

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE**

**NICHO ALIMENTAR DE BUDIÕES EM RECIFES DA COSTA
BRASILEIRA**

Leila Osvaldina Nascimento de Santana

**Ilhéus, BA
2026**

LEILA OSVALDINA NASCIMENTO DE SANTANA

NICHO ALIMENTAR DE BUDIÕES EM RECIFES DA COSTA BRASILEIRA

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.

Orientadora: Dra. Fabiana Cézar Félix Hackradt

Ilhéus, BA
2026

F232

Santana, Leila Osvaldina Nascimento de.

Nicho alimentar de budiões em recifes da costa brasileira

/

Leila Osvaldina Nascimento de Santana. – Ilhéus, BA: UESC, 2026.

51f.: il., anexos

Orientadora: Fabiana Cézar Felix Hackradt.

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

Inclui referências.

1. Ecologia marinha. 2. Ecologia dos recifes de coral. 3. Peixes marinhos. 4. Cadeias alimentares (Ecologia). I. Título.

CDD 577.7

LEILA OSVALDINA NASCIMENTO DE SANTANA

NICHO ALIMENTAR DE BUDIÕES EM RECIFES DA COSTA BRASILEIRA

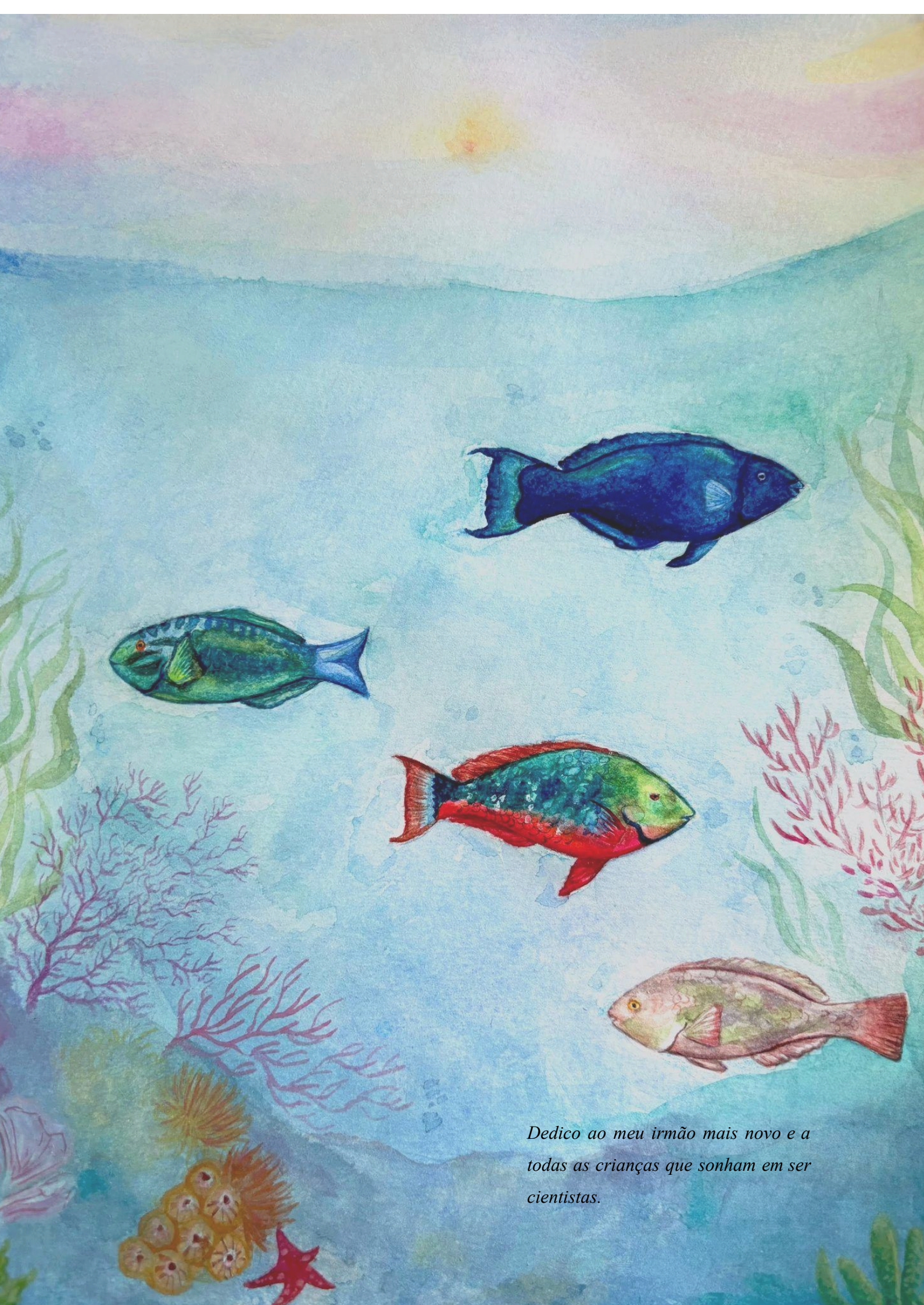
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Comissão avaliadora:

Dra. Fabiana Cézar Félix Hackradt (UFSB - Orientadora)

Dra. Adriana Lopes dos Santos (University of Oslo)

Dr. Carlos Eduardo Leite Ferreira (UFF)



*Dedico ao meu irmão mais novo e a
todas as crianças que sonham em ser
cientistas.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço:

Agradeço à minha orientadora, Prof.^a Dr.^a Fabiana Cézar Félix Hackradt, por toda a paciência, dedicação, disponibilidade e pelos valiosos ensinamentos ao longo de todo o processo de orientação. Mas, acima de tudo, por ser uma enorme inspiração como mulher pesquisadora.

Ao Prof. Dr. Carlos Werner Hackradt, pela constante disponibilidade em me ajudar com uma imensidão de dúvidas durante todo esse processo (em especial nos dias dos desenhos em papel).

A toda a equipe envolvida na coleta dos peixes, que tornou possível a obtenção das amostras.

Em especial, agradeço à querida Juliana Beltramim De Biase, que me recebeu, me acolheu e me ensinou muito durante meu primeiro ano de mestrado, conduzindo com paciência o aprendizado de protocolos seguros e cuidadosos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade (PPGECB) e, em especial, às secretárias Amáville e Mayra, por serem simplesmente as melhores do mundo, sempre tão queridas, atenciosas e exemplares no exercício de suas funções.

Aos professores do PPGECB, pelo conhecimento compartilhado ao longo das disciplinas, muitas das quais tenho certeza de que jamais esquecerei.

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.

Ao Projeto Budiões, patrocinado pela Petrobras por meio do Programa Petrobras Socioambiental, pelo suporte logístico e por viabilizar tecnicamente a realização desta pesquisa.

À banca examinadora, que tanto admiro, por aceitar participar deste processo e contribuir com este trabalho.

Ao André Lima, pela grande ajuda com o mapa e por compartilhar tantos aprendizados, não apenas ao esclarecer minhas dúvidas, mas também por sua postura exemplar como profissional no laboratório.

A todos os colegas do LECOMAR, pelos cafézinhos, conversas, trocas e ajudas ao longo desses dois anos.

À Sophia e à Virgínia, por serem amigas tão especiais e companheiras, tornando meus dias muito mais leves, alegres e cheios de afeto!!!

À Tainá, minha amiga querida, que esteve comigo mesmo à distância e compartilhou momentos lindos ao longo dessa jornada acadêmica.

À minha família, por todo o suporte, em especial ao meu irmão Arthur, que, em dias muito difíceis, me ajudou a enxergar como é bonito estar vivo para realizar sonhos, especialmente aqueles que cultivamos desde a infância. Obrigada por ser a pessoa mais legal da minha vida e por me ensinar tanto com os seus joguinhos subaquáticos favoritos.

À Arilda, por ter sido a amiga mais incrível nesses anos, um grande presente que o universo me deu. Eu te admiro muito, muito, muito, e te agradeço por TANTO que nem consigo descrever.

E, por fim, a quem me acompanha desde a graduação, em cada trabalho, semana de provas e evento acadêmico, e que continua ao meu lado nessa jornada, todos os dias, faça chuva ou faça sol. O importante é você estar comigo. Obrigada, Luca, por ser o meu amor, pela lindeza que é sonhar junto com você e por me ensinar a amar os corais simplesmente porque você amou primeiro.

EPÍGRAFE

“Eu vou entrar para o Greenpeace e ajudar a salvar as baleias.”
Meu pai pareceu ainda mais irritado ao ouvir isso.

“Você não vai entrar no Greenpeace”, disse.

“**Vou, sim**”, respondi.

— Mia, *O Diário da Princesa*, p. 35.

RESUMO

Os recifes de coral brasileiros vêm sofrendo intensas pressões antrópicas e ambientais, com impactos diretos sobre a estrutura bentônica e o funcionamento ecológico desses ecossistemas. Nesse contexto, os budiões (Labridae: Scaridae) desempenham papel funcional central como herbívoros e detritívoros, atuando na remoção de algas e na mediação de processos associados à ciclagem de nutrientes e à resiliência recifal. Entretanto, a caracterização detalhada de sua dieta permanece limitada por abordagens tradicionais, especialmente no que se refere aos componentes microscópicos associados à matriz epilítica algal. Neste estudo, utilizou-se metabarcoding de DNA do conteúdo estomacal para caracterizar a dieta de quatro espécies de budiões ameaçadas de extinção (*Scarus trispinosus*, *Sparisoma amplum*, *S. axillare* e *S. frondosum*) em três sistemas recifais brasileiros: Parcel de Manuel Luís, Fernando de Noronha e Ilha de Trindade. Foram analisadas 43 amostras utilizando três marcadores moleculares (18S-V7, COI e rbcL), permitindo alta resolução taxonômica dos itens alimentares. A composição da dieta foi avaliada por meio de análises multivariadas (nMDS, PERMANOVA e PERMDISP), estimativas de amplitude de nicho (índice de Levins) e sobreposição trófica (índice de Pianka). Os resultados revelaram forte predominância de microalgas verdes (Chlorophyta), especialmente do gênero *Chloropicon*, na dieta de todas as espécies, indicando uma base alimentar majoritariamente microscópica associada ao biofilme e ao detrito bentônico. Apesar do elevado compartilhamento de recursos entre as espécies, observaram-se diferenças na estrutura interna da dieta, na amplitude de nicho e na resposta espacial, com *Sp. amplum* apresentando maior plasticidade trófica e *Sc. trispinosus* exibindo dieta mais concentrada. A variação espacial na composição alimentar foi particularmente evidente em ilhas oceânicas, refletindo diferenças locais na oferta bentônica e na interação funcional com o substrato. Em conjunto, os resultados reforçam a interpretação funcional dos budiões como micrófagos e demonstram que alta sobreposição trófica pode coexistir com estratégias distintas de exploração do substrato. O uso de metabarcoding mostrou-se uma ferramenta complementar e poderosa para revelar componentes ocultos da dieta, contribuindo para uma compreensão mais refinada da ecologia trófica e do papel funcional dessas espécies ameaçadas nos recifes do Atlântico Sul.

PALAVRAS-CHAVE: Metabarcoding; ecologia trófica; peixe-papagaio; atlântico sul; peixes recifais.

ABSTRACT

Brazilian coral reefs face intense human and environmental pressures, affecting their benthic structure and ecological functions. In this context, parrotfishes (Labridae: Scaridae) play a crucial role as herbivores and detritivores, helping to remove algae and facilitating nutrient cycling and reef resilience. However, traditional methods provide limited detail on their diet, especially regarding microscopic components of the epilithic algal matrix. This study uses DNA metabarcoding of stomach contents to examine the diet of four threatened parrotfish species (*Scarus trispinosus*, *Sparisoma amplum*, *S. axillare*, and *S. frondosum*) across three Brazilian reef areas: Parcel de Manuel Luís, Fernando de Noronha, and Trindade Island. A total of 43 samples were analyzed with three molecular markers (18S-V7, COI, and rbcL), enabling detailed identification of dietary items. Diet composition was analyzed through multivariate methods (nMDS, PERMANOVA, and PERMDISP), niche breadth estimates (Levins' index), and trophic overlap (Pianka's index). Results show a dominant presence of green microalgae (Chlorophyta), especially *Chloropicon* species, across all parrotfish species, indicating a mainly microscopic diet based on benthic biofilm and detritus. Despite high levels of resource sharing, differences appeared in diet structure, niche breadth, and spatial responses, with *Sp. amplum* showing greater trophic flexibility and *Sc. trispinosus* having a more specialized diet. Spatial differences in diet were especially noticeable on oceanic islands, reflecting local variations in benthic resources and substrate interactions. Overall, these findings support the view of parrotfishes as microphagous consumers and reveal that high trophic overlap can coexist with varied substrate exploitation strategies. DNA metabarcoding proved to be an effective supplementary tool for uncovering hidden dietary components, leading to a better understanding of trophic ecology and the ecological role of threatened species on South Atlantic coral reefs.

KEYWORDS: DNA metabarcoding; trophic ecology; parrotfish; South Atlantic; reef fishes.

SUMÁRIO

1 Introdução	11
2 Objetivos.....	14
2.1 Objetivo geral	14
2.2 Objetivos específicos	14
3 Metodologia.....	15
3.1 Área de estudo.....	15
3.2 Coleta de amostras.....	16
3.3 Processamento e análises genéticas.....	16
3.4 Análise de dados e visualização.....	18
4 Resultados.....	20
5 Discussão.....	36
6 Conclusão.....	42
7 Referências.....	43
ANEXO I.....	51

1 INTRODUÇÃO

Recifes coralíneos vêm sofrendo crescente pressão antrópica, especialmente em áreas próximas a centros urbanos, onde impactos locais, como pesca, poluição e a degradação ambiental, tendem a ser mais intensos do que em recifes oceânicos isolados, refletindo diferenças marcantes na estrutura das comunidades bentônicas e de peixes (GORGULLA & CONNELL, 2004; GOLDBERG & WILKINSON, 2004; SANDIN et al., 2008). Alterações na composição bentônica, incluindo mudanças na abundância relativa de algas, turfs e outros organismos sésseis, podem influenciar a disponibilidade e a heterogeneidade dos recursos explorados por herbívoros recifais (SANDIN et al., 2008; CHOAT et al., 2002). Assim, a manutenção de processos que sustentam a resiliência recifal depende, em parte, do desempenho funcional de peixes herbívoros e detritívoros, entre os quais os budiões se destacam pela remoção de algas e pela contribuição à persistência dos corais construtores (CHOAT et al., 2002; CLEMENTS et al., 2016).

Os budiões (Família Labridae), por sua vez, constituem um grupo diverso de peixes amplamente distribuídos em ambientes tropicais e fortemente associados a recifes de coral (BELLWOOD & CHOAT, 1990; FRANCINI-FILHO et al., 2008). Esses peixes, também conhecidos como peixes-papagaio, são denominados assim em razão de suas mandíbulas em formato de bico formado pela fusão de seus dentes, que desempenham um papel funcional na dinâmica recifal, principalmente por sua atuação na remoção de algas e material particulado associado ao substrato (BELLWOOD & CHOAT, 1990; CHOAT et al., 2002; KULBICH et al., 2018). Por meio da raspagem e escavação do substrato dos recifes, os budiões influenciam processos-chave como a bioerosão, o controle do crescimento algal e processos associados à ciclagem de nutrientes, contribuindo para a manutenção da estrutura e do funcionamento dos recifes (BELLWOOD et al., 2004; HOEY & BELLWOOD, 2008; BONALDO et al., 2014). Assim, a relação entre budiões e resiliência recifal está diretamente ligada à sua função ecológica e, conseqüentemente, à forma como se alimentam e interagem com o substrato.

Do ponto de vista funcional, os peixes-papagaio apresentam diferentes modos de interação com o substrato durante o forrageamento, tradicionalmente classificados como raspadores e escavadores (BELLWOOD & CHOAT, 1990; STREELMAN et al., 2002; BELLWOOD et al., 2004). Essa classificação não é fixa ao nível de espécie, sendo influenciada pelo tamanho corporal e pelo estágio de desenvolvimento dos indivíduos, uma vez que o tamanho mandibular determina a profundidade e a intensidade da remoção do substrato (BELLWOOD & CHOAT, 1990; LELLYS et al., 2019). Além disso, a alimentação dos budiões não se restringe ao consumo direto de macroalgas, mas está fortemente associada à exploração da matriz de algas epilíticas (EAM), que reúne

microalgas, detritos orgânicos e microrganismos associados ao substrato recifal (CLEMENTS et al., 2016). Em diferentes regiões do mundo, as categorias funcionais raspadores e escavadores têm sido amplamente utilizadas para descrever o papel ecológico do grupo e suas implicações para a dinâmica bentônica e para o balanço entre algas e corais (BELLWOOD & CHOAT, 1990; BELLWOOD et al., 2004).

