



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

CAROLINE CIBELLE CORREIA CLEMENTE

**EFEITO DO AUMENTO DO NÍVEL DO MAR SOBRE A MACROFAUNA DE
AMBIENTE RECIFAL: UMA ABORDAGEM EXPERIMENTAL**

RECIFE

2024

CAROLINE CIBELLE CORREIA CLEMENTE

**EFEITO DO AUMENTO DO NÍVEL DO MAR SOBRE A MACROFAUNA DE
AMBIENTE RECIFAL: UMA ABORDAGEM EXPERIMENTAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Orientador: Prof Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos

RECIFE

2024

Catálogo na Fonte
Bibliotecário: Marcos Antonio Soares da Silva
CRB4/1381

Clemente, Caroline Cibelle Correia

Efeito do aumento do nível do mar sobre a macrofauna de ambiente recifal: uma abordagem experimental. / Caroline Cibelle Correia Clemente. – 2024.

163 f. : il., fig.; tab.

Orientador: Paulo Jorge Parreira dos Santos.

Tese (doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, 2024.

Inclui referências e apêndice.

1. Aumento do nível do mar. 2. Recife de coral. 3. Macrofauna bentônica. 4. Zonação. 5. Translocação. I. Santos, Paulo Jorge Parreira dos (Orient.). II. Título.

CAROLINE CIBELLE CORREIA CLEMENTE

**EFEITO DO AUMENTO DO NÍVEL DO MAR SOBRE A MACROFAUNA DE
AMBIENTE RECIFAL: UMA ABORDAGEM EXPERIMENTAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Aprovada em: 21 de fevereiro de 2024

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos - Presidente
Universidade Federal de Pernambuco (PPGBA)

Prof. Dr. André Morgado Esteves - Titular interno
Universidade Federal de Pernambuco (PPGBA)

Prof. Dr. Ulisses dos Santos Pinheiro - Titular interno
Universidade Federal de Pernambuco (PPGBA)

Prof. Dr. José Souto Rosa Filho - Titular externo
Universidade Federal de Pernambuco (PPGO)

Profa. Dra. Taciana Kramer Pinto - Titular externo
Universidade Federal de Alagoas

Profa. Dra. Paula Braga Gomes de Perez - Suplente interno
Universidade Federal de Pernambuco (PPGBA)

Profa. Dra. Cinthya Simone Gomes Santos - Suplente externo
Universidade Federal Fluminense

AGRADECIMENTOS

Agradeço à FACEPE pela bolsa de doutorado, que foi essencial para o meu projeto de pesquisa.

Agradeço principalmente a Deus. “Porque Dele, e por Ele, e para Ele, são todas as coisas” (Rm11:36).

Gostaria de expressar minha sincera gratidão ao meu orientador Paulo Santos por sua orientação valiosa e apoio ao longo deste trabalho. Sua inteligência e sabedoria foram fundamentais para o sucesso deste projeto. Agradeço por sua paciência comigo (kkkkkkk) e incentivo. Estou verdadeiramente grata por ter tido a oportunidade de aprender e crescer sob sua orientação. Obrigada por ser o melhor orientador =)

Queria expressar minha gratidão não apenas pela orientação acadêmica, mas também por desempenhar o papel de “culpido” (cupido + culpado) na minha vida kkkkkk. Se não fosse pelo Paulo, eu não teria conhecido o meu marido. Agradeço por unir nossos caminhos de maneiras inesperadas. Sua influência foi além dos estudos e transcendeu para a minha vida pessoal. Portanto, obrigada por ser o melhor “culpido”. kkkkkk

Quero expressar minha profunda gratidão ao meu marido, Paulo Monteiro, pelo seu apoio constante. Sua presença e encorajamento têm sido luz no meu caminho. Obrigada por ser meu companheiro e maior apoiador. Sou verdadeiramente abençoada por Deus por ter você ao meu lado.

Quero agradecer aos meus pais, Cloves Clemente e Avani Correia, à minha irmã, Laís Regina e meus sobrinhos Lara, Enzo e Davi por serem parte fundamental da minha vida. Cada um de vocês traz alegria e significado ao meu dia a dia. Obrigada pelo apoio constante, pelo amor incondicional e pelos momentos memoráveis que compartilhamos. Vocês fazem toda a diferença, e sou grata a Deus por cada um de vocês.

Aos amigos Catarina Araújo e Edivaldo Jr., quero expressar minha gratidão pelas conversas inspiradoras, risadas, cafés compartilhados e valiosa contribuição acadêmica de cada um de vocês.

Minha mais profunda gratidão à Ray Oliveira por seu empenho, comprometimento e amizade que tornaram as etapas do trabalho mais leve e eficiente. Sua participação foi imprescindível, e sou imensamente grata por contar com alguém tão talentosa e confiável como você.

Agradeço a todos que ajudaram na montagem dos experimentos e à toda equipe Labdin: Prof Paulo Santos, Prof André Esteves, Marina Barroso, Catarina Araújo, Edivaldo Júnior, Ray Oliveira, Nídia Marinho, Michelly Lira, Larissa Bacelar, Bruna Sousa, Patrícia Nere, Rebecka Tertuliano, Ícaro Bernardo, Débora Lucatelli e Nayra Moura.

Gratidão aos especialistas que contribuíram para o aprimoramento taxonômico: Profa Dra. Karla Paresque, Prof Dr. Jesser Fidelis, Prof Dr. André Esteves, Profa Dra. Cinthya Simone, Prof Dr. Wagner Magalhães, Dra. Catarina Araújo, Dra. Débora Lucatelli, Dra. Patrícia Nere, Ms Rayanne Oliveira, Dr. Ricardo Paiva.

Gratidão também à Dra. Ana Paula Valença que me orientou na graduação, me implantou a paixão pelo estudo da macrofauna e foi uma mãe/irmã bentônica. Kkkkk

Agradeço também à banca examinadora desta tese: Prof Dr. Paulo Santos, Prof Dr. André Esteves, Prof Dr. Ulisses Pinheiro, Prof Dr. José Souto, Profa Dra. Taciana Pinto, Profa Dra. Paula Braga e Profa Dra. Cinthya Simone.

ESTRUTURA DA TESE

Esta tese adota uma estrutura composta por artigos, compreendendo uma introdução geral, seguida pelo primeiro, segundo e terceiro capítulos/artigos, conclusão geral e as referências gerais que encerram o trabalho.

O primeiro artigo descreve a zonation vertical em pequena escala da macrofauna bentônica e quantifica os impactos possíveis, incluindo extinções locais, caso ocorra a submersão dos recifes de coral nas próximas décadas. Este capítulo encontra-se publicado no periódico *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (disponível em <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108631>) com o título “Small-scale vertical distribution of macrofauna on a shallow tropical coral reef”.

O segundo artigo consiste na avaliação da estrutura trófica da associação de Polychaeta (Annelida) em recife de coral tropical, discutindo qual o risco do potencial aumento do nível do mar para a cadeia alimentar. Este artigo será submetido para publicação na mesma revista, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, como um dos requisitos para obtenção do título.

O terceiro capítulo avalia o efeito potencial do aumento do nível do mar sobre a macrofauna bentônica de mediolitoral de recife de coral utilizando um experimento de translocação da macrofauna do mediolitoral para o infralitoral. O experimento simula a submersão contínua da comunidade bentônica de mediolitoral permitindo representar as consequências de um cenário de afogamento do recife. Este capítulo deverá ser submetido ao periódico *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.

RESUMO

O aquecimento climático global está causando um aumento evidente no nível do mar, resultando na submersão gradual de áreas costeiras. Isso leva à compressão costeira e redução das vastas extensões de mediolitoral (entremarés), representando uma ameaça significativa para comunidades de mediolitoral nos ecossistemas de recifes de coral, cujo crescimento vertical pode não acompanhar o ritmo acelerado do aumento do nível do mar. Em estreita ligação com esse ecossistema, encontramos comunidades crípticas da macrofauna bentônica, incluindo crustáceos, moluscos, equinodermos, peixes, poliquetas e outros vermes. Deve ser destacado aqui que existe uma grande lacuna no conhecimento, principalmente em relação à taxonomia básica e ecologia, para a grande maioria das espécies que habitam os recifes de corais. O objetivo deste estudo foi investigar experimentalmente como a macrofauna bentônica responde ao possível impacto do aumento do nível do mar em ambientes recifais. Foram conduzidos dois experimentos *in situ*: o primeiro com um desenho amostral visando avaliar a zonação vertical em pequena escala (centímetros) da macrofauna bentônica, e o segundo envolvendo a translocação da macrofauna do mediolitoral para o infralitoral, simulando a submersão contínua e representando um cenário de afogamento do recife. Os experimentos foram realizados em um recife costeiro na Praia de Serrambi, litoral Sul de Pernambuco, Brasil, utilizando Unidades de Substrato Artificial (UAS) para simular tufos de algas naturais, um micro-habitat predominante no ecossistema recifal. Foram identificadas diferenças significativas na estrutura da comunidade, mesmo em intervalos tão reduzidos quanto alguns décimos de metros (10 a 20 cm). O mediolitoral exibiu maior heterogeneidade na estrutura da comunidade em comparação com o infralitoral raso, além de maior diversidade trófica de Polychaeta, sugerindo uma maior diversidade de microhabitats e elevada suscetibilidade aos impactos decorrentes do aumento do nível do mar. Os dados indicam que cerca de 15% da macrofauna bentônica enfrentará impactos significativos, incluindo extinções locais, caso ocorra a submersão dos recifes nas próximas décadas. A translocação da fauna revelou uma tendência notável de maior similaridade na estrutura da comunidade com o ambiente de destino (infralitoral) em comparação com a origem (mediolitoral) após curto prazo de translocação. É confirmada a possibilidade de perda de espécies, uma vez que diversos grupos não suportaram a submersão constante.

Palavras-chave: Aumento do nível do mar, recife de coral, macrofauna bentônica, zonação, translocação.

ABSTRACT

Global climate warming is causing sea levels to rise, resulting in the gradual submergence of coastal areas. This leads to coastal compression and reduction of the vast expanses of intertidal, posing a significant threat to mediolittoral communities in coral reef ecosystems, whose vertical growth may not keep pace with accelerating sea level rise. Closely linked to this ecosystem, we find cryptic communities of benthic macrofauna, including crustaceans, mollusks, echinoderms, fish, polychaetes, and other worms. It should be noted here that there is a significant knowledge gap, particularly concerning basic taxonomy and ecology, for the vast majority of species inhabiting coral reefs. The aim of this study was to experimentally investigate how benthic macrofauna responds to the potential impact of rising sea levels in reef environments. Two *in situ* experiments were conducted: the first with a sampling design to assess small-scale (centimeter-level) vertical zonation of benthic macrofauna, and the second involving the translocation of macrofauna from the intertidal to the subtidal, simulating continuous submersion and representing a reef drowning scenario. The experiments were conducted on a coastal reef in Serrambi Beach, South Coast of Pernambuco, Brazil, using Units of Artificial Substrate (UAS) to simulate clusters of natural algae, a predominant microhabitat in the reef ecosystem. Significant differences in community structure were identified, even at intervals as small as a few tenths of meters (10 to 20 cm). The intertidal zone showed greater heterogeneity in community structure compared to the shallow subtidal zone, along with a greater trophic diversity of Polychaeta, suggesting a greater diversity of microhabitats and greater susceptibility to impacts resulting from sea level rise. The data indicate that approximately 15% of the benthic macrofauna will face significant impacts, including local extinctions, if reef submergence occurs in the coming decades. The translocation of fauna revealed a notable trend of increased similarity in community structure with the destination environment (subtidal) compared to the origin (intertidal) after a short-term translocation. The possibility of species loss is confirmed, as several groups did not withstand constant submersion.

Keywords: Sea level rise, coral reef, benthic macrofauna, zonation, translocation.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

CAPÍTULO 1_ SMALL-SCALE VERTICAL DISTRIBUTION OF MACROFAUNA ON A SHALLOW TROPICAL CORAL REEF

Figure 1. Reef bank in Serrambi, northeastern Brazil. The red marker marks the area where the zonation experiment was installed_____24

Figure 2. Model of a string group with three Artificial Substrate Units (ASU) used in the present study_____25

Figure 3. Zonation Profile, where the experiment was installed. Each point corresponds to one ASU/replicate, the red line corresponds to the average of the replication zone profile_____26

Figure 4. Non-Metric Multidimensional scaling ordination plot (nMDS) (2D Stress: 0.09) of the benthic community at midlittoral, infralittoral and 0.0 m tidal heights_____29

CAPÍTULO 2_ ESTRUTURA TRÓFICA DA ASSOCIAÇÃO DE POLYCHAETA (ANNELIDA) EM RECIFE DE CORAL TROPICAL: IMPLICAÇÕES DO POTENCIAL AUMENTO DO NÍVEL DO MAR NA DINÂMICA DA CADEIA ALIMENTAR

Figura 1. Modelo de um conjunto de corda com três Unidades de Substrato Artificial (UAS)_____73

Figura 2. Perfil de zonação, que o experimento foi instalado. Cada ponto corresponde a uma UAS/réplica (Fonte: Clemente et al., 2024) _____76

Figura 3. Abundância média, dados transformados em Log (x+1), das guildas tróficas dos poliquetas distribuídos num perfil de zonação em pequena escala (variação indica intervalo de confiança de 95%). SR-He-mic (herbívoro comedor de microbentos de superfície), SR-De (Superfície-Alimentador de depósito), SR-Om-mic (Superfície-Omnívora-Microfauna bentônica), Ep-Su (Suspensívoro/filtrador), SS-De

(Subsuperfície- Alimentador de depósito), SS-Pr-mei (Subsuperfície-Predador-Meiofauna bentônica), SS-Pr-mac (Subsuperfície - Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mac (Superfície- Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mei (Superfície-Predador-Meiofauna), SR-Sc-mac (Superfície- Necrófago - Meiofauna bentônica), SR-Dt (comedor de detritos)_____78

Figura 4. Valores médios e intervalo de confiança (IC95%) dos atributos da comunidade S - Riqueza, J - equitabilidade dos tratamentos e H' - Diversidade de Shannon-Wiener nas diferentes alturas de maré_____80

Figura 5. Gráfico de Ordenação por Escalonamento Multidimensional não métrico (nMDS) da estrutura organizacional das guildas de poliquetas nas diferentes alturas da maré_____81

CAPÍTULO 3_EFEITO POTENCIAL DO AUMENTO DO NÍVEL DO MAR SOBRE A MACROFAUNA BENTÔNICA DE MEDIOLITORAL DE RECIFE DE CORAL: UM ESTUDO EXPERIMENTAL

Figura 1. Bancada de recifes em Serrambi, Nordeste do Brasil. O marcador azul representa o ponto onde o experimento de zonação foi instalado_____117

Figura 2. Abundância média (em raiz quadrada) dos grupos, a) Polychaeta e Crustacea, b) Mollusca e c) Outros Grupos distribuídos entre os níveis do tratamento. (T1 M+40 - Tempo 1 Medio+40; CTRL M+40 – Controle Medio+40; TRANS M+40 – Translocação Medio+40; T1 M+20 – Temp1 Medio +20; CTRL M+20 – Controle Medio+20; TRANS M+20 – Translocação Medio+20; T1 I-20 -Tempo1 Infra-20; e CTRL I-20 – Controle infra-20) (variação indica intervalo de confiança de 95%)_____122

Figura 3. Ordenação por Escalonamento Multidimensional (MDS) da associação macrobêntica nos tratamentos_____124

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1_ SMALL-SCALE VERTICAL DISTRIBUTION OF MACROFAUNA ON A SHALLOW TROPICAL CORAL REEF

Table 1. PERMANOVA results for community abundance by factor and interaction between factors. P values in bold indicate significant differences. Results of vertical spatial differences in the first session (factors: level and position) and horizontal spatial differences in the second session (co-factor: meso-level and factor: position)._____30

Table 2. Paired comparisons of the benthic community between consecutive tidal heights, with dissimilarity values (SIMPER). P(permutation) values, in bold indicate significant differences. _____30

Table 3. Pair-Wise Tests for 'Meso-level x Position' interaction for pairs of levels of factor 'Meso-level' for abundance among all positions. Asterisk (*) corresponds to p(MC) due to low permutation. _____32

Table 4. Permutational ANOVA results for community attributes (S - Richness, H' - Shannon-Wiener Diversity, J' - Pielou Equitability) for factors and interactions among them. P values in bold indicate significant differences. _____32

Table 5. Pair-Wise Tests for 'Meso-level x Position' interaction for pairs of levels of factor 'Meso-level' for richness among all positions. Asterisk (*) corresponds to p(MC) due to low permutation. _____33

Supplementary material

Table A.1. Mean densities (individuals.m⁻²) and standard deviation ($\pm$ SD) of Polychaeta, Crustacea, Nematoda and Other macrobenthic taxa at the studied tidal heights; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m _____46

Table A.2. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of Annelida Polychaeta taxa at the studied tidal heights; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m _____47

Table A.3. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of Crustacea taxa at the studied tidal heights; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m _____ 49

Table A.4. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of the Nematoda taxa at the tidal heights studied; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m _____ 52

Table A.5. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of the Other macrobenthic taxa at the tidal heights studied; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m _____ 53

Table A.6. Similarity percentage analysis (SIMPER) results summarizing the taxa contributing to the observed dissimilarities among the benthic community of successive tidal height pairs. Differences between tidal heights are shown to at least an accumulated 50% level. Av. Abund. = mean abundance, Av. Diss = mean dissimilarity, Diss/SD = ratio of mean contribution divided by standard deviation, Contrib% = percent contribution, Cum. % = cumulative contribution percentagem. _____ 56

Table A.7. Indicator species index (IndVal) analysis showing the potential indicator taxa (%) for each tidal height and it's significance. Bold p-values indicate significant differences. Taxa with index >40% are marked with an asterisk (*). _____ 64

CAPÍTULO 2 ESTRUTURA TRÓFICA DA ASSOCIAÇÃO DE POLYCHAETA (ANNELIDA) EM RECIFE DE CORAL TROPICAL: IMPLICAÇÕES DO POTENCIAL AUMENTO DO NÍVEL DO MAR NA DINÂMICA DA CADEIA ALIMENTAR

Tabela 1. Método de classificação de guilda trófica de Polychaeta (Annelida) (MacDonald et al., 2010) _____ 74

Tabela 2. Porcentagem média da abundância dos grupos tróficos distribuídos nas diferentes alturas de maré; mediolitoral (0.6, 0.5 e 0.2 m), infralitoral (- 0.15, - 0.3 e - 0.4 m) e na altura de maré de 0.0 m. SR-He-mic (herbívoro comedor de microbentos de superfície), SR-De (Superfície-Alimentador de depósito), SR-Om-mic (Superfície-Omnívora-Microfauna bentônica), Ep-Su (Suspensívoro/filtrador), SS-De (Subsuperfície-Alimentador de depósito), SS-Pr-mei (Subsuperfície-Predador-

Meiofauna bentônica), SS-Pr-mac (Subsuperfície - Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mac (Superfície- Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mei (Superfície- Predador-Meiofauna), SR-Sc-mac (Superfície- Necrófago - Meiofauna bentônica), SR-Dt (comedor de detritos)_____79

Tabela 3. Comparações pareadas entre as alturas de maré dos grupos tróficos apresentados pela associação de poliqueta. Os valores em negrito marcam as diferenças significativas. Os valores de “p” marcados com asterisco (*) correspondem aos resultados entre alturas de maré consecutivas_____82

Material suplementar

Tabela S1. Abundância média e desvio padrão ($\pm$ DP) dos táxons de Polychaeta nas alturas de maré estudadas; mediolitoral (0.6, 0.5 e 0.2 m), infralitoral (- 0.15, - 0.3 e - 0.4 m) e na altura de maré de 0.0 m. (Fonte: Clemente et al., 2024)_____98

Tabela S2. Classificação dos táxons de Polychaeta quanto a guildas de tróficas, segundo Macdonald et al. (2010)_____101

Tabela S3. Resultados da análise da percentagem de similaridade (SIMPER) que resumem os grupos tróficos que contribuem para as dissimilaridades observadas entre a guildas de poliqueta nos diferentes pares de alturas de maré. As diferenças entre as alturas de maré são apresentadas pelo menos a um nível acumulado de 50%. Av. Abund. = abundância média, Av. Diss = dissimilaridade média, Diss/SD = rácio da contribuição média dividido pelo desvio padrão, Contrib% = contribuição percentual, Cum. % = percentagem de contribuição acumulada_____104

CAPÍTULO 3_ EFEITO POTENCIAL DO AUMENTO DO NÍVEL DO MAR SOBRE A MACROFAUNA BENTÔNICA DE MEDIOLITORAL DE RECIFE DE CORAL: UM ESTUDO EXPERIMENTAL

Tabela 1. Tratamentos implantados no recife de coral, organizados de acordo com a altura de maré no medio e infralitoral, juntamente com as respectivas siglas correspondentes a cada tratamento_____118

Tabela 2. Dados dos parâmetros ambientais da água no início (Nov/20), tempo 1 (Jan/2020) e término (Mar/20) do experimento_____120

Tabela 3. Comparações pareadas da estrutura da comunidade bentônica entre alturas de maré. Os tratamentos marcados em negrito representam comparações do tratamento translocado com seu local de origem e local de destino. Os valores de $p(\text{perm})$ em negrito, indicam diferenças significativas_____126

Tabela 4. Resultados da análise de Similaridade Percentual (SIMPER) resumindo os táxons que contribuem para as dissimilaridades observadas entre a comunidade bentônica entre pares de tratamento. As diferenças entre as alturas de maré são apresentadas pelo menos a um nível acumulado de 50%. Av. Abund. = abundância média, Av. Diss = dissimilaridade média, Diss/SD = razão da contribuição média dividido pelo desvio padrão, Contrib% = contribuição percentual, Cum. % = percentagem de contribuição acumulada_____127

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL_____	16
2. CAPÍTULO 1 _ SMALL-SCALE VERTICAL DISTRIBUTION OF MACROFAUNA ON A SHALLOW TROPICAL CORAL REEF_____	21
3. CAPÍTULO 2 _ ESTRUTURA TRÓFICA DA ASSOCIAÇÃO DE POLYCHAETA (ANNELIDA) EM RECIFE DE CORAL TROPICAL: IMPLICAÇÕES DO POTENCIAL AUMENTO DO NÍVEL DO MAR NA DINÂMICA DA CADEIA ALIMENTAR_____	68
4. CAPÍTULO 3 _ EFEITO POTENCIAL DO AUMENTO DO NÍVEL DO MAR SOBRE A MACROFAUNA BENTÔNICA DE MEDIOLITORAL DE RECIFE DE CORAL: UM ESTUDO EXPERIMENTAL_____	112
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS_____	148
REFERÊNCIAS_____	148
APÊNDICE A _ SMALL-SCALE VERTICAL DISTRIBUTION OF MACROFAUNA ON A SHALLOW TROPICAL CORAL REEF _____	153

1. INTRODUÇÃO GERAL

O aumento do nível global do mar (SLR) é impulsionado principalmente pela expansão térmica dos oceanos e pelo derretimento das geleiras terrestres, fenômeno agravado pela aceleração nas mudanças climáticas causadas pela ação humana. A realidade do aquecimento climático é evidente, manifestando-se por meio de um desequilíbrio radiativo global na atmosfera, estimado em cerca de 1 Wm^{-2} (um Watt por metro quadrado), predominantemente atribuído aos gases de efeito estufa, como o gás carbônico (Solomon et al., 2007). Aproximadamente 80% da energia resultante desse desequilíbrio é absorvida pelos oceanos, os quais apresentam uma notável capacidade térmica em comparação com a terra e a atmosfera (Levitus et al., 2005). Assim, o aquecimento dos oceanos surge como um fator significativo para o aumento do nível do mar. Em casos de emissões de carbono mais elevadas, existe a possibilidade de o aumento no século XXI se aproximar ou até mesmo ultrapassar 2 metros, especialmente se houver uma instabilidade precoce na camada de gelo da Antártida (Kopp et al., 2017; Wong et al., 2017).

As áreas costeiras concentram mais de um terço da população humana e mais de 10% em zonas de baixa elevação (Reimann et al., 2023). Estas áreas enfrentam de forma intensa as consequências dramáticas do SLR e suas interações sinérgicas, que englobam inundações e erosão das costas baixas, intrusão de água salgada em estuários e aquíferos (Klein e Nicholls, 1999), além de forçar organismos da fauna bentônica entremarés/mediolitoral a se deslocarem verticalmente para acompanhar a elevação das águas em diferentes substratos (Fujii e Raffaelli, 2008). Conforme o nível do mar se eleva, as áreas costeiras tendem a ser gradualmente submersas, resultando na redução de extensas áreas de mediolitoral, fenômeno conhecido como compressão costeira (Doody, 2004); podendo desencadear impactos significativos nos ecossistemas marinhos, na biodiversidade, na proteção costeira contra tempestades e na qualidade de vida das comunidades locais.

Marengo et al. (2007) apontaram Pernambuco como um dos estados brasileiros mais afetados pelo aumento do nível do mar, no momento atual e potencialmente. Recife, a capital do estado de Pernambuco, destaca-se com sua histórica ocupação inadequada da linha de costa. Harari et al. (2008) examinaram o aumento do nível do mar na cidade do

Recife, constatando um acréscimo de 0,24 m entre 1946 e 1988, atribuído principalmente a uma taxa média de elevação do nível do mar de aproximadamente 5,6 mm/ano. Para a Região Metropolitana do Recife, Costa et al. (2010) sugerem que um aumento de 0,5 m no nível do mar poderia inundar uma área estimada de 25,38 km², enquanto 1 m poderia resultar em uma área de 33,71 km² inundada. Eles também observam que 81,8% das construções urbanas ao longo da costa do Recife, situadas a menos de 30 m da linha costeira e a uma altitude de até 5 m abaixo do nível do solo, seriam severamente impactadas pelas mudanças no nível do mar.

Os ecossistemas de recifes de corais encontrados em águas pouco profundas nos trópicos e subtropicais, são reconhecidos como "defesas costeiras biogênicas" (Koch et al., 2009; Arkema et al., 2013). Pois desempenham um papel crucial na proteção costeira, reduzindo, em média, 97% a energia das ondas (Ferrario et al., 2014). Apesar da sua importância ecológica e econômica, esses ecossistemas enfrentam ameaças significativas. Além dos estresses naturais associados às mudanças climáticas globais, como aumento da temperatura, acidificação da água e elevação do nível do mar (Harley et al., 2006; Anthony et al., 2011; Van Woesik et al., 2015; Sarmiento et al., 2017; Araújo-Silva et al., 2022), esse ecossistema sofre impactos adicionais resultantes de atividades humanas (Hughes et al., 2003) devido ao desenvolvimento desordenado na zona costeira; que incluem pesca predatória, eutrofização, poluição proveniente de atividades agrícolas e industriais, turismo desordenado, acúmulo de resíduos plásticos, obras de engenharia e exploração de combustíveis fósseis (Leão e Kikuchi, 2005; Defeo et al., 2009; Leão et al., 2016).

A combinação das mudanças climáticas globais e dos fatores de estresse antropogênicos configura uma ameaça significativa à capacidade de crescimento dos recifes de coral, impactando diretamente as comunidades costeiras que deles dependem (Graham et al., 2015; Perry et al., 2018). A previsão de um aumento na profundidade relativa da água é notável principalmente em regiões onde as taxas de crescimento vertical dos recifes de coral não conseguem acompanhar o ritmo do SLR. As estimativas da taxa de crescimento vertical dos recifes variam de 0,84 a 4,0 mm ano⁻¹ (Perry et al., 2012). A equação da taxa de crescimento do recife junto com as inúmeras perturbações de cunho local, global, degradação física e biológica e mortalidade dos corais, com frequência, resultam num saldo negativo, promovendo a redução do nível da superfície recifal

(Sheppard et al., 2005; Alvarez-Filip et al., 2009). A hipótese da submersão relativa dos recifes e o crescente risco para as comunidades costeiras tem sido amplamente reconhecidos (Perry et al., 2018), e evidenciados pelos atuais cenários de projeção do aumento do nível do mar, os quais variam de 0,20 - 0,29 m até 2050 ou 0,63 - 1,01 m até 2100 (IPCC, 2023). Estes cenários estão intimamente relacionados a declínios na abundância e produtividade global de corais formadores de recifes tropicais, impactando diretamente o potencial de crescimento vertical dos recifes (Perry et al., 2013; Cornwall et al., 2021).

Nos recifes de coral, uma das principais fontes de produtividade primária provém do fital, um micro-habitat dominante constituído por turfos de algas, que geralmente cobrem entre 30% e 80% da área total da superfície do recife (Maida e Ferreira, 1997; Fabricius e De'ath, 2001; Hoey e Bellwood, 2010). Em estreita associação com esse habitat, encontramos as comunidades crípticas da macrofauna. Esta criptofauna móvel, parte significativa do criptobentos dos recifes de coral, revela-se duas vezes mais diversa do que os táxons sésseis (Enochs, 2012; Carvalho et al., 2019), compreendendo uma ampla gama de pequenos crustáceos, moluscos, equinodermos, peixes, poliquetas e outros vermes (Glynn e Enochs, 2011; Cortes et al., 2017), abrangendo todas as guildas tróficas (Sorokin, 1995) e constituindo uma comunidade complexa que sustenta os processos ecológicos nos ecossistemas locais e em larga escala (Glynn e Enochs, 2011). As contribuições do fital são diversas, incluindo a reciclagem de nutrientes e detritos, o pastoreio por herbívoros e a trofodinâmica tanto de predador como de presas (Klumpp et al., 1988; Reaka, 1985; Rothans e Miller, 1991; Brandl et al., 2018).

Em estudos experimentais, Unidades de Substrato Artificial (UAS) têm sido amplamente utilizadas para mimetizar o fital, pois são rapidamente colonizadas por uma ampla diversidade e grande número de invertebrados móveis entre marés, incluindo juvenis (Matias, 2013). Também permitem a redução da variação na estrutura da comunidade e diversidade causada pela heterogeneidade estrutural do substrato, possibilitam a representação da comunidade nativa com amostras padronizadas (Kelaher, 2003; Bishop 2005; Costa et al., 2016; Barroso et al., 2018). As UAS têm sido largamente utilizadas em experimentos de manipulação que visam avaliar os efeitos das mudanças climáticas nas comunidades bênticas (Cigliano et al. 2010; Hale et al. 2011; Christen et al. 2013; Sarmiento et al., 2015; 2017; Araújo-Silva et al., 2022).

O pouco conhecimento sobre a vasta maioria das espécies que habita os recifes de corais é evidente, principalmente no que se refere à sua taxonomia básica e ecologia. Este déficit ocorre, em grande parte, do fato de que muitos desses táxons são compostos por organismos pequenos, crípticos e, conseqüentemente, considerados relativamente "raros". Somado a isso, a compreensão sobre a disponibilidade de micro-habitats nos recifes para esses organismos continua limitado (Reaka-Kudla, 2005).

Mesmo após 250 anos de classificação taxonômica e o registro de mais de 1,2 milhões de espécies em uma base de dados central, verifica-se que aproximadamente 86% das espécies existentes na Terra e 91% das espécies no oceano ainda aguardam descrição (Mora et al., 2011). No entanto, a crescente população humana e a sobre-exploração dos recursos biológicos têm intensificado a degradação ambiental. Essa realidade culminou no acentuado declínio e extinção de um considerável número de espécies, mesmo ainda não descritas, comprometendo significativamente os serviços ecossistêmicos essenciais para o equilíbrio do planeta (Shivanna, 2020). Esse cenário tem sido frequentemente reconhecido na literatura científica e popular como a "sexta extinção" (Barnofsky et al., 2011; Kolbert, 2014; Ceballos et al., 2017). O termo destaca a contínua e contemporânea perda da diversidade de espécies, evidenciando a preocupante tendência de declínio que afeta a biodiversidade global.

Considerando o cenário de ameaça de submersão contínua da região de mediolitoral dos recifes de corais costeiros devido ao SLR, estudos em pequena escala vertical são de grande relevância, pois possibilitam a investigação das prováveis conseqüências para a biodiversidade e funções bentônicas do ecossistema. Estudos experimentais de translocação são altamente recomendados para avaliar a plasticidade dos organismos diante das mudanças no habitat, visando a conservação e restauração de espécies e ecossistemas ameaçados. Essa abordagem desempenha um papel crucial na mitigação do risco de extinções locais (Seddon et al., 2014; McEwan et al., 2019; Andres et al., 2022). Nesse contexto, formulamos a hipótese de que existem diferenças no padrão de distribuição vertical, mesmo em pequena escala (centímetros), na comunidade bentônica do mediolitoral e infralitoral raso de recifes de coral, e que o aumento do nível do mar provocará alterações significativas na estrutura dessa comunidade bentônica com prejuízos evidentes para a biodiversidade e funcionamento do ecossistema.

Portanto, o objetivo geral do trabalho foi avaliar experimentalmente a resposta da macrofauna bentônica ao possível impacto causado pelo aumento do nível do mar em ambiente recifal. Os objetivos específicos incluíram a caracterização da macrofauna naturalmente presente nas zonas bentônicas de mediolitoral e infralitoral raso do recife de coral costeiro, em pequena escala (capítulo 1), avaliação estrutura trófica da classe Polychaeta presente nas zonas bentônicas de mediolitoral e infralitoral raso do recife de coral costeiro (capítulo 2), e investigar, através de translocação, possíveis alterações na composição e na estrutura da macrofauna que habita originalmente zonas de mediolitoral quando submetidas ao infralitoral (capítulo 3).

2. CAPÍTULO 1 – SMALL-SCALE VERTICAL DISTRIBUTION OF MACROFAUNA ON A SHALLOW TROPICAL CORAL REEF

Caroline C.C. Clemente^{a,*}, Catarina L. Araújo-Silva^a, Rayanne G.O. Santos^a, Karla Paresque^b, Debora Lucatelli^c, Patrícia F. Neres^a, Jesser F. Souza-Filho^c, Cinthya S.G. Santos^d, André M. Esteves^a, Paulo J.P. Santos^a

ORCID: [0000-0002-1620-4425](https://orcid.org/0000-0002-1620-4425), [0000-0001-8331-9444](https://orcid.org/0000-0001-8331-9444), [0009-0002-0110-7101](https://orcid.org/0009-0002-0110-7101), [0000-0001-9150-3786](https://orcid.org/0000-0001-9150-3786), [0000-0002-2474-4990](https://orcid.org/0000-0002-2474-4990), [0000-0003-1152-4953](https://orcid.org/0000-0003-1152-4953), [0000-0001-5248-2134](https://orcid.org/0000-0001-5248-2134), [0000-0003-2182-0801](https://orcid.org/0000-0003-2182-0801), [0000-0003-0921-2731](https://orcid.org/0000-0003-0921-2731), [0000-0003-4826-362X](https://orcid.org/0000-0003-4826-362X)

^a Federal University of Pernambuco, Department of Zoology, Av. Prof. Moraes Rêgo s/n, Recife, Pernambuco, Brazil

^b Federal University of Alagoas, Av. Lourival Melo Mota, s/n, Maceió, Alagoas, Brazil

^c Federal University of Pernambuco, Department of Oceanography, Av. Arquitetura, s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brazil

^d Federal Fluminense University, Department of Marine Biology, Rua Professor Marcos Waldemar de Freitas Reis, s/n, Campus do Gragoatá, Bloco M, Sala 416, São Domingos, Niterói, Rio de Janeiro, Brazil

* Corresponding author: carolineclemente2@gmail.com

Abstract

Around 15% of small vagile macrofauna could be radically disturbed and even become locally extinct in a scenario of coral reef drowning in the coming decades. Benthic organisms distribute themselves in zones of their preference, regulated by physical and biological factors, at a broad or small scale. Studies on small-scale vertical distribution are expected to grow in terms of relevance due to the likely consequences of potential rises in sea level for ecosystem biodiversity. Due to the scarcity of knowledge on this topic, this study aims to characterize the small-scale vertical distribution and zonation of the macrobenthic community in the midlittoral and shallow infralittoral zones of a coral reef environment. For the first time, we tested the hypothesis that there are important differences in the vertical distribution patterns of macrofauna in the reef environment using Artificial Substrate Units (ASU). Community structure showed significant differences even within a few centimeters. The midlittoral showed greater heterogeneity than the infralittoral, which may be threatened by the rise in mean sea level. In the horizontal plane, differences in community structure were observed, probably due to physical factors such as current flow and wave energy. The paucity of this type of research suggests the need for experimental work aimed at investigating the risks of sea level rise regarding habitat loss, biodiversity, and the modification of macrobenthic communities of coastal reefs.

Keywords: Zonation, Benthic Macrofauna, Nematoda, Artificial Substrate Units, Coral Reefs, Sea Level Rise.

Introduction

Brazilian coral reef ecosystems are located between 0°50'S and 18°00'S, comprising the largest and richest area of reefs in the Southwest Atlantic Ocean (Leão et al., 2003; Ferreira et al., 2013). Brazilian reefs form very diverse ecosystems of great ecological, economic, social, and touristic importance, that support important fishing stocks and contribute to the subsistence of several traditional communities (Ministério do Meio Ambiente/MMA, 2002; De Oliveira, 2003). The reefs off the coast of northeastern Brazil are approximately 600 km long, located offshore and near the coast (Maida and Ferreira, 1997). Despite their great ecological and economic importance, shallow water coral reef communities are subjected to several types of local impacts that are directly related to the development of the coastal zone and anthropic pressure, such as: predatory fishing, eutrophication, pollution due to agricultural and industrial production, disorganized tourism, plastic waste, engineering works, and fossil fuel exploitation (Leão and Kikuchi, 2005; Davenport and Davenport, 2006; Defeo et al., 2009; Leão et al., 2016; Lamb et al., 2018). In addition to these threats, a growing number of studies demonstrate the susceptibility of these communities to global climate change (Harley et al., 2006; Byrne et al., 2010; Ainsworth et al., 2011; Anthony et al., 2011; Hale et al., 2011), including increasing temperatures, water acidification (Brierley and Kingsford, 2009; Sarmiento et al., 2017; Araujo-Silva et al., 2022) and rising sea levels; which will consequently lead to the drowning of coastal coral reefs if the rate of reef growth is lower than the rise in sea level (van Woesik et al., 2015).

The apical region or upper reef platform is exposed during low tide and houses benthic fauna which are characteristic of intertidal zones (Maida and Ferreira, 2003; Ferreira et al., 2006; Correia and Sovierzoski, 2010; Correia 2011). Abiotic factors such as tidal dynamics, wave incidence, temperature, salinity, substrate orientation, air exposure time, and biotic factors such as competition, predation, and recruitment, determine the establishment and distribution of organisms (Coutinho and Zalmon, 2009). In the infralittoral zone, which is a more sheltered environment with less wave action, biological interactions such as competition, predation and herbivory are the main factors responsible for distribution patterns (Stephenson and Stephenson, 1949; Paine, 1966, 1984).

Spatial patterns are important elements in the structure of macrobenthic communities (Sandulli and Pinckney, 1999), and are established mainly due to a combination of physical factors and biological interactions (Snelgrove et al., 2001). The extensive variety of benthic organisms inhabiting marine substrates demonstrate tolerance to different ecological factors, resulting in a natural distribution of organisms in characteristic zones, known as zonation (Becker et al., 2016). Each taxon is more abundant in the zone(s) where conditions favor its survival, and some species have special adaptations for inhabiting a certain zone(s) (Coutinho and Zalmon, 2009). Zonation patterns in benthic communities have been well studied. However, most papers have focused on rocky shore environments (Bennett and Pope, 1960; Oigman-Pszczol et al., 2004; Cooling and Smith, 2015; De Oliveira et al., 2017; Dos Santos et al., 2017), estuaries or beaches (Ysebaert et al., 1998; Dittmann, 2000; Fonseca et al., 2013; Spier et al., 2016; Zapperi et al., 2017). Only a few studies have focused on the zonation of reef communities. The majority have studied the zonation of coral species (Edmunds et al., 2016; Poli et al., 2017; Williams et al., 2018) and

macroalgae (Figueiredo et al., 2012; Degregori et al., 2016), but little is known about the zonation of benthic macrofauna, especially at a small scale (centimeters). The first zonation study, on a larger scale (meters), to report the abundance and diversity of benthic invertebrates in coral reefs, associated with natural algal tufts was conducted by Milne and Griffiths (2014) in South Africa, who observed that invertebrate biodiversity increased with depth and some *taxa* were specific to only one zone. Nevertheless, small-scale studies are important for understanding the relationship between habitat heterogeneity and biodiversity (Hewitt et al., 2005), especially given the threat of coral reef drowning.

Little is known about the microhabitat specialization and habitat availability for these organisms on reefs. Microhabitats that support most of these small macrofauna species on reefs include algal turf. The phytal can cover 30-80% of the surface of reef ecosystems and is also the main source of primary production in reefs (Maida and Ferreira, 1997; Fabricius and De'ath, 2001; Wismer et al., 2009; Hoey and Bellwood, 2010; Goatley and Bellwood, 2011). This microhabitat presents extensive structural complexity, hosting a rich benthic fauna (Hall and Bell, 1993; Littler and Littler, 1994; Milne and Griffiths, 2014).

Benthic macrofauna are widely known as bioindicators due to their high sensitivity to environmental changes and their short life cycle; changes in ecosystem conditions provide a rapid response from these organisms (Warwick and Clarke, 1998; Elliott and Quintino, 2007). Although the knowledge on marine invertebrate life cycles is scant, preventing broad generalizations especially for tropical environments, there is a high correlation between size and life-history traits (Giangrande et al., 1994). Small-sized species generally present early maturity, continuous reproduction, short life spans and are often brooding species. This implies that for the majority of macrobenthic species (mainly small crustaceans and polychaetes) inhabiting coralline turf, algae lateral movement is the main colonization process. Colonization in artificial substrates is clearly ruled by periphytic coating and occurs rapidly after one to several weeks (Edgar, 1991; Braccia et al., 2014). This enables the use of Artificial Substrate Units (ASU) *in situ* experiments, as they mimic natural algal turfs, allow for a reduction in the variation in community structure and diversity caused by the structural heterogeneity of the physical/natural substrate, enabling the representation of native communities with standardized samples in a short-term (Kelaher, 2003; Mirto and Danovaro, 2004; Bishop, 2005; De Gobin and Warwick, 2006; Rule and Smith, 2007; Costa et al., 2016; Barroso et al., 2018; Baring et al., 2019).

