



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

ARILDA SANTOS ROSSI

**Dormindo em “berço esplêndido”: padrões de seleção e uso de áreas de dormida em
peixes recifais.**

ILHÉUS-BAHIA
Janeiro-2026



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

ARILDA SANTOS ROSSI

Dormindo em “berço esplêndido”: padrões de seleção e uso de áreas de dormida em peixes recifais.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Orientador: Carlos Werner Hackradt

ILHÉUS-BAHIA
Janeiro-2026

R831

Rossi, Arilda Santos.

Dormindo em “berço esplêndido”: padrões de seleção e uso de áreas de dormida em peixes recifais / Arilda Santos Rossi. – Ilhéus, BA: UESC, 2026.
47 f.:il.

Orientador: Carlos Werner Hackradt.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Inclui referências.

1. Ecologia dos recifes de coral. 2. Habitat (Ecologia) – Conservação. 3. Peixes marinhos. I. Título.

CDD 577.789

ARILDA SANTOS ROSSI

Dormindo em “berço esplêndido”: padrões de seleção e uso de áreas de dormida em peixes recifais.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Comissão Avaliadora:

Prof. Dr. Carlos Werner Hackradt

Dra. Luísa Valentim Melo de Vasconcelos Queiroz Vêras

Prof. Dr. Mirco Solé Kienle

ILHÉUS-BAHIA

Janeiro-2026

Agradecimentos

Agradeço a Deus por me permitir reconhecer a divindade presente em tudo;

À minha família, que foi minha base e meu escudo, em especial Ilárinha e Miguel, por serem exatamente como são e me permitirem ser como eu sou;

Aos meus meninos, Scooby e Dudoca e às minhas meninas Didica, Fafá e Fefê, que iluminam até os dias mais escuros e me fazem a mãe de pet mais amada do mundo;

Ao meu amor, por todo cuidado, amor e lealdade, pelos cafés das 06 e principalmente, por me fazer perceber a paz e a grandeza de pertencer;

Aos meus amigos do peito, Leila e Luca, por segurarem minha mão quando o caminho parecia longo demais, por compartilharem angústias, conquistas e sonhos, e por tornarem essa jornada possível e mais bonita. Sem vocês, eu não teria chegado até aqui;

Ao meu orientador Carlos W. Hackradt por acreditar no meu potencial e por me guiar nessa trajetória de formação como pesquisadora e à Fabiana C. Félix-Hackradt por ser uma referência inspiradora e demonstrar, com excelência, a importância das mulheres na ciência;

Aos queridos colegas do LECOMar e do Projeto Budiões que me ajudaram com os censos noturnos, mesmo depois de um longo dia de trabalho: André, Betina, Bruna, Drauzio, Fran, Herick, Luísa, Mariana, Natália, Nicole e Túlio, e as meninas queridas que me ajudaram do barco com a montagem das pranchas e tudo mais: Leila, Cris e Paola;

À tripulação do Jubarte, Neta, Carlinhos, Davi, Henrique, Iago e Itamar, que sempre foi impecável nas horas de trabalho e uma ótima companhia nos momentos de descanso;

Aos professores do PPGECEB, pelo conhecimento compartilhado durante as disciplinas. Especialmente à Daniela Talora e a Ana Cristina Schilling, pelas lições valiosas sobre análises de dados;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade (PPGECEB), em especial às secretárias, Amábille e Mayra, por toda atenção e ajuda com os trâmites burocráticos da Pós;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida que tornou viável a dedicação a este trabalho e a realização deste sonho;

E finalmente, ao Projeto Budiões (patrocinado pela Petrobras através do Programa Petrobras Socioambiental) pelo suporte logístico e por viabilizar tecnicamente essa pesquisa.

Resumo

O uso do espaço por peixes recifais durante o período noturno representa um componente fundamental da ecologia espacial, influenciando a sobrevivência individual, a coexistência interespecífica e a organização das comunidades recifais. Apesar disso, os padrões de seleção de micro-habitats e a organização espacial das áreas de dormida ainda são pouco explorados em ambientes tropicais. Esta dissertação teve como objetivo descrever e quantificar o uso do habitat noturno por peixes recifais no Parque Nacional Marinho de Abrolhos, avaliando a seleção de micro-habitats de dormida e os padrões espaciais de agregação entre indivíduos e espécies. Foram realizados censos visuais noturnos georreferenciados em três recifes de franja, registrando a localização, o tamanho corporal, o substrato e a arquitetura do recife associados a indivíduos em repouso. A estrutura do habitat foi caracterizada com base em categorias de substrato e arquitetura, e a seletividade de micro-habitats foi avaliada por meio de Análise Fatorial de Dados Mistos (FAMD) e Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM). A organização espacial das áreas de dormida foi investigada utilizando estimativas de densidade de Kernel, análise de vizinhos mais próximos (KNN) e estatísticas de hotspot (Getis-Ord G_i^*). Os resultados indicaram que, embora os recifes apresentem estrutura geral semelhante, as espécies diferiram quanto à seleção de micro-habitats e à organização espacial das áreas de dormida. Algumas espécies exibiram forte associação a arquiteturas estruturalmente complexas, enquanto outras não apresentaram seletividade detectável. Além disso, padrões contrastantes de agregação espacial foram observados entre espécies, variando desde áreas altamente concentradas até distribuições mais dispersas. Esses resultados evidenciam que o uso do habitat noturno é estruturado de forma espécie-específica e mediado por características do recife. Este estudo contribui para a compreensão da ecologia espacial noturna de peixes recifais e destaca a importância da heterogeneidade estrutural dos recifes para a manutenção da diversidade e da organização das assembleias.

Palavras-chave: Peixes recifais, Áreas de dormida, Micro-habitat

Abstract

The spatial use of reef habitats during the night is a key component of reef fish ecology, influencing individual survival, species coexistence, and community organization. Despite its importance, patterns of sleeping site selection and spatial organization during nocturnal resting periods remain poorly documented in tropical reef systems. This dissertation aimed to describe and quantify nocturnal habitat use by reef fishes in the Abrolhos Marine National Park, focusing on microhabitat selection and spatial organization of sleeping areas. Georeferenced nocturnal visual censuses were conducted on three fringing reefs, recording the location, body size, substrate type, and reef architecture associated with resting individuals. Habitat structure was characterized using substrate and architectural categories, and microhabitat selectivity was assessed through Factor Analysis of Mixed Data (FAMD) and Generalized Linear Mixed Models (GLMM). The spatial organization of sleeping areas was investigated using Kernel density estimates, nearest neighbor analysis (KNN), and hotspot statistics (Getis–Ord G_i^*). The results showed that, although the reefs exhibited similar overall structural characteristics, species differed markedly in microhabitat selection and spatial organization of sleeping sites. Some species displayed strong associations with structurally complex reef architectures, whereas others showed no detectable selectivity. In addition, contrasting patterns of spatial aggregation were observed among species, ranging from highly concentrated sleeping areas to more dispersed distributions. These findings indicate that nocturnal habitat use is structured in a species-specific manner and mediated by reef structural features. This study advances the understanding of nocturnal spatial ecology of reef fishes and emphasizes the role of reef structural heterogeneity in maintaining the diversity and spatial organization of reef fish assemblages.

Keywords: Reef fishes, Sleeping Sites, Micro-habitats

Sumário

Resumo	6
Abstract	7
Introdução Geral	9
Referências	11
1. Introdução	13
2. Materiais e Métodos	14
2.1 Área de estudo	14
2.2 Coleta de dados	15
2.3 Análise de dados	17
2.3.1 Seletividade de micro-habitats em peixes recifais	17
2.3.2. Determinação de áreas de dormida em peixes recifais	19
3. Resultados	20
3.1. Estrutura dos recifes	20
3.2. Seletividade de habitat	21
3.3 Definição das áreas de dormida	24
4. Discussão	32
5. Conclusão	38
Referências	40

Introdução Geral

O sono é um estado comportamental amplamente distribuído no reino animal, caracterizado por períodos de inatividade prolongada, redução da responsividade a estímulos externos e alterações na postura corporal (Campbell & Tobler 1984). Em peixes, o sono não apresenta marcadores típicos de mamíferos (como pálpebras fechadas ou sono REM identificável). Em vez disso, é definido por uma quiescência comportamental caracterizada pela redução da atividade locomotora e da vigilância sensorial (Helfman 1986, Zhdanova et al. 2001, Siegel 2008, Keene & Appelbaum 2019). Evidências experimentais indicam que esse estado é regulado por mecanismos circadianos endógenos, sincronizados principalmente pelo ciclo claro-escuro, e que a luminosidade ambiental atua como o principal fator exógeno modulador do início e da duração do repouso em peixes teleósteos (Reebs 2002, Zhdanova et al. 2006, 2011).

Em ambientes recifais, a alternância entre atividade e repouso adquire relevância ecológica particular, uma vez que a elevada diversidade taxonômica, a complexidade estrutural do habitat e a intensa pressão de predação moldam o uso do espaço, a seleção de refúgios e as estratégias comportamentais ao longo do ciclo diário (Helfman 1986, Hixon & Beets 1993). A transição entre os períodos claro e escuro marca o encerramento das atividades de forrageamento e o início da busca por abrigo: o objetivo dos indivíduos deixa de ser a maximização da aquisição de alimento e passa a ser a minimização do risco de predação, em um processo condicionado pela rápida queda na intensidade luminosa e pelos trade-offs entre risco e benefício (Helfman et al. 1982, Helfman 1986, Lima & Dill 1990).

Durante o período noturno, a maioria das espécies recifais permanece relativamente imóvel e associada ao substrato, o que reduz a probabilidade de encontros com predadores visuais, mas aumenta a dependência de estratégias passivas de defesa (Helfman 1986). Predadores noturnos, por sua vez, frequentemente utilizam sentidos não visuais, como mecanorrecepção e olfato, o que diminui a eficácia de respostas comportamentais baseadas na detecção visual e torna a escolha do local de repouso um componente central da sobrevivência individual (Hobson 1972, Helfman 1986). Assim, a vulnerabilidade à predação durante o repouso atua como uma força seletiva determinante na organização espacial das assembleias recifais. Além disso, o repouso está associado à conservação energética e à recuperação fisiológica, desempenhando um papel indireto, porém relevante, no desempenho individual e na aptidão dos peixes recifais ao longo do tempo (Campbell & Tobler 1984).

As áreas de dormida podem ser definidas como micro-habitats utilizados pelos peixes durante o período noturno de inatividade (Helfman 1986, Reebs 1992). Diferentemente dos habitats de forrageamento, cuja seleção é frequentemente influenciada pela disponibilidade e distribuição de recursos alimentares, a escolha do local de dormida está fortemente associada à capacidade do micro-habitat em fornecer ocultação visual, restrição de acesso físico e barreiras mecânicas contra predadores (Shulman 1985, Marnane 2000). A arquitetura do recife, portanto, funciona como uma espécie de gargalo ecológico: ela define a qualidade e a disponibilidade de refúgios que limitam a sobrevivência noturna (Gratwicke & Speight 2005, Graham & Nash 2013, Coker et al. 2014).

A seleção dessas áreas não ocorre de forma aleatória, muitas espécies recifais exibem elevada fidelidade a área de dormida, retornando consistentemente aos mesmos refúgios ao longo do tempo, o que sugere que esses locais representam recursos limitantes e previsíveis no espaço (Marnane 2000, Topping et al. 2006, Pickholtz et al. 2023). Essa fidelidade espacial implica que a perda ou degradação de um refúgio específico pode ter consequências diretas sobre a sobrevivência individual e, em última instância, sobre a persistência populacional.

Além disso, a utilização diferenciada de micro-habitats durante a noite pode atuar como um mecanismo adicional de partição de nicho, complementando a segregação observada durante o período diurno. Espécies com diferentes tamanhos corporais, formas do corpo e capacidades locomotoras tendem a ocupar refúgios de dimensões e arquiteturas distintas, reduzindo a sobreposição interespecífica por abrigo e permitindo a coexistência de múltiplos grupos funcionais em um espaço tridimensional limitado (Marnane 2000, Fox & Bellwood 2011, Engel et al. 2024). Dessa forma, o período noturno contribui ativamente para a estruturação das comunidades recifais, e não deve ser visto apenas como uma extensão passiva do ciclo diurno.

A degradação dos ecossistemas recifais, impulsionada por eventos recorrentes de branqueamento de corais, mortalidade de organismos construtores e simplificação do bentos, tem resultado em uma redução significativa da complexidade estrutural do habitat (Graham et al. 2006, Hughes et al. 2018). Essa perda de estrutura compromete não apenas a diversidade e abundância de peixes observadas durante o dia, mas também a disponibilidade de micro-habitats adequados para o repouso noturno, aumentando potencialmente a vulnerabilidade das espécies à predação (Gaston 2019, Nanami 2024).