Apesar de sua importância ecológica, os budiões são vulneráveis à exploração pesqueira e à degradação ambiental em escala global (TAYLOR et al., 2014). No Brasil, essa vulnerabilidade se reflete em cinco espécies que aparecem na Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção, classificadas nas categorias “em perigo”, “vulnerável” e “quase ameaçada”: *Scarus trispinosus*, *Scarus zelindae*, *Sparisoma axillare*, *Sparisoma frondosum* e *Sparisoma amplum* (BRASIL, 2022). A redução populacional dessas espécies tem sido associada principalmente à pesca excessiva, mas também a impactos decorrentes de alterações climáticas e da crescente pressão antrópica sobre os recifes (HUGHES et al., 2017; QUEIROZ-VÉRAS et al., 2023; ROSS et al., 2025). Considerando que mudanças ambientais podem alterar a composição bentônica e, portanto, a oferta e a qualidade dos recursos alimentares, compreender a ecologia trófica dos budiões torna-se essencial para interpretar sua contribuição funcional e sua persistência em diferentes contextos recifais.

No Brasil, apesar dos avanços recentes na compreensão da ecologia trófica de peixes herbívoros recifais, ainda existem lacunas importantes na avaliação da variação espacial do uso de recursos e da organização do nicho. Estudos no Atlântico Sudoeste mostram que esses peixes exploram uma ampla diversidade de itens alimentares, incluindo detrito, macroalgas e componentes microscópicos da matriz de algas epilíticas, evidenciando a complexidade de sua ecologia nutricional (CARDOZO-FERREIRA et al., 2023; CARDOZO-FERREIRA et al., 2026). Além disso, a variação no uso de recursos pode ocorrer entre espécies e localidades, refletindo diferenças ambientais ao longo da costa brasileira, embora padrões relativamente estáveis possam ser mantidos mesmo em ambientes com forte variação temporal (CARDOZO-FERREIRA et al., 2023; 2026). Ademais, o metabarcoding de DNA tem ampliado a detecção de componentes da dieta, revelando recursos subestimados por métodos tradicionais (TUÑÓN-VALDÉS, 2023). No entanto, essa abordagem ainda permanece restrita a poucos sistemas recifais, limitando a compreensão sobre a variabilidade espacial da dieta. Assim, embora estudos indiquem que fatores ambientais e antrópicos podem influenciar a amplitude de nicho e a função ecológica de herbívoros recifais (LEITÃO et al., 2023), ainda é pouco compreendido como a composição da dieta e a sobreposição de nicho variam simultaneamente entre espécies e ao longo de diferentes regiões.

Dessa forma, a identificação taxonômica ao nível específico desses componentes alimentares microscópicos ainda representa um desafio significativo para abordagens

tradicionais baseadas em análises visuais do conteúdo estomacal, que tendem a subestimar esses itens (LONGENECKER, 2007; CLEMENTS et al., 2016). Nesse sentido, o uso de ferramentas moleculares, como o metabarcoding de DNA aplicado ao conteúdo estomacal, tem se mostrado uma abordagem eficiente para revelar a composição detalhada da dieta, permitindo a identificação de itens alimentares em alta resolução taxonômica e ampliando a compreensão sobre a ecologia trófica desses peixes (SYMONDSON, 2002; CHAPMAN et al., 2013; NALLEY, DONAHUE & TOONEN, 2022; BELLWOOD et al., 2019).

Assim, o presente estudo utiliza metabarcoding de DNA do conteúdo estomacal de quatro espécies de budiões (*Scarus trispinosus*, *Sparisoma amplum*, *Sp. axillare* e *Sp. frondosum*) para caracterizar suas dietas em três sistemas recifais brasileiros. Especificamente, buscamos avaliar se a composição da dieta varia entre espécies, se há influência espacial na dieta dentro de cada espécie e qual o grau de sobreposição de nicho entre elas. Ao integrar a identificação taxonômica em alta resolução com uma abordagem comparativa entre localidades, este estudo avança na compreensão da ecologia trófica de espécies ameaçadas e de seu papel funcional nos recifes do Atlântico Sul. Dessa forma, contribuímos para elucidar como esses herbívoros exploram a matriz bentônica e respondem à variação ambiental, fornecendo subsídios para interpretar padrões de redundância funcional, especialização e plasticidade trófica. Sendo assim, este trabalho avança no debate científico sobre a variação no espectro trófico entre microfagia e macrofagia nessas espécies, buscando responder, em alta resolução ecológica, a uma questão central para a ecologia recifal: o que, de fato, os budiões comem?

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Caracterizar a dieta de quatro espécies de budiões (*Scarus trispinosus*, *Sparisoma amplum*, *Sp. axillare* e *Sp. frondosum*) em três sistemas recifais brasileiros.

2.2 Objetivos Específicos

- Avaliar se há influência espacial na dieta das espécies estudadas;
- Calcular a amplitude de nicho das espécies de budiões estudadas;
- Estimar a sobreposição de nicho entre as espécies de budiões que ocorrem nas localidades estudadas;

3 METODOLOGIA

3.1 Área de Estudo

Os peixes foram coletados em três áreas recifais brasileiras, são elas: Parcel de Manuel Luís (PML), arquipélago de Fernando de Noronha (FN) e Ilha de Trindade (TMV). A primeira delas, o Parcel de Manuel Luís (0°46'S e 43°58'W), é encontrado na plataforma continental do estado do Maranhão, distante cerca de 86 km da linha de costa (COURA, 2016). Sua formação consiste em rochas de formatos irregulares, abrangendo uma área de 40 km², cobertas por diversas espécies de algas calcárias, esponjas, corais duros e ascídias (PALMA, 1979; ROCHA & ROSA, 2001). A segunda área de estudo compreendeu o arquipélago de Fernando de Noronha, situado a ~360 km da costa, pertencente ao estado de Pernambuco (PE), é constituído por um conjunto de 21 ilhas localizado nas águas equatoriais do sul do Oceano Atlântico (3°56'S e 32°25'W (AMARAL et al., 2009). As rochas vulcânicas intrusivas dão origem a montanhas submarinas que emergem em todas as ilhas do arquipélago e têm sua base apoiada no leito oceânico, a uma profundidade de 4.000 m (ALMEIDA, 2002) (Figura 1). E por fim, a ilha de Trindade, considerada a maior ilha do arquipélago de Trindade e Martin Vaz, está localizada a 608 milhas náuticas da costa. Sua geologia local é marcada por composição vulcânica alcalina e apresenta uma circulação oceânica dominada pela Corrente do Brasil, composta principalmente pelas massas de Água Tropical e Água Central do Atlântico Sul (ALMEIDA, 1995; 2006; GASPARINI & FLOETER, 2001). A comunidade bentônica de Trindade é predominantemente algal; também ocorrem algas calcárias crustosas e turf, extensas áreas de areia, elevada abundância de esponjas, além de uma cobertura coralínea baixa (ALMEIDA, 2006; PEREIRA-FILHO et al., 2011; MEIRELLES et al., 2015).

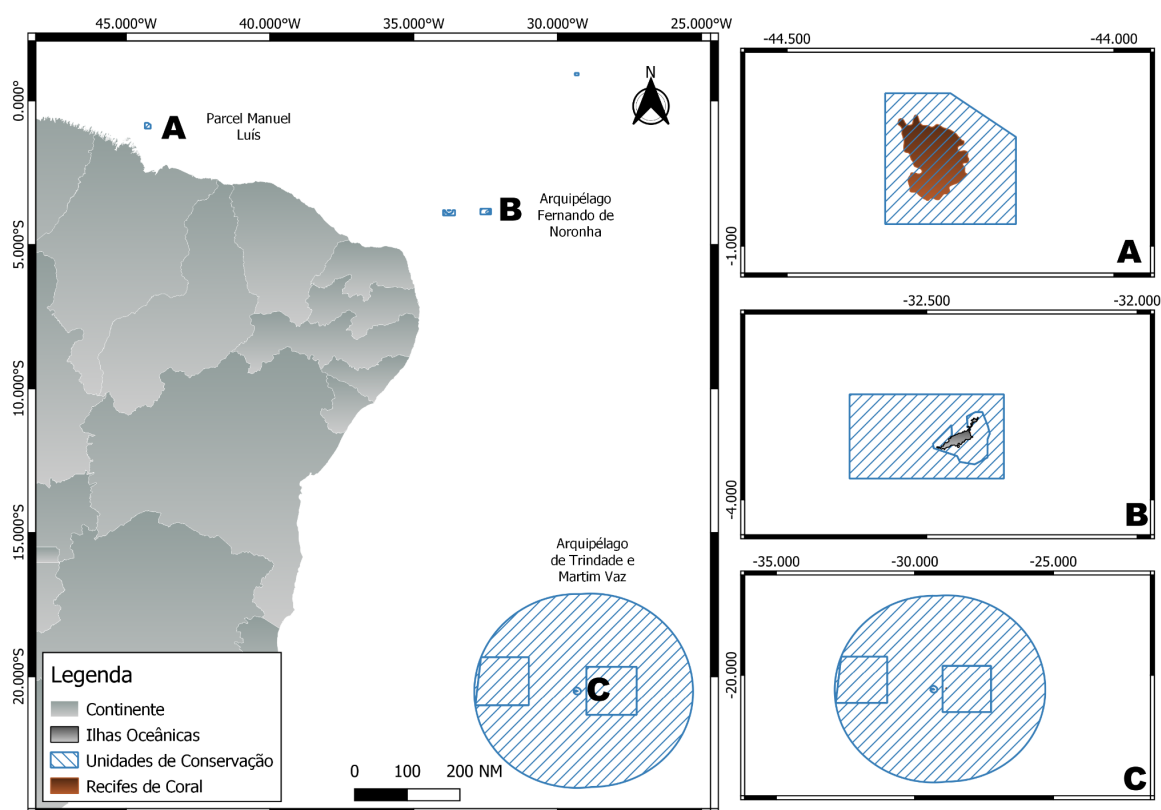


Figura 1. Localização das áreas de estudo ao longo da costa brasileira, destacando as unidades de conservação marinhas do Parcel de Manuel Luís (A), Arquipélago de Fernando de Noronha (B) e Arquipélago de Trindade e Martin Vaz (C). As áreas hachuradas representam os limites das unidades de conservação, enquanto os polígonos em marrom indicam a distribuição dos recifes de coral. Os painéis à direita mostram ampliações das áreas insulares correspondentes.

Coleta de amostras

Em todas as localidades citadas foram coletadas amostras do trato gastrointestinal de 5 espécimes de *Scarus trispinosus*, 19 *Sparisoma amplum*, 6 *Sp. axillare* e 13 *Sp. frondosum*, totalizando 43 amostras. Logo após a captura, todos os indivíduos tiveram seu conteúdo estomacal removido e armazenado em frascos com capacidade de 50 ml com etanol a 95%. As coletas ocorreram entre março e setembro de 2023, no período diurno.

Processamento e análises genéticas

Em ambiente estéril, uma cota do conteúdo estomacal de cada espécime foi extraída, evitando a remoção de tecido do hospedeiro, e mantida em frascos com etanol a 95%. A amostra foi homogeneizada e, posteriormente, congelada. Para a extração do DNA, utilizou-se o Kit FastDNA™ Spin, seguindo as recomendações do fabricante

(Omega Bio-tek). A concentração de DNA de cada amostra foi quantificada por meio do ensaio Fluorímetro Qubit dsDNA HS Assay Kit (ThermoFisher).

As bibliotecas foram construídas com base na metodologia 2-step PCR. Na primeira amplificação foram realizadas PCRs para as regiões-alvo escolhidas, em triplicata, utilizando 2X Platinum SuperFi II PCR Master Mix (ThermoFisher) e o seguinte protocolo: 98°C por 30 segundos seguidos de 30 ciclos de 98°C por 10 segundos, 50°C por 10 segundos (COI-LERAY) // 55°C por 10 segundos (18S-V7 e RBCL) e 72°C por 30 segundos, com extensão final a 68°C por 5 minutos.

O sequenciamento foi realizado utilizando 3 marcadores moleculares: 18S para detectar organismos eucarióticos fotossintéticos, gene *rbcL* para organismos fotossintetizantes eucariotos, especialmente filo Chlorophyta, mas também procariotos como cianobactérias, e COI para metazoários em geral presentes na dieta das espécies analisadas (Tabela 1).

Tabela 1. Lista de iniciadores utilizados nas análises de metabarcoding da dieta das espécies de budiões estudados.

Táxon	Nome do Primer	Sequência do Primer 5'-3'	Referência
Organismos eucarióticos fotossintéticos	18S Euka02 (V7) F	5' TTTGTCTGTTAATTSCG 3'	Ortega <i>et al.</i> (2020); Guardiola <i>et al.</i> (2015)
	18S Euka02 (V7) R	5' CACAGACCTGTTATTGC 3'	
Organismos procarióticos e eucarióticos fotossintetizantes	<i>rbcL</i> -646Fcl	5' ATGCGTTGGMGWGAYCGTTTC 3'	Anslan <i>et al.</i> , (2021)
	<i>rbcL</i> -998Rcl	5' GTTCHCCTTCWARTTTWCCWACWAC 3'	
	mlCOIintF	5' GGWACWGGWTGAACWGTWTAYCCYCC 3'	
Metazoários	CoralCOI-R-deg	5' GTTATDGCMCCMGCTAAYACDGG 3'	Leray <i>et al.</i> , (2013)

A segunda PCR seguiu o mesmo protocolo da primeira reação, porém com apenas 8 ciclos, visando anexar sequências index Illumina (UDI) aos amplicons de forma que as amostras pudessem ser identificadas e demultiplexadas após o sequenciamento. O sequenciamento foi realizado em equipamento Illumina NextSeq2000, com leituras pareadas de 2x300pb. Para as análises de bioinformática, foi utilizado Cutadapt v2.6 [1] para remoção de adaptadores; DADA2 v 1.26.0 [3] (via q2-dada2 Qiime2 plugin) para filtragem de qualidade das reads, ruídos, remoção de quimeras e inferência de ASVs; para identificação taxonômica, para 18S foi utilizado o Classify-sklearn naive Bayes classifier via q2-feature-classifier plugin [4], com classificador treinado no banco de dados SILVA SSU v138.1 NR 99 database [4], e para COI e RBCL foi realizada comparação com bancos de dados da NCBI seguida de curadoria, quando necessário; por

fim, o processamento das reads para contagem do número de reads por OTU/ ASV foi realizado no Qiime2 v2024.2 [2].

Todas as etapas laboratoriais e de bioinformática, incluindo a extração de DNA, o sequenciamento das bibliotecas e as análises de metabarcoding, foram conduzidas pela empresa BioSeq (bioseq.com.br).

Análise de Dados e Visualização

As abundâncias relativas das ASVs foram calculadas com base no número total de sequências obtidas para cada indivíduo. As tabelas foram filtradas para cada marcador utilizando um limiar de confiança de 98%. A composição trófica da dieta das espécies estudadas foi explorada por meio de diagramas de cordas, representando as associações entre as espécies de budiões analisadas e os principais filos identificados na dieta. A largura das conexões indicou a frequência de ocorrência dos itens alimentares para todos os indivíduos de cada espécie, sendo incluídos os dez filos mais representativos, enquanto os demais foram agrupados na categoria “Outros”.

Para avaliar a similaridade no uso dos recursos alimentares pelas quatro espécies de budiões foi realizada uma ordenação multidimensional não métrica (nMDS) em duas dimensões, utilizando a dissimilaridade de Bray–Curtis entre os indivíduos, usando a função *metaMDS()* inserida no pacote *vegan*.

As diferenças na composição da dieta entre espécies e amostras foram testadas por meio de uma análise de variância permutacional (PERMANOVA) aninhada à localidade, aplicada à mesma matriz de distância, realizada pela função *adonis2()* do pacote *vegan*. A homogeneidade da dispersão entre os grupos foi avaliada utilizando o procedimento PERMDISP, através da função *betadisper()* do pacote *vegan*.

A sobreposição alimentar entre as quatro espécies foi quantificada por meio do índice de Pianka (0 = ausência de sobreposição; 1 = sobreposição completa), calculado a partir das proporções de itens alimentares por espécie por meio da função *pianka_index()* (função personalizada implementada em R). A sobreposição trófica foi representada graficamente por meio de um mapa de calor utilizando *ggplot()* e *geom_tile()* do pacote *ggplot2*, após conversão da matriz para formato longo com a função *melt()* do pacote *reshape2*.

