ( $0.31$  em Março/2015), enquanto que o Aracatiaçu registrou o maior valor ( $0.80$  em Agosto/2019). Embora relativamente equitativas, as contribuições dos componentes da diversidade-  $\beta$  espacial foram diferentes nas dimensões taxonômica e funcional (Figura 5 c-d). Enquanto na primeira, o componente de substituição foi mais preponderante (média =  $0.51 \pm 0.04$ ), no caso da segunda, a diferença de abundâncias foi o mecanismo mais importante (média =  $0.54 \pm 0.10$ ). O maior valor de contribuição da substituição taxonômica foi registrado no Aracatiaçu ( $0.74$  em Maio/2019), enquanto que o menor valor no Aracatimirim ( $0.34$  em Março/2019). O componente de diferença de abundâncias funcional foi maior no Aracatimirim ( $0.87$  em Dezembro/2019). O estuário do rio Malcozinhado registrou o menor valor desse componente ( $0.27$  em Maio/2019).

**Figura 5 – Distribuição dos valores de diversidade- $\beta$  espacial taxonômica (a) e funcional (b) e contribuição relativa dos seus componentes de substituição e diferença de abundâncias (c: taxonômico; d: funcional) para cada estuário (AM: Aracatimirim; AR: Aracatiaçu, MC: Malcozinhado, PA: Pacoti, CH: Choró, CU: Curu).**



A diversidade- $\beta$  temporal apresentou maiores valores na dimensão taxonômica do que na funcional (Figura 6 a-b). Do ponto de vista taxonômico, o estuário do rio Aracatiaçu apresentou a maior média ( $0.75 \pm 0.06$ ), enquanto que o Curu registrou a menor ( $0.57 \pm 0.09$ ). Sob o aspecto funcional, a maior média foi encontrada no Aracatiaçu ( $0.26 \pm 0.06$ ). Os estuários do Curu e Pacoti apresentaram o menor valor médio de diversidade- $\beta$  funcional temporal ( $0.20 \pm 0.03$ ). Quanto aos componentes da diversidade- $\beta$  temporal, substituição teve a maior média de contribuição, tanto na dimensão taxonômica ( $0.64 \pm 0.14$ ), como funcional ( $0.65 \pm 0.05$ )

(Figura 6 c-d). Sob o aspecto taxonômico, a maior média de contribuição do componente de substituição foi no Pacoti ( $0.82 \pm 0.14$ ). Estuários do rio Pacoti e Malcozinhado apresentaram os maiores valores médios de contribuição de substituição funcional ( $0.71 \pm 0.16$  e  $0.72 \pm 0.19$ , respectivamente). A média do componente diferença de abundâncias foi maior no estuário do Curu ( $0.55 \pm 0.22$ ), considerando a dimensão taxonômica. Do ponto de vista funcional o maior valor médio de contribuição desse componente foi encontrado no estuário Aracatiaçu ( $0.41 \pm 0.18$ ).

**Figura 6 – Distribuição dos valores de diversidade- $\beta$  temporal taxonômica (a) e funcional (b) e contribuição relativa dos seus componentes de substituição e diferença de abundâncias (c: taxonômico; d: funcional) para cada estuário (AM: Aracatimirim; AR: Aracatiaçu, MC: Malcozinhado, PA: Pacoti, CH: Choró, CU: Curu).**



Os modelos utilizando diversidade- $\beta$  taxonômica espacial como variável resposta mostraram que a influência marinha não foi significativa para explicar a variação espacial na diversidade (Tabela 2). Por outro lado, as análises usando diversidade- $\beta$  temporal indicaram um efeito significativo da influência marinha na beta total taxonômica (Tabela 3, Figura 7a), embora não tenha sido possível identificar o componente da diversidade- $\beta$  temporal taxonômica que gerou esse resultado. No caso da diversidade- $\beta$  temporal funcional, um efeito marginalmente significativo foi detectado na  $\beta$ -total ( $p = 0.052$ ) e foi possível identificar um efeito significativo no componente de diferença das abundâncias (Tabela 3). O valor desse componente tende a ser menor, conforme o aumento da influência marinha (Figura 7b).

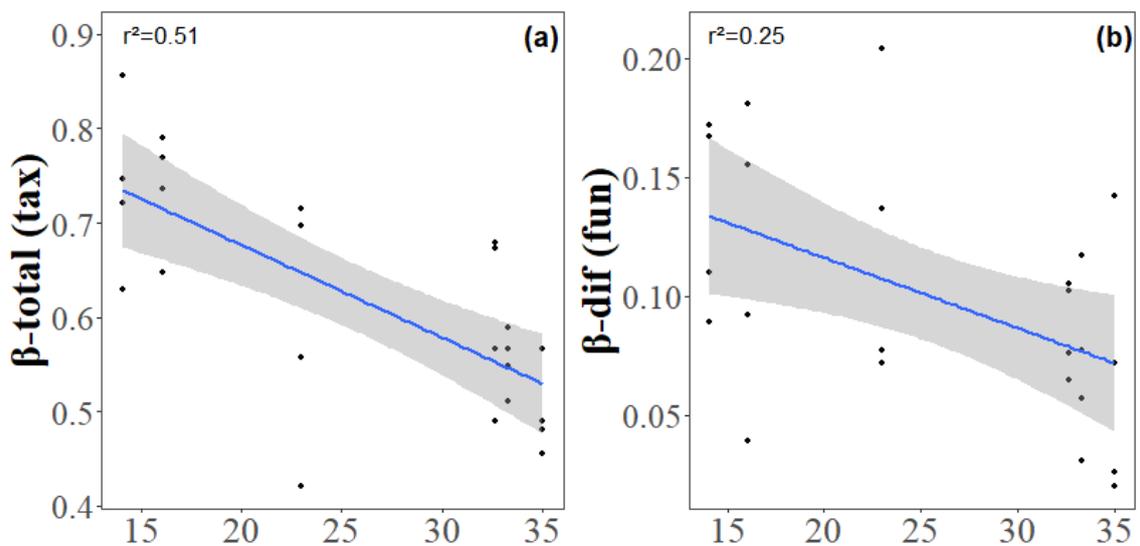
**Tabela 2 – Sumário dos modelos usando diversidade- $\beta$  espacial taxonômica e funcional como variável resposta da influência marinha.**

Abordagem	$\beta$ -diversidade	Variável	Estimate	SE	t valor	p
Taxonômica	$\beta$ -total	(Intercepto)	0.9051	0.0228	39.7372	<0.01
		influência_marinha	-0.0015	0.0009	-1.7336	0.09
	Substituição	(Intercepto)	0.4453	0.0512	8.6934	<0.01
		influência_marinha	0.0000	0.0019	0.0073	0.99
	Diferença de abundâncias	(Intercepto)	0.4598	0.0552	8.3343	<0.01
		influência_marinha	-0.0015	0.0021	-0.7225	0.47
Funcional	$\beta$ -total	(Intercepto)	0.5341	0.0528	10.1160	<0.01
		influência_marinha	-0.0033	0.0019	-1.6986	0.10
	Substituição	(Intercepto)	0.2539	0.0294	8.6282	<0.01
		influência_marinha	-0.0017	0.0011	-1.5453	0.13
	Diferença de abundâncias	(Intercepto)	0.2801	0.0607	4.6174	<0.01
		influência_marinha	-0.0016	0.0022	-0.7280	0.47

**Tabela 3 – Sumário dos modelos usando diversidade- $\beta$  temporal taxonômica e funcional como variável resposta da influência marinha.**

Abordagem	$\beta$ -diversidade	Variável	Estimate	SE	t valor	p
Taxonômica	$\beta$ -total	(Intercepto)	0.8730	0.0550	15.8810	<0.01
		influência_marinha	-0.0098	0.0020	-4.8291	<0.01
	Substituição	(Intercepto)	0.5597	0.1068	5.2418	<0.01
		influência_marinha	-0.0052	0.0039	-1.3190	0.20
	Diferença de abundâncias	(Intercepto)	0.3133	0.1101	2.8446	<0.01
		influência_marinha	-0.0046	0.0041	-1.1316	0.27
Funcional	$\beta$ -total	(Intercepto)	0.3060	0.0350	8.7394	<0.01
		influência_marinha	-0.0026	0.0013	-2.0459	0.05
	Substituição	(Intercepto)	0.1311	0.0330	3.9693	<0.01
		influência_marinha	0.0003	0.0012	0.2411	0.81
	Diferença de abundâncias	(Intercepto)	0.1753	0.0297	5.8932	<0.01
		influência_marinha	-0.0030	0.0011	-2.6858	0.01

**Figura 7 – Relação entre nível de influência marinha (eixo x) e  $\beta$ -total taxonômica (a) e do componente de diferença de abundâncias da  $\beta$ -funcional (b).**



## 5. DISCUSSÃO

Embora tenham sido registrados alguns episódios de hipersalinidade nos estuários amostrados, o valor máximo atingido (50 ppm) é considerado o limite superior de tolerância para a maioria dos teleósteos (GONZALEZ, 2012). Os valores de hipersalinidade registrados são semelhantes aos encontrados em outros estuários da região (BADÚ; LIMA; PESSANHA, 2022; BARROSO et al., 2018; VALENTIM; MENEZES; TEIXEIRA, 2018). Teores de salinidade mais extremos (>70 ppm) geralmente só são observados em sistemas com uma limitada ou ausente conexão com o mar (WEDDERBURN et al., 2016; WHITFIELD et al., 2006). Os valores de salinidade média mostraram uma amplitude maior nos estuários coletados durante o segundo período (14.09 a 23) do que no primeiro (32.65 a 33.01). Isso sugere que, em condições de seca, a variabilidade no nível de influência marinha entre os estuários diminui. Os estuários do rio Aracatiaçu e Aracatimirim, localizados em bacias adjacentes, apresentaram valores de salinidade bem semelhantes. O estuário do rio Malcozinhado, embora tenha sido coletado também no segundo período, apresentou uma maior influência marinha (média de salinidade = 23). Além disso, foi o único sistema coletado nesse período que apresentou condições de hipersalinidade. O tamanho da bacia está relacionado com o volume de escoamento superficial o que, por sua vez, influencia a salinidade do estuário (ZHANG et al., 2010). Em função disso, a pouca extensão da bacia do Malcozinhado (~396.1 km<sup>2</sup>) faz com que ele esteja predisposto a uma maior intrusão salina (MIRÓ et al., 2020).

Os resultados demonstram que o nível de influência marinha do estuário afetou a composição e diversidade espaço-temporal das assembleias de peixes estuarinos estudadas. Porém esse efeito não ocorre com a mesma magnitude nas duas dimensões da diversidade taxonômica e funcional. No caso da diversidade- $\beta$  espacial funcional, nenhum efeito foi detectado. A magnitude do efeito da influência marinha foi maior na dimensão taxonômica do que na funcional e mais intenso na dinâmica temporal do que na espacial.

O maior efeito na dimensão taxonômica do que na funcional implica que mudanças na composição de espécies não resultam necessariamente em alterações no papel funcional desempenhado pelas assembleias de peixes. Esse resultado ocorre por conta dos altos níveis de redundância funcional encontrados na ictiofauna estuarina tropical (DA SILVA et al., 2019; DOLBETH et al., 2016; GURGEL-LOURENÇO et al., 2022). Assim, extinções pontuais podem ser compensadas pela presença de espécies com características funcionais similares (BIGGS et al., 2020). Essa característica acaba funcionando como promotora de estabilidade nesses ecossistemas, conferindo assim certa resiliência espaço-temporal no seu funcionamento

(BAPTISTA et al., 2015; TEICHERT et al., 2017).

Estuários com maior influência marinha apresentam uma intrusão salina ao longo do seu gradiente longitudinal. A maior penetração de águas marinhas cria condições físico-químicas mais homogêneas ao longo do gradiente longitudinal do estuário, favorecendo assim gradientes de salinidade mais estáveis (DAY, 2013; GEYER, 2010). Essas condições favorecem uma maior dispersão de espécies com capacidades osmorregulatórias mais restritas. Táxons que antes só ocupavam as porções mais inferiores (por exemplo, espécies marinhas visitantes) do estuário conseguem penetrar mais a montante (PASQUAUD et al., 2012; VALESINI et al., 2017). Esse maior nível de dispersão facilitado por condições de salinidade mais favoráveis faz com que haja uma menor diversidade de espécies ao longo do espaço. Porém, contrariamente à hipótese proposta, a partir dos resultados dos modelos não foi possível detectar nenhum efeito significativo da influência marinha sobre a diversidade- $\beta$  taxonômica espacial.

A salinidade é entendida como um dos principais fatores que estruturam a diversidade de peixes estuarinos no espaço (NEVES; TEIXEIRA; ARAÚJO, 2011; PÁEZ et al., 2018; WHITFIELD, 2021). Porém, o efeito dessa variável depende da escala espacial de análise usada (CAMARA et al., 2019; MENEGOTTO; DAMBROS; NETTO, 2019). Assim, é possível que na escala estudada, outros fatores sejam mais importantes para determinar a distribuição espacial da diversidade como: interações bióticas e características do sedimento e da paisagem (CAMARA et al., 2019; HENRIQUES et al., 2017; REIS-FILHO; DE ALCÂNTARA SANTOS, 2014).

Na dimensão temporal, uma maior influência marinha gera menores valores de diversidade- $\beta$  tanto na dimensão taxonômica como funcional. Estuários com menor influência marinha recebem maior aporte fluvial e, conseqüentemente apresentam uma maior variação temporal em seus regimes hidrológicos (MONTAGNA et al., 2018; POSSAMAI; HOEINGHAUS; GARCIA, 2021). Tal característica ocasiona nesses sistemas uma maior variação diária e sazonal da salinidade e, portanto, uma maior heterogeneidade temporal em suas condições ambientais (VAN DIGGELEN; MONTAGNA, 2016). A variação brusca da salinidade demanda mecanismos metabólicos de osmorregulação, o que, dependendo da frequência e intensidade, pode levar inclusive a danos letais (TSENG; HWANG, 2008). Além disso, eventos de enxurrada também estão relacionados a grandes mortalidades de peixes em função da alta concentração de material em suspensão, que causa o entupimento das brânquias e/ou níveis reduzidos de oxigênio dissolvido (WHITFIELD, 2005). Por conta desses fatores, o aporte de água doce funciona como um fator de distúrbio para as assembleias estuarinas (BARROSO et al., 2018; VAN DIGGELEN; MONTAGNA, 2016). Assim, pode-se inferir que

os padrões de diversidade das assembleias estudadas respondem a maior heterogeneidade ambiental ao longo do tempo.

Não foi detectado nenhum efeito da influência marinha nos componentes da diversidade- $\beta$  taxonômica temporal. Assim, os maiores valores de diversidade- $\beta$  encontrados em estuários com menor influência marinha podem se originar tanto por substituição como por diferença de abundâncias, a depender do estuário. Uma hipótese é que de tal distinção seria causada por diferentes regimes de distúrbio aos quais os sistemas estão sujeitos. O maior aporte dulcícola está relacionado com a diminuição da abundância de peixes estuarinos (GARCIA; PESSANHA, 2018; WHITFIELD; HARRISON, 2003). Uma diminuição no tamanho da comunidade (e.g. abundância) pode fazer com que ela fique mais sujeita a processos de deriva ecológica desencadeados por distúrbios agudos como os provocados por pulsos de inundação (SIQUEIRA et al., 2020). Eventos de mortalidade associados a esses pulsos tem como efeito diminuir o tamanho da comunidade (e.g. número total de indivíduos), fazendo com que mecanismos de colonização e extinção estocásticas tenham uma maior importância na estruturação da comunidade (SIQUEIRA et al., 2020). Assim, pequenas diferenças nos picos de recrutamento para dentro do estuário entre as espécies resultariam ao final em maiores valores do componente de substituição. Por exemplo, larvas de espécies que recrutem logo antes da ocorrência de um evento de distúrbio agudo terão menos chances de sobrevivência do que aquelas que adentrem o estuário após esse evento. Por outro lado, estuários com um escoamento superficial mais constante ao longo do tempo estariam sujeitos a gradientes mais leves, o que pode resultar em maiores valores do componente de diferença de abundâncias.

Os resultados indicam que uma menor influência marinha aumenta a diferença na abundância de espécies de peixes que desempenham os mesmos papéis funcionais ao longo do tempo. Assim, mesmo em estuários que registraram altos valores do componente de substituição taxonômico, não ocorrem alterações temporais nas características funcionais da assembleia. A resiliência das assembleias de organismos estuarinos se deve à ocorrência de um grande número de indivíduos concentrados em um número pequeno de espécies com alta tolerância à variação de salinidade e plasticidade trófica (ELLIOTT; WHITFIELD, 2011; GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2012; MELIÁN et al., 2011). Do ponto de vista do manejo, a variação na abundância de espécies de peixes que desempenham certos papéis funcionais pode significar que esses ecossistemas podem estar mais vulneráveis a impactos em determinados períodos do ano. Durante o período chuvoso estuários passam por uma carga natural de distúrbios, assim, ações de manejo e mitigação devem priorizar a alocação de possíveis impactos em períodos que o ecossistema apresente maiores condições de resiliência.

Espécies marinho-migrantes foram mais dominantes em condições mais marinizadas, enquanto que as estuarinas foram mais associadas a uma menor influência marinha. Essa associação entre influência marinha e a abundância de marinho-migrantes também já foi constatada em outros estuários ao redor do mundo (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2012; PASQUAUD et al., 2012; VALESINI et al., 2017). Espécies tipicamente estuarinas possuem uma melhor capacidade de osmorregulação, o que as permite sobreviver em ambientes altamente dinâmicos (NICOLAS et al., 2010; NORDLIE, 2009). Por outro lado, a maior variação espaço-temporal da salinidade observada em estuários com menor influência marinha representa um desafio maior para marinho-migrantes, devido a sua capacidade osmorregulatória mais limitada (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2006). Dessa maneira, a maior variabilidade da salinidade pode funcionar como um filtro que desfavorece espécies marinho-migrantes e permite com que espécies estuarinas sejam beneficiadas por conta de uma menor competição (GONZÁLEZ-ORTEGÓN et al., 2012; VILAS; DRAKE; PASCUAL, 2006).

Distintas condições ambientais estuarinas são geradas a partir de diferentes balanços entre o aporte fluvial e a penetração da maré. Assim, as diferenças entre os dois grupos de espécies que indicam uma menor ou maior influência marinha podem ser entendidas a partir de suas afinidades e tolerâncias a diferentes condições ambientais. Diferentes regimes de salinidade influenciaram a composição das guildas de uso estuarino, que estão diretamente correlacionadas a diferentes capacidades de osmorregulação (POTTER et al., 2015). Condições de menor marinização favoreceram espécies de peixes das guildas estuarina e dulcícola enquanto espécies da guilda das marinho migrantes e marinho oportunistas foram mais abundantes em estuários com maior salinidade. Maior transparência da água também pode ter favorecido as altas abundâncias de *Eugerres brasilianus*, *Diapterus rhombeus* e *Eucinostomus gula* encontradas em estuários com maior marinização. A abundância de diversas espécies da família Gerridae tem sido associada com menores valores de turbidez (ARAÚJO, 1999; CYRUS; BLABER, 1982, 1987). Além disso, a maior abundância de espécies de *Achirus* spp. em estuários com menor nível de influência marinha pode estar relacionada com a predominância de atributos relacionados à uma menor mobilidade nessas condições. Espécies desse gênero tem uma alta afinidade com água doce, além de estarem intimamente relacionadas com substratos compostos por sedimentos finos e alto teor de matéria orgânica (SILVA-FALCÃO; SEVERI; ARAÚJO, 2013). Dessa maneira, mudanças na composição de espécies também podem estar relacionada a mudanças na granulometria e quantidade de matéria orgânica em estuários com maior aporte de água doce (CABRERA PAEZ et al., 2018).

Estuários com maior nível de marinização apresentaram maior abundância de espécies

com comportamento móvel e atributos morfológicos relacionadas a uma natação mais contínua. Alternativamente, uma menor influência marinha está relacionada a espécies sedentárias de hábito bentônico. Isso ficou evidenciado tanto por conta de atributos qualitativos como quantitativos. A maior abundância de espécies marinho-migrantes em condições de maior influência marinha explica o padrão encontrado, uma vez que, por definição, essas espécies devem possuir boa capacidade de natação para realizar deslocamentos migratórios (POTTER et al., 2015).

O nível de influência marinha pode gerar diversas mudanças na estrutura trófica dos ecossistemas estuarinos (CRUZ; SANTOS; SANTOS, 2018; LE GUEN et al., 2019; POSSAMAI et al., 2018). Entretanto, nos sistemas estudados, a única distinção em termos de composição trófica foi a maior abundância de detritívoros em condições de maior marinização. O menor hidrodinamismo associado a ambientes com maior influência marinha favorece a retenção de material orgânico particulado no estuário, o que forneceria uma quantidade maior de recursos para espécies detritívoras (HALLETT et al., 2018; KRISPYN et al., 2021; MEDEIROS et al., 2017). Porém, os exíguos efeitos da influência marinha na composição trófica da assembleia podem ser decorrentes do baixo nível de resolução intrínseco à análise por guildas de composição trófica (DA SILVA et al., 2019). Assim, para detectar mudanças na estrutura trófica é necessário a utilização de metodologias que caracterizem os aspectos tróficos da assembleia com um maior nível de detalhamento (GARCIA et al., 2019; KAWAKAMI; VAZZOLER, 1980).

Nossos resultados permitem inferir que, em um cenário de aumento do nível de influência marinha nos estuários, causado por mudanças climáticas, ocorreram efeitos nos padrões de diversidade da assembleia estuarina. Embora nossos resultados não tenham indicado efeitos do ponto de vista espacial, espera-se uma maior homogeneidade da composição de espécies de peixes ao longo do tempo. Isso pode ter o potencial de afetar mecanismos de estruturação e manutenção da diversidade, que muitas vezes se baseiam em processos que causam a segregação temporal entre espécies (BARABÁS; D'ANDREA; STUMP, 2018; CHESSON, 2000). Espécies que antes não conviviam agora passam a interagir e as consequências desse processo ainda são largamente desconhecidas (HUGHES, 2000; PASQUAUD et al., 2012). Além disso, condições de salinidade mais estáveis favorecem uma permanência estendida de espécies marinhas estenohalinas (POTTER et al., 2015), o que poderia significar uma ampliação da função de berçário.