Referências

- Campbell SS, Tobler I (1984) Animal sleep: a review of sleep duration across phylogeny. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 8(3), 269–300. [https://doi.org/10.1016/0149-7634\(84\)90054-x](https://doi.org/10.1016/0149-7634(84)90054-x)
- Coker DJ, Wilson SK, Pratchett MS (2014) Importance of live coral habitat for reef fishes. *Rev Fish Biol Fisheries* 24, 89–126. <https://doi.org/10.1007/s11160-013-9319-5>
- Engel A, Reuben Y, Kolesnikov I, Churilov D, Nathan R, Genin A (2024) Space partitioning within groups of social coral reef fish. *Coral Reefs* 43, 497–508 (2024). <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02460-x>
- Gaston KJ (2019) Nighttime Ecology: The "Nocturnal Problem" Revisited. *The American naturalist*, 193(4), 481–502. <https://doi.org/10.1086/702250>
- Graham NAJ, Nash KL (2013) The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32, 315–326 (2013). <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Graham NAJ, Wilson SK, Jennings S, Polunin NVC, Bijoux JP, Robinson J (2006) Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103 (22) 8425-8429, <https://doi.org/10.1073/pnas.0600693103>
- Gratwicke B, Speight MR (2005) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, 66: 650-667. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00629.x>
- Helfman GS (1986) Fish Behaviour by Day, Night and Twilight. In: Pitcher, T.J. (eds) *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_14
- Helfman GS, Meyer JL, McFarland WN (1982) The ontogeny of twilight migration patterns in grunts (Pisces: Haemulidae). *Animal Behaviour*, 30(2), 317–326. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80042-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80042-0)
- Hobson ES (1972) Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fishery Bulletin* 70:715–740.
- Hughes TP, Anderson KD, Connolly SR, Heron SF, Kerry JT, Lough JM, Baird AH, Baum JK, Berumen ML, Bridge TC, Claar DC, Eakin CM, Gilmour KP, Graham NAJ, Harriron H, Hobbs JA, Hoey AS, Hoogenboom M, Lowe RJ, McCulloch MT, Pandolfi JM, Pratchett M, Schoepf V, Torda G, Wilson SK (2018) Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science* 359:80–83. <https://doi.org/10.1126/science.aan8048>
- Lucena M, Mendes TC, Cordeiro CAMM, Barbosa MC, Batista J, Eggertsen L, Hackradt CW, Ferreira CEL (2024) When the Light Goes Out: Distribution and Sleeping Habitat Use of Parrotfishes at Night. *Fishes*, 9(10):370. <https://doi.org/10.3390/fishes9100370>
- Marnane MJ (2000) Site fidelity and homing behaviour in coral reef cardinalfishes. *Journal of Fish Biology*, 57: 1590-1600. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02234.x>

Nanami A (2024) Nocturnal substrate association of four coral reef fish groups (parrotfishes, surgeonfishes, groupers and butterflyfishes) in relation to substrate architectural characteristics. *PeerJ* 12:e17772 <https://doi.org/10.7717/peerj.17772>

Pickholtz R, Kiflawi M, Buba Y, Chaikin S, Gavriel T, Lapid G, Lazarus M, Malamud S, Marom N, Marom S, Nieger-Rachmilevitz M, Olsson K, Perevolotsky T, Rothman SB, Salingrè S, Shapira N, Sternbach B, Wandel H, Belmaker J (2023) Confronting the ‘nocturnal problem’ in coral reefs: sleeping site selection and cocoon formation in parrotfishes. *Coral Reefs* 42, 811–825 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02389-1>

Reebs SG (2002) Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12, 349–371. <https://doi.org/10.1023/A:1025371804611>

Rickel S, Genin A (2005) Twilight transitions in coral reef fish: the input of light-induced changes in foraging behaviour. *Animal Behaviour* 70:133–144. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.014>.

Shulman MJ (1985) Recruitment of Coral Reef Fishes: Effects of Distribution of Predators and Shelter. *Ecology*, 66: 1056-1066. <https://doi.org/10.2307/1940565>

Topping DT, Lowe CG, Caselle JE (2006) Site fidelity and seasonal movement patterns of adult California sheephead *Semicossyphus pulcher* (Labridae): an acoustic monitoring study. *Mar Ecol Prog Ser* 326:257-267 <https://doi.org/10.3354/meps326257>

Keene AC, Appelbaum L (2019) Chapter 24 - Sleep in Fish Models. Elsevier, 30: 363-374. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813743-7.00024-4>

Zhdanova I. V. (2011). Sleep and its regulation in zebrafish. *Reviews in the neurosciences*, 22(1), 27–36. <https://doi.org/10.1515/RNS.2011.005>

Dormindo em “berço esplêndido”: padrões de determinação e seleção de áreas de dormida de peixes recifais no maior complexo recifal do Atlântico Sul.

1. Introdução

Ambientes recifais são reconhecidos por sua elevada biodiversidade e importância ecológica (Adey 2000), sustentando uma vasta gama de organismos em uma estrutura tridimensional complexa (Bellwood et al. 2003, Bellwood et al. 2017). A complexidade topográfica e a cobertura de organismos bentônicos sésseis criam um mosaico de micro-habitats que influencia diretamente a estrutura das comunidades de peixes (Jennings et al. 1996, García-Charton et al. 2004, Hackradt et al. 2011).

A grande maioria dos peixes recifais, incluindo os gêneros *Acanthurus*, *Chaetodon*, *Scarus* e *Sparisoma*, possui atividade primariamente diurna (Helfman 1986, Rickel & Genin 2005), enquanto outros possuem comportamento noturno ou crepuscular, como os do gênero *Mycteroperca* (Edmund 1972). A transição entre os períodos claro e escuro marca o encerramento das atividades de forrageamento e o início da busca por abrigo, ou seja, o objetivo é alterado, em vez de buscar maximizar aquisição de alimento, os indivíduos passam a procurar minimizar risco de predação, fazendo escolhas comportamentais que refletem *trade-offs* entre risco e benefício, um processo condicionado pela rápida mudança na intensidade luminosa que altera a percepção visual de presas e predadores (Helfman et al. 1982, Helfman 1986, Lima & Dill 1990).

Durante a noite, esses peixes entram em um período de inatividade, tornando-se particularmente vulneráveis a predadores (Lima 2005, Ellison 2019), de modo que a seleção de refúgios noturnos é um componente central da sobrevivência e da organização espacial das populações (Helfman 1986, Kerry & Bellwood 2012, 2016). A eficácia de um local de dormida é determinada por suas características físicas, como o tipo de substrato, a complexidade estrutural e o tamanho do abrigo, que podem limitar o acesso de predadores e oferecer proteção adequada ao tamanho e morfologia de cada espécie (Krause et al. 2002, Ménard 2012). Estudos sugerem que essa seleção não é aleatória, com muitas espécies exibindo alta fidelidade aos seus locais de dormida (e.g., Shulman 1985, Marnane 2000, Topping et al. 2006, Pickholtz et al. 2022, Pickholtz et al. 2023, Lucena et al. 2024).

Apesar de inúmeros estudos abordarem a distribuição e o uso do habitat durante o período diurno para essas espécies (e.g., Bonaldo et al. 2005, Nanami 2013, Annandale et al. 2024), o período noturno permanece comparativamente pouco explorado (Gaston 2019, Nanami 2024). Em um cenário de mudanças climáticas e perda de complexidade estrutural nos

recifes, a identificação dos requisitos de habitat noturno torna-se urgente, pois a degradação desses ambientes tende a reduzir a oferta de refúgios e pode aumentar a vulnerabilidade das espécies em repouso (Wilson et al. 2008, Alvarez-Filip et al. 2009). Além disso, a diferenciação no uso desses recursos estruturais durante a noite pode atuar como um mecanismo de partição de nicho, permitindo a coexistência de diversos grupos funcionais em um espaço limitado (Engel et al. 2024, Jones et al. 2024). Em escala de comunidade, existem evidências de forte diferenciação dia-noite na ocupação dos recifes, e em escala mais fina, padrões de partição espacial podem reduzir interações diretas e favorecer coexistência (Engel et al. 2024, Jones et al. 2025). Dentro dessa perspectiva, caracterizar o uso do habitat noturno permite conectar história natural, risco de predação e estrutura do recife a mecanismos de organização espacial interespecífica.

Este trabalho tem como objetivo descrever e quantificar o uso do habitat noturno por cinco gêneros de peixes recifais no Parque Nacional Marinho de Abrolhos, integrando a análise da seleção de micro-habitats de dormida e da organização espacial das áreas de dormida, bem como avaliando a influência do substrato, da arquitetura recifal e do tamanho corporal sobre esses padrões.

2. Materiais e Métodos

2.1 Área de estudo

Este trabalho foi conduzido no Parque Nacional Marinho (PARNA) de Abrolhos (PNMA; 17°23'–18°10' S, 38°33'–39°06' W), localizado no Banco dos Abrolhos, sul da Bahia, Brasil (Figura 1). O Banco dos Abrolhos consiste em uma expansão da plataforma continental com uma área estimada de 46.000 km² e abriga o maior e mais biodiverso banco de recifes biogênicos do Atlântico Sudoeste (Moura et al. 2013), seus recifes constituem um mosaico de habitats rasos que oferecem diversas oportunidades e restrições estruturais para peixes recifais, inclusive no período noturno, quando se deslocam para áreas de dormida.

O PNMA é uma área marinha protegida que abrange aproximadamente 910 km² e consiste em duas porções distintas: o Recife das Timbebas, localizado próximo à costa, e uma porção offshore localizada a cerca de 70 km da costa que abrange o Parcel dos Abrolhos, um complexo de recifes de pináculo conhecido como “Chapeirões”, e o Arquipélago dos Abrolhos. O arquipélago consiste em cinco ilhas de origem vulcânica, cercadas por recifes em franjas e costões rochosos.

A amostragem foi conduzida nos três recifes de franjas, conhecidos do arquipélago. Dois deles em lados opostos da Ilha de Santa Bárbara, no lado norte ($17^{\circ}57'45.0''\text{S}$, $38^{\circ}41'47.0''\text{W}$) o recife Portinho Norte (PN) e no lado sul o recife do Mato Verde (MV) ($17^{\circ}57'49.0''\text{S}$, $38^{\circ}42'00.0''\text{W}$). Localizado em outra ilha, o terceiro no recife foi o da Língua da Siriba (LS) ($17^{\circ}58'15.1''\text{S}$, $38^{\circ}42'45.8''\text{W}$) (Figura 1A). As localidades são consideradas semelhantes em termos de cobertura bentônica, profundidade e abundância das espécies estudadas (Spanó 2017). A cobertura bentônica nesta área é dominada pela matriz de algas epilíticas (EAM), algas calcárias crustosas (CCA) e macroalgas, com uma cobertura média de corais escleractíneos de aproximadamente 12%, relativamente alta em comparação com a média de cerca de 4% para outros recifes brasileiros (Hernandez-Abreu et al. 2025). O trabalho de campo foi realizado em profundidades que variaram de 1 a 5 m.

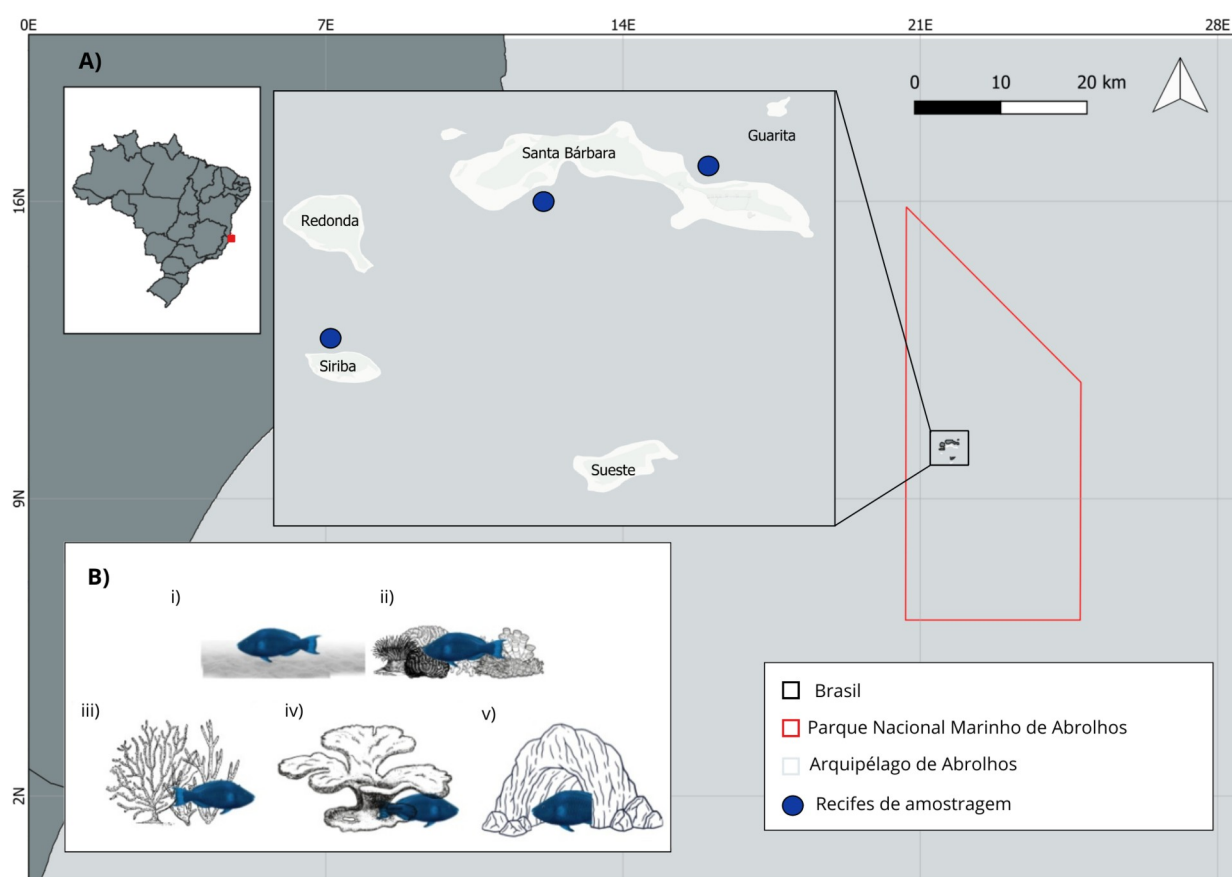


Figura 1. A) Mapa da área de estudo mostrando: a área mais afastada do Parque Nacional Marinho de Abrolhos com detalhes para o Arquipélago dos Abrolhos e a indicação dos recifes amostrados (LS: Língua da Siriba; MV: Mato Verde e PN: Portinho Norte) e B) detalhe para a representação gráfica das características estruturais relacionadas às áreas de dormida: i) estrutura plana ii) estrutura irregular sem cobertura iii) estrutura ramificada iv) marquise v) toca.

2.2 Coleta de dados

Para detecção, mapeamento e caracterização das áreas de dormida ao redor do arquipélago, foram realizados censos visuais noturnos nos recifes utilizando o método Tracked Roaming Transect (TRT) (Irigoyen et al. 2025), que diferentemente de transectos fixos, permite percorrer áreas maiores, acompanhando a distribuição natural dos indivíduos no recife, sem limitar a busca a linhas predefinidas. Foram conduzidos 17 censos no total (MV = 9; PN = 4; LS = 4), realizados por duplas de mergulhadores, o primeiro identificava as espécies, estimava o comprimento total do indivíduo (CT em cm), registrava as características estruturais do local de dormida (i. plana; ii. irregular sem cobertura; iii. Ramificada; iv. marquise e v. toca - adaptadas de Nanami et al. 2024) (Figura 1B), anotava o tipo de substrato no qual os peixes estavam dormindo (a. areia, b. cascalho, c. macroalgas e d. recife) e por fim, a profundidade e horário da avistagem. Enquanto isso, um segundo, além de auxiliar na busca e na iluminação, carregava um GPS acoplado em uma prancha na superfície por uma carretilha (cf. Irigoyen et al. 2025).

O ajuste do comprimento do cabo foi feito antes de iniciar o censo e o reajuste conforme a mudança de profundidade, desta forma o mergulhador manteve o cabo tensionado para que o deslocamento da prancha seja proporcional aos mergulhadores (Irigoyen et al. 2025). O GPS foi configurado para marcar pontos a cada cinco segundos, gerando um trajeto percorrido, além disso seu horário foi sincronizado com o do computador de mergulho, para que seja possível a comparação com os horários de avistagem e modelagem das variáveis coletadas no recife.