Adicionalmente, foram construídos diagramas de Sankey para todas as espécies de budiões, utilizando funções personalizadas implementadas em R com base no *networkD3* (*sankeyNetwork*), visando detalhar a composição dos itens alimentares em níveis taxonômicos mais finos obtidos em cada local de amostragem. Esses diagramas representaram as famílias e as espécies identificadas na dieta, respeitando um limiar

cumulativo de 90% da abundância relativa, destacando os principais componentes alimentares e agrupando os demais na categoria “Outros”.

Para as espécies que ocorreram em mais de uma localidade, foi realizada uma ordenação nMDS com base nas distâncias de Bray–Curtis, permitindo avaliar variações espaciais na composição alimentar. Todas as análises estatísticas e visualizações gráficas foram realizadas no ambiente R.

4 RESULTADOS

Caracterização da dieta de budiões

Foram coletados um total de 43 estômagos de 4 espécies de budiões, sendo 18 de *Sp. amplum* (FN=7, PML=7 e TMV=5), 13 de *Sp. frondosum* (FN=8 e PML=5), 6 de *Sp. axillare* (FN=6) e 5 de *Sc. trispinosus* (PML=5) (Tabela 2). A análise dos estômagos revelou um total de 4776 ASVs (Amplicon Sequence Variant, ou seja, sequências de DNA únicas). Esses registros foram atribuídos a uma ampla diversidade taxonômica de itens alimentares, abrangendo 35 filos, 100 classes, 279 ordens, 512 famílias, 770 gêneros e 801 espécies.

Tabela 2. Número de espécimes coletados e comprimento total (CT) médio $\pm$ desvio padrão para cada espécie de budião coletado nas distintas localidades amostrais (PML - Parcel Manuel Luiz, FN - Fernando de Noronha e TMZ - Ilha de Trindade).

Espécie	Localidade	Quantidade	CT (cm)
<i>Scarus trispinosus</i>	PML	5	28,6 $\pm$ 9,0
<i>Sparisoma amplum</i>	FN	7	45,4 $\pm$ 7,6
<i>Sparisoma amplum</i>	PML	7	36,2 $\pm$ 7,3
<i>Sparisoma amplum</i>	TMV	5	48,9 $\pm$ 4,6
<i>Sparisoma axillare</i>	FN	6	38,6 $\pm$ 3,9
<i>Sparisoma frondosum</i>	FN	8	34,5 $\pm$ 3,4
<i>Sparisoma frondosum</i>	PML	5	26,5 $\pm$ 4,0

O número de ASVs recuperadas variou entre os marcadores utilizados, totalizando 2162 ASVs para o primer rbcL, 1930 ASVs para 18S-V7 e 684 ASVs para COI. A composição dos principais filos detectados variou de forma consistente entre os marcadores e, em menor grau, entre as espécies. O marcador rbcL (RBCL) apresentou um padrão altamente homogêneo, sendo praticamente dominado por Chlorophyta em todas as espécies de budiões. O COI também foi majoritariamente composto por Chlorophyta nas quatro espécies, porém com presença secundária de Rhodophyta, especialmente em *Scarus trispinosus* e *Sparisoma amplum*. Em contraste, o 18S-V7 (18S_V7_NBCI) foi o marcador que mais evidenciou

heterogeneidade, recuperando uma composição mais diversa (Figura S1, Material Suplementar)

No geral, dos diversos filos registrados, a grande maioria foi de eucariotos (33) e apenas dois pertencem ao Domínio Bacteria (Cyanobacteriota e Pseudomonadota). Entre os grupos mais representativos, destacam-se as algas verdes (Chlorophyta) que corresponderam à maior proporção das sequências recuperadas (86,8%), seguidas das algas vermelhas (Rhodophyta) (7,6%) (Figura 1). Além desses dois grupos mais dominantes, foram detectados grupos de metazoários como Arthropoda (1,28%) e Mollusca (0,23%), bem como Bacillariophyta (2,24%), além de registros em menores frequências de Prasinodermophyta (0,41%), Porifera (0,43%), Chordata (0,27%) e Annelida (0,14%), que, apesar de menos frequentes, estão entre os dez filos mais abundantes identificados. Os demais grupos apresentaram baixa representatividade na composição total (0,50%).

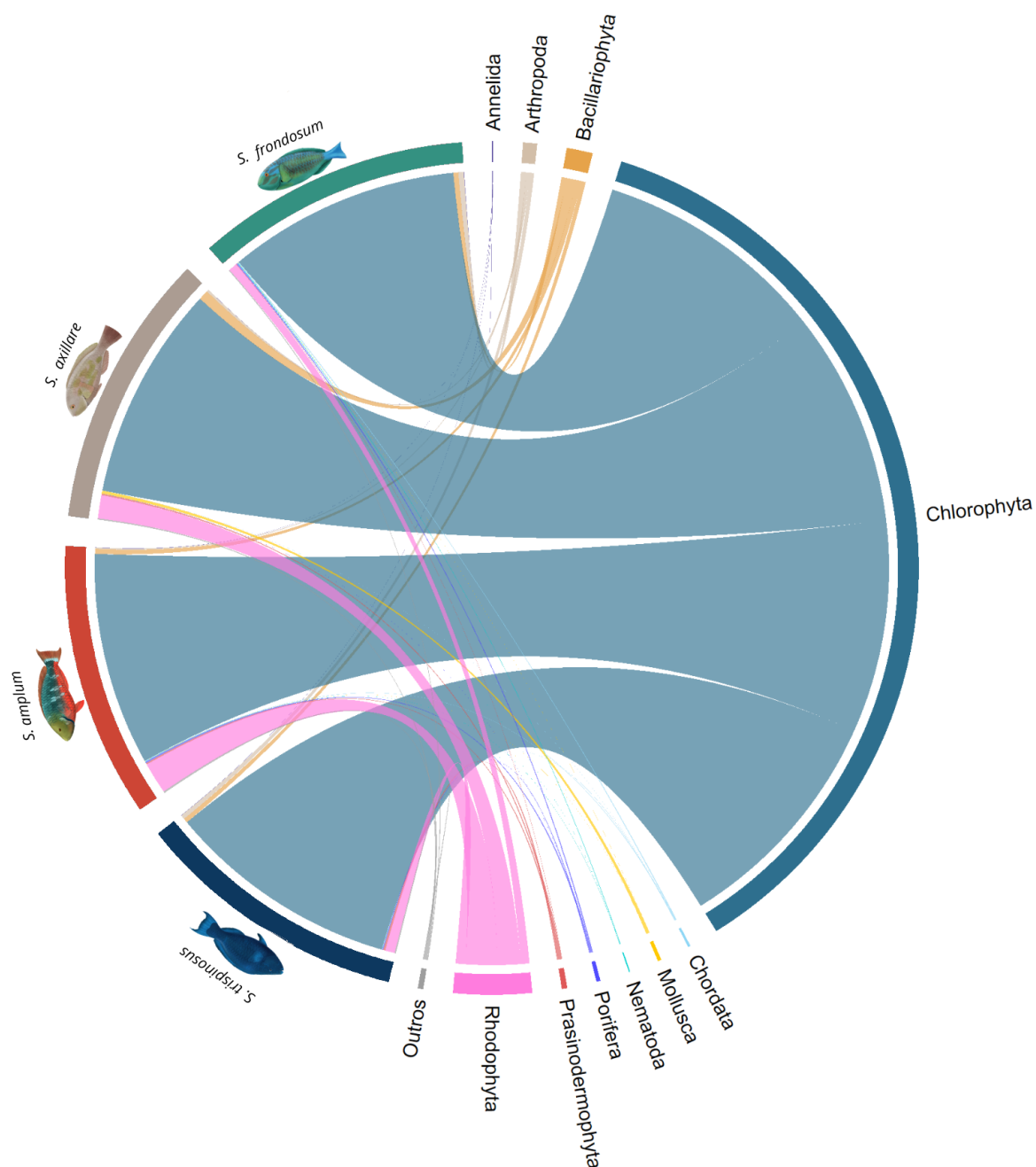


Figura 2. Diagrama de cordas entre as espécies de budiões analisadas e os principais filos identificados na dieta considerando todos os marcadores. A largura das conexões representa a frequência de ocorrência. Foram incluídos os dez filos mais representativos, e os demais foram agrupados na categoria “Outros”.

A Figura 2 evidencia que, embora Chlorophyta tenha representado o principal grupo em todas as espécies analisadas, observa-se que as espécies diferiram quanto à riqueza de filos consumidos e à importância relativa dos grupos secundários. Contribuições de Rhodophyta foram mais evidentes em *Sparisoma amplum* e *S. axillare*, sendo que este último também apresentou destaque de Bacillariophyta, a qual esteve presente, em menor proporção, na dieta das demais espécies. Arthropoda também contribuiu para a composição alimentar das espécies, embora com menor representatividade relativa. Outros filos registrados incluíram Porifera, Mollusca, Nematoda, Chordata, Annelida e Prasinodermophyta, além de itens menos frequentes agrupados na categoria “Outros”, que evidenciam variações interespecíficas na riqueza e na composição taxonômica da dieta.

Especificamente, *Sparisoma axillare* (n=6) coletados exclusivamente em Fernando de Noronha (FN), revelou um total de 1193 ASVs, atribuídos a uma ampla diversidade taxonômica dos itens alimentares. Foram contemplados 26 filos, 62 classes, 123 ordens, 178 famílias, 254 gêneros e 246 espécies. Assim, também considerando o conjunto de famílias que corresponde a 90% da contribuição relativa, houve uma predominância de Chloropicaceae (80,0%) (Figura 3), seguida por Corallinaceae (5,20%), Desmarestiaceae (1,66%), Diploneidaceae (1,42%), Dictyotaceae (1,13%) e Bacillariaceae (1,12%), totalizando 6 famílias dentro do limiar estabelecido.

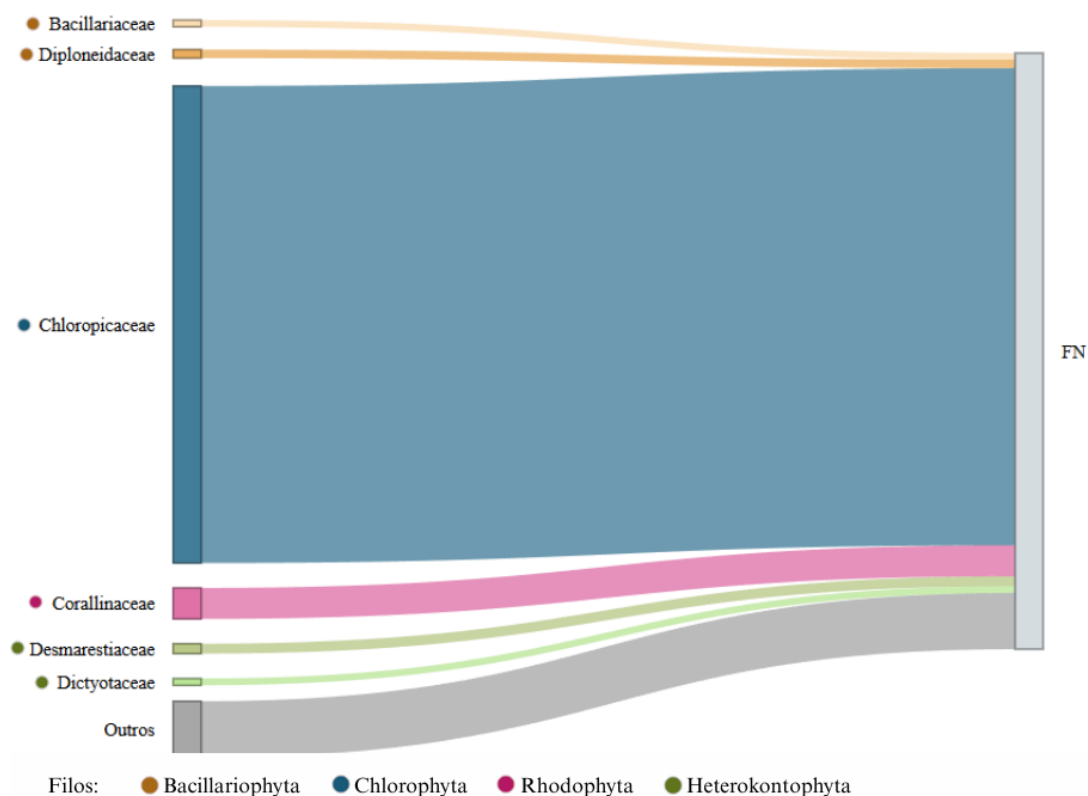


Figura 3. Diagrama de Sankey representando a composição das famílias que representaram 90% de contribuição relativa dos itens alimentares observados em *Sparisoma axillare* em Fernando de Noronha (FN) considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada família na dieta.

Ao nível de espécie, os itens estomacais de *Sp. axillare* foram dominados por *Chloropicon roscoffensis* (45,1%) e *Chloropicon sieburthii* (33,8%), que juntas somaram 78,9% (Figura 4). Também apareceram *Jania unguolata* (2,57%), *Chloropicon mariensis* (1,99%), *Jania crassa* (2,10%), *Diploneis smithii* (1,24%), *Dictyota dichotoma* (0,94%) e *Gigantidas tangaroa* (1,26%). Ou seja, de forma geral, o Budião-cinza apresentou uma dieta muito concentrada em microalgas verdes do gênero *Chloropicon*.

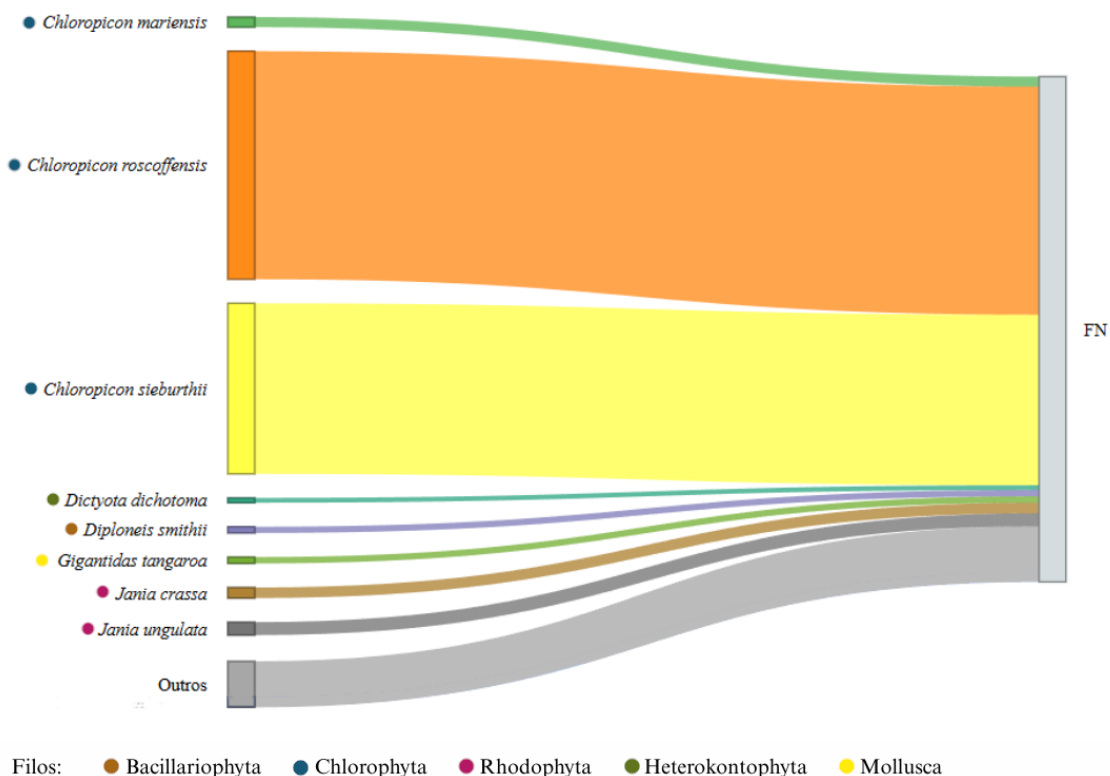


Figura 4. Diagrama de Sankey representando a composição das espécies que representaram 90% de contribuição relativa dos itens alimentares observados em *Sparisoma axillare* em Fernando de Noronha (FN) considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada espécie na dieta.