## REFERÊNCIAS

- AJEMIAN, M. J. et al. Moving Forward in a Reverse Estuary: Habitat Use and Movement Patterns of Black Drum (*Pogonias cromis*) Under Distinct Hydrological Regimes. **Estuaries and Coasts**, v. 41, n. 5, p. 1410–1421, jul. 2018.
- ALBER, M. A conceptual model of estuarine freshwater inflow management. **Estuaries**, v. 25, n. 6, p. 1246–1261, 1 dez. 2002.
- ALBERT, C. H. et al. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. **Functional Ecology**, v. 24, n. 6, p. 1192–1201, 2010.
- ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19–28, 2011.
- ARAÚJO, A. L. F. DE; DANTAS, R. P.; PESSANHA, A. L. M. Feeding ecology of three juvenile mojarras (*Gerreidae*) in a tropical estuary of northeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, 14 abr. 2016.
- ARAÚJO, F. G. DISTRIBUTION AND RECRUITMENT OF MOJARRAS (PERCIFORMES, GERREIDAE) IN THE CONTINENTAL MARGIN OF SEPETIBA BAY, BRAZIL. **BULLETIN OF MARINE SCIENCE**, v. 65, n. 2, p. 9, 1999.
- BADÚ, M. L. A. S.; LIMA, C. S. S.; PESSANHA, A. L. M. Environmental influences on the ichthyoplankton in hypersaline estuaries located in a Semiarid Northeastern Brazilian coast. **Neotropical Ichthyology**, v. 20, n. 1, p. e210081, 2022.
- BAPTISTA, J. et al. Effects of freshwater flow on the fish assemblage of the Mondego estuary (Portugal): comparison between drought and non-drought years. **Marine and Freshwater Research**, v. 61, n. 4, p. 490–501, 27 abr. 2010.
- BAPTISTA, J. et al. Long-term functional changes in an estuarine fish assemblage. **Marine Pollution Bulletin**, v. 97, n. 1, p. 125–134, 15 ago. 2015.
- BARABÁS, G.; D'ANDREA, R.; STUMP, S. M. Chesson's coexistence theory. **Ecological Monographs**, v. 88, n. 3, p. 277–303, 2018.
- BARALOTO, C. et al. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 3, p. 690–701, 2012.
- BARBIER, E. B. et al. The value of estuarine and coastal ecosystem services. **Ecological Monographs**, v. 81, n. 2, p. 169–193, 2011.
- BARLETTA, M.; LIMA, A. R. A. Systematic Review of Fish Ecology and Anthropogenic

Impacts in South American Estuaries: Setting Priorities for Ecosystem Conservation.

**Frontiers in Marine Science**, v. 6, p. 237, 9 maio 2019.

BARROSO, H. DE S. et al. Intra-annual variability of phytoplankton biomass and nutrients in a tropical estuary during a severe drought. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 213, p. 283–293, nov. 2018.

BARROSO, H. DE S.; BECKER, H.; MELO, V. M. M. Influence of river discharge on phytoplankton structure and nutrient concentrations in four tropical semiarid estuaries.

**Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. 1, p. 37–48, mar. 2016.

BATE, G. C. et al. The importance of the river-estuary interface (REI) zone in estuaries.

**Water SA**, v. 28, n. 3, p. 271–280, 2002.

BIGGS, C. R. et al. Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. **Ecosphere**, v. 11, n. 7, p. e03184, 2020.

BLONDER, B. et al. The n-dimensional hypervolume. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 5, p. 595–609, 2014.

BLONDER, B. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. **Ecography**, v. 41, n. 9, p. 1441–1455, 2018.

BOEREMA, A.; MEIRE, P. Management for estuarine ecosystem services: A review.

**Ecological Engineering**, v. 98, p. 172–182, 1 jan. 2017.

BOORI, M. S.; AMARO, V. E.; TARGINO, A. Coastal risk assessment and adaptation of the impact of sea-level rise, climate change and hazards: A RS and GIS based approach in Apodi-Mossoró estuary, Northeast Brazil. v. 2, n. 3, p. 18, 2012.

BOUCHER, F. C. et al. Unravelling the architecture of functional variability in wild populations of *Polygonum viviparum* L. **Functional Ecology**, v. 27, n. 2, p. 382–391, 2013.

BURFORD, M. A. et al. Controls on phytoplankton productivity in a wet–dry tropical estuary. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 113, p. 141–151, nov. 2012.

BUZZELLI, C. et al. Modeling ecosystem processes with variable freshwater inflow to the Caloosahatchee River Estuary, southwest Florida. II. Nutrient loading, submarine light, and seagrasses. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 151, p. 272–284, 5 dez. 2014.

CADOTTE, M. W.; TUCKER, C. M. Should Environmental Filtering be Abandoned? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 32, n. 6, p. 429–437, 1 jun. 2017.

CAMARA, E. et al. Scale sensitivity of environmental effects on the temporal beta diversity of fishes in tropical coastal lagoons. **Marine Ecology Progress Series**, v. 658, p. 195–218, 21 jan. 2021.

CAMARA, E. M. et al. Hierarchical partitioning of fish diversity and scale-dependent

- environmental effects in tropical coastal ecosystems. **Marine Environmental Research**, v. 148, p. 26–38, 1 jun. 2019a.
- CAMARA, E. M. et al. Hierarchical partitioning of fish diversity and scale-dependent environmental effects in tropical coastal ecosystems. **Marine Environmental Research**, v. 148, p. 26–38, 1 jun. 2019b.
- CARDOSO, P.; RIGAL, F.; CARVALHO, J. C. BAT – Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 2, p. 232–236, 2015.
- CARREON-MARTINEZ, L. B. et al. Benefits of Turbid River Plume Habitat for Lake Erie Yellow Perch (*Perca flavescens*) Recruitment Determined by Juvenile to Larval Genotype Assignment. **PLOS ONE**, v. 10, n. 5, p. e0125234, 8 maio 2015.
- CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P. Decomposing the Causes for Niche Differentiation Between Species Using Hypervolumes. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 243, 30 jul. 2020.
- CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P.; GOMES, P. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns: Partitioning beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 7, p. 760–771, jul. 2012.
- CHAALALI, A. et al. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 134, p. 150–161, dez. 2013.
- CHESSON, P. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343–366, 2000.
- CLOERN, J. E. et al. Ecosystem variability along the estuarine salinity gradient: Examples from long-term study of San Francisco Bay. **Limnology and Oceanography**, v. 62, n. S1, p. S272–S291, 2017.
- CLOERN, J. E.; FOSTER, S. Q.; KLECKNER, A. E. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. **Biogeosciences**, v. 11, n. 9, p. 2477–2501, 7 maio 2014.
- CRUZ, L. R.; SANTOS, L. N.; SANTOS, A. F. G. N. Changes of fish trophic guilds in Araruama Lagoon, Brazil: What can be inferred about functioning and structure of hypersaline lagoons? **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 211, p. 90–99, out. 2018.
- CYRUS, D. et al. Lake St Lucia, Africa's largest estuarine lake in crisis: combined effects of mouth closure, low levels and hypersalinity. **South African Journal of Science**, v. 107, n. 3–

4, p. 01–13, abr. 2011.

CYRUS, D. P.; BLABER, S. J. M. Species identification, distribution and abundance of Gerreidae (Teleostei) Bleeker, 1859 in the estuaries of Natal. **South African Journal of Zoology**, v. 17, n. 3, p. 105–116, jan. 1982.

CYRUS, D. P.; BLABER, S. J. M. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. part 1. field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 109, n. 1, p. 53–70, 7 jul. 1987.

CYRUS, D. P.; VIVIER, L.; JERLING, H. L. Effect of hypersaline and low lake conditions on ecological functioning of St Lucia estuarine system, South Africa: An overview 2002–2008. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 86, n. 4, p. 535–542, mar. 2010.

DA SILVA LIMA, C. S.; DE ARAÚJO SOUTO BADÚ, M. L.; PESSANHA, A. L. M. Response of estuarine fish assemblages to an atypical climatic event in northeastern Brazil. **Regional Studies in Marine Science**, v. 35, p. 101121, 1 mar. 2020.

DA SILVA, V. E. L. et al. Functional Traits of Fish Species: Adjusting Resolution to Accurately Express Resource Partitioning. **Frontiers in Marine Science**, v. 6, 2019.

DA SILVA, V. E. L. et al. Relative importance of habitat mosaics for fish guilds in the northeastern coast of Brazil. **Regional Studies in Marine Science**, v. 50, p. 102145, 1 fev. 2022.

DAY, J. W. (ED.). **Estuarine ecology**. 2. ed ed. New York: Wiley, 2013.

DIXON, P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 6, p. 927–930, 2003.

DOLBETH, M. et al. Exploring ecosystem functioning in two Brazilian estuaries integrating fish diversity, species traits and food webs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 560, p. 41–55, 24 nov. 2016.

Effect of hypersaline and low lake conditions on ecological functioning of St Lucia estuarine system, South Africa: An overview 2002–2008. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 86, n. 4, p. 535–542, 1 mar. 2010.

ELLIOTT, M. et al. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. **Fish and Fisheries**, v. 8, n. 3, p. 241–268, 2007.

ELLIOTT, M.; WHITFIELD, A. K. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 94, n. 4, p. 306–314, 20 out. 2011.  
**Estuarine Ecology**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2012.

EVANS, T. G.; KÜLTZ, D. The cellular stress response in fish exposed to salinity fluctuations. **Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative**

**Physiology**, v. 333, n. 6, p. 421–435, jul. 2020.

FEYRER, F. et al. Estuarine fish communities respond to climate variability over both river and ocean basins. **Global Change Biology**, v. 21, n. 10, p. 3608–3619, 2015.

FRANÇA, S.; COSTA, M. J.; CABRAL, H. N. Inter- and intra-estuarine fish assemblage variability patterns along the Portuguese coast. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 91, n. 2, p. 262–271, jan. 2011.

FROESE, R.; PAULY, D. **FishBase**. Disponível em: <www.fishbase.org>.

FUJITA, R. et al. Managing for a resilient ocean. **Marine Policy**, v. 38, p. 538–544, 1 mar. 2013.

**Functional diversity metrics using kernel density n-dimensional hypervolumes - Mammola - 2020 - Methods in Ecology and Evolution - Wiley Online Library**. Disponível em: <<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/2041-210X.13424>>. Acesso em: 22 jun. 2022.

GARCIA, A. F. S. et al. Assimilation of Allochthonous Matter by Estuarine Consumers During the 2015 El Niño Event. **Estuaries and Coasts**, v. 42, n. 5, p. 1281–1296, jul. 2019a.

GARCIA, A. F. S. et al. Assimilation of Allochthonous Matter by Estuarine Consumers During the 2015 El Niño Event. **Estuaries and Coasts**, v. 42, n. 5, p. 1281–1296, jul. 2019b.

GARCIA, A. F. S.; PESSANHA, A. L. M. Temporal dynamics of tidal mudflat fish assemblages in north-eastern Brazil: short and medium-term variations. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 98, n. 7, p. 1745–1755, nov. 2018.

GARCIA, A. M. et al. Comparison of 1982-1983 and 1997-1998 El Niño Effects on the Shallow-Water Fish Assemblage of the Patos Lagoon Estuary (Brazil). **Estuaries**, v. 27, n. 6, p. 905–914, 2004.

GARCIA, A. M.; VIEIRA, J. P.; WINEMILLER, K. O. Effects of 1997–1998 El Niño on the dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon Estuary (Brazil). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 57, n. 3, p. 489–500, 1 jun. 2003.

GEYER, W. R. Estuarine salinity structure and circulation. Em: VALLE-LEVINSON, A. (Ed.). **Contemporary Issues in Estuarine Physics**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. p. 12–26.

GILLANDERS, B.; KINGSFORD, M. Impact of Changes in Flow of Freshwater on Estuarine and Open Coastal Habitats and the Associated Organisms. Em: ATKINSON, R.; BARNES, M. (Eds.). **Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, Volume 40**. Oceanography and Marine Biology - An Annual Review. [s.l.] CRC Press, 2002. v.

20021752p. 233–309.

GILLANDERS, B. M. et al. Potential effects of climate change on Australian estuaries and fish utilising estuaries: a review. **Marine and Freshwater Research**, v. 62, n. 9, p. 1115–1131, 21 set. 2011.

GOMES, L. E. DE O.; BERNARDINO, A. F. Drought effects on tropical estuarine benthic assemblages in Eastern Brazil. **Science of The Total Environment**, v. 703, p. 135490, fev. 2020.

GONZALEZ, R. J. The physiology of hyper-salinity tolerance in teleost fish: a review. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 182, n. 3, p. 321–329, 1 abr. 2012.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E. et al. Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 67, n. 1–2, p. 293–302, mar. 2006.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E. et al. Nekton response to freshwater inputs in a temperate European Estuary with regulated riverine inflow. **Science of The Total Environment**, v. 440, p. 261–271, dez. 2012a.

GONZÁLEZ-ORTEGÓN, E. et al. Nekton response to freshwater inputs in a temperate European Estuary with regulated riverine inflow. **Science of The Total Environment**, v. 440, p. 261–271, dez. 2012b.

GRINDLEY, J. R. Effect of Low-salinity Water on the Vertical Migration of Estuarine Plankton. **Nature**, v. 203, n. 4946, p. 781–782, ago. 1964.

GURGEL-LOURENÇO, R. C. et al. Prolonged drought influences the taxonomic and functional structure of fish assemblages in estuaries along the Brazilian semiarid coast. **Hydrobiologia**, 27 out. 2022.

HALLETT, C. S. et al. Observed and predicted impacts of climate change on the estuaries of south-western Australia, a Mediterranean climate region. **Regional Environmental Change**, v. 18, n. 5, p. 1357–1373, jun. 2018.

HANAZAKI, N. et al. Between the sea and the land: the livelihood of estuarine people in southeastern Brazil. **Ambiente & Sociedade**, v. 10, p. 121–136, jun. 2007.

HANEKOM, N. A note on the effects of a flood of medium intensity on macrobenthos of soft substrata in the Swartkops Estuary, South Africa. **South African Journal of Marine Science**, v. 8, n. 1, p. 349–355, 1 jun. 1989.

HANEY, D. C.; WALSH, S. J. Influence of Salinity and Temperature on the Physiology of *Limia melanonotata* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae): A Search for Abiotic Factors Limiting Insular Distribution in Hispaniola. p. 12, [s.d.].

- HARRISON, T. D.; WHITFIELD, A. K. Estuarine Typology and the Structuring of Fish Communities in South Africa. **Environmental Biology of Fishes**, v. 75, n. 3, p. 269–293, 1 mar. 2006.
- HARTIG, F. **DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (Multilevel/Mixed) regression models**. Disponível em: <<http://florianhartig.github.io/DHARMA/>>.
- HAVEL, L. N.; FUIMAN, L. A. Settlement-Size Larval Red Drum (*Sciaenops ocellatus*) Respond to Estuarine Chemical Cues. **Estuaries and Coasts**, v. 39, n. 2, p. 560–570, 1 mar. 2016.
- HEINO, J. et al. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845–869, 2015.
- HENRIQUES, S. et al. Processes underpinning fish species composition patterns in estuarine ecosystems worldwide. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 3, p. 627–639, 2017.
- HOLZER, K. K.; SEEKELL, D. A.; MCGLATHERY, K. J. Bucktooth parrotfish *Sparisoma radians* grazing on *Thalassia* in Bermuda varies seasonally and with background nitrogen content. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 443, p. 27–32, 1 maio 2013.
- HUGHES, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 2, p. 56–61, 1 fev. 2000.
- HURST, T. P.; MCKOWN, K. A.; CONOVER, D. O. Interannual and long-term variation in the nearshore fish community of the mesohaline Hudson River estuary. **Estuaries**, v. 27, n. 4, p. 659–669, 1 ago. 2004.
- JOHNSON, P. C. D. Extension of Nakagawa & Schielzeth's R2GLMM to random slopes models. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 9, p. 944–946, 2014.
- JUAN, S. DE; THRUSH, S. F.; HEWITT, J. E. Counting on  $\beta$ -Diversity to Safeguard the Resilience of Estuaries. **PLOS ONE**, v. 8, n. 6, p. e65575, 5 jun. 2013.
- KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, v. 29, p. 205–207, 1980.
- KRISPYN, K. N. et al. Salted mullet: Protracted occurrence of *Mugil cephalus* under extreme hypersaline conditions. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 261, p. 107533, out. 2021a.
- KRISPYN, K. N. et al. Salted mullet: Protracted occurrence of *Mugil cephalus* under extreme hypersaline conditions. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 261, p. 107533, out. 2021b.
- LAVOREL, S. et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! **Functional Ecology**, v. 22, n. 1, p. 134–147, 2008.

- LE GUEN, C. et al. Assessing the ecological status of an estuarine ecosystem: linking biodiversity and food-web indicators. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 228, p. 106339, nov. 2019.
- LEITÃO, R. P. et al. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1828, p. 20160084, 13 abr. 2016.
- LIVINGSTON, R. J. et al. Freshwater Input to a Gulf Estuary: Long-Term Control of Trophic Organization. **Ecological Applications**, v. 7, n. 1, p. 277–299, 1997.
- LOBEL, P. S.; OGDEN, J. C. Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. **Marine Biology**, v. 64, n. 2, p. 173–183, 1 set. 1981.
- LOREAU, M.; MOUQUET, N.; HOLT, R. D. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. **Ecology Letters**, v. 6, n. 8, p. 673–679, 2003.
- LUNT, J.; SMEE, D. L. Turbidity alters estuarine biodiversity and species composition. **ICES Journal of Marine Science**, v. 77, n. 1, p. 379–387, 1 jan. 2020.
- MACEDO, M. M. et al. Trophic structure of coastal meta-ecosystems in the tropical Southwestern Atlantic. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 263, p. 107654, 5 dez. 2021.
- MAI, A. C. G. et al. Discrimination of habitat use between two sympatric species of mullets, *Mugil curema* and *Mugil liza* (Mugiliformes: Mugilidae) in the rio Tramandaí Estuary, determined by otolith chemistry. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 2, 11 jun. 2018.
- MAIRE, E. et al. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 6, p. 728–740, 2015.
- MAMMOLA, S.; CARDOSO, P. Functional diversity metrics using kernel density  $n$  - dimensional hypervolumes. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 8, p. 986–995, ago. 2020.
- MARENGO, J. A. et al. Climatic characteristics of the 2010-2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, p. 1973–1985, 14 ago. 2017a.
- MARENGO, J. A. et al. Climatic characteristics of the 2010-2016 drought in the semiarid Northeast Brazil region. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, p. 1973–1985, 14 ago. 2017b.
- MARENGO, J. A.; TORRES, R. R.; ALVES, L. M. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, n. 3–4, p. 1189–1200, ago. 2017.

- MARTINHO, F. et al. Efficacy of single and multi-metric fish-based indices in tracking anthropogenic pressures in estuaries: An 8-year case study. **Marine Pollution Bulletin**, v. 101, n. 1, p. 153–162, 15 dez. 2015.
- MARTINS, I. et al. The effect of salinity on the growth rate of the macroalgae *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) in the Mondego estuary (west Portugal). **Acta Oecologica**, v. 20, n. 4, p. 259–265, 1 jul. 1999.
- MARTINS, K. A. et al. The Influence of Climate Change on Coastal Erosion Vulnerability in Northeast Brazil. **Coastal Engineering Journal**, v. 59, n. 2, p. 1740007-1-1740007–25, jun. 2017.
- MCLUSKY, D. S.; ELLIOT, M. **The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management**. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- MEDEIROS, C. R. et al. Tropical Estuarine Macrobenthic Communities Are Structured by Turnover Rather than Nestedness. **PLOS ONE**, v. 11, n. 9, p. e0161082, 1 set. 2016.
- MEDEIROS, C. R. et al. Saline gradient drives functional nestedness of polychaete communities in tropical estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 251, p. 107185, abr. 2021.
- MEDEIROS, A. P. M. DE et al. Diet and trophic organization of the fish assemblage from the Mamanguape River Estuary, Brazil. **Latin american journal of aquatic research**, v. 45, n. 5, p. 879–890, nov. 2017.
- MELIÁN, C. J. et al. Eco-evolutionary Dynamics of Individual-Based Food Webs. Em: **Advances in Ecological Research**. [s.l.] Elsevier, 2011. v. 45p. 225–268.
- MENEGOTTO, A.; DAMBROS, C. S.; NETTO, S. A. The scale-dependent effect of environmental filters on species turnover and nestedness in an estuarine benthic community. **Ecology**, v. 100, n. 7, p. e02721, 2019.
- MIRÓ, J. M. et al. Environmental factors affecting the nursery function for fish in the main estuaries of the Gulf of Cadiz (south-west Iberian Peninsula). **Science of The Total Environment**, v. 737, p. 139614, 1 out. 2020.
- MOLONY, B. W.; PARRY, G. O. Predicting and managing the effects of hypersalinity on the fish community in solar salt fields in north-western Australia. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 22, n. 2, p. 109–118, 2006.
- MONTAGNA, P. A. et al. Effect of hydrological variability on the biogeochemistry of estuaries across a regional climatic gradient. **Limnology and Oceanography**, v. 63, n. 6, p. 2465–2478, 2018.
- MOUILLOT, D. et al. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem

- Multifunctionality. **PLOS ONE**, v. 6, n. 3, p. e17476, 10 mar. 2011.
- MUNIZ, C. C. **Revisão sistemática das espécies do gênero Achirus Lacépède, 1802 (Pleuronectiformes: Archiridae) do Atlântico Ocidental**. João Pessoa: UFPB, 2009.
- MYERS, J. A. et al. Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 5, p. 1291–1299, 2015.
- NAEEM, S.; DUFFY, J. E.; ZAVALETA, E. The functions of biological diversity in an age of extinction. **Science (New York, N.Y.)**, v. 336, n. 6087, p. 1401–1406, 15 jun. 2012a.
- NAEEM, S.; DUFFY, J. E.; ZAVALETA, E. The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. **Science**, v. 336, n. 6087, p. 1401–1406, 15 jun. 2012b.
- NAKAGAWA, S.; JOHNSON, P. C. D.; SCHIELZETH, H. The coefficient of determination  $R^2$  and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. **Journal of The Royal Society Interface**, v. 14, n. 134, p. 20170213, 30 set. 2017.
- NEVES, L. M.; TEIXEIRA, T. P.; ARAÚJO, F. G. Structure and dynamics of distinct fish assemblages in three reaches (upper, middle and lower) of an open tropical estuary in Brazil. **Marine Ecology**, v. 32, n. 1, p. 115–131, 2011.
- NICOLAS, D. et al. Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 88, n. 3, p. 329–338, jul. 2010.
- NORDLIE, F. G. Environmental influences on regulation of blood plasma/serum components in teleost fishes: a review. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 19, n. 4, p. 481–564, 1 dez. 2009.
- ONABULE, O. A.; MITCHELL, S. B.; COUCEIRO, F. The effects of freshwater flow and salinity on turbidity and dissolved oxygen in a shallow Macrotidal estuary: A case study of Portsmouth Harbour. **Ocean & Coastal Management**, v. 191, p. 105179, 15 jun. 2020.
- PAEZ, Y. C. et al. Sediment granulometry and salinity drive spatial and seasonal variability of an estuarine demersal fish assemblage dominated by juvenile fish. **Estuarine Coastal and Shelf Science**, v. 212, p. 241–252, 15 nov. 2018.
- PÁEZ, Y. C. et al. Sediment granulometry and salinity drive spatial and seasonal variability of an estuarine demersal fish assemblage dominated by juvenile fish. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 212, p. 241–252, 15 nov. 2018.
- PASQUAUD, S. et al. Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 104–105, p. 46–53, jun. 2012.