Small scale vertical distribution studies are clearly highly relevant, considering the likely consequences of a potential rise in sea level for ecosystem biodiversity. Thus, this study aims to characterize the small-scale vertical distribution of the vagile small macrofauna community in the midlittoral and shallow infralittoral zones of a coral reef environment through the use Artificial Substrate Units (ASU) for the first time in zonation studies. The hypothesis that there are important differences in the vertical distribution pattern of macrofauna in the reef environment, even at small scales (centimeters), was tested.

Methodology

Study area

The experiment was installed on December 23 2018, and ended on January 24 2019, on the back reef of Serrambi Beach ($8^{\circ}33'32''\text{S}$ $35^{\circ}00'16''\text{W}$), southern coast of the state of Pernambuco, northeastern Brazil (Figure 1). The beach is protected by coral reef formations (about 4.5 km long and a maximum width of 1 km) and is in good condition (Pereira and Accioly, 1998; Jales et al., 2012; CPRH, 2013). The choice to place samples in a relatively protected reef area (but not in an inner area facing the beach) was made in order to restrict wave action while maintaining the representativeness of the reef environment.

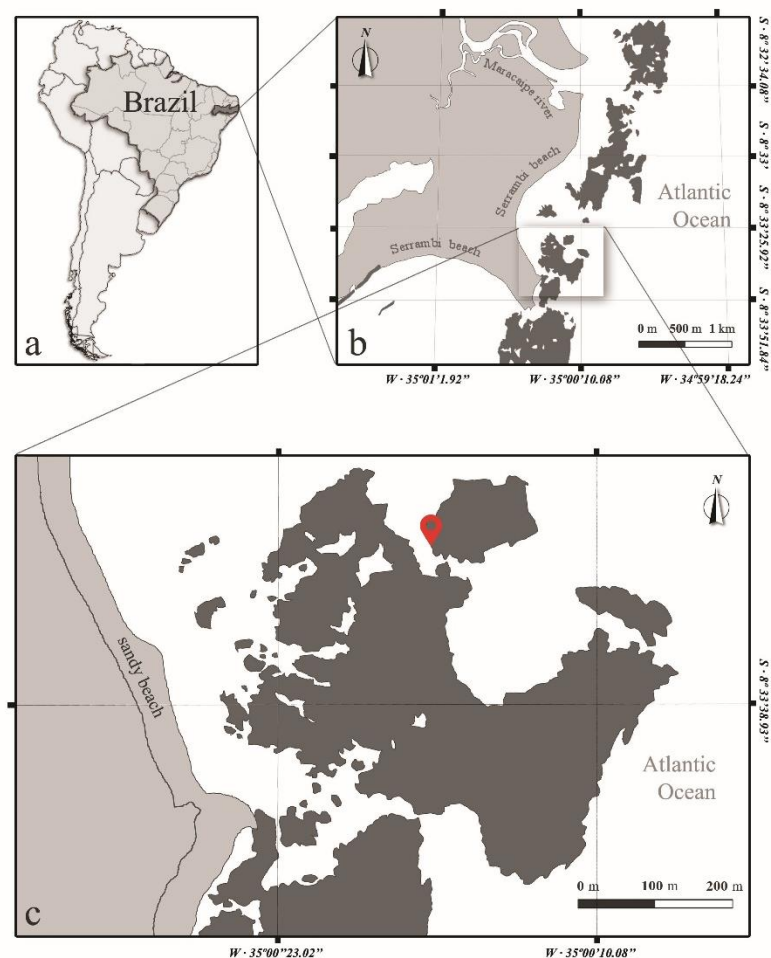


Figure 1. Reef bank in Serrambi, northeastern Brazil. The red marker marks the area where the zonation experiment was installed.

Field methodology and experimental design

To characterize the macrofauna, Artificial Substrate Units (ASU) of the synthetic turf type (non-toxic 10 mm high polyethylene strip, with a density of 84 strip/cm² and high durability), were used, 10 x 10 cm in size, fixed to braided polyester ropes (10 mm) with the support of nylon thread. Sets of three

ASUs were assembled per rope, ensuring a minimum distance of 10 cm from one ASU to another (Figure 2).

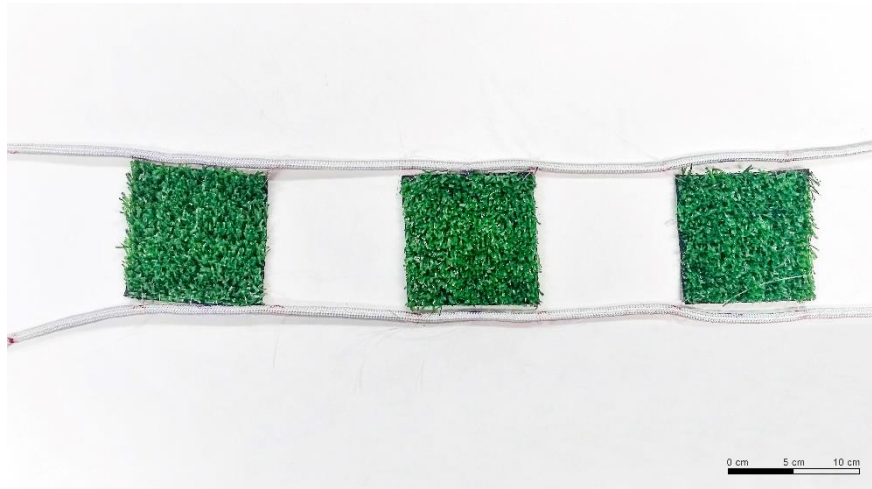


Figure 2. Model of a string group with three Artificial Substrate Units (ASU) used in the present study.

Seven levels, based on differences in tidal height, were determined. Initially, distances of approximately 20 cm of vertical variation between levels were designed. Due to the complex three-dimensional structure of the coral reef that determines the distribution of the areas of fragment accumulation, some of the ASUs' ropes were not installed at the tidal height initially proposed in the experimental design. Ropes were attached to the reef, enabling lateral colonization, at three tidal heights in the shallow infralittoral (levels: - 0.15, - 0.3 and - 0.4 m), at tidal height 0.0 m and three tidal heights on the midlittoral (levels: 0.2, 0.5 and 0.6 m). The points where these ropes were installed were determined, replica by replica, using a hose level (accuracy of 0.01 m) after establishing a fixed reference point (0.0 m), to plot a zonation profile (Figure 3). Considering the complexity of the study area, each rope was registered as being located in one of three differently exposed sub-areas, named South (S), Center (C) and North (N). Despite the rather protected placement of the chosen site, the predominant southeastern winds were observed, determined a decreasing wave and current energy from south to north.

All seven levels received two groups of ropes. Therefore, six ASUs were installed at each level; totaling 42 ASU/replications in the experiment. The groups of strings containing the ASUs were attached to the coral reef bench, both horizontally and parallel to the water surface line. After 30 days, all ASUs were collected, placed in previously labeled plastic bags, and fixed in 4% saline formalin. To characterize the abiotic parameters of the area, the main environmental variables of seawater (temperature, salinity, oxidation potential, and dissolved oxygen) were measured at the beginning and the end of the experiment.

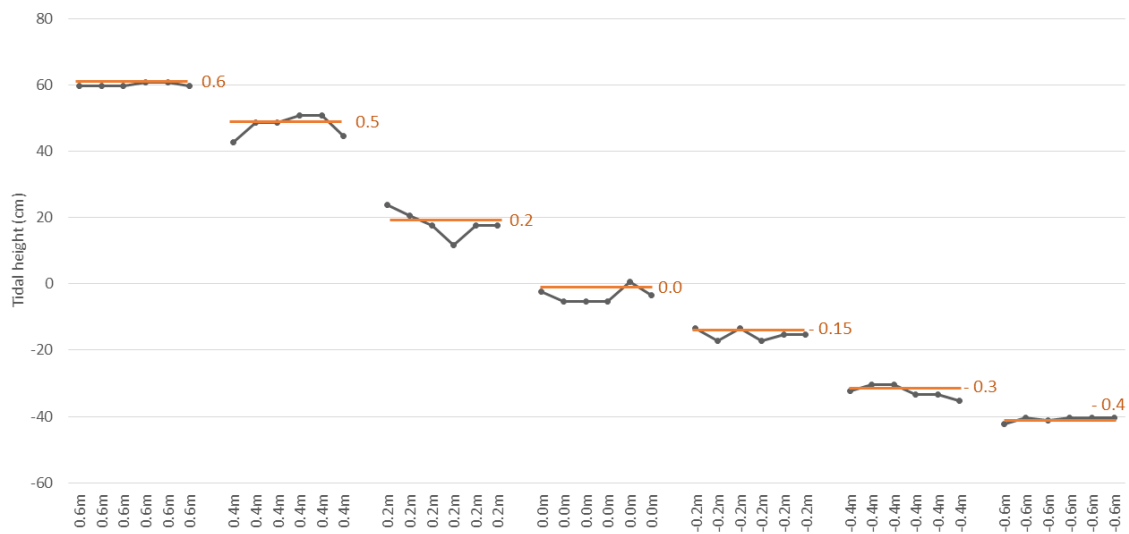


Figure 3. Zonation Profile, where the experiment was installed. Each point corresponds to one ASU/replicate, the red line corresponds to the average of the replication zone profile.

Laboratory methodology

The small vagile colonizing macrofauna of the ASU were extracted by washing the substrate under tap water over a 0.3 mm mesh sieve. Animals were placed in appropriately identified plastic pots and preserved in 70% ethyl alcohol. The organisms present in each ASU/replicate were sorted under the stereomicroscope and classified into major zoological groups. Finally, taxonomic refinement to the lowest possible level was performed with the support of taxonomy specialists.

Statistical analysis

Community structure was assessed by multivariate and univariate analyses using the PRIMER v.6+PERMANOVA and PAST 12.4 software.

In order to assess the zonation of the benthic fauna, the abundance data were transformed to $\text{Log}(x+1)$, then a similarity matrix was generated using Bray-Curtis similarity. Two factors were considered: tidal height with seven levels (0.6, 0.5, 0.2, 0.0, -0.15, -0.3, -0.4 m) and position, with three levels (South, Center, North). The nMDS routine, non-Metric Multidimensional Scaling, was run to graphically demonstrate the pattern of dispersion and similarity among the replicate samples. A Multivariate Analysis of Dispersion (PERMDISP) was calculated to demonstrate the significance of the average distance of the sample points from the midpoint of each group (centroid). The Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was applied to test for significant changes in community structure. *A posteriori*

t-test was applied for the "level" factor, then a Percentage Similarity Analysis (SIMPER) was run to determine which *taxa* contributed most to the mean difference between tidal heights. The IndVal routine (Indicator species analysis - Past software) was applied to identify the indicator species for each tidal level/height, considering the index and p(raw) values. Species were considered indicators when IndVal coefficients were significant and ≥ 40 (Kubosova et al. 2010).

To assess whether there were spatial differences in the horizontal plane, i.e., whether the vertical structure of the community varies as a function of position (North, Central, South), the co-factor "Meso-level", was added to circumvent the heterogeneous distribution of replicates among positions (N, C, S), at the tidal heights studied. The Meso-level co-factor was composed of three levels (the zones: Mid, characterized by the upper intertidal/midlittoral as 0.6 and 0.5 m; Zero, comprising the intertidal heights 0.2 m, 0.0 m and - 0.15 m; and Infra, composed of the infralittoral heights - 0.3 and - 0.4 m). The PERMANOVA was applied to test for significant changes in community structure due to position. Pairwise tests for 'Meso-level x Position' interaction were performed for pairs of 'Meso-level' factor levels.

The community attributes [Richness, Shannon-Wiener Diversity (loge) and Evenness] were evaluated statistically (without transformation), from a similarity matrix generated using Euclidean Distance. A permutational analysis of variance (Permutational ANOVA) was then applied to test for significant changes in community attributes. When significant, an *a posteriori* test was applied.

When permutational unique values were low, Monte Carlo P-values were used instead of permutational P-values. All analyses were performed using PRIMER 6 and PERMANOVA+ according to the methods described by Clarke and Warwick (1994) and Anderson (2004, 2005). The statistical significance for all analyses was 5%. When discussing the results, beyond significant p-values, evidence-based language was adopted (Muff et al., 2021).

Results

Water parameters

When the experiment was installed, the average water temperature was 28.8 °C, the dissolved oxygen presented values of 8.7 mg/l, salinity 41 PSU (Practical Salinity Unit), oxiredution potential 24 mV and a basic pH of 8.1. At the end of the experiment when all the ASUs were collected, the water temperature was 31 °C, dissolved oxygen was 6.2 mg/l and salinity was 38 PSU. Due to equipment problems, pH and oxidation potential values were not recorded.

Benthic macrofauna

Biodiversity, density and abundance patterns

In the total number of replicates analyzed, 70,716 individuals and 228 *taxa* can be identified. Of these, 34,754 individuals are Crustacea, 26,324 Polychaeta, 1,538 Nematoda and 8,100 individuals represented "other *taxa*", with lower abundances. There is a tendency for the groups to show lower

abundances/density in the midlittoral (minimum average of 37,233 ind.m⁻² at tidal height 0.6 m), increasing gradually towards the infralittoral (maximum average value of 344,050 ind.m⁻² at tidal height -0.4 m) (Supplementary Table A.1). Of the taxonomic groups, only the Crustacea shows greater abundance/density at tidal heights of 0.2, -0.15 and 0.0 m, respectively.

The Polychaeta are distributed across 23 families. The family Syllidae has the greatest richness, with 11 *taxa*, followed by Spionidae with 10, Terebellidae with eight, and Nereididae with seven (Supplementary Table A.2). Most *taxa* show lower abundances in the midlittoral tidal levels/heights (0.6, 0.5, 0.2 m). *Ceratonereis* sp., *Malacoceros* sp., *Eumida* spp., *Exogone* spp., *Exogoninae* spp., *Megasyllis* spp., *Opistosyllis* spp., *Sphaerosyllis* spp. and *Syllis* spp. show higher overall abundances. The taxon *Raricirrus* sp. (family Cirratulidae) show abrupt increases at - 0.3 and - 0.4 m. Differing from most *taxa*, the species *Neanthes ceciliae* Steiner and Santos, 2004, shows a higher abundance in the midlittoral (0.6 m) and *Perinereis* sp. is only recorded in the midlittoral (0.6 and 0.5 m) and at the tidal height 0.0 m. *Malacoceros* sp. and *Syllis* spp. show a gradual increase in abundance up to the 0.0 m level, followed by a small decrease in the infralittoral. The low abundances of many *taxa* make it difficult to determine clear distribution patterns. Among the Crustacea, the Amphipoda *Bemlos* sp. show an increase in abundance with increasing depth, a pattern common to most Crustacea. Conversely, the Tanaidacea *Chondrochelia aff. dubia* is most abundant at the tidal height 0.6 m, decreasing progressively with increasing depth; and the Amphipoda *Ampithoe* sp. 1, *Hyale* sp., *Gammaropsis* sp. 1, *Quadrimaera* sp. 3, the Isopoda *Carpas* sp. 1 and juvenile Crustacea (juv) are more abundant at tide height 0.2 m (Supplementary Table A.3).

For Nematoda (Supplementary Table A.4), *Calyptronema* sp. presents a high abundance, but without a clear pattern. *Prooncholaimus* sp. and *Symplocostoma* sp. also present high abundances, increasing with depth like most of the other Nematoda species. On the contrary, *Enoplus* sp. and *Eurystomina* sp. present higher abundances in the midlittoral, decreasing with increasing depth. In "Other *taxa*", the Mollusca taxon *Caecum* sp. 1 is the most abundant (Supplementary Table A.5). The distributions of Chironomidae and Bivalvia do not present a defined pattern. Ophiuroidae, Polyplacophora, Pycnogonida and Sipunculidae tend to increase with depth. *Caecum* sp. 1, sp. 2, sp. 3 and sp. 5 also show a tendency of higher abundances with increasing depth, however, they are also highly abundant at the 0.6 m level in the midlittoral. Contrary to most *taxa*, the Mollusca Patellogastropoda shows a decrease in abundance with increasing depth.

Uni- and multivariate analyses

Small-scale vertical zonation

The nMDS ordination show a gradation in community structure along the midlittoral and shallow infralittoral area (Figure 4). Zonation due to air exposure is most evident along the horizontal axis, where the most exposed levels during low tide (0.6 and 0.5) are clearly separated from the lower levels. In addition to the distance between most replicas at 0.6 and 0.5 m, despite the small difference in depth (only 0.1 m),

the vertical axis of the ordination also shows a clear tidal height gradient from 0.2 m to - 0.4 m. The nMDS further reveals that there is greater variability in the midlittoral replicates; and greater homogeneity among the shallow infralittoral tidal height replicates. This result is supported by the dispersion analysis, PERMDISP, which detects heterogeneity in the dispersion of replicates relative to the midpoint of each tidal height ($F_{(6,35)} = 12.519$; $p < 0.01$). The greatest heterogeneity is observed at heights 0.6 and 0.5 m (24.7 and 30.6, respectively). While 0.2, 0.0, - 0.15, - 0.3, and - 0.4 m show lower dispersion and greater similarity to each other (20.4; 22.3; 21.6; 19.2; 21.7, respectively).

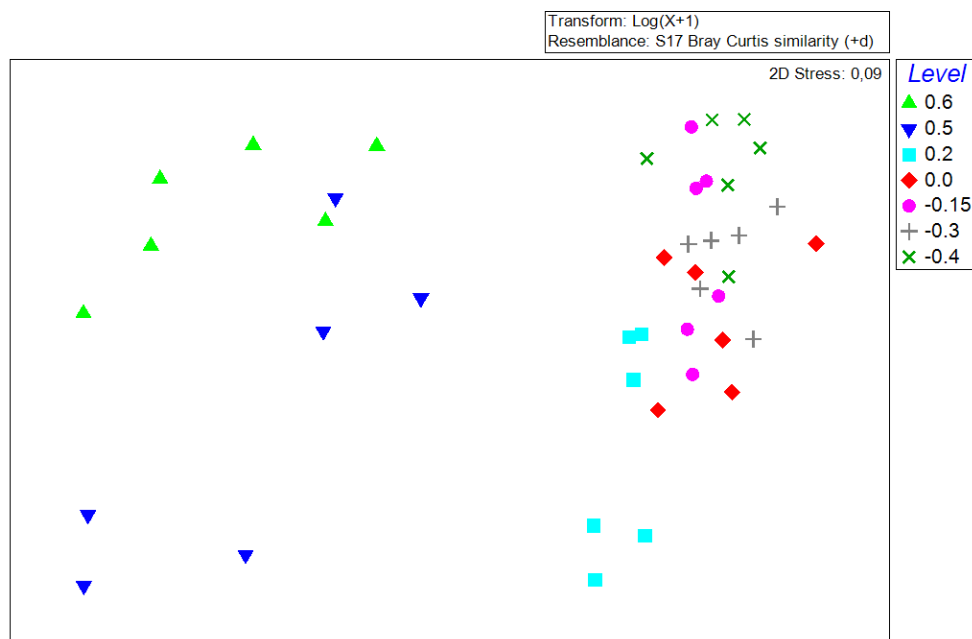


Figure 4. Non-Metric Multidimensional scaling ordination plot (nMDS) (2D Stress: 0.09) of the benthic community at midlittoral, infralittoral and 0.0 m tidal heights.

The PERMANOVA results (Table 1) reveal very strong evidence that community structure is associated with tidal heights (levels), moderate evidence of position effect and strong evidence of interactions between level and position factors. In the horizontal plane, weak evidence is recorded for the effect of the position of the installed samples and there is very strong evidence that community structure is associated with Meso-levels. The interaction between the co-factor Meso-level and Position show strong evidence of effect.

Table 1. PERMANOVA results for community abundance by factor and interaction between factors. P values in bold indicate significant differences. Results of vertical spatial differences in the first session (factors: level and position) and horizontal spatial differences in the second session (co-factor: meso-level and factor: position).

		df	Pseudo-F	Unique perms	p(perm)
Factors	Level (L)	6	8.2863	9879	0.0001
	Position (P)	2	1.9471	9929	0.0448
	L x P	8	1.6724	9875	0.0125
	Position (P)	2	1.7339	9922	0.0685
	Meso-level (Me)	2	14.747	9918	0.0001
	Me x P	4	2.0296	9899	0.0099

Regarding tidal heights, *a posteriori* tests reveal that benthic macrofauna structure differs significantly in all paired comparisons between consecutive tidal heights, showing strong evidence of effect between levels. Only the most exposed/upper intertidal tidal heights (0.6 and 0.5 m) are observed to show weak evidence of effect (Table 2).

Table 2. Paired comparisons of the benthic community between consecutive tidal heights, with dissimilarity values (SIMPER). P(perm) values, in bold indicate significant differences.

Tidal heights (m)	t	p(perm)	Average dissimilarity
0.6, 0.5	1.3545	0.0673	47.75
0.5, 0.2	1.962	0.0079	55.77
0.2, 0.0	1.5498	0.035	39.39
0.0, - 0.15	1.3699	0.0282	34.41
- 0.15, - 0.3	1.5026	0.0076	32.46
- 0.3, - 0.4	1.2794	0.0406	34.60

The characteristic species responsible for the dissimilarities between the pairs of levels are mainly crustaceans, polychaetes and gastropods (Supplementary Table A.6). Between tidal heights 0.6 and 0.5 m, the main *taxa* are the gastropod *Caecum* sp. 1, which show a high mean abundance at 0.6 m and a sharp decline at 0.5 m; the amphipod *Protohyale* (*P.*) *macroductyla*, which is not recorded at 0.6 m and shows a significant increase in abundance at 0.5 m; while the tanaid *Chondrochelia* *aff. dubia* decreased at 0.5 and the polychaete *Exogoninae* spp. shows an increased abundance at 0.5 m. Between the heights 0.5 and 0.2 m, dissimilarities are mainly marked by the crustaceans *Ampithoe* sp. 1, *Carpas* sp. 1, *Hyale* sp.,

Gammaropsis sp. 1, which increased in abundance at 0.2 m. The last two *taxa* are not recorded at 0.5 m, but show high abundances at 0.2 m. The dissimilarities found between 0.2 and 0.0 m, are mainly caused by the crustacean *Ampithoe* sp. 2 that is not recorded at 0.2 m, and show an increased abundance at 0.0 m. The gastropoda *Caecum* sp. 1 and the crustaceans *Lembos* sp. 1 and *Elasmopus longipropodus*, in addition to Ophiuroidea, shows increased abundances at 0.0 m. While *Gammaropsis* sp. 1, shows a decrease in abundance at 0.0 m.

The differences between tidal heights 0.0 and - 0.15 m, are driven mainly by *Ampithoe* sp. 2, which is recorded to have a high abundance at 0.0 m and shows an abrupt decrease at - 0.15 m. The crustacean *Gammaropsis* sp. 1 continues a decrease in abundance with increasing depth. *Lembos* sp. 1 and *Chondrochelia aff. dubia* show a decrease in abundance at - 0.15 m, while *Erichthonius* sp. 1 shows a discrete increase. Between the heights - 0.15 and - 0.3 m, the Polychaeta *Raricirrus* sp. shows an abrupt increase in abundance at depth - 0.3 m. The average abundance of the crustacean *Gammaropsis* sp. 1 continues to decline, while *Erichthonius* sp. 1 continues to increase with increasing depth and *Quadrimaera* sp. 3 increases. The nematode *Graphonema* sp. decreases in abundance. The dissimilarities between tidal heights - 0.3 and - 0.4 m, are driven by the decrease in abundance of the polychaeta *Raricirrus* sp. at - 0.4 m; the crustaceans *Elasmopus* sp. 1 and *Bemlos* sp. 1 increases in abundance, while *Hyale* sp. and *Quadrimaera* sp. 3 decreases.

The IndVal coefficient reveals 10 significant indicator species/ *taxa* at tidal height 0.6 m (Supplementary Table A.7). However, based on the proposed IndVal scale, only three *taxa* obtain high indicator values (>40%): the morphotypes Turbellaria sp. 30, *Caecum* sp. 4 and the nematode *Enoplus* sp. No *taxa* show high indicator values at the tidal heights 0.5 and - 0.3 m. At the mediolittoral 0.2 m, six crustacean species show high indicator values: *Carpas* sp 1, *Paracerceis* sp. 1, *Ampithoe* sp. 1, *Hyale* sp., *Gammaropsis* sp. 1 and *Quadrimaera* sp. 3. The tidal heights 0.0 and - 0.15 m only show one indicator species each; the polychaete *Pterocirrus* sp. and the nematode *Graphonema* sp., respectively. The tidal height - 0.4 m shows six Polychaeta with high indicator values *Raricirrus* sp., Terebellidae sp 2, *Sphaerodoridium* sp., *Odontosyllis guillermoi* Fukuda and Nogueira, 2006, *Sphaerosyllis* spp.; seven Crustacea, *Pagurapseudes* sp., *Vaunthompsonia cf. cristata*, *Mesanthura* sp. 1, *Cymadusa* sp., *Bemlos* sp. 1, *Elasmopus* sp. 1, *Podocerus* sp. 2; in addition to Turbellaria sp. 6 and sp. 9.

There is very strong evidence of the effect of Position (North, Center, South) on the structure of the benthic community composing the meso-levels (Table 1). The *a posteriori* test (Table 3) for pairs of meso-level co-factor levels show that the northern and center positions show strong evidence of effect across all paired comparisons; while in the southern position, evidence of effect on the community is lower and is observed mainly between Mid x Zero (strong evidence) and between Mid and Infra (moderate evidence). While Zero and Infra show little or no evidence.

Table 3. Pair-Wise Tests for 'Meso-level x Position' interaction for pairs of levels of factor 'Meso-level' for abundance among all positions. Asterisk (*) corresponds to p(MC) due to low permutation.

	North		Center		South	
	T	p	t	P	T	p
Mid x Zero	3.48	0.02	3.10	0.00	2.15	0.01
Mid x Infra	3.18	0.00*	3.16	0.00	2.70	0.03*
Zero x Infra	1.63	0.01	1.59	0.01	1.26	0.16

Among the community attributes, Richness (S) shows very strong evidence of effect between tidal heights, weak evidence for position and strong evidence of an interaction between factors (Meso-level x position). The Pielou index value (J') shows weak evidence of effect between tidal heights and little or no evidence for position and interaction among factors. The Shannon-Wiener diversity index (H') also reveals little or no evidence of the effect of tidal heights, position, and interaction among the factors (Table 4).

Table 4. Permutational ANOVA results for community attributes (S - Richness, H' - Shannon-Wiener Diversity, J' - Pielou Equitability) for factors and interactions among them. P values in bold indicate significant differences.

		df	Pseudo-F	Unique perms	p(perm)
S	Level (L)	6	28.26	9948	0.0001
	Position (P)	2	1.7047	9955	0.2033
	L x P	8	3.3011	9952	0.0101
	Meso-level (Me)	2	44.942	9956	0.0001
	Position (P)	2	0.27296	9956	0.7663
	Me x P	4	2.8534	9946	0.0377
J'	Level (L)	6	2.3297	9946	0.0933
	Position (P)	2	0.73758	9938	0.4796
	L x P	8	0.73985	9940	0.6012
	Meso-level (Me)	2	7.3489	9960	0.0025
	Position (P)	2	0.33764	9947	0.7371
	Me x P	4	1.1879	9949	0.3315
H'	Level (L)	6	0.881	9953	0.4823
	Position (P)	2	1.2113	9959	0.314

L x P	8	0.6957	9955	0.6388
Meso-level (Me)	2	7638E-2	9953	0.9247
Position (P)	2	0.7264	9947	0.5
Me x P	4	0.9164	9952	0.4695

Very strong evidence of effect is observed on community richness by virtue of the Center position between both Mid x Zero and Mid x Infra. At the Northern position, there is strong evidence of effect between these zones. At the Southern position, this evidence is weaker/discrete at Mid x Zero and Zero x Infra; there is only strong evidence of effect among Mid x Infra (Table 5).

Table 5. Pair-Wise Tests for 'Meso-level x Position' interaction for pairs of levels of factor 'Meso-level' for richness among all positions. Asterisk (*) corresponds to p(MC) due to low permutation.

	North		Center		South	
	T	p	t	P	t	p
Mid x Zero	9.0719	0.0188	5.3961	0.0007	1.6491	0.1548
Mid x Infra	6.5765	0.0027*	6.1844	0.0021	4.9719	0.0042*
Zero x Infra	1.6752	0.1431	0.55481	0.6013	1.3393	0.2066

Discussion

The benthic macrofauna showed a clear small-scale zonation pattern in the intertidal/midlittoral zones and in the shallow infralittoral region of coastal coral reefs. Multivariate analyses showed significant results with strong evidence of variation in benthic fauna composition between tidal heights. These results allow us to infer that small variations in tidal height are important in determining the distribution of organisms, as demonstrated at a larger scale for rocky shores (Bennett and Pope, 1960; Oigman-Pszczol et al., 2004; Araújo et al., 2005; Cooling and Smith, 2015). In general, in the present study, the abundance and taxonomic richness of the vagile macrofauna was higher in the infralittoral than in the midlittoral but varied even within these zones at a small vertical scale (variations of approximately 20 cm). The lower diversity of benthic organisms in the midlittoral compared to the infralittoral is related to numerous factors, mainly abiotic (desiccation, tidal level variation, degree of exposure to waves, substrate slope) but also biotic (predation, herbivory, competition), known to influence the distribution of organisms (Moore and Seed 1985; Little and Kitching, 1996). In the midlittoral, the increase in abundance occurred gradually and progressively towards the infralittoral, a pattern also recorded in studies conducted on rocky shores (Thomas, 1985; Boaventura et al., 2002; Good, 2004; Araújo et al., 2005; Milne and Griffiths, 2014).

The benthic community structure varied vertically, at a scale of a few centimeters along almost the entire gradient studied; even between the highest tidal heights, 0.6 and 0.5 m in the midlittoral (with vertical variation of only 10 cm) it was possible to detect weak evidence of an effect of depth variation ($t=1.35$; $p=0.06$) on benthic community structure. Very strong effects were recorded between subsequent tidal heights of the midlittoral, confirming that even at a scale of a few centimeters, important variation in midlittoral community structure can occur, with dissimilarity contrasts reaching more than 56% between levels separated by a few tenths of a meter. While in the infralittoral, these dissimilarities were lower, around 30-35% between nearest/neighboring tide heights. In a study quantifying the diversity and composition of benthic invertebrates, associated with algal turfs, on coral reefs conducted in South Africa by Milne and Griffiths (2014), there was greater variation/heterogeneity between the upper and lower midlittoral and the shallow infralittoral replicates.

The densities attained an average of 168,333 individuals per square meter (varying from 37,233 ind.m⁻² at tidal height 0.6 m to 344,050 ind.m⁻² at tidal height - 0.4 m). These densities are similar or higher compared to densities registered in natural substrate of similar habitats (e.g., Berthelsen et al., 2015; Kelaher et al. 2001; Liuzzi and Gappa, 2008; Milne and Griffiths, 2014; Musco, 2012). The same pattern was observed for richness considering that our study registered 228 *taxa* which is a high value compared to most cited studies (118 *taxa* in Liuzzi and Gappa, 2008; 129 *taxa* in Berthelsen et al., 2015; 147 *taxa* in Kelaher et al., 2001; 314 *taxa* in Milne and Griffiths, 2014). Overall, the density and richness values suggest that the one-month colonization period was very effective in representing the community of small vagile macrofauna at each tidal height sampled.

Contrary to what was observed in this study, in which the density of the benthic fauna increased with increasing depth, in the study carried out by Milne and Griffiths (2014), the total densities showed little pattern related to depth; they did not decrease in the upper midlittoral, despite this zone registering a low number of species. This is probably due to the greater availability of algae habitat at shallower depths, since algae biomass was greatest in the lower mid-littoral, moderate in the upper midlittoral and decreased sharply with depth. The use of ASUs in this study allowed, through substrate standardization, to reduce the variation in community characteristics between replicates (Kelaher, 2003; Rule and Smith, 2007), which proved to be effective for assessing zonation.

The tidal heights studied showed a dominance of crustaceans and polychaetes, a common pattern observed in intertidal regions of rocky fragments/coasts (Morais and Lee, 2014, Motta et al., 2003). Indicator species for each of the tidal heights were always different between different depths; Milne and Griffiths (2014) found that the indicator fauna was almost entirely different for each depth; only 33% of species were indicative/representative at more than one depth. In the results obtained in the present study, the indicator *taxa* of each tidal height were not the most important in the dissimilarity between consecutive tide heights, possibly due to abundance/density. Only in the comparison between tidal heights - 0.3 and - 0.4 m, the main *taxa* responsible for the dissimilarity found were indicator species of the - 0.4 m level, the polychaete *Raricirrus* sp. and the crustaceans *Elasmopus* sp.1 and *Bemlos* sp. 1.

In the horizontal plane, the greater effect of currents and/or greater wave energy, explains the absence of significant differences in community structure between meso-levels Zero and Infra in the South

position; while significant differences were observed in the North and Center positions. Davidson (2005) pointed out that the energy generated by water flow is stronger in the lower midlittoral and shallow infralittoral, and almost absent in the upper midlittoral; directly interfering in community distribution and structure. The differences found in the abundance and richness of fauna between tidal heights (vertical plane) were greater, or had greater evidence of effect, than those observed as a result of position (horizontal plane). Benedetti-Cecchi (2001) also recorded greater vertical variability compared to horizontal variability at small spatial scales (in centimeters), but not at large scales (in kilometers) in a study on the intertidal zonation of algae and sessile invertebrates, mainly Mollusca (family Patellidae and Mytilidae) and Crustacea (Subclass Cirripedia), carried out on a rocky shore in the Mediterranean.

The evident small-scale zonation may have important implications for the potential impact of rising mean sea level on biodiversity. The results presented here highlight the variation in small-scale community structure, especially in the midlittoral. This community, with strong identity and high heterogeneity, could disappear or experience a large decrease in its area of occurrence in the event of the total or partial "drowning" of the reef ecosystem; according to more dramatic IPCC scenario predictions, where the mean sea level will increase by 0.20 - 0.29 m by 2050 or 0.63 - 1.01 m by 2100 (IPCC, 2023). Ruiz-Etcheverry and Saraceno (2020) suggest an average (last 10-15 years) rise of 2.65 mm/year (+0.24) or 2.65 cm in 10 years for the South Atlantic. A rise of 0.4 m could occur in as little as 130 - 150 years. Thus, in a century or so, the present 0.5 m would correspond to the 0.1 m tidal height, while 0.6 m would become the 0.2 m tidal height. This increase would certainly reduce the emerged area of inshore reefs, which have a maximum exposed height of around 1.5 m. For example, using this maximum height on a reef with a width of only 30 m and with a constant slope, the loss of available area at 0.5 m or higher, considering a 0.4 m rise, would be close to 35% (on wider reefs with less slope, the loss of area may be greater). This would have obvious implications for biodiversity loss, since in natural ecosystems, the coexistence of many species depends on environmental complexity (Hewitt et al., 2005; Ricklefs, 2008) and a heterogeneous ecosystem is of great importance for ecological processes (Rosenzweig, 1995; Ellingsen and Gray, 2002; Zajac et al., 2003).

Despite the limited scale, it was observed that about 15% of the fauna could be radically disturbed and could even become locally extinct if the reef drowns, since, of the 228 *taxa* recorded, seven were only present at the highest tidal heights, 0.6 and 0.5 m (*Filancholaimus* sp., Turbellaria sp. 30 and sp. 31, *Timarete punctata*, Nereididae sp. 1, Capitellidae sp. 2, *Sphaerephesia* sp.) and 24 *taxa* showed higher densities at these two levels. Additionally, in the midlittoral, the polychaete Terebellidae sp. 9 and the crustaceans *Ampithoe marcuzzii*, *Ampithoe suapensis* and *Ampithoe* sp. 3 were only unique to the 0.2 m tide height. Therefore, in a scenario where sea level rise corresponds to 0.4 m and the 0.6 m (nowadays) tide height becomes 0.2 m, the most obvious consequences would be a shift in species distribution, where *taxa* would need to migrate vertically, in addition to a reduction in population size due to a decrease in the area of suitable habitat (Harley et al., 2006). The most dramatic consequence would be the local extinction of species that cannot keep up with this vertical displacement and the reduction of habitat caused by sea level rise. To investigate this, future experimental translocation studies are highly recommended, as they are widely used in the study of organism plasticity in the face of habitat changes, with the aim of conserving

and restoring threatened species and ecosystems, helping to mitigate the risk of local extinctions (Seddon et al., 2014, McEwan et al., 2019, Andres et al., 2022).

It is likely that this estimate of biodiversity loss is even higher, as, in the present study, many taxonomic groups were classified as morphospecies, and it is therefore, very likely that there are several new species which may be endemic. As such, more studies are needed in the area of biodiversity description, since basic taxonomy represents one of the largest gaps in knowledge about the vast majority of species inhabiting coral reefs, where most of these *taxa* are small, cryptic and relatively 'rare' organisms (Reaka-Kudla, 2005). Thus, there is an imminent risk of not knowing/describing species that are close to extinction due to the serious threat of rising sea levels and consequent constant submergence of coastal coral reefs.

Conclusion

The effect of tidal variation, to which reefs are subject, makes the length of exposure to air a determining factor in the distribution of benthic organisms. In general, midlittoral samples showed a lower abundance of individuals and were more heterogeneous, which is likely a consequence of the length of exposure to air, while the infralittoral was more homogeneous. The community structure varied by a few tenths of a meter in each of these zones, supporting the hypothesis raised in this study that there are differences in the vertical distribution pattern even at a small scale (centimeters) of the benthic macrofauna in a reef environment. This study is noteworthy for being the first to record the small-scale vertical zonation of vagile benthic macrofauna in the midlittoral zone of coastal reefs and in shallow infralittoral zones. Additionally, the results presented here highlight the risks associated with rising sea levels, pointing out that around 15% of the benthic fauna could be radically disturbed and even become locally extinct in a coastal reef drowning scenario. It is therefore particularly important to understand the heterogeneity of the small-scale distribution of species abundance and diversity.

Acknowledgments

C.C.C. Clemente gratefully acknowledges a FACEPE graduate scholarship and P.J.P.Santos acknowledges research grants, from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). This study was funded in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior—Brazil (CAPES). We thank numerous volunteers/researchers for their help in the field. Finally, we thank Dr. Rebecca Umeed, for the English revision.

Declarations

Funding This study was carried out with the support of CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brazil) - Funding Code 001. Caroline C. C. Clemente thanks to FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco) for the doctoral research grant. Catarina L. Araújo-Silva thanks to CAPES (process n° APQ-0755-1.08/16) and FACEPE (process n° BCT-

0234-1.08/17) for the post-doctoral research grants. Paulo J.P. Santos thanks to CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) (309529/2022-0) for a research grant.

CRedit authorship contribution statement

Caroline C. C. Clemente: Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Investigation, Writing – original draft preparation. **Catarina L. Araújo-Silva:** Investigation, Writing – review & editing. **Rayanne G.O. Santos:** Investigation. **Karla Paresque:** Investigation. **Debora Lucatelli:** Investigation. **Patrícia F. Neres:** Investigation. **Jesser F. Souza-Filho:** Investigation. **Cinthy S. G. Santos:** Investigation. **André M. Esteves:** Investigation. **Paulo J.P. Santos:** Conceptualization, Methodology, Formal analysis, Resources, Writing – review & editing, Supervision, Project administration, Funding acquisition.