A análise dos conteúdos estomacais de 5 indivíduos de *Scarus trispinosus*, coletados apenas em Parcel de Manuel Luís (PML), constatou um total de 860 ASVs, atribuídos a uma ampla diversidade taxonômica dos itens alimentares. Esses registros representaram 25 filos, 58 classes, 126 ordens, 191 famílias, 267 gêneros e 248 espécies. Houve uma clara predominância de Chloropicaceae (81,0%), seguida por Desmarestiaceae (7,94%) e, em proporções pequenas, mas que completam o limiar de 90%, apareceram as famílias Corallinaceae (0,93%) e Kryptoperidiniaceae (0,84%), com concentração de itens em apenas 4 famílias (Figura 5).

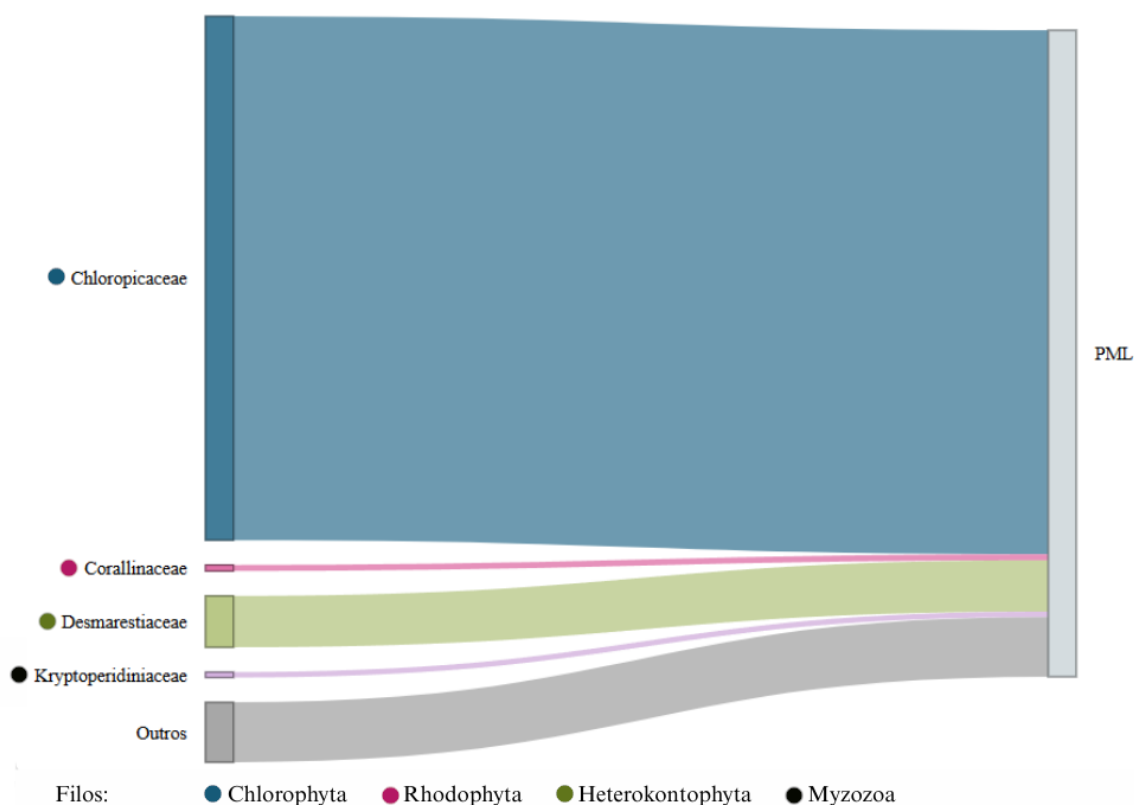


Figura 5. Diagrama de Sankey representando a composição das famílias que representaram 90% de contribuição relativa dos itens alimentares observados em *Scarus trispinosus* no Parcel de Manuel Luís (PML) considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada família na dieta.

Em relação às espécies identificadas, o budião-azul apresentou forte dominância de *Chloropicon roscoffensis* (68,4%), seguida por *Phaeurus antarcticus* (8,61%), *Chloropicon sieburthii* (7,32%), *Chloropicon primus* (2,73%), *Chloropicon laureae* (2,37%) e *Chloropicon mariensis* (1,50%) (Figura 6). Esse conjunto evidencia uma dieta mais restrita de *Sc. trispinosus*, com cinco das seis espécies encontradas concentradas no gênero *Chloropicon*.

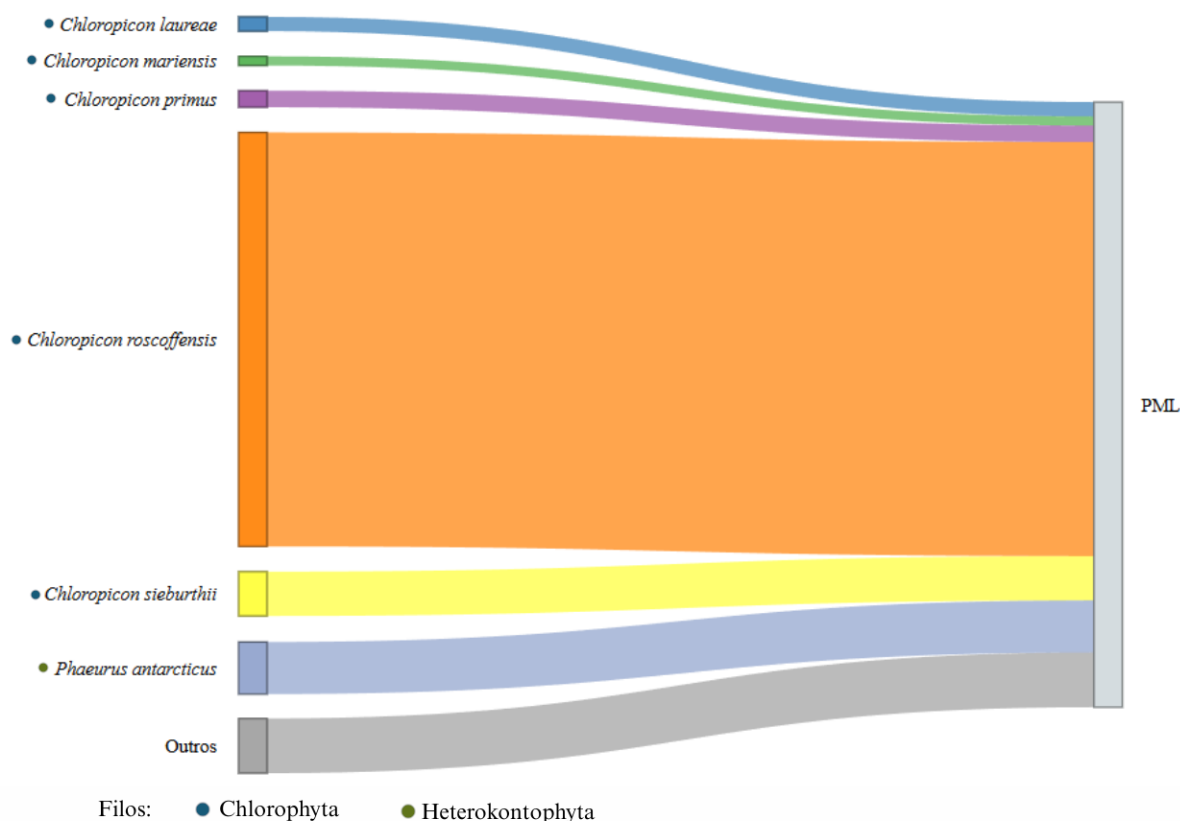


Figura 6. Diagrama de Sankey representando a composição das espécies que representaram 90% de contribuição relativa dos itens alimentares observados em *Scarus trispinosus* no Parcel de Manuel Luís (PML) considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada espécie na dieta.

A ordenação nMDS (Figura 7) indicou sobreposição parcial entre as dietas, mas também tendências de separação entre as espécies (Stress = 0,0996). Esta tendência de separação parece ser fortemente direcionada pela localidade de coleta dos indivíduos, principalmente das espécies *Sparisoma amplum* e *Sparisoma frondosum*, contribuindo, consequentemente, para uma maior heterogeneidade alimentar intraespecífica observada (Figura 7). Por outro lado, *Sparisoma axillare* e *Scarus trispinosus* apresentaram dietas mais homogêneas e não sobrepostas, contudo, ambos somente foram amostrados em uma localidade.

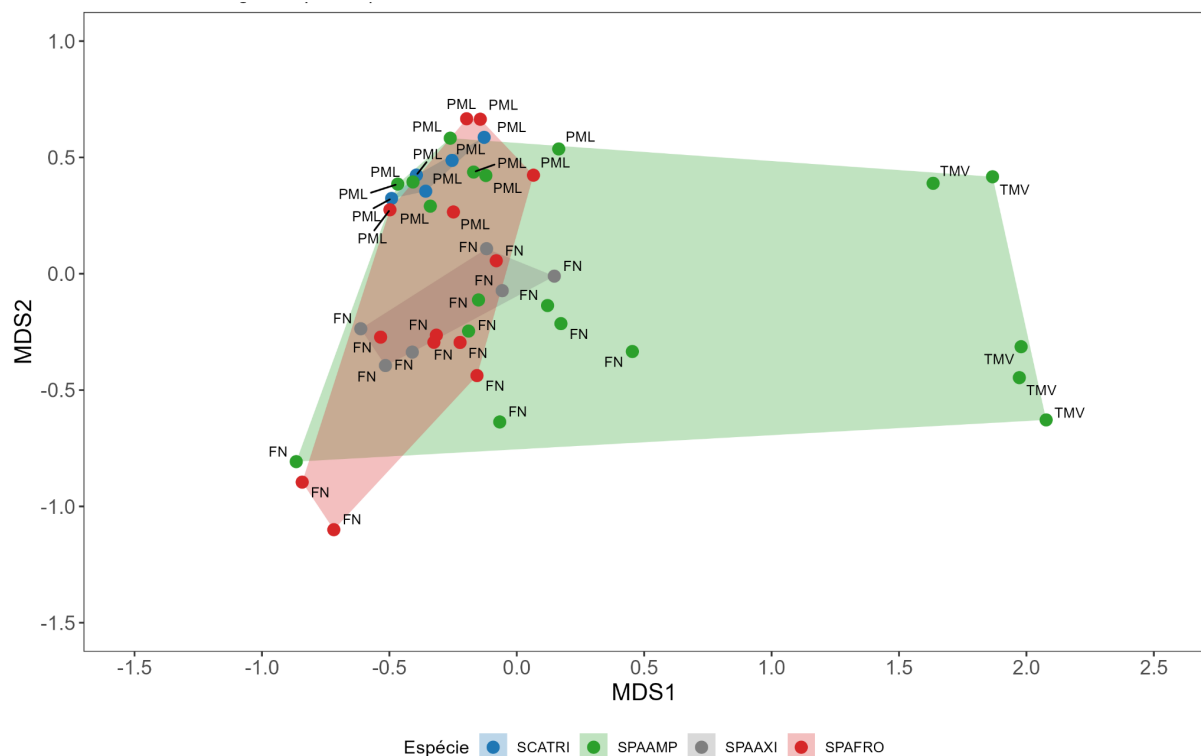


Figura 7. Ordenação nMDS da composição alimentar de quatro espécies de budiões com base nas distâncias de Bray–Curtis (Stress = 0,0996). Cada ponto representa um indivíduo e os polígonos delimitam os agrupamentos por espécie: *Scarus trispinosus* (vermelho), *Sparisoma amplum* (verde), *Sparisoma axillare* (azul) e *Sparisoma frondosum* (roxo). Os rótulos indicam as localidades de coleta: FN = Fernando de Noronha, PML = Parcel de Manuel Luís e TMV = Trindade.

Corroborando esse resultado, a análise de PERMANOVA indicou diferenças significativas na composição alimentar entre as espécies considerando as localidades como fator espacial aninhado ($R^2 = 0.432$; $F = 13.26$; $p < 0.0001$). Para investigar se essas diferenças poderiam estar relacionadas à variação interna de cada grupo, aplicamos o teste de dispersão (PERMDISP) que também apontou diferenças significativas na variabilidade intraespecífica entre combinações de espécie e localidade ($F = 5.64$; $p = 0.001$), reforçando que a heterogeneidade espacial contribui para a separação observada nos perfis alimentares. Os resultados indicaram que a espacialidade foi estatisticamente significativa ($F = 5.64$; $p = 0.001$) na variação da dieta em *Sparisoma amplum*, principalmente em Fernando de Noronha e Trindade, e *Sparisoma frondosum*, em Fernando de Noronha, onde exibiram maior variabilidade de itens alimentares (Figura 8).

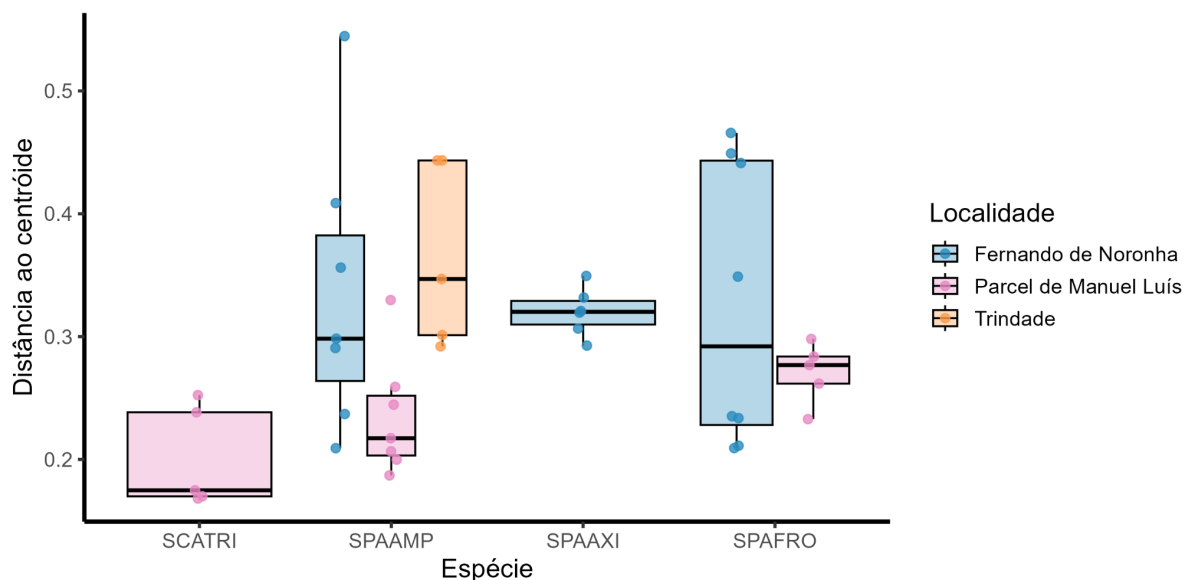


Figura 8. Dispersão intraespecífica da composição alimentar com base no índice de Bray–Curtis. Os boxplots representam a distância ao centróide para cada espécie em diferentes localidades (Fernando de Noronha, Parcel de Manuel Luís e Trindade), em que a linha horizontal dentro da caixa indica a mediana, a caixa corresponde ao intervalo interquartil (Q1–Q3) e as linhas acima e abaixo da caixa representam a variação dos dados. (PERMDISP, $F = 5.64$; $p = 0.001$).

Variação espacial na dieta de budiões

Dado que *Sp. amplum* e *Sp. frondosum* apresentaram ampla dispersão interna dos itens alimentares consumidos pelos indivíduos capturados nas localidades amostrais, avaliamos cada espécie por separado a fim de ressaltar os efeitos espaciais apresentados na dieta de cada uma das espécies de budiões.

Sparisoma amplum

A análise dos conteúdos estomacais de 22 indivíduos de *Sparisoma amplum* revelou um total de 2381 ASVs atribuídos a uma ampla diversidade taxonômica dos itens alimentares. Esses registros contemplaram 31 filos, 82 classes, 196 ordens, 329 famílias, 488 gêneros e 497 espécies. Considerando apenas o conjunto de famílias que corresponde a 90% da contribuição relativa, observou-se forte predominância de poucas famílias em Fernando de Noronha (FN=6) e Parcel Manuel Luiz (PML = 5), enquanto em Trindade 14 famílias estiveram entre as mais representativas (>90%). Nos estômagos de *S. amplum* coletados em FN e PML dominaram as espécies de algas da família Chloropicaceae, representando 78% e 76,6%, respectivamente, enquanto em Trindade uma maior variedade de itens predominaram, entre elas as espécies pertencentes às famílias Dasycladaceae (38,3%), Dictyotaceae (17,5%) e Chloropicaceae (14,7%), nesta ordem.