- PELAGE, L. et al. Importance of estuary morphology for ecological connectivity with their adjacent coast: A case study in Brazilian tropical estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 251, p. 107184, 5 abr. 2021.
- PEREIRA, H. M.; NAVARRO, L. M.; MARTINS, I. S. Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 37, n. 1, p. 25–50, 2012.
- PODANI, J.; RICOTTA, C.; SCHMERA, D. A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. **Ecological Complexity**, v. 15, p. 52–61, set. 2013.
- PODANI, J.; SCHMERA, D. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. **Oikos**, v. 120, n. 11, p. 1625–1638, nov. 2011.
- POSSAMAI, B. et al. Temporal variability (1997-2015) of trophic fish guilds and its relationships with El Niño events in a subtropical estuary. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 202, p. 145–154, mar. 2018.
- POSSAMAI, B.; HOEINGHAUS, D. J.; GARCIA, A. M. Environmental factors drive interannual variation in estuarine food-chain length. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 252, p. 107241, maio 2021.
- POTTER, I. C. et al. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. **Fish and Fisheries**, v. 16, n. 2, p. 230–239, 2015.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing**. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.
- RAZ-GUZMAN, A.; HUIDOBRO, L. Fish communities in two environmentally different estuarine systems of Mexico. **Journal of Fish Biology**, v. 61, n. sA, p. 182–195, 2002.
- REIS-FILHO, J. A.; DE ALCÂNTARA SANTOS, A. C. Effects of substratum type on fish assemblages in shallow areas of a tropical estuary. **Marine Ecology**, v. 35, n. 4, p. 456–470, 2014.
- SAKABE, R.; LYLE, J. M.; CRAWFORD, C. M. The influence of freshwater inflows on spawning success and early growth of an estuarine resident fish species, *Acanthopagrus butcheri*. **Journal of Fish Biology**, v. 78, n. 5, p. 1529–1544, maio 2011.
- Saline gradient drives functional nestedness of polychaete communities in tropical estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 251, p. 107185, 5 abr. 2021.
- SCHETTINI, C. A. F.; VALLE-LEVINSON, A.; TRUCCOLO, E. C. Circulation and transport in short, low-inflow estuaries under anthropogenic stresses. **Regional Studies in**

- Marine Science**, v. 10, p. 52–64, fev. 2017.
- SHEAVES, M. Simple processes drive unpredictable differences in estuarine fish assemblages: Baselines for understanding site-specific ecological and anthropogenic impacts. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 170, p. 61–69, 5 mar. 2016.
- SILVA, V. D. DA et al. Functional Traits of Fish Species: Adjusting Resolution to Accurately Express Resource Partitioning. **Front. Mar. Sci.**, 2019.
- SILVA, R. S.; CARVALHO, K. D.; PESSANHA, A. L. M. Distribution and feeding ecology of three juvenile mojarra in a hypersaline tropical estuary in Northeastern Brazil. **Marine Ecology**, v. 37, n. 6, p. 1266–1281, 2016.
- SILVA, V. E. L.; FABRÉ, N. N. Rare Species Enhance Niche Differentiation Among Tropical Estuarine Fish Species. **Estuaries and Coasts**, v. 42, n. 3, p. 890–899, 1 maio 2019a.
- SILVA, V. E. L.; FABRÉ, N. N. Rare Species Enhance Niche Differentiation Among Tropical Estuarine Fish Species. **Estuaries and Coasts**, v. 42, n. 3, p. 890–899, 1 maio 2019b.
- SILVA-FALCÃO, E. C.; SEVERI, W.; ARAÚJO, M. E. D. Spatial–temporal variation of *Achirus* larvae (Actinopterygii: Achiridae) in mangrove, beach and reef habitats in northeastern Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 93, n. 2, p. 381–388, mar. 2013.
- SIQUEIRA, T. et al. Community size can affect the signals of ecological drift and niche selection on biodiversity. **Ecology**, v. 101, n. 6, p. e03014, 2020.
- SOARES, M. O. et al. Challenges and perspectives for the Brazilian semi-arid coast under global environmental changes. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 267–278, jul. 2021.
- STRYDOM, N. A.; WHITFIELD, A. K.; PATERSON, A. W. Influence of altered freshwater flow regimes on abundance of larval and juvenile *Gilchristella aestuaria* (Pisces : Clupeidae) in the upper reaches of two South African estuaries. **Marine and Freshwater Research**, v. 53, n. 2, p. 431–438, 2002.
- TEICHERT, N. et al. Functional redundancy and sensitivity of fish assemblages in European rivers, lakes and estuarine ecosystems. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 17611, 14 dez. 2017.
- TSENG, Y.-C.; HWANG, P.-P. Some insights into energy metabolism for osmoregulation in fish. **Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology**, “Diversity in a Changing Environment” - the International Conference of Comparative Physiology, Biochemistry and Toxicology and 6th Chinese Comparative Physiology Conference, 2007. v. 148, n. 4, p. 419–429, 1 nov. 2008.
- VALENTIM, S. S.; MENEZES, M. O. B.; TEIXEIRA, C. E. P. Seasonally Hypersaline

- Estuaries in Semiarid Climate Regions: an Example from the Northeast Brazil. **Journal of Coastal Research**, v. 85, p. 6–10, maio 2018.
- VALESINI, F. J. et al. Interdecadal changes in the community, population and individual levels of the fish fauna of an extensively modified estuary. **Journal of Fish Biology**, v. 90, n. 5, p. 1734–1767, maio 2017.
- VAN DIGGELEN, A. D.; MONTAGNA, P. A. Is Salinity Variability a Benthic Disturbance in Estuaries? **Estuaries and Coasts**, v. 39, n. 4, p. 967–980, 1 jul. 2016.
- VASCONCELLOS, R. M. et al. Do closely related species share of feeding niche along growth? Diets of three sympatric species of the mojarras (Actinopterygii: Gerreidae) in a tropical bay in southeastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 101, n. 6, p. 949–962, 1 jun. 2018.
- VASCONCELOS, R. P. et al. Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. **Ecological Indicators**, v. 11, n. 5, p. 1123–1133, 1 set. 2011.
- VILAS, C.; DRAKE, P.; PASCUAL, E. Oxygen Consumption and Osmoregulatory Capacity in *Neomysis integer* Reduce Competition for Resources among Mysid Shrimp in a Temperate Estuary. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 79, n. 5, p. 866–877, set. 2006a.
- VILAS, C.; DRAKE, P.; PASCUAL, E. Oxygen consumption and osmoregulatory capacity in *Neomysis integer* reduce competition for resources among mysid shrimp in a temperate estuary. **Physiological and biochemical zoology: PBZ**, v. 79, n. 5, p. 866–877, out. 2006b.
- VILLÉGER, S. et al. Low Functional  $\beta$ -Diversity Despite High Taxonomic  $\beta$ -Diversity among Tropical Estuarine Fish Communities. **PLOS ONE**, v. 7, n. 7, p. e40679, 9 jul. 2012.
- VILLÉGER, S. et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. **Aquatic Sciences**, v. 79, n. 4, p. 783–801, 1 out. 2017.
- WEDDERBURN, S. D. et al. Population and osmoregulatory responses of a euryhaline fish to extreme salinity fluctuations in coastal lagoons of the Coorong, Australia. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 168, p. 50–57, 5 jan. 2016.
- WHITFIELD, A. et al. A review of the ecology and management of temporarily open/closed estuaries in South Africa, with particular emphasis on river flow and mouth state as primary drivers of these systems. **African Journal of Marine Science**, v. 34, n. 2, p. 163–180, 1 ago. 2012.
- WHITFIELD, A. K. MASS MORTALITIES OF FISH IN SOUTH AFRICAN ESTUARIES. **Southern African Journal of Aquatic Sciences**, v. 21, n. 1–2, p. 29–34, jan. 1995.
- WHITFIELD, A. K. Fishes and freshwater in southern African estuaries – A review. **Aquatic**

**Living Resources**, v. 18, n. 3, p. 275–289, jul. 2005.

WHITFIELD, A. K. et al. Fishes and salinities in the St Lucia estuarine system—a review.

**Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 16, n. 1, p. 1, 9 ago. 2006.

WHITFIELD, A. K. Why are there so few freshwater fish species in most estuaries? **Journal of Fish Biology**, v. 86, n. 4, p. 1227–1250, abr. 2015.

WHITFIELD, A. K. Estuaries – how challenging are these constantly changing aquatic environments for associated fish species? **Environmental Biology of Fishes**, v. 104, n. 4, p. 517–528, 1 abr. 2021.

WHITFIELD, A. K.; HARRISON, T. D. River flow and fish abundance in a South African estuary. **Journal of Fish Biology**, v. 62, n. 6, p. 1467–1472, 2003a.

WHITFIELD, A. K.; HARRISON, T. D. River flow and fish abundance in a South African estuary. **Journal of Fish Biology**, v. 62, n. 6, p. 1467–1472, 2003b.

ZARZUELO, C. et al. Tidal and subtidal hydrodynamics and energetics in a constricted estuary. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 185, p. 55–68, fev. 2017a.

ZARZUELO, C. et al. Tidal and subtidal hydrodynamics and energetics in a constricted estuary. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 185, p. 55–68, 5 fev. 2017b.

ZHANG, Z. et al. Discharge-salinity relationships in Modaomen waterway, Pearl River estuary. **Procedia Environmental Sciences**, v. 2, p. 1235–1245, 2010.

ZHOU, Y. et al. Variations of Water Transparency and Impact Factors in the Bohai and Yellow Seas from Satellite Observations. **Remote Sensing**, v. 13, n. 3, p. 514, jan. 2021.

ZUUR, A. F. et al. **Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R**. New York: Springer International Publishing, 2009.

## CAPÍTULO 2

### **Variações de diversidade da assembleia de peixes ao longo do gradiente longitudinal em dois estuários da Costa Semiárida brasileira**

#### **RESUMO**

Estuários apresentam um grande dinamismo em diversas escalas, resultante da interação entre marés e aporte dulcícola. A variação ao longo do espaço e do tempo das condições ambientais estuarinas é a principal responsável por gerar e manter os padrões de biodiversidade encontrados nesses ecossistemas. A posição espacial ao longo do gradiente longitudinal estuarino condiciona a maneira como essas variáveis ambientais se apresentam, assim, espera-se que as mesmas também determinem os padrões de diversidade espaço-temporal encontrados. De uma maneira geral espera-se uma maior diversidade de peixes em áreas com salinidade ótima (~35) mais próximas ao mar. Este estudo investigou a influência da distância em relação ao mar adjacente nos padrões de diversidade alfa (espacial) e beta (temporal), em suas dimensões taxonômicas e funcionais. Espera-se que a relação entre a distância do mar adjacente e as duas facetas da diversidade (alfa e beta) sejam opostas. Pontos mais próximos do mar teriam uma maior  $\alpha$ -diversidade por conta de variáveis ambientais mais favoráveis e proximidade do pool de espécies marinhas. Por outro lado, pontos mais distantes do mar apresentariam uma maior  $\beta$ -diversidade em função de maior variabilidade temporal nas suas condições ambientais. Para tal foram amostradas variáveis abióticas e a assembleia de peixes em dois estuários da Costa Semiárida brasileira. Estimativas de alfa e beta diversidade foram calculadas para cada ponto e inseridas como variável resposta em modelos lineares generalizados. De maneira contrária ao esperado, a  $\alpha$ -diversidade foi maior em pontos mais distantes do mar, possivelmente por conta de condições mais propícias para a colonização e sobrevivência de peixes juvenis, que representam a maior parte da assembleia estudada. A  $\beta$ -diversidade temporal se mostrou maior em pontos mais a montante, mas esse efeito só foi detectado na dimensão taxonômica. Do ponto de vista dos seus componentes, foi possível indicar que diferentes mecanismos eram responsáveis pela variação temporal da diversidade da ictiofauna ao longo do gradiente espacial. Pontos de amostragem localizados na zona intermediária dos estuários foram determinados por substituição enquanto que nas extremidades do gradiente o componente de diferença de abundâncias foi mais preponderante. Esse estudo destaca a importância das zonas estuarinas mais internas para a geração e manutenção da biodiversidade de peixes e do funcionamento dos ecossistemas estuarinos. Por

conta da proximidade com influências continentais, essas áreas podem estar mais vulneráveis a impactos antrópicos, o que chama a atenção para a necessidade de incluir e priorizar essas áreas em ações de conservação dos ambientes costeiros.

**Palavras-chave:** ictiofauna, diversidade beta, diversidade alfa, ecossistema costeiro, semiárido

## **ABSTRACT**

Estuaries show great dynamism at different scales, resulting from the interaction between tides and freshwater input. The variation over space and time of estuarine environmental conditions is primarily responsible for generating and maintaining the patterns of biodiversity found in these ecosystems. The spatial position along the estuarine longitudinal gradient conditions the way in which these environmental variables are presented, thus, it is expected that they also determine the spatiotemporal diversity patterns found. In general, a greater diversity of fish is expected in areas with optimal salinity (~35) closer to the sea. This study investigated the influence of distance from the adjacent sea in alpha (spatial) and beta (temporal) diversity patterns, in their taxonomic and functional dimensions. The relationship between the distance from the adjacent sea and the two facets of diversity (alpha and beta) is expected to be opposite. Points closer to the sea would have greater  $\alpha$ -diversity due to more favorable environmental variables and proximity to the pool of marine species. On the other hand, points farther from the sea would present greater  $\beta$ -diversity due to greater temporal variability in their environmental conditions. For this purpose, abiotic variables and fish assemblage were sampled in two estuaries of the Brazilian Semi-Arid Coast. Alpha and beta diversity estimates are calculated for each point and inserted as a response variable in generalized linear models. Contrary to expectations,  $\alpha$ -diversity was higher at points farther from the sea, possibly due to more favorable conditions for the colonization and survival of juvenile fish, which represent most of the studied assemblage. Temporal  $\beta$ -diversity was higher at points further upstream, but this effect was only detected in the taxonomic dimension. From the point of view of its components, it was possible to indicate that different mechanisms were responsible for the temporal variation of ichthyofauna diversity along the spatial gradient. Sampling points located in the intermediate zone of the estuaries were determined by substitution, while at the ends of the gradient the abundance difference component was more prevalent. This study highlights the importance of the innermost estuarine zones for the generation and maintenance of fish biodiversity and the functioning of estuarine ecosystems. Due to their proximity to continental influences, these areas may be more vulnerable to anthropic impacts, which draws attention to

the need to include and prioritize these areas in conservation actions for coastal environments.

**Keywords: ichthyofauna, beta diversity, alpha diversity, coastal ecosystem, semiarid**

## 1. INTRODUÇÃO

Estuários são ambientes transicionais altamente complexos, dinâmicos e produtivos que se situam na interface entre ambiente marinho e dulcícola. O funcionamento da maioria dos processos estuarinos depende de um dinamismo natural que resulta de um balanço de influências entre esses dois ambientes (BARLETTA; LIMA, 2019; WHITFIELD, 2005). Essa interação gera gradientes que influenciam as características ambientais e bióticas em diversas escalas espaço-temporais (CAMARA et al., 2021; PAEZ et al., 2018; WHITFIELD, 2021). A fluutuabilidade das condições ambientais estuarinas no espaço e no tempo é entendida como um dos principais fatores que molda a resposta da biota nesses ecossistemas (WHITFIELD, 2021).

Diversos modelos foram propostos para explicar as propriedades bióticas e abióticas dos ecossistemas estuarinos ao longo do seu gradiente espacial (BASSET et al., 2013; ELLIOTT; WHITFIELD, 2011; WHITFIELD et al., 2012). O mais antigo entre eles é o diagrama de Remane, desenvolvido em 1934, que descreve a distribuição da diversidade de espécies ao longo de um gradiente de salinidade dulcícola-marinho (ATTRILL, 2002). De acordo com esse modelo, espera-se que a riqueza de espécies marinhas seja maior nas porções mais a jusante do estuário, enquanto que o contrário aconteceria para as dulcícolas. Na porção intermediária do estuário, que apresenta características mesohalinas, a composição seria dominada por espécies de águas salobras. Entretanto, a maioria desses modelos foca na descrição de padrões espaciais de diversidade, e estudos que proponham modelos sobre como o aspecto temporal da diversidade se comporta ao longo do espaço ainda são escassos, principalmente nos estuários (CAMARA et al., 2021).

Os ecossistemas estuarinos da costa semiárida brasileira possuem uma série de características que os distinguem em relação a outros tipos de ambientes. São condicionados pelas condições climáticas da região (pouco volume de precipitação e altas taxas de evaporação), juntamente com fatores antrópicos, como o alto número de barramentos em suas bacias (SOARES et al., 2021). Em decorrência disto, estes são sistemas rasos e com baixo influxo de água doce, podendo também apresentar sazonalmente condições de hipersalinidade e gradientes invertidos (aumento da salinidade no sentido jusante-montante) (SCHETTINI; VALLE-LEVINSON; TRUCCOLO, 2017). A maioria do conhecimento sobre padrões de diversidade de organismos estuarinos baseia-se em sistema de alto influxo (SOARES et al.,

2021). Assim, ainda existem muitas lacunas de conhecimento sobre a biodiversidade e suas respostas a fatores ambientais em ecossistemas estuarinos com essas características (MEDEIROS et al., 2016). Entender as respostas biológicas nesses ambientes extremos pode servir como modelo para previsão de cenários de mudanças climáticas em outras regiões costeiras sujeitas a uma diminuição no aporte de água doce.

A natureza fundamentalmente dinâmica da ecologia é algo reconhecido há longo tempo. Entretanto, uma ênfase maior tem sido dada ao aspecto espacial da complexidade ecológica, mais do que à variação no tempo (YANG, 2020). Monitorar, quantificar, analisar e prever mudanças temporais na estrutura das comunidades biológicas é fundamental para compreender a resposta dos organismos frente a diversos fatores (BUCKLEY et al., 2021). Em ecossistemas tão variáveis como os estuários, se torna ainda mais importante entender como a diversidade se apresenta e se estrutura no espaço e no tempo.

A diversidade das assembleias pode ser quantificada e analisada de diferentes maneiras. Índices de diversidade alfa ( $\alpha$ ) descrevem a estrutura da comunidade, avaliando propriedades fundamentais como riqueza e uniformidade (JOST, 2006). Estimativas de diversidade beta ( $\beta$ ) usam índices de dissimilaridade que permitem a comparação entre a composição de espécies entre diferentes pontos no tempo (ANDERSON et al., 2011). Os dois enfoques ( $\alpha$  e  $\beta$ ) apresentam respostas sobre os processos ecológicos que estruturam as assembleias. Ademais, a incorporação do aspecto funcional permite agregar atributos das espécies que influenciam diretamente o funcionamento dos ecossistemas (VILLÉGER et al., 2017). Assim, uma abordagem integrada entre essas diferentes dimensões permite um melhor entendimento das causas e efeitos relacionados aos padrões espaço-temporais de biodiversidade (BREJÃO et al., 2021).

Ao longo do tempo e do espaço diferentes zonas distribuídas ao longo do gradiente longitudinal estuarino apresentam dinâmicas distintas (DAY, 2013). Essa variabilidade é o resultado de um balanço entre as influências de origem marinha (penetração da maré) e e fluvial (aporte de água doce) (VAN DIGGELLEN; MONTAGNA, 2016). Tais interações resultam tanto em alteração dos parâmetros físico-químicos da água, como também nas propriedades físicas do sistema (POSSAMAI et al., 2018). Nesse contexto a proximidade de um ponto em relação ao mar favorece a ocorrência de condições ambientais mais estáveis ao longo do tempo (ATTRILL, 2002). Dessa maneira, é razoável supor que a diversidade espacial e temporal em um estuário será influenciada pela posição do ponto em relação a esses dois fatores (influência marinha e fluvial).

O presente estudo avalia se a diversidade espaço-temporal de assembleias de peixes

estuarinos nas suas dimensões taxonômica e funcional é influenciada pela posição ao longo do gradiente longitudinal estuarino. Para isso, serão testadas as hipóteses de que: (1) a diversidade alfa (espacial) é maior em pontos mais próximos do mar adjacente e (2) diversidade beta (temporal) será maior em pontos posicionados mais à montante no gradiente espacial do estuário. Acredita-se que a maior proximidade do pool de espécies marinhas favorecerá uma maior diversidade de espécies em pontos mais a jusante. Por outro lado, a maior variação temporal das condições ambientais nas porções do estuário mais à montante favorecerá maiores valores de diversidade beta.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 *Objetivo geral*

- Avaliar a diversidade espaço-temporal taxonômica e funcional da assembleia de peixes e as características ambientais ao longo do gradiente longitudinal estuarino.

### 2.2 *Objetivos específicos*

- Avaliar o efeito da distância em relação ao mar adjacente na composição taxonômica e funcional.
- Investigar o efeito da distância em relação ao mar adjacente na  $\alpha$ -diversidade espacial.
- Investigar o efeito da distância em relação ao mar adjacente na  $\beta$ -diversidade temporal e seus componentes de substituição e diferença de abundâncias

## 3. METODOLOGIA

### 3.1 *Área de estudo e amostragem*

As coletas de variáveis bióticas e abióticas foram realizadas em maré vazante (2.0 a 0.0 m) e maré enchente (0.0 a 2.0 m), compreendendo sempre horários diurnos (07:00 h a 17:00 h), com uma frequência trimestral entre os anos de 2021 e 2022, nos estuários dos rios Choró (Figura 1-a) e Curu (Figura 1-b), localizados na costa semiárida brasileira. Esses dois sistemas possuem características físicas e paisagísticas semelhantes, em termos de cobertura de manguezal e impactos antrópicos (Tabela 1). Além disso, nesses dois locais existem delimitações físicas claras que marcam o que pode ser considerado como o limite final do ecossistema estuarino. No Choró, durante o período seco, a porção final do estuário corresponde a uma área na qual o leito seca e o estuário perde sua conexão com áreas mais a montante do rio. No Curu, a porção superior do estuário acaba em um barramento, que impede o avanço da

água do mar mais a montante. Os pontos de coleta (Choró: 7 pontos; Curu: 8 pontos) foram distribuídos de maneira a abranger toda a extensão longitudinal do estuário, espaçados por uma distância de cerca de um quilômetro de distância entre eles e levando em consideração as possibilidades logísticas para coleta de variáveis bióticas e abióticas em cada local.