References

- Ainsworth, C.H., Samhouri, J.F., Busch, D.S., Cheung, W.W., Dunne, J., Okey, T.A., 2011. Potential impacts of climate change on Northeast Pacific marine foodwebs and fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 68(6), 1217-1229. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr043>
- Anderson, M.J., 2004. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any twofactor ANOVA design) using permutational test. In Department of Statistic, University of Auckland, New Zealand, 11.
- Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. http://img2.timg.co.il/forums/1_124959686.pdf
- Andres, S.E., Powell, J.R., Gregory, D., Offord, C.A., Emery, N.J. 2022. Assessing translocation management techniques through experimental trials: A case study of the endangered shrub *Persoonia hirsuta*. *Restoration Ecology*, 30(7), e13603. <https://doi.org/10.1111/rec.13603>
- Anthony, K.R., Maynard, J.A., Diaz-Pulido, G., Mumby, P.J., Marshall, P.A., Cao, L., Hoegh-Guldberg, O.V.E., 2011. Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology*, 17(5), 1798-1808. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02364.x>
- Araújo, R., Bárbara, I., Sousa-Pinto, I., Quintino, V., 2005. Spatial variability of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(4), 658-670. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.03.020>

- Araújo-Silva, C.L., Sarmiento, V.C., Santos, P.J., 2022. Climate change scenarios of increased CO₂ and temperature affect a coral reef peracarid (Crustacea) community. *Marine Environmental Research*, 173, 105518. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105518>
- Balata, D., Acunto, S., Cinelli, F., 2006. Spatio-temporal variability and vertical distribution of a low rocky subtidal assemblage in the north-west Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67(4), 553-561. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.12.009>
- Baring, R.J., Lester, R.E., Fairweather, P.G., 2019. Short-term accumulation of fauna colonising natural versus artificial seagrass floating near to shore. *Marine Biology*, 166, 1-11. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3505-5>
- Barroso, M.S., Da Silva, B.J., Flores, M.M.J., Santos, P.J., 2018. Anthropogenic impacts on coral reef harpacticoid copepods. *Diversity*, 10(2), 32. <https://doi.org/10.3390/d10020032>
- Becker, J., Silva, V., Lima, E., 2016. Manual de Ecossistemas Marinhos e Costeiros para Educadores. Rede Biomar. Santos, SP: Editora Comunicar, 18 (in Portuguese).
- Bennett, I., Pope, E.C., 1960. Intertidal zonation of the exposed rocky shores of Tasmania and its relationship with the rest of Australia. *Marine and Freshwater Research* 11(2), 182-221. <https://doi.org/10.1071/MF9600182>
- Benedetti-Cecchi, L., 2001. Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology Progress Series*, 215, 79-92. DOI:10.3354/meps215079
- Berthelsen, A.K., Hewitt, J.E., Taylor, R.B., 2015. Coralline turf-associated fauna are affected more by spatial variability than by host species identity. *Marine Biodiversity*, 45, 689-699. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0270-z>
- Bishop, M.J., 2005. Artificial sampling units: a tool for increasing the sensitivity of tests for impact in soft sediments. *Environmental Monitoring and Assessment*, 107, 203-220. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-5311-4>
- Boaventura, D., Re, P., Cancela da Fonseca, L., Hawkins, S.J., 2002. Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast: analysis of distribution patterns. *Marine Ecology*, 23(1), 69-90. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2002.02758.x>
- Braccia, A., Eggert, S.L., King, N., 2014. Macroinvertebrate colonization dynamics on artificial substrates along an algal resource gradient. *Hydrobiologia*, 727, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1779-z>

Brierley, A.S., Kingsford, M.J., 2009. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Current Biology*, 19(14), R602-R614. doi: 10.1016/j.cub.2009.05.04

Byrne, M., Soars, N.A., Ho, M.A., et al., 2010. Fertilization in a suite of coastal marine invertebrates from SE Australia is robust to near-future ocean warming and acidification. *Marine Biology*, 157(9), 2061-2069. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1474-9>

Christen, N., Calosi, P., McNeill, C.L., Widdicombe, S., 2013. Structural and functional vulnerability to elevated p CO₂ in marine benthic communities. *Marine Biology*, 160(8), 2113-2128. doi 10.1007/s00227-012-2097-0

Cigliano, M., Gambi, M.C., Rodolfo-Metalpa, R., Patti, F.P., Hall-Spencer, J.M., 2010. Effects of ocean acidification on invertebrate settlement at volcanic CO₂ vents. *Marine Biology*, 157(11), 2489-2502. doi 10.1007/s00227-010-1513-6

Clarke, K., Warwick, R., 1994. An approach to statistical analysis and interpretation. *Change in Marine Communities* 2(1), 117-143. <https://doi.org/10.1007/BF00699231>

Cooling, K., Stephen, S., 2015. Population dynamics of *Turbo militaris* (Gastropoda: Turbinidae) on rocky shores in a subtropical marine park: implications for management. *Molluscan Research*, 35(3), 173-181. <https://doi.org/10.1080/13235818.2015.1052035>

Correia, M.D., Sovierzoski, H.H., 2010. Macrobenthic diversity reaction to human impacts on Maceió coral reefs, Alagoas, Brazil. In *International Society for Reef Studies. (Org.). Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 23, 1083-1087.

Costa, A.B.H.P., Valença, A.P.M.C., Dos Santos, P.J.P., 2016. Is meiofauna community structure in Artificial Substrate Units a good tool to assess anthropogenic impact in estuaries?. *Marine Pollution Bulletin*, 110(1), 354-361. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.041>

Coutinho, R., Zalmon, I.R., 2009. O Bentos de costões rochosos. In: Pereira, R. C.; Soares-Gomes, A. (Org.). *Biologia Marinha*. Rio Grande: Interciência, 299-318 (in Portuguese).

CPRH. Agência Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2013. *Relatório De Monitoramento Da Qualidade Da Água De Bacias Hidrográficas Do Estado De Pernambuco* (in Portuguese).

Davenport, J., Davenport, J.L., 2006. The impact of tourism and personal leisure transport on coastal environments: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67(1-2), 280-292. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.11.026>

Davidson, I.C., 2005. Structural gradients in an intertidal hard-bottom community: examining vertical, horizontal, and taxonomic clines in zoobenthic biodiversity. *Marine Biology*, 146, 827-839. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1478-4>

De Oliveira, J.A.P., 2003. Governmental responses to tourism development: three Brazilian case studies. *Tourism Management*, 24(1), 97-110. [https://doi.org/10.1016/S0261-5177\(02\)00046-8](https://doi.org/10.1016/S0261-5177(02)00046-8)

De Oliveira Soares, M., Da Cruz Lotufo, T.M., Vieira, L.M., Salani, S. et al., 2017. Brazilian marine animal forests: a new world to discover in the Southwestern Atlantic. *Marine Animal Forests*, Springer International Publishing, Cham, 73-110. doi: 10.1007/978-3-319-17001-5_51-1

Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., et al., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(1), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>

Dittmann, S., 2000. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *Journal of Sea Research*, 43(1), 33-51. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(00\)00004-6](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00004-6)

Edgar, G.J., 1991. Artificial algae as habitats for mobile epifauna: factors affecting colonization in a Japanese Sargassum bed. *Hydrobiologia*, 226(2), 111-118. <https://doi.org/10.1007/BF00006812>

Edmunds, P.J., Leichter, J.J., 2016. Spatial scale-dependent vertical zonation of coral reef community structure in French Polynesia. *Ecosphere*, 7(5), e01342. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1342>

Elliott, M., Quintino, V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin*, 54(6), 640-645.

Ellingsen, K., Gray, J.S., 2002. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? *Journal of Animal Ecology*, 71(3), 373-389. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00606.x>

Fabricius, K., De'ath, G., 2001. Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19(4), 303-309. <https://doi.org/10.1007/s003380000120>

Ferreira, B.P., Costa, M.B.S.F., Coxey, M.S., Gaspar, A.L.B., Veleda, D., Araujo, M., 2013. The effects of sea surface temperature anomalies on oceanic coral reef systems in the southwestern tropical Atlantic. *Coral Reefs*, 32(2), 441-454. doi: 10.1007/s00338-012-0992-y

Giangrande, A., Geraci, S., Belmonte, G., 1994. Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implications in community dynamics. *Oceanography and Marine Biology*, 32, 305-333.

Good, T.P., 2004. Distribution and abundance patterns in Caribbean rocky intertidal zones. *Bulletin of Marine Science*, 74(2), 459-468.

Hale, R., Calosi, P., McNeill L., Mieszkowska, N., Widdicombe, S., 2011. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. *Oikos*, 120(5), 661-674. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19469.x>

Hall, M.O., Bell, S.S., 1993. Meiofauna on the seagrass *Thalassia testudinum*: population characteristics of harpacticoid copepods and associations with algal epiphytes. *Marine Biology*, 116(1), 137-146. <https://doi.org/10.1007/BF00350741>

Harley, C.D., Randall, H.A., Hultgren, K.M., et al., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228-241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>

Hewitt, J.E., Thrush, S.F., Halliday, J., Duffy, C., 2005. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology*, 86(6), 1619-1626. <https://doi.org/10.1890/04-1099>

Hoey, A.S., Bellwood, D.R., 2010. Cross-shelf variation in browsing intensity on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 29(2), 499-508. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0605-6>

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2023. Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2023: Synthesis Report. A Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 36 pages. (in press). <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>

Jales, M.C., Do Nascimento Feitosa, F.A., Koenig, M.L., Bastos, R.B., De Assis Machado, R.C., 2012. O ecossistema recifal de Serrambi (Nordeste do Brasil): biomassa fitoplancônica e parâmetros hidrológicos. *Atlântica (Rio Grande)*, 34(2), 87-102 (in Portuguese). <https://doi.org/10.5088/atlantica.v34i2.3117>

Kelaker, B.P., Chapman, M.G., Underwood, A.J., 2001. Spatial patterns of diverse macrofaunal assemblages in coralline turf and their associations with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(6), 917-930. <https://doi.org/10.1017/S0025315401004842>

Kelaker, B.P., 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia*, 135(3), 431-441. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1196-5>

Kubosova, K., Brabec, K., Jarkovsky, J., Syrovatka, V., 2010. Selection of indicative *taxa* for river habitats: a case study on benthic macroinvertebrates using indicator species analysis and random forest methods. *Hydrobiologia* 651, 101–114. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0280-1>

Lamb, J.B., Willis, B.L., Fiorenza, E.A., et al., 2018. Plastic waste associated with disease on coral reefs. *Science*, 359(6374), 460-462. doi: 10.1126/science.aar3320

Leão, Z.M., Kikuchi, R.K., Testa V., 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In *Latin American Coral Reefs*, Elsevier Science, 9-52. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50003-5>

Leão, Z.M., Kikuchi, R.K.P., 2005. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, 51, 599-611. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.04.024>

Leão, Z.M., Kikuchi, R.K., Ferreira, B.P., et al., 2016. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64(SPE2), 97-116. <https://doi.org/10.1590/S1679-875920160916064sp2>

Little, C., Kitching, J.A., 1996. *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, USA.

Littler, M.M., Littler, D.S., 1994. Tropical reefs as complex habitats for diverse macroalgae. In: Lobban C.S., Harrison P.J. (eds.), *Seaweed ecology and physiology*, 72-75. Cambridge University Press: New York.

Liuzzi, M.G., Gappa, J.L., 2008. Macrofaunal assemblages associated with coralline turf: species turnover and changes in structure at different spatial scales. *Marine Ecology Progress Series*, 363, 147-156. <https://doi.org/10.3354/meps07449>

Maida, M., Ferreira, B.P., 1997. Coral reefs of Brazil: an overview. In *Proceedings of the 8th international coral reef symposium*, Smithsonian. Tropical Research Institute, 263(1), 74, Panamá.

Maida, M., Ferreira, B.P., 2003. Área de Proteção Ambiental Costa dos Corais. *Atlas dos recifes de coral nas unidades de conservação brasileiras*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 86-90 (in Portuguese).

Milne, R., Griffiths, C., 2014. Invertebrate biodiversity associated with algal turfs on a coral-dominated reef. *Marine Biodiversity*, 44, 181-188. <https://doi.org/10.1007/s12526-013-0199-7>

Ministério do Meio Ambiente – MMA., 2002. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade das zonas costeira e marinha. Secretaria de Biodiversidade e Florestas - SBF., Brasília, 404 (in Portuguese).

Mirto, S., Danovaro, R., 2004. Meiofaunal colonisation on artificial substrates: a tool for biomonitoring the environmental quality on coastal marine systems. *Marine Pollution Bulletin*, 48(9-10), 919-926. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.11.016>

Moore, P.G., Seed, R., 1985. *The ecology of rocky coasts*. New York: Columbia University Press.

- Morais, G.C., Lee, J.T., 2014. Intertidal benthic macrofauna of rare rocky fragments in the Amazon region. *Revista de Biologia Tropical*, 62(1), 84-101.
- Motta, J.C., Underwood, A.J., Chapman, M.G., Rossi, F., 2003. Benthic assemblages in sediments associated with intertidal boulder-fields. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 285, 383-401. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00539-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00539-7)
- Muff, S., Nilsen, E.B., O'Hara, R.B., Nater, C.R., 2021. Rewriting results sections in the language of evidence. *Trends in Ecology & Evolution*, 37(3), 203-210. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.10.009>
- Musco, L., 2012. Ecology and diversity of Mediterranean hard-bottom Syllidae (Annelida): a community-level approach. *Marine Ecology Progress Series*, 461, 107-119. <https://doi.org/10.3354/meps09753>
- Oigman-Pszczol, S.S., Figueiredo, M.A.D.O., Creed, J.C., 2004. Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. *Marine Ecology*, 25(3), 173-190. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2004.00018.x>
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65-75.
- Paine, R.T., 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology*, 65(5), 1339-1348. <https://doi.org/10.2307/1939114>
- Pereira, S.M.B., Accioly, M.D.C., 1998. Clorofíceas marinhas bentônicas da praia de Serrambi, Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 12(1), 25-52. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061998000100003>
- Poli, D., Fabbri, E., Goffredo, S., Airi, V., Franzellitti, S., 2017. Physiological plasticity related to zonation affects hsp70 expression in the reef-building coral *Pocillopora verrucosa*. *PloS One*, 12(2), e0171456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171456>
- Reaka-Kudla, M.L., 2005. Biodiversity of Caribbean coral reefs. *Caribbean Marine Biodiversity: The Known and the Unknown*, 259-276.
- Ricklefs, R.E., 2008. Disintegration of the ecological community. *American Naturalist* 172, 741–750.
- Rule, M.J., Smith, S.D., 2007. Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 345(1), 38-51. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.01.006>
- Ruiz-Etcheverry, L.A., Saraceno, M., 2020. Sea level trend and fronts in the South Atlantic Ocean. *Geosciences*, 10(6), 218. <https://doi.org/10.3390/geosciences10060218>

- Sandulli, R., Pinckney, J., 1999. Patch sizes and spatial patterns of meiobenthic copepods and benthic microalgae in sandy sediments: a microscale approach. *Journal of Sea Research*, 41(3), 179-187. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(98\)00048-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(98)00048-3)
- Sarmiento, V.C., Pinheiro, B.R., Montes, M.D.J.F., Santos, P.J.P., 2017. Impact of predicted climate change scenarios on a coral reef meiofauna community. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 1170-1179. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw234>
- Seddon, P.J., Griffiths, C.J., Soorae, P.S., Armstrong, D.P., 2014, Reversing defaunation: restoring species in a changing world. *Science*, 345(6195), 406-412. doi: 10.1126/science.1251818
- Snelgrove, P.V., Grassle, J.F., Grassle, J.P., Petrecca, R.F., Stocks, K.I., 2001. The role of colonization in establishing patterns of community composition and diversity in shallow-water sedimentary communities. *Journal of Marine Research*, 59(5), 813-830.
- Stephenson, T.A., Stephenson, A., 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology*, 289-305. <https://doi.org/10.2307/2256610>
- Thomas, M.L., 1985. Littoral community structure and zonation on the rocky shores of Bermuda. *Bulletin of marine science*, 37(3), 857-870.
- Van Woesik, R., Golbuu, Y., Roff, G., 2015. Keep up or drown: adjustment of western Pacific coral reefs to sea-level rise in the 21st century. *Royal Society Open Science*, 2(7), 150181. <https://doi.org/10.1098/rsos.150181>
- Warwick, R. M., Clarke, K. R., 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35(4), 532-543.
- Williams, G.J., Sandin, S.A., Zgliczynski, B.J., et al., 2018. Biophysical drivers of coral trophic depth zonation. *Marine Biology*, 165, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3314-2>
- Wulff, A., Iken, K., Quartino, M.L., et al., 2009. Biodiversity, biogeography and zonation of marine benthic micro-and macroalgae in the Arctic and Antarctic. *Botanica Marina*, 52, 491-507. doi: 10.1515/BOT.2009.072
- Ysebaert, T., Meire, P., Coosen, J., Essink, K., 1998. Zonation of intertidal macrobenthos in the estuaries of Schelde and Ems. *Aquatic Ecology*, 32, 53-71. <https://doi.org/10.1023/A:1009912103505>
- Zajac, R.N., Lewis, R.S., Poppe, L.J., Twichell, D.C., Vozarik, J., Digiacomocohen, M.L., 2003. Responses of infaunal populations to benthoscape structure and the potential importance of transition zones. *Limnology and Oceanography*, 48(2), 829-842. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.2.0829>

Zapperi, G., Piovan, M.J., Pratolongo, P., 2018. Estrutura da comunidade e zonação espacial da macrofauna bentônica em lodaçais do estuário de Bahía Blanca, Argentina. *Journal of Coastal Research*, 34 (2), 318-327. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-17-00016.1>

SMALL-SCALE VERTICAL DISTRIBUTION OF MACROFAUNA ON A SHALLOW TROPICAL CORAL REEF

Caroline C.C. Clemente^{a,*}, Catarina L. Araújo-Silva^a, Rayanne G.O. Santos^a, Karla Paresque^b, Debora Lucatelli^c, Patrícia F. Neres^a, Jesser F. Souza-Filho^c, Cinthya S.G. Santos^d, André M. Esteves^a, Paulo J.P. Santos^a

ORCID: [0000-0002-1620-4425](#), [0000-0001-8331-9444](#), [0009-0002-0110-7101](#), [0000-0001-9150-3786](#), [0000-0002-2474-4990](#), [0000-0003-1152-4953](#), [0000-0001-5248-2134](#), [0000-0003-2182-0801](#), [0000-0003-0921-2731](#), [0000-0003-4826-362X](#)

^a Federal University of Pernambuco, Department of Zoology, Av. Prof. Moraes Rêgo s/n, Recife, Pernambuco, Brazil

^b Federal University of Alagoas, Av. Lourival Melo Mota, s/n, Maceió, Alagoas, Brazil

^c Federal University of Pernambuco, Department of Oceanography, Av. Arquitetura, s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brazil

^d Federal Fluminense University, Department of Marine Biology, Rua Professor Marcos Waldemar de Freitas Reis, s/n, Campus do Gragoatá, Bloco M, Sala 416, São Domingos, Niterói, Rio de Janeiro, Brazil

* Corresponding author: carolineclemente2@gmail.com

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table A.1. Mean densities (individuals.m⁻²) and standard deviation ($\pm$ SD) of Polychaeta, Crustacea, Nematoda and Other macrobenthic taxa at the studied tidal heights; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m.

	0.6 m		0.5 m		0.2 m		0.0 m		- 0.15 m		- 0.3 m		- 0.4 m	
	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD
Polychaeta	4283	151	6433	276	20366	1013	25266	1234	28933.33	1355	120050	9910	233400	21589
Crustacea	15783	1216	19616	1401	167850	11907	96850	6501	125633.3	9456	74583	5243	78916	6009
Nematoda	3300	185	2433	185	983	90	3350	321	5983.333	453	4266	419	5316	473
Other taxa	13866	758	9900	758	11050	866	23700	1692	24133.33	1789	25933	1819	26416	1853

Table A.2. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of Annelida Polychaeta taxa at the studied tidal heights; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m.

	0.6 m		0.5 m		0.2 m		0.0 m		- 0.15 m		- 0.3 m		- 0.4 m	
	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD
<i>Raricirrus</i> sp.	0.33	0.52	0.17	0.41	1.00	2.00	5.17	6.65	2.17	4.40	914.00	1715.21	2001.17	4742.46
<i>Timarete punctata</i>	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Neanthes</i> sp.	1.83	3.25	0.50	1.22	0.33	0.52	1.67	1.63	3.00	2.45	1.17	1.47	3.67	6.62
<i>Neanthes ceciliae</i>	3.17	2.32	1.00	1.67	0.33	0.82	1.00	1.67	0.67	0.82	0.17	0.41	0.33	0.82
<i>Pseudonereis</i> sp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Ceratonereis</i> sp.	0.33	0.82	0.67	1.21	11.50	5.47	16.17	7.55	16.50	10.09	19.33	6.19	20.00	13.58
<i>Perinereis</i> sp.	0.67	1.21	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Platynereis</i> spp.	0.17	0.41	0.67	0.82	0.67	0.82	1.83	1.72	2.17	2.04	0.50	1.22	2.33	3.27
<i>Nereis</i> spp.	0.33	0.52	0.00	0.00	0.67	1.63	1.33	2.80	1.00	1.26	0.67	1.21	1.50	2.35
<i>Nereididae</i> sp. 1	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Neanthes</i> sp. 1	0.33	0.52	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.67	1.21
<i>Nereididae</i> (juv)	1.33	1.75	2.50	2.43	5.17	5.49	5.83	4.75	7.00	3.10	5.33	1.03	4.17	3.82
<i>Amphicorina</i> sp. 1	0.17	0.41	1.00	1.26	0.83	0.98	1.00	1.26	2.17	2.04	0.33	0.52	0.50	0.55
<i>Amphicorina</i> sp. 2	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Branchiomma</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Parasabella</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Paradoneis</i> sp.	0.83	0.98	0.50	0.84	0.67	0.52	0.17	0.41	0.33	0.52	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Trochochaetidae</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.33	0.52	0.33	0.52	0.17	0.41
<i>Pygospio</i> sp.	0.50	1.22	0.67	1.03	2.50	3.51	2.67	3.39	1.67	1.86	1.33	2.07	0.83	1.60
<i>Malacoceros</i> sp.	2.00	4.90	4.00	6.66	25.83	14.06	34.67	15.71	29.83	8.70	21.83	5.12	20.33	13.92
<i>Prionospio</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	1.17	1.17	4.33	4.41	5.00	3.46	6.33	4.50
<i>Spionidae</i> sp. 10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.84	0.17	0.41	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Rhynchospio</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	1.00	1.26	0.17	0.41	0.83	1.17	0.83	0.75
<i>Boccardia</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Prionospio</i> sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.52
<i>Paradoneis</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Spionidae</i> (juv)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Ophelina</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.17	3.49	1.83	1.94	4.33	3.50	3.00	3.35
<i>Armandia</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.33	4.80	2.50	3.56	0.33	0.82	2.33	3.20
<i>Dorvillea</i> sp. 1	0.17	0.41	0.00	0.00	2.00	1.67	2.33	3.83	0.50	0.84	1.00	0.89	1.83	3.13
<i>Dorvillea</i> sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00

<i>Oxydromus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Leocrates</i> sp..	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Terebellidae</i> sp. 1	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.33	0.82	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Terebellidae</i> sp. 2	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	1.21	2.67	2.66	3.67	2.25	19.83	25.36	
<i>Terebellidae</i> sp. 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.33	0.52	0.17	0.41	0.83	0.75	0.50	0.84	
<i>Terebellidae</i> sp. 4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41	
<i>Terebellidae</i> sp. 5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	
<i>Terebellidae</i> sp. 6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Terebellidae</i> sp. 7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Terebellidae</i> sp. 8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Terebellidae</i> sp. 9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Terebellidae</i> sp. 10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Terebellidae</i> (juv)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Capitellidae</i> sp.1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Capitellidae</i> sp. 2	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Lumbrinereis</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41	
<i>Nematonereis</i> sp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.52	0.50	0.84	0.00	0.00	
<i>Lepidonotus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.33	0.52	0.33	0.82	
<i>Harmothoe</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.55	0.00	0.00	0.50	0.55	0.00	0.00	
<i>Eunice</i> spp.	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.50	0.84	0.83	0.75	0.67	0.82	0.67	0.82	
<i>Marphysa</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.52	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Pterocirrus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	2.50	3.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	1.63	
<i>Eteone</i> sp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Eumida</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	1.33	2.50	2.81	6.83	3.92	4.50	2.66	7.83	6.91	
<i>Phyllodocidae</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.50	0.55	0.67	0.82	0.33	0.52	0.33	0.52	
<i>Phyllodocidae</i> sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Phyllodocidae</i> sp. 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.84	1.33	2.42	0.00	0.00	0.50	0.84	
<i>Phyllodocidae</i> sp. 4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	1.63	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Pholoidae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Sphaerodoridium</i> sp.	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.33	0.82	1.00	1.10	
<i>Sphaerodoropsis</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	
<i>Sphaerephesia</i> sp.	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Sternaspidae</i> spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	
<i>Oeonidae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	
<i>Amphinomidae</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	
<i>Euprosinidae</i>	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	2.45	

Polychaeta sp24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41
Polychaeta sp25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41
Polychaeta sp26	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta sp27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Serpulidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Magelonidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Anoplosyllinae spp.	0.33	0.82	0.00	0.00	0.50	0.84	1.00	0.89	1.83	1.47	3.50	1.97	1.83	1.17	
Autolytinae spp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	
Eusyllinae spp.	0.67	1.21	0.17	0.41	1.00	1.26	3.83	3.43	7.17	4.96	5.00	4.52	8.00	5.69	
Exogone spp.	9.17	11.89	7.67	7.81	18.83	12.58	10.00	11.12	22.17	12.51	22.17	11.58	25.50	11.83	
Exogoninae spp.	3.00	5.93	15.67	17.47	85.50	18.91	107.00	40.63	117.17	39.60	111.17	44.91	131.17	62.75	
Megasyllis spp.	0.67	1.03	0.17	0.41	3.17	2.93	16.17	13.18	27.00	14.37	46.33	30.74	31.17	11.05	
Odonthosyllis guillermoi	0.00	0.00	0.17	0.41	0.67	0.82	0.83	1.17	0.33	0.52	0.33	0.52	1.67	0.52	
Opisthosyllis spp.	8.67	8.69	15.83	10.59	14.33	9.79	2.83	2.32	1.83	3.54	2.50	2.17	5.17	3.60	
Sphaerosyllis spp.	1.50	1.76	1.17	1.60	1.83	2.48	2.67	2.66	4.33	2.42	2.33	2.88	10.50	3.99	
Syllis spp.	4.83	6.24	10.83	10.98	22.17	9.45	16.83	9.11	15.67	3.08	16.00	7.40	12.50	0.84	
Trypanosyllis spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	2.04	0.33	0.82	

Table A.3. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of Crustacea taxa at the studied tidal heights; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (-0.15, -0.3 and -0.4 m) and at tidal height of 0.0 m.

	0.6 m		0.5 m		0.2 m		0.0 m		- 0.15 m		- 0.3 m		- 0.4 m	
	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD
<i>Chondrochelia aff. dubia</i>	49.00	32.25	28.83	29.82	13.67	18.50	18.67	20.37	9.33	13.17	4.00	5.06	8.00	7.97
<i>Chondrochelia sp. 1</i>	0.00	0.00	2.00	4.90	4.50	5.21	2.67	6.53	3.00	5.02	4.83	5.38	0.00	0.00
<i>Calozodion sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Pagurapseudes sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.50	4.72
<i>Parapseudes sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Sinelobus aff. stanfordi</i>	0.83	0.98	3.00	4.15	2.17	2.32	1.00	1.26	0.33	0.52	0.33	0.52	0.33	0.82

<i>Cumella</i> sp. 1	0.00	0.00	0.17	0.41	2.83	2.79	7.00	4.86	9.50	7.87	6.67	3.72	7.33	5.43
<i>Cumella</i> sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	2.45	1.67	2.42	1.17	1.33	0.83	1.17	2.83	2.71
<i>Cumella</i> sp. 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Vaunthompsonia</i> cf. <i>cristata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	1.17	0.75
<i>Carpas</i> sp. 1	0.00	0.00	0.33	0.52	89.33	52.70	33.00	11.19	46.17	50.53	21.83	18.39	13.83	5.56
<i>Joeropsis bifasciatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.83	1.72	3.00	2.97	2.67	1.37	1.83	2.40
<i>Munna</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Paracerceis</i> sp. 1	0.67	0.82	1.17	1.83	4.33	3.33	0.50	0.55	0.67	0.82	0.33	0.52	0.83	1.60
<i>Cymodoce</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.33	0.52	0.17	0.41	0.17	0.41
<i>Cymodoce brasiliensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.50	3.21	0.17	0.41	0.33	0.52	0.50	1.22
<i>Cirolana parva</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Accalathura crenulata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	1.33	0.83	0.75	0.50	0.84	0.83	0.75
<i>Mesanthura</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	1.50	0.84
<i>Erichsonella</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Erichsonella filiformis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Mancas de Asellota</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	2.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Apanthura</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Ceradocus</i> sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.67	2.83	4.22	0.67	1.03	0.00	0.00
<i>Cymadusa</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	3.17	5.88
<i>Ampithoe divisura</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	3.50	4.04	3.00	7.35	0.00	0.00	1.50	3.67	0.00	0.00
<i>Ampithoe marcuzzii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ampithoe suapensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	3.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ampithoe</i> sp. 1	0.00	0.00	2.67	3.33	256.33	153.62	46.83	46.25	144.17	122.50	43.83	36.42	68.50	45.28
<i>Ampithoe</i> sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	59.00	69.44	1.17	2.86	38.83	95.12	0.00	0.00
<i>Ampithoe</i> sp. 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	2.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Bemlos</i> sp. 1	0.33	0.82	3.17	6.82	2.67	3.33	6.17	7.49	7.00	7.10	5.17	9.00	17.83	13.67
<i>Bemlos</i> sp2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.00	0.00	0.67	1.63	1.67	4.08	1.33	2.07

[illegible]

<i>Dulichchiella anisochir</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.67	4.84	11.33	16.24	6.67	12.82	0.67	1.63
Brachyura	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pilumnus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.52	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Omalacantha bicornuta</i>	0.17	0.41	0.00	0.00	1.00	0.89	0.33	0.52	0.17	0.41	0.33	0.52	0.33	0.52
<i>Epialtus bituberculatus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
Paguridae gen. sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00
Crustacea (Juv)	87.83	53.09	111.33	92.16	943.00	571.50	526.33	206.87	766.50	489.87	423.00	100.08	491.00	197.19
Ostracoda	12.33	7.97	10.17	6.31	19.50	15.20	20.50	11.96	39.00	25.30	22.17	9.26	34.50	9.67

Table A.4. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of the Nematoda taxa at the tidal heights studied; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m.

[illegible]

<i>Graphonema</i> sp.	0.33	0.52	1.83	3.13	0.41	0.41	1.17	0.98	9.33	8.91	2.83	6.01	3.33	3.08
<i>Halalaimus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Linhomoeus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nemanema</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Oncholaimus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.83	0.98	0.17	0.41	0.83	0.98
<i>Paracanthionchus</i> sp.	0.17	0.41	0.50	0.84	0.00	0.00	0.17	0.41	0.33	0.82	0.00	0.00	0.67	1.21
<i>Paramesacanthion</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
<i>Perepsilonema</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Phanoderma</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
<i>Polygastrophora</i> sp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.41	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41	0.00	0.00	0.33	0.52
<i>Prooncholaimus</i> sp.	2.50	2.81	3.33	4.13	2.80	2.80	8.00	5.40	12.00	9.98	8.50	2.74	11.83	6.65
<i>Spirina</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Symplocostoma</i> sp.	1.50	1.87	1.33	1.51	2.28	2.28	8.83	5.23	9.00	5.66	13.00	3.79	15.00	7.90
<i>Viscosia</i> sp.	1.33	2.34	2.17	3.25	0.41	0.41	0.67	0.52	2.83	2.93	0.50	0.84	0.83	0.98

Table A.5. Mean abundance (N/ASU) and standard deviation ($\pm$ SD) of the Other macrobenthic taxa at the tidal heights studied; midlittoral (0.6, 0.5 and 0.2 m), infralittoral (- 0.15, - 0.3 and - 0.4 m) and at tidal height of 0.0 m.

	0.6 m		0.5 m		0.2 m		0.0 m		- 0.15 m		- 0.3 m		- 0.4 m	
	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD	Average	SD
Turbellaria sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	1.00	1.26
Turbellaria sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.33	0.52
Turbellaria sp. 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.00	0.00	0.33	0.52

[illegible]

[illegible]

Table A.6. Similarity percentage analysis (SIMPER) results summarizing the taxa contributing to the observed dissimilarities among the benthic community of successive tidal height pairs. Differences between tidal heights are shown to at least an accumulated 50% level. Av. Abund. = mean abundance, Av. Diss = mean dissimilarity, Diss/SD = ratio of mean contribution divided by standard deviation, Contrib% = percent contribution, Cum. % = cumulative contribution percentage.

Levels 0.6 and 0.5 Average dissimilarity = 47.75						
Species	Group 0.6 Av.Abund	Group 0.5 Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Caecum sp. 1	3.62	1.67	2.13	1.21	4.45	4.45
<i>Protohyale (P.) macrodactyla</i>	0	2.02	1.92	1.7	4.02	8.48
Chondrochelia aff. dubia	3.36	2.51	1.85	1.19	3.88	12.35
Exogoninae spp.	0.76	2.25	1.61	1.79	3.36	15.71
Calyptronema sp.	2.45	1.32	1.48	1.4	3.11	18.82
Caecum sp. 2	2.25	1.17	1.35	1.24	2.82	21.64
Quadrimaera sp. 3	0	1.43	1.23	0.84	2.58	24.22
Lembos sp. 1	1	0.69	1.15	0.98	2.4	26.62
Enoplus sp.	2.17	1.34	1.12	1.5	2.34	28.96
Caecum sp. 5	1.42	0.37	1.11	1.43	2.32	31.28
Opisthosyllis spp.	1.8	2.69	1.04	1.11	2.17	33.46
Exogone spp.	1.92	1.72	0.98	1.33	2.05	35.5
Neanthes ceciliae	1.26	0.45	0.97	1.33	2.04	37.55
Syllis spp.	1.4	2.09	0.91	1.44	1.91	39.46
Prooncholaimus sp.	0.89	0.99	0.88	1.08	1.85	41.31
Ampithoe sp. 1	0	0.98	0.87	1.28	1.83	43.14
Crustacea (Juvenil)	4.27	4.4	0.87	1.48	1.81	44.95
Malacoceros sp.	0.43	0.96	0.85	1.02	1.79	46.74
Caecum sp. 4	1.01	0	0.83	1.21	1.74	48.48
Turbellaria sp. 24	0.51	0.75	0.81	0.85	1.69	50.16
Patellogastropoda	2.74	2.42	0.79	0.99	1.66	51.82

Eurystomina sp.	1.24	0.83	0.77	1.32	1.62	53.44
Chironomidae	1.43	1.18	0.77	1.31	1.61	55.05
Levels 0.5 and 0.2 m						
Average dissimilarity = 55.77						
	Level 0.5	Level 0.2				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Ampithoe</i> sp. 1	0.98	5.4	2.86	3.28	5.13	5.13
<i>Carpas</i> sp. 1	0.23	4.33	2.64	3.88	4.73	9.86
<i>Hyale</i> sp.	0	4.08	2.62	4.25	4.69	14.55
<i>Gammaropsis</i> sp. 1	0	3.62	2.34	3.71	4.2	18.75
<i>Quadrinemaera</i> sp. 3	1.43	4.79	2.23	1.71	4	22.75
<i>Elasmopus longipropodus</i>	0	2.84	1.73	1.53	3.11	25.86
Crustacea (Juvenil)	4.4	6.74	1.6	1.8	2.86	28.72
<i>Exogoninae</i> spp.	2.25	4.44	1.5	1.49	2.68	31.41
<i>Malacoceros</i> sp.	0.96	3.16	1.49	1.77	2.67	34.08
<i>Ceratonereis</i> sp.	0.35	2.44	1.34	2.84	2.4	36.48
<i>Ericthonius</i> sp. 1	0	2.02	1.33	1.61	2.38	38.86
<i>Protohyale (P.) macrodactyla</i>	2.02	0.96	1.22	1.71	2.19	41.05
<i>Quadrinemaera</i> sp. 1	0.12	1.82	1.12	2.41	2.01	43.06
<i>Caecum</i> sp. 1	1.67	2.24	1.09	1.32	1.96	45.02
<i>Chondrochelia</i> aff. <i>dubia</i>	2.51	2.01	1.04	1.65	1.86	46.88
<i>Exogone</i> spp.	1.72	2.75	0.88	1.26	1.58	48.46
<i>Chondrochelia</i> sp. 1	0.43	1.14	0.78	1	1.4	49.87
<i>Syllis</i> spp.	2.09	3.06	0.78	1.41	1.4	51.27
Levels 0.2 and 0.0 m						
Average dissimilarity = 39.39						
	Level 0.2	Level 0.0				

Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Ampithoe</i> sp. 2	0	2.37	1.02	0.97	2.59	2.59
<i>Caecum</i> sp. 1	2.24	3.67	0.97	1.46	2.47	5.06
<i>Lembos</i> sp. 1	0.38	2.19	0.86	1.5	2.19	7.24
Ophiuroidea	0.48	2.47	0.85	2.23	2.16	9.4
<i>Gammaropsis</i> sp. 1	3.62	1.68	0.83	1.5	2.11	11.52
<i>Elasmopus longipropodus</i>	2.84	4.41	0.81	1.06	2.07	13.59
<i>Ampithoe</i> sp. 1	5.4	3.53	0.81	2.03	2.06	15.64
<i>Megasyllis</i> spp.	1.17	2.41	0.71	1.72	1.8	17.45
<i>Chondrochelia</i> aff. <i>dubia</i>	2.01	2.12	0.71	1.52	1.8	19.25
<i>Dulichella anisochir</i>	0	1.56	0.67	1.62	1.7	20.95
<i>Quadrinema</i> sp. 3	4.79	3.21	0.67	1.1	1.69	22.64
<i>Opisthosyllis</i> spp.	2.43	1.15	0.64	1.67	1.63	24.27
<i>Caecum</i> sp. 2	1.16	2.07	0.64	1.48	1.61	25.89
<i>Exogone</i> spp.	2.75	1.73	0.62	1.34	1.56	27.45
<i>Pariphiotus</i> sp. 1	0.18	1.53	0.62	1.32	1.56	29.01
<i>Symplocostoma</i> sp.	0.85	2.16	0.59	1.6	1.49	30.51
<i>Chondrochelia</i> sp. 1	1.14	0.47	0.54	1.05	1.38	31.88
<i>Prooncholaimus</i> sp.	1	1.96	0.54	1.52	1.37	33.25
<i>Calyptronema</i> sp.	1.24	2.46	0.54	1.8	1.36	34.62
<i>Paracerceis</i> sp. 1	1.44	0.35	0.53	1.75	1.34	35.95
<i>Bemlos</i> sp. 1	0.9	1.43	0.53	1.2	1.34	37.29
Sipuncullidae	0.74	1.54	0.52	1.46	1.32	38.61
<i>Ampithoe divisura</i>	1.03	0.49	0.51	1.05	1.3	39.91
<i>Ericthonius</i> sp. 1	2.02	1.49	0.51	1.32	1.3	41.21
<i>Raricirrus</i> sp.	0.41	1.17	0.5	1.06	1.27	42.48
<i>Cumella</i> sp. 1	1.13	1.81	0.49	1.49	1.25	43.73
<i>Eusyllinae</i> spp.	0.53	1.25	0.46	1.46	1.16	44.89

<i>Protohyale (P.) macrodactyla</i>	0.96	0	0.43	0.59	1.1	45.99
<i>Caecum</i> sp. 5	0.76	1.22	0.43	1.19	1.09	47.08
<i>Pygospio</i> sp.	0.85	0.92	0.43	1.29	1.09	48.16
<i>Nereididae</i> (juv)	1.42	1.71	0.43	1.34	1.08	49.24
<i>Carpías</i> sp. 1	4.33	3.48	0.41	1.53	1.04	50.28

Levels 0.0 and - 0.15 m
Average dissimilarity = 34.41

Species	Level 0.0	Level - 0.15		Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss			
<i>Ampithoe</i> sp. 2	2.37	0.35	0.9	1.07	2.61	2.61
<i>Gammaropsis</i> sp. 1	1.68	1.54	0.69	1.51	1.99	4.6
<i>Lembos</i> sp. 1	2.19	1.69	0.65	1.2	1.89	6.49
<i>Ericthonius</i> sp. 1	1.49	1.69	0.64	1.87	1.87	8.36
<i>Chondrochelia</i> aff. <i>dubia</i>	2.12	1.61	0.64	1.36	1.87	10.22
<i>Exogone</i> spp.	1.73	2.74	0.61	1.27	1.79	12.01
<i>Quadrimaera</i> sp. 3	3.21	2.88	0.61	1.2	1.78	13.79
<i>Dulichella</i> <i>anisochir</i>	1.56	1.51	0.56	1.59	1.64	15.43
<i>Caecum</i> sp. 1	3.67	3.98	0.56	1.14	1.63	17.07
<i>Hyale</i> sp.	3.49	2.59	0.52	1.38	1.5	18.56
<i>Ampithoe</i> sp. 1	3.53	4.55	0.51	1.4	1.47	20.04
<i>Graphonema</i> sp.	0.69	1.96	0.5	1.4	1.46	21.49
<i>Bemlos</i> sp. 1	1.43	1.56	0.49	1.26	1.42	22.91
<i>Pariphiotus</i> sp. 1	1.53	0.89	0.47	1.42	1.37	24.29
<i>Carpías</i> sp. 1	3.48	3.18	0.46	1.65	1.33	25.62
<i>Raricirrus</i> sp.	1.17	0.6	0.46	1.08	1.33	26.95
<i>Eumida</i> spp.	0.89	1.93	0.46	1.49	1.33	28.27
Sipuncullidae	1.54	0.98	0.44	1.48	1.28	29.55

<i>Eusyllinae</i> spp.	1.25	1.88	0.42	1.36	1.21	30.77
<i>Prionospio</i> sp. 1	0.65	1.27	0.4	1.47	1.17	31.94
<i>Megasyllis</i> spp.	2.41	3.22	0.4	0.93	1.16	33.09
Ostracoda	2.95	3.39	0.38	1.65	1.11	34.2
<i>Chondrochelia</i> sp. 1	0.47	0.75	0.38	0.81	1.1	35.3
<i>Opisthosyllis</i> spp.	1.15	0.61	0.38	1.55	1.1	36.4
Chironomidae	1.07	1.48	0.38	1.15	1.1	37.5
<i>Euchromadora</i> sp.	1.19	1.78	0.38	1.61	1.1	38.6
<i>Armandia</i> sp.	0.61	0.84	0.37	1.05	1.08	39.68
<i>Pycnogonida</i>	0.71	1.09	0.36	1.45	1.06	40.74
<i>Neomegamphopus</i> sp. 1	0.65	1.17	0.36	1.43	1.05	41.78
<i>Caecum</i> sp. 5	1.22	1.76	0.36	1.21	1.04	42.82
<i>Pygospio</i> sp.	0.92	0.73	0.35	1.37	1.03	43.85
Cnidaria	0.92	0.18	0.35	0.92	1.03	44.87
<i>Ophelina</i> sp. 1	0.66	0.83	0.35	1.35	1.02	45.89
Patellogastropoda	1.86	1.31	0.35	1.28	1.02	46.91
Bivalvia	0.85	1.08	0.35	1.37	1.02	47.93
<i>Terebellidae</i> sp. 2	0.35	1.01	0.35	1.27	1.01	48.94
<i>Cumella</i> sp. 1	1.81	2.12	0.34	1.24	1	49.94
<i>Prooncholaimus</i> sp.	1.96	2.31	0.34	1.24	0.99	50.94

Levels - 0.15 and - 0.3 m
Average dissimilarity = 32.46

Species	Level - 0.15	Level - 0.3	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund				
<i>Raricirrus</i> sp.	0.6	4.05	1.32	1.32	4.06	4.06
<i>Gammaropsis</i> sp. 1	1.54	0.96	0.66	1.06	2.02	6.08
<i>Erichthonius</i> sp. 1	1.69	1.81	0.64	1.3	1.98	8.05