A extensão espacial amostrada em cada censo variou de 51 a 454 m e 18 a 79 min, devido a diferenças operacionais entre duplas e condições locais, mas o protocolo manteve velocidade média de nado e padrão de busca constantes entre mergulhos, de modo que o ritmo de amostragem foi padronizado. Em média, essa distância foi de 201 ± 26 m ($n = 17$ censos), com valores por localidade de 234 ± 42 m em MV ($n = 9$), 159 ± 27 m em PN ($n = 4$) e 168 ± 49 m em LS ($n = 4$). A vantagem do uso desta metodologia reside na capacidade de, além de coletar os dados de censos (abundância e tamanho), é possível mapear a distribuição espacial destas variáveis no recife estudado (cf. Rojo et al. 2021). Os censos foram realizados por mergulhadores autônomos treinados e capacitados na identificação das espécies de peixes recifais.

2.3 Análise de dados

2.3.1 Seletividade de micro-habitats em peixes recifais.

Com o objetivo de explorar padrões de associação entre as espécies e as características estruturais do habitat nas diferentes localidades, foi aplicada uma Análise Fatorial de Dados Mistos (FAMD) por meio do pacote *FactoMineR* (Lê et al. 2008). Cada indivíduo registrado foi considerado uma unidade amostral na análise. Considerando o caráter exploratório da FAMD, a análise teve como objetivo a representação gráfica da organização multivariada dos dados, não sendo empregada para fins inferenciais. A análise organizou as amostras com base no substrato utilizado, no tipo de arquitetura, na profundidade e no tamanho corporal. Essa abordagem permite integrar simultaneamente variáveis quantitativas e qualitativas em um mesmo espaço analítico, por meio da padronização estatística de suas contribuições, evitando que variáveis com maior variância numérica dominem a estrutura da ordenação (Pagès, 2014).

Para avaliar padrões de uso das características estruturais do micro-habitat pelas espécies, foram ajustados Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) com distribuição binomial negativa, implementados no pacote *glmmTMB* (Brooks et al. 2017). A variável resposta consistiu no número de indivíduos registrados por espécie em cada combinação de amostra (localidade $\times$ data) e categoria estrutural (substrato e arquitetura). Para cada espécie, foram avaliados quatro modelos contendo combinações das variáveis explicativas: (1) apenas substrato, (2) apenas arquitetura, (3) ambos de forma aditiva e (4) ambos com interação, além de um modelo nulo contendo apenas o intercepto, que representa a hipótese de ausência de variação sistemática nas contagens entre as categorias estruturais avaliadas.

A seleção de modelos foi baseada no Critério de Informação de Akaike (AIC), sendo o modelo de menor valor considerado o mais parcimonioso (Bozdogan 1987; Burnham & Anderson 2002). Quando o modelo nulo apresentou o menor AIC, concluiu-se que substrato e arquitetura não explicaram a variação na abundância (Burnham & Anderson 2002). A verificação das premissas foi realizada por meio de simulação de resíduos no pacote *DHARMA* (Hartig, 2025), incluindo testes formais de uniformidade, dispersão e excesso de zeros. Não foram detectadas violações significativas ($p > 0,05$).

Para interpretar os efeitos, foi definida uma categoria de referência para cada variável (substrato: areia; arquitetura: irregular sem cobertura). No modelo sem interação, o intercepto representa o valor esperado na escala do preditor linear (log da média) para essas categorias de referência, enquanto os coeficientes estimados indicam o efeito aditivo dos demais níveis nessa

mesma escala, em relação à categoria de referência (Zuur et al. 2009; Schielzeth, 2010). Quando a interação foi selecionada, os efeitos tornaram-se condicionais à combinação de referência, ou seja, o modelo passa a considerar uma combinação específica de substrato e arquitetura como referência, e não mais cada variável isoladamente, o que dificulta a interpretação direta dos coeficientes; nesses casos, foram obtidas as médias marginais estimadas (EMMs) na escala da resposta, com IC95% (Searle et al. 1980), utilizando o pacote *emmeans* (Lenth 2020), procedimento que permite comparações diretas entre categorias mesmo em delineamentos desbalanceados, nos quais algumas combinações apresentam poucos registros, pois utiliza a estrutura global do modelo para ponderar as estimativas. (Lenth 2020)

Para investigar se o tamanho corporal influenciou a seleção do habitat de dormida, foi conduzida uma regressão logística multinomial (Agresti 2007), com a função *multinom()* do pacote *nnet* (Venables & Ripley 2002). A variável resposta foi definida como as diferentes combinações entre arquitetura e substrato registradas nos locais de dormida, resultando em categorias como “toca sobre recife”, “marquise sobre recife”, “irregular sem cobertura sobre areia”, “plano sobre cascalho”, entre outras. No total, as combinações possíveis incluíram quatro tipos de arquitetura (irregular sem cobertura, plano, marquise e toca) e quatro tipos de substrato (areia, recife, macroalgas e cascalho), sendo utilizadas no modelo apenas aquelas presentes nas observações de cada espécie. Para garantir a estabilidade dos modelos, foram incluídas espécies com amostragem mínima de 20 registros (Hosmer et al 2013): *A. bahianus*, *A. chirurgus*, *A. coeruleus*, *C. striatus*, *M. bonaci*, *Sc. trispinosus* e *Sp. axillare*.

Para cada espécie, comparou-se um modelo nulo, que representa apenas a frequência observada das categorias de arquitetura e substrato, sem qualquer variável explicativa, com um modelo no qual o tamanho corporal foi incluído como preditor da escolha do micro-habitat. Essa comparação, realizada via teste da razão de verossimilhança (LRT - *Likelihood Ratio Test*) (Agresti 2007, Hosmer 2013), permitiu avaliar se o tamanho aumentava significativamente a capacidade de explicar quais combinações de arquitetura e substrato foram selecionadas. Quando esse efeito foi significativo, foram examinadas as categorias específicas de habitat para identificar se indivíduos maiores e menores apresentavam maior ou menor probabilidade de selecioná-las em relação às demais. Em cada modelo, a categoria de referência foi definida como o habitat mais frequentemente utilizado pela espécie. Assim, os coeficientes estimados para as demais categorias foram interpretados em relação a essa referência, representando como o tamanho dos indivíduos influenciou a probabilidade relativa de seleção de diferentes habitats. Todas as análises estatísticas foram realizadas software R v.4.3.2 (R Core Team, 2023) via RStudio (Posit Software, 2024).

2.3.2. Determinação de áreas de dormida em peixes recifais

Para identificar áreas de dormida nos recifes estudados, foram elaborados mapas de distribuição espacial a partir das coordenadas georreferenciadas dos censos realizados. As análises foram realizadas no QGIS, utilizando o estimador de densidade de Kernel. Os mapas foram gerados a partir da contagem de indivíduos em seus respectivos locais de dormida, por área amostrada e, a intensidade do mapa representa a concentração relativa de registros.

Após a estimativa das superfícies de densidade e a geração dos mapas de distribuição com os principais núcleos de concentração relativa de indivíduo, avaliou-se se esses padrões representavam agregações espacialmente consistentes. Para tal, quantificou-se o grau de agregação espacial de indivíduos nas áreas de dormida, aplicando-se uma análise de densidade baseada em vizinhos mais próximos (*K-Nearest Neighbors*). Essa análise foi realizada utilizando o pacote *FNN* (Beygelzimer 2024). Para cada indivíduo registrado no censo noturno, calculou-se a distância até o seu 10º vizinho mais próximo ($k = 10$), cujo inverso foi utilizado como medida contínua de densidade local. Valores baixos dessa distância indicam maior proximidade entre os indivíduos e, portanto, maior densidade espacial. A partir da distribuição dessas densidades, os indivíduos foram classificados de forma não paramétrica em três categorias: (i) hotspots, correspondendo aos 5% de valores mais elevados de densidade (núcleos de agregação); (ii) coldspots, definidos pelos 5% de valores mais baixos (indivíduos espacialmente isolados); e (iii) normal, que compreende os 90% intermediários.

Por fim, além da análise baseada em vizinhos mais próximos, aplicou-se também a análise de hotspot Getis–Ord G_i^* (Getis & Ord 1992, Ord & Getis 1995), utilizando o pacote *spdep* (Bivand et al. 2018) com o objetivo de identificar padrões espaciais de agregação dentro de cada recife. Para essa análise, os pontos de dormida foram convertidos em objetos espaciais projetados para UTM 24S, e cada localidade teve sua área ocupada delimitada por um polígono. Sobre essa área, construiu-se uma grade regular de 50×50 células, garantindo resolução espacial uniforme entre localidades. Cada indivíduo foi associado à célula correspondente, resultando em uma contagem de indivíduos por célula para cada espécie. Em seguida, definiu-se uma estrutura de vizinhança entre células adjacentes e calculou-se o valor de G_i^* para cada célula. Esse representa se os valores observados em uma célula e as vizinhas imediatas são significativamente maiores ou menores do que o esperado sob aleatoriedade espacial. As células foram classificadas como: hotspot ($G_i^* \geq 1,96$), indicando concentração espacial significativamente alta de indivíduos; não significativas ($-1,96 < G_i^* < 1,96$) e coldspot ($G_i^* \leq -1,96$). Essa abordagem complementa a análise KNN ao permitir a detecção de manchas

espaciais de agregação e não apenas relações de proximidade entre indivíduos. Ambas foram feitas no software R v.4.3.2 (R Core Team, 2023) via RStudio (Posit Software, 2024).

3. Resultados

3.1. Estrutura das assembleias de peixes recifais.

No total foram registrados 732 indivíduos pertencentes a 9 espécies de peixes recifais: *A. bahianus* (N = 164), *A. coeruleus* (N = 155) e *Sc. trispinosus* (N = 146). Seguidas por *A. chirurgus* (N = 94), *C. striatus* (N = 89), *M. bonaci* (N = 50), *Sp. axillare* (N = 23), *Sc. zelindae* (N = 7) e *Sp. frondosum* (N = 4). Considerando as localidades amostradas, foram observados 309 indivíduos dormindo no MV, 215 indivíduos dormindo no LS e outros 208 no PN. O mapa de calor da abundância total de indivíduos por espécie em substratos e arquiteturas revelou associações específicas entre as espécies e os diferentes componentes do habitat recifal (Figura 2).

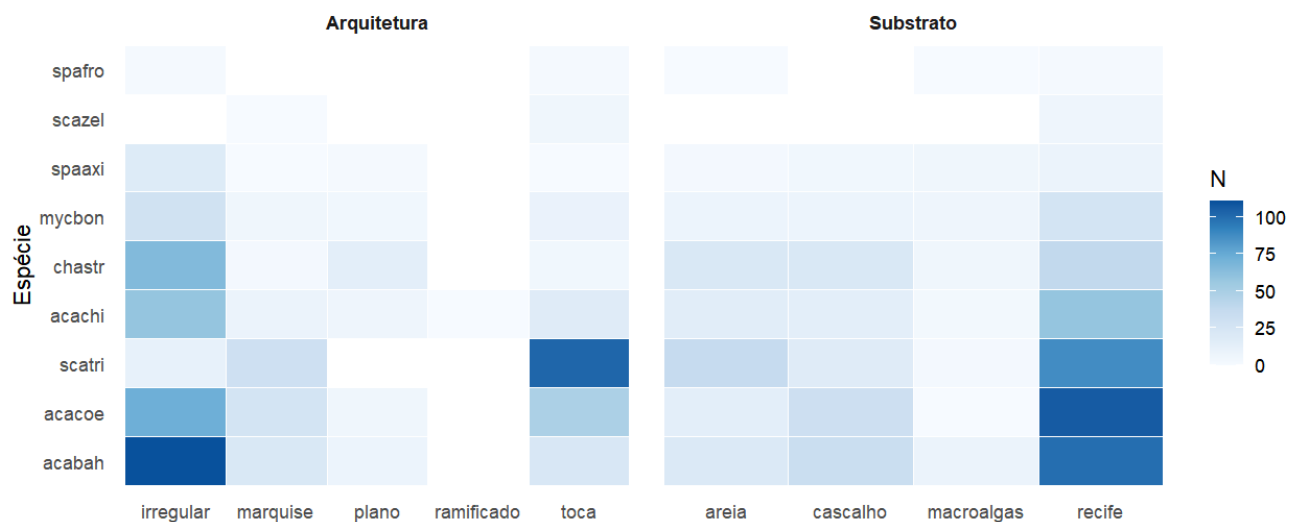


Figura 2. Mapas de calor de uso de habitat por espécie. Abundância absoluta em arquiteturas (esq.) e substratos (dir.); tons mais escuros indicam maior número de indivíduos.

A Análise Fatorial de Dados Mistos (FAMD) não revelou separação clara das amostras por localidade (Figura 3). As ocorrências de cada espécie, projetadas em função da arquitetura, do substrato e da abundância, distribuíram-se de forma amplamente sobreposta no espaço multivariado, indicando que os padrões gerais de uso de habitats estruturais foram semelhantes entre os três recifes de franja. Uma vez que a localidade não diferenciou a variação nos dados, as análises posteriores concentraram-se exclusivamente nos efeitos das características do

habitat (arquitetura e substrato) sobre a escolha das áreas de dormida, sem considerar diferenças entre localidades.

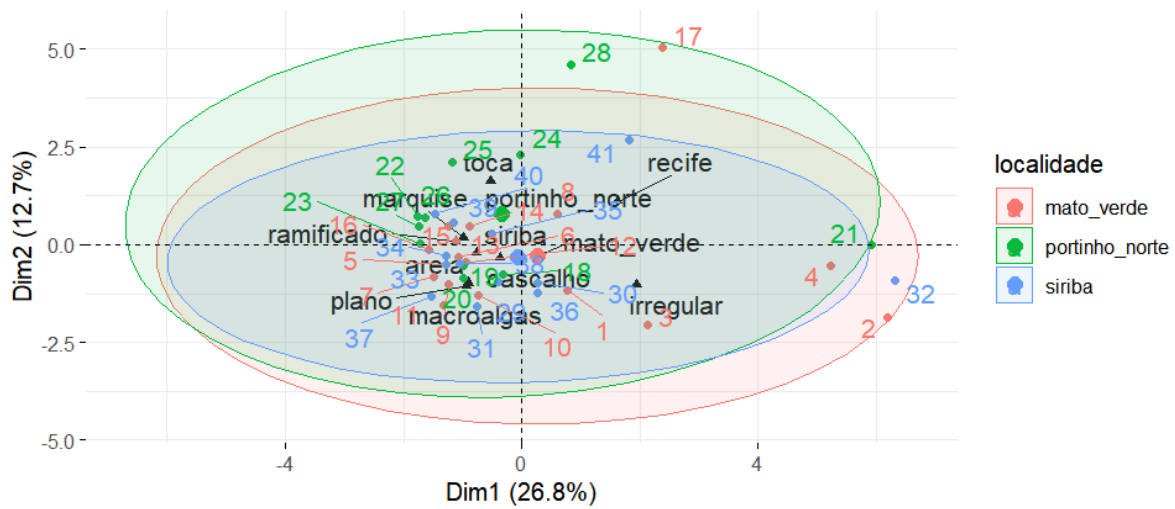


Figura 3. Análise Fatorial de Dados Mistos (FAMD) baseada em arquitetura, substrato e abundância das espécies. A localidade foi usada apenas como variável suplementar (cores) e não influenciou a construção dos eixos. A ampla sobreposição das elipses indica ausência de diferenciação entre os recifes no padrão de uso dos micro-habitats.