Além destas, também estiveram presentes outras famílias de algas comuns em recifes de corais como Corallinaceae (FN=3,01%, PML=2,39% e TMV=2,32%), Dictyotaceae (FN=2,40%, PML=5,08%), Desmarestiaceae (FN=3,08% e TMV=2,07%) e Lithophyllaceae (FN=1,31%, PML=3,82% e 1,57%). Especialmente em Trindade também estiveram presentes as algas das famílias Symbiodiniaceae (3,27%), Peyssonneliaceae (2,52%), Hapalidiaceae (2,01%) entre outras, mostrando uma maior heterogeneidade de itens consumidos (Figura 4, Tabela S2).

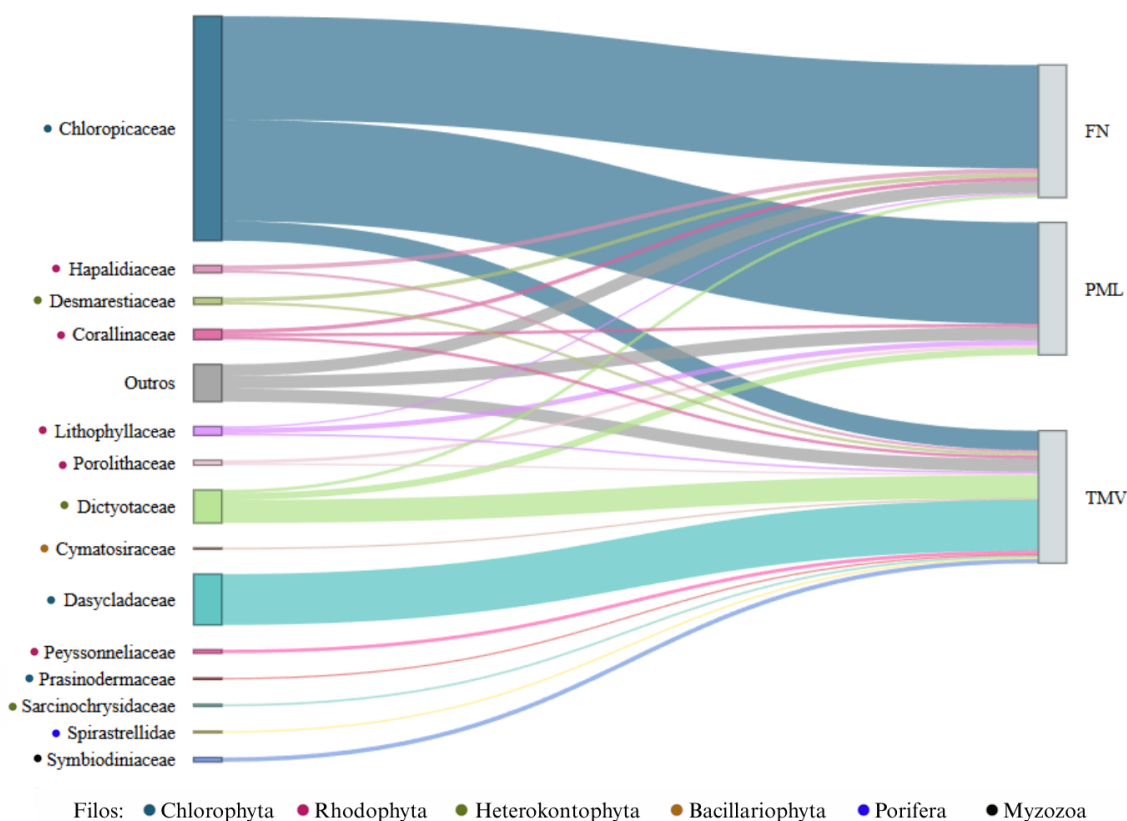


Figura 9. Diagrama de Sankey representando as famílias que compõem os itens alimentares de *Sparisoma amplum* por localidade considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada família nas dietas em Fernando de Noronha (FN), Parcel de Manuel Luís (PML) e Trindade (TMV).

Ao nível específico, as algas verdes *Chloropicon roscoffensis* e *Chloropicon sieburthii* foram as mais consumidas em FN (42,5 e 34,8%) e PML (69,1 e 5,75%), respectivamente, enquanto em TMV destacaram-se as algas *Neomeris vanbosseae* (44,7%), *Dictyota dichotoma* (16,1%) e *C. sieburthii* (12,2%) (Figura 10). Entre as espécies que ocorreram nas 3 localidades, destacaram-se *Chloropicon sieburthii*, *Dictyota dichotoma*, *Phaeurus antarcticus*, *Jania unguolata* e *Harveyolithon roseum*. Já *C. laureae* e *C. primus* ocorreram em FN e PML e foram ausentes em TMV. Neste último, foram exclusivas as espécies: *Neomeris vanbosseae*, *Meria laricis*, *Dictyota cymatophila* e *D. rigida*.

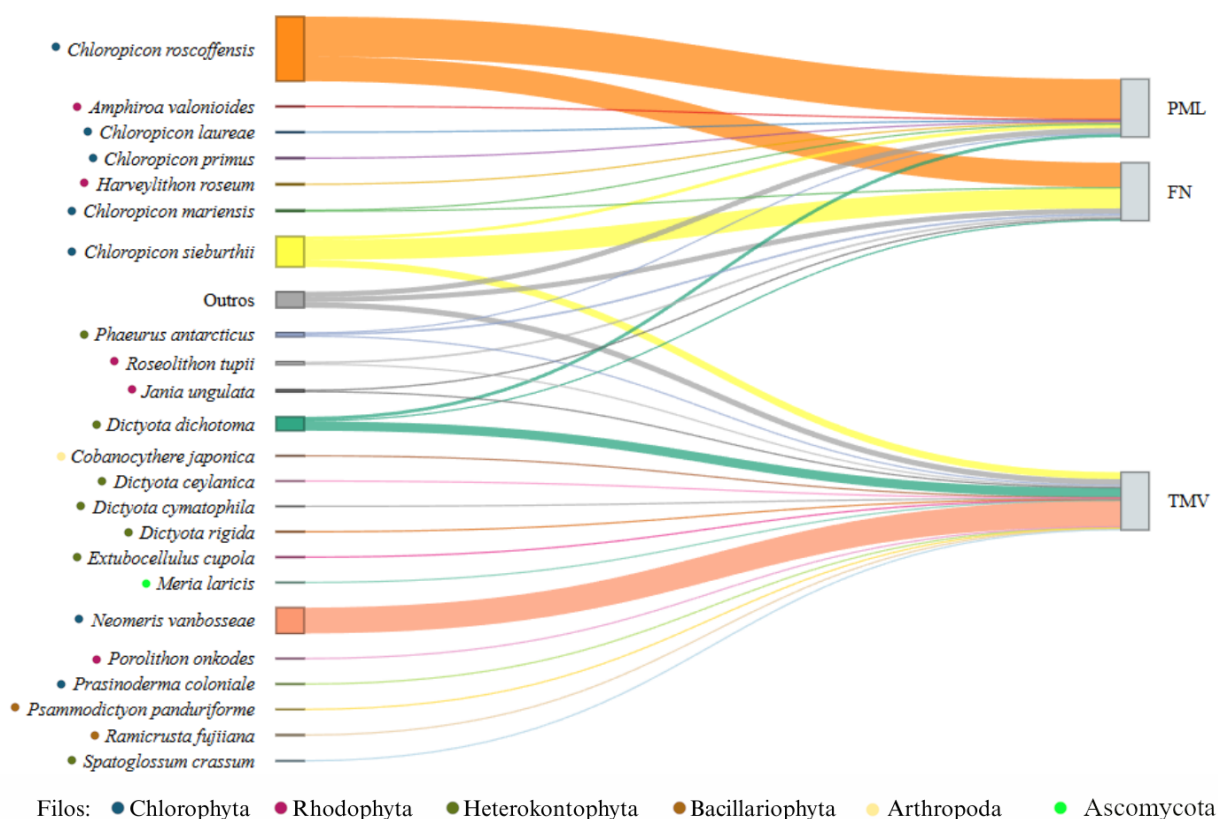


Figura 10. Diagrama de Sankey representando as espécies que compõem os itens alimentares de *Sparisoma amplum* por localidade considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada espécie nas dietas em Fernando de Noronha (FN), Parcel de Manuel Luís (PML) e Trindade (TMV).

Essa variação na dieta do budião-bandeira (*S. amplum*) entre as localidades fica evidente na ordenação nMDS (Stress = 0,0607) (Figura 11), e corroborada pela PERMANOVA ($R^2 = 0,563$; $F = 10,313$; $p = 0,0001$). As dispersões foram homogêneas entre localidades, conforme indicado pelo PERMDISP ($df = 2$, $F = 1,88$; $p = 0,18$), mostrando que a significância observada não foi devido às diferenças de variabilidade interna, e sim entre localidades.

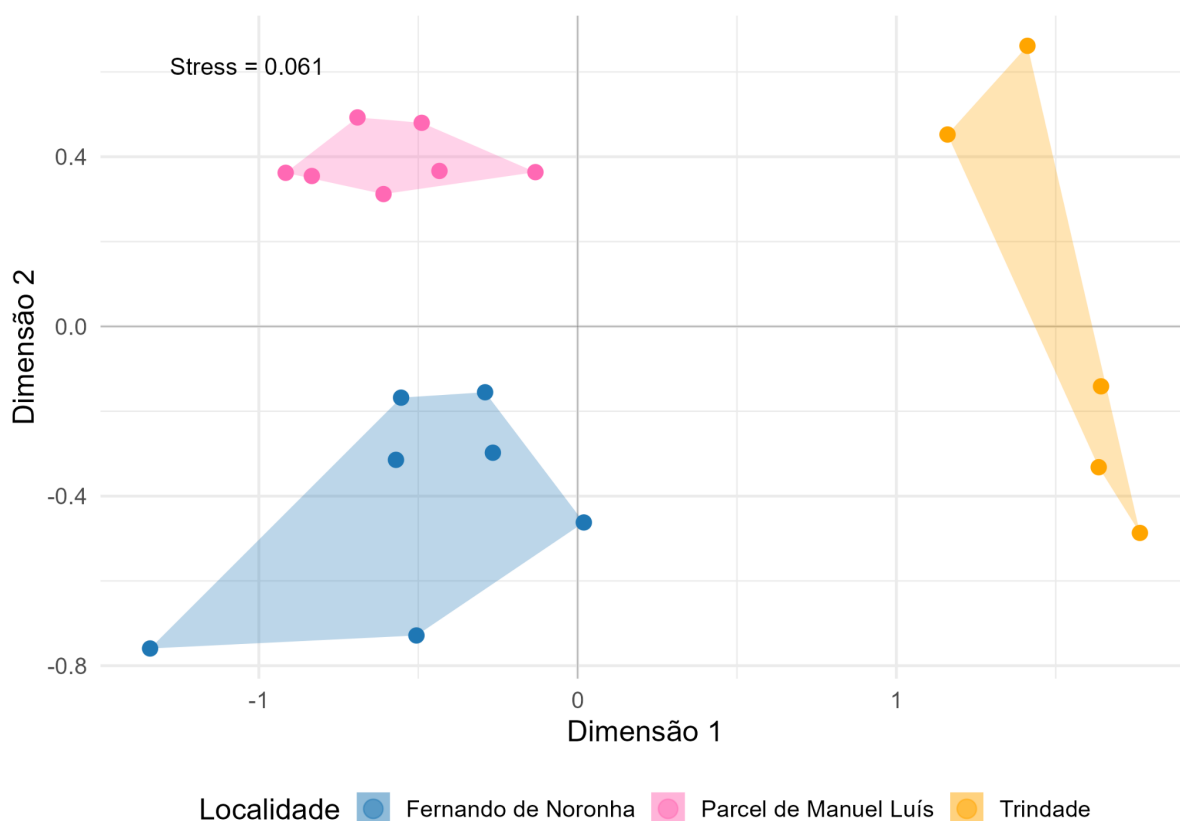


Figura 11. Ordenação nMDS da composição alimentar do *Sparisoma amplum* nas 3 localidades de amostragem, com base nas distâncias de Bray–Curtis.

Sparisoma frondosum

A análise dos conteúdos estomacais de 13 indivíduos de *Sparisoma frondosum* revelou um total de 2200 ASVs atribuídos a uma ampla diversidade taxonômica dos itens alimentares. Esses registros contemplaram 27 filos, 76 classes, 187 ordens, 324 famílias, 478 gêneros e 474 espécies. Considerando apenas o conjunto de famílias que corresponde a 90% da contribuição relativa, observou-se forte predominância de poucas famílias tanto em Fernando de Noronha (FN = 3) quanto no Parcel Manuel Luiz (PML = 6). Nos estômagos de *S. frondosum* coletados em FN e PML dominou a família Chloropicaceae, representando 87,3% e 74%, respectivamente; seguida por Dictyotaceae (FN=2,26%, PML=9,08%). Em Fernando de Noronha também apareceu a família Diploneidaceae (1,42%). Em Parcel de Manuel Luís, outras famílias como Corallinaceae (4,26%), Halimedaceae (1,65%), Kryptoperidiniaceae (0,82%) e Desmarestiaceae (0,79%) foram representativas, demonstrando uma variedade um pouco maior quando comparada a FN (Figura 12).

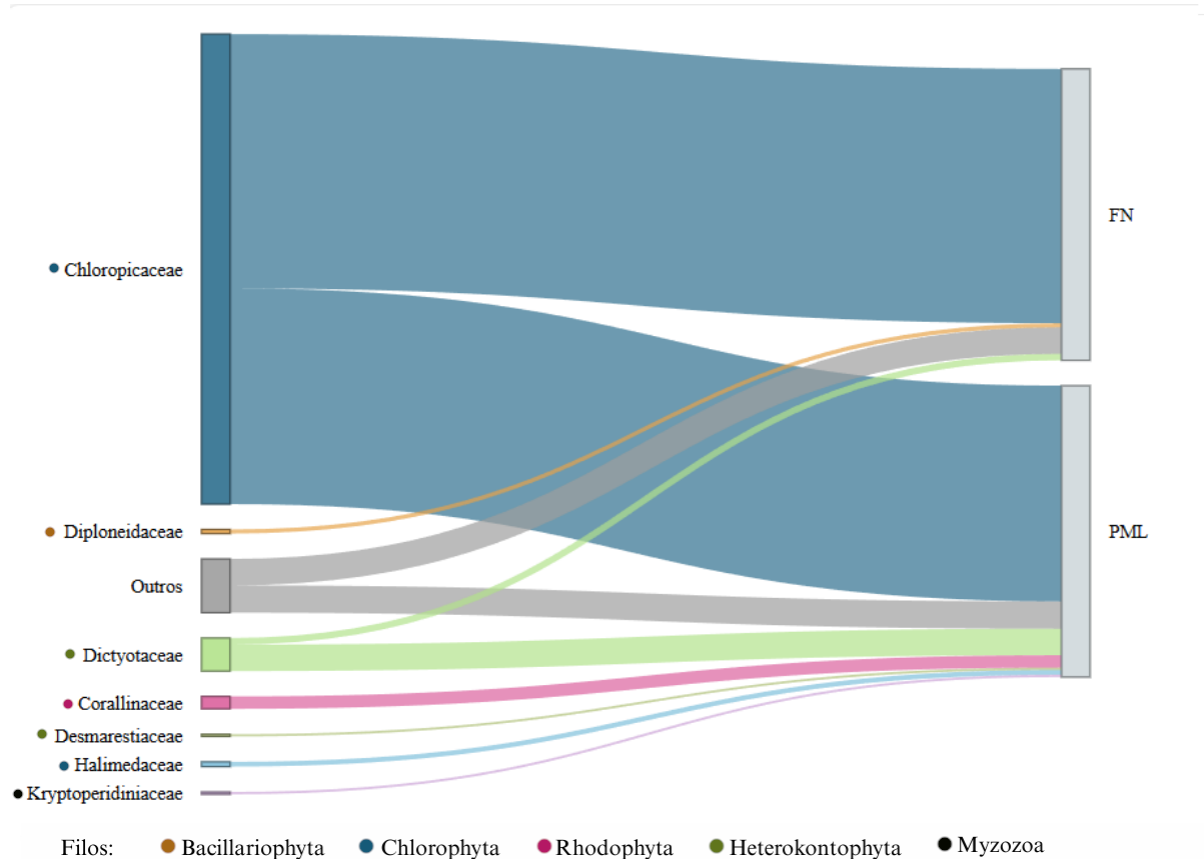


Figura 12. Diagrama de Sankey representando as famílias que compõem os itens alimentares de *Sparisoma frondosum* por localidade considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada família nas dietas em Fernando de Noronha (FN) e Parcel de Manuel Luís (PML).