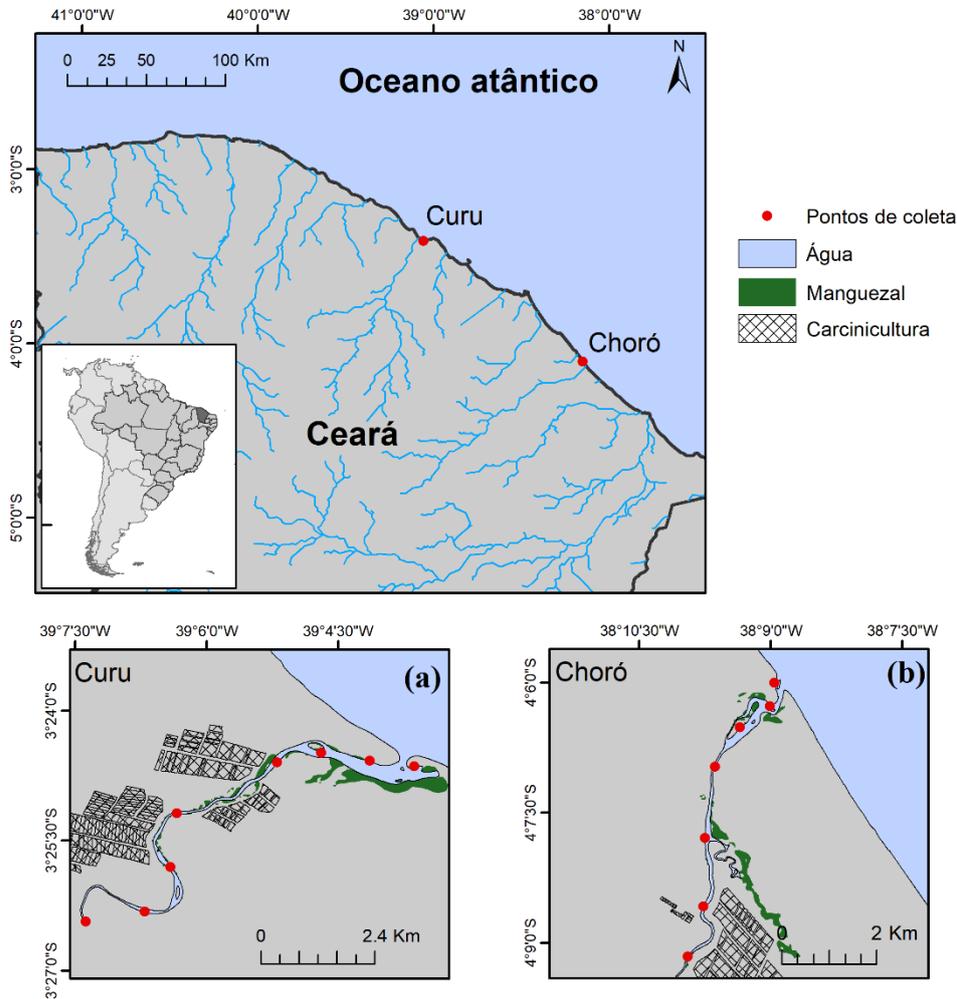
**Tabela 1 – Características físicas e paisagísticas (cobertura de manguezal e área de carcinicultura) dos estuários do Choró e Curu.**

Estuário	Largura da foz (m)	Área do estuário (km <sup>2</sup> )	Área de manguezal (km <sup>2</sup> )	Área de carcinicultura (km <sup>2</sup> )
Choró	67.8	~ 3.0	0.72	3.51
Curu	52.4	~ 4.0	0.93	4.36

As capturas dos peixes autorizadas pelo ICMBio/SISBio (Licença: n° 64269) foram realizadas de maneira padronizada utilizando redes de arrasto de praia de 25 m de comprimento, 2 m de altura e 12 mm de malha (dois lances de arrastos por ponto), em áreas com profundidades entre 0.3 m e 1.5 m. Cada arrasto percorreu em torno de 200 m<sup>2</sup> de área de acordo com a equação:  $A = D \times L$ , onde A é a área, D é a distância da margem (10 m) e L é o comprimento da rede efetivamente utilizado (20 m). Os peixes coletados foram condicionados em sacos plásticos em isopor com gelo e posteriormente fixados em formol 10% ao final das atividades em campo. Após 48h foram preservados em álcool 70% no Laboratório de Ecologia Aquática e Conservação (LEAC) da Universidade Federal do Ceará, onde as espécies tiveram suas identidades taxonômicas confirmadas segundo literatura especializada. O número de indivíduos por ponto de cada espécie foi dividido pela área amostrada pelo arrasto, assim, além da matriz de comunidade com o número bruto de indivíduos, foram geradas também matrizes com o número de indivíduos por área (ind/m<sup>2</sup>).

Para caracterizar as variáveis ambientais ao longo do gradiente longitudinal do estuário, em cada um dos pontos foi mensurada a salinidade com refratrômetro, transparência (cm) com disco de secchi, pH e temperatura (°C) com sonda. Além disso, em cada ponto de coleta, amostras de água foram coletadas em duplicata para avaliar a concentração de clorofila-a. As amostras de água foram filtradas com filtros de microfibras de vidro (AP40) e posteriormente realizou-se o protocolo de extração com acetona. A determinação da concentração de clorofila-a (µg/L) foi feita a partir de mensurações de absorvância em diferentes comprimentos de onda com espectrofotômetro, aplicadas em equações desenvolvidas por Jeffrey & Humphrey (1975).

**Figura 1 – Mapa de localização dos estuários do Curu (a) e Choró (b) e pontos de coleta (em vermelho) distribuídos ao longo do gradiente espacial de cada estuário.**



### 3.2 Análise dos dados

Para atingir os objetivos relacionados a caracterização funcional da ictiofauna foram obtidas informações qualitativas e quantitativas sobre os atributos das espécies. Foram realizadas Análises de Coordenadas Principais (PCoAs) para representar as composições taxonômicas e funcionais em um espaço multivariado. O efeito da distância do ponto em relação ao mar na composição taxonômica e funcional da assembleia de peixes foi testado com uma PERMANOVA. Estimativas de diversidade- $\alpha$  (espacial) e diversidade- $\beta$  (temporal) taxonômica e funcional foram obtidas e posteriormente esses valores foram inseridos em GLMs usando a distância para o mar como variável preditora. Toda a análise de dados foi feita usando

o software R 4.2.0 (pacotes específicos estão citados em cada uma das subseções) (R CORE TEAM, 2022).

### 3.2.1 *Dados funcionais*

Para caracterizar as espécies do ponto de vista funcional, foi utilizado um conjunto de atributos qualitativos e quantitativos. Os atributos qualitativos usados foram: guilda trófica (detritívoras, planctívoras, herbívoras, invertívoras e macrocarnívoras) posição na coluna d'água (bentônicas, nectônicas e nectobentônicas), mobilidade (móvel e secundária) e guilda de uso estuarino (marinhas visitantes, marinhas migrantes, estuarinas, diádromas e dulcícolas), seguindo a classificação de Potter *et al.* (2015). Essas informações foram compiladas a partir do FishBase (FROESE; PAULY, 2023) e da literatura disponível para as espécies, em ecossistemas estuarinos e com tamanhos semelhantes aos coletados. Foram selecionados 15 atributos morfológicos relacionados às funções de aquisição de alimento, locomoção e uso do hábitat. Para compor os atributos, primeiramente foi obtida a massa corpórea e medidas morfométricas de um a cinco indivíduos por espécie (Apêndice A). Em seguida, essas medidas foram utilizadas em fórmulas para compor os atributos (Apêndice B). Os táxons *Mugil* sp., *Eucinostomus* sp. e *Diapterus* sp. foram tratados como espécies à parte devido seus tamanhos diminutos (comprimento-padrão <40 mm), o que impossibilitou sua identificação em nível de espécie.

### 3.2.2 *Estimativas de diversidade taxonômica e funcional*

Estimativas de diversidade só podem ser consideradas informativas quando comparadas entre comunidades que foram amostradas de maneiras equivalentes (ROSWELL; DUSHOFF; WINFREE, 2021). A própria natureza dos dados ecológicos gera vieses, uma vez que as comunidades possuem diferentes números de indivíduos (ROSWELL; DUSHOFF; WINFREE, 2021). Para contornar esse problema, os índices de diversidade- $\alpha$  foram calculados a partir de uma rarefação/extrapolação baseada na cobertura. A cobertura é uma medida da suficiência amostral de uma comunidade e procura estimar a verdadeira abundância relativa total de cada espécie da comunidade representada na amostra (ROSWELL; DUSHOFF; WINFREE, 2021). A utilização de diferentes índices de diversidade alfa pode apresentar problemas em função dos diferentes critérios utilizados por cada um deles (BARRANTES; SANDOVAL, 2009; WILLIS, 2019). De maneira a contornar esse aspecto, foi utilizada a abordagem de generalização com números de Hill (CHAO *et al.*, 2014). Essa metodologia unifica os critérios que são usados nos

diferentes índices de diversidade, permitindo assim uma interpretação mais integrada entre eles. Três índices de diversidade- $\alpha$  foram calculados a partir da generalização de números de Hill:  $q=0$  (riqueza de espécies),  $q=1$  (exponencial da entropia de Shannon) e  $q=2$  (inverso do índice de Simpson). Para a dimensão funcional, foi utilizada uma adaptação dessa metodologia proposta por Chao *et al.* (2021). Essas análises foram conduzidas usando os pacotes *iNEXT* (HSIEH; MA; CHAO, 2016) e *iNEXT.3D* (CHAO et al., 2021).

Para estimar a diversidade- $\beta$  temporal taxonômica foi usada a abordagem primeiramente desenvolvida por Podani & Schmera (2011) e Carvalho *et al.* (2012) e posteriormente expandida por Podani *et al.* (2013) para lidar com dissimilaridade de dados de abundância. A diversidade beta total leva em consideração toda a variação, mas pode ser decomposta em suas frações de substituição (substituição de espécies) e diferença de riqueza/diferença de abundâncias (perda ou ganho de espécies/abundâncias) (CARVALHO; CARDOSO; GOMES, 2012; PODANI; RICOTTA; SCHMERA, 2013; PODANI; SCHMERA, 2011). No caso da dimensão funcional, as estimativas foram feitas a partir da metodologia de hipervolumes  $n$ -dimensionais com densidade de kernel (CARVALHO; CARDOSO, 2020; MAMMOLA; CARDOSO, 2020). Para representar o espaço funcional ocupado por um conjunto de espécies, cada dimensão  $n$  representa, portanto, um atributo, e cada espécie corresponde a um hipervolume diferente. As assembleias são representadas a partir da soma dos hipervolumes ocupados pelas espécies, ponderados pela abundância das mesmas. A qualidade do hiperespaço funcional foi acessado através da relação entre uma matriz de distâncias inicial e as distâncias no hiperespaço (MAIRE et al., 2015). A diversidade beta funcional total é considerada como a soma das frações exclusivas de espaço que pertencem a cada uma das assembleias (CARVALHO; CARDOSO, 2020). A decomposição do componente de substituição é feito a partir quantificação da substituição de espaço entre hipervolumes e diferença de abundâncias através do ganho/perda de espaço de cada um dos hipervolumes (MAMMOLA; CARDOSO, 2020). Essas análises foram conduzidas usando o pacote *BAT* (CARDOSO; RIGAL; CARVALHO, 2015). As estimativas de diversidade beta foram feitas usando o índice de Jaccard e levando em consideração uma abordagem direcional em que cada ponto foi comparado com ele mesmo através do tempo (ANDERSON et al., 2011). Assim, foram realizadas três comparações para cada ponto, em sete pontos, em dois estuários, perfazendo um total de 42 unidades amostrais. As análises foram conduzidas usando funções do pacote *BAT* (CARDOSO; RIGAL; CARVALHO, 2015).

### 3.2.3 Análises estatísticas

Os dados de composição taxonômica (matriz de pontos x espécie) foram inicialmente padronizados pelo número total de indivíduos de cada ponto (padronização por linha). Em seguida foi calculada uma matriz de distância de bray-curtis e ela foi utilizada em uma análise de coordenadas principais (PCoA) para representar as assembleias em um espaço bidimensional. Posteriormente a isso, foi aplicada a rotina *envfit* do pacote *vegan* (DIXON, 2003) utilizando os eixos da PCoA e os dados de composição taxonômica padronizados para identificar a posição das espécies no espaço multivariado. Apenas as espécies significativas ( $p < 0.05$ ) foram plotadas no gráfico. Em seguida, para acessar os efeitos das variáveis estuário, tempo (evento de coleta) e distância do ponto em relação ao mar adjacente sobre a composição taxonômica das assembleias foi realizado um teste de PERMANOVA.

Para analisar a composição funcional das assembleias, primeiramente foi gerada uma matriz de *community weighted mean* (CWM). A CWM foi obtida levando em consideração a abundância relativa das espécies e os valores de cada um dos seus atributos (LAVOREL et al., 2008). Dessa maneira, para cada ponto coletado são associados os valores médios de cada atributo, considerando todas as espécies da assembleia. Em seguida a CWM foi padronizada (normalização por z-scores) e uma matriz de distância euclidiana foi calculada a partir dela. Essa matriz foi utilizada em uma PCoA para representar a distância de uma assembleia em relação às outras, considerando sua composição funcional. A rotina *envfit* do pacote *vegan* (DIXON, 2003) foi aplicada a partir dos eixos da PCoA e da matriz de CWM. Assim, foi possível identificar como os atributos estavam distribuídos no espaço bidimensional. Apenas atributos significativos foram plotados. Para testar os efeitos das variáveis estuário, tempo (evento de coleta) e distância do ponto em relação ao mar sobre a composição funcional das assembleias foi realizado um teste de PERMANOVA.

A influência da distância do ponto em relação ao mar adjacente nas estimativas obtidas de diversidade alfa espacial e beta temporal foram exploradas a partir de Modelos Lineares Generalizados (GLM). Essa categoria de modelos representa uma alternativa à regressão linear clássica quando os seus pressupostos não são preenchidos (ZUUR et al., 2009). Além de relações lineares, explorou-se também a existência de interações não lineares com a inclusão de termos quadráticos nos modelos. A existência de fenômenos ecológicos não lineares ao longo de gradientes espaciais é reconhecida há bastante tempo na ecologia (WHITTAKER, 1956, 1967). Assim, se torna de fundamental importância usar modelos que também possam detectar esse tipo de relação. A magnitude do efeito foi obtida a partir do cálculo de  $r^2$  (proporção da

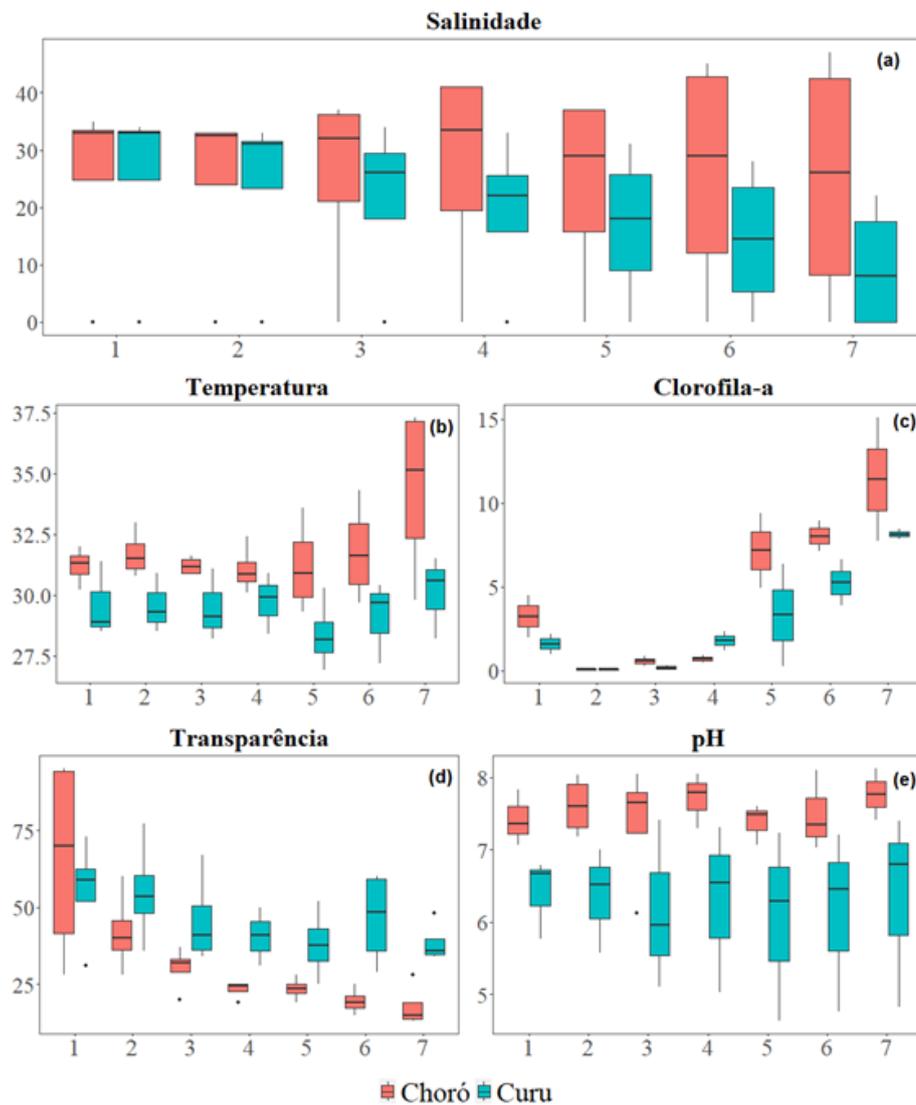
variância explicada pelo modelo). Testes de uniformidade, sobredispersão e detecção de outliers foram realizados para checar se os pressupostos da análise estavam sendo supridos com funções do pacote *DHARMA* (HARTIG, 2021).

#### 4. RESULTADOS

Os estuários do Choro e Curu apresentaram perfis diferentes de distribuição espacial da salinidade ao longo do tempo (Figura 2-a). O Choró se comportou como um estuário inverso nos meses de Novembro/2021 e Fevereiro/2022, com a concentração de salinidade aumentando no sentido jusante-montante. No mês de Maio/2022, esse estuário apresentou características dulcícolas (salinidade zero) ao longo de todo o seu gradiente espacial. Posteriormente, em Setembro/2022 apresentou perfil positivo, com maiores valores de salinidade sendo encontrados nos pontos próximos ao mar adjacente. O estuário do Curu se apresentou um perfil positivo ao longo de todo o período de amostragem, com exceção do mês de Maio/2022, quando também apresentou salinidades zero em todo o seu comprimento. No estuário do Curu a temperatura não apresentou grandes variações ao longo do estuário, enquanto no Choró há uma clara tendência de aumento da temperatura em pontos mais distantes do mar (Figura 2- b). A concentração de clorofila-a foi maior no estuário do Choró e mostra um claro padrão de aumento no sentido jusante-montante (Figura 2-c). Maiores valores de transparência foram encontrados no Curu, porém apenas no Choró parece haver uma tendência clara de diminuição dessa variável conforme se aumenta a distância em relação ao mar (Figura 2-d). O pH não apresenta diferenças aparentes em relação ao gradiente jusante-montante e foi maior no Choró do que no Curu (Figura 2-e).

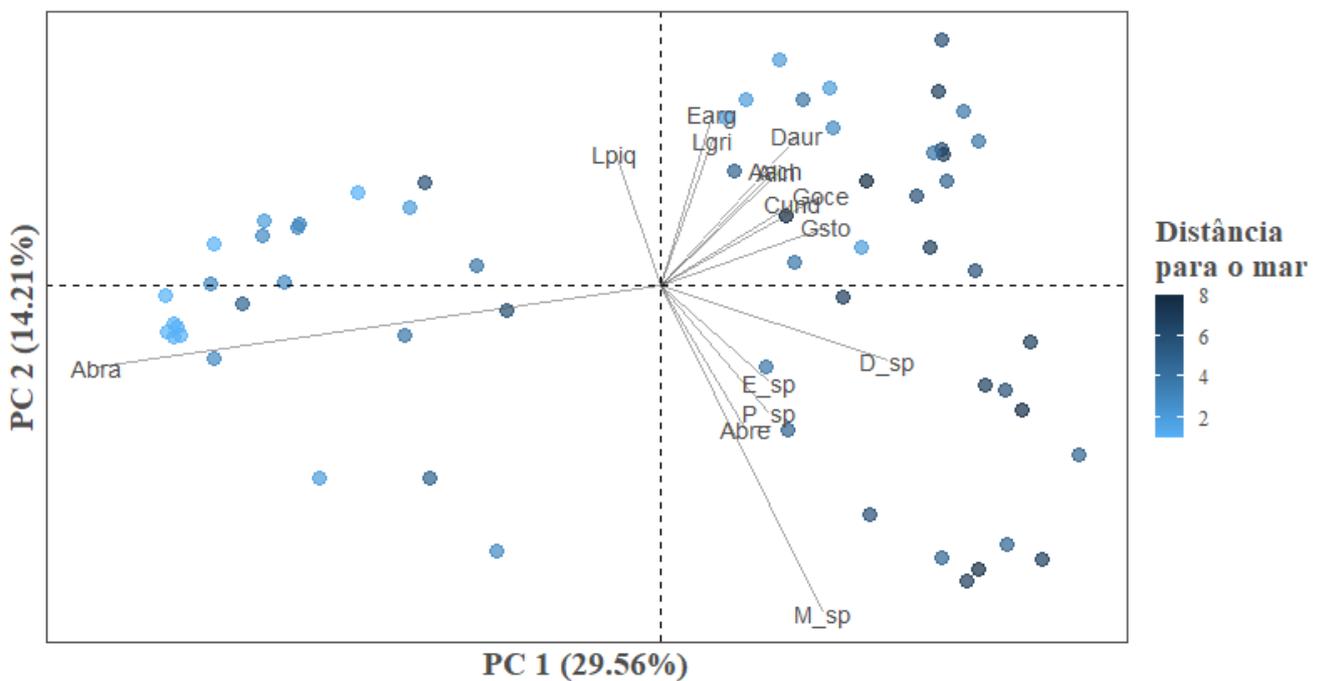
Foram capturados 9421 indivíduos distribuídos em 80 espécies, 33 famílias e 17 ordens. Entre as famílias com mais espécies estão Gobiidae (7), Engraulidae (6), Lutjanidae (5), Gerreidae (4) e Carangidae (4). As ordens mais especiosas foram Perciformes, Clupeiformes e Gobiiformes. Apenas seis espécies representam cerca de 70% da abundância total, em ordem decrescente: *Mugil* sp., *Atherinella brasiliensis*, *Eucinostomus argenteus*, *Lile piquitinga*, *Diapterus* sp. e *Elops saurus*. A maior parte da abundância é composta por espécies marinho migrantes (56.16%) e estuarinas (19.17%). Espécies dulcícolas, marinho-visitantes e diádromas representam uma menor parcela, totalizando 17.70%, 8.22% e 2.74% da abundância coletada, respectivamente. A composição por guilda trófica foi, em ordem decrescente: invertívoros (35.61%), macrocarnívoros (25.66%), onívoros (17.80%), planctívoros (10.96%), detritívoros (9.59%) e herbívoros (1.37%). Espécies nectônicas e nectobentônicas representam 42.46% e 36.98% da abundância amostrada, enquanto bentônicas apenas 20.54%.

**Figura 2 – Boxplot com a distribuição valores das variáveis ambientais mensuradas ao longo do gradiente longitudinal dos estuários do Choró e Curu. No eixo x, os números indicam a posição do ponto no gradiente longitudinal do estuário (em ordem crescente conforme a distância para o mar adjacente). As unidades das variáveis são: Clorofila-a:  $\mu\text{g/L}$ ; Temperatura:  $^{\circ}\text{C}$ ; Transparência: cm.**



A análise de coordenadas principais (PCoA) gerada a partir dos dados de composição taxonômica sugere a existência de distintos padrões de composição ao longo do gradiente longitudinal dos estuários (Figura 3). A análises de PERMANOVA indicou que a maior parte da variação no espaço multivariado se deve à variável distância em relação ao mar adjacente ( $r^2 = 0.32$ ), enquanto que os fatores estuário e tempo possuem efeitos quase insignificantes ( $r^2 = 0.03$  e  $0.06$ , respectivamente) (Tabela 2). A partir da análise de *envfit* foi possível identificar três grupos de espécies distintos. *Atherinella brasiliensis* aparece associada a pontos com menor distância em relação ao mar. As espécies *Eucinostomus argenteus*, *Lutjanus alexandrei*, *Achirus achirus*, *Diapterus auratus*, *Gobionellus ocananicus*, *Achirus lineatus*, *Gobionellus stomatus* e *Centropomus undecimalis* formam um grupo mais associado a pontos mais distantes do mar no gradiente longitudinal dos estuários. *Mugil* sp., *Diapterus* sp., *Poecilia* sp. e *Anchoviella brevisrostris* figuram em outro grupo também relacionado aos pontos mais à montante.