<i>Quadrinemaera</i> sp. 3	2.88	2.3	0.63	1.3	1.95	10.01
<i>Graphonema</i> sp.	1.96	0.65	0.62	1.68	1.9	11.91
<i>Dulichella anisochir</i>	1.51	0.95	0.6	1.15	1.83	13.74
<i>Lembos</i> sp. 1	1.69	1.91	0.56	1.4	1.74	15.47
<i>Bemlos</i> sp. 1	1.56	0.91	0.56	1.26	1.72	17.19
<i>Chondrochelia aff. dubia</i>	1.61	1.06	0.52	1.25	1.59	18.78
Cnidaria	0.18	1.44	0.51	1.66	1.56	20.34
<i>Ampithoe</i> sp. 1	4.55	3.54	0.5	1.43	1.55	21.89
<i>Carpas</i> sp. 1	3.18	2.88	0.48	1.43	1.47	23.36
Chironomidae	1.48	0.58	0.47	1.38	1.46	24.82
<i>Euchromadora</i> sp.	1.78	0.88	0.47	1.51	1.45	26.28
Sipuncullidae	0.98	1.14	0.46	1.36	1.42	27.7
<i>Chondrochelia</i> sp. 1	0.75	1.18	0.46	1.06	1.41	29.1
<i>Hyale</i> sp.	2.59	2.37	0.45	1.58	1.38	30.49
<i>Ampithoe</i> sp. 2	0.35	0.91	0.43	0.59	1.33	31.82
<i>Ophelina</i> sp. 1	0.83	1.4	0.38	1.41	1.17	32.99
<i>Prionospio</i> sp. 1	1.27	1.63	0.38	1.37	1.16	34.15
<i>Podocerus</i> sp. 1	0.87	1.06	0.37	1.45	1.14	35.3
<i>Sphaerosyllis</i> spp.	1.51	0.96	0.37	1.8	1.13	36.43
<i>Eusyllinae</i> spp.	1.88	1.48	0.36	1.28	1.1	37.53
<i>Neanthes</i> sp.	1.13	0.58	0.35	1.36	1.08	38.61
<i>Opisthosyllis</i> spp.	0.61	1.06	0.35	1.44	1.08	39.7
Bivalvia	1.08	1.6	0.35	1.57	1.08	40.78
<i>Viscosia</i> sp.	1.03	0.3	0.35	1.33	1.08	41.86
<i>Neomegamphopus</i> sp. 1	1.17	0.46	0.35	1.39	1.08	42.93
<i>Exogone</i> spp.	2.74	3.02	0.35	0.87	1.08	44.01
Patellogastropoda	1.31	1.51	0.35	1.32	1.07	45.08
Ostracoda	3.39	3.09	0.34	1.58	1.04	46.12

<i>Platynereis</i> spp.	0.93	0.23	0.33	1.28	1.03	47.15
<i>Ceradocus</i> sp. 1	0.84	0.37	0.32	1.08	0.99	48.14
<i>Terebellidae</i> sp2	1.01	1.46	0.32	1.5	0.99	49.13
<i>Megasyllis</i> spp.	3.22	3.61	0.32	1.6	0.98	50.11

Levels - 0.3 and - 0.4 m Average dissimilarity = 34.60						
	Level - 0.3	Level - 0.4				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
<i>Raricirrus</i> sp.	4.05	3.78	1.16	1.19	3.35	3.35
<i>Elasmopus</i> sp. 1	0	2.27	0.8	1.27	2.31	5.66
<i>Bemlos</i> sp. 1	0.91	2.63	0.75	1.71	2.17	7.83
<i>Hyale</i> sp.	2.37	0.35	0.75	2.14	2.16	9.99
<i>Quadrinemaera</i> sp. 3	2.3	1.77	0.69	1.4	2	12
<i>Terebellidae</i> sp. 2	1.46	2.07	0.59	1.96	1.71	13.71
<i>Erichthonius</i> sp. 1	1.81	0.41	0.58	1.31	1.67	15.37
<i>Sphaerosyllis</i> spp.	0.96	2.39	0.53	2.09	1.52	16.9
<i>Chondrochelia</i> aff. <i>dubia</i>	1.06	1.64	0.5	1.25	1.45	18.35
<i>Lembos</i> sp1	1.91	2.35	0.49	1.28	1.42	19.76
<i>Eumida</i> spp.	1.52	1.66	0.44	1.46	1.26	21.02
<i>Chondrochelia</i> sp1	1.18	0	0.43	0.98	1.25	22.27
Sipuncullidae	1.14	1.36	0.43	1.59	1.24	23.52
Cnidaria	1.44	0.58	0.43	1.48	1.24	24.76
<i>Graphonema</i> sp.	0.65	1.22	0.43	1.53	1.24	25.99
<i>Quadrinemaera</i> sp. 1	1.4	0.5	0.42	1.27	1.21	27.2
Chironomidae	0.58	1.28	0.41	1.56	1.17	28.37
<i>Gammaropsis</i> sp. 1	0.96	0.35	0.4	0.92	1.15	29.52
<i>Turbellaria</i> sp. 6	0.87	1.49	0.4	1.48	1.15	30.67

<i>Dulichhiella anisochir</i>	0.95	0.27	0.4	0.79	1.14	31.81
<i>Caecum</i> sp. 5	1.7	1.21	0.39	1.23	1.13	32.93
<i>Euchromadora</i> sp.	0.88	1.36	0.39	1.42	1.12	34.05
<i>Elasmopus longipropodus</i>	4.48	3.53	0.38	1.54	1.09	35.14
<i>Ophelina</i> sp. 1	1.4	1.07	0.37	1.33	1.07	36.21
<i>Protohyale</i> (P.) <i>macrodactyla</i>	0	1.02	0.36	1.35	1.05	37.27
<i>Malacoceros</i> sp.	3.11	2.59	0.35	0.85	1.01	38.27
<i>Ampithoe</i> sp. 1	3.54	4.05	0.34	1.38	0.99	39.26
<i>Podocerus</i> sp. 1	1.06	0.71	0.34	1.4	0.98	40.25
<i>Ampithoe</i> sp. 2	0.91	0	0.33	0.44	0.97	41.21
<i>Ceratonereis</i> sp.	2.97	2.61	0.33	0.86	0.96	42.18
Patellogastropoda	1.51	0.65	0.33	1.16	0.96	43.14
<i>Eusyllinae</i> spp.	1.48	2.07	0.33	1.3	0.96	44.09
<i>Podocerus</i> sp. 2	0	0.93	0.33	0.9	0.96	45.05
<i>Neanthes</i> sp.	0.58	0.94	0.33	1.09	0.95	46
<i>Opisthosyllis</i> spp.	1.06	1.66	0.32	1.3	0.91	46.91
<i>Cumella</i> sp. 2	0.46	1.17	0.31	1.23	0.9	47.81
<i>Prionospio</i> sp. 1	1.63	1.73	0.31	1.31	0.89	48.7
<i>Mesanthura</i> sp. 1	0	0.85	0.31	2.01	0.89	49.59
<i>Joeropsis bifasciatus</i>	1.24	0.74	0.31	1.51	0.88	50.47

Table A.7. Indicator species index (IndVal) analysis showing the potential indicator taxa (%) for each tidal height and its significance. Bold p-values indicate significant differences. Taxa with index >40% are marked with an asterisk (*).

	0.6 m		0.5 m		0.2 m		0.0 m		- 0.15 m		- 0.3 m		- 0.4 m	
	IndVal	p(raw)	IndVal	p(raw)	IndVal	p(raw)	IndVal	p(raw)	IndVal	p(raw)	IndVal	p(raw)	IndVal	p(raw)
<i>Raricirrus</i> sp.													57.03*	0.02
<i>Neanthes ceciliae</i>	39.58	0.00												
<i>Ceratonereis</i> sp.											22.88	0.03		
<i>Perinereis</i> sp.	22.22	0.04												
Nereididae (juv)									22.34	0.03				
<i>Amphicorina</i> sp. 1									36.11	0.00				
<i>Malacoceros</i> sp.							25.03	0.01	21.54	0.03				
<i>Prionospio</i> sp. 1											29.41	0.01	31.05	0.01
<i>Spionidae</i> sp. 10							20.00	0.04						
<i>Prionospio</i> sp. 2													22.22	0.04
<i>Ophelina</i> sp. 1											31.86	0.01		
Terebellidae sp. 2													48.67*	0.00
Terebellidae sp. 3											27.78	0.01		
<i>Harmothoe</i> spp.							25.00	0.03			25.00	0.03		
<i>Marphysa</i> sp.									33.33	0.02				
<i>Pterocirrus</i> sp.							50.00*	0.00						
<i>Eumida</i> spp.									30.37	0.01			23.21	0.03
Phyllodocidae sp. 1									16.67	0.04				
Phyllodocidae sp. 3									19.05	0.04				
<i>Sphaerodoridium</i> sp.													40.00*	0.00
<i>Anoplosyllinae</i> spp.											38.89	0.00		
<i>Eusyllinae</i> spp.									27.74	0.01			30.97	0.01
<i>Exogone</i> spp.													22.08	0.03
<i>Exogoninae</i> spp.													22.98	0.01

<i>Megasyllis</i> spp.							25.00	0.03
<i>Odonthosyllis guillermoi</i>							41.67*	0.00
<i>Opisthosyllis</i> spp.		30.94	0.01	28.01	0.02			
<i>Sphaerosyllis</i> spp.							43.15*	0.00
<i>Syllis</i> spp.				22.43	0.01			
<i>Turbellaria</i> sp.1							37.50	0.01
<i>Turbellaria</i> sp.2							22.22	0.05
<i>Turbellaria</i> sp.3							16.67	0.05
<i>Turbellaria</i> sp.4							30.70	0.01
<i>Turbellaria</i> sp.5					22.22	0.05		
<i>Turbellaria</i> sp.6							54.96*	0.00
<i>Turbellaria</i> sp.7							21.05	0.04
<i>Turbellaria</i> sp.8							20.00	0.05
<i>Turbellaria</i> sp.9							50.00*	0.00
<i>Turbellaria</i> sp.17						33.33	0.01	
<i>Turbellaria</i> sp.19	16.67	0.05						
<i>Turbellaria</i> sp.21					22.22	0.05		
<i>Turbellaria</i> sp.24				19.05	0.05			
<i>Turbellaria</i> sp.26					33.33	0.02		
<i>Turbellaria</i> sp.28	18.52	0.03						
<i>Turbellaria</i> sp.30	50.00*	0.00						
<i>Turbellaria</i> sp.31	33.33	0.02						
<i>Bivalvia</i>							22.43	0.05
<i>Gastropoda</i>						21.22	0.01	
<i>Patellogastropoda</i>	27.35	0.01	23.77	0.04				
<i>Polyplacophora</i>						21.61	0.03	23.08
<i>Caecum</i> sp. 2								22.34
<i>Caecum</i> sp. 4	48.48*	0.00						0.02

<i>Ophiuroidea</i>				23.76	0.04	25.14	0.03		27.90	0.02
<i>Cnidaria</i>								36.89	0.00	
<i>Sipuncullidae</i>				23.81	0.04					
<i>Chondrochelia aff. dubia</i>	31.05	0.01								
<i>Pagurapseudes sp.</i>									50.00*	0.00
<i>Cumella sp. 1</i>						28.36	0.01			
<i>Cumella sp. 2</i>									37.78	0.00
<i>Vaunthompsonia cf. cristata</i>									64.81*	0.00
<i>Carpas sp. 1</i>			43.68*	0.00						
<i>Joeropsis bifasciatus</i>						21.43	0.04	28.57	0.01	
<i>Paracerceis sp. 1</i>			42.48*	0.00						
<i>Accalathura crenulata</i>						18.52	0.05		18.52	0.05
<i>Mesanthura sp. 1</i>									75.00*	0.00
<i>Ceradocus sp. 1</i>						31.48	0.01			
<i>Cymadusa sp.</i>									47.50*	0.00
<i>Ampithoe divisura</i>			21.88	0.02						
<i>Ampithoe suapensis</i>			33.33	0.02						
<i>Ampithoe sp. 1</i>			45.58*	0.00		25.64	0.05			
<i>Ampithoe sp. 2</i>					29.80	0.01				
<i>Bemlos sp. 1</i>									42.13*	0.00
<i>Amphilochidae gen. sp. 1</i>					29.17	0.01			30.00	0.01
<i>Hyale sp.</i>			46.07*	0.00	29.01	0.02				
<i>Protohyale (P.) macrodactyla</i>		34.25	0.01							
<i>Gammaropsis sp. 1</i>			56.36*	0.00						
<i>Elasmopus longipropodus</i>					25.35	0.01	23.53	0.02	25.12	0.01
<i>Elasmopus sp. 1</i>									61.51*	0.00
<i>Ericthonius sp. 1</i>			27.41	0.03						
<i>Neomegamphopus sp. 1</i>						35.98	0.00			

<i>Pariphinotus</i> sp. 1				37.33	0.01			
<i>Podocerus</i> sp. 1							23.81	0.03
<i>Podocerus</i> sp. 2								43.48* 0.00
<i>Quadrimeaera cristianae</i>			38.46	0.00				
<i>Quadrimeaera chaelata</i>					14.81	0.05		
<i>Quadrimeaera</i> sp. 1			25.90	0.03	31.65	0.01		
<i>Quadrimeaera</i> sp. 2								33.33 0.02
<i>Quadrimeaera</i> sp. 3			51.51*	0.00				
<i>Dulichella anisochir</i>						31.05	0.01	
<i>Pilumnus</i> sp.						33.33	0.02	
<i>Omalacantha bicornuta</i>			28.57	0.01				
Crustacea (Juvenil)			28.16	0.01		22.89	0.04	
Ostracoda						24.66	0.01	21.81 0.04
<i>Chromadorita</i> sp.						33.33	0.02	
<i>Enoplus</i> sp.	53.92* 0.00	26.14 0.03						
<i>Euchromadora</i> sp.						36.70	0.00	
<i>Graphonema</i> sp.						49.12*	0.00	
<i>Oncholaimus</i> sp.						20.83	0.04	20.83 0.04
<i>Prooncholaimus</i> sp.						24.57	0.02	24.23 0.02
<i>Symplocostoma</i> sp.							25.66 0.01	29.61 0.00
<i>Viscosia</i> sp.						22.22	0.05	

3. **CAPÍTULO 2 ESTRUTURA TRÓFICA DA ASSOCIAÇÃO DE POLYCHAETA (ANNELIDA) EM RECIFE DE CORAL TROPICAL: IMPLICAÇÕES DO POTENCIAL AUMENTO DO NÍVEL DO MAR NA DINÂMICA DA CADEIA ALIMENTAR**

Caroline C.C. Clemente^{a*}, Paulo J. P. Santos^a

<https://orcid.org/0000-0002-1620-4425>, <https://orcid.org/0000-0003-4826-362X>

^a Laboratório de Dinâmica de Populações (LABDIN), Departamento de Zoologia, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rêgo s/n, Recife, Pernambuco 50670-420, Brasil.

*Autor para correspondência: carolineclemente2@gmail.com

Resumo

O presente estudo proporciona a primeira caracterização dos padrões de distribuição espacial das guildas alimentares de poliquetas em pequena escala no mediolitoral e infralitoral raso de um recife de coral costeiro. A estrutura trófica da fauna, ou de forma mais ampla a ecologia funcional, tem sido amplamente estudada e é reconhecida atualmente como uma das características mais importantes e vem sendo recentemente utilizada para abordar o funcionamento do ecossistema em resposta a perturbações. O objetivo do presente estudo consiste na análise da distribuição em pequena escala vertical entre o mediolitoral e o infralitoral raso de ambiente recifal dos grupos funcionais tróficos de Polychaeta, com o auxílio de unidades de substrato artificial (UAS). O grupo dominante em todas as alturas de maré estudadas foi SR-He-mic herbívoro comedor de microbentos de superfície), enquanto SR-De (detritívoros de superfície) foi o grupo trófico com maior riqueza taxonômica. A distribuição dos grupos tróficos foi muito influenciada, em pequena escala, pela de altura de maré. Foi registrada maior diversidade trófica no mediolitoral e esta diversidade pode vir a diminuir significativamente em caso de "afogamento" (total ou parcial) do ecossistema recifal com o aumento do nível do mar. Este estudo evidencia a vulnerabilidade do ecossistema recifal e dos organismos bentônicos frente às mudanças ambientais, destacando a importância de ações mitigadoras para evitar perdas neste ecossistema.

Palavras-chave: Zonação, Unidades Artificiais de Substrato, Recifes de Coral, Polychaeta, guilda trófica, Aumento do nível do mar.

INTRODUÇÃO

Os recifes de coral foram classificados como ecossistemas em perigo de extinção, devido à exposição a múltiplos estresses, que incluem fatores naturais, influências diretas da atividade humana e intervenções mediadas pelo homem (Hughes et al. 2003; Hoegh-Guldberg et al. 2007). Como por exemplo, a susceptibilidade destas comunidades às mudanças climáticas globais, incluindo a elevação da temperatura, a acidificação da água e o aumento do nível do mar (Harley et al., 2006; Byrne et al., 2010; Anthony et al., 2011; Hale et al., 2011; Van Woesik et al., 2015; Sarmiento et al., 2017; Araújo-Silva et al., 2022).

A lacuna no conhecimento sobre a ecologia da maioria das espécies que habitam os recifes de corais torna-se notável principalmente devido à reduzida informação sobre a composição taxonômica básica, pois a maioria dos táxons são organismos pequenos, crípticos e relativamente “raros” (Reaka-Kudla, 2005). Essa criptofauna busca refúgio na complexa estrutura recifal (Carvalho et al., 2019; Plaisance et al., 2011; Wolfe et al., 2021) e é fonte alimentar crucial para diversos níveis tróficos (Opitz, 1993; Glynn e Enochs, 2011). Destaca-se a sua importância para a trofodinâmica dos recifes, uma vez que estabelecem conexão direta do bentos com os consumidores de ordem superior (Hiatt e Strasburg, 1960 ; Depczynski e Bellwood, 2003; Rogers et al., 2018).

Um dos microhabitats que sustentam grande parte desses pequenos indivíduos nos recifes é o fital, tufos de algas, cobertura bentônica mais abundante na maioria dos recifes de coral contemporâneo; podendo revestir de 30 a 80% da superfície do ecossistema recifal, também considerado a principal fonte de produção primária no recife (Maida e Ferreira 1997; Wismer et al. 2009; Hoey e Bellwood 2010; Goatley e Bellwood, 2011; Aued et al 2018). Este microhabitat apresenta extensa complexidade estrutural; abrigando uma rica fauna de invertebrados, além de servir como abrigo para inúmeras espécies de peixes (Hall e Bell, 1993; Littler e Littler 1994; Milne e Griffiths, 2014). No fital podemos encontrar os poliquetas, vermes marinhos, um dos grupos mais abundantes em quase todos os ecossistemas bentônicos (Brandt et al., 2012; Saeedi et al., 2022). encontrados em recifes de corais, costões rochosos, estuários, manguezais, fundos lamosos, arenosos e/ou areno-lamosos (Amaral et al., 2004; 2013), esses animais participam da cadeia alimentar das comunidades bentônicas e podem representar até 80% da dieta de algumas espécies de peixes com importância econômica (Amaral e Migotto, 1980). Eles são

também predadores de outros organismos da macrofauna (Commito, 1982), participam da ciclagem de nutrientes no oceano (Paiva, 2006) e são reconhecidos como bons bioindicadores para monitoramento ambiental (Clarke e Warwick, 1994; Rosenberg et al., 2004).

Os anelídeos poliquetas são classificados em mais de 80 famílias, com taxonomia bastante complexa, devido ao grande número de espécies e às várias formas (Fauchald, 1977; Bleidorn et al. 2003). É impraticável examinar a ecologia funcional de cada espécie de poliqueta individualmente; portanto, Jumars e Fauchald (1977) e Fauchald e Jumars (1979) utilizaram a morfologia e, em parte, a taxonomia (especificamente, famílias ou subgrupos dentro de famílias) de poliquetas para agrupar os poliquetas em guildas funcionais (grupos de espécies que utilizam os mesmos recursos de forma semelhantes). Estas guildas basearam-se no modo de alimentação (alimentador de depósitos subsuperficiais, carnívoro, filtrador, herbívoro ou alimentador de depósitos superficiais), na motilidade (móvel, discretamente móvel ou sésil) e na estrutura de alimentação (mandibular, bombeadora, tentacular ou outra) (Jumars e Fauchald, 1977; Fauchald e Jumars, 1979; Macdonald et al., 2010; Jumars et al., 2015). Dessa forma, a classificação conforme o conceito de 'guilda trófica', proposto por Macdonald et al. (2010), revela-se ampla e funcional ao considerar tanto o nível de mobilidade quanto as estratégias alimentares dos indivíduos, viabilizando o agrupamento das espécies em “grupos funcionais tróficos” ou guildas alimentares.

O modo de alimentação da fauna macrobentônica tem sido amplamente estudado e é reconhecido atualmente como uma das características importantes e mais frequentemente utilizada para abordar o funcionamento do ecossistema em resposta a perturbações (Oug et al., 2012 ; Piló et al., 2016 ; Hu et al. al., 2019 ; Egres et al., 2019). Há inúmeros trabalhos que descrevem a estrutura trófica de Polychaeta em ambientes de praia, estuário, plataforma continental e baía (Damianidis e Chintiroglou, 2000; Antoniadou e Chintiroglou, 2006; Cheung et al., 2008; Metcalfe e Glasby, 2008; Magalhães e Barros, 2011; Mattos et al., 2013). No entanto, até ao momento este estudo é pioneiro ao focar na relação entre zonation em pequena escala e a variação na ecologia trófica de poliquetas, frente à ameaça iminente de elevação do nível do mar.

É reconhecido que a complexidade e o tipo do substrato exercem uma forte influência na estrutura da comunidade bentônica, o que pode comprometer experimentos

conduzidos em comunidades naturais (Snelgrove e Butman, 1994; Underwood e Chapman, 1996; 2006). Unidades de Substrato Artificial (UAS) têm sido extensivamente empregadas para imitar os tufos de algas naturais. Além de proporcionar uma redução na variação da estrutura da comunidade e sua diversidade decorrente da heterogeneidade estrutural do substrato, elas viabilizam a representação da comunidade nativa por meio de amostras padronizadas (Kelaher, 2003; Mirto e Danovaro 2004; Bishop 2005; Gobin e Warwick 2006; Rule e Smith, 2007; Costa et al., 2016; Barroso et al., 2018). Essas UAS tornam-se rapidamente parte do habitat recifal e são cobertas por uma forma de biofilme ou algas, particularmente turfas de algas, que preenche comumente os espaços “vazios” dos recifes (Smith et al., 2016; Wolfe et al., 2021).

Estudos desta natureza podem representar uma contribuição valiosa para a avaliação ágil e econômica de impactos em ecossistemas bentônicos (Warwick, 1988) e são de extrema relevância, visto que tornam possível avaliar quais os prejuízos para a biodiversidade e função bentônica devido ao potencial aumento do nível do mar. O objetivo principal do presente estudo consiste na análise da distribuição em pequena escala vertical entre o mediolitoral e o infralitoral raso de ambiente recifal dos grupos funcionais tróficos de Polychaeta, com o auxílio de unidades de substrato artificial (UAS). Os dados serão utilizados para testar a hipótese que uma eventual subida do mar acarretará perdas de funcionalidade do ecossistema recifal.

METODOLOGIA

ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi instalado em 23 de dezembro de 2018, na parte de trás de uma bancada de recife costeiro (back reef), localizada na Praia de Serrambi (S 8 ° 33 'W 35 ° 00'), litoral Sul do estado de Pernambuco, nordeste do Brasil; e findou em 24 de janeiro de 2019. A praia é protegida por recifes de arenito em quase toda a sua extensão (cerca de 4,5 km de comprimento e largura máxima que chega a 1 km), os quais se apresentam geralmente paralelos à costa e servem de substrato para o desenvolvimento de algas e corais além de ser uma proteção efetiva para o litoral, pois absorve grande parte da energia das ondas (Manso et al., 2003). Esses recifes são do tipo franja, possuindo 2 km de extensão por 0,7 km de largura, ficando parte dele emerso na baixa-mar e totalmente

submerso na preamar. Durante a baixa-mar há formação de piscinas naturais (Jales et al., 2013).

METODOLOGIA DE CAMPO

Desenho experimental

Para montagem do experimento e caracterização dos poliquetas foram utilizadas Unidades Artificiais de Substrato (UAS), do tipo grama sintética (tiras de polietileno de 12 mm de altura), por mimetizar tapetes de algas *in situ*, tornando-se facilmente colonizadas pela fauna. Foram determinadas sete faixas/ alturas de maré para montagem do experimento; com distância prevista inicialmente de aproximadamente 20 cm de variação vertical de uma faixa para outra. No entanto, as variações de desnível entre alturas de maré foram ligeiramente alteradas durante a montagem do experimento, em relação à previsão de desníveis de 20 cm, devido à dificuldade de localizar pontos de fixação/apoio das cordas com as UAS. Assim, foram instaladas três alturas de maré no infralitoral raso, -0.15, -0.3 e -0.4 m, na altura de maré 0.0 m e três altura de maré no mediolitoral, correspondendo às alturas de maré 0.2, 0.5 e 0.6 m. Esses pontos foram determinados através de medições com auxílio de régua de nível; estabelecendo um ponto de referência fixo.

Todas as sete alturas de maré receberam dois conjuntos de cordas, onde cada uma das cordas era constituída por três UAS de tamanho 10 x 10 cm; foi assegurada uma distância mínima de 10 cm de distância de uma UAS para outra (Figura 1). Ou seja, foram instaladas seis UAS em cada altura de maré; totalizando 42 UAS/réplica no experimento. Os conjuntos de cordas contendo as UAS foram fixados na bancada do recife de coral, horizontalmente e paralelas à linha da superfície da água. Considerando a complexidade da área de estudo, cada corda foi registada como estando localizada numa de três sub-áreas expostas de forma diferente, denominadas Sul (S), Centro (C) e Norte (N). Apesar da localização bastante protegida do local escolhido, foram observados ventos predominantes de sudeste, o que determinou uma diminuição da energia das ondas e das correntes de sul para norte.

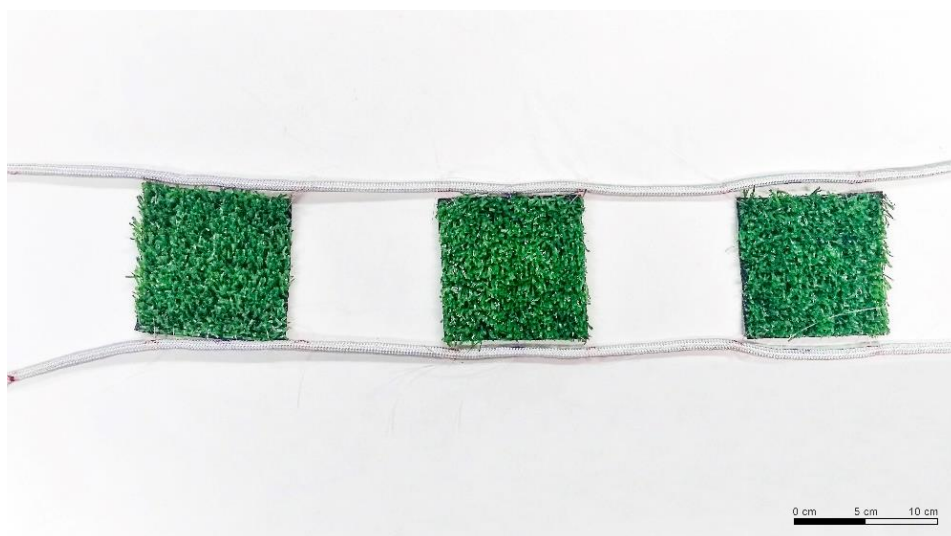


Figura 1. Modelo de um conjunto de corda com três Unidades de Substrato Artificial (UAS).

Decorridos 30 dias de experimento, em campo, todas as UAS foram coletadas, acondicionadas em potes plásticos, previamente etiquetados e fixadas em formol salino na concentração 4%. Para caracterização dos parâmetros abióticos da área, foram coletadas medidas das principais variáveis físico-químicas da água do mar (temperatura, salinidade, potencial de oxirredução e oxigênio dissolvido) antes da fixação das UAS (início do experimento) e no dia da coleta de todas as réplicas (fim do experimento).

METODOLOGIA DE LABORATÓRIO

A fauna colonizadora das UAS foi extraída através da lavagem em água corrente sob peneira de abertura de malha geológica 0.3 mm, acondicionadas em potes plásticos, devidamente identificados, e conservada em álcool etílico a 70%. Os organismos presentes em cada UAS/réplica foram triados com o auxílio de estereomicroscópio, acondicionados em microtubos de plástico e conservados em álcool etílico. Em seguida foi realizado o refinamento taxonômico da comunidade de poliquetas ao menor nível taxonômico possível, agrupadas de acordo com o critério taxonômico adotado por Fauchald (1977) e literatura taxonômica atualizada. A estrutura trófica dos poliquetas foi analisada através da classificação quanto a sua guilda trófica (MacDonald et al., 2010) (Tabela 1).

Tabela 1. Método de classificação de guilda trófica de Polychaeta (Annelida) (MacDonald et al., 2010).

Fonte de alimentação:	Epibêntico (EP) Superfície (SR) Subsuperfície (SS)
Dieta	Carnívora (Ca) Herbívora (He) Omnívora (Om)
Tipo/tamanho do alimento	Sedimento (sed) Matéria orgânica particulada (pom) Microbiota bentônica (e.g., diatomáceas e outros organismos unicelulares, mic), Meiofauna bentônica (organisms retained on a <500 µm sieve, mei), Macrofauna bentônica (organismos retidos num crivo de 500 µm, incluindo junto macroalgas, mac), Fitoplâncton (phy), Zooplâncton (zoo) Material terrestre (terr)
Modo de alimentação	Alimentador de depósito (ingere sedimentos; De) Alimentador de detritos (ingere apenas matéria particular, sem sedimentos; Dt) Alimentador de suspensão/filtro (retira partículas da água, Su) Predador (come apenas animais vivos; Pr) Carnívoro (apenas carniça; Sc) Parasita Suctorial (Sp) Quimiossintético (com bactérias simbióticas, Ch) Lignívoro (come madeira, Li) Grazer (alimenta-se por raspagem, quer de algas quer de animais sésseis, Gr) Browsing (alimenta-se rasgando ou recolhendo itens particulares, Br).
Motilidade	Séssil (S) Discretamente móvel (D) Móvel (M)
Hábito	Vida livre (pode viver à superfície ou escavar ativamente uma toca, F) Comensal (vive com o hospedeiro, mas não o prejudica, C) Tubícola (T) Habitante de tocas (sedentário, vive numa toca, B) Incrustante (necessita de um grande ponto de fixação, por exemplo ascídias compostas ou briozoários incrustantes, R) Anexados (a um substrato duro, necessitando apenas de um ponto de fixação, por exemplo, ascídias solitárias ou esponjas calcárias, A) Parasitas (alimentando-se diretamente do hospedeiro, X) Ancorados na lama (sedentários, por exemplo, canetas-do-mar ou anêmonas escavadoras, U) Planctônicos (passando a maior parte do seu ciclo de vida na coluna de água, P)

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A comunidade e as guildas tróficas de poliquetas foram avaliadas por medidas multivariadas, através de rotinas executadas no software PRIMER v.6+PERMANOVA. Os dados de abundância e guildas tróficas foram transformados em raiz quarta, em seguida, uma matriz de similaridade foi gerada usando semelhança de Bray-Curtis. Foram

inseridos dois fatores, altura de maré com sete níveis (0.6, 0.5, 0.2, 0.0, -0.15, -0.3, -0.4 m) e posição, com três níveis (Sul, Centro, Norte). A rotina nMDS, Ordenação por Escalonamento Multidimensional, foi executada para demonstrar graficamente o padrão de dispersão e similaridade entre as réplicas. Em seguida foi aplicada a PERMANOVA para comparar as diferenças na estrutura da comunidade e guilda trófica de poliqueta em decorrência do fator altura de maré. Além destas, a rotina PERMDISP, análise multivariada de dispersão, foi calculada para demonstrar a dispersão média do conjunto de amostras (3 posições/áreas x 7 alturas de maré) em relação ao ponto médio de cada altura de maré (centroide); segundo métodos descritos por Clarke e Warwick (1994) e Anderson (2004, 2005).

Em caso de significância do fator foi aplicado o teste *a posteriori*, teste de Tukey, entre pares de altura de maré para localizar diferenças significativa na estrutura da comunidade e guilda trófica de poliqueta entre elas. Em seguida, foi executada a rotina de Similaridade Percentual (SIMPER) para determinar quais táxons que mais contribuíram para essas diferenças médias entre as alturas de maré. Os atributos da comunidade, dados não transformados, foram calculados por ANOVA permutacional por meio de matriz de similaridade por distância euclidiana.

A riqueza (S), equitabilidade (J') e diversidade de Shannon-Wiener (H') foram determinadas pela soma das réplicas, utilizando a transformação logarítmica das abundâncias para reduzir a influência da densidade, mantendo a riqueza e diversidade (Paiva, 1994).

RESULTADOS

PARÂMETROS AMBIENTAIS DA ÁGUA

Na montagem do experimento, a temperatura média da água foi de 28.8 °C, o oxigênio dissolvido apresentou valores de 8.7 mg/l, salinidade 41 PSU, potencial de oxirredução, 24 mV e pH básico de 8.1. No fim do experimento, dia que todas as UAS/réplicas foram coletadas, a temperatura da água apresentou 31 °C, oxigênio dissolvido de 6.2 mg/l e

salinidade 38 PSU. Por problemas no equipamento, não foram registrados valores reais de pH e potencial de oxirredução.

PERFIL DE ZONAÇÃO

Os pontos onde foram instaladas as cordas foram mensurados, réplica por réplica, para traçar um perfil de zonação com auxílio de régua de nível a partir de um ponto de referência fixo (Figura 2). Devido ao recife de coral apresentar uma estrutura tridimensional complexa e com áreas de acúmulo de fragmentos, houve UAS/réplicas que não foram instaladas em altura de maré proposta inicialmente no design do experimento.

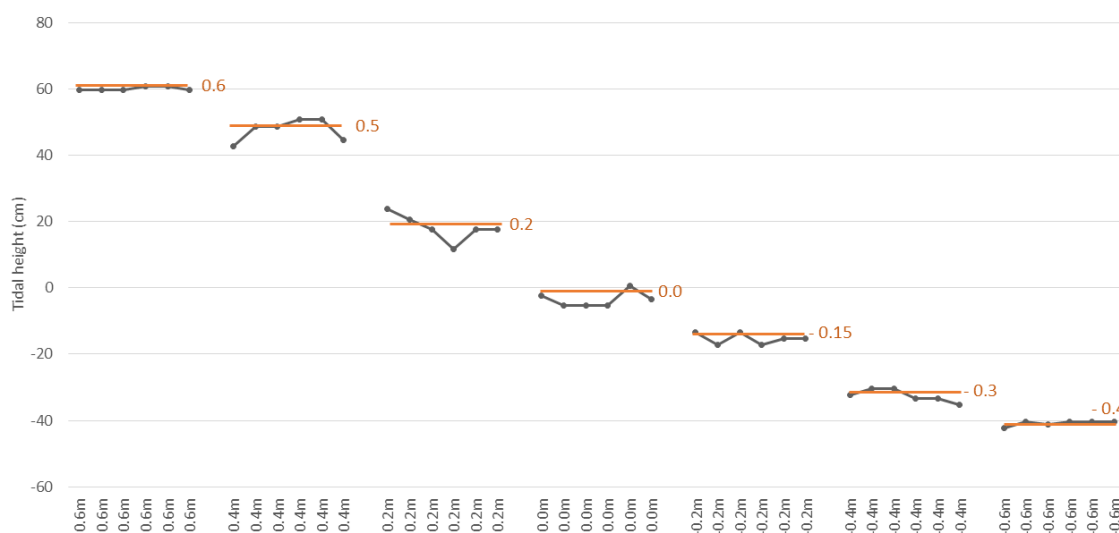


Figura 2. Perfil de zonação, que o experimento foi instalado. Cada ponto corresponde a uma UAS/réplica (Fonte: Clemente et al., 2024).

BIODIVERSIDADE E PADRÃO DE ABUNDÂNCIA

Nas réplicas analisadas foi registrado um total de 26.314 indivíduos distribuídos em 23 famílias. A abundância de poliquetas variou de 4.283 indivíduos por m^2 (ind. m^{-2}) na plataforma do recife (altura de maré 0.6 m) a 233.400 ind. m^{-2} no infralitoral -0.4 m; esse aumento ocorreu gradual e progressivamente com o aumento da profundidade.

A família Syllidae registrou a maior riqueza, com 11 táxons, seguida de Spionidae com 10, Terebellidae com oito e Nereididae com sete. A maioria dos táxons apresenta abundâncias mais baixas nas alturas de maré do mediolitoral (0.6, 0.5, 0.2 m). *Ceratonereis* sp., *Malacoceros* sp., *Eumida* spp., *Exogone* spp., *Exogoninae* spp., *Megasyllis* spp., *Opisthysyllis* spp., *Sphaerosyllis* spp. e *Syllis* spp. apresentam abundâncias globais mais elevadas. O táxon *Raricirrus* sp. (família Cirratulidae) apresentou aumentos abruptos em -0.3 e -0.4 m. Diferentemente da maioria dos táxons, a espécie *Neanthes ceciliae* Steiner e Santos, 2004, registrou maior abundância no mediolitoral (0.6 m) e *Perinereis* sp. só foi registrada no mediolitoral (0.6 e 0.5 m) e na altura de maré 0.0 m. *Malacoceros* sp. e *Syllis* spp. mostram um aumento gradual da abundância até a altura de maré 0.0 m, seguido de um pequeno decréscimo no infralitoral. As baixas abundâncias de muitos táxons dificultam a determinação de padrões de distribuição claros (Tabela S1. Material suplementar).

Guildas tróficas

Os poliquetas foram classificados em onze grupos tróficos/tipos de alimentação (Tabela S2. Material suplementar): SR-He-mic (herbívoro comedor de microbentos de superfície), SR-De (Comedor de depósito de superfície), SR-Om-mic (Superfície-Omnívora-Microfauna bentônica), Ep-Su (Suspensívoro/filtrador), SS-De (Subsuperfície- Alimentador de depósito), SS-Pr-mei (Subsuperfície-Predador-Meiofauna bentônica), SS-Pr-mac (Subsuperfície - Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mac (Superfície- Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mei (Superfície-Predador-Meiofauna), SR-Sc-mac (Superfície- Necrófago - Meiofauna bentônica), SR-Dt (comedor de detritos).

O grupo trófico que apresentou maior representatividade foi SR-He-Mic (herbívoro comedor de microbentos de superfície), abrangendo 83% da abundância dos indivíduos registrados. Os Predadores de Superfície (SR-PR-mac) foi o segundo mais representativo 4,8%, seguido dos Alimentador de depósito de superfície (SR-De), 4,7% dos indivíduos. Todos os grupos tróficos apresentaram maior abundância no infralitoral raso; exceto o SR-Pr-mei (Superfície-Predador-Meiofauna), que foi mais abundante na altura de maré 0.2 m, além do grupo Ep-Su (Suspensívoro/filtrador) que foi mais abundante nas alturas

de maré 0.0 e -0.15 m, e SR-Sc-mac (Superfície-Necrófago-Meiofauna bentônica) mais abundante na altura de maré 0.0 m (Figura 3).

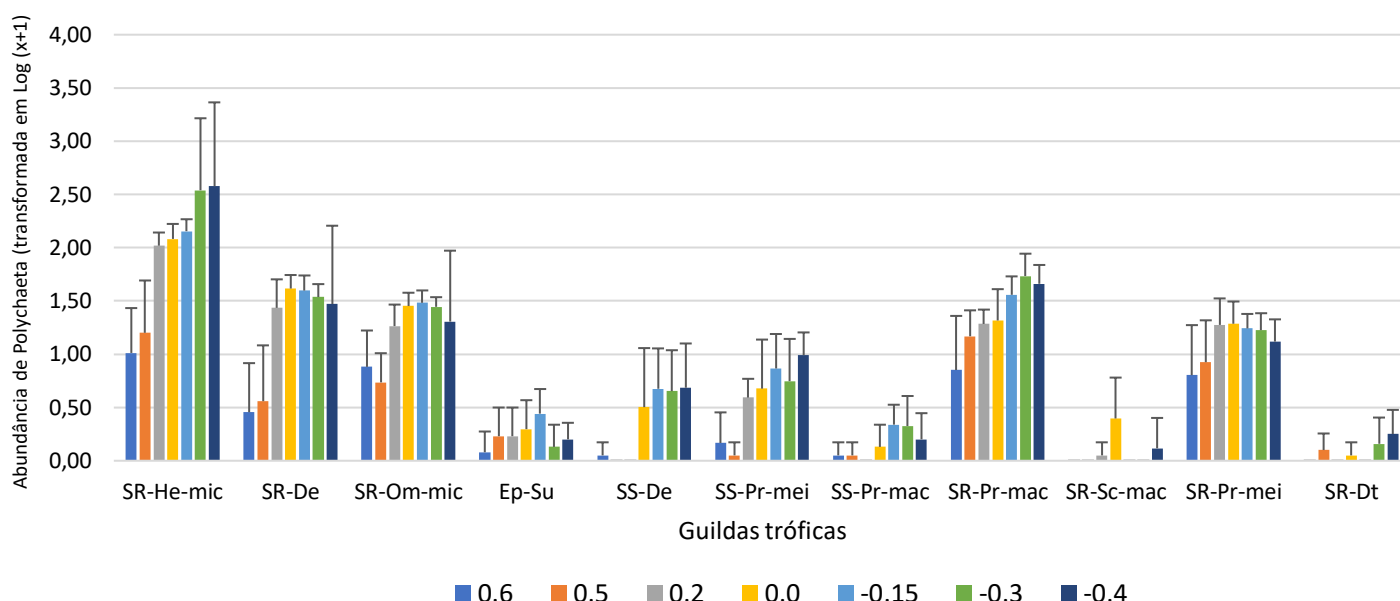


Figura 3. Abundância média, dados transformados em Log (x+1), das guildas tróficas dos poliquetas distribuídos num perfil de zonação em pequena escala (variação indica intervalo de confiança de 95%). SR-He-mic (herbívoros comedor de microbentos de superfície), SR-De (Superfície-Alimentador de depósito), SR-Om-mic (Superfície-Omnívora-Microfauna bentônica), Ep-Su (Suspensívoro/filtrador), SS-De (Subsuperfície- Alimentador de depósito), SS-Pr-mei (Subsuperfície-Predador-Meiofauna bentônica), SS-Pr-mac (Subsuperfície - Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mac (Superfície- Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mei (Superfície-Predador-Meiofauna), SR-Sc-mac (Superfície- Necrófago - Meiofauna bentônica), SR-Dt (comedor de detritos).