Ao nível específico, a alga verde *Chloropicon roscoffensis* foi a mais consumida (FN=45,1% e PML=65,1%) seguida de *Chloropicon sieburthii* (FN=41,1% e PML=7,04%) e *Dictyota dichotoma* (FN=1,97% e PML=9,38%) (Figura 13). Demais espécies que ocorreram em Fernando de Noronha foram: *Chloropicon mariensis* (1,80%) e *Diploneis smithii* (1,53%). Já no Parcel de Manuel Luís (PML), apareceram *Jania unguolata* (3,82%), *C. laureae* (1,94%), *C. primus* (1,55%) e *C. mariensis* (1,23%). Entre as espécies que ocorreram em FN e PML, destacou-se principalmente *Chloropicon roscoffensis*, *Chloropicon sieburthii*, *Dictyota dichotoma* e *Chloropicon mariensis*. Não houve exclusividade de ocorrência em nenhuma das localidades.

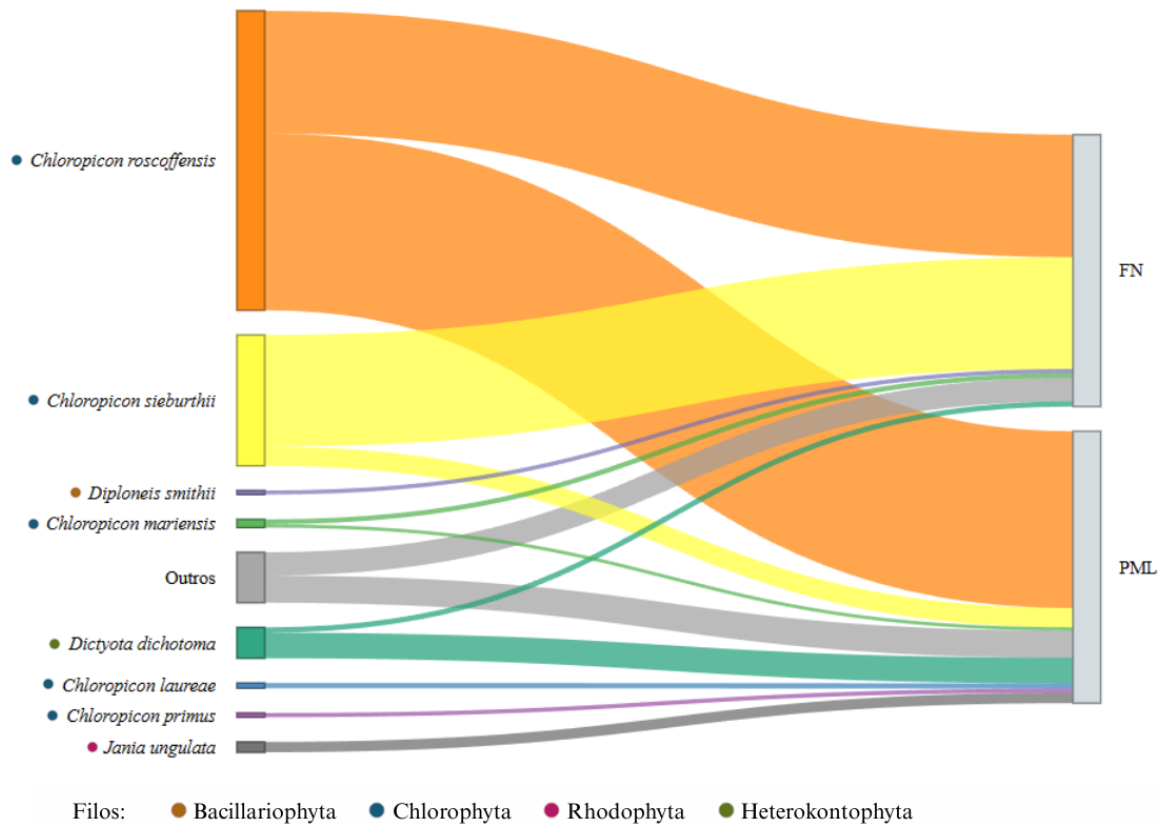


Figura 13. Diagrama de Sankey representando as espécies que compõem os itens alimentares de *Sparisoma frondosum* por localidade considerando todos os marcadores. As conexões ilustram a contribuição relativa de cada espécie nas dietas em Fernando de Noronha (FN) e Parcel de Manuel Luís (PML).

Essa variação espacial na dieta do budião-sinaleiro (*S. frondosum*) fica evidente na ordenação nMDS (Stress = 0,061) (Figura 14), e corroborada pela PERMANOVA ($R^2 = 0,358$; $F = 6,134$; $p = 0,001$). As dispersões foram homogêneas entre localidades, conforme indicado pelo PERMDISP ($df = 2$, $F = 1,88$; $p = 0,18$), mostrando que a significância observada não foi devido às diferenças de variabilidade interna, e sim entre localidades.

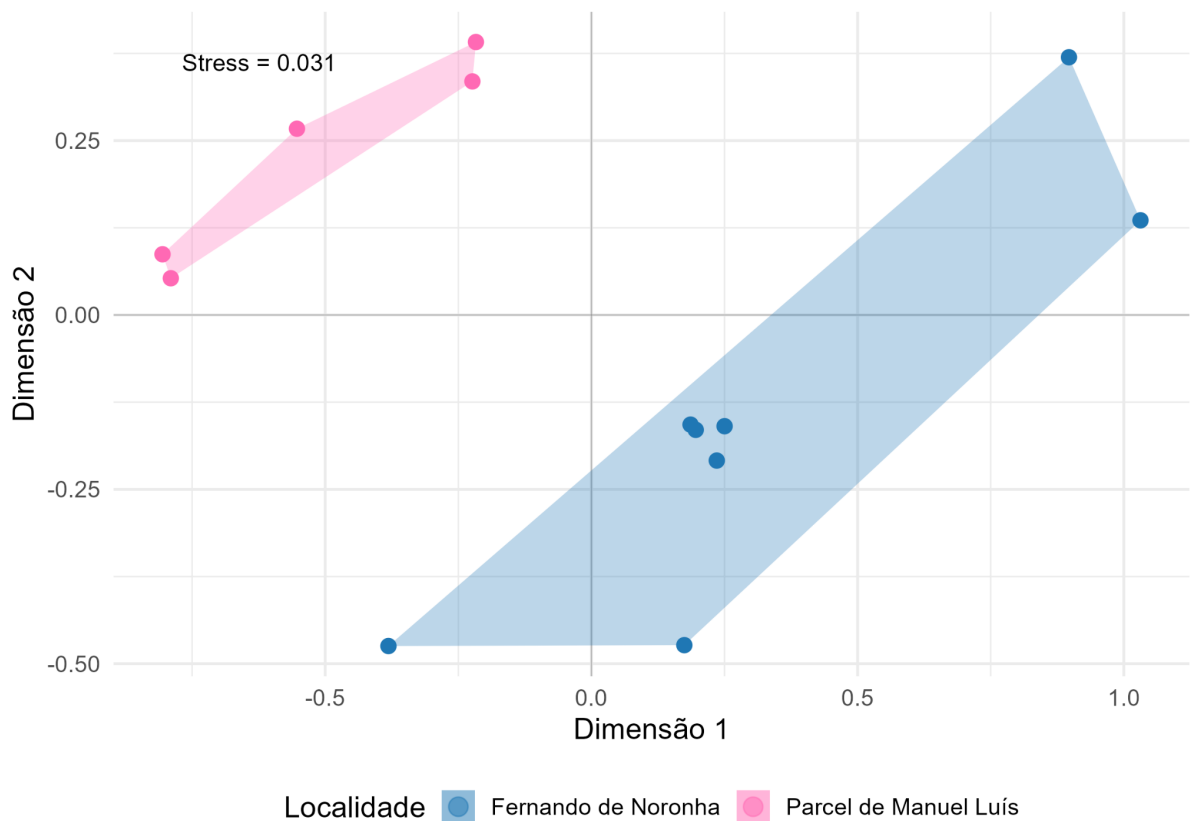


Figura 14. Ordenação nMDS da composição alimentar do *Sparisoma frondosum* com base nas distâncias de Bray–Curtis).

Nicho alimentar

Ao analisar a amplitude de nicho (Levins) das espécies de budiões estudadas encontramos uma variação relevante, com *Sp. amplum* apresentando maior amplitude ($B = 13,28$), seguido por *Sp. axillare* ($B = 8,83$) e *Sp. frondosum* ($B = 7,52$), enquanto *Sc. trispinosus* exibiu a dieta mais concentrada ($B = 4,54$).

Por localidade, em FN, os valores foram elevados para *Sp. amplum* ($B = 13,79$), para *Sp. axillare* ($B = 8,83$) e *Sp. frondosum* ($B = 8,74$) foi relativamente moderado, indicando dietas relativamente bem distribuídas entre diversos itens, sem domínio absoluto de uma única categoria de recurso. Em PML, por outro lado, os valores foram mais baixos para *Sc. trispinosus* ($B = 4,54$), *S. amplum* ($B = 4,89$) e *Sp. frondosum* ($B = 5,47$), caracterizando o local onde as dietas estiveram mais concentradas. Já em TMV, *S. amplum* voltou a apresentar amplitude elevada ($B = 12,01$), semelhante ao padrão observado em FN. Ou seja, a análise da amplitude de nicho de Levins por localidade evidenciou um padrão espacial marcado, sobretudo para *Sp. amplum*, que variou fortemente entre os locais. Enquanto *Sc. trispinosus* apresentou amplitude baixa (registrada em PML), consistente com uma dieta dominada por poucos itens.

Também avaliamos a sobreposição alimentar entre as espécies de budiões por meio do índice de Pianka. Essa abordagem permitiu quantificar o grau de compartilhamento dos recursos alimentares entre as espécies, tanto de forma geral (Figura 15) quanto considerando separadamente as localidades amostradas. De forma geral, a sobreposição alimentar entre as espécies de budiões foi elevada. As maiores similaridades tróficas foram observadas entre *Sp. amplum* e *Sp. frondosum* (0,85), seguidas por *Sp. frondosum* e *Sp. axillare* (0,74) e *Sp. amplum* e *Sp. axillare* (0,73), respectivamente. Em contraste, os menores valores de sobreposição ocorreram entre *Sc. trispinosus* e *Sparisoma axillare* (0,52), configurando o par com menor similaridade trófica entre as espécies avaliadas. Quando analisada por localidade, a sobreposição alimentar entre as espécies manteve-se elevada, com valores do índice de Pianka consistentemente altos em todos os pares avaliados (0,97 - 0,99).

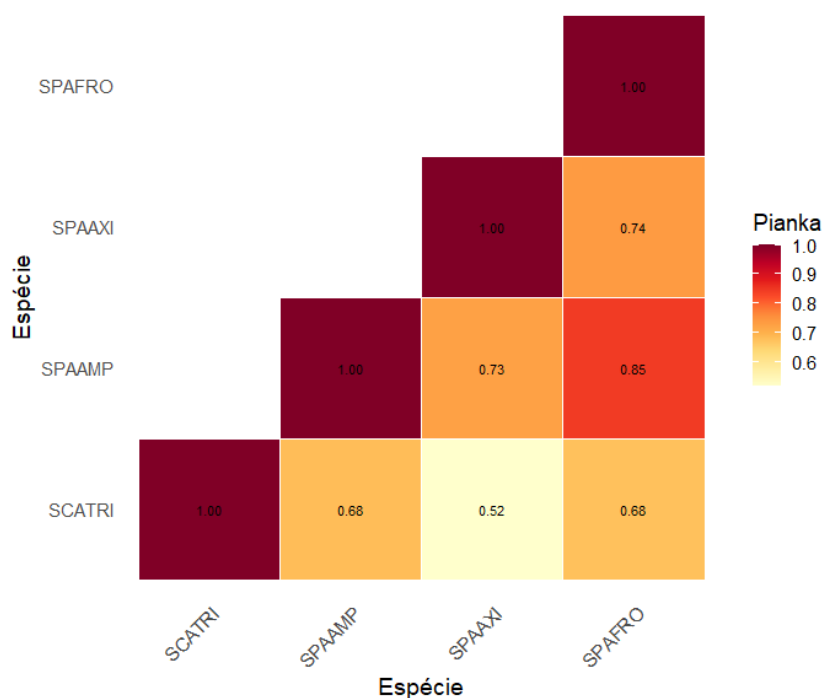


Figura 15. Sobreposição trófica entre as espécies de budiões, expressa pelo índice de Pianka calculado a partir da composição média da dieta. Os valores variam de 0 (ausência de sobreposição) a 1 (sobreposição completa), sendo representados pela escala de cores do amarelo (baixa sobreposição) ao vermelho escuro (alta sobreposição). As siglas das espécies correspondem a SCATRI = *Scarus trispinosus*, SPAAMP = *Sparisoma amplum*, SPAAXI = *Sparisoma axillare* e SPAFRO = *Sparisoma frondosum*.

5 DISCUSSÃO

De forma geral, os resultados revelam elevado compartilhamento de recursos alimentares entre as espécies de budiões analisadas, com forte predominância de algas verdes na dieta de todas as espécies, independente da localidade amostrada. A composição alimentar foi amplamente dominada por Chlorophyta, que representou a maior proporção das sequências recuperadas, enquanto os demais grupos algais e metazoários contribuíram de forma secundária para o conjunto total dos itens alimentares.

Estudos de metabarcoding avaliando conteúdo alimentar de peixes são recentes e tem contribuído sobremaneira para o entendimento de dieta de peixes crípticos e diminutos e/ou de espécies com dieta de difícil identificação visual como os peixes herbívoros/detritívoros (BRANDL et al., 2020; CASEY et al., 2019; NALLEY et al., 2021). Nesse estudo utilizamos 3 marcadores amplamente utilizados na literatura - 18S-V7, COI e rbcL - para reconstruir a dieta de 4 espécies de peixes-papagaio brasileiras, em perigo de extinção (LIN et al., 2023; CASEY et al., 2019; COKER et al., 2023). Entre eles, o 18S-V7 identificou a maior diversidade de itens alimentares, enquanto o COI atuou como um marcador complementar de metazoários e o rbcL, embora importante na identificação do domínio Bacteria, foi o que obteve a menor resolução taxonômica (ANSLAN et al., 2021). A diferença de resolução entre os marcadores, é uma situação esperada em estudos de dieta de herbívoros recifais, pois cada marcador captura um recorte distinto da comunidade ingerida e influencia tanto quais táxons são detectados quanto o nível taxonômico alcançado (VAN DER REIS & CLEMENTS, 2024). Contudo, em conjunto, colaboraram para trazer luz ao debate sobre se essas espécies são caracterizadas como herbívoros, ou herbívoros funcionais, se alimentando primariamente de organismos microscópicos (TUÑÓN-VALDÉS, 2023; VAN DER REIS & CLEMENTS, 2024).

Nossos resultados trouxeram novos elementos para a interpretação funcional da alimentação dos budiões, onde sequências do gênero *Chloropicon* predominaram na dieta das espécies budiões analisadas. Esse padrão é coerente com a hipótese proposta por Clements et al. (2016), segundo a qual os budiões atuam predominantemente como micrófagos, direcionando o forrageamento aos componentes microscópicos associados à matriz epilítica algal (EAM), e não às macroalgas propriamente ditas.

As microalgas do gênero *Chloropicon* pertencem à classe Chlorophyceae, um grupo de prasinófitas picoplanctônicas extremamente pequenas e amplamente distribuídas em ambientes marinhos oligotróficos, tanto em regiões costeiras quanto oceânicas (LOPES DOS

SANTOS et al., 2016, 2017). As espécies detectadas neste estudo, principalmente *Chloropicon roscoffensis* e *C. sieburthii*, apresentam ocorrência confirmada em diferentes bacias oceânicas temperadas e tropicais, inclusive na costa brasileira, conforme indicado por bases de dados globais de diversidade microbiana (VAULOT et al., 2022; METAPR2, 2024). Essa ampla distribuição espacial indica que essas microalgas representam recursos recorrentes e previsíveis amplamente disponíveis nos oceanos.