**Figura 3 – Análises de análise de coordenadas principais (PCoA) indicando a distribuição da composição taxonômica da ictiofauna. Intensidade da cor dos pontos corresponde à distância dos pontos em relação ao mar adajacente. As abreviaturas indicam o nome científico das espécies de peixes, disponíveis no Apêndice E.**



**Tabela 2 – Resultados da PERMANOVA entre composição taxonômica da assembleia de peixes e distância para o mar adjacente, estuário e tempo (GL = graus de liberdade,  $r^2$  = proporção da variância explicada, F = valor de F, p (perm = nível de significância).**

Variável	GL	$r^2$	Pseudo-F	p (perm)
Distância para o mar	7	0.320	3.768	<0.01
Estuário	1	0.033	2.691	0.01
Tempo	3	0.065	1.779	0.01
Residual	48	0.582		

Os dois primeiros eixos da ordenação somaram 49.96% da variação nos dados de composição funcional. A PCoA sugere a existência de assembleias com diferentes características funcionais ao longo do gradiente longitudinal estuarino, tanto quando considerados atributos categóricos (Figura 4-a) como atributos numéricos (Figura 4-b). Os resultados das análises de PERMANOVA mostraram que somente a distância para o mar foi significativa para explicar a variação no espaço multivariado da composição funcional (Tabela 3). A análise de *envfit* permitiu identificar como diferentes conjuntos de atributos se relacionam à distância do ponto em relação ao mar. Pontos mais a jusante foram mais associados com espécies nectônicas com hábitos móveis, dietas planctônicas e onívoras e pertencentes à guilda estuarina. Por outro lado, os pontos mais distantes do mar apresentam maior proporção de espécies bentônicas e nectobentônicas, sedentárias, dietas detritívoras, invertívoras e macrocarnívoras, da guilda das marinho migrantes e diádroma. Do ponto de vista ecomorfológico, as assembleias de peixes mais a montante se caracterizam por espécies com maior protusão bucal (Prt), maiores índices de área e forma da cavidade oral (Osf e Osh, respectivamente), olhos posicionados na região superior da cabeça (maior Eps), maiores índices de formato e área transversal do corpo (Bsh e Bsf, respectivamente), maior aspecto da nadadeira caudal (Fpar), maior tração do pedúnculo caudal (Cpt) e maior aspecto da caudal (Cfar). Por outro lado, as assembleias de pontos mais próximos ao mar são caracterizadas por uma maior proporção de espécies com maior tamanho (LogM), maior tamanho de olho (Edst), bocas mais posicionadas na região superior da cabeça (maior Ops), maior índice de posição da peitoral (PFps) e maior relação entre as áreas das nadadeiras (Frt).

Figura 4 – Análise de coordenadas principais (PcoA) com dados de composição funcional e com destaque para atributos categóricos (a) e numéricos (b). Intensidade da cor dos pontos corresponde à distância em relação ao mar adjacente.

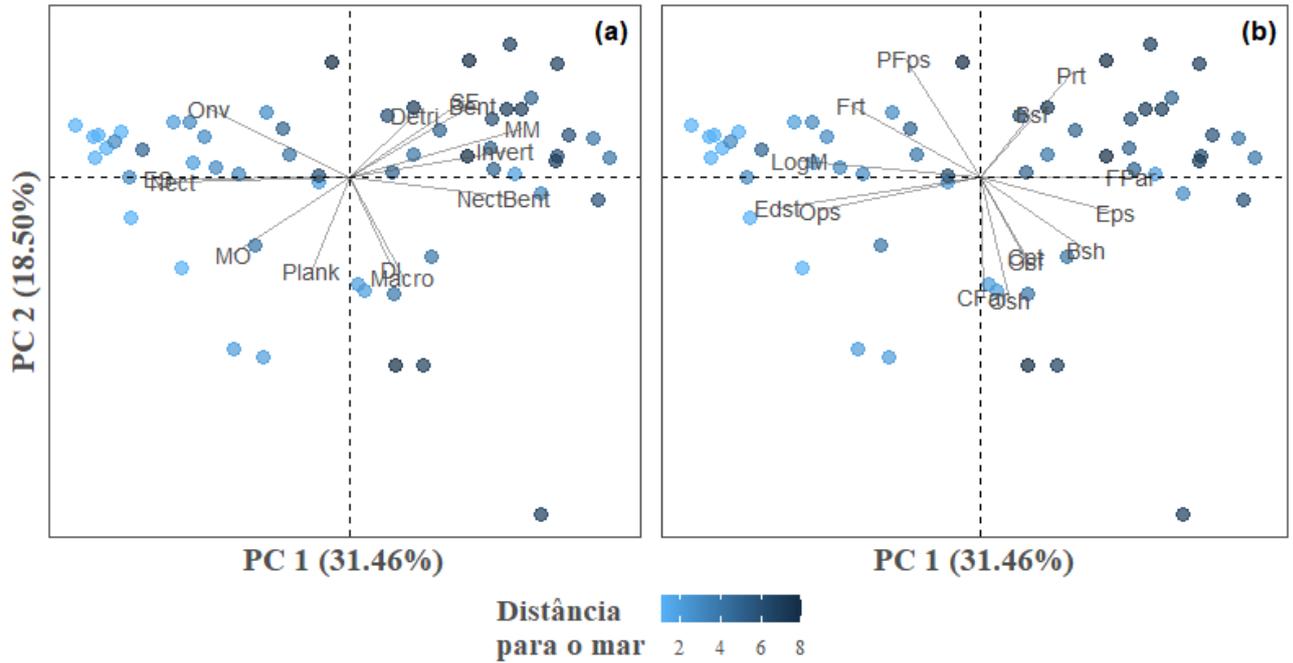
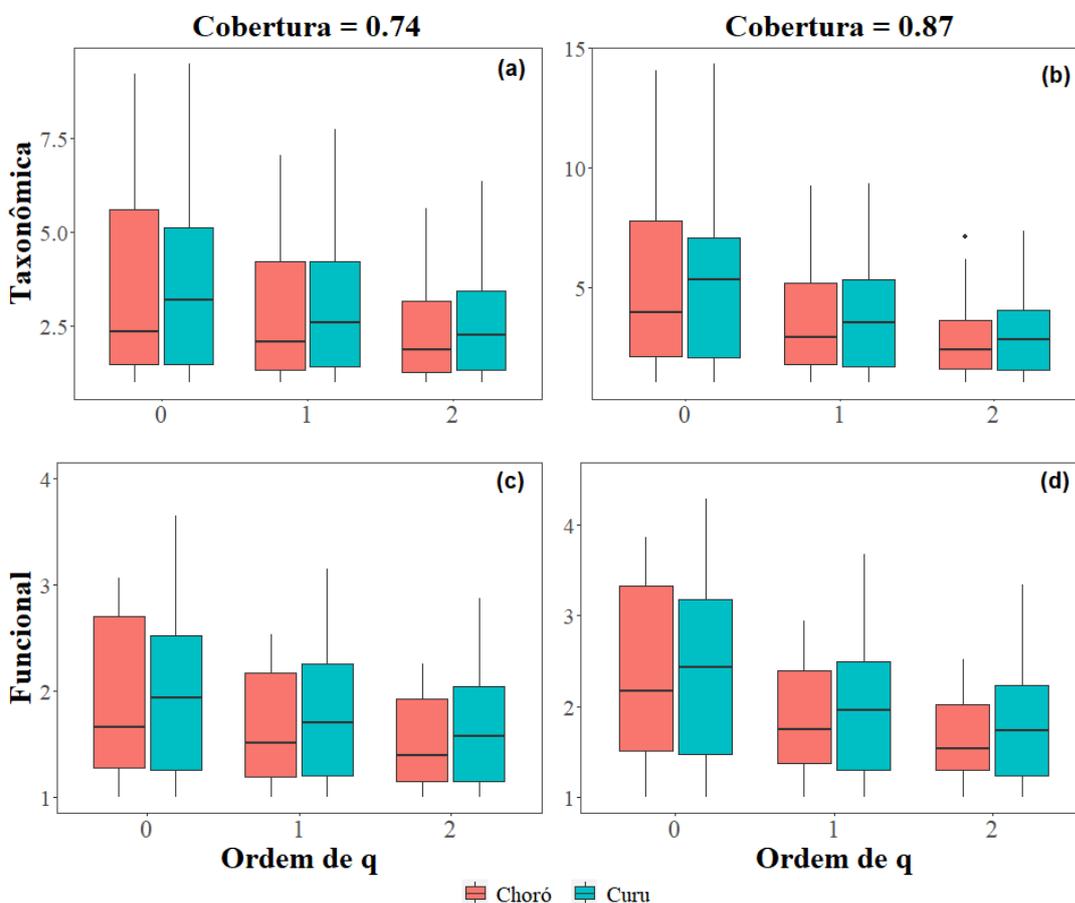


Tabela 3 – Resultados da análises de PERMANOVA entre composição funcional da assembleia e distância para o mar, estuário e tempo (GL = graus de liberdade,  $r^2$  = proporção da variância explicada, F = valor de F, p (perm) = nível de significância).

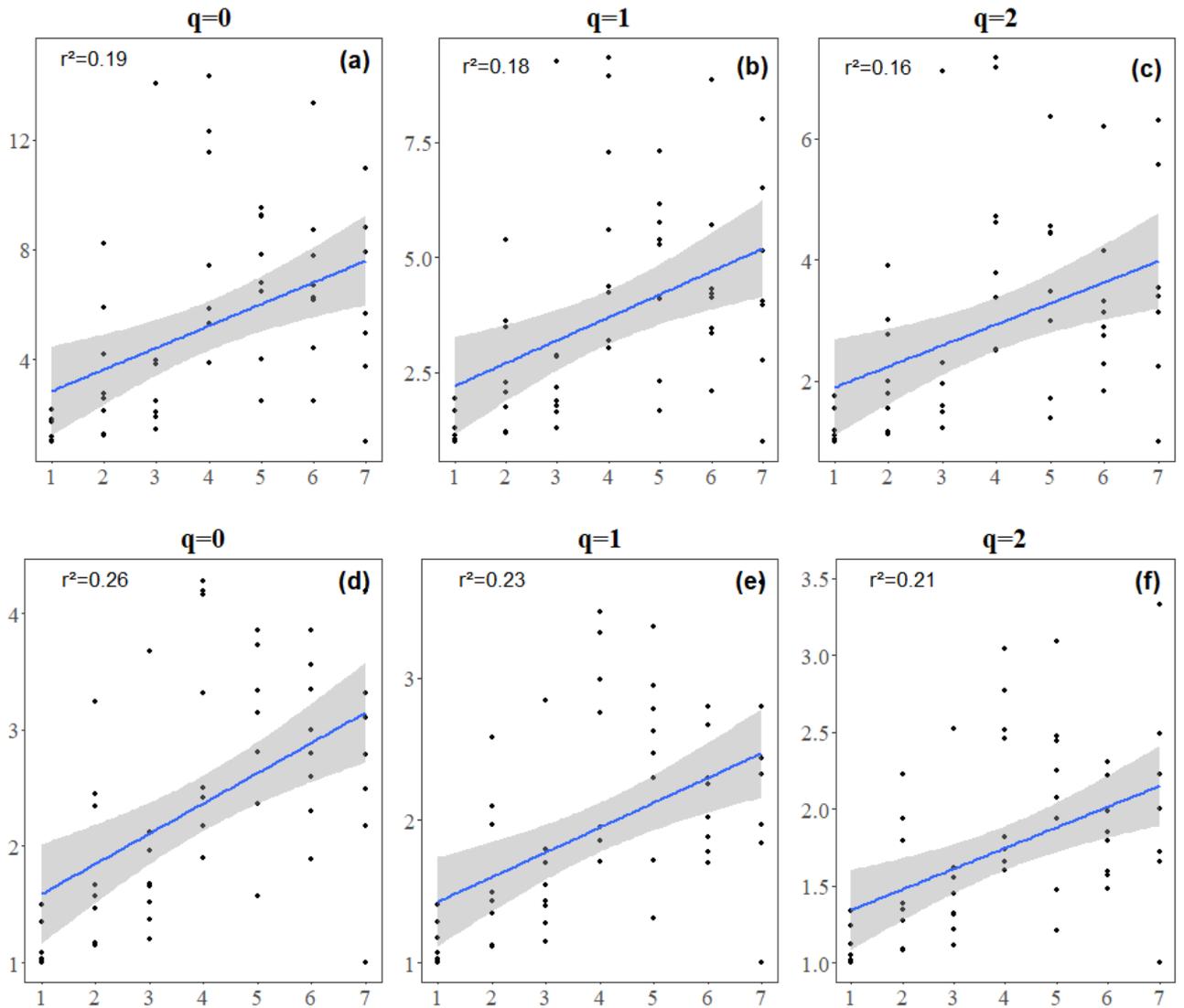
Variável	GL	$r^2$	Pseudo-F	p (perm)
Distância para o mar	1	0.177	11.955	<0.01
Estuário	1	0.024	1.648	0.12
Tempo	3	0.058	1.296	0.16
Residual	50	0.741		

Para as duas medidas de cobertura estimadas a partir dos dados ( $C_{min} = 0.74$  e  $C_{max} = 0.87$ ) as estimativas de alfa diversidade taxonômica e funcional apresentaram valores semelhantes nos dois estuários (Figura 5). Assim, na modelagem GLM, foram utilizados como variável resposta somente os valores obtidos a partir do nível máximo de cobertura. Os modelos indicaram um efeito significativo da posição do ponto ao longo do gradiente estuarino na alfa diversidade taxonômica e funcional (Figura 6, Tabela 4). Menores valores de  $r^2$  foram obtidos conforme se aumenta a ordem de  $q$  (número das generalizações de Hill). Dessa maneira, pontos mais distantes do mar adjacente tendem a apresentar uma maior alfa diversidade tanto do ponto de vista taxonômico e funcional. Essa influência é ligeiramente maior quando se considera índices de diversidade que dão mais ênfase para a riqueza de espécies e funções ( $q = 0$ ), do que aqueles nos quais a distribuição das abundâncias é pesada ( $q=1$  e  $q=2$ ).

**Figura 5 – Boxplot com os valores das estimativas de  $\alpha$ -diversidade taxonômica e funcional obtidos para os estuários do Curu e Choró. No eixo x os valores de 0, 1 e 2 indicam as ordens de  $q$  para estimar os índices de diversidade.**



**Figura 6 – Relação entre  $\alpha$ -diversidade taxonômica (a,b,c) e funcional (d,e,f) e distância do ponto em relação ao mar adjacente. No eixo x os os números indicam a posição do ponto no gradiente longitudinal estuarino (em ordem crescente conforme a distância para o mar adjacente).**

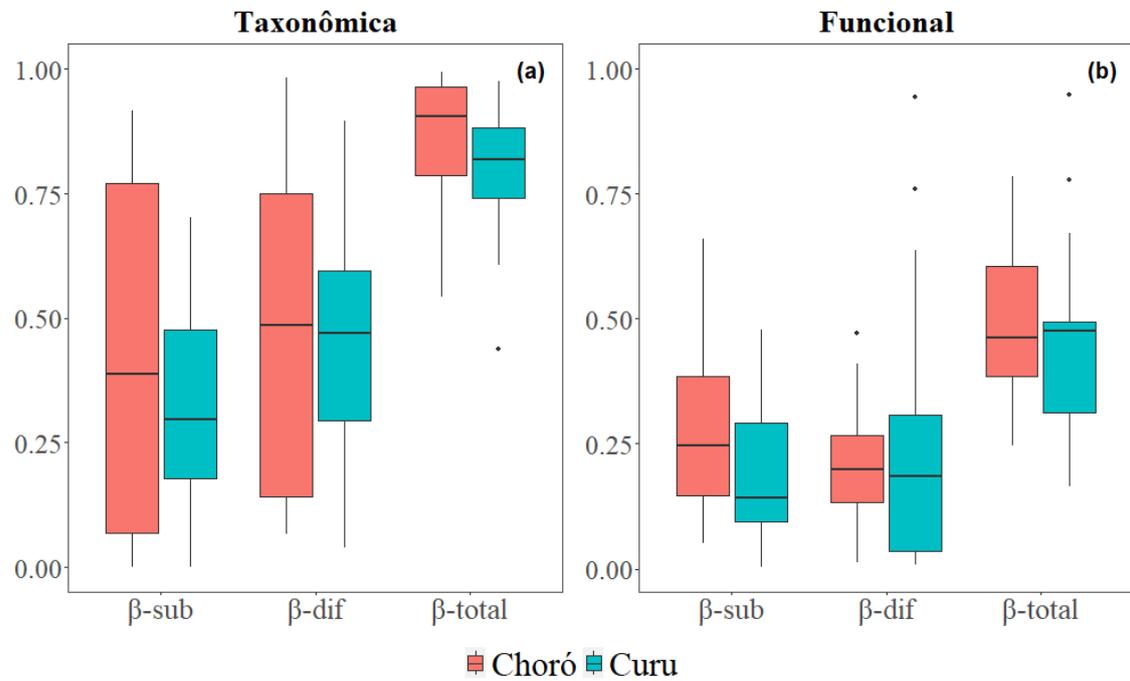


**Tabela 4 – Resultados dos GLMs calibrados para  $\alpha$ -diversidade taxonômica e funcional usando distância para o mar adjacente como variável preditora.**

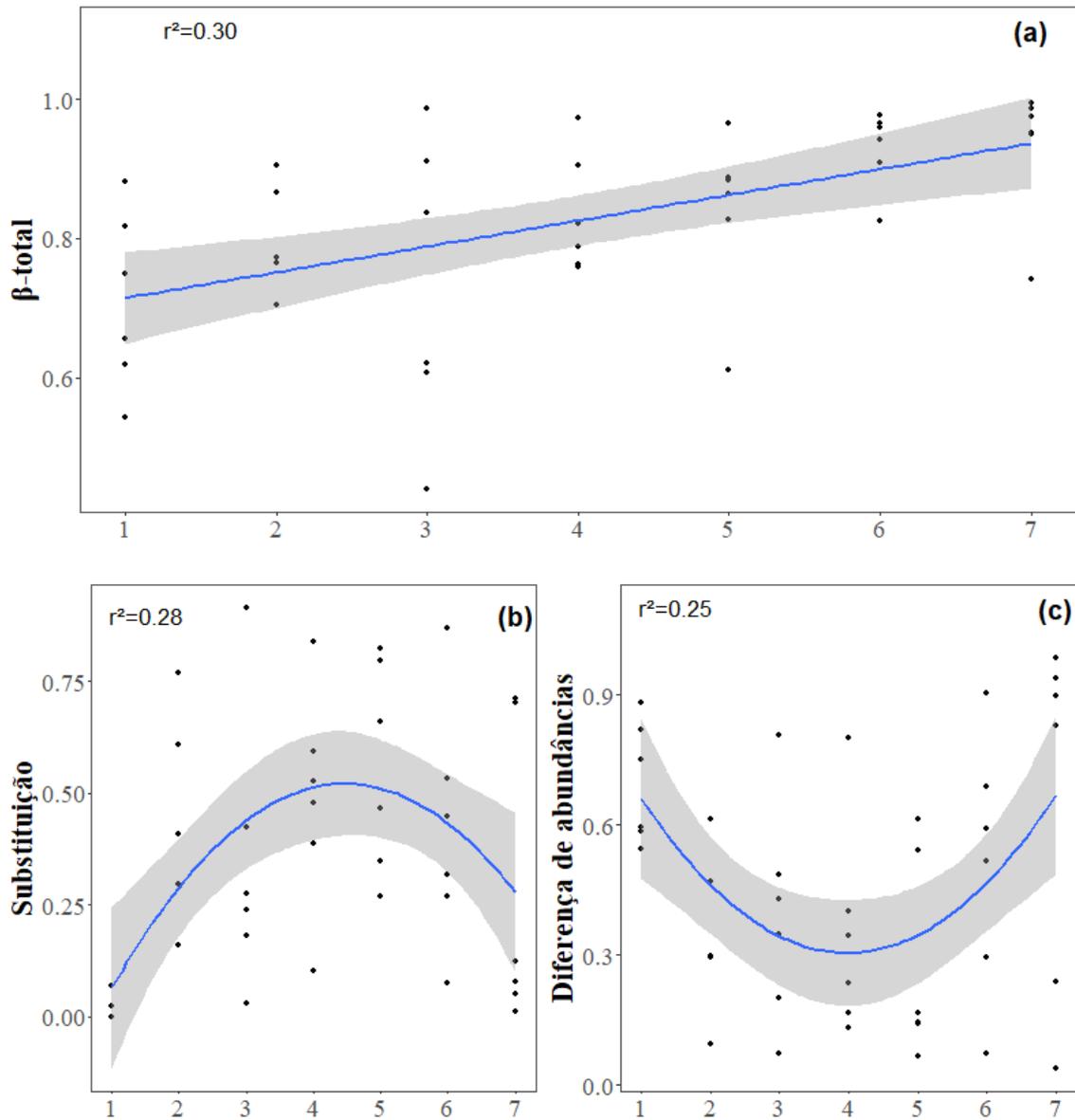
Abordagem	Ordem de q	Variável	Estimate	SE	t valor	p
Taxonômica	0	(Intercepto)	2.0534	1.0075	2.0381	<b>0.04</b>
		distância_mar	0.7928	0.2253	3.5193	<b>&lt;0.01</b>
	1	(Intercepto)	1.7126	0.6542	2.6178	<b>&lt;0.01</b>
		distância_mar	0.4979	0.1463	3.4039	<b>&lt;0.01</b>
	2	(Intercepto)	1.5488	0.4907	3.1563	<b>&lt;0.01</b>
		distância_mar	0.3481	0.1097	3.1727	<b>&lt;0.01</b>
Funcional	0	(Intercepto)	1.3282	0.2652	5.0084	<b>&lt;0.01</b>
		distância_mar	0.2599	0.0593	4.3821	<b>&lt;0.01</b>
	1	(Intercepto)	1.2532	0.1933	6.4822	<b>&lt;0.01</b>
		distância_mar	0.1743	0.0432	4.0308	<b>&lt;0.01</b>
	2	(Intercepto)	1.2532	0.1933	6.4822	<b>&lt;0.01</b>
		distância_mar	0.1743	0.0432	4.0308	<b>&lt;0.01</b>

As estimativas de diversidade beta obtidas nos dois estuários não mostram amplas diferenças na  $\beta$ -total taxonômica e funcional (Figura 7). Porém do ponto de vista taxonômico, os componentes da  $\beta$ -diversidade apresentaram uma variação expressivamente maior no estuário do Choró (Figura 7a). A partir dos modelos GLM foi possível notar um efeito da distância do ponto no gradiente longitudinal e a diversidade beta taxonômica ao longo do tempo (Tabela 5). Assim, pontos mais a montante tendem a apresentar uma maior mudança de composição taxonômica ao longo do tempo (Figura 8a). Para os componentes de substituição e de diferença de abundâncias foi identificado um efeito não linear ao longo do gradiente longitudinal do estuário. Os valores de substituição temporal tendem a ser maiores em pontos localizados na posição intermediária dos estuários (Figura 8b). De maneira inversa, maiores valores de diferença de abundância estão associados aos extremos mais a montante e mais a jusante do gradiente espacial estuarino (Figura 8c). Do ponto de vista funcional, porém, não foi encontrada nenhuma relação entre a distância do ponto em relação ao mar adjacente e a diversidade beta (Tabela 5).