3.2. Seletividade de habitat

O GLMM revelou respostas contrastantes entre as espécies quanto à influência das características do habitat na seleção das áreas de dormida (Tabela 1). Entre as nove espécies avaliadas, cinco apresentaram melhor ajuste para o modelo nulo (*A. chirurgus*, *Sc. zelindae*, *Sp. frondosum*, *Sp. axillare* e *M. bonaci*), indicando que nem a arquitetura nem o substrato explicaram a variação na abundância nesses casos. Duas espécies, *Sc. trispinosus* e *C. striatus*, selecionaram exclusivamente a arquitetura como variável explicativa, sugerindo que elementos estruturais específicos do micro-habitat influenciam sua escolha de locais de repouso. Por fim, as duas espécies do gênero *Acanthurus* demonstraram respostas mais complexas: *A. bahianus* ajustou-se melhor ao modelo aditivo envolvendo substrato e arquitetura, enquanto *A. coeruleus* respondeu à interação entre essas variáveis, indicando que a influência de um componente depende do outro na determinação de suas áreas de dormida.

Tabela 1. Modelos de GLMM com distribuição binomial negativa ajustados para cada espécie, considerando apenas substrato, apenas arquitetura, seus efeitos aditivo e interativo. O menor valor de AIC é indicado para cada espécie, acompanhado do AIC do modelo nulo para fins de comparação.

Espécie	Melhor modelo (fórmula)	AIC	AIC nulo
<i>A. bahianus</i>	$n \sim \text{substrato} + \text{arquitetura}$	193.99	205.46
<i>A. coeruleus</i>	$n \sim \text{substrato} * \text{arquitetura}$	188.81	191.96
<i>Sc. trispinosus</i>	$n \sim \text{arquitetura}$	166.47	171.48
<i>C. striatus</i>	$n \sim \text{arquitetura}$	133.92	135.19
<i>A. chirurgus</i>	$n \sim 1$ (nulo)	141.56	141.56
<i>Sc. zelindae</i>	$n \sim 1$ (nulo)	15.41	15.41
<i>Sp. frondosum</i>	$n \sim 1$ (nulo)	11.08	11.08
<i>Sp. axillare</i>	$n \sim 1$ (nulo)	44.27	44.27
<i>M. bonaci</i>	$n \sim 1$ (nulo)	90.87	90.87

Para *A. bahianus*, o modelo aditivo (AIC = 193.995, $w \approx 0,94$) foi selecionado com $\Delta\text{AIC} < 2$. A abundância esteve mais associada ao substrato, com maior incidência em recifes em comparação à areia, enquanto os termos de arquitetura apresentaram efeitos incertos (IC95% abrangendo 1). Em *Sc. trispinosus*, o melhor ajuste foi obtido pelo modelo simples de arquitetura (AIC = 166.467, $w \approx 0,61$), no qual habitats com toca e marquise apresentaram maior incidência em relação à categoria de referência, sugerindo associação positiva por estruturas que oferecem maior abrigo. Embora o modelo aditivo tenha mostrado suporte (AIC = 167.910; $\Delta\text{AIC} \approx 1.44$; $w \approx 0.30$), a arquitetura permaneceu como principal fator. Em *C. striatus*, a arquitetura também foi determinante, porém em direção oposta à observada para *Sc. trispinosus*, com incidências menores em toca e marquise em comparação à estrutura irregular sem cobertura ($\text{IRR} < 1$). Nessa espécie, outros modelos ficaram próximos em termos de suporte (modelos interativo, nulo e aditivo com $\Delta\text{AIC} < 2$), refletindo uma resposta mais difusa.

Por fim, em *A. coeruleus* o modelo mais ajustado incorporou a interação entre substrato e arquitetura, embora o modelo simples de substrato também tenha apresentado suporte

considerável ($AIC = 189.437$; $\Delta \approx 0.63$; $w \approx 0.33$). Diante disso, reportamos as abundâncias preditas (λ) com IC95% para cada combinação observada, evidenciando que a resposta à arquitetura depende fortemente do substrato. Por exemplo, em cascalho observou-se a ordenação irregular sem cobertura > marquise > toca, enquanto em areia destacou-se a arquitetura plana, indicando padrões específicos de seleção de micro-habitats conforme o tipo de substrato disponível.

Os efeitos fixos foram interpretados via *Incidence Rate Ratio* (IRR) para as espécies ajustadas por modelos aditivos ou por modelos simples (apenas um fator), foram adotados o substrato areia e a arquitetura irregular sem cobertura como níveis de referência; assim, $IRR > 1$ indica incidência maior e $IRR < 1$ menor que a referência (Figura 4).

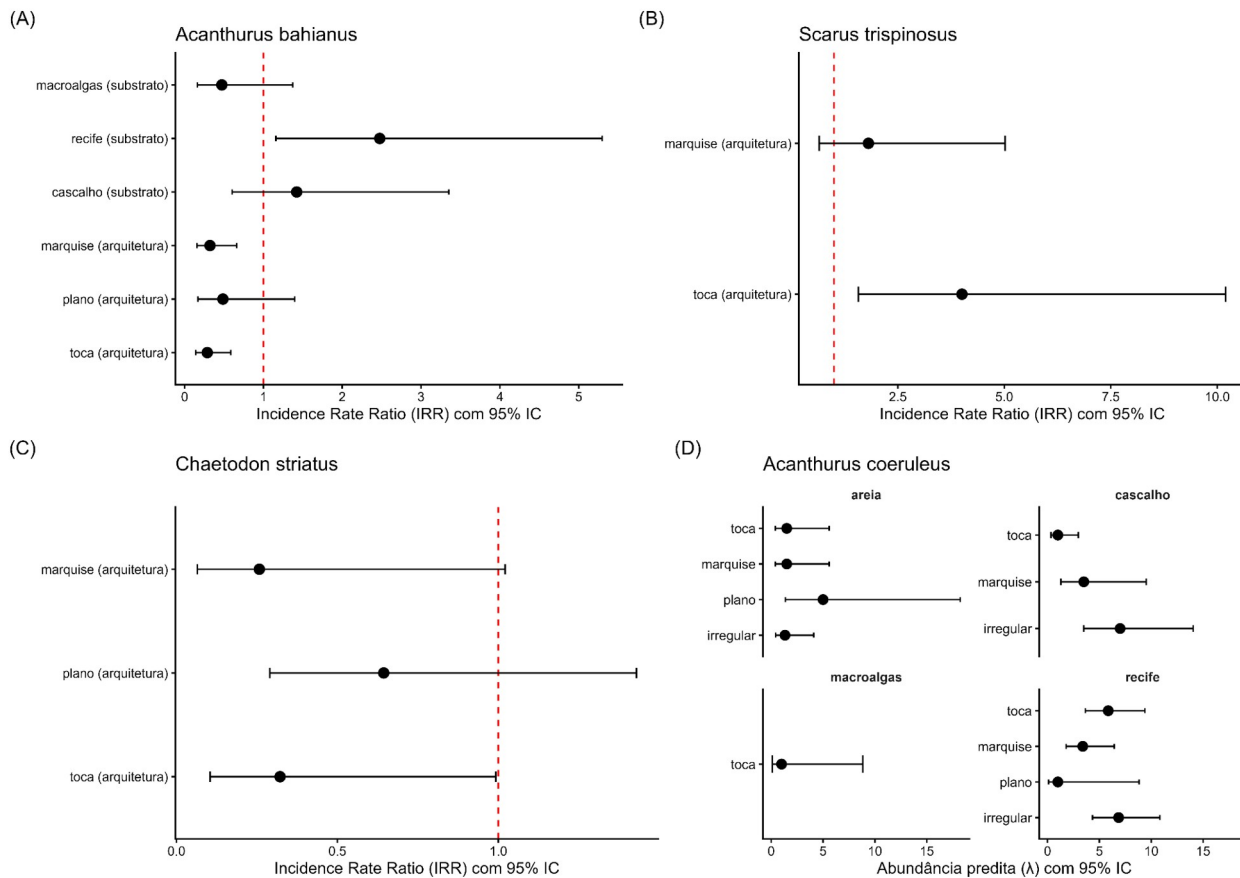


Figura 4. Efeitos do substrato e da arquitetura sobre a abundância de peixes. A–C: mostram forest plots do Incidence Rate Ratio (IRR) com IC95% obtidos de GLMMs sem interação para A) *A. bahianus*, B) *Sc. trispinosus* e C) *C. striatus*; a linha tracejada em $IRR = 1$ indica ausência de efeito. Os coeficientes foram exponenciados adotando areia (substrato) e estrutura irregular sem cobertura (arquitetura) como níveis de referência ($IRR > 1$: maior incidência que a referência; $IRR < 1$: menor). D) apresenta, para *A. coeruleus*, as abundâncias preditas (λ) com IC95% do modelo com interação substrato $\times$ arquitetura.

Em *A. bahianus*, os valores de IRR mostram maior probabilidade de uso do substrato recife, especialmente em arquiteturas mais protegidas, enquanto substratos móveis como areia e cascalho apresentam valores mais baixos ou incertos (IC95% abrangendo 1). Em *Sc. trispinosus*, as estimativas indicam maior incidência marcada em toca e marquise, ambas com valores superiores à referência, refletindo o uso consistente de estruturas que oferecem abrigo. Em *C. striatus*, observou-se uma tendência de menor uso relativo de toca e marquise, sugerindo possível associação a micro-habitats mais expostos e menos complexos. Contudo, como múltiplos modelos apresentaram $\Delta AIC < 2$, esse padrão deve ser interpretado com cautela, indicando suporte semelhante entre hipóteses alternativas. Já em *A. coeruleus*, as abundâncias preditas revelam forte dependência da combinação entre arquitetura e substrato: estruturas irregulares e protegidas são usadas de forma distinta conforme o tipo de fundo, com maior predominância em recife e menor uso em areia ou macroalgas.

A regressão logística multinomial indicou que o tamanho corporal influenciou significativamente a escolha do habitat de dormida em quatro das sete espécies para as quais havia dados de tamanho corporal suficientes (Tabela 2). O efeito do tamanho corporal foi avaliado comparando-se um modelo reduzido, sem essa variável, a um modelo completo que a incluía. Essa comparação foi realizada por meio do teste de razão de verossimilhança (LRT), que quantifica se a adição do tamanho melhora substancialmente o ajuste do modelo. O p-valor associado ao LRT estima a probabilidade de que essa melhoria ocorra ao acaso; assim, valores de $p < 0,05$ indicam que o tamanho corporal contribui para explicar a seleção de habitat, enquanto $p \geq 0,05$ sugere ausência de evidência estatística sólida para esse efeito.

Para *A. coeruleus*, *A. bahianus*, *A. chirurgus* e *Sp. axillare*, a inclusão do tamanho no modelo resultou em melhora significativa no ajuste em relação ao modelo nulo (LRT, $p < 0,05$). Para *M. bonaci*, *C. striatus* e *Sc. trispinosus* não foi observada associação significativa entre o tamanho dos indivíduos e a seleção do habitat (LRT, $p \geq 0,05$).

Tabela 2. Teste de razão de verossimilhança (LRT) aplicado nos modelos de regressão logística multinomial para verificar se o tamanho corporal altera a probabilidade de seleção das diferentes combinações de arquitetura e substrato utilizadas como habitat de dormida. A categoria de referência corresponde ao habitat mais utilizado por cada espécie

Espécie	Categoria de referência	LRT	p-value
<i>A. bahianus</i>	Irr. sem cobertura + recife	22.43	1.30×10^{-2}
<i>A. coeruleus</i>	Irr. sem cobertura + recife	52.66	3.38×10^{-8}

<i>A. chirurgus</i>	Irr. sem cobertura + recife	14.87	3.77×10^{-2}
<i>Sc. trispinosus</i>	Toca + recife	6.82	5.56×10^{-1}
<i>C. striatus</i>	Irr. sem cobertura + recife	7.37	3.91×10^{-1}
<i>Sp. axillare</i>	Irr. sem cobertura + recife	18.68	3.18×10^{-4}
<i>M. bonaci</i>	Irr. sem cobertura + recife	8.16	2.26×10^{-1}

3.3 Definição das áreas de dormida

Os padrões espaciais de dormida diferiram entre espécies tanto na escala do recife quanto na microescala. Os mapas de densidade de Kernel gerados a partir dos pontos de dormida evidenciam áreas de maior concentração relativa de indivíduos refletindo os padrões locais de uso do espaço (Figuras 5 e 6), enquanto a Getis–Ord Gi* delimitou setores do recife inseridos em clusters de alta concentração (hotspots; Tabela 4) e o KNN descreveu se essa concentração se traduzia, ou não, em proximidade imediata entre indivíduos (Tabela 3).

Sc. trispinosus apresentou o caso mais evidente de concentração espacial. Nos Mapas de Kernel, a espécie formou o núcleo mais intenso do estudo, com maior concentração registrada, formando uma grande mancha vermelha localizada no PN (Figura 3), o Gi* confirmou hotspots bem definidos em escala de habitat, especialmente no PN, onde a maior parte dos registros ficou associada às células quentes (Tabela 4). Em microescala, o KNN mostrou predominância da classe “normal” e baixa proporção de hotspots individuais (Tabela 3), reforçando que a agregação ocorre principalmente por setores do recife, e não por indivíduos fortemente compactados.