Embora tradicionalmente descritas como componentes do fitoplâncton, diferentes mecanismos podem explicar a incorporação de *Chloropicon* à dieta de organismos bentônicos raspadores e escavadores. A sedimentação de células fitoplanctônicas, frequentemente associada à formação de agregados orgânicos (“marine snow”, termo para designar quando o fitoplâncton marinho afunda na forma de agregados (CARON et al., 1986)), representa uma via reconhecida de transferência vertical de biomassa, permitindo que microalgas pelágicas se depositem sobre o substrato recifal e se integrem ao biofilme bentônico (SUZUKI & KATO, 1953; JACKSON, 2001; DASH et al., 2012). Evidências adicionais indicam que espécies de *Chloropicon* são frequentemente detectadas em frações de tamanho superiores às esperadas para células isoladas do picoplâncton, o que é compatível com processos de agregação ou associação a partículas orgânicas maiores (LOPES DOS SANTOS et al., 2017). Esses processos favorecem a retenção dessas microalgas na interface bentônica e sua incorporação durante o forrageamento. Ademais, recentemente, Pires e colaboradores (2025) em seu estudo nos recifes do Banco de Abrolhos, Bahia, usando abordagens de metabarcoding, detectaram *Chloropicon* associadas aos tecidos de corais, situação que confirma a integração desse grupo às comunidades bentônicas do ambiente recifal.

A detecção recorrente de *Chloropicon* na dieta dos budiões reforça a interpretação de que a remoção física do substrato durante a alimentação, por raspagem ou escavação, tem como alvo principal o biofilme associado à matriz epilítica algal, e não as macroalgas ou os corais como recursos alimentares diretos (WILSON et al., 2003; BONALDO et al., 2014; CLEMENTS et al., 2016). Nesse contexto, macroalgas e corais funcionam majoritariamente como substrato estrutural, enquanto microalgas, detritos e microrganismos associados representam os componentes funcionalmente mais relevantes da dieta, padrão também observado em estudos baseados em conteúdo intestinal e isótopos estáveis (CARDOZO-FERREIRA et al., 2023, 2026).

Nesse sentido, Cardozo-Ferreira e colaboradores (2023) mostraram que, em *Sparisoma axillare*, o conteúdo intestinal pode ser fortemente dominado por detrito (com sedimento também presente) e que esse material representa uma fração particulada

informativa sobre o que está sendo raspado/ingerido na interface bentônica. A microanálise do conteúdo intestinal indicou que esse detrito é um complexo que pode incluir sedimento e partículas não nutritivas, além de componentes biológicos como cianobactérias, diatomáceas e algas filamentosas verdes e vermelhas (CARDOZO-FERREIRA et al., 2023). Assim, é plausível sugerir que a detecção recorrente de *Chloropicon* nesse trabalho esteja ligada à sua incorporação ao detrito/biofilme particulado que se deposita e fica retido na matriz epilítica/turfs. Contudo, estudos específicos tendo como foco a caracterização molecular do detrito faz-se necessário para revelar a associação entre ambos.

Contudo, diferentemente de Cardozo-Ferreira et al. (2023), que reportaram elevada importância relativa de cianobactérias na dieta de *Sparisoma axillare*, esse grupo não foi detectado nas amostras analisadas neste estudo, não contribuindo para a dieta de nenhuma das espécies avaliadas, incluindo *Sp. axillare*. A baixa contribuição desse item pode ser explicada pela alta probabilidade de degradação das células bacterianas em comparação às eucarióticas, reduzindo sua contribuição relativa (WOOD et al., 2019; MEJBEL et al., 2022). Além disso, processos fisiológicos do predador, como a ação de ácidos gástricos e enzimas digestivas, bem como o tempo decorrido entre a captura do indivíduo e a preservação do conteúdo estomacal, podem acelerar o decaimento do DNA bacteriano, limitando sua recuperação por métodos moleculares (TRAUGOTT et al., 2020). Tal resultado traz à discussão uma importante limitação do método molecular aplicado onde a quantidade de ASVs não pode ser relacionada diretamente à quantidade do item, restringindo a comparações qualitativas com outros estudos.

Ao revelar o consumo de microalgas específicas amplamente distribuídas, este estudo evidencia como o uso de metabarcoding amplia a compreensão da ecologia trófica dos budiões, permitindo acessar componentes alimentares que permanecem invisíveis às abordagens tradicionais. Esses resultados indicam que a dieta desses peixes é sustentada por uma base microscópica e funcionalmente consistente, o que contribui para explicar tanto o elevado compartilhamento de recursos entre espécies quanto o sucesso ecológico e a ampla distribuição geográfica desse grupo nos recifes.

Apesar da similaridade interespecífica na dieta das espécies de budiões estudadas, observou-se variabilidade espacial na composição, evidenciada tanto pelas análises multivariadas quanto pela distribuição dos itens ao longo das localidades amostradas. Nesse contexto, a ilha de Trindade destacou-se por apresentar a maior diversidade de itens alimentares, com maior heterogeneidade taxonômica e maior número de famílias e espécies contribuindo para a dieta, em contraste com Fernando de Noronha e o Parcel de Manuel Luís,

onde a alimentação mostrou-se mais concentrada em poucos grupos dominantes. Esses resultados indicam que, embora as espécies compartilhem amplamente os mesmos recursos tróficos, a estrutura da dieta varia consideravelmente no espaço, refletindo diferenças locais na composição e na disponibilidade dos itens alimentares, e consequentemente nas respectivas funções ecológicas executadas por cada espécie.

Os ambientes recifais amostrados diferem em termos de estrutura e contexto espacial. Fernando de Noronha, Parcel de Manuel Luís e a Ilha de Trindade apresentam históricos geológicos distintos de formação recifal e isolamento oceânico (LEÃO, 2002; LEÃO et al., 2016; PINHEIRO et al., 2018), fatores que influenciam a disponibilidade e a heterogeneidade dos recursos alimentares. Além das diferenças geológicas, os recifes dessas localidades diferem na composição e na heterogeneidade da comunidade bentônica (AUED et al., 2018). Estudos em recifes brasileiros indicam que a cobertura relativa de algas bentônicas, turfs, macroalgas e outros organismos sésseis, varia entre regiões, refletindo tanto a história ambiental quanto condições locais de hidrodinamismo, profundidade e disponibilidade de substrato (LEÃO et al., 2016; AUED et al., 2018; MIES et al., 2025). Essa variação espacial na estrutura bentônica resulta em diferenças na composição e na abundância dos recursos disponíveis na matriz epilítica, influenciando a forma como os budiões exploram os recursos alimentares em cada localidade e contribui para explicar os padrões espaciais detectados nas análises.

Um resultado particularmente relevante foi a detecção de sequências atribuídas a Symbiodiniaceae, especialmente na Ilha de Trindade. Esses dinoflagelados são amplamente conhecidos por sua associação simbiótica com corais construtores e apresentam distribuição espacialmente estruturada ao longo dos recifes brasileiros, incluindo ilhas oceânicas como Trindade (PICCIANI et al., 2016; TESCHIMA et al., 2018). Membros desse grupo também ocorrem de forma livre no ambiente, associados a sedimentos, água e biofilmes microbianos bentônicos, especialmente após distúrbios físicos do substrato recifal, como bioerosão e fragmentação coralínea (NITSCHKE, 2015). No presente estudo, a dieta em Trindade foi representada exclusivamente por indivíduos de *Sparisoma amplum* de grande porte, compatíveis com atuação funcional como escavadores. A maior interação física desses indivíduos com o substrato consolidado e com a matriz epilítica fornece um contexto plausível para a ingestão incidental de Symbiodiniaceae associadas à corais, biofilme ou a material coralíneo fragmentado, o que reforça sua atuação como escavador também indicada por seu tamanho, já que foram predominantemente indivíduos de grande porte (CT médio = $48,9 \pm 4,6$ cm).

Ao avaliar a amplitude de nicho (Levins) indica que as espécies não exploram os recursos com o mesmo grau de generalismo. O contraste mais forte foi entre *Sp. amplum*, com maior amplitude de nicho ($B = 13,28$), e *Sc. trispinosus* ($B = 4,54$), cuja dieta se mostrou mais restrita, sugerindo maior dependência de poucos itens. Esse resultado é importante porque mostra que alta similaridade entre dietas pode coexistir com diferenças na estrutura interna do consumo: as espécies compartilham a mesma base alimentar, mas variam em quão uniformemente distribuem a ingestão entre os componentes do biofilme/detrito. Uma interpretação plausível é que a estrutura bucal diferenciada de *Scarus* vs *Sparisoma* associada ao tamanho corporal, permite que os indivíduos sejam mais seletivos durante o forrageamento, ao modular a força e a profundidade das mordidas e, conseqüentemente, o grau de raspagem/escavação (BELLWOOD & CHOAT, 1990; FERREIRA & GONÇALVES, 2006). No entanto, não podemos deixar de mencionar que a espacialidade foi determinante na amplitude de nicho de *Sp. amplum*, que se expandiu nas ilhas oceânicas e se comprimiu em PML, sugerindo plasticidade trófica em resposta à oferta local de recursos. O efeito seletivo observado em *Sc. trispinosus* pode ser a ausência de um efeito espacial, pois a espécie somente foi amostrada em PML. Além disso, o comprimento total (CT) médio registrado ($28,6 \pm 9,0$ cm) indica que a maioria dos indivíduos se encontra abaixo do limiar funcional associado ao comportamento escavador descrito na literatura (BONALDO & BELLWOOD, 2009; LELLYS et al., 2019). Portanto, em conjunto, esses padrões reforçam que a variação observada não é apenas quais itens aparecem, mas como as espécies repartem o uso dos recursos, com implicações para redundância funcional e resposta a mudanças locais na matriz bentônica.

Além do padrão geral de composição alimentar, os resultados indicaram elevada sobreposição trófica entre as espécies de budiões analisadas, evidenciando amplo compartilhamento dos recursos alimentares. O índice de Pianka revelou valores consistentemente altos de similaridade entre as dietas, com destaque para as maiores similaridades observadas entre espécies do gênero *Sparisoma*, que forma um clado monofilético bem suportado em filogenias moleculares de Scaridae (STREELMAN et al., 2002; WESTNEAT & ALFARO, 2005; BALIGA & LAW, 2016).

Esse padrão de similaridade trófica é coerente com estudos que indicam que espécies congêneras tendem a compartilhar traços morfológicos e funcionais relacionados à alimentação, especialmente quando consideradas classes de tamanho semelhantes, o que pode favorecer maior convergência no uso dos recursos alimentares (CARDOZO-FERREIRA et al., 2018). Os peixes-papagaio são tradicionalmente classificados em grupos funcionais com

base no modo de interação com o substrato durante o forrageamento, destacando-se, principalmente, os raspadores e os escavadores (BONALDO & BELLWOOD, 2009). Essa classificação funcional não é fixa ao nível de espécie, sendo fortemente dependente do tamanho corporal e do estágio ontogenético (LELLYS et al., 2019). Estudos clássicos demonstram que indivíduos menores tendem a atuar como raspadores, enquanto indivíduos de maior porte passam a apresentar comportamento escavador, em função do desenvolvimento mandibular e do aumento da capacidade de remoção do substrato (BELLWOOD & CHOAT, 1990).

Em conjunto, esses resultados indicam que, embora os budiões compartilhem uma base alimentar predominantemente microscópica (provavelmente associada ao EAM/detrito), diferenças interespecíficas (p.ex., amplitude mais ampla em *Sp. amplum* vs dieta mais seletiva em *Sc. trispinosus*) e diferenças locais na oferta bentônica modulam como esse recurso é efetivamente explorado. A variação no tamanho corporal e no modo funcional de forrageamento (escavador vs raspador) entre localidades altera a forma de amostragem do substrato e do material particulado associado, sem implicar necessariamente segregação trófica, mas produzindo mudanças na diversidade efetiva de itens incorporados à dieta.

Esse padrão é consistente com evidências recentes de que herbívoros recifais nominalmente similares podem compartilhar uma base trófica comum ao longo de amplos gradientes espaciais, enquanto diferem na estrutura interna da dieta em resposta a variações ambientais e funcionais locais (CARDOZO-FERREIRA et al., 2026). Assim, o uso de metabarcoding, em complementaridade a abordagens tradicionais como observações diretas, microanálises de conteúdo intestinal e análises isotópicas, permitiu acessar componentes da dieta que permanecem invisíveis a esses métodos quando aplicados isoladamente. Essa abordagem integrada evidencia que a semelhança entre dietas pode coexistir com estratégias distintas de exploração do substrato, com implicações para a redundância funcional e para a resposta desse peixe a mudanças na matriz bentônica ao longo de gradientes espaciais.

6 CONCLUSÃO

Este estudo demonstrou que a dieta de budiões recifais ao longo da costa brasileira é sustentada predominantemente por uma base alimentar microscópica associada à matriz epilítica algal, com forte dominância de microalgas verdes, especialmente do gênero *Chloropicon*. O uso do metabarcoding de DNA do conteúdo estomacal permitiu revelar, em alta resolução taxonômica, componentes tróficos invisíveis às abordagens tradicionais, reforçando a interpretação funcional de que esses herbívoros atuam majoritariamente como micrófagos, explorando biofilme, detrito e microrganismos associados ao substrato recifal.

Apesar do elevado compartilhamento de recursos alimentares entre as espécies, observaram-se diferenças consistentes na estrutura interna da dieta e na amplitude de nicho, tanto entre espécies quanto entre localidades. Espécies como *Sparisoma amplum* apresentaram maior plasticidade trófica, enquanto *Scarus trispinosus* exibiu dieta mais seletiva, indicando que a alta sobreposição trófica pode coexistir com estratégias distintas de exploração do substrato. Adicionalmente, morfologia bucal, tamanho e variação espacial do recurso alimentar são discutidas como particularmente relevantes, refletindo diferenças nos nichos alimentares das espécies estudadas.

Em conjunto, os resultados indicam que os budiões compartilham uma base alimentar comum, porém modulam sua exploração em função do contexto espacial e funcional. Esses achados ampliam a compreensão da ecologia trófica de espécies ameaçadas no Atlântico Sul e destacam a importância de abordagens moleculares para avaliar funções ecológicas ocultas, com implicações diretas para a conservação da resiliência dos recifes brasileiros.

7 REFERÊNCIAS

ALMEIDA, F. F. M. A ilha de Trindade: registro de vulcanismo alcalino no Atlântico Sul. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 25, n. 4, p. 257–272, 1995.

ALMEIDA F. F. M. Arquipélago de Fernando de Noronha. *In*: SCHOBENHAUS, Carlos (ed.) *et al.* **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM; CPRM; SIGEP, 2002. p. 361-368.

ALMEIDA, F. F. M. Ilha de Trindade: contribuição à geologia do Atlântico Sul. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 36, n. 2, p. 311–322, 2006.

AMARAL, F. M. *et al.* Checklist and morphometry of benthic cnidarians from the Fernando de Noronha Archipelago, Brazil. **Cahiers de Biologie Marine**, Roscoff, v. 50, p. 277–290, 2009.

ANSLAN, S. *et al.* Diversity and substrate-specificity of green algae and other micro-eukaryotes colonizing amphibian clutches in Germany, revealed by DNA metabarcoding. **The Science of Nature**, Berlin, v. 108, n. 4, p. 29, 2021.

AUED, A. W. *et al.* Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. **PLOS ONE**, v. 13, n. 6, e0198452, 2018.

BALIGA, V. B.; LAW, C. J. Cleaners among wrasses: phylogenetics and evolutionary patterns of cleaning behavior within Labridae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 94, p. 424–435, 2016.

BELLWOOD, D. R.; CHOAT, J. H. A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. **Environmental Biology of Fishes**, v. 28, p. 189–214, 1990.

BELLWOOD, D. R.; CHOAT, J. H. A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. *In*: **Alternative life-history styles of fishes**. [S.l.]: Springer, 1990. p. 189-214.

BELLWOOD, D. R.; HUGHES, T. P.; FOLKE, C.; NYSTRÖM, M. Confronting the coral reef crisis. **Nature**, v. 429, p. 827–833, 2004.

BELLWOOD, D. R.; STREIT, R. P.; BRANDL, S. J.; TEBBENS, S. F. The meaning of the term “function” in ecology: A coral reef perspective. **Functional Ecology**, London, v. 33, n. 6, p. 948–961, 2019.

BONALDO, R. M.; BELLWOOD, D. R. Dynamics of parrotfish grazing scars. **Marine Biology**, v. 156, n. 4, p. 771–777, 2009.