**Figura 7 – Boxplot dos valores de  $\beta$ -diversidade temporal taxonômica (a) e funcional (b) e seus componentes de substituição ( $\beta$ -tsub) e diferença de abundâncias ( $\beta$ -dif) encontrados nos estuários do Choró e Curu.**



**Figura 8 -** Relação ente  $\beta$ -diversidade total taxonômica (a) e seus componentes de substituição (b) e diferença de abundâncias (c) e distância do ponto em relação ao mar. No eixo x os valores 1 a 7 a posição de cada ponto no gradiente longitudinal do estuário (em ordem crescente conforme a distância para o mar adjacente).



**Tabela 5 – Resultados do GLM para  $\beta$ -diversidade temporal ( $\beta$ -total, substituição e diferença de abundâncias) taxonômica e funcional usando distância para o mar como variável preditora.**

Abordagem	$\beta$ -diversidade	Variável	Estimate	SE	t valor	p
Taxonômica	$\beta$ -total	(Intercepto)	0.6771	0.0402	16.8331	< <b>0.01</b>
		distancia_mar	0.0371	0.0090	4.1275	< <b>0.01</b>
	Substituição	(Intercepto)	-0.2375	0.1586	-1.4977	< <b>0.01</b>
		distância_mar	0.3395	0.0909	3.7363	< <b>0.01</b>
		distância_mar <sup>2</sup>	-0.0380	0.0111	-3.4207	< <b>0.01</b>
	Diferença de abundâncias	(Intercepto)	0.9382	0.1623	5.7816	< <b>0.01</b>
		distância_mar	-0.3182	0.0930	-3.4213	< <b>0.01</b>
		distância_mar <sup>2</sup>	0.0399	0.0114	3.5160	< <b>0.01</b>
	Funcional	$\beta$ -total	(Intercepto)	0.5751	0.0657	8.7514
distância_mar			-0.0244	0.0142	-1.7213	0.09
$\beta$ -total		(Intercept)	0.7919	0.1276	6.2048	< <b>0.01</b>
		distância_mar	-0.1550	0.0681	-2.2754	<b>0.02</b>
		distância_mar <sup>2</sup>	0.0156	0.0080	1.9568	0.05
Substituição		(Intercepto)	0.2608	0.1375	1.8963	0.06
		distância_mar	-0.0261	0.0734	-0.3554	0.72
		distância_mar <sup>2</sup>	0.0041	0.0086	0.4807	0.63
Diferença de abundâncias		(Intercepto)	0.2608	0.1375	1.8963	0.06
		distância_mar	-0.0261	0.0734	-0.3554	0.72
		distância_mar <sup>2</sup>	0.0041	0.0086	0.4807	0.63

## 5. DISCUSSÃO

Em ecossistemas tão variáveis como os estuários, analisar a dinâmica dos padrões de diversidade é de fundamental importância para entender os processos que engendram a biodiversidade estuarina. Estuários apresentam uma série de condições ambientais que mudam ao longo do espaço e do tempo, influenciadas principalmente pelo balanço entre a penetração da maré e o aporte de água doce. Fatores como salinidade, temperatura, transparência e clorofila-a (diretamente relacionada à produtividade e oferta de alimento) são tidos como fundamentais para entender a diversidade das assembleias de peixes estuarinas e sua variação desencadeia efeitos na biota, gerando diferentes padrões de composição e diversidade (LIMA et al., 2022; VERGÈS et al., 2022; WHITFIELD, 2021).

Embora os dois estuários tenham características físicas e paisagísticas semelhantes e se localizem em uma área influenciada pelos mesmos condicionantes climáticos semiáridos (SOARES et al., 2021), eles apresentaram diversas diferenças em relação às suas variáveis ambientais. O Curu se comportou majoritariamente como um estuário clássico, com gradiente positivo de salinidade (aumentando conforme se aproxima do mar). O Choró, entretanto, apresentou na maioria dos casos um perfil negativo, com salinidade aumentando em direção a montante. Essa diferença possivelmente se deve ao tamanho das bacias nos dois sistemas. A menor extensão da bacia do estuário do Choró faz com que ele tenha uma maior tendência de apresentar gradientes de salinidade inversos e hipersalinidade (MOLISANI; CRUZ; MAIA, 2006; VALENTIM; MENEZES; TEIXEIRA, 2018). A menor vazão e aporte de água doce nesse estuário também podem ter condicionado outras de suas características ambientais: como maior concentração de clorofila-a em relação ao Curu e o claro gradiente de aumento da temperatura no sentido jusante-montante. Um maior tempo de residência da água permite um maior desenvolvimento da comunidade fitoplânctônica (BARROSO et al., 2018; BARROSO; BECKER; MELO, 2016) e favorece a acumulação de calor na coluna d'água.

Os resultados obtidos demonstram que a composição das assembleias de peixes foi influenciada pela posição do ponto no gradiente estuarino, tanto do ponto de vista taxonômico como funcional. Assim, diferentes grupos de espécies de peixes com perfis funcionais distintos podem ser observados ao longo do espaço. Do ponto de vista taxonômico foi possível detectar mais distinções do que do ponto de vista funcional, refletindo o grau de redundância funcional tipicamente encontrado em assembleias de peixes estuarinos (DOLBETH et al., 2016). Além disso, há uma maior diversidade de espécies e atributos nos grupos relacionados aos pontos mais a montante. Essas diferenças de composição ao longo do gradiente estuarino ocorrem em

função da variação das condições ambientais no espaço. A mudança de composição taxonômica e funcional ao longo do gradiente estuarino sugere a importância de se conservar o estuário como um todo, de maneira a proteger as diferentes funções ecossistêmicas desempenhadas por diferentes conjuntos de espécies (PELICICE et al., 2022).

A espécie *A. brasiliensis* apresentou maior abundância em pontos mais próximos do mar. Essa espécie possui uma alta afinidade a ambientes arenosos e com baixa quantidade de matéria orgânica, característicos das zonas estuarinas mais inferiores (REIS-FILHO; DE ALCÂNTARA SANTOS, 2014). O segundo grupo de espécies está mais relacionado a pontos mais distantes do mar, com uma maior abundância de espécies bentônicas do gênero *Achirus* e *Gobionellus* e espécies nectobentônicas da guilda dos marinho migrantes com alta afinidade a ambientes estuarinos, como *D. auratus*, *E. argenteus* e *L. alexandrei*. Essas espécies vivem em estreita relação como substrato e, portanto, sua maior abundância em pontos mais a montante possivelmente se deve às maiores quantidades de sedimento fino nessas áreas, que favorece uma maior quantidade de matéria orgânica (PÁEZ et al., 2018). Do ponto de vista funcional, a maior abundância de espécies detritívoras e invertívoras em pontos mais a montante, também se deve a essas características. No terceiro grupo destacado, a alta abundância de juvenis (comprimento-padrão <40 mm) de *Mugil* sp. e *Diapterus* sp. reflete a importância das zonas superiores estuarinas para a função de berçário (MAI et al., 2018). Características como a alta turbidez e baixa profundidade geralmente encontrados em pontos mais a montante funcionam como fatores de proteção contra predação para juvenis (PATERSON; WHITFIELD, 2000; VERGÈS et al., 2022), o que deve ter favorecido a abundância dessas espécies. Outra espécie desse grupo, a dulcícola *Poecilia* sp., reflete o maior nível de influência do aporte de água doce que esses pontos estão sujeitos.

A distância do ponto em relação ao mar é uma das variáveis mais usadas em modelos para prever a riqueza de espécies em um estuário, funcionando como um proxy para a salinidade (FRANÇA et al., 2012; FRANÇA; CABRAL, 2015; FRANÇA; COSTA; CABRAL, 2011). Espera-se que a riqueza de espécies aumente nas porções mais inferiores com maior salinidade do estuário (VERGÈS et al., 2022; WHITFIELD et al., 2012). Apesar desse padrão geral, existem casos em que uma relação inversa entre salinidade e diversidade de peixes acontece. Durante o período chuvoso, espécies de água doce podem aumentar sua distribuição e penetrar as porções estuarinas mais a montante, aumentando a riqueza nessas zonas (SOSA-LÓPEZ et al., 2006). Além disso, a alta dominância de espécies estuarinas com maior capacidade de tolerar baixos valores de salinidade também pode resultar nesse efeito (SOSA-LÓPEZ et al., 2006).

Ao contrário das nossas hipóteses, os resultados dos modelos calibrados para  $\alpha$ -diversidade mostraram uma tendência de aumento da diversidade taxonômica e funcional no sentido jusante-montante. Levando em consideração que os dois estuários apresentaram em grande parte comportamentos distintos no que diz respeito à distribuição espacial da salinidade, esse resultado pode sugerir a importância de outras variáveis na determinação da diversidade de peixes estuarinos. Por exemplo, a maior concentração de clorofila-a que foi encontrada em pontos mais distantes do mar nos dois estuários denota uma maior produtividade nas zonas superiores estuarinas. Essa maior produtividade implica em um maior suprimento de alimento, que favorece a colonização e sobrevivência dos juvenis de diversas espécies (BARLETTA et al., 2003; MCLUSKY; ELLIOT, 2004). Considerando que as águas litorâneas da costa semiárida brasileira são especialmente oligotróficas (SOARES et al., 2021), é possível que nesse caso específico, essa variável tenha sido mais importante para determinar a  $\alpha$ -diversidade. A associação entre alta produtividade e alta riqueza de espécies de peixe também já foi reportada em outros ecossistemas estuarinos (HARRISON; WHITFIELD, 1995; NAGELKERKEN, 2009).

Outro fator que pode ter influenciado o padrão encontrado de maior  $\alpha$ -diversidade em pontos mais distantes do mar seria a própria seletividade dos aparelhos de coleta, que tende a capturar uma maior fração de juvenis. Áreas mais internas do estuário geralmente apresentam condições mais propícias para sobrevivência de juvenis. Fatores como maior turbidez, menor profundidade e maior disponibilidade de abrigo (raízes de mangue), funcionam como fatores de proteção contra predadores (MARLEY et al., 2020; VERGÈS et al., 2022). Além disso, condições hidrodinâmicas mais amenas também se relacionam com maior ocorrência de espécies de peixe nos períodos iniciais de seus ciclos de vida (VASCONCELOS et al., 2009).

As estimativas de  $\beta$ -diversidade temporal apresentaram maiores valores na dimensão taxonômica do que na funcional, conforme o grau de redundância funcional das assembleias de peixes estuarinos tropicais (SILVA; FABRÉ, 2019). No estuário do Choró as estimativas de  $\beta$ -diversidade temporal total foram ligeiramente maiores que no Curu. Além disso, a variabilidade nos componentes da  $\beta$ -diversidade taxonômica é sensivelmente maior no Choró, sugerindo assim uma maior dinâmica temporal nos mecanismos que a geram. Ao longo do tempo a salinidade nesse estuário também apresentou uma maior variabilidade. Essa variável é tida como um dos principais fatores que estruturam a diversidade de assembleias de peixes estuarinos (WHITFIELD, 2021). Assim os maiores valores de  $\beta$ -diversidade encontrados nesse estuário podem ter refletido uma maior mudança de salinidade ao longo do tempo.

Quando cada ponto foi comparado com ele mesmo ao longo do tempo, foi possível

perceber que a distância em relação ao mar adjacente exerceu um efeito significativo na  $\beta$ -diversidade, porém apenas em sua dimensão taxonômica. O aporte de água doce funciona como um fator de distúrbio para a biota estuarina, causando uma maior variabilidade nas condições ambientais estuarinas ao longo do tempo (BARROSO et al., 2018; VAN DIGGELEN; MONTAGNA, 2016). Nos dois estuários, pontos mais distantes em relação ao mar apresentaram também uma maior variação na salinidade e concentração de clorofila-a ao longo do tempo. Uma maior variabilidade nas condições ambientais está associada a uma maior diversidade beta (ANDERSON et al., 2011), assim, o padrão observado em relação à diversidade beta taxonômica pode ser entendido como uma resposta da assembleia a esse distúrbio. Pontos mais distantes do mar estão mais próximos e mais sujeitos à influência do aporte de água doce e assim, apresentariam uma maior dinâmica em resposta a esse distúrbio.

Além desse padrão observado na  $\beta$ -total taxonômica, foi possível observar também efeitos não lineares nos seus componentes. Sugerindo assim que a dinâmica temporal da diversidade de espécies é gerada por diferentes mecanismos ao longo do estuário. Em pontos intermediários ao longo da extensão estuarina, o componente de substituição é mais preponderante, enquanto que nas extremidades, a diferença de abundâncias é o mecanismo que gerou a diversidade beta. Esse resultado pode ser explicado em função da colonização de espécies de diferentes guildas nas extremidades do estuário. Durante períodos secos, quando os gradientes de salinidade estão mais estáveis, espécies estenohalinas de origem marinha conseguem colonizar melhor as porções estuarinas mais inferiores (POTTER et al., 2015; VERGÈS et al., 2022). De maneira contrária, durante períodos chuvosos espécies dulcícolas ampliam sua distribuição e atingem a zona superior dos estuários (WHITFIELD, 2005; WHITFIELD et al., 2012).

Esse estudo destaca a importância das zonas estuarinas mais internas para a geração e manutenção da biodiversidade de peixes. Áreas mais distantes do mar apresentaram maior diversidade tanto do ponto de vista taxonômico como funcional, contribuindo tanto para a maior diversidade de espécies como também para o funcionamento do ecossistema. Esse resultado, contrasta com o padrão geral encontrado em ecossistemas estuarinos e, portanto, chama a atenção para uma peculiaridade associada às características de estuários de zonas semi-áridas. A composição de espécies em pontos mais distantes do mar mudou mais ao longo do tempo, o que pode favorecer mecanismos de segregação temporal, promovendo assim a coexistência entre espécies (BARABÁS; D'ANDREA; STUMP, 2018; CHESSON, 2000). Assim, pontos mais distantes do mar podem contribuir de maneira importante para a geração e manutenção da biodiversidade de peixes estuarinos. Apesar disso, áreas mais internas possuem uma maior

vulnerabilidade a impactos antrópicos, em função de sua maior proximidade às influências continentais e maior tempo de residência da água, que pode fazer com que poluentes permaneçam por mais tempo no ecossistema (DE PABLO et al., 2022). Dessa maneira, se torna de fundamental importância incluir e priorizar essas áreas em ações de conservação dos ambientes costeiros.

## REFERÊNCIAS

- ANDERSON, M. J. et al. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19–28, 2011.
- ATTRILL, M. J. A testable linear model for diversity trends in estuaries. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, n. 2, p. 262–269, mar. 2002.
- BARABÁS, G.; D'ANDREA, R.; STUMP, S. M. Chesson's coexistence theory. **Ecological Monographs**, v. 88, n. 3, p. 277–303, 2018.
- BARLETTA, M. et al. Seasonal changes in density, biomass, and diversity of estuarine fishes in tidal mangrove creeks of the lower Caeté Estuary (northern Brazilian coast, east Amazon). **Marine Ecology Progress Series**, v. 256, p. 217–228, 17 jul. 2003.
- BARLETTA, M.; LIMA, A. R. A. Systematic Review of Fish Ecology and Anthropogenic Impacts in South American Estuaries: Setting Priorities for Ecosystem Conservation. **Frontiers in Marine Science**, v. 6, p. 237, 9 maio 2019.
- BARRANTES, G.; SANDOVAL, L. Conceptual and statistical problems associated with the use of diversity indices in ecology. **Revista de Biología Tropical**, v. 57, n. 3, p. 451–460, set. 2009.
- BARROSO, H. DE S. et al. Intra-annual variability of phytoplankton biomass and nutrients in a tropical estuary during a severe drought. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 213, p. 283–293, nov. 2018.
- BARROSO, H. DE S.; BECKER, H.; MELO, V. M. M. Influence of river discharge on phytoplankton structure and nutrient concentrations in four tropical semiarid estuaries. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. 1, p. 37–48, mar. 2016.
- BASSET, A. et al. A unifying approach to understanding transitional waters: Fundamental properties emerging from ecotone ecosystems. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 132, p. 5–16, nov. 2013.
- BREJÃO, G. L. et al. Taxonomic and functional turnover of Amazonian stream fish

- assemblages is determined by deforestation history and environmental variables at multiple scales. **Neotropical Ichthyology**, v. 19, 17 set. 2021.
- BUCKLEY, H. L. et al. Measuring change in biological communities: multivariate analysis approaches for temporal datasets with low sample size. **PeerJ**, v. 9, p. e11096, 8 abr. 2021.
- CAMARA, E. et al. Scale sensitivity of environmental effects on the temporal beta diversity of fishes in tropical coastal lagoons. **Marine Ecology Progress Series**, v. 658, p. 195–218, 21 jan. 2021.
- CARDOSO, P.; RIGAL, F.; CARVALHO, J. C. BAT – Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 2, p. 232–236, 2015.
- CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P. Decomposing the Causes for Niche Differentiation Between Species Using Hypervolumes. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 243, 30 jul. 2020.
- CARVALHO, J. C.; CARDOSO, P.; GOMES, P. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns: Partitioning beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 7, p. 760–771, jul. 2012.
- CHAO, A. et al. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, n. 1, p. 45–67, 2014.
- CHAO, A. et al. Measuring temporal change in alpha diversity: A framework integrating taxonomic, phylogenetic and functional diversity and the iNEXT.3D standardization. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 12, n. 10, p. 1926–1940, out. 2021.
- CHESSON, P. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 343–366, 2000.
- DAY, J. W. (ED.). **Estuarine ecology**. 2. ed ed. New York: Wiley, 2013.
- DE PABLO, H. et al. The Influence of the River Discharge on Residence Time, Exposure Time and Integrated Water Fractions for the Tagus Estuary (Portugal). **Frontiers in Marine Science**, v. 8, 2022.
- DIXON, P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 6, p. 927–930, 2003.
- DOLBETH, M. et al. Exploring ecosystem functioning in two Brazilian estuaries integrating fish diversity, species traits and food webs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 560, p. 41–55, 24 nov. 2016.

- ELLIOTT, M.; WHITFIELD, A. K. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 94, n. 4, p. 306–314, 20 out. 2011.
- FRANÇA, S. et al. Predicting fish community properties within estuaries: Influence of habitat type and other environmental features. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 107, p. 22–31, jul. 2012.
- FRANÇA, S.; CABRAL, H. N. Predicting fish species richness in estuaries: Which modelling technique to use? **Environmental Modelling & Software**, v. 66, p. 17–26, abr. 2015.
- FRANÇA, S.; COSTA, M. J.; CABRAL, H. N. Inter- and intra-estuarine fish assemblage variability patterns along the Portuguese coast. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 91, n. 2, p. 262–271, jan. 2011.
- FROESE, R.; PAULY, D. **FishBase**. Disponível em: <[www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)>.
- HARRISON, T. D.; WHITFIELD, A. K. Fish community structure in three temporarily open/closed estuaries on the Natal coast. **Ichthy Bull**, v. 64, p. 1:80, 1995.
- HARTIG, F. **DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (Multilevel/Mixed) regression models**. Disponível em: <<http://florianhartig.github.io/DHARMA/>>.
- HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 12, p. 1451–1456, 2016.
- JEFFREY, S. W.; HUMPHREY, G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. **Biochemie und Physiologie der Pflanzen**, v. 167, n. 2, p. 191–194, 1 jan. 1975.
- JOST, L. Entropy and diversity. **Oikos**, v. 113, n. 2, p. 363–375, 2006.
- LAVOREL, S. et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! **Functional Ecology**, v. 22, n. 1, p. 134–147, 2008.
- LIMA, C. S. S. et al. Does environmental heterogeneity explain  $\beta$  diversity of estuarine fish assemblages? Example from a tropical estuary under the influence of a semiarid climate, Brazil. **PLOS ONE**, v. 17, n. 9, p. e0273765, 22 set. 2022.
- MAI, A. C. G. et al. Discrimination of habitat use between two sympatric species of mullets, *Mugil curema* and *Mugil liza* (Mugiliformes: Mugilidae) in the rio Tramandaí Estuary, determined by otolith chemistry. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, 11 jun. 2018.
- MAIRE, E. et al. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 6, p. 728–740, 2015.
- MAMMOLA, S.; CARDOSO, P. Functional diversity metrics using kernel density  $n$  -

- dimensional hypervolumes. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 8, p. 986–995, ago. 2020.
- MARLEY, G. S. A. et al. Mangrove or mudflat: Prioritising fish habitat for conservation in a turbid tropical estuary. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 240, p. 106788, 5 ago. 2020.
- MCLUSKY, D. S.; ELLIOT, M. **The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management**. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- MEDEIROS, C. R. et al. Tropical Estuarine Macrobenthic Communities Are Structured by Turnover Rather than Nestedness. **PLOS ONE**, v. 11, n. 9, p. e0161082, 1 set. 2016.
- MOLISANI, M. M.; CRUZ, A. L.; MAIA, L. P. ESTIMATIVA DA DESCARGA FLUVIAL PARA OS ESTUÁRIOS DO ESTADO DO CEARÁ, BRASIL. **Arquivo de Ciências do Mar**, v. 39, p. 53–60, 2006.
- NAGELKERKEN, I. Evaluation of Nursery function of Mangroves and Seagrass beds for Tropical Decapods and Reef fishes: Patterns and Underlying Mechanisms. Em: NAGELKERKEN, I. (Ed.). **Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. p. 357–399.
- PAEZ, Y. C. et al. Sediment granulometry and salinity drive spatial and seasonal variability of an estuarine demersal fish assemblage dominated by juvenile fish. **Estuarine Coastal and Shelf Science**, v. 212, p. 241–252, 15 nov. 2018.
- PÁEZ, Y. C. et al. Sediment granulometry and salinity drive spatial and seasonal variability of an estuarine demersal fish assemblage dominated by juvenile fish. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 212, p. 241–252, 15 nov. 2018.
- PATERSON, A. W.; WHITFIELD, A. K. Do Shallow-water Habitats Function as Refugia for Juvenile Fishes? **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 51, n. 3, p. 359–364, 1 set. 2000.
- PELICICE, F. M. et al. Ecosystem services generated by Neotropical freshwater fishes. **Hydrobiologia**, 13 set. 2022.
- PODANI, J.; RICOTTA, C.; SCHMERA, D. A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. **Ecological Complexity**, v. 15, p. 52–61, set. 2013.
- PODANI, J.; SCHMERA, D. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence - absence data. **Oikos**, v. 120, n. 11, p. 1625–1638, nov. 2011.
- POSSAMAI, B. et al. Temporal variability (1997-2015) of trophic fish guilds and its relationships with El Niño events in a subtropical estuary. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 202, p. 145–154, mar. 2018.