Entre os outros budiões, *Sc. zelindae* e *Sp. axillare* tiveram número baixo de registros, o que se refletiu em núcleos pequenos e fragmentados nos mapas. *Sc. zelindae* foi registrada apenas cinco vezes em MV e com um único registro em PN e em LS (Tabela 4), resultando em concentrações pontuais e pouco extensas. *Sp. axillare* também apresentou ocorrência reduzida, com 11 registros em MV, cinco em PN e sete em LS (Tabela 4); nesse contexto, os hotspots do Gi* foram localmente detectados, mas envolveram poucos indivíduos (Tabela 4), e o KNN em MV indicou predominância de indivíduos “normais” (Tabela 3). Por fim, *Sp. frondosum* apresentou registros raros e distribuição pontual (Tabela 4)

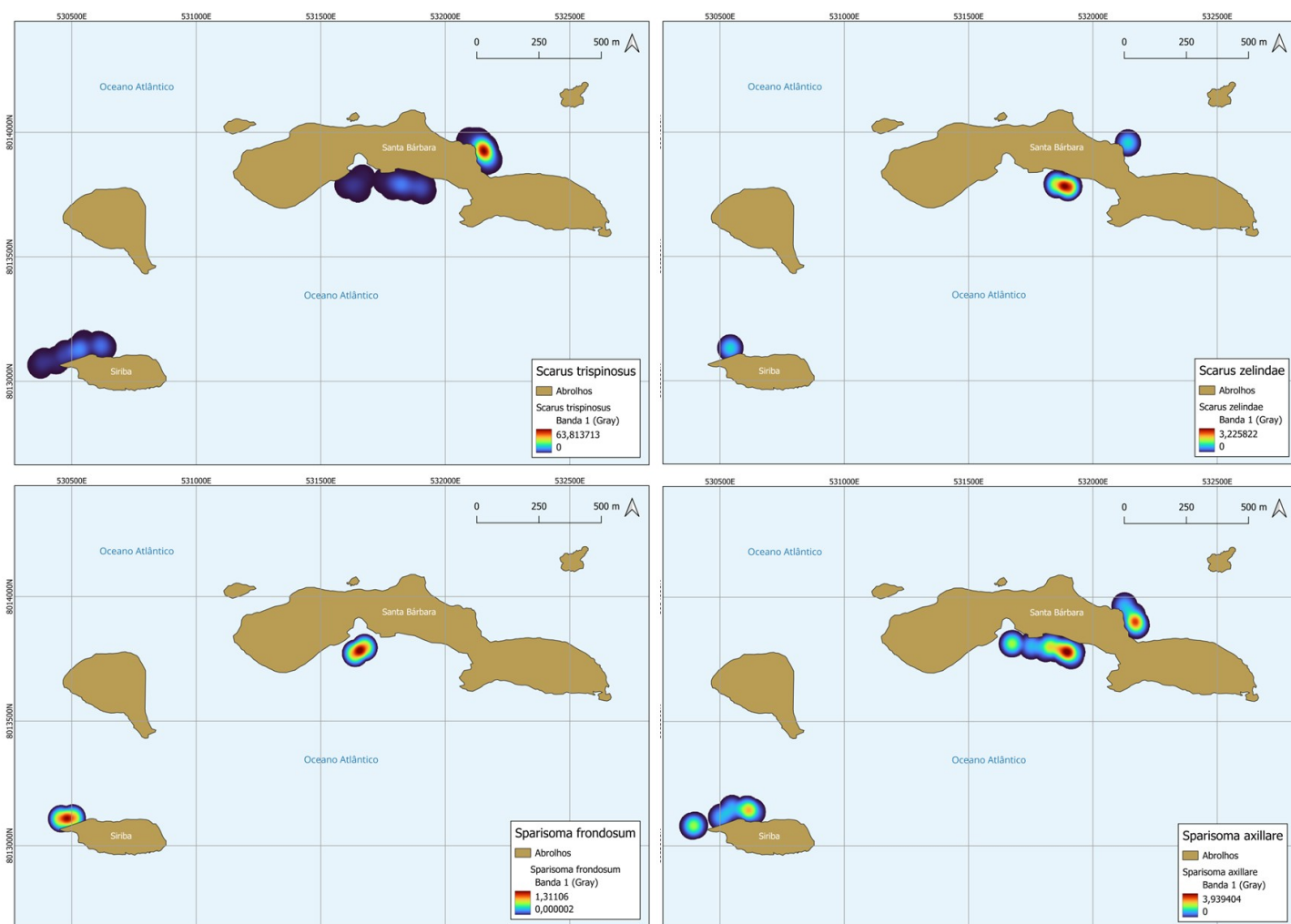


Figura 5. Mapas de densidade de Kernel das áreas de dormida das espécies de peixe-papagaio registradas nos censos noturnos. As cores indicam gradientes de densidade relativa, com tons mais intensos representando núcleos de maior concentração de indivíduos

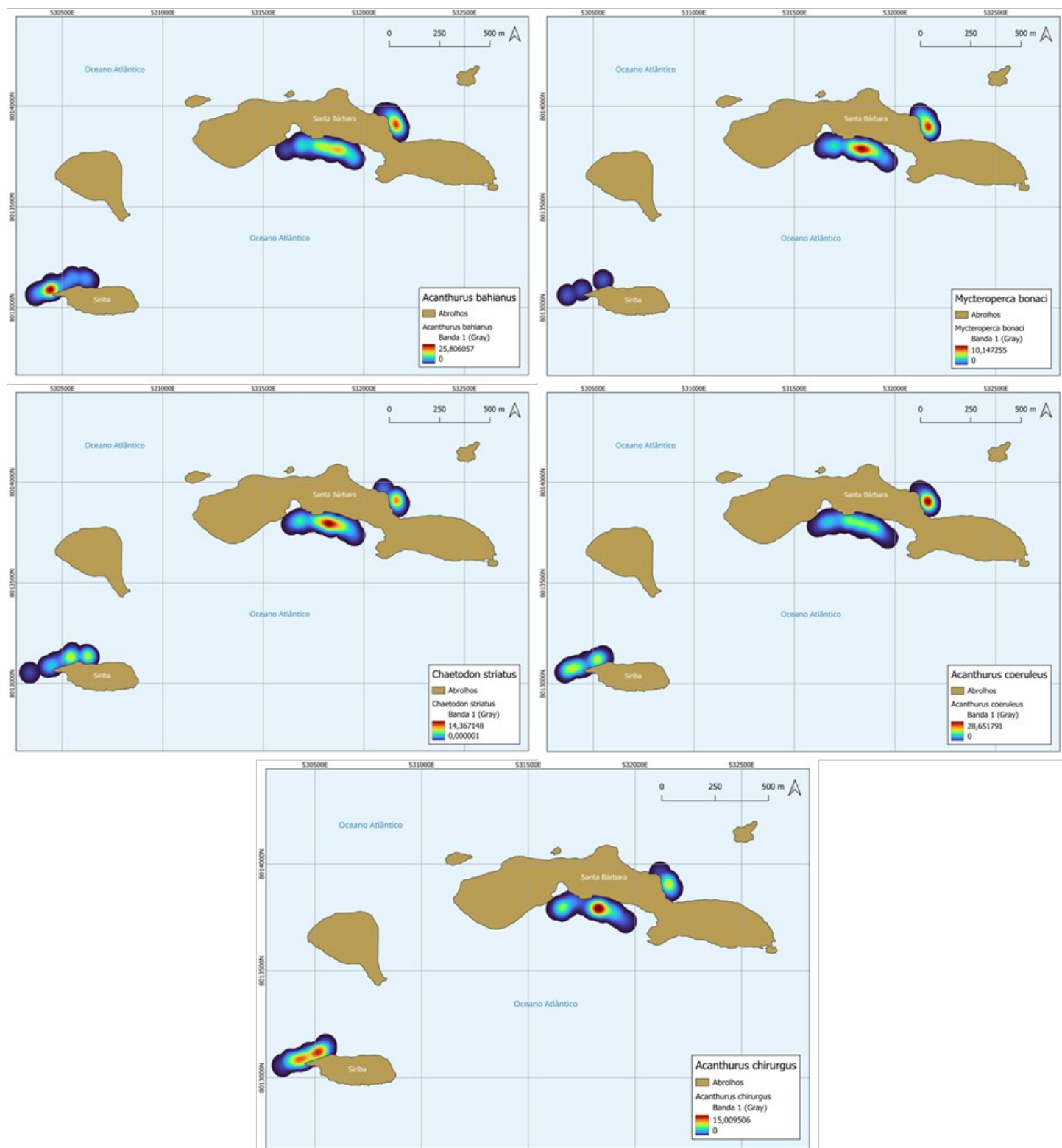


Figura 6. Mapas de densidade de Kernel das áreas de dormida das demais espécies registradas nos censos noturnos. As cores indicam gradientes de densidade relativa, com tons mais intensos representando núcleos de maior concentração de indivíduos.

Nos cirurgiões, os mapas de densidade por Kernel indicaram núcleos de dormida bem definidos em pontos específicos do recife, com o pico de intensidade variando entre espécies. A.

coeruleus apresentou seu maior núcleo de concentração no PN e manchas dispersas em MV e LS. A análise de hotspots (Getis–Ord G_i^*) indicou que os registros se concentraram em setores específicos do recife, ao invés de se distribuírem de forma homogênea na área amostrada (Tabela 4). Em microescala, a análise de vizinhos mais próximos (KNN) mostrou que, mesmo nessas áreas de maior concentração, predominou o padrão de espaçamento “normal” entre indivíduos, com apenas uma fração pequena classificada como hotspot de proximidade imediata (Tabela 3). *A. bahianus* concentrou seu núcleo principal na LS, mantendo também um núcleo secundário no PN. O G_i^* indicou a presença de áreas quentes associadas a esses setores, evidenciando organização espacial dos registros em escala de habitat (Tabela 4). O KNN, por sua vez, indicou predominância de indivíduos na classe “normal”, com baixa proporção de hotspots de proximidade imediata (Tabela 3). Em contraste, *A. chirurgus* teve seu pico mais intenso associado a MV, com manchas secundárias na LS. A análise de G_i^* também identificou setores do recife classificados como hotspots, indicando concentração espacial em escala de habitat (Tabela 4). Em microescala, o KNN manteve o padrão geral observado nas demais espécies: predominância da classe “normal” e baixa proporção de indivíduos classificados como hotspot de proximidade imediata (Tabela 3).

Para *C. striatus*, os mapas de densidade por Kernel evidenciaram um núcleo principal em MV e um núcleo secundário menor em PN (Figura 4), indicando concentração dos registros em pontos específicos dentro das áreas amostradas. Em escala de habitat, a análise de hotspots (Getis–Ord G_i^*) corroborou esse padrão ao delimitar áreas quentes associadas a esses setores, evidenciando que a distribuição dos registros não foi homogênea ao longo do recife (Tabela 4). Em microescala, o KNN indicou predominância da classe “normal”, com baixa proporção de indivíduos classificados como hotspot de proximidade imediata (Tabela 3), sugerindo que a concentração espacial observada no Kernel ocorreu principalmente como agregação em setores do recife, e não como agrupamentos altamente compactos.

Para *M. bonaci*, o Kernel também indicou um núcleo principal em MV e um núcleo secundário pequeno em PN (Figura 4). O G_i^* identificou hotspots em escala de habitat nessas localidades, indicando a presença de setores com maior concentração relativa de registros (Tabela 4). Em LS, apesar da detecção de células classificadas como hotspot, os registros foram escassos e não se concentraram efetivamente dentro dessas áreas quentes (Tabela 4), refletindo um padrão espacial mais fraco nessa localidade. Em microescala, o KNN manteve a predominância da classe “normal”, com baixa proporção de hotspots de proximidade imediata (Tabela 3), indicando baixa agregação em microescala.

Tabela 3. Resumo da análise de densidade baseada em vizinhos mais próximos (KNN) para cada espécie e localidade. *Classe* = categoria atribuída ao indivíduo conforme sua densidade local (hotspot, coldspot ou normal); *n_pontos* = número de indivíduos por categoria; *proporção* = fração dos indivíduos em cada categoria dentro da localidade.

Espécie	Locality	Classe	N de pontos	Proporção
<i>A. bahianus</i>	MV	coldspot	4	0.05263158
<i>A. bahianus</i>	MV	hotspot	4	0.05263158
<i>A. bahianus</i>	MV	normal	68	0.89473684
<i>A. bahianus</i>	PN	coldspot	2	0.05714286
<i>A. bahianus</i>	PN	hotspot	2	0.05714286
<i>A. bahianus</i>	PN	normal	31	0.88571429
<i>A. bahianus</i>	LS	coldspot	3	0.05660377
<i>A. bahianus</i>	LS	hotspot	3	0.05660377
<i>A. bahianus</i>	LS	normal	47	0.88679245
<i>A. chirurgus</i>	MV	coldspot	3	0.07317073
<i>A. chirurgus</i>	MV	hotspot	3	0.07317073
<i>A. chirurgus</i>	MV	normal	35	0.85365854
<i>A. chirurgus</i>	PN	coldspot	1	0.08333333
<i>A. chirurgus</i>	PN	hotspot	1	0.08333333
<i>A. chirurgus</i>	PN	normal	10	0.83333333
<i>A. chirurgus</i>	LS	coldspot	3	0.07317073
<i>A. chirurgus</i>	LS	hotspot	3	0.07317073
<i>A. chirurgus</i>	LS	normal	35	0.85365854
<i>A. coeruleus</i>	MV	coldspot	4	0.05970149
<i>A. coeruleus</i>	MV	hotspot	4	0.05970149
<i>A. coeruleus</i>	MV	normal	59	0.88059701
<i>A. coeruleus</i>	PN	coldspot	2	0.05405405
<i>A. coeruleus</i>	PN	hotspot	2	0.05405405
<i>A. coeruleus</i>	PN	normal	33	0.89189189
<i>A. coeruleus</i>	LS	coldspot	3	0.05882353
<i>A. coeruleus</i>	LS	hotspot	3	0.05882353

<i>A. coeruleus</i>	LS	normal	45	0.88235294
<i>C. striatus</i>	MV	coldspot	3	0.06250000
<i>C. striatus</i>	MV	hotspot	3	0.06250000
<i>C. striatus</i>	MV	normal	42	0.87500000
<i>C. striatus</i>	PN	coldspot	1	0.06666667
<i>C. striatus</i>	PN	hotspot	1	0.06666667
<i>C. striatus</i>	PN	normal	13	0.86666667
<i>C. striatus</i>	LS	coldspot	2	0.07692308
<i>C. striatus</i>	LS	hotspot	2	0.07692308
<i>C. striatus</i>	LS	normal	22	0.84615385
<i>M. bonaci</i>	MV	coldspot	2	0.06250000
<i>M. bonaci</i>	MV	hotspot	2	0.06250000
<i>M. bonaci</i>	MV	normal	28	0.87500000
<i>M. bonaci</i>	PN	coldspot	1	0.06666667
<i>M. bonaci</i>	PN	hotspot	1	0.06666667
<i>M. bonaci</i>	PN	normal	13	0.86666667
<i>Sc. trispinosus</i>	MV	coldspot	2	0.07692308
<i>Sc. trispinosus</i>	MV	hotspot	2	0.07692308
<i>Sc. trispinosus</i>	MV	normal	22	0.84615385
<i>Sc. trispinosus</i>	PN	coldspot	5	0.05681818
<i>Sc. trispinosus</i>	PN	hotspot	5	0.05681818
<i>Sc. trispinosus</i>	PN	normal	78	0.88636364
<i>Sc. trispinosus</i>	LS	coldspot	2	0.06451613
<i>Sc. trispinosus</i>	LS	hotspot	2	0.06451613
<i>Sc. trispinosus</i>	LS	normal	27	0.87096774
<i>Sp. axillare</i>	MV	coldspot	2	0.18181818
<i>Sp. axillare</i>	MV	hotspot	1	0.09090909
<i>Sp. axillare</i>	MV	normal	8	0.72727273

Tabela 4. Resumo da análise de hotspots (Getis–Ord G_i^*) para cada espécie e localidade. Hotspot = células com concentração significativamente alta de indivíduos ($G_i^* \geq 1,96$), ns =

células não significativas; n_celulas = número de células por categoria; n_individuos = total de indivíduos nelas contidos; prop_celulas = proporção de células por categoria em relação ao total analisado.