BONALDO, R. M.; HOEY, A. S.; BELLWOOD, D. R. The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. **Oceanography and Marine Biology: An Annual Review**, v. 52, p. 81–132, 2014.

BRANDL, S. J.; CASEY, J. M.; MEYER, C. P. Dietary and habitat niche partitioning in congeneric cryptobenthic reef fish species. **Coral Reefs**, v. 39, p. 305–317, 2020. DOI: 10.1007/s00338-020-01892-z.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Portaria nº 148, de 7 de junho de 2022. Atualiza a Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção. **Diário Oficial da União**: seção 1, Brasília, DF, p. 74, 8 jun. 2022.

CARDOZO-FERREIRA, G. C.; MACIEIRA, R. M.; FRANCINI-FILHO, R. B.; JOYEUX, J.-C. Inferring labrid functional roles through morphological and ecological traits. **Marine Ecology Progress Series**, v. 588, p. 135–145, 2018.

CARDOZO-FERREIRA, G. C. *et al.* Seasonal variation in diet and isotopic niche of nominally herbivorous fishes in subtropical rocky reefs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 722, p. 125–143, 2023.

CARDOZO-FERREIRA, G. C. *et al.* Geographic variation in the nutritional ecology of nominally herbivorous fishes in the southwestern Atlantic Ocean. **Marine Ecology Progress Series**, v. 776, e15012, 2026.

CARON, D. A.; DAVIS, P. G.; MADIN, L. P.; SIEBURTH, J. McN. Enrichment of microbial populations in macroaggregates (marine snow) from surface waters of the North Atlantic. **Journal of Marine Research**, v. 44, p. 543–565, 1986.

CASEY, J. M. *et al.* Reconstructing hyperdiverse food webs: gut content metabarcoding as a tool to disentangle trophic interactions on coral reefs. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 10, n. 8, p. 1157–1170, 2019. DOI: 10.1111/2041-210X.13206.

CASEY, J. M.; MEYER, C. P.; MORAT, F.; BRANDL, S. J.; PLANES, S.; PARRAVICINI, V. Reconstructing hyperdiverse food webs: gut content metabarcoding as a tool to disentangle trophic interactions on coral reefs. **Methods in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 10, n. 8, p. 1157–1170, 2019.

CHAPMAN, E. G. *et al.* Detecting diet components of carnivores using next-generation sequencing. **Molecular Ecology Resources**, Oxford, v. 13, n. 4, p. 751–760, 2013.

CHOAT, J. H.; CLEMENTS, K. D.; ROBBINS, W. D. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs: 1: dietary analyses. **Marine Biology**, v. 140, p. 613–623, 2002.

CLEMENTS, K. D. *et al.* Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 117, p. 729–751, 2016.

COKER, D. J. *et al.* DNA metabarcoding confirms primary targets and breadth of diet for coral reef butterflyfishes. **Coral Reefs**, Berlin, v. 42, n. 1, p. 1–15, 2023.

COURA, M. F. **Contribuição ao plano de manejo do Parque Estadual Marinho do Parcel de Manuel Luís/MA: atualização e avanços da unidade após 25 anos.** 2016. 73 f. Tese (Doutorado) – Fundación Universitaria Iberoamericana, Brasília, 2016.

DASH, P.; KASHYAP, D.; MANDAL, S. C. Marine snow: its formation and significance in fisheries and aquaculture. **World Aquaculture**, v. 43, n. 2, p. 59, 2012.

FERREIRA, C. E. L.; GONÇALVES, J. E. A. Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-western Atlantic. **Journal of Fish Biology**, v. 69, p. 1533–1551, 2006.

FRANCINI-FILHO, R. B.; MOURA, R. L.; FERREIRA, C. M.; CONI, E. O. Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: Scaridae) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil,

with comments on the classification of species into functional groups. **Neotropical Ichthyology**, v. 6, p. 191–200, 2008.

GASPARINI, J. L.; FLOETER, S. R. The shore fishes of Trindade Island, western South Atlantic. **Journal of Natural History**, London, v. 35, n. 11, p. 1639–1656, 2001.

GOLDBERG, J.; WILKINSON, C. Global threats to coral reefs: coral bleaching, global climate change, disease, predator plagues and invasive species. **Status of coral reefs of the world**, v. 2004, p. 67-92, 2004.

GORGULA, S. K.; CONNELL, S. D. Expansive covers of turf-forming algae on human-dominated coast: the relative effects of increasing nutrient and sediment loads. **Marine Biology**, v. 145, p. 613-619, 2004.

GUARDIOLA, M. *et al.* Deep-sea, deep-sequencing: metabarcoding extracellular DNA from sediments of marine canyons. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 10, n. 10, e0139633, 2015.

HOEY, A. S.; BELLWOOD, D. R. Cross-shelf variation in the role of parrotfishes on the Great Barrier Reef. **Coral Reefs**, v. 27, p. 37–47, 2008.

HUGHES, T. P. *et al.* Coral reefs in the Anthropocene. **Nature**, London, v. 546, n. 7656, p. 82–90, 2017.

JACKSON, G. A. Effect of coagulation on a model planktonic food web. **Deep-Sea Research Part I**, v. 48, p. 95–123, 2001.

KULBICKI, M. *et al.* Geographic variation in the composition and function of parrotfishes. *In*: **Biology of Parrotfishes**. Boca Raton: CRC Press, 2018. p. 215–244.

LEÃO, Z. M. A. N. Abrolhos, Brazil: the southernmost coral reefs of the Western Atlantic. **Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium**, v. 2, p. 843–848, 2002.

LEÃO, Z. M. *et al.* Brazilian coral reefs in a period of global change: a synthesis. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. spe2, p. 97–116, 2016.

LEITÃO, M. *et al.* Effect of human impact on coral reef herbivorous fish niche. **Marine Biology**, v. 170, n. 5, p. 59, 2023.

LELLYS, N. T. *et al.* Parrotfish functional morphology and bioerosion on SW Atlantic reefs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 629, p. 149–163, 2019.

LERAY, M. *et al.* A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. **Frontiers in Zoology**, London, v. 10, n. 1, p. 34, 2013.

LIN, X. *et al.* A multiple-methods approach to investigate dietary differences among nominally herbivorous fishes. **Marine Biology**, Berlin, v. 170, n. 11, p. 134, 2023.

LONGENECKER, K. Devil in the details: high-resolution dietary analysis contradicts a basic assumption of reef-fish diversity models. **Copeia**, v. 2007, n. 3, p. 543-555, 2007.

LOPES DOS SANTOS, A. *et al.* Photosynthetic pigments of oceanic Chlorophyta belonging to prasinophytes clade VII. **Journal of Phycology**, v. 52, p. 148–155, 2016.

LOPES DOS SANTOS, A. *et al.* Chloropicophyceae, a new class of picophytoplanktonic prasinophytes. **Scientific Reports**, v. 7, e14019, 2017.

MEIRELES, P. M. *et al.* Baseline assessment of mesophotic reefs of the Vitória–Trindade Seamount Chain based on water quality, microbial diversity, benthic cover and fish biomass data. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 10, n. 6, e0130084, 2015.

MEJBEL, M. M. *et al.* Effects of temperature and oxygen on cyanobacterial DNA preservation in sediments. **Environmental DNA**, Hoboken, v. 4, n. 1, p. 95–108, 2022.

META PR2. **metaPR2**: a database of eukaryotic 18S rRNA metabarcodes. Disponível em: <https://shiny.metapr2.org>. Acesso em: 30 nov. 2025.

MIES, M. *et al.* Reef ecosystems in the Brazilian continental shelf. *In*: **Oceanography, biodiversity, fisheries and conservation of Brazilian continental shelf habitats**. Cham: Springer Nature Switzerland, 2025. p. 115–172.

MORAES, D. *et al.* Selective effects of environmental conditions and protection levels on herbivorous fish functions in the largest South Atlantic reef complex. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 36, n. 1, e70315, 2026.

NALLEY, E. M.; DONAHUE, M. J.; HEENAN, A.; TOONEN, R. J. Quantifying the diet diversity of herbivorous coral reef fishes using systematic review and DNA metabarcoding. **Environmental DNA**, v. 4, n. 1, p. 191–205, 2022. DOI: 10.1002/edn3.247.

NALLEY, E. M.; DONAHUE, M. J.; TOONEN, R. J. Metabarcoding as a tool to examine cryptic algae in the diets of two common grazing surgeonfishes, *Acanthurus triostegus* and *A. nigrofusus*. **Environmental DNA**, Hoboken, v. 4, n. 1, p. 1–15, 2022.

NITSCHKE, M. R. **The free-living Symbiodinium reservoir and scleractinian coral symbiosis**. 2015. Tese (Doutorado) – University of Queensland, 2015.

ORTEGA, A. *et al.* A DNA mini-barcode for marine macrophytes. **Molecular Ecology Resources**, Oxford, v. 20, n. 4, p. 920–935, 2020.

PALMA, J. J. C. **Geomorfologia da plataforma continental norte brasileira**. Rio de Janeiro: Série Projeto REMAC, 1979.

PEREIRA, P. H. C. *et al.* Overexploitation and behavioral changes of the largest South Atlantic parrotfish (*Scarus trispinosus*): evidence from fishers' knowledge. **Biological Conservation**, v. 254, p. 108940, 2021.

PEREIRA-FILHO, G. H. *et al.* Reef fish and benthic assemblages of the Trindade and Martin Vaz island group, southwestern Atlantic. **Brazilian Journal of Oceanography**, São Paulo, v. 59, n. 3, p. 201–212, 2011.

PICCIANI, N. *et al.* Geographic patterns of Symbiodinium diversity associated with the coral *Mussismilia hispida* (Cnidaria, Scleractinia) correlate with major reef regions in the Southwestern Atlantic Ocean. **Marine Biology**, v. 163, n. 11, art. 236, 2016.

PINHEIRO, H. T. *et al.* South-western Atlantic reef fishes: zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. **Diversity and Distributions**, v. 24, n. 7, p. 951–965, 2018.

PIRES, C. P. *et al.* Hidden microalgae diversity in reef systems: reanalysis of coral microbiomes reveals spatial patterns of coral-associated plastid communities in the Southwestern Atlantic Ocean (SWAO). **PeerJ**, v. 13, e20116, 2025.

QUEIROZ-VÉRAS, L. V. M. V. *et al.* A critical review and knowledge gaps to assess and manage threatened parrotfishes' stocks in Brazil. **Aquatic Sciences**, Basel, 2023.

ROCHA, L. A.; ROSA, I. L. Baseline assessment of reef fish assemblages of Parcel Manuel Luiz Marine State Park, Maranhão, north-east Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 58, n. 4, p. 985-998, 2001.

ROOS, N. C. Challenges and pathways for parrotfish conservation in developing countries: lessons from the endemic and endangered greenbeak parrotfish *Scarus trispinosus*. **Fish and Fisheries**, 2025.

SANDIN, S. A. *et al.* Baselines and degradation of coral reefs in the Northern Line Islands. **PLOS ONE**, San Francisco, v. 3, n. 2, p. e1548, 2008.

STREELMAN, J. T. *et al.* Evolutionary history of the parrotfishes: biogeography, ecomorphology, and comparative diversity. **Evolution**, v. 56, n. 5, p. 961–971, 2002.

SUZUKI, N.; KATO, K. Studies on suspended materials: marine snow in the sea. Part I. Sources of marine snow. **Bulletin of the Faculty of Fisheries**, Hokkaido University, v. 4, n. 2, p. 132–137, 1953.

SYMONDSON, W. O. C. Molecular identification of prey in predator diets. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 11, n. 4, p. 627–641, 2002.

TAYLOR, B. M.; HOUK, P.; RUSS, G. R.; CHOAT, J. H. Life histories predict vulnerability to overexploitation in parrotfishes. **Coral Reefs**, v. 33, n. 4, p. 869–878, 2014.

TESCHIMA, M. M. *et al.* Biogeography of the endosymbiotic dinoflagellates (Symbiodiniaceae) community associated with the brooding coral *Favia gravida* in the Atlantic Ocean. **PLOS ONE**, v. 14, n. 3, e0213519, 2019.

TRAUGOTT, M. *et al.* Fish as predators and prey: DNA-based assessment of their role in food webs. **Journal of Fish Biology**, Hoboken, v. 97, n. 2, p. 343–356, 2020.

TUÑÓN VALDÉS, K. I. **Ecologia molecular de peixes-papagaio**. 2023. Tese (Doutorado em Zoologia) – Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2023.

VAN DER REIS, A. L.; CLEMENTS, K. D. DNA, databases and diet: a case study on the parrotfish *Scarus rivulatus*. **Coral Reefs**, v. 43, n. 5, p. 1189-1206, 2024.

VAULOT, D. *et al.* metaPR2: A database of eukaryotic 18S rRNA metabarcodes with an emphasis on protists. **Molecular Ecology Resources**, v. 22, n. 8, p. 3188–3201, 2022.

WESTNEAT, M. W.; ALFARO, M. E. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the reef fish family Labridae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 36, n. 2, p. 370–390, 2005.

WOOD, S. A. *et al.* Release and degradation of environmental DNA and RNA in a marine system. **Science of the Total Environment**, Amsterdam, v. 704, p. 135314, 2019.

ANEXO I

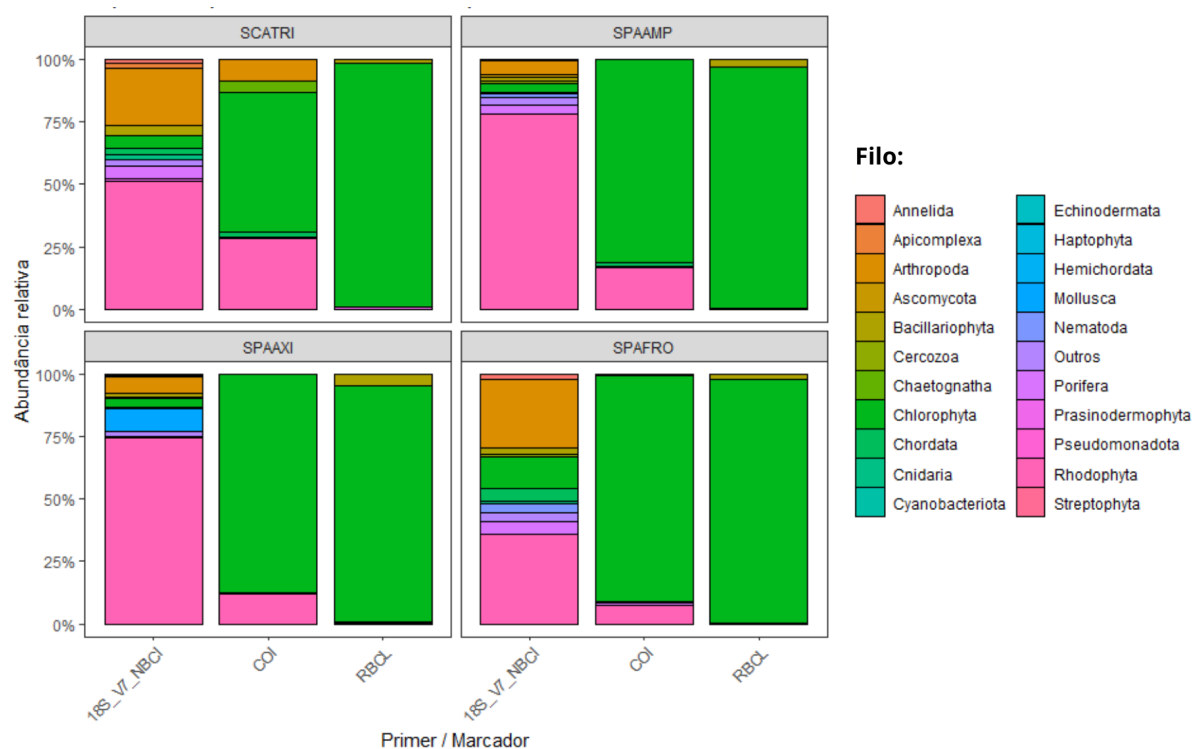


Figura S1. Top 10 filós detectados por metabarcoding do conteúdo estomacal para cada espécie de budião, agrupados por marcador (18S-V7, COI e rbcL). As barras empilhadas representam a abundância relativa dos filós dentro de cada combinação espécie $\times$ marcador, considerando apenas ASVs com atribuição ao nível de filo. As siglas das espécies correspondem a SCATRI = *Scarus trispinosus*, SPAAMP = *Sparisoma amplum*, SPAAXI = *Sparisoma axillare* e SPAFRO = *Sparisoma frondosum*.