- POTTER, I. C. et al. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. **Fish and Fisheries**, v. 16, n. 2, p. 230–239, 2015.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing**. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.
- REIS-FILHO, J. A.; DE ALCÂNTARA SANTOS, A. C. Effects of substratum type on fish assemblages in shallow areas of a tropical estuary. **Marine Ecology**, v. 35, n. 4, p. 456–470, 2014.
- ROSWELL, M.; DUSHOFF, J.; WINFREE, R. A conceptual guide to measuring species diversity. **Oikos**, v. 130, n. 3, p. 321–338, 2021.
- SCHETTINI, C. A. F.; VALLE-LEVINSON, A.; TRUCCOLO, E. C. Circulation and transport in short, low-inflow estuaries under anthropogenic stresses. **Regional Studies in Marine Science**, v. 10, p. 52–64, 1 fev. 2017.
- SILVA, V. E. L.; FABRÉ, N. N. Rare Species Enhance Niche Differentiation Among Tropical Estuarine Fish Species. **Estuaries and Coasts**, v. 42, n. 3, p. 890–899, 1 maio 2019.
- SOARES, M. O. et al. Challenges and perspectives for the Brazilian semi-arid coast under global environmental changes. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 267–278, jul. 2021.
- SOSA-LÓPEZ, A. et al. ORIGINAL ARTICLE: Fish species richness decreases with salinity in tropical coastal lagoons: Fish species richness decreases with salinity. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 1, p. 52–61, 18 set. 2006.
- VALENTIM, S. S.; MENEZES, M. O. B.; TEIXEIRA, C. E. P. Seasonally Hypersaline Estuaries in Semiarid Climate Regions: an Example from the Northeast Brazil. **Journal of Coastal Research**, v. 85, p. 6–10, maio 2018.
- VAN DIGGELEN, A. D.; MONTAGNA, P. A. Is Salinity Variability a Benthic Disturbance in Estuaries? **Estuaries and Coasts**, v. 39, n. 4, p. 967–980, 1 jul. 2016.
- VASCONCELOS, R. P. et al. Juvenile fish condition in estuarine nurseries along the Portuguese coast. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 82, n. 1, p. 128–138, 20 mar. 2009.
- VERGÈS, L. H. M. C. et al. Relationship between fish assemblage structure and predictors related to estuarine productivity in shallow habitats of a Neotropical estuary. **Neotropical Ichthyology**, v. 20, 28 nov. 2022.
- VILLÉGER, S. et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. **Aquatic Sciences**, v. 79, n. 4, p. 783–801, 1 out. 2017.
- WHITFIELD, A. K. Fishes and freshwater in southern African estuaries – A review. **Aquatic**

**Living Resources**, v. 18, n. 3, p. 275–289, jul. 2005.

WHITFIELD, A. K. et al. Paradigms in estuarine ecology – A review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 97, p. 78–90, jan. 2012.

WHITFIELD, A. K. Estuaries – how challenging are these constantly changing aquatic environments for associated fish species? **Environmental Biology of Fishes**, v. 104, n. 4, p. 517–528, 1 abr. 2021.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Great Smoky Mountains. **Ecological Monographs**, v. 26, n. 1, p. 1–80, 1956.

WHITTAKER, R. H. Gradient Analysis of Vegetation\*. **Biological Reviews**, v. 42, n. 2, p. 207–264, 1967.

WILLIS, A. D. Rarefaction, Alpha Diversity, and Statistics. **Frontiers in Microbiology**, v. 10, 2019.

YANG, L. H. Toward a more temporally explicit framework for community ecology.

**Ecological Research**, v. 35, n. 3, p. 445–462, maio 2020.

ZUUR, A. F. et al. **Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R**. New York: Springer International Publishing, 2009.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

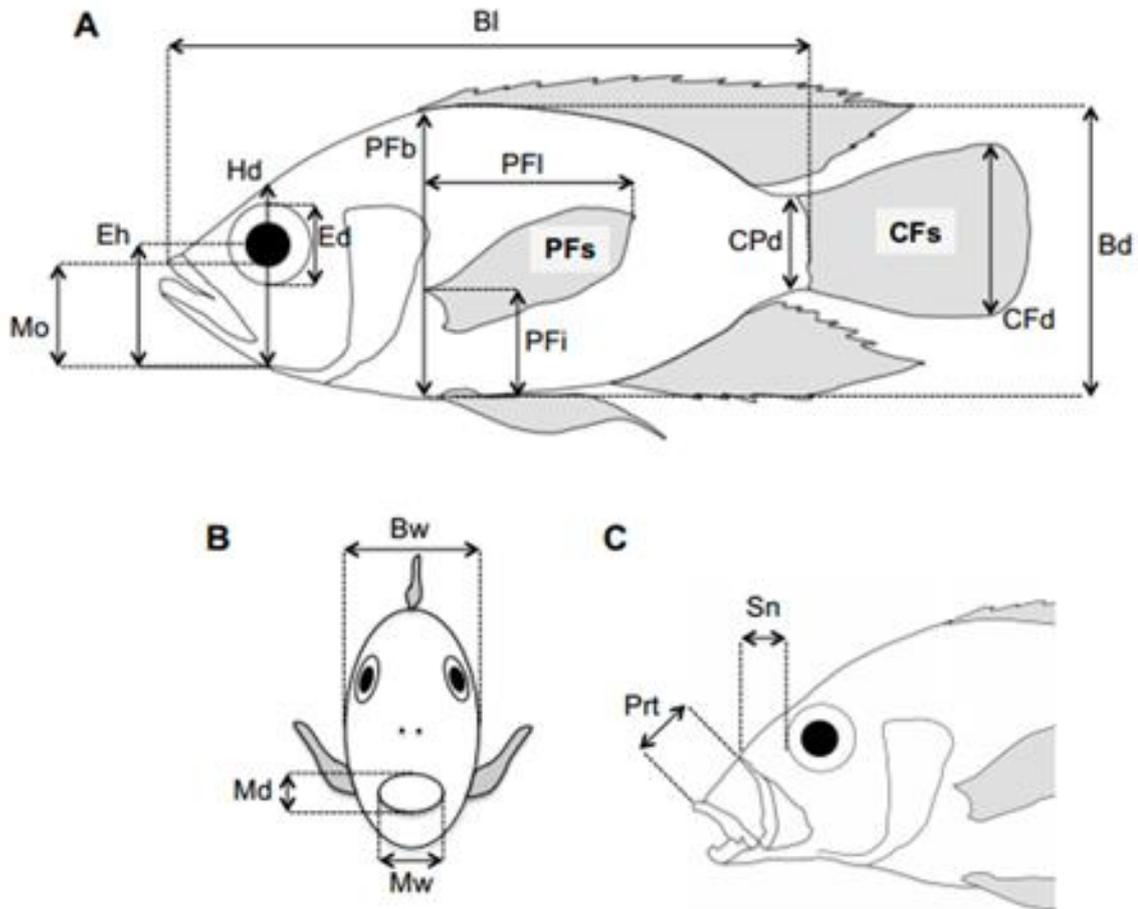
Este estudo utilizou uma abordagem integrada (taxonômica e funcional) para descrever os padrões de diversidade espaço-temporal da assembleia de peixes em estuários da costa semiárida em diferentes escalas. Índices de diversidade alfa e beta foram utilizados para entender diferentes facetas da variação da biodiversidade no espaço e no tempo. Assim, foi possível entender o efeito de fatores ambientais tanto nas espécies como também nas funções que elas desempenham a nível de ecossistema.

O nível de influência marinha, representado pela salinidade média de cada estuário, foi significativo para determinar padrões de composição taxonômica e funcional distintos da assembleia de peixes. Estuários com maior influência marinha se mostraram mais estáveis no tempo, tanto em termos de espécies como diversidade de funções. Esses resultados servem para entender e prever possíveis efeitos de marinização nas assembleias e no funcionamento de ecossistemas de estuários semiáridos.

Em uma escala mais refinada, a nível de ponto dentro do estuário, foi constatado que a distância em relação ao mar adjacente influencia os padrões de diversidade das assembleias de peixes. Existe uma variação de grupos de espécies e de funções que elas desempenham ao longo do gradiente espacial. Pontos mais distantes do mar apresentaram uma maior diversidade- $\alpha$  do ponto de vista taxonômico como funcional. Além disso, apresentaram também uma maior diversidade- $\beta$ , que é causado por diferentes mecanismos ao longo do gradiente.

Os resultados aqui apresentados somam-se aos ainda escassos conhecimentos sobre os padrões de biodiversidade em estuários da costa semiárida brasileira. Contribuem para o entendimento de como diferentes fatores ambientais geram respostas nas assembleias de peixes estuarinos. Assim, fornecem aportes para a conservação, bem como para a adaptação e mitigação de impactos de mudanças climáticas.

APÊNDICE A – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS USADAS PARA ATRIBUTOS ECOMORFOLÓGICOS



Atributos funcionais medidos a partir de fotografias dos peixes (A): comprimento-padrão (Bl), altura do corpo (Bd), altura mínima do pedúnculo caudal (CPd), altura da nadadeira caudal (CFd), área da nadadeira caudal (CFs), distância entre a inserção da nadadeira peitoral ao fundo do corpo (PFI), altura do corpo ao nível da inserção da nadadeira peitoral (PFb), comprimento da nadadeira peitoral (PFI), área da nadadeira peitoral (PFs), altura da cabeça ao longo do eixo vertical do olho (Hd), diâmetro do olho (Ed), distância entre o centro do olho ao fundo da cabeça (Eh), distância do topo da boca ao fundo da cabeça ao longo do eixo da altura da cabeça (Mo); e com paquímetro (B, C): largura do corpo (Bw), altura do corpo (Md), largura da boca (Mw), comprimento do focinho (Sn), comprimento da protrusão (Prt).

Fonte: retirada de Leitão et al. (2016).

Leitão, R. P., J. Zuanon, S. Villéger, S. E. Williams, C. Baraloto, C. Fortunel, F. P. Mendonça & D. Mouillot, 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceeding of the Royal Society B* 283: 20160084.

## APÊNDICE B – LISTA DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS

Lista dos atributos funcionais qualitativos e quantitativos das espécies de peixes dos estuários do presente estudo.

<b>Atributos funcionais quantitativos</b>	<b>Cálculo</b>	<b>Abreviação</b>	<b>Significado ecológico</b>	<b>Referência</b>
Massa corpórea	$\ln (Massa + 1)$	LogM	Metabolismo, resistência e capacidade de natação	Villéger et al., 2010
Comprimento da protrusão da boca	$\frac{Prt}{Sn}$	Prt	Método de alimentação	Adaptado de Leitão et al. (2016)
Área da cavidade oral	$\frac{Mw * Md}{Bw * Bd}$	Osf	Tamanho dos itens alimentares capturados	Adaptado de Karpouzi e Stergiou (2003)
Forma da cavidade oral	$\frac{Md}{Mw}$	Osh	Método de captura de alimento	Karpouzi e Stergiou (2003)
Posição da cavidade oral	$\frac{Mo}{Hd}$	Ops	Método de alimentação na coluna d'água	Adaptado de Sibbing & Nagelkerke (2001)
Tamanho do olho	$\frac{Ed}{Hd}$	Edst	Detecção de presas	Adaptado de Boyle e Horn (2006)
Posição do olho	$\frac{Eh}{Hd}$	Eps	Posição vertical na coluna d'água	Gatz (1979)
Formato transversal do corpo	$\frac{Bd}{Bw}$	Bsh	Posição vertical na coluna d'água e hidrodinamismo	Sibbing e Nagelkerke (2001)
Área transversal do corpo	$\frac{\ln[(\frac{\pi}{4} * Bw * Bd) + 1]}{\ln (Massa + 1)}$	Bsf	Distribuição de massa ao longo do corpo para hidrodinamismo	Villéger et al., 2010
Posição da peitoral	$\frac{PFI}{PFb}$	PFps	Uso da peitoral para manobrabilidade	Dumay et al., (2004)
Aspecto da peitoral	$\frac{PFl^2}{PFs}$	FPar	Uso da peitoral para propulsão	Adaptado de Fulton et al., (2001)
Tração do pedúnculo caudal	$\frac{CFd}{CPd}$	Cpt	Eficiência de propulsão caudal através da redução de resistência	Webb (1984)
Aspecto da caudal	$\frac{CFd^2}{CFs}$	CFar	Uso da nadadeira caudal para propulsão e/ou direção	Webb (1984)
Relação das áreas das nadadeiras	$\frac{2 * PFs}{CFs}$	Frt	Principal tipo de propulsão entre as nadadeiras caudal e peitoral	Villéger et al., 2010
Relação entre superfície das nadadeiras e o tamanho do corpo	$\frac{(2 * PFs) + CFs}{\frac{\pi}{4} * Bw * Bd}$	Fsf	Eficiência de aceleração e/ou manobrabilidade	Villéger et al., 2010
<b>Atributos funcionais quantitativos</b>		<b>Abreviação</b>	<b>Significado ecológico</b>	
Dieta				
	Detritívora	Detri	Espécies que se alimentam de detritos e/ou microfítobentos	

Planctívora	Plank	Espécies que se alimentam de fitoplâncton e/ou zooplâncton
Herbívoras	Herb	Espécies que se alimentam de macroalgas/macrófitas
Invertívora	Invert	Espécies que se alimentam principalmente de invertebrados bentônicos
Macrocarnívoras	Macro	Espécies que consomem principalmente peixes, mas podem preda invertebrados bentônicos
Onívora	Oniv	Espécies que consomem de plantas a plâncton e/ou invertebrados bentônicos
Posição na coluna d'água		
Bentônicas	Bent	Peixes que vivem mais associados ao substrato (ex: gobiídeos)
Nectobentônicas	NectBent	Peixes que utilizam a região pelágica e bentônica (ex: lutjanídeos)
Nectônicas	Nect	Peixes que vivem associados à região pelágica (ex: clupeídeos)
Atividade		
Móveis	MO	Peixes que se movimentam constantemente entre habitats (ex: mugilídeos)
Sedentárias	SE	Peixes menos ativos em movimentação (ex: batrachoidídeos)
Uso do estuário		
Marinha visitante	MS	Espécies que ocorrem em baixos números e esporadicamente nos estuários
Marinha migrante	MM	Espécies estuarino-opportunistas ou dependentes que usam o estuário para completar parte do ciclo de vida
Estuarina	ES	Espécies capazes de completar todo o ciclo de vida nos estuários, mas não necessariamente o fazem. Incluem as estuarinas migrantes e as residentes
Diádroma	DI	Espécies marinhas que necessitam de água doce para completar o ciclo de vida
Dulcícola	FW	Espécies de água doce

Boyle, K. S. & M. H. Horn, 2006. Comparison of feeding guild structure and ecomorphology of intertidal fish assemblages from central California and central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 319: 65-84.

Dumay, O., P. S. Tari, J. A. Tomasini & D. Mouillot, 2004. Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64: 970-983.

Fulton, C. J., D. R. Bellwood & P. C. Wainwright, 2001. The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). *Marine Biology* 139: 25-33.

Gatz, A. J., 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60: 711-718.

Karpouzi, V. S. & K. I. Stergiou, 2003. The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology* 62: 1353-1365.

Leitão, R. P., J. Zuanon, S. Villéger, S. E. Williams, C. Baraloto, C. Fortunel, F. P. Mendonça & D. Mouillot, 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceeding of the Royal Society B* 283: 20160084.

Sibbing, F. A. & L. A. J. Nagelkerke, 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 393-437.

Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernandez & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Application* 20: 1512-1522.

Webb, P. W., 1984. Form and function in fish swimming. *Scientific American* 251: 72-82.

## APÊNDICE C – VALORES DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS CATEGÓRICOS POR ESPÉCIE

Valores dos atributos funcionais qualitativos para as espécies de peixe dos estuários: Nect: nectônica; NectBent: nectobentônica; Bent: bentônica; Detri: detritívora; Herb: herbívora; Plank: planctívora; Invert: invertívora; Macro: macrocarnívora; Oniv: onívora; MO: móvel; SE: sedentária. MS: marinhas visitantes; MM: marinhas migrantes; ES: estuarinas; DI: diádromas; FW: dulcícolas.

Espécie	Posição na água	Dieta	Mobilidade	Uso estuário
<i>A sax</i>	NectBent	Oniv	MO	MS
<i>A bah</i>	NectBent	Herb	MO	MS
<i>A ach</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>A lin</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>A vul</i>	NectBent	Invert	MO	DI
<i>A ana</i>	NectBent	Oniv	MO	MS
<i>A hep</i>	Nect	Invert	MO	MM
<i>A spi</i>	Nect	Invert	MO	MM
<i>A clu</i>	Nect	Plank	MO	MM
<i>A bre</i>	Nect	Plank	MO	MS
<i>A str</i>	Bent	Macro	SE	MS
<i>A pro</i>	NectBent	Invert	MO	MS
<i>A rho</i>	NectBent	Oniv	MO	MS
<i>A bim</i>	Nect	Oniv	MO	FW
<i>A bra</i>	Nect	Oniv	MO	ES
<i>B sop</i>	Bent	Invert	SE	ES
<i>B sur</i>	Bent	Macro	SE	MM
<i>B oce</i>	Bent	Invert	SE	MS
<i>B dun</i>	NectBent	Invert	MO	MS
<i>C lat</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>C spx</i>	NectBent	Invert	MO	ES
<i>C ede</i>	Nect	Plank	MO	MM
<i>C par</i>	Nect	Macro	MO	DI
<i>C und</i>	Nect	Macro	MO	DI
<i>C fab</i>	Nect	Invert	MO	MM
<i>C are</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>C spi</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>C bol</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>C sma</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>C sti</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>C aco</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>D vol</i>	NectBent	Invert	SE	MS
<i>D aur</i>	NectBent	Invert	MO	MM

<i>D rho</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>E sau</i>	NectBent	Macro	MO	DI
<i>E cro</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>E arg</i>	NectBent	Oniv	MO	MM
<i>E gul</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>E hav</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>E lef</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>E mel</i>	NectBent	Oniv	MO	MM
<i>E bra</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>E lyr</i>	Bent	Oniv	SE	ES
<i>G lut</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>G oce</i>	Bent	Detri	SE	ES
<i>G sto</i>	Bent	Detri	SE	ES
<i>H par</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>H cor</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>H_sp</i>	Nect	Plank	MO	MS
<i>H rei</i>	Bent	Invert	SE	ES
<i>H gut</i>	Bent	Invert	MO	MM
<i>H uni</i>	Nect	Oniv	MO	MM
<i>L lae</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>L bre</i>	Nect	Macro	MO	MS
<i>L piq</i>	Nect	Plank	MO	ES
<i>L ale</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>L ana</i>	NectBent	Macro	MO	MM
<i>L apo</i>	NectBent	Macro	MO	MM
<i>L gri</i>	NectBent	Macro	MO	MM
<i>L joc</i>	NectBent	Macro	MO	MM
<i>L gro</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>M mar</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>M fur</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>M cos</i>	Nect	Oniv	MO	FW
<i>M cur</i>	Nect	Detri	MO	MM
<i>M cuv</i>	Nect	Detri	MO	MM
<i>M liz</i>	Nect	Detri	MO	MM
<i>M rub</i>	Nect	Detri	MO	MM
<i>M_sp</i>	Nect	Detri	MO	MM
<i>M bon</i>	NectBent	Macro	MO	MM
<i>M oce</i>	Bent	Invert	MO	MS
<i>O ves</i>	Bent	Invert	SE	MS
<i>O pal</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>O sau</i>	Nect	Macro	MO	MM

<i>O ogl</i>	Nect	Plank	MO	MM
<i>O nil</i>	NectBent	Oniv	MO	FW
<i>O sca</i>	NectBent	Macro	MO	MS
<i>P bra</i>	Bent	Macro	SE	MM
<i>P ret</i>	Nect	Oniv	MO	FW
<i>P vir</i>	NectBent	Invert	MO	MS
<i>P pun</i>	NectBent	Invert	MO	MS
<i>P bre</i>	NectBent	Detri	MO	FW
<i>P nod</i>	NectBent	Oniv	MO	FW
<i>R ama</i>	Nect	Plank	MO	ES
<i>S her</i>	NectBent	Invert	MO	ES
<i>S par</i>	NectBent	Invert	MO	ES
<i>S pro</i>	NectBent	Invert	MO	ES
<i>S bra</i>	Nect	Macro	MO	MS
<i>S plu</i>	Bent	Macro	SE	MM
<i>S vom</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>S rho</i>	Nect	Macro	MO	FW
<i>S rad</i>	NectBent	Herb	MO	MM
<i>S gre</i>	NectBent	Invert	MO	ES
<i>S spe</i>	NectBent	Invert	MO	MS
<i>S tes</i>	NectBent	Invert	MO	ES
<i>S bar</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>S gua</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>S not</i>	NectBent	Detri	MO	FW
<i>S nas</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>S mar</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>S tim</i>	Nect	Macro	MO	MM
<i>S tss</i>	Bent	Invert	SE	MM
<i>S pel</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>S sp</i>	NectBent	Invert	MO	MM
<i>S bon</i>	Bent	Macro	MO	MS
<i>S foe</i>	Bent	Macro	MO	MS
<i>T nat</i>	Bent	Macro	SE	MM
<i>T car</i>	Nect	Macro	MO	MS
<i>T fal</i>	Nect	Macro	MO	MS
<i>T pau</i>	Bent	Invert	SE	MM

## APÊNDICE D - VALORES DOS ATRIBUTOS FUNCIONAIS NUMÉRICOS POR ESPÉCIE

Valores médios dos atributos morfofuncionais para cada espécie de peixes dos estuários. LogM: Massa corpórea; Prt: Comprimento da protrusão da boca; Osf: Área da cavidade oral; Osh: Forma da cavidade oral; Ops: Posição da cavidade oral; Edst: Tamanho do olho; Eps: Posição do olho; Bsh: Formato transversal do corpo; Bsf: Área transversal do corpo; PFps: Posição da peitoral; FPar: Aspecto da peitoral; Cpt: Tração do pedúnculo caudal; CFar: Aspecto da caudal; Frt: Relação das áreas das nadadeiras; Fsf: Relação entre superfície das nadadeiras e o tamanho do corpo.