O mediolitoral exibiu uma maior diversidade de guildas alimentares quando comparado ao infralitoral (Tabela 2). Na altura de maré 0.6 m, os modos alimentares predominantes foram SR-He-mic, SR-Pr-mac, SR-Pr-mei e SR-Om-mic. No mediolitoral 0.5 m, SR-He-mic também foi o mais representativo seguido por SR-Pr-mac, SR-Pr-mei, SR-Om-mic e SR-De. Na altura de maré 0.2 m, SR-He-mic também foi o modo alimentar dominante, seguido por SR-De, SR-Pr-mei, SR-Om-mic e SR-Pr-mac. A 0.0 m, os modos alimentares predominantes foram SR-He-mic (49%), SR-De (17%), SR-Om-mic (11%) e SR-Pr-mac (9%). No infralitoral a -0.15 m, SR-He-mic representou 51%, SR-De 14%, SR-Pr-mac 13% e SR-Om-mic 10%.

Em todas as alturas de maré, o grupo trófico SR-He-mic destacou-se como o mais representativo. Sua predominância aumentou progressivamente com o aumento da profundidade, atingindo altos níveis de dominância em -0.3 m e -0.4 m, 87% e 93%, respectivamente. Nas alturas de maré do mediolitoral, embora o grupo SR-He-mic seja o mais proeminente, foi registrada representatividade de outros grupos tróficos (Tabela 2).

Tabela 2. Porcentagem média da abundância total dos grupos tróficos distribuídos nas diferentes alturas de maré; mediolitoral (0.6, 0.5 e 0.2 m), infralitoral (- 0.15, - 0.3 e - 0.4 m) e na altura de maré de 0.0 m. SR-He-mic (herbívoro comedor de microbentos de superfície), SR-De (Superfície-Alimentador de depósito), SR-Om-mic (Superfície-Omnívora-Microfauna bentônica), Ep-Su (Suspensívoro/filtrador), SS-De (Subsuperfície- Alimentador de depósito), SS-Pr-mei (Subsuperfície-Predador-Meiofauna bentônica), SS-Pr-mac (Subsuperfície - Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mac (Superfície- Predador - Macrofauna bentônica), SR-Pr-mei (Superfície-Predador-Meiofauna), SR-Sc-mac (Superfície- Necrófago - Meiofauna bentônica), SR-Dt (comedor de detritos).

	0.6	0.5	0.2	0.0	-0.15	-0.3	-0.4
SR-He-mic	30	38	53	49	51	87	93
SR-De	8	9	15	17	14	3	2
SR-Om-mic	18	9	9	11	11	2	1
Ep-Su	1	2	0	1	1	0	0
SS-De	0	0	0	2	2	0	0
SS-Pr-mei	2	0	2	2	3	1	0
SS-Pr-mac	0	0	0	0	0	0	0
SR-Pr-mac	22	25	9	9	13	5	2
SR-Sc-mac	0	0	0	1	0	0	0
SR-Pr-mei	20	17	10	8	6	1	1
SR-Dt	0	1	0	0	0	0	0

A riqueza dos grupos tróficos revelou-se inferior no mediolitoral, aumentando gradativamente em direção ao infralitoral. A equitabilidade apresentou uma redução contínua do mediolitoral para o infralitoral, atingindo os níveis mais baixos nas alturas de maré -0.3 e -0.4 m (Figura 4). A diversidade de Shannon-Wiener (H') revelou um notável padrão de maior diversidade nas alturas de maré do mediolitoral, seguido por uma acentuada diminuição com o aumento da profundidade, a altura de maré -0.4 m apresentou a menor diversidade de guildas.

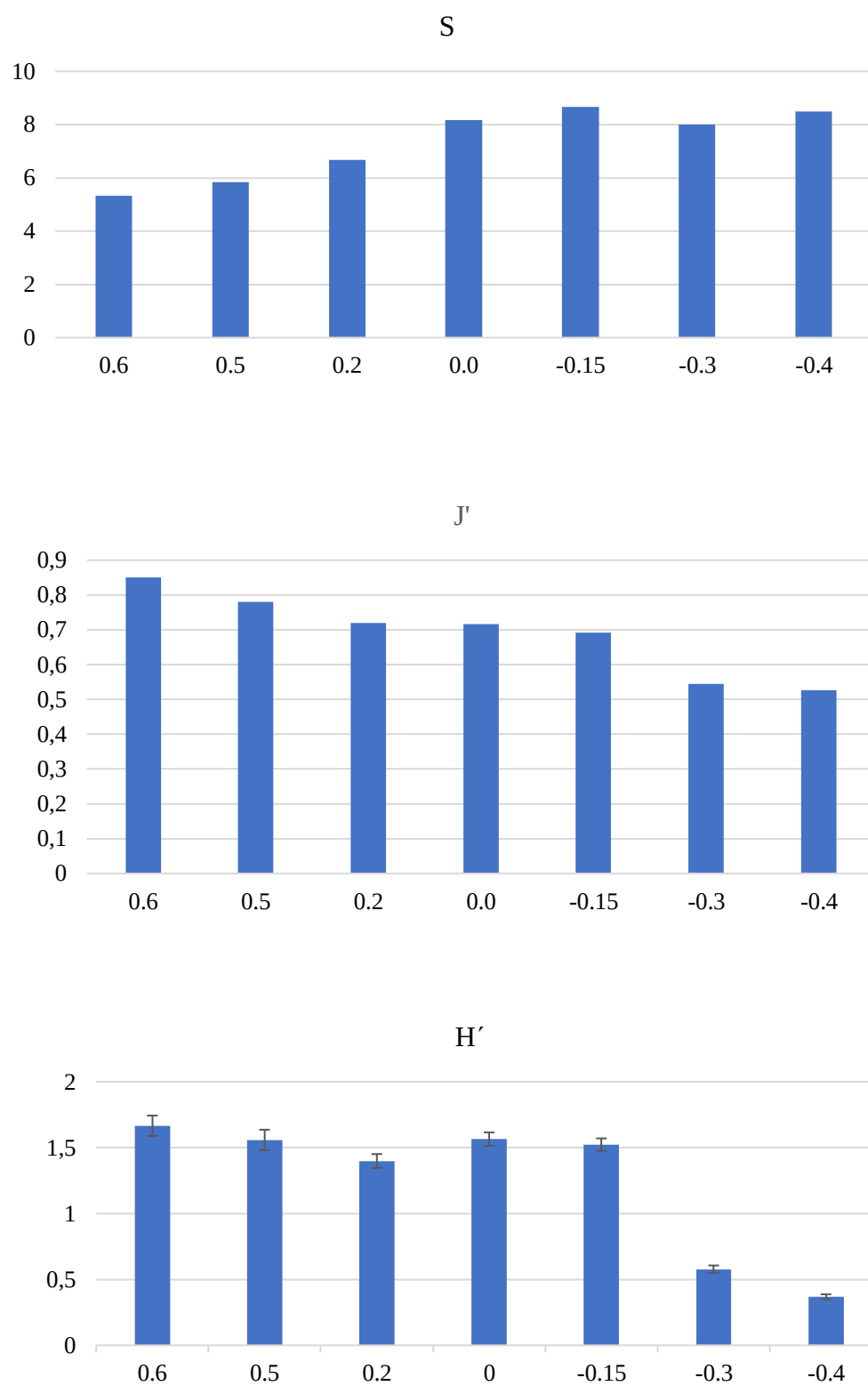


Figura 4. Valores médios e intervalo de confiança (IC95%) dos atributos da comunidade S - Riqueza, J - equitabilidade dos tratamentos e H' - Diversidade de Shannon-Wiener nas diferentes alturas de maré.

ANÁLISES UNI E MULTIVARIADAS

Guildas tróficas

Na análise da estrutura gráfica multivariada das guildas de Polychaeta, notou-se que as réplicas da altura de maré 0.0 m e do infralitoral raso tenderam a se agrupar, evidenciando uma maior similaridade entre elas. Em contraste, as réplicas do mediolitoral formaram agrupamentos mais distantes das réplicas do infralitoral, delineando um grupo separado com uma discreta dispersão gráfica (Figura 5). Vale ressaltar que, apesar da dissimilaridade entre as amostras, não foram identificadas diferenças estatisticamente significantes na dispersão entre as réplicas (PERMDISP $F = 6,50$; $p(\text{perm}) > 0,05$).

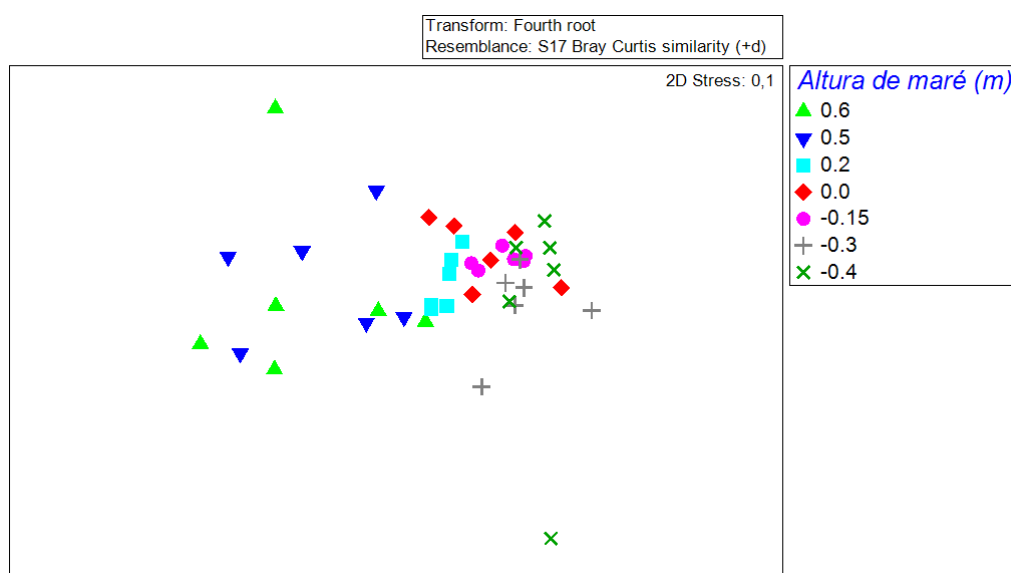


Figura 5. Gráfico de Ordenação por Escalonamento Multidimensional não métrico (nMDS) das guildas de poliquetas nas diferentes alturas da maré.

Foram registradas diferenças significativas na estrutura das guildas tróficas de poliquetas em relação às diferentes alturas de maré (Pseudo- $F = 6,76$; $p < 0,01$). No entanto, não foram observadas diferenças estatísticas evidentes na organização das guildas com base nas diferentes posições (Pseudo- $F = 0,95$; $p > 0,05$) e não houve registro de interações entre esses fatores (Pseudo- $F = 1,16$; $p > 0,05$).

As comparações pareadas entre alturas de maré (Tabela 3) registraram diferenças significativas apenas entre as alturas de maré consecutivas 0.5 e 0.2 m (Dissimilaridade: 28%) e 0.2 e 0.0 m (16%). Entre 0.5 e 0.2 m as dissimilaridades foram conduzidas por SR-De em 20,72%, SR-He-mic contribuiu com 19% e SS-Pr-mei 18% e Ep-Su 9,7 %; todos exibindo maior abundância na altura de maré 0.2 m. As dissimilaridades encontradas entre as alturas de maré 0.2 e 0.0 m foram conduzida por SS-De (17%), ausente em 0.2 m, mas registrado em 0.0 m; SR-SC-mac apresentou 16,5% de contribuição para as dissimilaridades, com baixa abundância em 0.2 m, e aumento em 0.0 m. Ep-Su, com 13% de contribuição e SS-Pr-mei 11%, com maior abundância em 0.0 (Tabela S3. Material suplementar).

Tabela 3. Comparações pareadas entre as alturas de maré dos grupos tróficos apresentados pela associação de poliqueta. Os valores em negrito marcam as diferenças significativas. Os valores de “p” marcados com asterisco (*) correspondem aos resultados entre alturas de maré consecutivas.

PERMANOVA PAIRWISE		
Altura de maré (m)	t	p(perm)
0.6, 0.5	0,63	0,80
0.6, 0.2	2,53	0,00
0.6, 0.0	2,94	0,00
0.6, -0.15	3,43	0,00
0.6, -0.3	3,16	0,00
0.6, -0.4	2,99	0,00
0.5, 0.2	2,68	0,00*
0.5, 0.0	3,16	0,00
0.5, -0.15	3,86	0,00
0.5, -0.3	3,50	0,00
0.5, -0.4	3,04	0,00
0.2, 0.0	1,66	0,04*
0.2, -0.15	3,29	0,00
0.2, -0.3	2,40	0,00
0.2, -0.4	1,94	0,01
0.0, -0.15	1,45	0,07
0.0, -0.3	1,60	0,03
0.0, -0.4	1,42	0,03
-0.15, -0.3	1,27	0,19
-0.15, -0.4	1,15	0,21
-0.3, -0.4	0,49	0,90

DISCUSSÃO

Ao examinar a totalidade da estrutura da macrofauna bentônica (poliquetas, crustáceos, moluscos, nematoides e equinodermos) Clemente et al. (2024) identificaram variações significativas entre todas as alturas de maré consecutivas, as mesmas utilizadas no presente estudo. Os autores observaram que a abundância e estrutura da macrofauna, incluindo Polychaeta, foram fortemente influenciados em escala de pouco centímetros, assim como registramos aqui para os grupos tróficos. Esses resultados inferem que a variação da altura da maré, à qual o recife está sujeito, é um importante fator determinante da abundância dos organismos, como ocorre de modo semelhante em costões rochosos (Bennett e Pope, 1960; Oigman-Pszczol et al., 2004; Araújo et al., 2005; Cooling e Smith, 2015; Dos Santos et al., 2017) e também na zonation bentônica, em ampla escala, em recifes de corais (Milne e Griffiths, 2014).

A variação na altura de maré influenciou significativamente a distribuição e a organização das guildas tróficas dos Polychaeta, revelando marcante heterogeneidade no mediolitoral. Entre as alturas de maré consecutivas de 0.5 m e 0.2 m, observou-se uma dissimilaridade significativa de 28%, enquanto entre 0.2 m e 0.0 m, a dissimilaridade foi de 16%. Apesar da ausência de diferença estatisticamente significativa entre as alturas de maré 0.6 m e 0.5 m, as dissimilaridades entre elas atingiram 27,5%, comparáveis às observadas entre 0.5 m e 0.2 m. Por outro lado, o infralitoral exibiu dissimilaridades mais baixas, variando entre 14% e 20%.

O grupo dominante em todas as alturas de maré estudadas foi SR-He-mic (herbívoros comedores de microbentos de superfície), enquanto SR-De (detritívoros de superfície) foi o grupo trófico com maior riqueza taxonômica, 24 *taxa* representantes. Ao contrário do que foi constatado nesta pesquisa, estudos conduzidos em ambientes de mediolitoral de costões rochosos indicaram que os filtradores foram o grupo dominante (Chouikh et al., 2019), o que também foi observado em recifes (Porrás et al., 1996). Em contrapartida, em ambientes de praia e lama, foi registrada uma maior predominância de alimentadores de depósito (Mattos et al., 2013; Mosbahi et al., 2017; Chouikh et al., 2019).

Foram identificados níveis mais elevados de diversidade trófica no mediolitoral, os quais diminuíram à medida que a profundidade aumentou. No infralitoral, foi observada uma menor diversidade de grupos tróficos, destacando-se a marcante

predominância de até 93% de organismos herbívoros que se alimentam na superfície do substrato (SR-He-mic), notadamente representados pelo Cirratulidae *Raricirrus* sp. e pelos silídeos Exogone spp. e Exogoninae spp. Essas espécies exibiram uma elevada abundância nas alturas de maré -0.3 e -0.4 m. A explicação desse fenômeno pode estar relacionada à natureza herbívora desses indivíduos, sugerindo que o fital desenvolvido na superfície das unidades artificiais de substrato (UAS) desempenha um papel fundamental como fonte alimentar, principalmente no infralitoral raso. Podendo sustentar concentrações elevadas de herbívoros, conforme sugerido por estudos anteriores (Benedetti-Cecchi, 2000; Milne e Griffiths, 2014). Antoniadou e Chintiroglou (2006) observaram que herbívoros de pequeno porte, como os membros da subfamília Exogoninae se alimentam das diatomáceas bentônicas que ficam presas ao fital. E que herbívoros de grande porte podem se alimentar dos talos das algas ou das epífitas associadas.

A prática do pastoreio pode influenciar significativamente os padrões de distribuição vertical dos organismos em ambientes de costões rochosos (Underwood e Jernakoff, 1981; Hawkins e Hartnoll, 1983), corroborando com os resultados apresentados aqui, os quais indicam que a associação de Polychaeta no infralitoral não apresentou diferenças significativas nas alturas de maré -0.3 e -0.4 m, quando houve maior abundância de herbívoros. Foram registradas diferenças significativas apenas entre as alturas de maré -0.15 e -0.3 m (dissimilaridade de 14,5%), influenciadas particularmente pelo herbívoro *Raricirrus* sp., registrado com baixa abundância em -0.15 m e alta em -0.3 m. O registro da espécie *Raricirrus* sp. em nossas amostras apresenta uma peculiaridade intrigante, uma vez que este é um gênero de Polychaeta considerado raro e normalmente associado a ambientes de maior profundidade. Em nossa pesquisa, os exemplares foram identificados como uma nova espécie após análise detalhada por especialista. Pertencente à família Cirratulidae, que é geralmente classificada como um consumidor de depósitos de superfície por meio de palpos tentaculares (Jumars et al., 2015), o gênero *Raricirrus* é notável por sua característica única de ausência de palpos de alimentação (Magalhães et al., 2017). Contrariando descrições passadas, Macdonald et al. (2010) classificam esse gênero como herbívoro, alimentando-se principalmente na superfície, especialmente de diatomáceas. Essa aparente contradição é esclarecida através dos resultados do presente estudo, uma vez que as algas formadoras de turf, incluindo diatomáceas, cianobactérias, Chlorophyta, Rhodophyta e Phaeophyta (Connell et al., 2014), compõem parte importante

deste ambiente. A dominância do táxon *Raricirrus* sp., grupo trófico SR-He-mic, que se alimenta primariamente dessas diatomáceas formadoras do biofilme algal (Macdonald et al., 2010), pode ser explicada pela disponibilidade abundante desses recursos alimentares. Entretanto, é relevante observar que algumas espécies têm a capacidade de adaptar seu modo de alimentação em resposta à disponibilidade de recursos (Lindsay e Woodin, 1995; Hentschel e Larson, 2005). Como não há registros específicos sobre se o gênero *Raricirrus* possui essa capacidade, estudos mais detalhados são recomendados para explorar essa possível plasticidade alimentar e entender melhor a ecologia deste grupo de poliquetas.

Os organismos filtradores de partículas em suspensão (Ep-Su), representados por *Amphicorina* sp1, *Amphicorina* sp2, *Branchiomma* sp1, *Parasabella* sp. e o táxon Serpulidae, registraram maiores abundâncias nas alturas de maré de 0.0 m e -0.15 m. No mediolitoral de um costão rochoso, Chouikh et al. (2019) registraram os filtradores como a guilda alimentar mais abundante. Eles sugeriram que a ação das ondas é um fator determinante sobre o estabelecimento e desenvolvimento das comunidades bentônicas em áreas intertidais e subtidais rasas (Denny, 1988). Uma adaptação notável desses organismos é o modo de alimentação em suspensão, o qual lhes permite se alimentarem do material transportado pelo movimento das águas (Okamura, 1990; Mann e Lazier, 1991). O mecanismo de alimentação por filtração de partículas em suspensão apresenta diferentes aspectos de bombeamento redirecionando partículas suspensas na água (através de cílios, cirros, tentáculos, apêndices ciliados, cirros) e de retenção dessas partículas em uma rede muco (MacGinitie 1939, Wells e Dales 1951, Flood e Fiala-Médioni 1982, Riisgård 1989). Assim, não é surpreendente observar uma concentração mais elevada desses organismos justamente em região exposta ao movimento constante das águas. Essa distribuição estratégica sugere uma resposta direta à disponibilidade de recursos alimentares, proporcionada pelo transporte ativo de partículas na interface entre a água e o substrato, evidenciando a influência marcante do ambiente hidrodinâmico na ecologia desses filtradores.

Um comportamento similar ao dos filtradores de partículas em suspensão (Ep-Su) foi observado para táxons comedores de depósito de superfície (SR-De); embora a literatura indique que este grupo prefira locais com baixa energia, especialmente sedimentos lamosos, devido à maior quantidade de matéria orgânica retida no substrato (Muniz e

Pires, 1999; Wang, 2004; Méndez, 2013). Sabe-se que as algas formadoras de turfos retêm uma grande quantidade de sedimento fino, que é capturado e fica entre os talos, aumentando os microhabitats disponíveis (Pavia et al., 1999; Piazzzi e Cinelli, 2000; Kelaher et al., 2001; Gorgula e Connell, 2004) que podem servir de refúgio para os pequenos invertebrados (Antoniadou, 2004; Antoniadou e Chintiroglou, 2005) além de reter uma grande quantidade de nutrientes e partículas de alimentos. Os organismos comedores de depósito de superfície (SR-De) revelaram-se mais abundantes nas alturas de maré do infralitoral raso e principalmente em 0.2 e 0.0 m; onde foi registrada (observações pessoais) maior quantidade de sedimento retido no biofilme algal que recobriu as unidades de substrato artificial (UAS). Sugerindo que a dinâmica das correntes (Denny, 1988), proporcionam um suprimento contínuo de sedimento, detritos orgânicos e plâncton em suspensão para esses comedores de depósito (Wang, 2004). Apesar da tendência geral indicada na literatura, a preferência observada por áreas mais dinâmicas em ambientes mais hidrodinâmicos, como o mediolitoral do recife de coral, destaca a complexidade dos fatores ambientais que influenciam as comunidades de comedores de depósito de superfície, evidenciando a necessidade de considerar as características específicas do habitat local ao interpretar os padrões de distribuição desses organismos.

Os sedimentos que se acumulam nos turfos de algas exercem uma influência significativa nos padrões de distribuição e comportamento alimentar de várias espécies no recife. Há uma relação estreita entre o fital, o sedimento, os nutrientes, a pequena macro/meiofauna e os predadores (Kramer et al., 2012; Logan et al., 2008). A produtividade primária emerge como o recurso fundamental que sustenta a população de pequenos Polychaeta e crustáceos herbívoros, que se alimentam principalmente de diatomáceas presentes nos biofilmes de microalgas no substrato (Carman e Thistle, 1985; Klumpp et al., 1988; Buffan-Dubau et al., 1996), que, por sua vez, servem como presas para uma variedade de predadores, incluindo os próprios Polichaeta.

A busca por presas potenciais, presentes tanto na superfície quanto na subsuperfície, influencia a distribuição de predadores (Hartman, 1971; Fauchald e Jumars, 1979). A abundância dos predadores está intimamente relacionada à densidade de suas presas potenciais, controlando a comunidade e evitando a monopolização de recursos (alimento e espaço) por algumas populações (Afli e Glémarec, 2000). Portanto a classificação e

distribuição dos Polychaeta predadores deste estudo ocorreram segundo a distribuição de suas potências presas, alimentando-se na superfície, consumindo macrofauna (SR-Pr-mac) e meiofauna (SR-Pr-mei), onde tem mais disponibilidade de herbívoros e detritívoros. Em seguida, destacaram-se os predadores de subsuperfície, que se alimentam de meiofauna (SS-Pr-mei) e macrofauna (SS-Pr-mac), e assim como os herbívoros e os detritívoros de subsuperfície apresentaram menor abundância.

A presença do fito e dos sedimentos, associado ao aumento de nutrientes e possíveis presas (por exemplo, detritívoros e herbívoros), provavelmente resultou em um aumento na população de predadores. Essa dinâmica foi observada de maneira semelhante por Miri et al. (2023) em locais com maior vegetação em manguezais. A maior proporção de carnívoros em relação a depositívoros é vista como um indicador de boa qualidade ambiental (Pearson e Rosenberg, 1978; Pagliosa, 2005; Cheung et al., 2008), uma vez que eles estruturam a comunidade.

O grupo necrófago alimentador de superfície (SR-Sc-mac), representado exclusivamente pelo Phyllodocidae *Pterocirrus* sp., destacou-se como o menor e menos representativo entre os grupos estudados. De acordo com Lee et al., 2004, a espécie necrófaga Phyllodocidae *Phyllodoce mucosa*, predominante no mediolitoral, mantém-se abaixo do sedimento. Quando a maré está baixa, esses organismos emergem à superfície do sedimento para se alimentar, evitando assim a competição com crustáceos e peixes necrófagos, bem como a predação. No presente estudo, Phyllodocidae *Pterocirrus* sp. apresentou comportamento semelhante. Estes organismos foram registrados no mediolitoral, 0.2 m e 0.0 m, onde apresentaram sua maior abundância, e registrados no infralitoral a -0.4 m, onde provavelmente o *Pterocirrus* sp. ficou abrigado para evitar predadores e competição, como ocorre em sedimento. E durante as marés baixas provavelmente migraram verticalmente para alimentar-se expostos ao ar.

O grupo trófico dos detritívoros de superfície (SR-Dt), composto por quatro espécies, destacou-se como o segundo menos representativo entre os grupos analisados. Sua presença não foi registrada nas alturas de maré 0.6 m, 0.2 m e -0.15 m, alcançando sua maior abundância, embora discreta, em -0.3 m e -0.4 m. A escassa presença dos detritívoros (SR-Dt) provavelmente reflete um ambiente equilibrado. De acordo com Pearson et al. (1981), detritívoros predominam em ambientes enriquecidos

organicamente, mas logo são substituídos por predadores. A presença de predadores reduz a competição entre detritívoros, permitindo a coexistência de várias espécies com o mesmo hábito alimentar. A maior proporção de predadores em relação a detritívoros pode ser interpretada como um sinal de equilíbrio da comunidade bentônica, indicando que a abundância desses organismos é potencialmente maior em condições ambientais melhoradas e equilibradas (Pearson e Rosenberg, 1978; Pagliosa, 2005).

Apesar da menor abundância de poliquetas no mediolitoral, a distribuição da abundância dos Polychaeta nos grupos tróficos revelou-se mais equitativa, apresentando distribuição sem a expressiva dominância de um único grupo, como evidenciado nas alturas de maré -0.3 m e -0.4 m. Além disso, verificou-se uma maior diversidade trófica nesta zona. Portanto, com base nos resultados apresentados, esta zona de mediolitoral encontra-se fortemente ameaçada devido ao aumento do nível do mar e ao possível afogamento do recife. Prevê-se uma diminuição da diversidade trófica, culminando em uma expressiva dominância de herbívoros. Além de alterações em nichos das espécies que necessitam da maré baixa que expõe o mediolitoral, mesmo que brevemente, para alimentar-se.

A importância da zona mediolitoral é essencial para diversas formas de vida, destacando-se pela presença de microambientes diversificados que geram nichos ecológicos únicos (Rilov et al., 2021). O funcionamento do ecossistema é regido pelas atividades de vida coletiva ou características individuais dos organismos, portanto, alterações provocadas por estressores na comunidade têm alto potencial de alterar funções bentônicas (Degen et al., 2018 ; Hu et al., 2019). Nesse contexto, avaliar as mudanças na composição funcional de uma comunidade faunística macrobentônica pode, portanto, ser uma abordagem muito importante para compreender o efeito dos fatores de estresse nos serviços e funções dos ecossistemas frente às mudanças climáticas.

CONCLUSÃO

O presente estudo representa a primeira caracterização abrangente da composição e dos padrões de distribuição espacial das guildas alimentares de poliquetas em pequena escala (centímetros) dentro de um recife de coral costeiro. A variação das marés, inerente ao ambiente do recife, é um fator crucial na determinação da distribuição dos poliquetas e na estruturação das guildas tróficas. No mediolitoral, as réplicas exibiram menor

abundância de indivíduos, sendo notavelmente mais heterogêneas entre si, tanto em termos numéricos quanto em classificação trófica. Este fenômeno pode ser atribuído ao maior tempo de exposição ao ar, resultando em processos de dessecação além das pressões bióticas, como competição e predação. Por outro lado, o infralitoral registrou maior homogeneidade, sendo claramente dominado por herbívoros.

Em um cenário de afogamento dos recifes de corais, poderíamos antecipar alterações significativas, potencialmente levando à perda de espécies e guildas tróficas do mediolitoral e da interface entre marés. Essa perspectiva ressalta a importância crítica da preservação dos recifes de corais não apenas para a biodiversidade geral, mas também para a manutenção da estrutura e dinâmica das comunidades de poliquetas.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Caroline C. C. Clemente agradece a FACEPE (Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco) pela bolsa de pesquisa de doutorado (IBPG-0831-2.05/17). Paulo J. P. Santos agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pesquisa (309592/2018-6).

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

C.C.C.C.: Conceptualização, Análise formal, Investigação, Metodologia, Administração do projeto, Validação, Visualização, Redação – esboço original, Redação – revisão e edição.

P.J.P.S.: Conceptualização, Análise formal, Aquisição de financiamento, Investigação, Metodologia, Administração do projeto, Recursos, Supervisão, Validação, Visualização, Redação – esboço original, Redação – revisão e edição.

REFERÊNCIAS

Afli, A., Glemarec, M., 2000. Fluctuation à long terme des peuplements macrobenthiques dans le golfe du Morbihan (Bretagne, France). *Cahiers de Biologie marine*, 41(1), 67-90. Amaral et al., 2004; 2013)

Amaral, A. C. Z., Migotto, A. E., 1980. Importância dos anelídeos poliquetas na alimentação da macrofauna demersal e epibentônica da região de Ubatuba. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 29, 31-35.

Anderson, M. J., 2004. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand, 24.

Anderson, M. J., 2005. Permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland, 26, 32-46.

Anthony, K. R., Maynard, J. A., Díaz-Pulido, G., Mumby, P. J., Marshall, P. A., Cao, L., Hoegh-Guldberg, O., 2011. Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology*, 17(5), 1798-1808.

Antoniadou, C., Chintiroglou, C., 2006. Trophic relationships of polychaetes associated with different algal growth forms. *Helgoland Marine Research*, 60, 39-49.

Araújo, R., Bárbara, I., Sousa-Pinto, I., Quintino, V., 2005. Spatial variability of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(4), 658-670.

Aued, A. W., Smith, F., Quimbayo, J. P., Candido, D. V., Longo, G. O., Ferreira, C. E., ... & Segal, B., 2018. Large-scale patterns of benthic marine communities in the Brazilian Province. *PloS one*, 13(6), e0198452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198452>

Barroso, M. S., Da Silva, B. J., Flores Montes, M. J., Santos, P. J., 2018. Anthropogenic impacts on coral reef harpacticoid copepods. *Diversity*, 10(2), 32.

Araújo-Silva, C.L., Sarmiento, V.C., Santos, P.J., 2022. Climate change scenarios of increased CO₂ and temperature affect a coral reef peracarid (Crustacea) community. *Marine Environmental Research*, 173, 105518. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105518>

Benedetti-Cecchi, L., 2000. Predicting direct and indirect interactions during succession in a mid-littoral rocky shore assemblage. *Ecological Monographs*, 70(1), 45-72.

Bennett, I., Pope, E. C., 1960. Intertidal zonation of the exposed rocky shores of Tasmania and its relationship with the rest of Australia. *Marine and Freshwater Research*, 11(2), 182-221.

Bishop, M.J., 2005. Artificial sampling units: a tool for increasing the sensitivity of tests for impact in soft sediments. *Environmental Monitoring and Assessment*, 107, 203-220. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-5311-4>

Bleidorn, C., Vogt, L., Bartolomaeus, T., 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 29(2), 279-288.

Brandt, A.; Brix, S.; Riehl, T.; Malyutina, M. Biodiversity and biogeography of the abyssal and hadal Kuril-Kamchatka trench and adjacent NW Pacific deep-sea regions. *Prog. Oceanogr.* 2020, 181, 102232.

Buffan-Dubau, E., de Wit, R., Castel, J., 1996. Feeding selectivity of the harpacticoid copepod *Canuella perplexa* in benthic muddy environments demonstrated by HPLC analyses of chlorin and carotenoid pigments. *Marine Ecology Progress Series*, 137, 71-82.

Byrne, M., Soars, N. A., Ho, M. A., Wong, E., McElroy, D., Selvakumaraswamy, P., ... Davis, A. R., 2010. Fertilization in a suite of coastal marine invertebrates from SE Australia is robust to near-future ocean warming and acidification. *Marine biology*, 157(9), 2061-2069.

Carman, K. R., Thistle, D., 1985. Microbial food partitioning by three species of benthic copepods. *Marine Biology*, 88, 143-148.

Carvalho, S., Aylagas, E., Villalobos, R., Kattan, Y., Berumen, M., Pearman, J. K., 2019. Beyond the visual: using metabarcoding to characterize the hidden reef cryptobiome. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1896), 20182697.

Cheung, S. G., Lam, N. W. Y., Wu, R. S. S., Shin, P. K. S., 2008. Spatio-temporal changes of marine macrobenthic community in sub-tropical waters upon recovery from eutrophication. II. Life-history traits and feeding guilds of polychaete community. *Marine Pollution Bulletin*, 56(2), 297-307.

Chouikh, N., Gillet, P., Langston, W. J., Cheggour, M., Maarouf, A., Mouabad, A., 2019. First investigation of the composition and spatial distribution of polychaete feeding guilds from Essaouira protected coastal area (Atlantic coast of Morocco). *Applied Ecology and Environmental Research*, 17(2), 3231-3249.

Clarke, K. R., Warwick, R. M., 1994. An approach to statistical analysis and interpretation. *Change in marine communities*, 2(1), 117-143.

Clemente, C. C., Araújo-Silva, C. L., Santos, R. G., Paresque, K., Lucatelli, D., Neres, P. F., ... Santos, P. J., 2024. Small-scale vertical distribution of macrofauna on a shallow tropical coral reef. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108631.

Connell, S. D., Foster, M. S., Airoidi, L., 2014. What are algal turfs? Towards a better description of turfs. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 299-307.

Cooling, K., Smith, S. D., 2015. Population dynamics of *Turbo militaris* (Gastropoda: Turbinidae) on rocky shores in a subtropical marine park: implications for management. *Molluscan Research*, 35(3), 173-181.

Costa, A. B. H. P., Valença, A. P. M. C., Dos Santos, P. J. P., 2016. Is meiofauna community structure in Artificial Substrate Units a good tool to assess anthropogenic impact in estuaries?. *Marine Pollution Bulletin*, 110(1), 354-361.

CPRH. Agência Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2013. Relatório De Monitoramento Da Qualidade Da Água De Bacias Hidrográficas Do Estado De Pernambuco, em 2013.

Commuto, J. A., 1982. Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, USA. *Marine Biology*, 68, 77-81.

Damianidis, P., Chintiroglou, C. C., 2000. Structure and functions of polychaetofauna living in *Mytilus galloprovincialis* assemblages in Thermaikos gulf (north Aegean Sea). *Oceanologica Acta*, 23(3), 323-337.

Degen, R., Aune, M., Bluhm, B. A., Cassidy, C., Kędra, M., Kraan, C., ... Zuschin, M., 2018. Trait-based approaches in rapidly changing ecosystems: A roadmap to the future polar oceans. *Ecological Indicators*, 91, 722-736.

Denny, M., 1988. *Biology and the mechanics of the wave-swept environment*. Princeton University Press.

Depczynski, M., Bellwood, D. R., 2003. The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 183-191.

Egres, A. G., Hatje, V., Miranda, D. A., Gallucci, F., Barros, F., 2019. Functional response of tropical estuarine benthic assemblages to perturbation by Polycyclic Aromatic Hydrocarbons. *Ecological Indicators*, 96, 229-240.

Fauchald, K., 1977. *The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series.

Fauchald, K., Jumars, P. A., 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and marine Biology annual review*.

Flood, P. R., Fiala-Medioni, A., 1981. Ultrastructure and histochemistry of the food trapping mucous film in benthic filter-feeders (ascidians). *Acta Zoologica*, 62(1), 53-65.

Glynn, P. W., Colley, S. B., Guzman, H. M., Enochs, I. C., Cortés, J., Maté, J. L., Feingold, J. S., 2011. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and the Galápagos Islands (Ecuador). VI. Agariciidae, *Pavona clavus*. *Marine biology*, 158, 1601-1617.

Goatley, C. H., Bellwood, D. R., 2011. The roles of dimensionality, canopies and complexity in ecosystem monitoring. *PLoS One*, 6(11), e27307.

Gobin, J. F., Warwick, R. M., 2006. Geographical variation in species diversity: a comparison of marine polychaetes and nematodes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 234-244.

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

Hale, R., Calosi, P., McNeill, L., Mieszkowska, N., Widdicombe, S., 2011. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. *Oikos*, 120(5), 661-674.

- Hall, M. O., Bell, S. S., 1993. Meiofauna on the seagrass *Thalassia testudinum*: population characteristics of harpacticoid copepods and associations with algal epiphytes. *Marine Biology*, 116, 137-146.
- Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., ... Williams, S. L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2), 228-241.
- Hartman, O., 1971. Abyssal polychaetous annelids from the Mozambique Basin off southeast Africa, with a compendium of abyssal polychaetous annelids from world-wide areas. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 28(10), 1407-1428.
- Hawkins, S. J., Hartnoll, R. G., 1983. Changes in a rocky shore community: an evaluation of monitoring. *Marine Environmental Research*, 9(3), 131-181.
- Hentschel, B. T., Larson, A. A., 2005. Growth rates of interface-feeding polychaetes: combined effects of flow speed and suspended food concentration. *Marine Ecology Progress Series*, 293, 119-129.
- Hiatt, R. W., Strasburg, D. W., 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs*, 30(1), 65-127.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., ... Hatzioios, M., 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *science*, 318(5857), 1737-1742.
- Hoey, A. S., Bellwood, D. R., 2010. Cross-shelf variation in browsing intensity on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 29, 499-508.
- Hu, C., Dong, J., Gao, L., Yang, X., Wang, Z., Zhang, X., 2019. Macrobenthos functional trait responses to heavy metal pollution gradients in a temperate lagoon. *Environmental Pollution*, 253, 1107-1116.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., ... Roughgarden, J., 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *science*, 301(5635), 929-933.
- Jales, M. C., do Nascimento Feitosa, F. A., Koenig, M. L., Bastos, R. B., de Assis Machado, R. C., 2012. O ecossistema recifal de Serrambi (nordeste do Brasil): biomassa fitoplanctônica e parâmetros hidrológicos. *Atlântica (Rio Grande)*, 34(2), 87-102.
- Jumars, P. A., Fauchald, K., 1977. Between-community contrasts in successful polychaete feeding strategies. *Ecology of marine benthos*, (6), 1-20.
- Jumars, P. A., Dorgan, K. M., Lindsay, S. M., 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Annual review of marine science*, 7, 497-520.
- Kelaker, B. P., Chapman, M. G., Underwood, A. J., 2001. Spatial patterns of diverse macrofaunal assemblages in coralline turf and their associations with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(6), 917-930.
- Kelaker, B. P., 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia*, 135, 431-441.

- Klumpp, D. W., McKinnon, A. D., Mundy, C. N., 1988. Motile cryptofauna of a coral reef: Abundance, distribution and trophic potential. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 45(1), 95-108.
- Kramer, M. J., Bellwood, D. R., Bellwood, O., 2012. Cryptofauna of the epilithic algal matrix on an inshore coral reef, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 31, 1007-1015.
- Lee, C. G., Huettel, M., Hong, J. S., Reise, K., 2004. Carrion-feeding on the sediment surface at nocturnal low tides by the polychaete *Phyllodoce mucosa*. *Marine biology*, 145, 575-583.
- Lindsay, S. M., Woodin, S. A., 1995. Tissue loss induces switching of feeding mode in spionid polychaetes. *Marine Ecology Progress Series*, 125, 159-169. Logan et al., 2008
- Littler, M. M., Littler, D. S., 1994. Tropical reefs as complex habitats for diverse macroalgae.
- Macdonald, T. A., Burd, B. J., Macdonald, V. I., Van Roodselaar, A., 2010. Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia (p. 63). *Fisheries and Oceans Canada= Pêches et océans Canada*.
- MacGinitie, G. E., 1939. The method of feeding of *Chaetopterus*. *The Biological Bulletin*, 77(1), 115-118.
- Maida, M., Ferreira, B. P., 1997. Coral reefs of Brazil: an overview. In *Proceedings of the 8th international coral reef symposium* 263(1), 74.
- Magalhães, W. F., Barros, F., 2011. Structural and functional approaches to describe polychaete assemblages: ecological implications for estuarine ecosystems. *Marine and Freshwater Research*, 62(8), 918-926.
- Magalhaes, W. F., Linse, K., Wiklund, H., 2017. A new species of *Raricirrus* (Annelida: Cirratuliformia) from deep-water sunken wood off California. *Zootaxa*, 4353(1), 51-68.
- Mann, K. H., 1993. Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. *ICES Journal of Marine Science*, 50(2), 105-119.
- Manso, V. D. A. V., Correa, I. C. S., Guerra, N., 2003. Morfologia e sedimentologia da plataforma continental interna entre as Praias Porto de Galinhas e Campos-Litoral Sul de Pernambuco, Brasil. *Pesquisas em geociências*, 30(2), 17-25.
- Mattos, G., Cardoso, R. S., Dos Santos, A. S., 2013. Environmental effects on the structure of polychaete feeding guilds on the beaches of Sepetiba Bay, south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(4), 973-980.
- Méndez, N. U. R. I. A., 2013. Trophic categories of soft-bottom epibenthic deep-sea polychaetes from the southeastern Gulf of California (Mexico) in relation with environmental variables. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 8(4), 299-311.