Espécie	Localidade	Categoria	N_celulas	N_individuos	Prop_celulas
<i>Ac. bahianus</i>	MV	hotspot	72	34	0.12000000
<i>Ac. bahianus</i>	MV	ns	528	42	0.88000000
<i>Ac. bahianus</i>	PN	hotspot	20	15	0.10989011
<i>Ac. bahianus</i>	PN	ns	162	20	0.89010989
<i>Ac. bahianus</i>	LS	hotspot	34	28	0.07142857
<i>Ac. bahianus</i>	LS	ns	442	25	0.92857143
<i>Ac. chirurgus</i>	MV	hotspot	48	23	0.08000000
<i>Ac. chirurgus</i>	MV	ns	552	18	0.92000000
<i>Ac. chirurgus</i>	PN	hotspot	18	9	0.09890110
<i>Ac. chirurgus</i>	PN	ns	164	3	0.90109890
<i>Ac. chirurgus</i>	LS	hotspot	43	27	0.09033613
<i>Ac. chirurgus</i>	LS	ns	433	14	0.90966387
<i>Ac. coeruleus</i>	MV	hotspot	50	34	0.08333333
<i>Ac. coeruleus</i>	MV	ns	550	33	0.91666667
<i>Ac. coeruleus</i>	PN	hotspot	20	31	0.10989011
<i>Ac. coeruleus</i>	PN	ns	162	6	0.89010989
<i>Ac. coeruleus</i>	LS	hotspot	48	41	0.10084034
<i>Ac. coeruleus</i>	LS	ns	428	9	0.89915966
<i>C. striatus</i>	MV	hotspot	63	33	0.10500000
<i>C. striatus</i>	MV	ns	537	15	0.89500000
<i>C. striatus</i>	PN	hotspot	13	2	0.07142857
<i>C. striatus</i>	PN	ns	169	13	0.92857143
<i>C. striatus</i>	LS	hotspot	30	10	0.06302521
<i>C. striatus</i>	LS	ns	446	15	0.93697479
<i>M. bonaci</i>	MV	hotspot	37	14	0.06166667
<i>M. bonaci</i>	MV	ns	563	18	0.93833333
<i>M. bonaci</i>	PN	hotspot	19	8	0.10439560

<i>M. bonaci</i>	PN	ns	163	7	0.89560440
<i>M. bonaci</i>	LS	hotspot	24	0	0.05042017
<i>M. bonaci</i>	LS	ns	452	3	0.94957983
<i>Sc. trispinosus</i>	MV	hotspot	48	13	0.08000000
<i>Sc. trispinosus</i>	MV	ns	552	13	0.92000000
<i>Sc. trispinosus</i>	PN	hotspot	22	74	0.12087912
<i>Sc. trispinosus</i>	PN	ns	160	14	0.87912088
<i>Sc. trispinosus</i>	LS	hotspot	36	12	0.07563025
<i>Sc. trispinosus</i>	LS	ns	440	19	0.92436975
<i>Sc. zelindae</i>	MV	hotspot	20	3	0.03333333
<i>Sc. zelindae</i>	MV	ns	580	2	0.96666667
<i>Sc. zelindae</i>	PN	hotspot	8	0	0.04395604
<i>Sc. zelindae</i>	PN	ns	174	1	0.95604396
<i>Sc. zelindae</i>	LS	hotspot	8	0	0.01680672
<i>Sc. zelindae</i>	LS	ns	468	1	0.98319328
<i>Sp. axillare</i>	MV	hotspot	24	0	0.04000000
<i>Sp. axillare</i>	MV	ns	576	11	0.96000000
<i>Sp. axillare</i>	PN	hotspot	9	3	0.04945055
<i>Sp. axillare</i>	PN	ns	173	2	0.95054945
<i>Sp. axillare</i>	LS	hotspot	44	2	0.09243697
<i>Sp. axillare</i>	LS	ns	432	5	0.90756303
<i>Sp. frondosum</i>	MV	hotspot	16	0	0.02666667
<i>Sp. frondosum</i>	MV	ns	584	2	0.97333333
<i>Sp. frondosum</i>	LS	hotspot	46	0	0.03361345
<i>Sp. frondosum</i>	LS	ns	460	2	0.96638655

4. Discussão

Os padrões de dormida observados indicam que a ocupação noturna do recife opera em duas escalas complementares. A primeira corresponde à seleção do micro-habitat de dormida, isto é, às combinações de substrato e arquitetura utilizadas pelos indivíduos durante o repouso.

A segunda refere-se à organização espacial das áreas de dormida, expressa pela forma como os indivíduos se distribuem no recife, seja de maneira difusa, seja convergindo para setores específicos, com ou sem formação de agregações. Importante destacar que essas duas escalas não são necessariamente redundantes: algumas espécies podem não apresentar seleção detectável de micro-habitat no nível de substrato ou arquitetura, mas ainda assim concentrar-se espacialmente em porções específicas do recife.

Nesse contexto, os resultados indicam que as diferenças interespecíficas observadas são explicadas predominantemente por estratégias próprias de cada espécie, e não por variações marcantes na disponibilidade estrutural entre os recifes amostrados. A FAMD revelou elevada similaridade entre PN, MV e LS em termos de substrato e arquitetura, sugerindo que as espécies encontram um conjunto comparável de oportunidades estruturais nas diferentes localidades. Assim, quando diferenças consistentes emergem no uso noturno do recife, elas refletem principalmente como cada espécie explora esse mosaico estrutural, e não limitações impostas pela oferta de habitat.

No nível do micro-habitat de dormida, as espécies responderam de forma distinta às combinações de substrato e arquitetura. Cinco delas ajustaram-se ao modelo nulo nos GLMMs (*Sp. axillare*, *Sp. frondosum*, *Sc. zelindae*, *M. bonaci* e *A. chirurgus*), o que sugere maior plasticidade no uso do espaço noturno ou então que a seleção ocorre em um nível mais fino do que o capturado pelas classes utilizadas. Para essas espécies, portanto, a ausência de efeito não indica necessariamente dormida aleatória, mas sim a inexistência de preferência sistemática por essas categorias específicas.

Para as espécies em que a arquitetura foi informativa, emergiram estratégias anti-predatórias contrastantes. *Sc. trispinosus* apresentou associação consistente a estruturas mais protegidas, como tocas e marquises, cuja importância ecológica é amplamente documentada para peixes-papagaio durante o repouso (Roos et al. 2019, Lucena et al. 2024, Nanami 2024).

Em contraste, *C. striatus* apresentou maior uso de estruturas irregulares sem cobertura, evitando estruturas mais confinadas, refletindo estratégias típicas da família Chaetodontidae, que combinam baixa atividade noturna e posicionamento próximo ao substrato, frequentemente em micro-habitats abertos que permitem detecção precoce de ameaças (Helfman 1986).

A seleção por micro-habitats estruturalmente complexos, porém não confinados, sugere uma estratégia voltada à manutenção de rotas de fuga acessíveis, uma vez que espaços excessivamente confinados podem comprometer a manobrabilidade e o escape diante de predadores guiados pelo olfato, como as moreias (Muraenidae). Nesse contexto, o

posicionamento externo pode representar uma estratégia mais segura para a espécie (Böhlke et al. 1989, Kerry & Bellwood 2012).

Para os cirurgiões, os modelos apontaram estratégias distintas. *A. bahianus* exibiu um padrão em que o substrato recifal foi um preditor importante e, ao mesmo tempo, estruturas muito confinadas (como tocas) não foram favorecidas. Uma interpretação possível é que essa espécie utiliza micro-habitats menos confinados dentro do mosaico recifal, o que pode estar relacionado a rotinas de forrageio e uso do espaço associadas à transição entre recife e áreas sedimentares, frequentemente descritas na ecologia trófica do grupo (Randall 1967, Dias et al. 2001, Ferreira et al. 2004). Já *A. coeruleus* apresentou maior ocorrência em manchas de substrato recifal associadas a arquiteturas confinadas, como tocas, sugerindo maior dependência de estruturas que oferecem proteção física durante o período noturno. Em contraste, *A. bahianus* foi registrado com maior frequência em micro-habitats mais abertos. Essa diferença pode estar relacionada não apenas à estrutura do habitat, mas também a características morfológicas e comportamentais das espécies. Por exemplo, a coloração mais críptica de *A. bahianus* pode favorecer maior camuflagem em ambientes menos confinados, enquanto o padrão cromático mais contrastante de *A. coeruleus* pode demandar maior uso de refúgios estruturais.

Quando o tamanho corporal foi considerado através da regressão logística multinomial, padrões ontogenéticos emergiram para quatro espécies. Em ecossistemas recifais, a predação é descrita como um processo fortemente dependente do tamanho, onde indivíduos juvenis enfrentam taxas de mortalidade significativamente maiores que os adultos (Sogard 1997, Grol et al. 2011). Consequentemente, no geral, a melhor estratégia para escolher o local de dormida tende a mudar ao longo da vida: os pequenos priorizam a proteção física em refúgios complexos, enquanto adultos, beneficiados pelo tamanho, podem explorar habitats mais expostos (Dahlgren e Eggleston 2000, Lecchini & Galzin 2005, Mellin et al. 2007, Ortiz & Tissot 2008, Welsh & Bellwood 2012).

Para as espécies de cirurgião (*A. coeruleus*, *A. bahianus*, *A. chirurgus*), a contribuição significativa do tamanho corporal para o ajuste dos modelos corrobora esse padrão de mudança ontogenética. Juvenis destas espécies ocupam territórios de alta complexidade topográfica (Lawson et al. 1999, Bell & Kramer 2000). No entanto, à medida que crescem, a transição para a categoria Irregular sem cobertura reflete o desenvolvimento dos espinhos pedunculares cortantes (o “bisturi” característico da família), somado ao aumento da massa muscular, o que reduz a vulnerabilidade imediata dos adultos. Além disso, restrições alométricas impedem que

indivíduos maiores acessem os mesmos refúgios crípticos da fase juvenil, forçando uma mudança para o uso da matriz recifal mais aberta (Morgan & Kramer 2004)

Um padrão ontogenético similar, porém sustentado por mecanismos distintos, foi observado para *Sp. axillare*. A significância do tamanho corporal indica que, embora os juvenis dependam de refúgios complexos para proteção, os adultos transitam para habitats menos confinados (categoria de referência Irregular sem cobertura). Para esta espécie, assim como a maioria das recifais, a diminuição do confinamento na fase adulta pode ser explicada pela redução da vulnerabilidade à predação associada ao aumento corporal. (van Rooij et al. 1995, Sogard 1997, Dahlgren & Eggleston 2000). Adicionalmente, o padrão de coloração manchado com tons de marrom e cinza da espécie é potencialmente críptico (Moura et al. 2001).

Em contraste, a ausência de efeito significativo do tamanho para *C. striatus*, *M. bonaci* e *Sc. trispinosus* revela outras estratégias ecológicas onde o comportamento de refúgio permanece conservado ao longo da ontogenia, embora por motivos divergentes. No caso de *C. striatus*, a manutenção da estratégia independentemente do tamanho reflete a morfologia e o comportamento da família Chaetodontidae. Sendo peixes de pequeno porte mesmo na fase adulta, ao invés de buscar refúgios profundos ou fugir para áreas abertas, sua estratégia defensiva baseia-se na imobilidade junto ao substrato e na utilização de fendas e depressões que ocultam sua silhueta (Helfman 1986). Para *M. bonaci*, a consistência no uso de áreas abertas do recife durante o período noturno pode refletir seu comportamento como predador associado ao substrato e à estrutura, usando o relevo como fundo para reduzir detecção e/ou como plataforma de emboscada. A atividade alimentar da espécie pode se intensificar em períodos crepusculares e noturnos (Crabtree & Bullock 1998, Gibran 2007, Ponte et al. 2022).

Por outro lado, o padrão observado para *Sc. trispinosus* merece destaque particular sob a ótica da conservação. A ausência de efeito do tamanho, combinada com a dependência de tocas, indica que esta espécie mantém uma dependência vitalícia de refúgios estruturalmente complexos. Diferente dos cirurgiões, que parecem se libertar da necessidade de tocas ao crescerem, o budião-azul continua demandando refúgios físicos robustos na fase adulta. Considerando que *Sc. trispinosus* é uma espécie de grande porte e ameaçada, essa fidelidade às tocas sugere que a disponibilidade de abrigos adequados pode atuar como um gargalo populacional, tornando a espécie vulnerável à degradação da complexidade arquitetônica dos recifes, que reduz a oferta de refúgios essenciais para a persistência da população adulta (Bender et al. 2014, Roos et al. 2019, Roos 2025).

As análises espaciais integradas acrescentaram uma dimensão fundamental à interpretação dos padrões e revelaram um gradiente de estratégias de ocupação do espaço

noturno, variando de agregações intensas à dispersão difusa, mesmo espécies com baixa evidência de seleção por categorias podem convergir para setores do recife, enquanto espécies com forte seleção de micro-habitat podem ou não formar agregações compactas. Essas estratégias não são aleatórias, mas sim reflexos de pressões evolutivas distintas, particularmente o compromisso entre defesa contra predadores e a eficiência do uso do abrigo (Helfman 1986, Lima & Dill 1990, Nanami et al. 2005, Ménard et al. 2012, Khan et al. 2017).