Espécie	LogM	Prt	Osf	Osh	Ops	Edst	Eps	Bsh	Bsf	PFps	FPar	Cpt	CFar	Frt	Fsf
<i>A sax</i>	3.743	0.59	0.07	1.07	0.48	0.32	0.61	2.498	1.81	0.34	2.8	1.65	1.52	1.242	1.063
<i>A bah</i>	3.64	0	0.04	0.53	0.3	0.24	0.73	2.727	1.79	0.41	1.73	2.28	1.4	1.135	1.376
<i>A ach</i>	2.598	0	0.09	1.72	0.45	0.57	0.87	0.104	2.03	1	3.39	1.46	1.23	0.053	1.767
<i>A lin</i>	2.535	0	0.07	1.73	0.48	0.58	0.86	0.119	2.1	1	4.96	1.47	1.24	0.049	1.536
<i>A vul</i>	2.98	0	0.24	1.28	0.5	0.51	0.67	1.783	1.84	0.18	4.3	3.43	2.25	0.448	1.801
<i>A ana</i>	3.43	0.83	0.26	0.66	0.41	0.49	0.74	0.843	1.67	0.23	2.99	1.62	0.94	1.084	3.023
<i>A hep</i>	0.977	0	0.45	3.34	0.41	0.52	0.57	2.534	4.11	0.16	3.13	2.11	2.1	0.659	2.862
<i>A spi</i>	0.837	0	0.5	3.24	0.42	0.56	0.62	2.769	4.56	0.13	2.86	2.43	1.95	0.511	3.519
<i>A clu</i>	1.344	0	0.62	3.47	0.51	0.53	0.63	3.482	3.45	0.14	2.66	2.74	2.99	0.512	2.884
<i>A bre</i>	0.27	0	0.53	3.38	0.45	0.5	0.59	2.796	9.62	0.18	2.53	2.27	2.53	0.814	3.786
<i>A str</i>	4.676	0.65	0.25	0.8	0.83	0.14	0.75	1.214	1.58	0.16	2.01	2.09	0.89	1.244	0.806
<i>A pro</i>	2.451	0.5	0.12	1.18	0.27	0.4	0.63	3.078	2.28	0.31	3.82	2.01	1.46	1.204	1.799
<i>A rho</i>	2.576	0.48	0.13	1.22	0.32	0.38	0.66	3.208	2.21	0.33	4.57	2.15	1.79	1.148	1.825
<i>A bim</i>	1.445	0	0.17	1.22	0.63	0.4	0.6	2.942	3.27	0.14	2.98	2.85	2.93	0.597	1.673
<i>A bra</i>	2.437	0.47	0.16	1	0.57	0.58	0.58	1.621	2.14	0.72	3.09	2.53	2.17	1.064	2.785
<i>B sop</i>	2.437	0.57	0.39	0.94	0.48	0.29	0.78	1.023	2.27	0.65	2.05	1.5	0.97	1.599	2.47
<i>B sur</i>	3.381	0	0.72	0.54	0.7	0.19	0.83	0.657	1.82	0.74	1.72	1.62	0.78	2.968	1.858
<i>B oce</i>	2.313	0.24	0.07	2.14	0.46	1.03	0.83	0.114	2.53	1	4.99	1.83	1.27	0.479	1.514
<i>B dun</i>	0.247	0	0.1	1.5	0.64	0.27	0.43	1.295	7.8	0	0	1.96	0.86	0	1.5
<i>C lat</i>	2.773	0.43	0.24	1.93	0.42	0.38	0.63	3.142	2.11	0.38	5.42	7.18	3.21	1.019	1.757
<i>C spx</i>	2.814	0	0.2	0.81	0.33	0.44	0.64	1.151	2.08	0.17	5.6	3.49	2.91	0.416	1.324
<i>C ede</i>	2.457	0	0.31	3.13	0.34	0.58	0.57	2.497	2.18	0.17	3.65	2.11	2.29	0.455	1.493
<i>C par</i>	3.255	0.15	0.73	2.01	0.44	0.55	0.68	2.099	1.73	0.35	3.15	3.6	2.89	0.45	3.729
<i>C und</i>	3.258	0.15	0.73	2.014	0.44	0.55	0.67	2.095	1.735	0.35	3.16	3.61	2.88	0.455	3.74
<i>C fab</i>	2.424	0.31	0.1	1.17	0.29	0.25	0.6	4.91	3.72	0.32	1.91	1.78	1.48	1.403	1.037
<i>C are</i>	3.176	0	0.14	4	0.43	0.74	0.88	0.131	1.81	1	3.82	1.47	1.14	0.34	1.847
<i>C spi</i>	2.812	0	0.23	4.64	0.42	0.88	0.87	0.122	1.89	1	3.88	1.49	1.11	0.341	2.258
<i>C bol</i>	0.565	0.08	0.57	0.83	0.33	0.24	0.8	1.813	5.16	0.58	2.59	2.11	0.98	1.014	7.757
<i>C sma</i>	0.763	0.09	0.48	0.94	0.32	0.31	0.78	1.327	4.95	0.6	2.6	1.51	0.55	0.832	3.549
<i>C sti</i>	1.138	0.46	0.68	0.84	0.42	0.3	0.78	1.749	3.34	0.58	3.54	1.46	0.64	0.899	5.475
<i>C aco</i>	3.112	0.4	0.34	1.4	0.4	0.47	0.7	1.874	1.88	0.36	3.55	2.27	1.03	0.647	2.046
<i>D vol</i>	5.43	0.76	0.25	1.08	0.22	0.46	0.67	0.719	1.3	0.39	1.57	5.91	1.66	15.26	21.27
<i>D aur</i>	2.964	1.3	0.07	1.12	0.27	0.45	0.5	3.59	2.02	0.33	5.14	3.38	3.3	0.767	1.895
<i>D rho</i>	2.998	1.28	0.08	1.41	0.35	0.49	0.56	3.65	2.01	0.33	4.9	3.46	3.34	0.785	1.826

<i>E sau</i>	2.933	0	0.85	2.22	0.45	0.52	0.68	1.96	1.82	0.15	4.02	3.53	3.11	0.413	3.189
<i>E cro</i>	2.049	0.55	0.07	1.68	0.43	0.68	0.83	0.09	2.31	1	4.81	1.44	1.08	0.323	2.256
<i>E arg</i>	1.96	1.22	0.1	1.21	0.4	0.51	0.61	2.464	2.63	0.33	6.39	2.76	2.57	0.786	1.678
<i>E gul</i>	2.225	1.2	0.08	1.31	0.44	0.52	0.59	3.038	2.39	0.33	4.42	3	3.06	1.114	2.074
<i>E hav</i>	2.194	1.02	0.08	1.12	0.46	0.54	0.63	2.542	2.42	0.35	4.24	3.11	3.02	0.97	1.932
<i>E lef</i>	2,101	0.98	0.09	1.04	0.5	0.51	0.61	2.252	2.5	0.4	4.41	3.27	3.03	0.886	1.662
<i>E mel</i>	2.652	1.13	0.11	1.1	0.45	0.57	0.59	2.833	2.11	0.35	3.87	3.43	3.37	0.775	1.913
<i>E bra</i>	3.329	1.17	0.1	1.23	0.27	0.49	0.55	3.251	1.9	0.31	4.68	3.33	2.82	0.707	2.129
<i>E lyr</i>	0.92	0.16	0.33	0.86	0.34	0.27	0.74	1.512	4.34	0.59	3.1	1.41	0.87	1.199	2.996
<i>G lut</i>	1.717	0.54	0.11	1.23	0.27	0.5	0.63	2.822	5.36	0.35	2.67	2.07	1.56	1.317	1.679
<i>G oce</i>	2,630	0.47	0.41	1.36	0.42	0.27	0.83	1.477	1.94	0.59	2.02	1.27	0.56	0.961	4.055
<i>G sto</i>	1.603	0.43	0.54	0.97	0.27	0.3	0.79	1.742	2.73	0.66	2.13	1.7	0.64	1.196	5.564
<i>H par</i>	2.568	0.62	0.26	1.67	0.21	0.45	0.64	2.35	2.29	0.4	3.4	2.64	1.98	0.915	1.649
<i>H cor</i>	2.282	0.53	0.19	1.44	0.27	0.49	0.66	2.028	2.34	0.33	3.49	2.25	1.72	0.882	1.717
<i>H_sp</i>	2.868	0	0.18	1.98	0.75	0.49	0.68	2.306	2	0.14	4.11	2.83	3.21	0.706	1.426
<i>H rei</i>	1.964	0	0.01	1.37	0.37	0.39	0.63	13.96	3.36	0.95	1.1	0	0	0	0.046
<i>H gut</i>	5.034	0	0.05	0.72	0	0.26	0.67	0.082	1.53	0	0	0	0	0	0
<i>H uni</i>	2.511	0	0.31	1.15	0.68	0.65	0.6	1.653	1.94	0.76	2.99	3.59	2.17	0.9	3.748
<i>L lae</i>	0.912	0	0.1	0.81	0.44	0.43	0.7	1.392	4.55	0.53	1.5	2.97	0.99	1.225	1.379
<i>L bre</i>	0.571	0.54	0.39	1.72	0.53	0.44	0.68	2.284	6.34	0.46	5.81	1.79	0.25	0.237	4.141
<i>L piq</i>	2.458	0	0.11	1.95	0.77	0.57	0.65	2.378	2.2	0.11	3.43	2.69	2.93	0.526	1.686
<i>L ale</i>	2,725	0.27	0.26	1.53	0.38	0.42	0.75	2.52	2.27	0.33	3.19	1.93	1.5	1.144	1.874
<i>L ana</i>	2.881	0.31	0.32	1.63	0.31	0.39	0.74	2.592	2.03	0.31	3.44	2.32	1.78	0.939	2.079
<i>L apo</i>	2.849	0.3	0.28	1.61	0.28	0.42	0.71	2.424	2.05	0.31	3.53	2.03	1.51	1.059	1.895
<i>L gri</i>	3.286	0.33	0.25	1.66	0.29	0.38	0.74	2.307	1.89	0.34	4.03	2.07	1.69	0.973	1.698
<i>L joc</i>	1.327	0.44	0.24	2.01	0.33	0.48	0.69	2.43	3.61	0.33	2.97	1.63	1.23	1.306	1.466
<i>L gro</i>	2.722	0	0.45	3.26	0.45	0.52	0.66	2.698	1.96	0.18	4.02	2.45	2.67	0.469	2.61
<i>M mar</i>	2.808	0.48	0.23	1.13	0.28	0.38	0.71	1.713	2.04	0.29	3.79	2.14	1.33	0.854	2.321
<i>M fur</i>	2,978	0.53	0.2	1.04	0.22	0.37	0.7	2,543	1.97	0.37	5.2	2.92	1.17	0.706	2.001
<i>M cos</i>	1.55	0	0.1	1.67	0.71	0.42	0.55	3.102	3.09	0.13	4	2.51	2.57	0.637	1.376
<i>M cur</i>	3.557	0.87	0.2	1.16	0.47	0.5	0.58	1.716	1.76	0.71	3.05	3.28	2.96	0.591	2.348
<i>M cuv</i>	3.226	0.95	0.15	1.18	0.41	0.53	0.6	1.563	1.85	0.77	3.3	2.5	2.12	0.697	1.607
<i>M liz</i>	3.963	0.62	0.15	0.98	0.46	0.48	0.62	1.369	1.62	0.71	3.51	2.3	1.82	0.538	1.812
<i>M rub</i>	3.967	0.94	0.17	1.02	0.44	0.55	0.57	1.733	1.7	0.71	3.62	2.55	2.38	0.614	1.677
<i>M_sp</i>	0.706	0.85	0.16	0.8	0.64	0.5	0.6	1.875	5.61	0.7	3.64	2.95	1.84	0.43	2.256
<i>M bon</i>	3.136	0.39	0.44	1.94	0.42	0.38	0.73	2.281	1.85	0.4	2.92	1.88	1.22	1.041	2.548
<i>M oce</i>	3.796	0	0.46	0.99	0.25	0.29	0.66	1.14	1.27	0	0	0	0	0	0
<i>O ves</i>	3.382	0.5	0.11	0.79	0.24	0.14	0.75	0.408	1.96	1	1.26	2.67	1.15	1.265	0.887
<i>O pal</i>	2.049	0	0.42	2.16	0.65	0.47	0.61	3.354	2.6	0.43	3.57	5.32	2.63	0.581	2.311
<i>O sau</i>	2.092	0	0.41	2.45	0.68	0.49	0.62	3.558	2.36	0.44	3.77	4.7	2.37	0.496	2.304
<i>O ogl</i>	2.207	0	0.12	2.54	0.76	0.46	0.71	2.656	2.37	0.19	5.47	2.65	2.45	0.496	1.351

<i>O nil</i>	3.929	0.53	0.15	1.2	0.62	0.42	0.72	2.299	1.68	0.29	4.69	1.34	1.03	1.795	1.571
<i>O sca</i>	3.453	0.46	0.18	1.29	0.32	0.47	0.75	2.423	1.8	0.38	1.83	2.55	1.14	0.949	2.467
<i>P bra</i>	3.831	0	0.31	3.29	0.4	0.63	0.89	0.141	1.58	1	2.89	2.02	1.54	0.298	2.941
<i>P ret</i>	0.543	0.1	0.8	0.66	0.16	0.86	0.63	1.519	7.48	0.51	3.46	1.52	1.05	0.404	1.638
<i>P vir</i>	2.949	0	0.5	1.51	0.29	0.64	0.75	2.624	1.9	0.13	5.21	2.75	2.67	0.449	2.877
<i>P pun</i>	2.24	0.29	0.75	0.87	0.33	0.46	0.78	1.021	2.32	0.2	1.26	3.36	0.37	3.701	17.4
<i>P bre</i>	2.248	0	0.3	0.82	0.67	0.43	0.53	3.13	2.33	0.16	5.21	3.06	3.14	0.32	1.708
<i>P nod</i>	0.658	0	0.46	0.93	0.28	0.4	0.43	1.386	5.9	0.08	7.22	2.23	1.42	0.17	1.241
<i>R ama</i>	1.202	0	0.14	1.87	0.75	0.49	0.65	3.144	3.48	0.16	3.41	2.29	2.62	0.587	2.78
<i>S her</i>	3.012	0	0.25	0.71	0.39	0.42	0.69	1.058	1.93	0.13	4.14	3.34	2.56	0.629	1.605
<i>S par</i>	2.894	0	0.33	0.64	0.43	0.4	0.69	1.021	2.05	0.17	6.01	3.17	2.27	0.676	1.487
<i>S pro</i>	3.295	0	0.33	0.72	0.29	0.39	0.71	0.884	1.89	0.11	4.11	3.79	2.31	0.632	1.414
<i>S bra</i>	1.399	0	0.7	3.07	0.45	0.49	0.72	2.396	2.92	0.61	0.5	4.34	0.43	0.551	11.04
<i>S plu</i>	3.612	0.47	0.37	1.02	0.47	0.24	0.8	1.589	1.83	0.38	2.58	2.08	1.03	2.074	2.34
<i>S vom</i>	2.73	0	0.08	3.8	0.29	0.15	0.6	7.493	2.22	0.49	4.8	7.87	4.38	1.231	1.936
<i>S rho</i>	4.709	0	0.19	1.18	0.62	0.35	0.72	3.479	1.52	0.18	4.54	5.93	4.62	0.394	1.198
<i>S rad</i>	3.263	0	0.1	1.25	0.57	0.3	0.78	2.285	1.86	0.33	2.54	1.92	1.48	1.1	1.711
<i>S gre</i>	2.475	0	0.1	0.85	0.45	0.22	0.77	0.915	2.22	0.42	1.51	2.44	1.07	0.832	1.411
<i>S spe</i>	2.407	0	0.09	0.92	0.49	0.22	0.71	0.849	2.26	0.43	1.12	2.51	1.13	1.125	1.3
<i>S tes</i>	3.975	0	0.09	0.85	0.42	0.23	0.81	0.869	1.68	0.44	2.14	2.69	1.15	0.581	1.64
<i>S bar</i>	2.979	0	0.62	2.58	0.61	0.49	0.69	1.674	1.81	0.42	3.26	2.65	2.05	0.466	2.493
<i>S gua</i>	2.919	0	0.56	2.48	0.48	0.54	0.61	1.872	1.77	0.38	3.8	3.01	2.51	0.474	2.401
<i>S not</i>	2.293	0	0.92	0.41	0.11	0.86	0.56	1.898	2.28	0.14	4.39	1.71	1.19	0.358	1.232
<i>S nas</i>	2.485	0.64	0.17	1.09	0.26	0.46	0.64	1.871	2.28	0.37	4.54	1.95	1.13	0.712	1.835
<i>S mar</i>	3.861	0	1.12	3.56	0.62	0.63	0.63	1.003	1.4	0.72	3.84	4.17	1.79	1.151	3.855
<i>S tim</i>	3.83	0	1.12	3.55	0.63	0.64	0.62	1.012	1.41	0.72	3.85	4.16	1.78	1.162	3.843
<i>S tss</i>	2.572	0	0.11	2.1	0.55	0.48	0.9	0.197	2.26	1	0	1.07	0.66	0	0.154
<i>S pel</i>	0.247	0	0.1	1.5	0.64	0.27	0.43	1.296	7.8	0	0	1.96	0.86	0	1.501
<i>S_sp</i>	0.246	0	0.1	1.51	0.63	0.27	0.44	1.31	7.81	0	0	1.96	0.87	0	1.55
<i>S bon</i>	2.456	0	0.88	1.52	0.47	0.36	0.75	0.64	2.02	0.59	3.86	2.22	1.4	0.718	1.468
<i>S foe</i>	3.05	0	0.92	1.35	0.41	0.42	0.71	0.873	1.74	0.43	3.2	3.54	2.33	0.657	2.054
<i>T nat</i>	3.378	0.25	0.32	0.32	1	0.2	0.91	0.495	1.88	1	1.96	2.7	1.41	2.121	2.165
<i>T car</i>	1.751	0.39	0.18	1.98	0.58	0.43	0.65	3.846	2.93	0.37	3.35	3.69	2.45	0.671	1.5
<i>T fal</i>	3.514	0.67	0.09	1.37	0.28	0.36	0.52	4.232	1.87	0.4	3.04	5.07	3.05	0.667	1.233
<i>T pau</i>	3.704	0	116	1.15	0.46	0.53	0.86	0.132	1.67	1	4.43	1.48	1.25	0.012	1.603

## APÊNDICE E – LISTA DE ESPÉCIES COM NOMES CIENTÍFICOS E ABREVIÇÕES

Espécies e os nomes usados como abreviações

<b>Espécie</b>	<b>Abreviação</b>
<i>Abudefduf saxatilis</i>	Asax
<i>Acanthurus bahianus</i>	Abah
<i>Achirus achirus</i>	Aach
<i>Achirus lineatus</i>	Alin
<i>Albula vulpes</i>	Avul
<i>Anableps anableps</i>	Aana
<i>Anchoa hepsetus</i>	Ahep
<i>Anchoa spinifer</i>	Aspi
<i>Anchovia clupeioides</i>	Aclu
<i>Anchoviella brevirostris</i>	Abre
<i>Antennarius striatus</i>	Astr
<i>Archosargus probatocephalus</i>	Apro
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	Arho
<i>Astyanax bimaculatus</i>	Abim
<i>Atherinella brasiliensis</i>	Abra
<i>Bathygobius soporator</i>	Bsop
<i>Batrachoides surinamensis</i>	Bsur
<i>Bothus ocellatus</i>	Boce
<i>Bryx dunckeri</i>	Bdun
<i>Caranx latus</i>	Clat
<i>Cathorops spixii</i>	Cspx
<i>Centropomus parallelus</i>	Cpar
<i>Centropomus undecimalis</i>	Cund
<i>Cetengraulis edentulus</i>	Cede
<i>Chaetodipterus faber</i>	Cfab
<i>Citharichthys arenaceus</i>	Care
<i>Citharichthys spilopterus</i>	Cspi
<i>Ctenogobius boleosoma</i>	Cbol
<i>Ctenogobius smaragdus</i>	Csma
<i>Ctenogobius stigmaticus</i>	Csti
<i>Cynoscion acoupa</i>	Caco
<i>Dactylopterus volitans</i>	Dvol
<i>Diapterus auratus</i>	Daur
<i>Diapterus rhombeus</i>	Drho
<i>Elops saurus</i>	Esau
<i>Etropus crossotus</i>	Ecro
<i>Eucinostomus argenteus</i>	Earg
<i>Eucinostomus gula</i>	Egul

<i>Eucinostomus havana</i>	Ehav
<i>Eucinostomus lefroyi</i>	Elef
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	Emel
<i>Eugerres brasilianus</i>	Ebra
<i>Evorthodus lyricus</i>	Elyr
<i>Genyatremus luteus</i>	Glut
<i>Gobionellus oceanicus</i>	Goce
<i>Gobionellus stomatus</i>	Gsto
<i>Haemulon parra</i>	Hpar
<i>Haemulopsis corvinaeformis</i>	Hcor
<i>Harengula sp.</i>	H_sp
<i>Hippocampus reidi</i>	Hrei
<i>Hypanus guttatus</i>	Hgut
<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	Huni
<i>Lagocephalus laevigatus</i>	Llae
<i>Larimus breviceps</i>	Lbre
<i>Lile piquitinga</i>	Lpiq
<i>Lutjanus alexandrei</i>	Lale
<i>Lutjanus analis</i>	Lana
<i>Lutjanus apodus</i>	Lapo
<i>Lutjanus griseus</i>	Lgri
<i>Lutjanus jocu</i>	Ljoc
<i>Lycengraulis grossidens</i>	Lgro
<i>Menticirrhus americanus</i>	Mmar
<i>Micropogonias furnieri</i>	Mfur
<i>Moenkhausia costae</i>	Mcos
<i>Mugil curema</i>	Mcur
<i>Mugil liza</i>	Mliz
<i>Mugil rubrioculus</i>	Mrub
<i>Mugil sp.</i>	M_sp
<i>Mugil curvidens</i>	Mcuv
<i>Mycteroperca bonaci</i>	Mbon
<i>Myrichthys ocellatus</i>	Moce
<i>Ogcocephalus vespertilio</i>	Oves
<i>Oligoplites palometa</i>	Opal
<i>Oligoplites saurus</i>	Osau
<i>Opisthonema oglinum</i>	Oogl
<i>Oreochromis niloticus</i>	Onil
<i>Orthopristis scapularis</i>	Osca
<i>Paralichthys brasiliensis</i>	Pbra
<i>Poecilia reticulata</i>	Pret
<i>Polydactylus virginicus</i>	Pvir
<i>Prionotus punctatus</i>	Ppun
<i>Prochilodus brevis</i>	Pbre
<i>Pseudauchenipterus nodosus</i>	Pnod

<i>Rhinosardinia amazonica</i>	Rama
<i>Sciades herzbergii</i>	Sher
<i>Sciades parkeri</i>	Spar
<i>Sciades proops</i>	Spro
<i>Scomberomorus brasiliensis</i>	Sbra
<i>Scorpaena plumieri</i>	Splu
<i>Selene vomer</i>	Svom
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Srho
<i>Sparisoma radians</i>	Srad
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	Sgre
<i>Sphoeroides spengleri</i>	Sspe
<i>Sphoeroides testudineus</i>	Stes
<i>Sphyraena barracuda</i>	Sbar
<i>Sphyraena guachancho</i>	Sgua
<i>Steindachnerina notonota</i>	Snot
<i>Stellifer naso</i>	Snas
<i>Strongylura</i> sp.	S sp
<i>Strongylura timucu</i>	Stim
<i>Symphurus tessellatus</i>	Stss
<i>Synbranchus marmoratus</i>	Smar
<i>Syngnathus pelagicus</i>	Spel
<i>Synodus bondi</i>	Sbon
<i>Synodus foetens</i>	Sfoe
<i>Thalassophryne nattereri</i>	Tnat
<i>Trachinotus carolinus</i>	Tcar
<i>Trachinotus falcatus</i>	Tfal
<i>Trinectes paulistanus</i>	Tpau