- Metcalf, K. N., Glasby, C. J., 2008. Diversity of Polychaeta (Annelida) and other worm taxa in mangrove habitats of Darwin Harbour, northern Australia. *Journal of Sea Research*, 59(1-2), 70-82.
- Milne, R., Griffiths, C., 2014. Invertebrate biodiversity associated with algal turfs on a coral-dominated reef. *Marine Biodiversity*, 44, 181-188.
- Miri, M., Seyfabadi, J., Ghodrati Shojaei, M., Rahimian, H., Valipour, M., 2023. Polychaete Diversity and Functional Trait Composition in Subtropical Mangrove Ecosystems. *Diversity*, 15(9), 998.
- Mirto, S., Danovaro, R., 2004. Meiofaunal colonisation on artificial substrates: a tool for biomonitoring the environmental quality on coastal marine systems. *Marine Pollution Bulletin*, 48(9-10), 919-926.
- Mosbahi, N., Dauvin, J. C., Neifar, L., 2017. Polychaete fauna from the intertidal zone of the Kneiss Islands (central Mediterranean Sea). *Mediterranean Marine Science*, 18(2), 215-228.
- Muniz, P., Pires, A. M. S., 1999. Trophic structure of polychaetes in the São Sebastião Channel (southeastern Brazil). *Marine Biology*, 134, 517-528.
- Oigman-Pszczol, S. S., Figueiredo, M. A. D. O., Creed, J. C., 2004. Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. *Marine Ecology*, 25(3), 173-190.
- Okamura, B., 1990. Behavioural plasticity in the suspension feeding of benthic animals. In *Behavioural mechanisms of food selection* (pp. 637-660). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Opitz, S., 1993. A quantitative model of the trophic interactions in a Caribbean coral reef ecosystem. In *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26 (pp. 259-267).
- Oug, E., Fleddum, A., Rygg, B., Olsfard, F., 2012. Biological traits analyses in the study of pollution gradients and ecological functioning of marine soft bottom species assemblages in a fjord ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 432, 94-105.
- Pagliosa, P. R., 2005. Another diet of worms: the applicability of polychaete feeding guilds as a useful conceptual framework and biological variable. *Marine Ecology*, 26(3-4), 246-254.
- Paiva, P. C., 1993. Trophic structure of a shelf polychaete taxocoenosis in southern Brazil. *Cahiers de Biologie Marine*, 35, 39-55. (Pavia et al., 1999)
- Paiva, P. C., 2006. Filo Annelida. Classe Polychaeta. Biodiversidade bentônica da região central da zona econômica exclusiva brasileira. *Série Livros*, 18, 261-298.

Pearson, T. H., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and marine biology: an annual review*, 16, 229-311.

Pearson, T. H., Duncan, G., Nuttall, J., 1981. The Loch Eil project: population fluctuations in the macrobenthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 56(2-3), 305-321.

Pereira, S. M. B., Accioly, M. D. C., 1998. Clorofíceas marinhas bentônicas da praia de Serrambi, Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 12, 25-52.

Piazzzi, L., Cinelli, F., 2000. Effets de l'expansion des Rhodophyceae introduites *Acrothamnion preissii* et *Womersleyella setacea* sur les communautés algales des rhizomes de *Posidonia oceanica* de Méditerranée occidentale. *Cryptogamie Algologie*, 21(3), 291-300. Piló et al., 2016

Plaisance, L., Caley, M. J., Brainard, R. E., Knowlton, N., 2011. The diversity of coral reefs: what are we missing?. *PloS one*, 6(10), e25026.

Porras, R., Bataller, J. V., Murgui, E., Torregrosa, M. T., 1996. Trophic structure and community composition of polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L.) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology*, 17(4), 583-602.

Reaka-Kudla, M. L., 2005. Biodiversity of Caribbean coral reefs. *Caribbean Marine Biodiversity: The Known and the Unknown*, 259-276.

RiisgArd, H. U., 1989. *Chaetopterus variopedatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 56, 157-168.

Rogers, A., Blanchard, J. L., Newman, S. P., Dryden, C. S., Mumby, P. J., 2018. High refuge availability on coral reefs increases the vulnerability of reef-associated predators to overexploitation. *Ecology*, 99(2), 450-463.

Rosenberg, R., Blomqvist, M., Nilsson, H. C., Cederwall, H., Dimming, A., 2004. Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Marine pollution bulletin*, 49(9-10), 728-739.

Rule, M. J., Smith, S. D., 2007. Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 345(1), 38-51.

Saeedi, H.; Jacobsen, N.L.; Brandt, A. Biodiversity and distribution of Isopoda and Polychaeta along the Northwestern Pacific and the Arctic Ocean. *Biodivers. Inform.* 2022, 17, 10–26.

Sarmiento, V. C., Pinheiro, B. R., Montes, M. D. J. F., Santos, P. J. P., 2017. Impact of predicted climate change scenarios on a coral reef meiofauna community. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 1170-1179.

Smith, J. E., Brainard, R., Carter, A., Grillo, S., Edwards, C., Harris, J., ... Sandin, S., 2016. Re-evaluating the health of coral reef communities: baselines and evidence for human impacts across the central Pacific. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1822), 20151985.

Snelgrove, P. V. R., Butman, C. A., 1995. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanographic Literature Review*, 8(42), 668.

Underwood, A. J., Jernakoff, P., 1981. Effects of interactions between algae and grazing gastropods on the structure of a low-shore intertidal algal community. *Oecologia*, 48, 221-233.

Underwood, A. J., Chapman, M. G., 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia*, 107, 212-224.

Underwood, A. J., Chapman, M. G., 2006. Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 221-233.

van Woesik, R., Golbuu, Y., Roff, G., 2015. Keep up or drown: adjustment of western Pacific coral reefs to sea-level rise in the 21st century. *Royal Society Open Science*, 2(7), 150181.

Wang, Y., 2004. Patterns in biodiversity and distribution of benthic Polychaeta in the Mississippi Canyon, Northern Gulf of Mexico. Texas A&M University.

Warwick, R. M., 1988. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin*, 19(6), 259-268.

Wells, G. P., Dales, R. P., 1951. Spontaneous activity patterns in animal behaviour: the irrigation of the burrow in the polychaetes *Chaetopterus variopedatus* Renier and *Nereis diversicolor* OF Müller. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 29(3), 661-680.

Wolfe, K., Kenyon, T. M., Mumby, P. J., 2021. The biology and ecology of coral rubble and implications for the future of coral reefs. *Coral Reefs*, 40, 1769-1806.

[illegible]

Neanthes sp. 1	0.33	0.52	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.67	1.21
Nereididae (juv)	1.33	1.75	2.50	2.43	5.17	5.49	5.83	4.75	7.00	3.10	5.33	1.03	4.17	3.82
Amphicorina sp. 1	0.17	0.41	1.00	1.26	0.83	0.98	1.00	1.26	2.17	2.04	0.33	0.52	0.50	0.55
Amphicorina sp. 2	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Branchiomma sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Parasabella sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Paradoneis sp.	0.83	0.98	0.50	0.84	0.67	0.52	0.17	0.41	0.33	0.52	0.00	0.00	0.17	0.41
Trochochaetidae sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.33	0.52	0.33	0.52	0.17	0.41
Pygospio sp.	0.50	1.22	0.67	1.03	2.50	3.51	2.67	3.39	1.67	1.86	1.33	2.07	0.83	1.60
Malacoceros sp.	2.00	4.90	4.00	6.66	25.83	14.06	34.67	15.71	29.83	8.70	21.83	5.12	20.33	13.92
Prionospio sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	1.17	1.17	4.33	4.41	5.00	3.46	6.33	4.50
Spionidae sp. 10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.84	0.17	0.41	0.17	0.41	0.00	0.00
Rhynchospio sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	1.00	1.26	0.17	0.41	0.83	1.17	0.83	0.75
Boccardia sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Prionospio sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.52
Paradoneis sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Spionidae (juv)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Ophelina sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.17	3.49	1.83	1.94	4.33	3.50	3.00	3.35
Armandia sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.33	4.80	2.50	3.56	0.33	0.82	2.33	3.20
Dorvillea sp. 1	0.17	0.41	0.00	0.00	2.00	1.67	2.33	3.83	0.50	0.84	1.00	0.89	1.83	3.13
Dorvillea sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Oxydromus sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.00	0.00
Leocrates sp..	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Terebellidae sp. 1	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.33	0.82	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41
Terebellidae sp. 2	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	1.21	2.67	2.66	3.67	2.25	19.83	25.36
Terebellidae sp. 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.33	0.52	0.17	0.41	0.83	0.75	0.50	0.84
Terebellidae sp. 4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41
Terebellidae sp. 5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Terebellidae sp. 6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Terebellidae sp. 7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Terebellidae sp. 8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41
Terebellidae sp. 9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Terebellidae sp. 10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Terebellidae (juv)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Capitellidae sp.1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41
Capitellidae sp. 2	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Lumbrinereis sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41	0.17	0.41
Nematonereis sp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.52	0.50	0.84	0.00	0.00
Lepidonotus sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.17	0.41	0.33	0.52	0.33	0.82
Harmothoe spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.55	0.00	0.00	0.50	0.55	0.00	0.00
Eunice spp.	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.50	0.84	0.83	0.75	0.67	0.82	0.67	0.82
Marphysa sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.52	0.00	0.00	0.00	0.00
Pterocirrus sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	2.50	3.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	1.63
Eteone sp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Eumida spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	1.33	2.50	2.81	6.83	3.92	4.50	2.66	7.83	6.91
Phyllodocidae sp. 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.50	0.55	0.67	0.82	0.33	0.52	0.33	0.52
Phyllodocidae sp. 2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Phyllodocidae sp. 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.84	1.33	2.42	0.00	0.00	0.50	0.84
Phyllodocidae sp. 4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	1.63	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
Pholoidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sphaerodoridium sp.	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.33	0.82	1.00	1.10
Sphaerodoropsis sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Sphaerephesia sp.	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sternaspidae spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Oeonidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00
Amphinomidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41
Euphrosinidae	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	2.45
Polychaeta sp24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41
Polychaeta sp25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.17	0.41
Polychaeta sp26	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
Polychaeta sp27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00
Serpulidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Magelonidae	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
Anoplosyllinae spp.	0.33	0.82	0.00	0.00	0.50	0.84	1.00	0.89	1.83	1.47	3.50	1.97	1.83	1.17
Autolytinae spp.	0.17	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.82
Eusyllinae spp.	0.67	1.21	0.17	0.41	1.00	1.26	3.83	3.43	7.17	4.96	5.00	4.52	8.00	5.69
Exogone spp.	9.17	11.89	7.67	7.81	18.83	12.58	10.00	11.12	22.17	12.51	22.17	11.58	25.50	11.83
Exogoninae spp.	3.00	5.93	15.67	17.47	85.50	18.91	107.00	40.63	117.17	39.60	111.17	44.91	131.17	62.75
Megasyllis spp.	0.67	1.03	0.17	0.41	3.17	2.93	16.17	13.18	27.00	14.37	46.33	30.74	31.17	11.05
Odonthosyllis guillermoi	0.00	0.00	0.17	0.41	0.67	0.82	0.83	1.17	0.33	0.52	0.33	0.52	1.67	0.52
Opisthosyllis spp.	8.67	8.69	15.83	10.59	14.33	9.79	2.83	2.32	1.83	3.54	2.50	2.17	5.17	3.60
Sphaerosyllis spp.	1.50	1.76	1.17	1.60	1.83	2.48	2.67	2.66	4.33	2.42	2.33	2.88	10.50	3.99

Syllis spp.	4.83	6.24	10.83	10.98	22.17	9.45	16.83	9.11	15.67	3.08	16.00	7.40	12.50	0.84
Trypanosyllis spp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83	2.04	0.33	0.82

Tabela S2. Classificação dos táxons de Polychaeta quanto a guildas de tróficas, segundo Macdonald et al. (2010).

Táxon	Habitat	Mobilidade	Tipo de dieta	Modo de alimentação	Fonte de alimento	Tipo/tamanho do alimento	Código (Guilddia de alimentação)
<i>Raricirrus sp.</i>	F	M	He	He	SR	dia	SR-He-mic
<i>Exogone spp.</i>	F	M	He	Gr	SR	dia	SR-He-mic
<i>Exogoninae spp.</i>	F	M	He	Gr	SR	dia	SR-He-mic
<i>Sphaerosyllis spp.</i>	F	M	He	Dt	SR	dia	SR-He-mic
<i>Timarete punctata</i>	F	M	Om	De	SR - De	Sed	SR-De
<i>Paradoneis sp.</i>	B	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
<i>Trochochaetidae sp.</i>	T	S	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
<i>Pygospio sp.</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Malacoceros sp.</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Prionospio sp1</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Spionidae sp10</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Rhynchospio sp.</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Boccardia sp.</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Prionospio sp2</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Paradoneis sp.</i>	B	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Spionidae(juv)</i>	T	D	Om	De/Su	SR	sed/pom/mic/dia/phy	SR-De
<i>Terebellidae sp1</i>	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
<i>Terebellidae sp2</i>	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De

Terebellidae sp3	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae sp4	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae sp5	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae sp6	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae sp7	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae sp8	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae sp9	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae sp10	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Terebellidae (juv)	T	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
Magelonidae	F	D	Om	De	SR	sed/pom/mic/dia	SR-De
<i>Neanthes sp.</i>	T	D	He	Dt	SR	dia/alg	SR-Om-mic
<i>Neanthes ceciliae</i>	T	D	He	Dt	SR	dia/alg	SR-Om-mic
<i>Pseudonereis sp.</i>	T	D	Om	Dt/Pr	SR	pom/mic/dia	SR-Om-mic
<i>Ceratonereis sp.</i>	T	D	Om	Dt/Pr	SR	pom/mic/dia	SR-Om-mic
<i>Perinereis sp.</i>	T	D	Om	Dt/Pr	SR	pom/mic/dia	SR-Om-mic
<i>Platynereis spp.</i>	T	D	Om	Dt/Pr	SR	pom/mic/dia	SR-Om-mic
<i>Nereis spp.</i>	T	D	Om	Dt/Pr	SR	pom/mic/dia	SR-Om-mic
<i>Nereididae sp1</i>	T	D	Om	Dt/Pr	SR	pom/mic/dia	SR-Om-mic
<i>Neanthes sp1</i>	T	D	He	Dt	SR	dia/alg	SR-Om-mic
Nereididae (juv)	T	D	Om	Dt/Pr	SR	pom/mic/dia	SR-Om-mic
<i>Amphicorina sp1</i>	T	S	Om	Su	EP	Pom/phy	Ep-Su
<i>Amphicorina sp2</i>	T	S	Om	Su	EP	Pom/phy	Ep-Su
<i>Branchiomma sp1</i>	T	S	Om	Su	EP	Pom/phy	Ep-Su
<i>Parasabella sp.</i>	T	S	Om	Su	EP	Pom/phy	Ep-Su
Serpulidae	T	S	Om	Su	EP	pom/phy	Ep-Su
<i>Ophelina sp1</i>	F	M	Om	De	SS	sed/pom/mic	SS-De
<i>Armandia sp.</i>	F	M	Om	De	SS	sed/pom/mic	SS-De

Capitellidae sp1	F	D	Om	De	SS	sed/pom/mic	SS-De
Capitellidae sp2	F	D	Om	De	SS	sed/pom/mic	SS-De
<i>Lumbrineris sp.</i>	F	M	Ca	De/Dt/Pr	SS	sed/mic/mei/mac	SS-De
<i>Marphysa sp.</i>	T	M	Om	De	SS	sed/pom	SS-De
<i>Dorvillea sp1</i>	F	M	Ca	Pr	SS	mei	SS-Pr-me
<i>Dorvillea sp2</i>	F	M	Ca	Pr	SS	mei	SS-Pr-me
Oeonidae	F	M	Ca	Pr	SS	mei	SS-Pr-me
<i>Eusyllinae spp.</i>	F	M	Ca	Pr	SS	mei	SS-Pr-me
<i>Oxydromus sp.</i>	F	M	Ca	Pr	SS	mac	SS-Pr-mac
<i>Leocrates sp.</i>	F	M	Ca	Pr	SS	mac	SS-Pr-mac
<i>Lysidice sp.</i>	F	M	Ca	Pr	SS	mac	SS-Pr-mac
<i>Eunice spp</i>	F	M	Ca	Pr	SS/SR	mac	SS-Pr-mac
Amphinomidae	F	M	Ca	Pr	SS	mac	SS-Pr-mac
<i>Lepidonotus sp.</i>	F	M	Ca	Pr	SR	mac	SR-Pr-mac
<i>Harmothoe spp.</i>	F	M	Ca	Pr	SR	mac	SR-Pr-mac
<i>Eteone sp.</i>	F	M	Ca	Pr/De	SR	mac	SR-Pr-mac
<i>Eumida spp.</i>	F	M	Ca	Pr/De	SR	mac	SR-Pr-mac
Euphrosinidae	F	M	Ca	Pr	SR	mac	SR-Pr-mac
<i>Anoplosyllinae spp.</i>	F	D	Om	Pr/Dt	SR	sed/pom/mic/dia	SR-Pr-mac
<i>Autolytinae spp.</i>	F	M	Ca	Pr	SR	mac	SR-Pr-mac
<i>Megasyllis spp.</i>	F	M	Ca	Pr	SR	mac	SR-Pr-mac
<i>Opisthosyllis spp.</i>	T/F	M	Om	Pr/Dt	SR	sed/pom/mac	SR-Pr-mac
<i>Trypanosyllis spp.</i>	T/F	M	Om	Pr/Dt	SR	sed/pom/mac	SR-Pr-mac
<i>Pterocirrus sp.</i>	F	M	Ca	Pr/Sc	SR	mac	SR-Sc-mac
Phyllodocidae sp1	F	M	Ca	Pr	SR	mei	SR-Pr-me
Phyllodocidae sp2	F	M	Ca	Pr	SR	mei	SR-Pr-me
Phyllodocidae sp3	F	M	Ca	Pr	SR	mei	SR-Pr-me

Phyllodocidae sp4	F	M	Ca	Pr	SR	mei	SR-Pr-mei
<i>Odonthosyllis guillermoi</i>	F	M	Ca	Pr	SR	mei	SR-Pr-mei
<i>Syllis spp.</i>	F	M	Ca	Pr	SR	mei	SR-Pr-mei
<i>Sphaerodoridium sp.</i>	F	M	Om	Dt	SR	pom	SR-Dt
<i>Sphaerodoropsis sp.</i>	F	M	Om	Dt	SR	pom	SR-Dt
<i>Sphaerephesia sp.</i>	F	M	Om	Dt	SR	pom	SR-Dt
<i>Sternaspidae spp.</i>	F	M	Om	Dt	SR	pom	SR-Dt

Tabela S3. Resultados da análise da percentagem de similaridade (SIMPER) que resumem os grupos tróficos que contribuem para as dissimilaridades observadas entre a guildas de Polychaeta nos diferentes pares de alturas de maré. As diferenças entre as alturas de maré são apresentadas pelo menos a um nível acumulado de 50%. Av. Abund. = abundância média, Av. Diss = dissimilaridade média, Diss/SD = rácio da contribuição média dividido pelo desvio padrão, Contrib% = contribuição percentual, Cum. % = percentagem de contribuição acumulada.

Grupos 0.6 e 0.5						
Dissimilaridade média = 27,36						
	Grupo 0.6	Grupo 0.5				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-De	0,94	1,05	4,95	1,23	18,11	18,11
SR-Pr-mac	1,48	1,94	3,7	0,93	13,51	31,62
SR-He-mic	1,78	2,02	3,47	1,37	12,69	44,31
Ep-Su	0,2	0,58	3,44	0,98	12,58	56,9

Grupos 0.6 e 0.2**Dissimilaridade média = 31,00**

	Grupo 0.6	Grupo 0.2				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	1,78	3,2	6,65	2,49	21,44	21,44
SR-De	0,94	2,28	6,44	1,61	20,76	42,2
SS-Pr-mei	0,4	1,3	4,54	1,64	14,63	56,83

Grupos 0.5 e 0.2**Dissimilaridade média = 27,75**

	Grupo 0.5	Grupo 0.2				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-De	1,05	2,28	5,75	1,36	20,72	20,72
SR-He-mic	2,02	3,2	5,3	1,79	19,09	39,81
SS-Pr-mei	0,17	1,3	5,05	2,53	18,19	58,01

Grupos 0.6 e 0.0**Dissimilaridade média = 37,78**

	Grupo 0.6	Grupo 0.0				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-De	0,94	2,53	6,63	1,89	17,54	17,54
SR-He-mic	1,78	3,32	6,35	2,6	16,82	34,36
SS-Pr-mei	0,4	1,28	4,2	1,5	11,12	45,48
SR-Sc-mac	0	0,87	3,42	1,33	9,06	54,54

Grupos 0.5 e 0.0

Dissimilaridade média = 34,38

	Grupo 0.5	Grupo 0.0				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-De	1,05	2,53	5,96	1,58	17,33	17,33
SR-He-mic	2,02	3,32	5,18	1,94	15,06	32,39
SS-Pr-mei	0,17	1,28	4,46	1,77	12,97	45,37
SR-Om-mic	1,46	2,29	3,3	2,33	9,59	54,96

Grupos 0.2 e 0.0**Dissimilaridade média = 16,06**

	Grupo 0.2	Grupo 0.0				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SS-De	0	0,87	2,71	0,98	16,89	16,89
SR-Sc-mac	0,17	0,87	2,65	1,29	16,51	33,39
Ep-Su	0,58	0,77	2,14	1,13	13,31	46,71
SS-Pr-mei	1,3	1,28	1,71	1,11	10,66	57,37

Grupos 0.6 e -0.15**Dissimilaridade média = 38,10**

	Grupo 0.6	Grupo -0.15				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	1,78	3,46	6,62	2,9	17,36	17,36
SR-De	0,94	2,5	6,22	1,88	16,33	33,69
SS-Pr-mei	0,4	1,6	4,88	1,86	12,8	46,49
SS-De	0,17	1,28	4,44	1,91	11,65	58,14

Grupos 0.5 e -0.15**Dissimilaridade média = 34,89**

	Grupo 0.5	Grupo -0.15				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-De	1,05	2,5	5,6	1,56	16,04	16,04
SR-He-mic	2,02	3,46	5,47	2,15	15,67	31,72
SS-Pr-mei	0,17	1,6	5,36	2,73	15,37	47,09
SS-De	0	1,28	4,67	2,13	13,39	60,48

Grupos 0.2 e -0.15**Dissimilaridade média = 16,17**

	Grupo 0.2	Grupo -0.15				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SS-De	0	1,28	4,02	2,15	24,83	24,83
SS-Pr-mac	0	0,93	2,91	2,17	18	42,84
Ep-Su	0,58	1,15	2,22	1,26	13,73	56,56

Grupos 0.0 e -0.15**Dissimilaridade média = 14,64**

	Grupo 0.0	Grupo -0.15				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SS-De	0,87	1,28	2,62	1,21	17,91	17,91
SR-Sc-mac	0,87	0	2,49	1,33	17	34,91
SS-Pr-mac	0,36	0,93	2,05	1,34	14,04	48,95
SS-Pr-mei	1,28	1,6	1,79	1,09	12,21	61,16

Grupos 0.6 e -0.3**Dissimilaridade média = 40,54**

	Grupo 0.6	Grupo -0.3				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	1,78	4,62	10,63	1,6	26,23	26,23
SR-De	0,94	2,41	5,8	1,78	14,31	40,53
SR-Pr-mac	1,48	2,72	4,82	1,5	11,89	52,42

Grupos 0.5 e -0.3**Dissimilaridade média = 38,04**

	Grupo 0.5	Grupo -0.3				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	2,02	4,62	9,35	1,43	24,58	24,58
SR-De	1,05	2,41	5,2	1,48	13,66	38,24
SS-De	0	1,26	4,56	1,95	11,99	50,23
SS-Pr-mei	0,17	1,35	4,48	1,94	11,77	61,99

Grupos 0.2 e -0.3**Dissimilaridade média = 20,74**

	Grupo 0.2	Grupo -0.3				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	3,2	4,62	4,43	0,84	21,35	21,35
SS-De	0	1,26	3,92	1,99	18,92	40,27
SS-Pr-mac	0	0,8	2,44	1,35	11,78	52,05
SR-Pr-mac	2,07	2,72	2,01	1,87	9,68	61,73

Grupos 0.0 e -0.3**Dissimilaridade média = 19,64**

	Grupo 0.0	Grupo -0.3				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	3,32	4,62	3,89	0,82	19,78	19,78
SS-De	0,87	1,26	2,61	1,2	13,27	33,05
SR-Sc-mac	0,87	0	2,46	1,33	12,53	45,58
Ep-Su	0,77	0,36	1,97	1,16	10,04	55,63

Grupos -0.15 e -0.3**Dissimilaridade média = 14,49**

	Grupo -0.15	Grupo -0.3				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	3,46	4,62	3,62	0,81	24,96	24,96
Ep-Su	1,15	0,36	2,38	1,57	16,44	41,4
SS-De	1,28	1,26	1,68	0,92	11,62	53,02
SS-Pr-mei	1,6	1,35	1,51	0,94	10,45	63,47

Grupos 0.6 e -0.4**Dissimilaridade média = 45,21**

	Grupo 0.6	Grupo -0.4				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	1,78	4,87	11,95	1,08	26,43	26,43
SR-De	0,94	2,3	6,27	1,86	13,87	40,3
SS-Pr-mei	0,4	1,73	5,06	2	11,18	51,48
SS-De	0,17	1,29	4,28	1,86	9,48	60,96

Grupos 0.5 e -0.4**Dissimilaridade média = 41,41**

	Grupo 0.5	Grupo -0.4				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	2,02	4,87	10,63	1	25,66	25,66
SR-De	1,05	2,3	5,8	1,66	14	39,66
SS-Pr-mei	0,17	1,73	5,6	3,35	13,53	53,19
SS-De	0	1,29	4,51	2,05	10,88	64,07

Grupos 0.2 e -0.4**Dissimilaridade média = 24,99**

	Grupo 0.2	Grupo -0.4				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	3,2	4,87	5,72	0,68	22,9	22,9
SS-De	0	1,29	3,9	2,07	15,6	38,5
SR-De	2,28	2,3	2,56	1,03	10,25	48,74
SR-Om-mic	2,05	2,05	2,28	1,03	9,12	57,87
SR-Dt	0	0,72	2,13	1,37	8,52	66,39

Grupos 0.0 e -0.4**Dissimilaridade média = 22,78**

	Grupo 0.0	Grupo -0.4				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	3,32	4,87	5,05	0,66	22,17	22,17
SS-De	0,87	1,29	2,62	1,26	11,49	33,66

SR-Sc-mac	0,87	0,24	2,32	1,29	10,2	43,86
SR-De	2,53	2,3	1,96	0,75	8,61	52,47
SR-Dt	0,17	0,72	1,84	1,25	8,07	60,54

Grupos -0.15 e -0.4

Dissimilaridade média = 18,01

	Grupo -0.15	Grupo -0.4				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	3,46	4,87	4,71	0,65	26,14	26,14
SR-Dt	0	0,72	1,91	1,37	10,58	36,73
SR-De	2,5	2,3	1,9	0,75	10,57	47,3
SR-Om-mic	2,33	2,05	1,74	0,74	9,66	56,96
SS-De	1,28	1,29	1,71	0,97	9,5	66,46

Grupos -0.3 e -0.4

Dissimilaridade média = 19,98

	Grupo -0.3	Grupo -0.4				
Species	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
SR-He-mic	4,62	4,87	6,04	0,93	30,24	30,24
SR-De	2,41	2,3	1,95	0,82	9,74	39,98
SS-Pr-mac	0,8	0,55	1,76	1,16	8,79	48,77
SR-Dt	0,4	0,72	1,74	1,23	8,7	57,47
SS-De	1,26	1,29	1,73	0,98	8,66	66,13

4. CAPÍTULO 3 _ EFEITO POTENCIAL DO AUMENTO DO NÍVEL DO MAR SOBRE A MACROFAUNA BENTÔNICA DE MEDIOLITORAL DE RECIFE DE CORAL: UM ESTUDO EXPERIMENTAL

Caroline C.C. Clemente^{a,*}, Catarina L. Araújo-Silva^a, Rayanne G.O. Santos^a, Debora Lucatelli^b, Patrícia F. Neres^a, Jesser F. Souza-Filho^b, André M. Esteves^a, Paulo J.P. Santos^a

Resumo

Áreas de mediolitoral de recifes de coral podem se tornar permanentemente submersas devido ao aumento do nível do mar (SLR) cuja taxa iguala ou excede o crescimento vertical dos construtores recifais, gerando redução/compressão da zona costeira. As consequências desse fenômeno podem afetar severamente habitats bênticos, com repercussões diretas para a perda de biodiversidade e redução de habitat, deslocamento de espécies, perda de biomassa, introdução de espécies exóticas e extinção local. O objetivo deste trabalho foi, através do uso de Unidades Artificiais de Substrato (UAS) e com experimento de translocação, simular o SLR *in situ* verificando alterações na estrutura da comunidade da macrofauna bentônica de mediolitoral quando submetida a condições de infralitoral. Foram utilizadas três áreas do recife (Norte, Centro e Sul). Para analisar os efeitos do aumento do nível do mar simulando uma elevação de 0.4 m ou de 0.6 m (cenário extremo), o experimento foi desenvolvido utilizando amostras das alturas de maré 0.2 e 0.4 m no mediolitoral translocadas para a altura -0.2 m no infralitoral. Os resultados obtidos revelam que a estrutura da comunidade bentônica translocada do mediolitoral, após dois meses experimentais de “afogamento”, tornou-se dissimilar daquela do mediolitoral, seu local de origem, e pouco similar do infralitoral (-0.2 m) para onde foi deslocada. Também foi constatada a possibilidade de perda de espécies, uma vez que alguns grupos não conseguiram tolerar a submersão constante. A escassez de pesquisas nessa área destaca a urgência de realizar estudos experimentais que avaliem os impactos da elevação do nível do mar e suas consequências sinérgicas no ecossistema.

Palavras-chave: Mediolitoral, aumento do nível do mar, unidades artificiais de substrato, translocação, macrofauna bentônica, recifes de coral.

INTRODUÇÃO

Os recifes, frequentemente chamados de "florestas tropicais dos oceanos", são ecossistemas presentes em habitats costeiros de regiões tropicais e subtropicais (Knowlton, 2001), exibem uma estrutura tridimensional e apresentam uma plataforma superior que comumente emerge durante as marés mais baixas, essa região que fica entremarés é chamada de mediolitoral. Nessa área, é possível identificar uma fauna bentônica característica de zonas de entremarés (Ferreira et al., 2006; Correia e Sovierzoski, 2010). Este ecossistema desempenha um papel crucial ao prover serviços ecossistêmicos a milhões de pessoas, incluindo o fornecimento de alimentos, oportunidades de subsistência, sequestro de carbono e proteção contra eventos climáticos extremos (Woodhead et al., 2019; Watanabe e Nakamura, 2019; Eddy et al., 2021).

O ecossistema recifal de águas rasas enfrenta uma série de impactos locais, como sobrepesca, eutrofização, poluição, turismo e intervenções de engenharia associadas ao desenvolvimento costeiro (Leão e Kikuchi, 2005; Davenport e Davenport, 2006; Leão et al., 2016; Harborne et al., 2017). Além dessas ameaças locais, os recifes enfrentam desafios significativos decorrentes das mudanças climáticas globais (Byrne et al., 2010; Ainsworth et al., 2011; Hale et al., 2011; Sarmiento et al., 2017; Araújo-Silva et al., 2022; Esteves et al., 2022). As alterações climáticas promovem transformações graduais na física e química dos oceanos, englobando processos como acidificação, aquecimento, degelo marinho e elevação do nível do mar (Brierley e Kingsford, 2009; van Woesik et al., 2015). Esses fenômenos complexos amplificam a vulnerabilidade dos recifes, exigindo abordagens integradas para preservar e proteger esse ecossistema crucial em face das ameaças crescentes.

As duas principais causas do aumento do nível global do mar (SLR) são a expansão térmica dos oceanos e o degelo terrestre (Solomon et al., 2007). De acordo com as previsões mais dramáticas do cenário do *Intergovernmental Panel on Climate Change*, o nível médio do mar aumentará entre 0,20 a 0,29 m até 2050 ou entre 0,63 a 1,01 m até 2100 (IPCC, 2023). Ruiz-Etcheverry e Saraceno (2020) sugerem uma subida média de 2,65 mm/ano ($\pm 0,24$) ou 2,65 cm em 10 anos para o Atlântico Sul. Logo, uma subida de 0,4 m poderia ocorrer em apenas 130 - 150 anos. Como consequência, extensas áreas de habitat mediolitoral podem desaparecer em estuários e praias (Schlacher et al., 2007; Fujii e Raffaelli, 2008) e áreas de mediolitoral de recifes podem se tornar permanentemente

submersas ou “afogadas” (nos casos da taxa de SLR igualar ou exceder o crescimento vertical dos construtores recifais), gerando redução da zona costeira e das estruturas naturais de proteção à costa (Baldock et al., 2015; van Woesik et al., 2015; Hongo et al., 2018). Este fenômeno conhecido como compressão costeira (Doody, 2004) pode afetar severamente habitats bentônicos, com repercussões diretas para a perda de biodiversidade bentônica e com efeitos mais amplos para outros componentes do ecossistema (Birchenough et al., 2015).

Os extensos impactos antropogênicos causados no ambiente podem exceder a capacidade dos mecanismos de desenvolvimento, genéticos e demográficos que as populações desenvolveram ao longo da evolução para lidar com as mudanças ambientais. Uma população pode utilizar três mecanismos quando seu ambiente local muda: dispersão para encontrar um novo ambiente preferido, evolução genética para as novas condições locais ou plasticidade fenotípica (Reed et al., 2010). A plasticidade é a influência direta do ambiente nos fenótipos individuais, características observáveis num organismo. Em meio às discussões atuais (Chevin et al., 2010; Sgrò et al., 2016; Oostra et al., 2018) observa-se a importância de compreender até qual nível de estresse ambiental, a plasticidade fenotípica potencializa a adaptação evolutiva das populações a novos ambientes?

Experimentos de translocação são, cada vez mais, realizados para a conservação e restauração de espécies e ecossistemas ameaçados, visando mitigar os riscos de extinções locais, especialmente diante do agravamento provocado pelas mudanças climáticas (Seddon et al., 2014; McEwan et al., 2019; Andrés et al., 2022). A realização de pequenos ensaios de translocação, embasados em desenhos experimentais robustos, apresenta-se como uma abordagem viável para preencher lacunas no conhecimento sobre as espécies e eventuais perdas associadas (Andrés et al., 2022). Vários são os estudos que utilizaram experimentos de translocação como meio de conservação de espécies, organismos ameaçados têm sido translocados para restabelecer ou suplementar populações existentes (Griffith et al., 1989). Em ambiente estuarino, Gern e Lana (2012) avaliaram a recolonização das associações de macrofauna bentônica em um experimento de campo envolvendo um transplante e translocação recíproca de sedimentos defaunados entre uma área contaminada e uma área não contaminada por enriquecimento orgânico.

Coles e Bernhard (2013) conduziram um dos primeiros estudos explorando métodos para restaurar populações de corais de águas profundas, empregando a translocação de fragmentos de corais de múltiplas espécies. Hernández Cordero et al. (2012) também se destacaram ao translocar vieiras adultas em diferentes habitats, com e sem vegetação, na parte inferior de um estuário, avaliando a sobrevivência dos organismos. Wang et al. (2022) investigaram a resposta da comunidade biológica, incluindo a bioincrustação macrobêntica e a comunidade microbiana, à translocação de substrato de fixação de algas marinhas de uma baía para outra na região leste da China. Esses estudos destacam a diversidade de aplicações e a relevância dos experimentos de translocação como ferramentas eficazes na promoção do entendimento, conservação e restauração de ecossistemas.

Experimentos com comunidades naturais podem ser complicados devido à grande variação na estrutura das comunidades em função da heterogeneidade dos habitats (Underwood e Chapman, 1996), particularmente nos ambientes bentônicos, onde as variações das características do substrato influenciam fortemente a estruturação das comunidades (Snelgrove e Butman, 1995; Underwood e Chapman, 2006). Dessa forma, um dos pontos principais e dificuldades na avaliação de impactos nas comunidades é como separar as mudanças causadas pela perturbação antropogênica daquelas que decorrem de variações naturais (Bishop, 2005). Para minimizar esse efeito, trabalhos recentes que utilizam comunidades para avaliar impactos de origem antrópica, como as alterações climáticas, têm utilizado Unidades Artificiais de Substrato (UAS) (Hale et al., 2011; Costa et al., 2016; Sarmiento et al., 2017; Barroso et al., 2018) que podem mimetizar tapetes de algas naturais, permitindo a amostragem de comunidades em unidades padronizadas de substrato e demonstrando ser um método efetivo na representação das comunidades naturais (Mirto e Danovaro, 2004; Matias et al., 2007; Rule e Smith, 2007; Costa et al., 2016).

É crescente o número de pesquisas dedicadas à modelagem do aumento do nível do mar (IPCC, 2007, 2014, 2022, 2023; Rahmstorf, 2007; Harley et al., 2006) e aos seus efeitos nos ecossistemas costeiros (IPCC, 2022; Birchenough et al., 2011, 2015; Peevor e Carey, 2009). Contudo, a maioria dos estudos sobre os efeitos dessas mudanças nos organismos habitantes desses ecossistemas, está centrada no nível dos organismos individuais (Bibby et al., 2007; Byrne et al., 2010; Findlay et al., 2010; Hart e Gotelli, 2011; Wood et al., 2011). Neste cenário, ainda se observa uma lacuna no entendimento

de como as mudanças climáticas podem desencadear alterações nas populações, comunidades e ecossistemas. Apesar dos consideráveis esforços da comunidade científica internacional para compreender os potenciais efeitos das mudanças climáticas globais em organismos e ecossistemas marinhos, os estudos que exploram as comunidades bentônicas ainda são incipientes. A falta de evidências suficientes sobre as reais alterações na estrutura das comunidades que habitam as zonas de mediolitoral de ecossistemas recifais e eventuais perdas de biodiversidade associadas destaca a necessidade urgente de estudos experimentais desta natureza. Até o momento, não temos conhecimento de qualquer pesquisa de manipulação experimental que tenha avaliado os possíveis impactos do aumento do nível do mar em invertebrados bentônicos presentes nos ecossistemas recifais costeiros na região entre marés.

Compreender como as populações se adaptam a ambientes em mudança é fundamental para prever a resiliência populacional às questões atuais de mudanças climáticas globais. Estudar o bentos é portanto considerado imprescindível para abordagens ecossistêmicas devido sua importância ecológica e como bioindicador (Elliott e Quintino, 2007). A tomada de decisão baseada na ciência é considerada uma ferramenta importante para mitigar os efeitos das mudanças climáticas e controlar a inovação e o desenvolvimento dos países (IPCC, 2014). Portanto, a principal hipótese do presente estudo indica que o SLR previsto levará a uma mudança considerável na comunidade bentônica dos recifes. Para testar essa hipótese, o objetivo desse trabalho foi investigar, através de experimentos de transplante que simula SLR *in situ*, com auxílio de UAS, possíveis alterações na estrutura da comunidade da macrofauna bentônica de mediolitoral/entre marés quando submetida a condições de infralitoral com submersão constante.

METODOLOGIA

ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi iniciado em novembro de 2019, numa bancada de recife costeiro localizada na Praia de Serrambi (S 8 ° 33 'W 35 ° 00'), litoral Sul do estado de Pernambuco (Figura 1); e finalizou em março de 2020. A praia é protegida por formações de recifes de coral (cerca de 4,5 km de comprimento e largura máxima que chega a 1 km),

apresentando boas condições de conservação (Pereira e Accioly 1998; CPRH 2013; Jales et al. 2012). Para descrição dos parâmetros ambientais foram realizadas coletas das principais variáveis físico-químicas da água do mar (temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, pH e potencial de oxirredução) na montagem do experimento, dois meses (Tempo 1) e quatro meses (final do experimento) após o início.

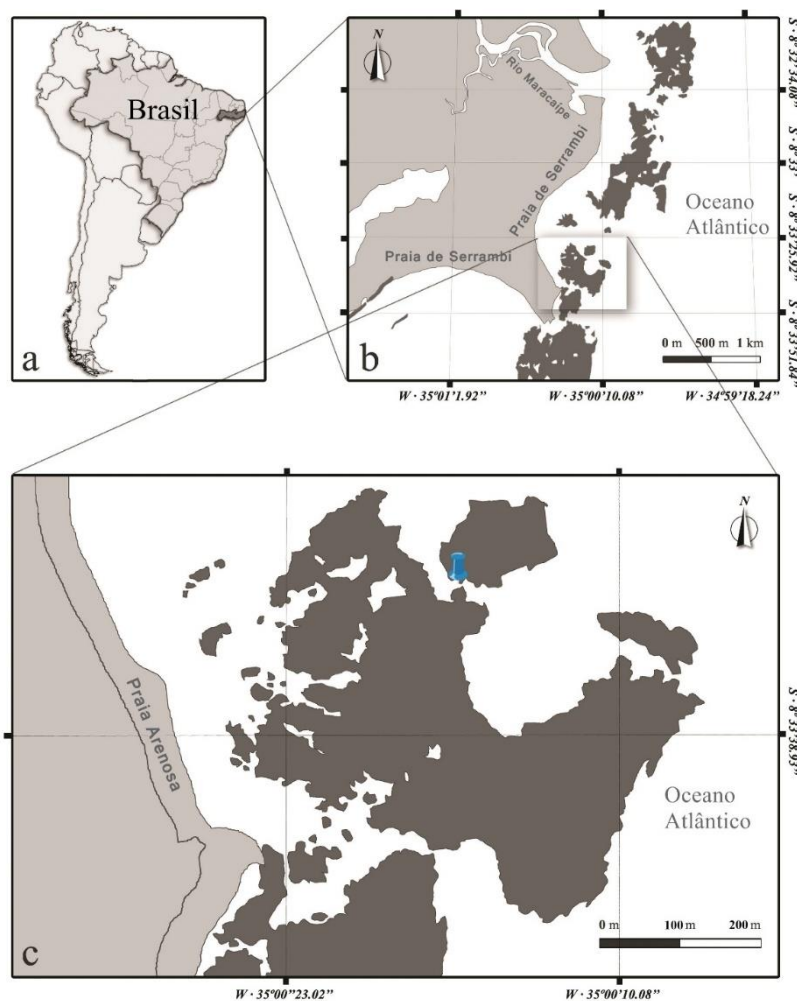


Figura 1. Bancada de recifes em Serrambi, Nordeste do Brasil. O marcador azul representa o ponto onde o experimento de zonação foi instalado.