O caso mais pronunciado de aglomeração foi na população de *Sc. trispinosus*. A identificação de que a maior parte da população local amostrada em PN se concentra em uma única zona de hotspot, em conjunto com os altos valores de proximidade individual, confirma que esta espécie utiliza a formação de dormitórios comunais compactos como estratégia primária. Por possuir grande porte e coloração conspícua, a ocultação individual é difícil, logo, a segurança numérica torna-se vantajosa (Moura et al. 2001) e biologicamente, dormir em grupo dilui o risco individual de predação (Hamilton 1971, Pitcher & Parrish 1993). No entanto, este comportamento é uma "faca de dois gumes": ao concentrar seus indivíduos em pontos previsíveis e confinados, o budião-azul torna-se potencialmente mais vulnerável à pesca noturna e à caça submarina, podendo sofrer reduções populacionais expressivas em eventos pontuais (Francini-Filho et al. 2008; Bender et al. 2014; Pereira et al. 2021). Por outro lado, o conhecimento desses locais de dormida também pode subsidiar estratégias direcionadas de manejo e fiscalização, especialmente em unidades de conservação. Assim, a identificação de agregações noturnas constitui simultaneamente um fator de risco e uma oportunidade para ações de conservação, cuja efetividade depende do contexto de governança.

Os cirurgiões apresentaram um padrão de agregação espacial no qual muitos indivíduos utilizam os mesmos locais do recife, sem proximidade física imediata entre si. Essa dissociação entre agregação espacial e contato imediato sugere que a dormida nesses peixes está mais relacionada à seleção compartilhada de habitats favoráveis do que à formação de grupos coesos. Assim, mesmo quando grandes proporções da população utilizam os mesmos setores do recife, os indivíduos mantêm um espaçamento consistente, indicando que a agregação ocorre em nível populacional, e não necessariamente social.

Apesar desse padrão geral comum, os fatores ecológicos associados à escolha dos locais de dormida diferem entre as espécies. Em *A. bahianus*, a recorrência de áreas de agregação em zonas de transição aponta para uma estratégia associada à minimização de deslocamentos entre abrigos recifais e bancos de areia, ambientes necessários para a digestão mecânica do alimento (Randall 1967, Dias et al. 2001, Ferreira et al. 2004).

Em *A. coeruleus*, por outro lado, a concentração em áreas onde substrato e arquitetura atuam de forma conjunta sugere uma dependência mais direta da complexidade estrutural do habitat. A seleção desses locais indica que a arquitetura recifal desempenha papel central na definição de áreas adequadas para a dormida, possivelmente por oferecer abrigo e redução da exposição durante o período noturno, como já documentado para a espécie (Bell & Kramer 2000, Morgan & Kramer 2004).

Já *A. chirurgus* apresentou um padrão distinto, com elevada flexibilidade na seleção do micro-habitat. Embora a espécie também utilize áreas específicas do recife para a dormida, essa agregação não se mostrou fortemente associada a características físicas particulares do habitat. Para essa espécie, a escolha dos locais de repouso pode ser influenciada por fatores adicionais, como fidelidade ao local ou componentes sociais, e não apenas pela disponibilidade estrita de um tipo específico de substrato ou arquitetura (Helfman 1986, Nanami 2024).

Um padrão intermediário foi observado para *C. striatus*. A presença de núcleos de concentração moderada reflete o comportamento social desta espécie, frequentemente observada aos pares ou em pequenos grupos tróficos que mantêm coesão espacial (Roberts & Ormond 1992, Liedke et al. 2015). A estratégia de defesa dos peixes-borboleta combina a imobilidade noturna com a associação a micro-habitats complexos, embora não confinados, reduzindo a necessidade de grandes agregações para diluição de risco. Nesse contexto, a disponibilidade de abrigos estruturais no recife atua como fator determinante para a distribuição da espécie, minimizando a vulnerabilidade à predação (Shulman 1985).

Para *Sc. zelindae* e *Sp. frondosum*, os padrões espaciais precisam ser vistos com atenção, dado o baixo número de observações registradas para ambas as espécies. A baixa detectabilidade e abundância sugerem que estes indivíduos utilizam micro-habitats que dificultam a visualização pelos mergulhadores (e, conseqüentemente, por predadores). Devido à restrição paramétrica da análise de densidade, que exigia um mínimo de 10 vizinhos ($k=10$) para o cálculo de distância, não foi possível estimar as áreas de núcleo (KNN) para estas duas espécies. Por outro lado, a análise de Getis-Ord G_i^* mostrou-se viável por basear-se na frequência em grade espacial, contudo estas espécies não formaram núcleos de agregação, apresentando uma distribuição mais pontual.

Finalmente, para *M. bonaci*, a ausência de indivíduos nos hotspots de LS e a baixa densidade geral condizem com o comportamento de um mesopredador territorial e solitário. A presença de um indivíduo grande geralmente inibe a presença de outros (exclusão competitiva intraespecífica). O espaçamento aqui não é para evitar predadores, mas para garantir recursos de caça e abrigo. O badejo utiliza a arquitetura do recife como plataforma de emboscada, e o

distanciamento é uma condição necessária para o sucesso dessa tática (Gibran 2007, Ponte et al. 2022).

Em síntese, a dormida no ambiente recifal no Parque Nacional Marinho de Abrolhos é um processo espacialmente organizado, ecologicamente relevante e potencialmente sensível a perturbações que reduzem a complexidade do recife. Uma vez que estruturas tridimensionais, como tocas, marquises fendas e irregularidades funcionam como recurso limitante para abrigo noturno (Ménard et al. 2012), espécies altamente dependentes delas, como *Sc. trispinosus*, podem ser particularmente vulneráveis à degradação recifal provocada por branqueamento, erosão biológica e redução da cobertura de corais construtores (Aued et al. 2018).

Nossos resultados revelam que compreender onde os peixes dormem, e por quê, não apenas amplia a visão sobre seu comportamento, mas ilumina aspectos centrais do funcionamento ecológico noturno dos recifes. À noite, a estrutura do habitat passa a mediar diretamente sobrevivência, risco, interação e ocupação espacial, criando um mapa de micro-refúgios que varia entre espécies de acordo com traços corporais, estratégias anti-predatórias e história natural. Em um cenário de mudanças climáticas e simplificação estrutural crescente, esses padrões ganham importância ainda maior: a perda de refúgios pode alterar a distribuição, abundância e até composição funcional das assembleias recifais.

Assim, preservar a complexidade estrutural significa preservar também as condições mínimas necessárias para que espécies com alta dependência de abrigo possam continuar persistindo. Portanto, os padrões de dormida apresentados aqui não são apenas descrições comportamentais: são indicadores da saúde estrutural dos recifes e de sua capacidade de sustentar diferentes estratégias ecológicas. Investigar o recife durante a noite nos permite enxergar facetas mais sutis, porém essenciais da ecologia recifal.

5. Conclusão

As diferenças observadas entre espécies evidenciam que estratégias de dormida são fortemente espécie-específicas e não dependem exclusivamente da disponibilidade estrutural do ambiente. Mesmo em um contexto de elevada similaridade entre os recifes amostrados, as espécies exploraram o mosaico estrutural de maneiras distintas, revelando variações marcantes na dependência de substrato, arquitetura e grau de confinamento dos refúgios. Em alguns casos, a ausência de seleção detectável por categorias estruturais refletiu maior plasticidade comportamental ou a atuação de processos em escalas mais finas, enquanto em outros emergiram padrões claros de associação a refúgios específicos.

A incorporação do tamanho corporal evidenciou que, para várias espécies, a escolha do local de dormida muda ao longo da ontogenia, refletindo a diminuição da vulnerabilidade à predação à medida que os indivíduos crescem. No entanto, a persistência de estratégias conservadas ao longo da vida em determinadas espécies indica que nem todas se beneficiam igualmente do aumento de tamanho corporal, reforçando a importância de fatores como morfologia, comportamento defensivo e história natural na definição do uso do habitat noturno.

As análises espaciais revelaram ainda um gradiente de estratégias de ocupação do espaço noturno, variando desde agregações densas e altamente previsíveis até distribuições mais difusas. Esses padrões refletem compromissos distintos entre segurança contra predadores, eficiência no uso de refúgios e organização social, e demonstram que a dinâmica noturna dos recifes envolve processos ecológicos próprios, que não podem ser inferidos a partir de observações diurnas.

Do ponto de vista da conservação, ficou claro que a complexidade estrutural do recife é um recurso crítico para a persistência de espécies altamente dependentes de abrigo, especialmente aquelas que mantêm essa dependência ao longo de toda a ontogenia. A perda de estruturas tridimensionais, como tocas, marquises e fendas, pode atuar como um gargalo populacional, aumentando a vulnerabilidade à predação e comprometendo a manutenção de populações adultas, inclusive de espécies ameaçadas.

Em conjunto, este trabalho evidencia que investigar o recife durante o período noturno amplia de forma significativa a compreensão da ecologia recifal, ao revelar processos espaciais, comportamentais e funcionais que permanecem ocultos em abordagens exclusivamente diurnas. Os padrões de dormida aqui descritos emergem como indicadores sensíveis da integridade estrutural dos recifes e de sua capacidade de sustentar diferentes estratégias ecológicas. Assim, a preservação da complexidade arquitetônica dos recifes não é apenas essencial para a diversidade observada durante o dia, mas também para a manutenção dos processos ecológicos que garantem a sobrevivência e a organização das assembleias recifais durante a noite.

Referências

- Adey WH (2000) Coral Reef Ecosystems and Human Health: Biodiversity Counts!. *Ecosystem Health*, 6: 227-236. <https://doi.org/10.1046/j.1526-0992.2000.006004227.x>
- Agresti A (2007) Multicategory Logit Models. In *An Introduction to Categorical Data Analysis*, A. Agresti (Ed.). <https://doi.org/10.1002/9780470114759.ch6>
- Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proc Biol Sci* 1 August 2009; 276 (1669): 3019–3025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>
- Annandale SF, Turner JP, Lippi DL, Dance M, Wells RJD, Rooker JR (2024) Habitat use and movements of parrotfishes in a Hawaiian coral reef seascape. *Front. Fish Sci.* 2:1448809. <https://doi.org/10.3389/frish.2024.1448809>
- Aued AW, Smith F, Quimbayo JP, Cândido DV, Longo GO, Ferreira CEL, Witman JD, Floeter SR, Segal B (2018) Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. *PLoS ONE* 13:e0198452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198452>
- Bell T, Kramer DL (2000) Territoriality and Habitat Use by Juvenile Blue Tangs, *Acanthurus coeruleus*. *Environmental Biology of Fishes* 58, 401–409. <https://doi.org/10.1023/A:1007653318174>
- Bellwood DR, Choat JH (1990) A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *Environ Biol Fish* 28, 189–214. <https://doi.org/10.1007/BF00751035>
- Bellwood DR, Goatley CHR, Bellwood O (2017) The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence. *Biol Rev*, 92: 878-901. <https://doi.org/10.1111/brev.12259>
- Bellwood DR, Hoey AS, Choat JH (2003) Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 6: 281-285. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00432.x>
- Bernardi G, Robertson DR, Clifton KE, Azzurro E (2000) Molecular systematics, zoogeography, and evolutionary ecology of the atlantic parrotfish genus *Sparisoma*. *Mol Phylogenet Evol.* 15(2):292-300. doi: 10.1006/mpev.1999.0745. PMID: 10837158.
- Bender MG, Machado GR, Silva PJdA, Floeter SR, Monteiro-Netto C, Luiz OJ, Ferreira CEL. (2014) Local Ecological Knowledge and Scientific Data Reveal Overexploitation by Multigear Artisanal Fisheries in the Southwestern Atlantic. *PLOS ONE* 9(10): e110332. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110332>

Beygelzimer A, Kakadet S, Langford J, Arya S, Mount D, Li S (2024). FNN: Fast Nearest Neighbor Search Algorithms and Applications. R package version 1.1.4.1. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.FNN>

Bivand R, Wong D (2018) Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *TEST*, 27(3), 716–748. <https://doi.org/doi:10.1007/s11749-018-0599-x>.

Böhlke EB, Böhlke JE, Leiby MM, McCosker JE, Bertelsen E, Robins CH, Robins CR, Smith DG, Tighe KA, Nielsen JG, Hulet WH, Fuges MH (1989) Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes: Part 9, Volume 1 (E. B. BÖHLKE, Ed.). Yale University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvbcd0dm>

Bozdogan H (1987) Model selection and Akaike's Information Criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika* 52, 345–370. <https://doi.org/10.1007/BF02294361>

Burnham KP, Anderson DR (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York, NY: Springer New York. <https://doi.org/10.1007/b97636>

Crabtree RE, Bullock LH (1998) Age, growth, and reproduction of black grouper, *Mycteroperca bonaci*, in Florida waters. *Fishery Bulletin*, v. 96, n. 4, p. 735–753.

Dahlgren CP, Eggleston DB (2000) Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology*, 81: 2227–2240. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2227:EPUOHS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2227:EPUOHS]2.0.CO;2)

Dias TL, Rosa I L, Feitoza BM, Pessoa J (2001) Food Resource and Habitat Sharing by the Three Western South Atlantic Surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae: Acanthurus) off Paraíba Coast, North-eastern Brazil.

Edmund S (1972) Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fishery Bulletin*, v. 70, n. 3-4, p. 715.