DESENHO EXPERIMENTAL

A montagem do experimento ocorreu em novembro de 2019, tendo sido utilizadas Unidades Artificiais de Substrato (UAS) do tipo grama sintética (tiras de polietileno não tóxicas de 10 mm de altura e densidade de 84 tiras/cm²) de tamanho 10 x 10 cm. O experimento teve duração de quatro meses, e apresentou um tratamento com oito níveis (Tabela 1): Controle (UAS que permaneceram em campo desde o início do experimento até o final) coletado nas três alturas de maré (+40, +20 e -20), Tempo 1 (UAS que foram coletadas dois meses após o início do experimento) também coletado nas três alturas de maré (+40, +20 e -20) e Translocação (UAS que foram translocadas das alturas de maré +40 e +20 do mediolitoral para o infralitoral -20 após dois meses de experimento e coletadas 2 meses após a translocação); o experimento foi replicado em três áreas (Norte, Centro e Sul) no recife de coral.

Tabela 1. Tratamentos implantados no recife de coral, organizados de acordo com a altura de maré no medio e infralitoral, juntamente com as respectivas siglas correspondentes a cada tratamento.

	Mediolitoral		Infralitoral
	+40 (0.4 m)	+20 (0.2 m)	-20 (-0.2 m)
Controle (CTRL)	CTRL M +40	CTRL M +20	CTRL I -20
Tempo 1 (T1)	T1 M+40	T1 M+20	T1 I -20
Translocação (TRANS)	TRANS M +40	TRANS M +20	-

Para analisar os efeitos do aumento do nível do mar ao longo de um gradiente de elevação de 0.4 m até 0.6 m (cenário extremo), o experimento foi desenvolvido utilizando duas alturas de maré do mediolitoral do recife: Medio +40 e Medio +20, que corresponderam às alturas de maré 0.4 e 0.2 m, respectivamente; e uma no infralitoral, Infra -20, correspondendo à altura de maré -0.2 m. Em cada área (Norte, Centro e Sul) foram instaladas grupos de cordas com quatro UAS cada. As duas alturas de maré do mediolitoral receberam cordas correspondendo aos tratamentos Controle (CTRL), Tempo

1 (T1) e Translocação (TRANS). No infralitoral, também nas três áreas, o infra -20, recebeu cordas do tratamento Controle e Tempo1. No total, foram instaladas 96 UAS; 72 UAS no mediolitoral e 24 UAS no infralitoral. Após dois meses de colonização (janeiro de 2020) foi realizada a coleta das UAS correspondendo ao tratamento Tempo 1 (total: 36 UAS). Dentre as UAS que foram mantidas em campo, as UAS que representavam o tratamento Translocação (total: 24 UAS), localizadas no mediolitoral foram translocadas para o infralitoral; e instaladas no mesmo local onde foram retiradas as amostras T1 I-20 (Tempo 1 Infra-20). Quatro meses após o início do experimento (março de 2020) foi realizada a coleta final de todas as UAS [Controle (Total 36 UAS) e Translocação].

EM LABORATÓRIO

A fauna associada às UAS foi extraída através da lavagem em água corrente sob peneira de abertura de malha geológica de 0,5 mm. A triagem das amostras foi realizada com o auxílio do estereomicroscópio e os indivíduos coletados foram identificados ao nível taxonômico de grandes grupos taxonômicos.

ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A estrutura da comunidade foi avaliada a partir dos dados de abundância, através de análises uni e multivariadas no programa PRIMER v.6+PERMANOVA.

~~Para representação da abundância média (dados transformados em raiz quadrada) foram gerados gráficos de barra para conjuntos de grupos taxonômicos visando uma melhor visualização e compreensão dos resultados:~~ 1. Polychaeta e Crustacea, 2. Mollusca e 3. Outros táxons. Este último foi constituído por táxons com menor abundância como, Nematoda, Turbellaria, Sipuncula, Ophiuroidea, Pycnogonida e Chironomidae.

Para avaliar a estrutura da comunidade bentônica, os dados foram transformados em raiz quadrada, foi gerada uma matriz de similaridade de Bray-Curtis com um único fator tratamento, com oito níveis (T1 M+40; CTRL M+40; TRANS M+40; T1 M+20; CTRL M+20; TRANS M+20; T1 I-20; CTRL I-20). A representação gráfica da comunidade foi gerada por Ordenação por Escalonamento Multidimensional (nMDS), foi

aplicada a Análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA) para testar a significância das diferenças entre amostras segundo métodos descritos (Clarke e Warwick, 1994; Anderson, 2005). Em caso de diferença significativa, foi aplicado teste-*t a posteriori* para localizar as diferenças entre os pares de níveis do fator tratamento e a rotina de Similaridade Percentual (SIMPER) para determinar quais grupos da macrofauna mais contribuíram para as diferenças médias entre os tratamentos.

RESULTADOS

PARÂMETROS AMBIENTAIS DA ÁGUA

Não foram observadas grandes flutuações nos parâmetros ambientais da água durante o período do experimento (Tabela 2).

Tabela 2. Dados dos parâmetros ambientais da água no início (Nov/20), tempo 1 (Jan/2020) e término (Mar/20) do experimento.

	Novembro/2019	Janeiro/2020	Março/2020
Salinidade (PSU)	36	37	36
Potencial de Oxirredução (mV)	-61.3 mV	- 73	- 67.9
pH	8.03	8.12	8.17
Oxigênio dissolvido (ml/l)	8.2	4.3	7.5

BIODIVERSIDADE E PADRÃO DE ABUNDÂNCIA E DENSIDADE

A classe Polychaeta e o subfilo Crustacea destacaram-se como os grupos com maior abundância geral, seguidos pelos grupos Mollusca e Outros grupos; revelando variações tanto temporais, entre o Tempo 1 e o Controle, quanto variações espaciais, devido à translocação (Figura 2).

No grupo Polychaeta e Crustacea (Figura 2a), as ordens Amphipoda e Tanaidacea são os táxons mais abundantes. Nota-se as variações temporais na estrutura da comunidade entre as amostras Tempo1 (T1) e aquelas obtidas ao término do experimento, Controle (CTRL). Ao considerar as diferentes alturas de maré (Medio+40, Medio+20 e Infra-20), observa-se que o tratamento controle (CTRL M+40, M+20 e I-20) exibiu uma maior abundância de Tanaidacea e Polychaeta em comparação com o Tempo1 (T1 M+40,

M+20 e I-20). Contrastando essa tendência, os Amphipoda foram mais abundantes no Tempo 1 das alturas de maré estudadas. Também foram registradas variações temporais na distribuição dos Mollusca (Figura 2b). No Medio+40, Polyplacophora, Bivalvia, Gastropoda e Caecidae apresentaram maior abundância no fim do experimento (CTRL M+40), Patellogastropoda registrou menor abundância para o mesmo período. No Medio+20, Polyplacophora, Bivalvia e Gastropoda demonstraram maior abundância no fim do experimento (CTRL M+20), enquanto Caecidae evidenciou uma leve diminuição. No tratamento Infra-20, todos os táxons apresentaram maior abundância ao final do experimento (CTRL I-20) em comparação com o Tempo 1. Em "Outros grupos" (Figura 2c), Nematoda, Turbellaria e Ophiuroidea destacaram-se como os mais abundantes. Nas variações em M+40, Nematoda, Turbellaria, Ophiuroidea e Pycnogonida foram mais abundantes no CTRL M+40 em comparação com o T1 M+40, enquanto Chironomidae apresentou maior abundância em T1 M+40. As variações em M+20 foram sutis para Nematoda e Turbellaria, com Chironomidae sendo mais abundante em T1 M+20. No CTRL M+20, destacou-se uma maior abundância de Ophiuroidea, além do registro de Nemertea. Na análise das variações no Infra-20 (I-20), o CTRL I-20 apresentou maior abundância em comparação com o T1 I-20 para Nematoda, Turbellaria, Ophiuroidea e Pycnogonida. Chironomidae e Sipuncula foram registrados exclusivamente no T1 nesta altura de maré.

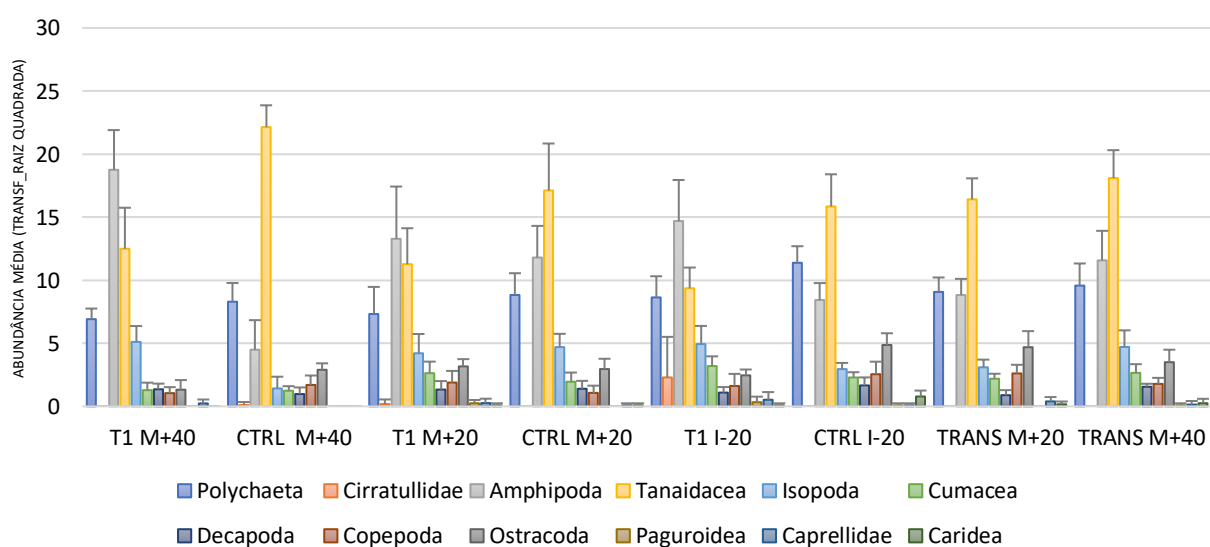
Variações espaciais, em decorrência da translocação, no tratamento TRANS M+40 indicaram diferenças importantes comparado ao seu local de origem, CTRL M+40; apresentando notável maior abundância de Polychaeta, Amphipoda, Isopoda, Cumacea e Ostracoda; enquanto Tanaidacea apresentou menor abundância nas amostras translocadas. Quando comparado ao local para onde ocorreu a transposição (TRANS M+40 Vs. CTRL I-20), a abundância de Polychaeta e Ostracoda foi menor nas réplicas translocadas, enquanto a abundância de Amphipoda, Tanaidacea e Isopoda foi maior. Os crustáceos Paguroidea, Caprellida e Caridea, que não foram observados no CTRL M+40, foram registrados, mesmo que em baixa abundância, nos tratamentos TRANS M+40 e CTRL I-20. TRANS M+40 apresentou menor abundância de Bivalvia, Gastropoda e Caecidae quando comparado ao CTRL I-20. Para Outros Grupos, Trans M+40 apresentou distribuição dos táxons muito parecida com CTRL I-20, porém com menor abundância e no Trans M+40 foi registrado Chironomidae, Nemertea e Echinoidae. As variações espaciais, em decorrência da translocação do medio +20 para o infra-20, são notáveis na

diferença expressa da organização e abundância da comunidade do TRANS M+20 quando comparado ao CTRL M+20. As réplicas translocadas apresentaram menor abundância de Amphipoda, Tanaidacea e Isopoda; enquanto Ostracoda registrou maior abundância. Comparando TRANS M+20 com CTRL I-20, há diferenças sutis na abundância de Polychaeta, que foi ligeiramente maior no controle e de Tanaidacea, que foi ligeiramente maior nas réplicas translocadas; Amphipoda e os demais crustáceos não apresentaram diferenças notáveis.

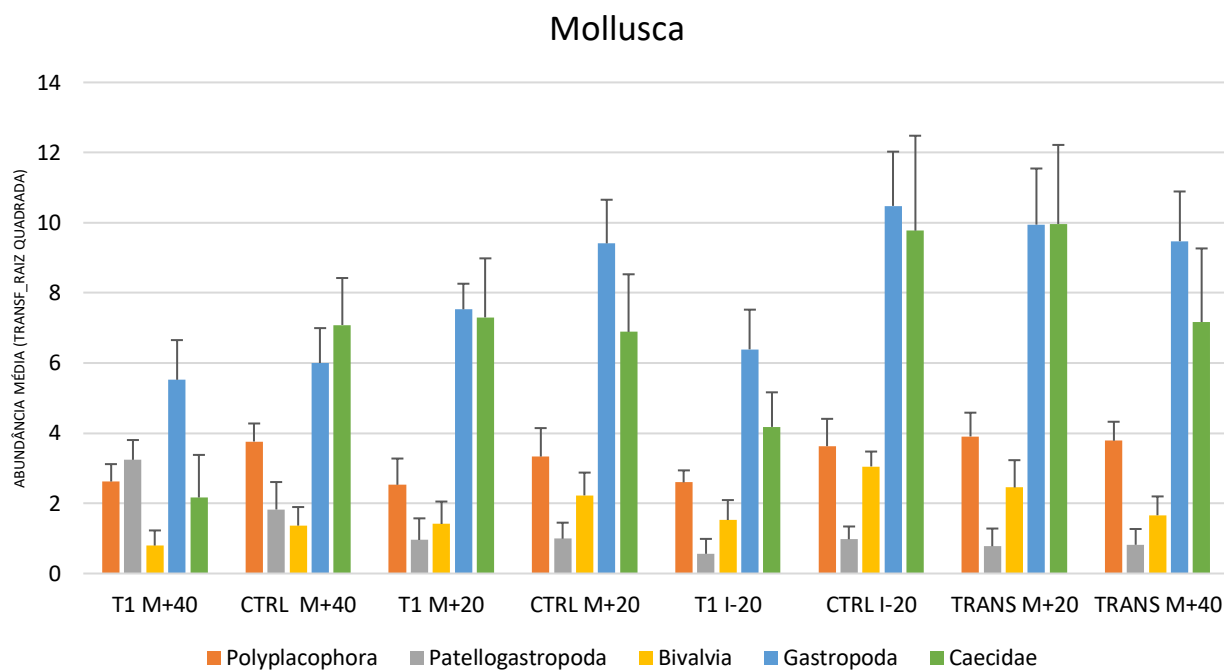
Nas variações espaciais, o grupo Mollusca, no TRANS M+20 apresentou distribuição dos táxons muito parecida com o CTRL I-20. Quanto às réplicas translocadas, para Outros Grupos, TRANS M+20 diferiu do CTRL I-20 por registrarem menor abundância de Turbellaria e Ophiuroidea. E os táxons Chironomidae, Nemertea foram exclusivos dos tratamentos Trans M+20; e assemelham-se por não apresentarem o táxon Sipuncula, registrado em todos os outros tratamentos.

a)

Polychaeta e Crustacea



b)



c)

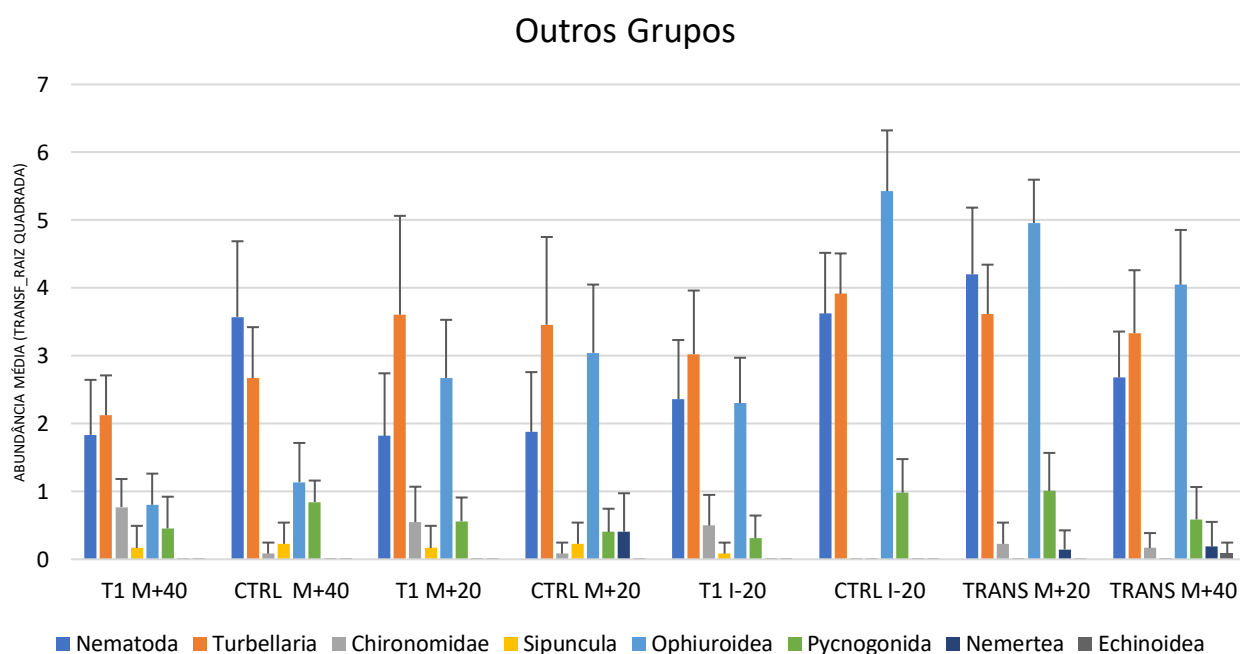


Figura 2. Abundância média (em raiz quadrada) dos grupos, a) Polychaeta e Crustacea, b) Mollusca e c) Outros Grupos distribuídos entre os níveis do tratamento. (T1 M+40 - Tempo 1 Medio+40; CTRL M+40 – Controle Medio+40; TRANS M+40 – Translocação Medio+40; T1 M+20 – Tempo 1 Medio +20; CTRL

M+20 – Controle Medio+20; TRANS M+20 – Translocação Medio+20; T1 I-20 -Tempo1 Infra-20; e CTRL I-20 – Controle infra-20) (variação indica intervalo de confiança de 95%).

ANÁLISE MULTIVARIADA

Quando plotados em um diagrama de escala multidimensional (nMDS) (Figura 3), as réplicas de cada amostra tenderam a se agrupar, exibindo diferenças significativas na estrutura da comunidade que compõe os diferentes tratamentos (Pseudo-F = 5,9187; $p < 0,01$).

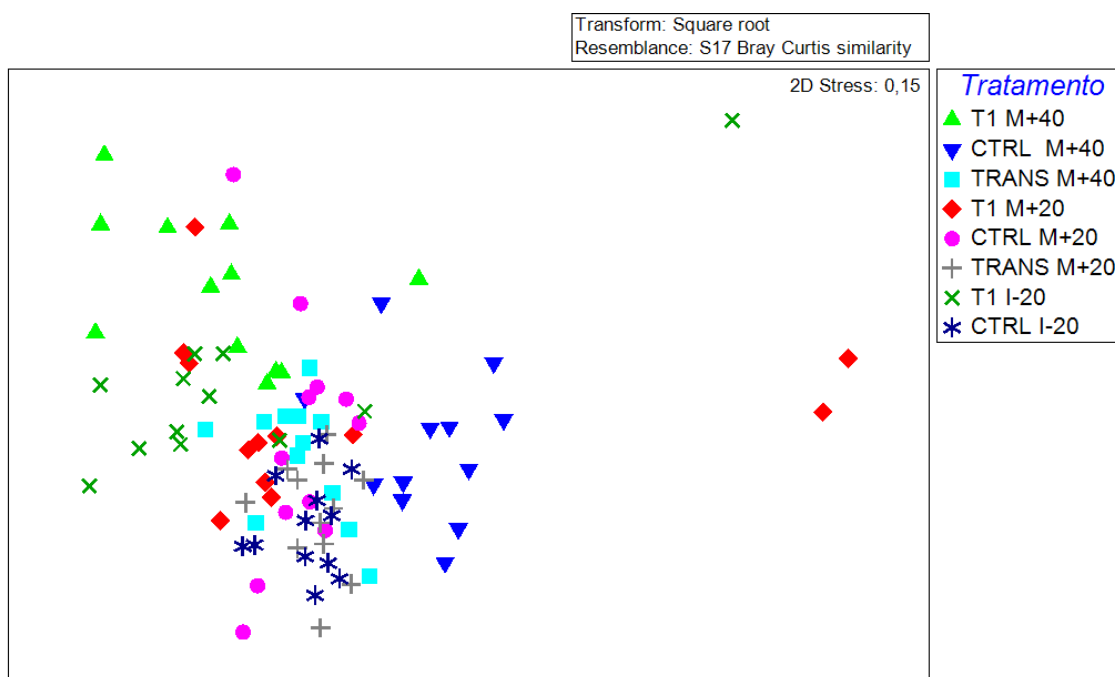


Figura 3. Ordenação por Escalonamento Multidimensional (MDS) da associação macrobêntica nos tratamentos.

Ao analisar as variações temporais, as amostras do tratamento T1 M+40 (73% de similaridade interna) se distanciaram das amostras do tratamento CTRL M+40 (76% de similaridade interna), revelando diferenças significativas ($t=4,23$; $p < 0,001$) (Tabela 3) e dissimilaridade total de 40% entre esses tratamentos. Esse afastamento foi predominantemente conduzido pela maior abundância de Amphipoda (26%) no T1, em contraste com Tanaidacea (18%) e Caecidae (9%) que apresentaram maiores abundâncias no tratamento controle coletado ao final do experimento. Os tratamentos T1 M+20 (com similaridade interna de 64%) e CTRL M+20 (com 72% de similaridade interna), não apresentaram diferenças significativas entre si. No entanto, registraram dissimilaridade de 33%, conduzidas principalmente por Tanaidacea (17%) e Polychaeta (8%) com maior

abundância no tratamento controle e Amphipoda (15%) com maior abundância no T1. As diferenças estatísticas entre T1 M+20 e CTRL M+20 podem não ter sido evidenciadas devido a duas réplicas discrepantes que ocorreram no T1 Medio+20, registrando uma baixa abundância, especialmente de Tanaidacea, Isopoda, Polyplacophora e Gastropoda. Apesar do tratamento CTRL M+20 não divergir significativamente do T1 M+20, a dissimilaridade entre esses tratamentos foi um pouco superior à dissimilaridade interna no CTRL M+20 (29%); mesmo com as duas réplicas discrepantes, que apresentaram semelhança considerável entre si (78.5%) e diferenças notáveis em relação ao restante da amostra. A exclusão dessas duas réplicas diminuiria a dissimilaridade interna de 33% para 24%. As réplicas do T1 I-20 (69% de similaridade) e CTRL I-20 (80% de similaridade) apresentaram diferenças significativas ($t=2,76$; $p<0,01$) com 34% de dissimilaridade, conduzidas por Amphipoda (13%) com maior abundância no T1, Tanaidacea (12%) e Caecidae (9%) com maiores abundâncias no controle.

Analisando as variações em decorrência da translocação, o tratamento TRANS M+40 (77% de similaridade interna) foi plotado próximos ao CTRL I-20 (80% de similaridade interna). O teste *a posteriori* (Tabela 3), mostrou haver diferenças significativas entre a estrutura da comunidade dos tratamentos translocadas do Medio+40 comparados ao Infra -20 (TRANS M+40 Vs. CTRL I-20 ($t=1,53$; $p<0,05$), mas com dissimilaridade de apenas 23% na estrutura da comunidade (Tabela 4). Os grupos que conduziram essas diferenças foram Tanaidacea e Amphipoda, com abundância maior nas réplicas translocadas do que no CTRL I-20; Tanaidacea contribuiu para as diferenças encontradas entre os tratamentos em 11,41% e Amphipoda em 10,73%. Os Mollusca Caecidae e Gastropoda, além de Polychaeta foram mais abundantes no Controle Infra-20 (contribuição: Caecidae, 11,13%; Gastropoda 6,68% e Polychaeta 7,96%).

O tratamento TRANS M+40 também evidenciou diferenças notáveis em relação ao seu local de origem, o CTRL M+40 ($t=2,68$; $p<0,01$), apresentando uma dissimilaridade de 29%. Amphipoda (16,7%), Tanaidacea (10,64%), Gastropoda (8,15%), e Isopoda (7,55%) destacaram-se como os grupos que mais contribuíram para essas dissimilaridades. Entre esses, apenas Tanaidacea foi mais abundante no CTRL M+40, enquanto todos os outros táxons demonstraram maior abundância nas amostras translocadas do Medio+40 (TRANS M+40). O tratamento TRANS M+40 também foi diferente do T1 M+40 ($t=3,22$; $p<0,01$), com 34% de dissimilaridade, Amphipoda 15%

com maior abundância em T1 M+40, enquanto Tanaidacea (13%), Caecidae (10%), Gastropoda (8%) foram mais abundantes em Trans M+40.

O tratamento TRANS M+20 (80% de similaridade interna) translocado para o Infra -20, graficamente, foi plotado próximos ao CTRL I-20, indicando haver similaridade entre a estrutura da comunidade que compõe cada um desses tratamentos. O teste *a posteriori* (Tabela 3), mostrou não haver diferenças significativas entre a estrutura da comunidade dos tratamentos TRANS M+20 e CTRL I-20 ($t=1,53$; $p>0,05$) as dissimilaridades são de 20%; enquanto TRANS M+20 apresentou diferença na estrutura da comunidade quando comparado ao seu local de origem, tanto no momento que foi realizada a translocação, Tempo 1 (T1 M+20, $t=1,95$; $p<0,01$) (32% de dissimilaridade, conduzida por Amphipoda (15%) com maior abundância em T1M+20, Tanaidacea (13%), Caecidae (8%) e Polychaeta (7%) com maior abundância em Trans M+20, quanto no final do experimento [CTRL M+20 ($t=1,57$; $p<0,05$), dissimilaridade de 26%, conduzida por Tanaidacea (13%) e Amphipoda (10%) com maior abundância em CTRL M+20, Caecidae (10%) e Polychaeta (6%) com maior abundância em Trans M+20.

Tabela 3. Comparações pareadas da estrutura da comunidade bentônica entre alturas de maré. Os tratamentos marcados em negrito representam comparações do tratamento translocado com seu local de origem e local de destino. Os valores de p(perm) em negrito, indicam diferenças significativas entre tratamentos translocado e controle.

Tratamentos	t	p (perm)	Tratamentos	t	p (perm)
T1 M+40, CTRL M+40	4,2344	0,0001	TRANS M+40, CTRL M+20	0,25542	0,9974
T1 M+40, TRANS M+40	3,2261	0,0001	TRANS M+40, TRANS M+20	1,4195	0,0802
T1 M+40, T1 M+20	2,155	0,0003	TRANS M+40, T1 I-20	2,0756	0,0005
T1 M+40, CTRL M+20	2,6366	0,0009	TRANS M+40, CTRL I-20	1,5279	0,0464
T1 M+40, TRANS M+20	4,2561	0,0001	T1 M+20, CTRL M+20	1,1667	0,2717
T1 M+40, T1 I-20	1,9744	0,0001	T1 M+20, TRANS M+20	1,9552	0,0002
T1 M+40, CTRL I-20	4,5007	0,0001	T1 M+20, T1 I-20	0,97154	0,3595
CTRL M+40, TRANS M+40	2,6787	0,0001	T1 M+20, CTRL I-20	2,136	0,0001
CTRL M+40, T1 M+20	2,5789	0,0002	CTRL M+20, TRANS M+20	1,5711	0,0466
CTRL M+40, CTRL M+20	2,4046	0,0002	CTRL M+20, T1 I-20	1,6632	0,0088
CTRL M+40, TRANS M+20	3,0298	0,0001	CTRL M+20, CTRL I-20	1,7267	0,0263
CTRL M+40, T1 I-20	3,4763	0,0001	TRANS M+20, T1 I-20	2,7357	0,0001
CTRL M+40, CTRL I-20	3,2968	0,0001	TRANS M+20, CTRL I-20	0,90887	0,5308
TRANS M+40, T1 M+20	1,6069	0,0116	T1 I-20, CTRL I-20	2,7569	0,0001

Tabela 4. Resultados da análise de Similaridade Percentual (SIMPER) resumindo os táxons que contribuem para as dissimilaridades observadas entre a comunidade bentônica entre pares de tratamento. As diferenças entre as alturas de maré são apresentadas pelo menos a um nível acumulado de 50%. Av. Abund. = abundância média, Av. Diss = dissimilaridade média, Diss/SD = razão da contribuição média dividido pelo desvio padrão, Contrib% = contribuição percentual, Cum. % = percentagem de contribuição acumulada.

Grupos T1 M+40 e CTRL M+40

Dissimilaridade média = 39,78

	GrupoT1 M+40	GrupoCTRL M+40				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	18,75	4,49	10,16	2,2	25,55	25,55
Tanaidacea	12,49	22,14	7,07	1,75	17,77	43,32
Caecidae	2,17	7,09	3,62	1,81	9,11	52,43
Isopoda	5,11	1,42	2,75	1,64	6,92	59,35
Polychaeta	6,91	8,3	1,73	1,35	4,34	63,69

Grupos T1 M+40 e TRANS M+40

Dissimilaridade média = 33,89

	GrupoT1 M+40	GrupoTRANS M+40				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	18,75	11,57	5,21	1,54	15,38	15,38
Tanaidacea	12,49	18,1	4,55	1,44	13,44	28,82
Caecidae	2,17	7,17	3,37	1,4	9,94	38,76
Gastropoda	5,52	9,47	2,64	1,51	7,78	46,53
Polychaeta	6,91	9,57	2,22	1,28	6,55	53,09
Ophiuroidea	0,8	4,05	2,03	2,03	5,98	59,07

Grupos CTRL M+40 e TRANS M+40

Dissimilaridade média = 28,99

	GrupoCTRL M+40	GrupoTRANS M+40				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	4,49	11,57	4,84	1,88	16,68	16,68
Tanaidacea	22,14	18,1	3,09	1,47	10,64	27,33
Gastropoda	6	9,47	2,36	1,47	8,15	35,48
Isopoda	1,42	4,71	2,19	1,65	7,55	43,03
Polychaeta	8,3	9,57	2,12	1,31	7,31	50,34
Caecidae	7,09	7,17	2,09	1,28	7,22	57,56

Grupos T1 M+40 e T1 M+20

Dissimilaridade média = 36,87

	GrupoT1 M+40	GrupoT1 M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	18,75	13,28	6,48	0,94	17,57	17,57
Tanaidacea	12,49	11,27	4,35	1,12	11,79	29,36

Caecidae	2,17	7,3	3,75	1,66	10,18	39,54
Polychaeta	6,91	7,32	2,46	1,1	6,66	46,2
Isopoda	5,11	4,21	2,18	1,08	5,91	52,11
Gastropoda	5,52	7,53	1,76	1,43	4,78	56,89

Grupos CTRL M+40 e T1 M+20

Dissimilaridade média = 38,64

	GrupoCTRL M+40	GrupoT1 M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	22,14	11,27	8,08	1,53	20,92	20,92
Amphipoda	4,49	13,28	7,01	1,81	18,15	39,08
Polychaeta	8,3	7,32	2,73	1,04	7,06	46,13
Isopoda	1,42	4,21	2,25	1,53	5,83	51,97
Caecidae	7,09	7,3	2,06	1,33	5,33	57,3
Nematoda	3,57	1,82	1,71	1,15	4,42	61,71

Grupos TRANS M+40 e T1 M+20

Dissimilaridade média = 31,59

	GrupoTRANS M+40	GrupoT1 M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	18,1	11,27	5,12	1,32	16,21	16,21
Amphipoda	11,57	13,28	4,49	1,24	14,21	30,42
Polychaeta	9,57	7,32	2,84	0,96	9	39,42
Caecidae	7,17	7,3	2,26	1,31	7,17	46,59
Isopoda	4,71	4,21	1,8	1,18	5,71	52,31
Gastropoda	9,47	7,53	1,68	1,22	5,32	57,63

Grupos T1 M+40 e CTRL M+20

Dissimilaridade média = 34,80

	GrupoT1 M+40	GrupoCTRL M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	18,75	11,8	5,39	1,42	15,48	15,48
Tanaidacea	12,49	17,12	5,26	1,48	15,13	30,61
Caecidae	2,17	6,89	3,35	1,79	9,62	40,23
Gastropoda	5,52	9,41	2,68	1,74	7,7	47,93
Polychaeta	6,91	8,83	1,97	1,37	5,67	53,6
Ophiuroidea	0,8	3,04	1,6	1,78	4,6	58,2

Grupos CTRL M+40 e CTRL M+20

Dissimilaridade média = 31,47

	GrupoCTRL M+40	GrupoCTRL M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	4,49	11,8	5,28	1,6	16,77	16,77
Tanaidacea	22,14	17,12	4,36	1,03	13,86	30,63

Gastropoda	6	9,41	2,39	1,71	7,61	38,24
Isopoda	1,42	4,7	2,27	1,65	7,22	45,46
Polychaeta	8,3	8,83	2,04	1,35	6,48	51,94
Caecidae	7,09	6,89	1,85	1,16	5,89	57,83

Grupos TRANS M+40 e CTRL M+20
Dissimilaridade média = 24,84

	GrupoTRANS M+40	GrupoCTRL M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	18,1	17,12	3,48	1,18	14,02	14,02
Amphipoda	11,57	11,8	2,79	1,3	11,21	25,23
Caecidae	7,17	6,89	2,1	1,24	8,47	33,71
Polychaeta	9,57	8,83	2,01	1,22	8,11	41,81
Gastropoda	9,47	9,41	1,52	1,25	6,12	47,93
Isopoda	4,71	4,7	1,34	1,36	5,4	53,33
Outros	2,26	1,76	1,32	1,16	5,29	58,63

Grupos T1 M+20 e CTRL M+20
Dissimilaridade média = 32,99

	GrupoT1 M+20	GrupoCTRL M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	11,27	17,12	5,61	1,4	17	17
Amphipoda	13,28	11,8	4,82	1,12	14,61	31,61
Polychaeta	7,32	8,83	2,66	0,98	8,08	39,68
Caecidae	7,3	6,89	2,1	1,27	6,35	46,03
Isopoda	4,21	4,7	1,82	1,09	5,53	51,56
Turbellaria	3,61	3,46	1,75	1,24	5,31	56,88

Grupos T1 M+40 e TRANS M+20
Dissimilaridade média = 37,84

	GrupoT1 M+40	GrupoTRANS M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	18,75	8,82	6,28	1,86	16,59	16,59
Caecidae	2,17	9,96	4,91	1,84	12,97	29,55
Tanaidacea	12,49	16,41	3,85	1,4	10,18	39,73
Gastropoda	5,52	9,95	2,8	1,48	7,4	47,13
Ophiuroidea	0,8	4,96	2,56	3,26	6,77	53,9
Ostracoda	1,32	4,69	2,17	1,51	5,75	59,65

Grupos CTRL M+40 e TRANS M+20
Dissimilaridade média = 28,70

	GrupoCTRL M+40	GrupoTRANS M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	22,14	16,41	3,55	1,73	12,36	12,36

Amphipoda	4,49	8,82	3,4	2	11,85	24,2
Caecidae	7,09	9,96	2,52	1,24	8,78	32,98
Gastropoda	6	9,95	2,51	1,41	8,74	41,72
Ophiuroidea	1,14	4,96	2,32	2,66	8,07	49,79
Polychaeta	8,3	9,07	1,65	1,39	5,77	55,56

Grupos TRANS M+40 e TRANS M+20

Dissimilaridade média = 22,47

	GrupoTRANS M+40	GrupoTRANS M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Caecidae	7,17	9,96	2,61	1,36	11,61	11,61
Amphipoda	11,57	8,82	2,38	1,55	10,6	22,21
Tanaidacea	18,1	16,41	2,19	1,43	9,74	31,95
Polychaeta	9,57	9,07	1,63	1,38	7,27	39,22
Gastropoda	9,47	9,95	1,56	1,25	6,94	46,17
Outros	2,26	2,36	1,41	1,16	6,28	52,45
Ostracoda	3,5	4,69	1,28	1,22	5,69	58,13

Grupos T1 M+20 e TRANS M+20

Dissimilaridade média = 32,39

	GrupoT1 M+20	GrupoTRANS M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	13,28	8,82	4,75	1,67	14,67	14,67
Tanaidacea	11,27	16,41	4,29	1,27	13,24	27,91
Caecidae	7,3	9,96	2,63	1,21	8,11	36,01
Polychaeta	7,32	9,07	2,32	0,9	7,17	43,18
Nematoda	1,82	4,2	1,79	1,24	5,54	48,72
Gastropoda	7,53	9,95	1,73	1,06	5,34	54,06
Ophiuroidea	2,67	4,96	1,57	1,14	4,86	58,92

Grupos CTRL M+20 e TRANS M+20

Dissimilaridade média = 26,06

	GrupoCTRL M+20	GrupoTRANS M+20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	17,12	16,41	3,35	1,32	12,85	12,85
Amphipoda	11,8	8,82	2,72	1,32	10,42	23,27
Caecidae	6,89	9,96	2,52	1,18	9,68	32,95
Polychaeta	8,83	9,07	1,57	1,13	6,02	38,97
Nematoda	1,88	4,2	1,54	1,33	5,92	44,89
Gastropoda	9,41	9,95	1,54	1,18	5,9	50,79
Outros	1,76	2,36	1,4	1,14	5,37	56,16

Grupos T1 M+40 e T1 I-20

Dissimilaridade média = 33,26

	GrupoT1 M+40	GrupoT1 I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	18,75	14,69	5,2	0,95	15,65	15,65
Tanaidacea	12,49	9,36	3,94	1,13	11,85	27,5
Polychaeta	6,91	8,64	2,22	1,27	6,68	34,17
Caecidae	2,17	4,18	2	1,22	6,02	40,19
Patellogastropoda	3,24	0,56	1,92	1,94	5,77	45,95
Isopoda	5,11	4,94	1,89	1,24	5,67	51,62
Gastropoda	5,52	6,39	1,67	1,27	5,03	56,65

Grupos CTRL M+40 e T1 I-20

Dissimilaridade média = 40,23

	GrupoCTRL M+40	GrupoT1 I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	22,14	9,36	8,81	2,37	21,9	21,9
Amphipoda	4,49	14,69	7,26	2,13	18,05	39,95
Isopoda	1,42	4,94	2,58	1,74	6,41	46,36
Caecidae	7,09	4,18	2,32	1,83	5,78	52,13
Polychaeta	8,3	8,64	2,25	1,1	5,58	57,72

Grupos TRANS M+40 e T1 I-20

Dissimilaridade média = 31,33

	GrupoTRANS M+40	GrupoT1 I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	18,1	9,36	5,48	1,73	17,48	17,48
Amphipoda	11,57	14,69	3,91	1,36	12,49	29,97
Caecidae	7,17	4,18	2,31	1,25	7,38	37,35
Gastropoda	9,47	6,39	2,24	1,22	7,14	44,49
Polychaeta	9,57	8,64	2,22	0,99	7,07	51,56
Isopoda	4,71	4,94	1,63	1,35	5,2	56,76

Grupos T1 M+20 e T1 I-20

Dissimilaridade média = 33,53

	GrupoT1 M+20	GrupoT1 I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	13,28	14,69	5,43	0,97	16,21	16,21
Tanaidacea	11,27	9,36	3,12	1,15	9,3	25,5
Polychaeta	7,32	8,64	2,84	0,97	8,48	33,98
Caecidae	7,3	4,18	2,46	1,64	7,33	41,32
Isopoda	4,21	4,94	2,11	1,1	6,29	47,61
Turbellaria	3,61	3,03	1,68	1,23	5,01	52,62
Outros	1,39	2,52	1,53	1,22	4,57	57,19

Grupos CTRL M+20 e T1 I-20

Dissimilaridade média = 33,13

	GrupoCTRL M+20	GrupoT1 I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	17,12	9,36	5,79	1,72	17,48	17,48
Amphipoda	11,8	14,69	4,15	1,19	12,52	30,01
Caecidae	6,89	4,18	2,28	1,85	6,89	36,9
Gastropoda	9,41	6,39	2,28	1,34	6,87	43,77
Polychaeta	8,83	8,64	2,14	0,98	6,46	50,23
Isopoda	4,7	4,94	1,62	1,27	4,89	55,12

Grupos TRANS M+20 e T1 I-20

Dissimilaridade média = 33,54

	GrupoTRANS M+20	GrupoT1 I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	16,41	9,36	4,46	1,56	13,29	13,29
Amphipoda	8,82	14,69	4,42	1,86	13,17	26,46
Caecidae	9,96	4,18	3,55	1,61	10,59	37,05
Gastropoda	9,95	6,39	2,35	1,17	7,02	44,07
Polychaeta	9,07	8,64	1,74	0,91	5,19	49,27
Ophiuroidea	4,96	2,3	1,67	1,51	4,97	54,23
Outros	2,36	2,52	1,54	1,25	4,59	58,82

Grupos T1 M+40 e CTRL I-20

Dissimilaridade média = 39,59

	GrupoT1 M+40	GrupoCTRL I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	18,75	8,43	6,41	1,87	16,19	16,19
Caecidae	2,17	9,77	4,61	1,63	11,63	27,82
Tanaidacea	12,49	15,85	3,94	1,38	9,95	37,77
Gastropoda	5,52	10,48	3,03	1,65	7,64	45,41
Polychaeta	6,91	11,38	2,82	1,68	7,11	52,52

Grupos CTRL M+40 e CTRL I-20

Dissimilaridade média = 30,02

	GrupoCTRL M+40	GrupoCTRL I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	22,14	15,85	3,99	1,4	13,29	13,29
Amphipoda	4,49	8,43	3,17	1,99	10,55	23,84
Gastropoda	6	10,48	2,74	1,6	9,13	32,98
Ophiuroidea	1,14	5,43	2,58	2,43	8,58	41,55
Caecidae	7,09	9,77	2,47	1,11	8,24	49,79
Polychaeta	8,3	11,38	2,35	1,38	7,83	57,62
Outros	1,43	2,66	1,42	1,24	4,74	62,36

Grupos TRANS M+40 e CTRL I-20

Dissimilaridade média = 23,03

	GrupoTRANS M+40	GrupoCTRL I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	18,1	15,85	2,63	1,25	11,41	11,41
Caecidae	7,17	9,77	2,56	1,21	11,13	22,54
Amphipoda	11,57	8,43	2,47	1,52	10,73	33,27
Polychaeta	9,57	11,38	1,83	1,44	7,96	41,23
Gastropoda	9,47	10,48	1,59	1,35	6,89	48,12
Outros	2,26	2,66	1,38	1,28	5,98	54,11
Isopoda	4,71	2,95	1,23	1,34	5,36	59,46

Grupos T1 M+20 e CTRL I-20**Dissimilaridade média = 33,33**

	GrupoT1 M+20	GrupoCTRL I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	13,28	8,43	4,78	1,72	14,34	14,34
Tanaidacea	11,27	15,85	4,21	1,26	12,62	26,96
Polychaeta	7,32	11,38	3,12	0,98	9,35	36,31
Caecidae	7,3	9,77	2,63	1,16	7,9	44,21
Gastropoda	7,53	10,48	1,94	1,23	5,81	50,02
Ophiuroidea	2,67	5,43	1,9	1,3	5,7	55,72

Grupos CTRL M+20 e CTRL I-20**Dissimilaridade média = 26,63**

	GrupoCTRL M+20	GrupoCTRL I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Tanaidacea	17,12	15,85	3,62	1,3	13,58	13,58
Amphipoda	11,8	8,43	2,8	1,31	10,52	24,1
Caecidae	6,89	9,77	2,48	1,09	9,33	33,43
Polychaeta	8,83	11,38	2,08	1,18	7,81	41,23
Gastropoda	9,41	10,48	1,6	1,3	5,99	47,23
Ophiuroidea	3,04	5,43	1,57	1,36	5,88	53,11

Grupos TRANS M+20 e CTRL I-20**Dissimilaridade média = 20,32**

	GrupoTRANS M+20	GrupoCTRL I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Caecidae	9,96	9,77	2,47	1,33	12,17	12,17
Tanaidacea	16,41	15,85	2,27	1,3	11,19	23,36
Polychaeta	9,07	11,38	1,67	1,41	8,2	31,55
Gastropoda	9,95	10,48	1,58	1,34	7,75	39,31
Outros	2,36	2,66	1,45	1,3	7,14	46,45
Amphipoda	8,82	8,43	1,4	1,41	6,92	53,36
Ostracoda	4,69	4,87	1,13	1,33	5,57	58,94

Grupos T1 I-20 e CTRL I-20**Dissimilaridade média = 33,91**

	GrupoT1 I-20	GrupoCTRL I-20				
	Av.Abund	Av.Abund	Av.Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
Amphipoda	14,69	8,43	4,5	1,88	13,28	13,28
Tanaidacea	9,36	15,85	4,28	1,47	12,63	25,91
Caecidae	4,18	9,77	3,3	1,35	9,74	35,65
Gastropoda	6,39	10,48	2,56	1,3	7,56	43,2
Polychaeta	8,64	11,38	2,24	0,9	6,59	49,8
Ophiuroidea	2,3	5,43	1,98	1,64	5,83	55,62

DISCUSSÃO

Além da perda de habitat entremarés, os resultados obtidos indicam que a subida do nível do mar ocasionará importante mudança na comunidade bentônica. Os resultados para um gradiente de aumento do nível do mar (SLR) de 0.4 m (que tornaria o atual Médio +20 em Infra -20 cm) e de 0.6 m (que tornaria o atual Médio +40 em Infra -20 cm), indicaram ambos alteração significativa na estrutura da comunidade entre amostras translocadas do mediolitoral para o infralitoral comparadas às amostras controle. Após dois meses de submersão contínua dos tratamentos translocados, tanto do Médio +40 quanto do Médio +20, observou-se uma tendência de maior semelhança da estrutura da comunidade com o ambiente de destino (infralitoral) do que com o local de origem (mediolitoral). Esses resultados corroboram com Gern e Lana (2012), que observaram que as características intrínsecas do local de destino determinam o processo de recolonização de amostras transplantadas/translocadas após um curto período e são fortemente dependentes da migração de adultos presentes nos locais adjacentes às unidades experimentais; promovendo uma rápida homogeneização com a fauna adjacente (Shin et al., 2008; Lu e Wu, 2007b).