Ellison G, Wolfenden A, Kahana L, Kisingo A, Jamieson J, Jones M, Bettridge CM (2019) Sleeping Site Selection in the Nocturnal Northern Lesser Galago (*Galago senegalensis*) Supports Antipredator and Thermoregulatory Hypotheses. *Int J Primatol* 40, 276–296. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00085-y>

Engel A, Reuben Y, Kolesnikov I, Churilov D, Nathan R, Genin A (2024) Space partitioning within groups of social coral reef fish. *Coral Reefs* 43, 497–508 (2024). <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02460-x>

Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Ferreira BP, Joyeux JC (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, 31: 1093-1106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01044.x>

Francini-Filho RB, de Moura RL (2008) Dynamics of fish assemblages on coral reefs subjected to different management regimes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 18: 1166-1179. <https://doi.org/10.1002/aqc.966>

Francini-Filho RB, Ferreira CM, Coni EOC, De Moura RL, Kaufman L (2010) Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90:3, 481-492. <https://doi.org/10.1017/S0025315409991147>

Francini-Filho RB, Coni EOC, Meirelles PM, Amado-Filho GM, Thompson FL, Pereira-Filho GH, Bastos AC, Abrantes DP, Ferreira CM, Gibran FZ, Guth AZ, Sumida PYG, Oliveira NL, Kaufman L, Minte-Vera CV, Moura RL (2013) Dynamics of Coral Reef Benthic Assemblages of the Abrolhos Bank, Eastern Brazil: Inferences on Natural and Anthropogenic Drivers. *PLOS ONE* 8(1): e54260. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054260>

García-Charton JA, Pérez-Ruzafa A, Sánchez-Jerez P et al. (2004) Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. *Marine Biology* 144, 161–182. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1170-0>

Gaston KJ (2019) Nighttime Ecology: The "Nocturnal Problem" Revisited. *The American naturalist*, 193(4), 481–502. <https://doi.org/10.1086/702250>

Getis A, Ord JK. (1992), The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. *Geographical Analysis*, 24: 189-206. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.1992.tb00261.x>

Gibb JA (1962) L. Tinbergen's hypothesis of the role of specific search images. *Ibis*, 104: 106-111. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1962.tb08633.x>

Gibran FZ (2007) Activity, feeding and social behavior of the serranid fish *Epinephelus marginatus* in the microbiological preserve of the Arvoredo Biological Marine Reserve, Santa Catarina, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 5, n. 4, p. 511–518. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252007000300018>

Hackradt CW, Félix-Hackradt FC, García-Charton JA (2011) Influence of habitat structure on fish assemblage of an artificial reef in southern Brazil, *Marine Environmental Research*, 72:5, 235-247. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2011.09.006>

Hartig F (2025) DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.7, <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.DHARMA>

Helfman GS, Meyer JL, McFarland WN (1982) The ontogeny of twilight migration patterns in grunts (Pisces: Haemulidae). *Animal Behaviour*, 30:317-326. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80042-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80042-0)

Helfman GS (1986) Fish Behaviour by Day, Night and Twilight. In: Pitcher TJ (eds) *The Behaviour of Teleost Fishes*. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_14

Hernández-Andreu R, Félix-Hackradt FC, Kennedy SB, Teixeira JLS, Bezerra IM, Moura RL, Schiavetti A, Hackradt CW (2025) Environmental filtering and management effects on functional and taxonomic reef fish diversity in the Abrolhos Reefs, Brazil. *Marine Environmental Research*, 212:107483. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2025.107483>

Hixon MA, Beets JP (1993) Predation, Prey Refuges, and the Structure of Coral-Reef Fish Assemblages. *Ecological Monographs*, 63: 77-101. <https://doi.org/10.2307/2937124>

Hosmer DW Jr, Lemeshow S, Sturdivant, RX (2013) Logistic Regression Models for Multinomial and Ordinal Outcomes. In *Applied Logistic Regression* (eds D.W. Hosmer, S. Lemeshow and R.X. Sturdivant). <https://doi.org/10.1002/9781118548387.ch8>

Hosmer DW Jr, Lemeshow S, Sturdivant, RX (2013) The Multiple Logistic Regression Model. In *Applied Logistic Regression* (eds D.W. Hosmer, S. Lemeshow and R.X. Sturdivant). <https://doi.org/10.1002/9781118548387.ch2>

Irigoyen AJ, Rojo I, Calò A, Trobbiani G, Sánchez-Carnero N, García-Charton JA (2018) The "Tracked Roaming Transect" and distance sampling methods increase the efficiency of underwater visual censuses. *PLOS ONE*, 2018, 13(1): e0190990. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190990>

Jennings S, Boullé DP, Polunin NVC (1996) Habitat correlates of the distribution and biomass of Seychelles' reef fishes. *Environ Biol Fish* 46, 15–25. <https://doi.org/10.1007/BF00001693>

Jones TR, Edgar GJ, Trebilco R, Mellin C, Stuart-Smith RD, Denis-Roy L, Johnson OJ, Rose M, Ling SD (2025) Fish and Invertebrate Communities Show Greater Day–Night Partitioning on Tropical than Temperate Reefs. *Ecology* 106(1): e4477. <https://doi.org/10.1002/ecy.4477>

Khan JA, Goatley CHR, Brandl SJ, Tebbett SB, Bellwood DR (2017) Shelter use by large reef fishes: long-term occupancy and the impacts of disturbance. *Coral Reefs* 36, 1123–1132. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1604-7>

Kerry JT, Bellwood DR (2012) The effect of coral morphology on shelter selection by coral reef fishes. *Coral Reefs* 31, 415–424. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0859-7>

Krause J, Hensor E, Ruxton G, Hart P, Reynolds J (2022) Fish as a prey. *Fish biology. Handbook of fish biology and fisheries*. Malden: Blackwell Science Ltd., Vol. 1. pp 285–297.

Lawson GL, Kramer DL, Hunte W (1999) Size-related habitat use and schooling behavior in two species of surgeonfish (*Acanthurus bahianus* and *A. coeruleus*) on a fringing reef in Barbados, West Indies. *Environmental Biology of Fishes* 54, 19–33. <https://doi.org/10.1023/A:1007477527663>

Lê S, Josse J, Husson F (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>

Lecchini D, Galzin R (2005) Spatial repartition and ontogenetic shifts in habitat use by coral reef fishes (Moorea, French Polynesia). *Marine Biology* 147, 47–58. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1543-z>

Lenth R, Piaskowski J (2025) emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 2.0.0, <https://rvlenth.github.io/emmeans/>.

Liedke AMR, Barneche DR, Ferreira CEL, Segal B, Nunes LT, Burigo AP, Carvalho JA, Buck S, Bonaldo RM, Floeter SR (2016) Abundance, diet, foraging and nutritional condition of the banded butterflyfish (*Chaetodon striatus*) along the western Atlantic. *Mar Biol* 163, 6. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2788-4>

Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. 68(4): 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>

Lima SL, Rattenborg NC, Lesku JA, Amlaner CJ (2005) Sleeping under the risk of predation. *Animal Behaviour*, 70(4), 723-736. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.008>

Lucena M, Mendes TC, Cordeiro CAMM, Barbosa MC, Batista J, Eggertsen L, Hackradt CW, Ferreira CEL. When the Light Goes Out: Distribution and Sleeping Habitat Use of Parrotfishes at Night. *Fishes*. 2024; 9(10):370. <https://doi.org/10.3390/fishes9100370>

Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol* (4):317-323. DOI: 10.1007/BF00455026

Marnane MJ (2000), Site fidelity and homing behaviour in coral reef cardinalfishes. *Journal of Fish Biology*, 57: 1590-1600. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02234.x>

Mazeroll AI, Montgomery WL (1995) Structure and Organization of Local Migrations in Brown Surgeonfish (*Acanthurus nigrofusus*). *Ethology*, 99: 89-106. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1995.tb01091.x>

Mellin C, Kulbicki M, Ponton D (2007) Seasonal and ontogenetic patterns of habitat use in coral reef fish juveniles, Estuarine, Coastal and Shelf Science, 75:4, 481-491. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.05.026>

Ménard A, Turgeon K, Roche DG, Binning SA, Kramer DL (2012) Shelters and Their Use by Fishes on Fringing Coral Reefs. PLOS ONE 7(6): e38450. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038450>

Motta PJ (1988) Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes, Chaetodontidae): an ecomorphological approach. Environ Biol Fish 22, 39–67. <https://doi.org/10.1007/BF00000543>

Moura RL, de Figueiredo JL, Sazima, I (2001) A new parrotfish (Scaridae) from Brazil, and revalidation of *Sparisoma amplum* (Hanzani, 1842), *Sparisoma frondosum* (Agassiz, 1831) *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878) and *Scarus trispinosus* (Valenciennes, 1840). Bulletin of Marine Science, 68(3), 505-524.

Moura RL, Secchin NA, Amado-Filho GM, Francini-Filho RB, Freitas MO, Minte-Vera CV, Teixeira JB, Thompson FL, Dutra GF, Sumida PYG, Guth AZ, Lopes RM, Bastos AC (2013) Spatial patterns of benthic megahabitats and conservation planning in the Abrolhos Bank. Cont Shelf Res 70:109–117. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2013.04.036>

Morgan I, Kramer D (2004) The social organization of adult blue tangs, *Acanthurus coeruleus*, on a fringing reef, Barbados, West Indies. Environmental Biology of Fishes 71, 261–273. <https://doi.org/10.1007/s10641-004-0299-0>

Nanami A, Nishihira M, Suzuki T, Yokochi H (2005) Species-specific habitat distribution of coral reef fish assemblages in relation to habitat characteristics in an Okinawan coral reef. Environ Biol Fish 72, 55–65 (2005). <https://doi.org/10.1007/s10641-004-4188-3>

Nanami A (2024) Nocturnal substrate association of four coral reef fish groups (parrotfishes, surgeonfishes, groupers and butterflyfishes) in relation to substrate architectural characteristics. PeerJ 12:e17772 <https://doi.org/10.7717/peerj.17772>

Ord JK, Getis A (1995) Local Spatial Autocorrelation Statistics: Distributional Issues and an Application. Geographical Analysis, 27: 286-306. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.1995.tb00912.x>

Ortiz DM, Tissot BN (2008) Ontogenetic patterns of habitat use by reef-fish in a Marine Protected Area network: a multi-scaled remote sensing and in situ approach. Mar Ecol Prog Ser 365:217-232 <https://doi.org/10.3354/meps07492>

Pagès J (2014) Multiple Factor Analysis by Example Using R (1st ed.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/b17700>

- Pereira PHC, Ternes MLF, Nunes JACC, Giglio VJ (2021) Overexploitation and behavioral changes of the largest South Atlantic parrotfish (*Scarus trispinosus*): Evidence from fishers' knowledge. *Biological Conservation* 254:108940. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108940>
- Pickholtz R, Kiflawi M, Crossin GT, Pickholtz EY, Zamsky R, Kahan I, Gavriel T, Belmaker J (2022) Highly repetitive space-use dynamics in parrotfishes. *Coral Reefs* 41, 1059–1073. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02258-3>
- Pickholtz R, Kiflawi M, Buba Y, Chaikin S, Gavriel T, Lapid G, Lazarus M, Malamud S, Marom N, Marom S, Nieger-Rachmilevitz M, Olsson K, Perevolotsky T, Rothman SB, Salingrè S, Shapira N, Sternbach B, Wandel H, Belmaker J (2023) Confronting the ‘nocturnal problem’ in coral reefs: sleeping site selection and cocoon formation in parrotfishes. *Coral Reefs* 42, 811–825 (2023). <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02389-1>
- Pitcher TJ, Parrish JK (1993) Functions of shoaling behaviour in teleosts. In *Behaviour of Teleost Fishes*. Springer Netherlands https://doi.org/10.1007/978-94-011-1578-0_12
- Ponte IdAR, Vasconcelos Filho JE, Feitosa CV, Ferreira BP (2022) Demography of the black grouper, *Mycteroperca bonaci* (Poey, 1860) (Teleostei: Epinephelidae) from the North Brazil Shelf. *Journal of fish biology*, 101(1), 190–203. <https://doi.org/10.1111/jfb.15085>
- Posit team (2025) RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. <http://www.posit.co/>.
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Randall JE (1967) Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5, 665–847.
- Reebs S (1992) Sleep, Inactivity and Circadian Rhythms in Fish. In: Ali, M.A. (eds) *Rhythms in Fishes*. NATO ASI Series, vol 236. Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-3042-8_10
- Rickel S, Genin A (2005) Twilight transitions in coral reef fish: the input of light-induced changes in foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 70, 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.014>
- Roberts CM, Ormond RFG (1992) Butterflyfish social behaviour, with special reference to the incidence of territoriality: a review. *Environ Biol Fish* 34, 79–93. <https://doi.org/10.1007/BF00004786>
- Rojo I, Irigoyen AJ, Cuados A, Calò A, Pereñíguez JM, Hernández-Andreu R, Felix-Hackradt F, Carreño F, Hackradt CW, García-Charton JA (2021) Detection of protection benefits for

predatory fishes depends on census methodology. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst*. 2021; 31: 1670–1685. <https://doi.org/10.1002/aqc.3539>

Roos NC, Pennino MG, Carvalho AR, Longo GO (2019) Drivers of abundance and biomass of Brazilian parrotfishes. *Mar Ecol Prog Ser* 623:117-130 <https://doi.org/10.3354/meps13005>

Roos NC (2025) Challenges and pathways for parrotfish conservation in developing countries: Lessons from the endemic and endangered greenbeak parrotfish *Scarus trispinosus*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2025.1557132>

Schielzeth H (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 103-113. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>

Searle SR, Speed FM, Milliken GA (1980) Population Marginal Means in the Linear Model: An Alternative to Least Squares Means. *The American Statistician*, 34(4), 216–221. <https://doi.org/10.1080/00031305.1980.10483031>

Shulman MJ (1985) Coral reef fish assemblages: intra- and interspecific competition for shelter sites. *Environ Biol Fish* 13, 81–92. <https://doi.org/10.1007/BF00002576>

Silverman BW. (1998) *Density Estimation for Statistics and Data Analysis* (1st ed.). Routledge. <https://doi.org/10.1201/9781315140919>

Sogard SM (1997) Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes : A review. *Bulletin of Marine Science*, 60, 1129-1157.

Spanó S (2017) Diagnóstico do estado de conservação dos recifes em franja do Parque Nacional Marinho dos Abrolhos. Dissertação do PGGEOLOGIA. Universidade Federal da Bahia. <http://repositorio.ufba.br/ri/handle/ri/23454>

Topping DT, Lowe CG, Caselle JE (2006) Site fidelity and seasonal movement patterns of adult California sheephead *Semicossyphus pulcher* (Labridae): an acoustic monitoring study. *Mar Ecol Prog Ser* 326:257-267 <https://doi.org/10.3354/meps326257>

van Rooij JM, Bruggemann JH, Videler JJ, Breeman AM (1995) Ontogenetic, social, spatial and seasonal variations in condition of the reef herbivore *Sparisoma viride*. *Marine Biology*, 123(2), 269-275. <https://doi.org/10.1007/BF00353618>

Venables WN, Ripley BD (2002). *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0, <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>.

Welsh JQ, Bellwood DR (2012) Spatial ecology of the steephead parrotfish (*Chlorurus microrhinos*): an evaluation using acoustic telemetry. *Coral Reefs* 31, 55–65. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0813-8>

Wilson SK , Fisher R , Pratchett MS, Graham NAJ, Dulvy NK, Turner RA, Cakacaka A, Polunin NVC, Rushton SP (2008) Exploitation and habitat degradation as agents of change within coral reef fish communities'. *Global Change Biology* 14(12):2796-2809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01696.x>

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. Springer New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>