A comunidade entre os diferentes níveis foi significativamente diferente apesar da pequena distância vertical, confirmando os resultados de Clemente et al. (2024). Essas diferenças são regidas principalmente por fatores abióticos como a dinâmica das marés, a incidência das ondas, a temperatura, a salinidade, a orientação do substrato e o tempo de exposição ao ar, que influenciam fortemente na distribuição dos organismos (Coutinho

e Zalmon, 2009), principalmente no mediolitoral. Considerando que as Unidades de substrato artificial (UAS) do Medio +20 permaneceram submersas durante a maior parte do experimento (dias consecutivos) e mesmo as UAS do Medio +40 estiveram expostas ao ar por um período relativamente curto, mudanças consideráveis e significativas foram observadas na estrutura da comunidade em função da translocação. Assim, a exposição ao ar, mesmo que por breves períodos, causa diferenças marcantes na estrutura da comunidade. Isso evidencia que, quando a comunidade de mediolitoral é submetida às condições de submersão contínua, a fauna adaptada às condições do Infra -20 predomina sobre aquelas originárias do mediolitoral. Destacando que no infralitoral predominam as interações biológicas mais do que as físico-químicas (Stephenson e Stephenson, 1949; Paine, 1966, 1984).

Os grupos que variaram no sentido de aproximar as amostras translocadas do Medio +20 para o Infra -20 foram Tanaidacea, Gastropoda, Polychaeta, Caecida e Amphipoda. Todas as abundâncias desses táxons aumentaram no tratamento translocado ao comparar com o local de origem, CTRL +20. Em relação às amostras translocadas do Medio +40 para o Infra -20, destacaram-se principalmente Tanaidacea, Polychaeta e Gastropoda, contribuindo para a semelhança devido às suas distribuições parecidas nos dois tratamentos.

Na mesma área de estudo deste experimento, Clemente e colaboradores (2024) alertaram que aproximadamente 15% da pequena macrofauna, registrada apenas no mediolitoral, poderá enfrentar impactos significativos, incluindo extinções locais, em caso de afogamento dos recifes de coral nas próximas décadas. Observaram diferenças significativas na estrutura da comunidade, mesmo entre intervalos tão estreitos quanto alguns décimos de metros (entre 10 e 20 cm), além de maior heterogeneidade da comunidade bentônica no mediolitoral, comparado ao infralitoral raso. Troff (2022) no Golfo do Maine, Oceano Atlântico Norte, analisando padrões espaciais de mesoescala de associações da macrofauna em costões rochosos, também observou que a dissimilaridade/heterogeneidade da estrutura da comunidade foi marcante no mediolitoral, mas não no infralitoral; influenciada principalmente pela temperatura da água costeira superficial.

Costa et al. (2022) apontaram para extinções locais de invertebrados bentônicos em cenários futuros, e novas colonizações em zonas estuarinas superiores, à montante do

estuário. Eles avaliaram os efeitos do SLR na distribuição dos invertebrados bentônicos dentro de um gradiente estuarino usando Modelagem de Distribuição de Espécies em dois níveis de SLR (0,5 m e 1 m) para cenários moderado e extremo. Entretanto, em contraste ao ecossistema estuarino, o crescimento vertical do ecossistema de recife de coral encontra-se limitado pela exposição ao ar e pode ser comprometido, uma vez que a taxa de crescimento dos recifes pode não acompanhar o aumento do nível do mar (van Woesik et al., 2015), portanto os organismos que habitam esse ecossistema não teriam a opção de migrar para zonas superiores.

Rilov et al. (2021) através de experimento de translocação *in situ*, avaliaram o efeito potencial SLR em ecossistema de recifes de vermetídeos no Mediterrâneo. Também demonstram que o SLR pode transformar drasticamente a comunidade de recifes, com efeitos sinérgicos no ecossistema. Eles translocaram a comunidade fital da borda de mediolitoral raso para uma zona plana logo abaixo da plataforma do recife, 20–40 cm abaixo da borda, ficando permanentemente submersa. Os resultados mostraram que a submersão permanente da plataforma de recife de vermetídeos reduziu a cobertura floral, a formação de habitat e a biodiversidade; causando impacto em todo o ecossistema. Os autores observaram que a comunidade de algas do mediolitoral translocada se manteve mais rica, quando protegida do pastoreio por peixes invasores; destacando a importância da exposição ao ar na diminuição da herbivoria e estruturação da comunidade. Assim como registrado por Rilov et al. (2021) para a comunidade fital, e já demonstrado aqui, podemos destacar a importância da exposição da comunidade de macrofauna de mediolitoral ao ar em recifes costeiro, pois diminui em parte as interações biológicas como competição, predação e herbivoria, principais fatores responsáveis pelo padrão de distribuição dos organismos no infralitoral (Zilberberg, et al., 2016).

No Reino Unido, no estuário Humber, Fujii e Raffaelli (2008), através de modelagem mostraram que um aumento do nível do mar de 0.3 m pode resultar em uma perda de 6,7% da área intertidal e 6,9% da biomassa macrobentônica total, porém as mudanças ambientais sinérgicas associadas, como o aumento da inclinação da praia, salinização, mudança na sedimentológica poderiam ter impactos negativos mais importantes com perda de biomassa macrobentônica em até 23%, dependendo da extensão e período das mudanças ambientais. Para o Atlântico Sul, Ruiz-Etcheverry e Saraceno (2020) sugerem um SLR médio de 2,65 mm/ano (+0,24) ou 2,65 cm nos últimos 10-15 anos. Com base nessa previsão, Clemente et al. (2024), alertam que em um recife

de coral com altura máxima de mediolitoral de 1,5 m e largura de apenas 30 m e inclinação constante, a perda de área disponível a 0,5 m ou mais, considerando uma subida de 0,4 m, seria de cerca de 35% (enquanto, em recifes mais largos com menos inclinação, a perda de área pode ser ainda maior). Portanto, mesmo que os resultados aqui apresentados estejam em grandes grupos taxonômicos, eles indicam que as diferenças na estrutura da comunidade de mediolitoral (M +40 e M +20) comparadas ao infralitoral raso (I – 20) são importantes e podem ser rapidamente perdidas devido à submersão contínua, sugerindo que a perda/extinção local deve efetivamente ocorrer com o aumento do nível do mar. O aprimoramento taxonômico desempenhará um papel crucial ao proporcionar maior clareza e maior precisão dos resultados quanto ao grau de plasticidade da comunidade bentônica referentes aos impactos sobre a comunidade bentônica.

No entanto, alguns táxons apresentaram resultados que merecem destaque: os Polychaeta Cirratullidae e Mollusca Bivalvia, presentes no mediolitoral, ao serem translocados para o infralitoral não foram mais registrados neste. Apesar dos dados taxonômicos não estarem mais refinados além dos grupos citados, alguns destes organismos podem estar associados exclusivamente à zona entremarés. Por exemplo, Saracho-Bottero et al. (2019) descreveram uma espécie de Cirratullidae *Cirratulus orensanzii* que habita exclusivamente regiões entremarés na região patagônica subantártica. Alguns bivalves, como os mitilídeos do gênero *Brachidontes* são documentados em oceanos de todo o mundo e exibem grande abundância em áreas litorais rasas, abrangendo principalmente zonas de supralitoral, entre marés e infralitorais rasos (Aguirre et al., 2006). Esses organismos tornam-se elementos valiosos para estudos paleontológicos, atuando como indicadores confiáveis da profundidade e natureza do substrato. Através da variação morfométrica dos organismos observada em estratos fósseis pode-se fazer uma reconstrução de mudanças paleoambientais associadas a períodos de elevação do nível do mar, especialmente em ambientes de plataforma interna e substratos duros (Aguirre et al., 2006). Este resultado é preocupante, visto que muitos ecossistemas marinhos costeiros, como as florestas de algas e os recifes de coral, exibem limitada substituição da diversidade funcional de associações marinhas (Micheli e Halpern, 2005), portanto a perda local de uma única espécie pode acarretar consequências significativas ao nível ecossistêmico.

Em contrapartida, o táxon *Nemertea* foi registrado no mediolitoral e nas amostras translocadas para o infralitoral, no entanto, não foi registrado no tratamento Controle Infra

-20 demonstrando forte resiliência no tempo experimental. Em um experimento conduzido em laboratório, Roe (1993) ao submergir nemertinos, *Pantionemertes californiensis* Gibson et al., 1982, que habitam supralitorais, entremarés e áreas semi-terrestres, observou que estes sobreviveram por pelo menos uma semana quando submersos em água do mar. Considerando o período de dois meses em nosso experimento, este é um exemplo potencial de um táxon com plasticidade para "suportar" as condições ecológicas geradas por períodos mais longos de submersão.

Diversos estudos com nemertinos têm avaliado sua tolerância às variações de temperatura, pH e salinidade (Roe, 1993; Zhao e Sun, 2006), identificando esses organismos como resilientes a condições extremas, distintas das condições ideais ou preferenciais de habitat. Entre as características fisiológicas que exibem variação adaptativa relacionada à zonação vertical estão a tolerância térmica de todo o organismo, função cardíaca, respiração mitocondrial, ordem estática da membrana (fluidez), geração de potencial de ação, síntese proteica, expressão de proteínas de choque térmico e estabilidade térmica de proteínas. Portanto, em um cenário de mudança de temperatura da superfície da água do mar somado a períodos de submersão constante, a aclimação dos organismos pode ser conduzida para mudanças adaptativas nos valores ótimos e limites térmicos (Somero et al., 2002).

A exploração excessiva dos recursos biológicos junto às consequências desastrosas das mudanças climáticas tem agravado a degradação ambiental de vários ecossistemas. Esse cenário certamente resultou no acentuado declínio e extinção de um número considerável de espécies, algumas das quais não foram sequer descritas (Shivanna, 2020). Em síntese, as conclusões deste estudo enfatizam a vulnerabilidade da comunidade bentônica de mediolitoral em recifes de corais diante do aumento do nível do mar. A região de mediolitoral, exposta durante a maré baixa destaca-se como um habitat de extrema importância, desempenhando um papel crítico e vital para diversas formas de vida e a presença de microambientes diversos criando nichos ecológicos únicos (Rilov et al., 2021). Os organismos que habitam esse ambiente dependem diretamente da exposição ao ar, mesmo que por períodos breves, como uma condição vital para o seu desenvolvimento e subsistência. A translocação da fauna revelou uma tendência notável de maior similaridade na estrutura da comunidade bentônica com o ambiente de destino (infralitoral) em comparação com o local de origem (mediolitoral). Observou-se também

a possibilidade de perda de espécies, uma vez que alguns grupos não suportaram a submersão constante, enquanto outros demonstraram resiliência.

Portanto, o alerta para as mudanças climáticas deve ser enfatizado, uma vez que a taxa de crescimento dos recifes pode não acompanhar o aumento do nível das águas e vários dos organismos que vivem exclusivamente nessas regiões podem ainda nem ter sido catalogados. Ampliar estudos sobre essas alterações ecossistêmicas torna-se uma prioridade, para sugerir estratégias que contribuam para a manutenção da biodiversidade local permitindo a preservação do equilíbrio ecológico frente às mudanças climáticas que ameaçam transformar significativamente esses delicados ecossistemas costeiros.

CONCLUSÃO

Demonstramos que o aumento do nível do mar tem potencial para modificar drasticamente a comunidade bentônica de recifes de coral. A submersão da fauna adaptada à região do entremarés revelou uma tendência notável de maior similaridade na estrutura da comunidade bentônica com o ambiente de destino (infralitoral), em comparação com o local de origem (mediolitoral). Além disso, foi constatada a possibilidade de perda de espécies, uma vez que alguns grupos não conseguiram tolerar a submersão constante. A quase inexistência de outros resultados experimentais sugere a necessidade de mais trabalhos experimentais desta natureza que visem investigar os riscos que a eventual subida do nível do mar pode determinar quanto à perda de habitat, redução da biodiversidade e modificação de comunidades macrobentônicas de recifes costeiros. Experimentos de translocação podem ajudar a elucidar lacunas do conhecimento das espécies e identificar estratégias eficazes para mitigar a perda de biodiversidade. Portanto, estudos desta natureza são de grande importância, visto que podem guiar as políticas e gestores ambientais no aprimoramento de planos de ação para projetos de preservação, tanto da fauna como do habitat, visto a importância ambiental e socioeconômica deste ecossistema.

REFERÊNCIAS

Adey, W.H., Steneck, R.S., 2001. Thermogeography over time creates biogeographic regions: a temperature/space/time-integrated model and an abundance-weighted test for

benthic marine algae. *Journal of Phycology*, 37(5), 677-698. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.00176.x>

Aguirre, M.L., Perez, S.I., Sirch, Y. N., 2006. Morphological variability of *Brachidontes swainson* (Bivalvia, Mytilidae) in the marine Quaternary of Argentina (SW Atlantic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 239(1-2), 100-125. doi:10.1016/j.palaeo.2006.01.019

Ainsworth, C.H., Samhouri, J.F., Busch, D.S., Cheung, W.W., Dunne, J., Okey, T.A., 2011. Potential impacts of climate change on Northeast Pacific marine foodwebs and fisheries. *ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci.* 68 (6), 1217–1229. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr043>

Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN Computer Program for Permutational Multivariate Analysis of Variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. http://img2.timg.co.il/forums/1_124959686.pdf.

Andres, S.E., Powell, J.R., Gregory, D., Offord, C.A., Emery, N.J., 2022. Assessing translocation management techniques through experimental trials: A case study of the endangered shrub *Persoonia hirsuta*. *Restoration Ecology*, 30(7), e13603. <https://doi.org/10.1111/rec.13603>

Araújo-Silva, C.L., Sarmiento, V.C., Santos, P.J., 2022. Climate change scenarios of increased CO₂ and temperature affect a coral reef peracarid (Crustacea) community. *Marine Environmental Research*, 173, 105518. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105518>

Baldock, T.E., Golshani, A., Atkinson, A., Shimamoto, T., Wu, S., Callaghan, D. P., Mumby, P. J., 2015. Impact of sea-level rise on cross-shore sediment transport on fetch-limited barrier reef island beaches under modal and cyclonic conditions. *Marine Pollution Bulletin*, 97(1-2), 188-198. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.06.017>

Barroso, M.S., Da Silva, B.J., Flores Montes, M.J., Santos, P.J., 2018. Anthropogenic impacts on coral reef harpacticoid copepods. *Diversity*, 10(2), 32. <https://doi.org/10.3390/d10020032>

Bibby, R., Cleall-Harding, P., Rundle, S., Widdicombe, S., Spicer, J., 2007. Ocean acidification disrupts induced defences in the intertidal gastropod *Littorina littorea*. *Biology letters*, 3(6), 699-701. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0457>

Birchenough, S., Degraer, S., Reiss, H., Borja, A., Braeckman, U., Craeymeersch, J., ... Watjen, K., 2011. Responses of Marine Benthos to Climate Change.

Birchenough, S.N., Reiss, H., Degraer, S., Mieszkowska, N., Borja, Á., Buhl-Mortensen, L., ... Wätjen, K., 2015. Climate change and marine benthos: a review of existing research and future directions in the North Atlantic. *Wiley interdisciplinary reviews: climate change*, 6(2), 203-223. doi: 10.1002/wcc.330

Bishop, M.J., 2005. Artificial sampling units: a tool for increasing the sensitivity of tests for impact in soft sediments. *Environmental monitoring and assessment*, 107, 203–220. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-5311-4>.

Brierley, A.S., Kingsford, M.J., 2009. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Current biology*, 19(14), R602-R614. doi: 10.1016/j.cub.2009.05.046

- Broitman, B. R., Navarrete, S. A., Smith, F., Gaines, S. D., 2001. Geographic variation of southeastern Pacific intertidal communities. *Marine ecology progress series*, 224, 21-34. doi:10.3354/meps224021
- Byrne, M., Soars, N.A., Ho, M.A., Wong, E., McElroy, D., Selvakumaraswamy, P., ... Davis, A.R., 2010. Fertilization in a suite of coastal marine invertebrates from SE Australia is robust to near-future ocean warming and acidification. *Marine biology*, 157(9), 2061-2069.
- Cefali, M.E., Cebrian, E., Chappuis, E., Pinedo, S., Terradas, M., Mariani, S., Ballesteros, E., 2016. Life on the boundary: environmental factors as drivers of habitat distribution in the littoral zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 172, 81-92. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.01.043>
- Chevin, L.-M., Lande, R., Mace, G. M., 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS biology*, 8(4), e1000357.
- Chevin, L.-M., Lande, R., Mace, G. M., 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS biology*, 8(4), e1000357.
- Clarke, K. and Warwick, R., 1994. An approach to statistical analysis and interpretation. *Change in Marine Communities* 2(1), 117-143.
- Clemente, C.C., Araújo-Silva, C.L., Santos, R.G., Paresque, K., Lucatelli, D., Neres, P. F., ... Santos, P.J., 2024. Small-scale vertical distribution of macrofauna on a shallow tropical coral reef. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108631. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108631>
- Coles, S.L., Riegl, B.M., 2013. Thermal tolerances of reef corals in the Gulf: A review of the potential for increasing coral survival and adaptation to climate change through assisted translocation. *Marine pollution bulletin*, 72(2), 323-332. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.09.006>
- Correia, M.D., Sovierzoski, H.H., 2010. Macrobenthic diversity reaction to human impacts on maceio ´ coral reefs, alagoas, Brazil. In international society for reef studies. In: Org (Ed.), *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium* 23, 1083–1087.
- Costa, A.B.H.P., Valença, A. P. M. C., Dos Santos, P. J. P., 2016. Is meiofauna community structure in Artificial Substrate Units a good tool to assess anthropogenic impact in estuaries?. *Marine Pollution Bulletin*, 110(1), 354-361. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.041>
- Costa, Y., Martins, I., Carvalho, G. C., Barros, F., 2022. Sea-level rise effects on macrozoobenthos distribution within an estuarine gradient using Species Distribution Modeling. *Ecological Informatics*, 71, 101816. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101816>
- Cruz-Motta, J. J., Miloslavich, P., Palomo, G., Iken, K., Konar, B., Pohle, G., ... Shirayama, Y. (2010). Patterns of spatial variation of assemblages associated with intertidal rocky shores: a global perspective. *PloS one*, 5(12), e14354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014354>
- Hernández Cordero, A.L., Seitz, R.D., Lipcius, R.N., Boverly, C.M., Schulte, D.M., 2012. Habitat affects survival of translocated bay scallops, *Argopecten irradians concentricus*

(Say 1822), in lower Chesapeake Bay. *Estuaries and Coasts*, 35, 1340-1345. <https://doi.org/10.1007/s12237-012-9510-2>

CPRH. Agência Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos., 2013. Relatório De Monitoramento Da Qualidade Da Água De Bacias Hidrográficas Do Estado De Pernambuco.

Davenport, J., Davenport, J.L., 2006. The impact of tourism and personal leisure transport on coastal environments: a review. *Estuarine, coastal and shelf science*, 67(1-2), 280-292. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.11.026>

Doody, J. P., 2004. 'Coastal squeeze'—an historical perspective. *Journal of Coastal Conservation*, 10(1), 129-138.

Eddy, T.D., Lam, V.W., Reygondeau, G., Cisneros-Montemayor, A.M., Greer, K., Palomares, M.L.D., ... Cheung, W.W., 2021. Global decline in capacity of coral reefs to provide ecosystem services. *One Earth*, 4(9), 1278-1285. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.08.016>

Elliott, M., Quintino, V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine pollution bulletin*, 54(6), 640-645. doi:10.1016/j.marpolbul.2007.02.003

Esteves, A.M., Souza, T.P., Sarmiento, V.D.C., Maria, T.F., Santos, P.J.P.D, 2022. Effects of the ocean acidification on the functional structure of coral reef nematodes. *Coral Reefs*, 41(5), 1481-1494. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02296-x>

Ferreira, B.P., Costa, M.B.S.F., Coxey, M.S., Gaspar, A.L.B., Veleza, D., Araujo, M., 2013. The effects of sea surface temperature anomalies on oceanic coral reef systems in the southwestern tropical Atlantic. *Coral Reefs* 32 (2), 441–454. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0992-y>.

Findlay, H.S., Kendall, M.A., Spicer, J.I., Widdicombe, S., 2010. Relative influences of ocean acidification and temperature on intertidal barnacle post-larvae at the northern edge of their geographic distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(4), 675-682. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.036>

Fujii, T., Raffaelli D., 2008. Sea-level rise, expected environmental changes, and responses of intertidal benthic macrofauna in the Humber estuary, UK. *Mar Ecol Prog Ser*, 371:23–35. doi: 10.3354/meps07652

Garrity, S.D., 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology*, 65(2), 559-574.

Gern, F.R., Lana, P.C., 2013. Reciprocal experimental transplantations to assess effects of organic enrichment on the recolonization of benthic macrofauna in a subtropical estuary. *Marine pollution bulletin*, 67(1-2), 107-120. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.11.026>

Gibson, R., Moore, J., CRandall, F.B., 1982. A new semi-terrestrial nemertean from California. *Journal of Zoology*, 196(4), 463-474. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1982.tb03518.x>

Griffith, B., Scott, J. M., Carpenter, J. W., Reed, C., 1989. Translocation as a species conservation tool: status and strategy. *Science*, 245(4917), 477-480.

- Hale, R., Calosi, P., McNeill, L., Mieszkowska, N., Widdicombe, S., 2011. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. *Oikos*, 120(5), 661-674. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.19469.x
- Harborne, A.R., Rogers, A., Bozec, Y. M., Mumby, P.J., 2017. Multiple stressors and the functioning of coral reefs. *Annual Review of Marine Science*, 9, 445-468. doi: 10.1146/annurev-marine-010816-060551
- Harley, C.D., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J., Thornber, C. S., ... Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2), 228-241. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x
- Hart, E.M., Gotelli, N.J., 2011. The effects of climate change on density-dependent population dynamics of aquatic invertebrates. – *Oikos* 120: 1227 – 1234. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.18707.x
- Hongo, C., Kurihara, H., Golbuu, Y., 2018. Projecting of wave height and water level on reef-lined coasts due to intensified tropical cyclones and sea level rise in Palau to 2100. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 18(2), 669-686. <https://doi.org/10.5194/nhess-18-669-2018>
- Hutchins, L. W., 1947. The bases for temperature zonation in geographical distribution. *Ecological monographs*, 17(3), 325-335. <https://doi.org/10.2307/1948663>
- IPCC, 2014. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability-Part B: regional aspects-Contribution of Working GrupoII to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC, 2022. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working GrupoII to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056, doi:10.1017/9781009325844.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2023. Summary for policymakers. In: Lee, H., Romero, J. (Eds.), *Climate Change 2023: Synthesis Report. A Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team. IPCC, Geneva, Switzerland, p. 36 (in press). <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>.
- Jales, M.C., Do Nascimento Feitosa, F.A., Koenig, M.L., Bastos, R.B., De Assis Machado, R.C., 2012. O ecossistema recifal de Serrambi (Nordeste do Brasil): biomassa fitoplanctônica e parâmetros hidrológicos. *Atlântica (Rio Grande)*, 34(2), 87-102.
- Knowlton N., Brainard R.E., Fisher R., Moews M., Plaisance L., Caley M.J. Coral reef biodiversity. *life world's ocean Divers. Distrib. Abundance*, 6 (2010), 5-78, 10.1002/9781444325508.ch4

- Leão, Z.M.A.N., Kikuchi, R. K. P., 2005. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. – *Mar. Pollut. Bull.* 51: 599 – 611. doi:10.1016/j.marpolbul.2005.04.024
- Leão, Z.M., Kikuchi, R.K., Ferreira, B.P., Neves, E.G., Sovierzoski, H.H., Oliveira, M.D., ... Johnsson, R., 2016. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64, 97-116.
- Lu, L., Wu, R.S.S., 2007b. Seasonal effects on recolonization of macrobenthos in defaunated sediment: a series of field experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351(1-2), 199-210. doi:10.1016/j.jembe.2007.06.008
- Matias, M.G., Underwood, A. J., Coleman, R.A., 2007. Interactions of components of habitats alter composition and variability of assemblages. *Journal of animal ecology*, 986-994. doi: 10.1111 /j. 1365-2656.2007.0127
- McEwan, A.J., Dobson-Waitere, A.R., Shima, J.S., 2020. Comparing traditional and modern methods of kākahi translocation: implications for ecological restoration. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 54(1), 102-114. doi: 10.1080/00288330.2019.1636099
- Mirto, S., Danovaro, R., 2004. Meiofaunal colonisation on artificial substrates: a tool for biomonitoring the environmental quality on coastal marine systems. *Marine Pollution Bulletin*, 48, 9-10, 919-926. doi:10.1016/j.marpolbul.2003.11.016
- Oostra, V., Saastamoinen, M., Zwaan, B.J., Wheat, C.W., 2018. Strong phenotypic plasticity limits potential for evolutionary responses to climate change. *Nature communications*, 9(1), 1-11.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65-75.
- Paine, R.T., 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology*, 65(5), 1339-1348. <https://doi.org/10.2307/1939114>
- Peevor, S., Carey, J., 2009. Effects of sea-level rise on coral reefs. *Climate Change, Human Systems, and Policy-Volume II*, 12, 17.
- Pereira, S.M.B., Accioly, M.D.C., 1998. Clorofíceas marinhas bentônicas da praia de Serrambi, Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 12(1), 25-52.
- Rahmstorf, S., 2007. A semi-empirical approach to projecting future sea-level rise. *Science*, 315(5810), 368-370. doi: 10.1126/science.1135456
- Reed, T.E., Waples, R.S., Schindler, D.E., Hard, J.J., Kinnison, M.T., 2010. Phenotypic plasticity and population viability: the importance of environmental predictability. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* **277**, 3391–3400. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0771>
- Rilov, G., David, N., Guy-Haim, T., Golomb, D., Arav, R., Filin, S., 2021. Sea level rise can severely reduce biodiversity and community net production on rocky shores. *Science of the Total Environment*, 791, 148377. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148377>
- Roe, P., 1993. Aspects of the biology of *Pantionemertes californiensis*, a high intertidal nemertean. *Hydrobiologia*, 266, 29-44.

- Ruiz-Etcheverry, L.A., Saraceno, M., 2020. Sea level trend and fronts in the South Atlantic Ocean. *Geosciences*, 10(6), 218. <https://doi.org/10.3390/geosciences10060218>
- Rule, M.J., Smith, S.D., 2007. Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 345(1), 38-51. doi:10.1016/j.jembe.2007.01.006
- Saracho-Bottero, M., Jaubet, M., Garaffo, G.V., Elías, R., 2019. Revision of *Cirratulus* (Cirratulidae: Polychaeta) from Argentina, with the description of three new species and a key to identify all species of the area. *Revista de Biología Tropical*, 67, 169-182. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67is5.38942>
- Sarmento, V.C., Pinheiro, B.R., Montes, M.D.J.F., Santos, P.J.P., 2017. Impact of predicted climate change scenarios on a coral reef meiofauna community. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 1170-1179. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw234>
- Schlacher, T. A., Dugan, J., Schoeman, D.S., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., ... Defeo, O., 2007. Sandy beaches at the brink. *Diversity and Distributions*, 13(5), 556-560. doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00363.x
- Seddon, P.J., Griffiths, C.J., Soorae, P.S., Armstrong, D. P., 2014. Reversing defaunation: restoring species in a changing world. *Science*, 345(6195), 406-412. doi: 10.1126/science.1251818
- Sgrò, C.M., Terblanche, J.S. Hoffmann, A.A., 2016. What can plasticity contribute to insect responses to climate change? *Annu. Rev. Entomol.* 61, 433–451. doi: 10.1146/annurev-ento-010715-023859
- Shin, P.K., Lam, N.W.Y., Wu, R.S.S., Qian, P.Y., Cheung, S.G., 2008. Spatio-temporal changes of marine macrobenthic community in sub-tropical waters upon recovery from eutrophication. I. Sediment quality and community structure. *Marine Pollution Bulletin*, 56(2), 282-296. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.10.023>
- Snelgrove, P.V., Butman, C.A., Grassle, J.F., 1995. Potential flow artifacts associated with benthic experimental gear: deep-sea mudbox examples. *Journal of marine research*, 53(5), 821-845.
- Solomon, S., 2007. IPCC (2007): Climate change the physical science basis. In *Agu fall meeting abstracts*, 2007, U43D-01.
- Somero, G.N., 2002. Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integrative and comparative biology*, 42(4), 780-789.
- Stephenson, T.A., Stephenson, A., 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology*, 289-305. <https://doi.org/10.2307/2256610>
- Stillman, J.H., Somero, G.N., 2000. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(2), 200-208. <https://www.jstor.org/stable/10.1086/316738?seq=3>

- Tomanek, L., Somero, G.N., 1999). Evolutionary and acclimation-induced variation in the heat-shock responses of congeneric marine snails (genus *Tegula*) from different thermal habitats: implications for limits of thermotolerance and biogeography. *Journal of Experimental Biology*, 202(21), 2925-2936. <https://doi.org/10.1242/jeb.202.21.2925>
- Trott, T.J., 2022. Mesoscale spatial patterns of Gulf of Maine rocky intertidal communities. *Diversity*, 14(7), 557. <https://doi.org/10.3390/d14070557>
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia*, 107(2), 212-224.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 2006. Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 221-233. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.029>
- van Woesik, R., Golbuu, Y., Roff, G., 2015. Keep up or drown: adjustment of western Pacific coral reefs to sea-level rise in the 21st century. *Royal Society Open Science*, 2(7), 150181. <https://doi.org/10.1098/rsos.150181>
- Wang, L., Liang, Z., Guo, Z., Cong, W., Song, M., Wang, Y., Jiang, Z., 2022. Response of the biological community to the translocation of seaweed attaching substrate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 552, 151739. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151739>
- Watanabe, A., Nakamura, T., 2019. Carbon dynamics in coral reefs. *Blue Carbon in Shallow Coastal Ecosystems: Carbon Dynamics, Policy, and Implementation*, 273-293.
- Wilkinson, C.R., Souter, D., 2008. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005.
- Wood, H.L., Spicer, J.I., Kendall, M.A., Lowe, D.M., Widdicombe, S., 2011. Ocean warming and acidification; implications for the Arctic brittlestar *Ophiocten sericeum*. *Polar Biology*, 34(7), 1033-1044.
- Woodhead, A.J., Hicks, C.C., Norström, A.V., Williams, G.J., Graham, N.A., 2019. Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 1023-1034. doi: 10.1111/1365-2435.13331
- Zacharias, Mark A.; Roff, John C. Explanations of patterns of intertidal diversity at regional scales. *Journal of Biogeography*, 2001, 28.4: 471-483.
- Zhao, Y., Sun, S., 2006. Effects of salinity, temperature and pH on the survival of the nemertean *Procephalothrix simulus* Iwata, 1952. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 328(2), 168-176. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.07.003>
- Zilberberg et al, 2016. *Conhecendo os Recifes Brasileiros: Rede de Pesquisas Coral Vivo*. Rio de Janeiro: Museu Nacional, UFRJ, v. 58. ISBN 978-85-7427-057-9. https://numeb.furg.br/images/stories/pdf/conhecendo_os_recifes_brasileiros_versao_digital.pdf.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A comunidade bentônica dos recifes de corais costeiros revelou um padrão de distribuição vertical em escalas tão reduzidas quanto alguns décimos de metros (10 a 20 cm). Notadamente, o mediolitoral apresenta uma maior heterogeneidade na estrutura da comunidade em comparação com o infralitoral raso, evidenciando também uma diversidade trófica mais acentuada de Polychaeta. Esses resultados indicam a existência de uma ampla gama de microhabitats no mediolitoral e apontam para uma suscetibilidade elevada da comunidade bentônica desta zona aos impactos derivados do aumento do nível do mar. Os dados obtidos indicam que aproximadamente 15% da macrofauna bentônica enfrentará impactos significativos, incluindo extinções locais, em cenários de submersão dos recifes nas próximas décadas. A simulação de translocação da fauna do mediolitoral para o infralitoral, replicando condições de submersão contínua e afogamento do mediolitoral, revelou uma tendência notável de maior similaridade na estrutura da comunidade bentônica com o ambiente de destino (infralitoral) em comparação com a origem (mediolitoral) após um curto período de translocação. Este resultado confirma a possibilidade iminente de perda de espécies, uma vez que diversos grupos não conseguiram suportar a submersão constante. Os resultados permitem, portanto, recomendar urgência na adoção de ações mitigadoras para preservar a biodiversidade em face das mudanças climáticas e do potencial aumento do nível do mar.

REFERÊNCIAS

- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Gill, J. A., Côté, I. M., Watkinson, A. R., 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3019-3025.
- Andres, S.E., Powell, J.R., Gregory, D., Offord, C.A., Emery, N.J., 2022. Assessing translocation management techniques through experimental trials: A case study of the endangered shrub *Persoonia hirsuta*. *Restoration Ecology*, 30(7), e13603. <https://doi.org/10.1111/rec.13603>
- Anthony, K.R., Maynard, J.A., Diaz-Pulido, G., Mumby, P.J., Marshall, P.A., Cao, L., Hoegh-Guldberg, O.V.E., 2011. Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology*, 17(5), 1798-1808. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02364.x>
- Araújo-Silva, C. L., Sarmiento, V. C., Santos, P. J., 2022. Climate change scenarios of increased CO₂ and temperature affect a coral reef peracarid (Crustacea) community. *Marine Environmental Research*, 173, 105518.
- Arkema, K. K., Guannel, G., Verutes, G., Wood, S. A., Guerry, A., Ruckelshaus, M., ... Silver, J. M., 2013. Coastal habitats shield people and property from sea-level rise and storms. *Nature climate change*, 3(10), 913-918.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., ... Ferrer, E. A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471(7336), 51-57.
- Barroso, M. S., Da Silva, B. J., Flores Montes, M. J., Santos, P. J., 2018. Anthropogenic impacts on coral reef harpacticoid copepods. *Diversity*, 10(2), 32.
- Bishop, M.J., 2005. Artificial sampling units: a tool for increasing the sensitivity of tests for impact in soft sediments. *Environ. Monit. Assess.* 107, 203–220. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-5311-4>.
- Brandl, S. J., Goatley, C. H., Bellwood, D. R., Tornabene, L., 2018. The hidden half: ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. *Biological Reviews*, 93(4), 1846-1873.
- Carvalho, S., Aylagas, E., Villalobos, R., Kattan, Y., Berumen, M., Pearman, J. K., 2019. Beyond the visual: using metabarcoding to characterize the hidden reef cryptobiome. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1896), 20182697.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Dirzo, R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the national academy of sciences*, 114(30), E6089-E6096.
- Chapman, M. G., People, J., Blockley, D., 2005. Intertidal assemblages associated with natural corallina turf and invasive mussel beds. *Biodiversity & Conservation*, 14, 1761-1776.

- Cigliano, M., Gambi, M.C., Rodolfo-Metalpa, R., Patti, F.P., Hall-Spencer, J.M., 2010. Effects of ocean acidification on invertebrate settlement at volcanic CO₂ vents. *Marine Biology*, 157(11), 2489-2502. doi 10.1007/s00227-010-1513-6
- Clemente, C. C., Araújo-Silva, C. L., Santos, R. G., Paresque, K., Lucatelli, D., Neres, P. F., ... Santos, P. J., 2024. Small-scale vertical distribution of macrofauna on a shallow tropical coral reef. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108631.
- Christen, N., Calosi, P., McNeill, C.L., Widdicombe, S., 2013. Structural and functional vulnerability to elevated p CO₂ in marine benthic communities. *Marine Biology*, 160(8), 2113-2128. doi 10.1007/s00227-012-2097-0
- Cornwall, C. E., Comeau, S., Kornder, N. A., Perry, C. T., van Hooidek, R., DeCarlo, T. M., ... Lowe, R. J., 2021. Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(21), e2015265118.
- Cortés, J., Enochs, I. C., Sibaja-Cordero, J., Hernández, L., Alvarado, J. J., Breedy, O., ... Zapata, F. A., 2017. Marine biodiversity of Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific: persistence and loss in a dynamic environment*, 203-250.
- Costa, M. B. S. F., Mallmann, D. L., Pontes, P. M., Araujo, M., 2010. Vulnerability and impacts related to the rising sea level in the Metropolitan Center of Recife, Northeast Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 5(2), 341-349.
- Costa, A. B. H. P., Valença, A. P. M. C., Dos Santos, P. J. P., 2016. Is meiofauna community structure in Artificial Substrate Units a good tool to assess anthropogenic impact in estuaries?. *Marine Pollution Bulletin*, 110(1), 354-361.
- Enochs, I. C., 2012. Motile cryptofauna associated with live and dead coral substrates: implications for coral mortality and framework erosion. *Marine Biology*, 159, 709-722.
- Fabricius, K., De'ath, G., 2001. Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 19(4), 303-309. <https://doi.org/10.1007/s003380000120>
- Ferrario, F., Beck, M. W., Storlazzi, C. D., Micheli, F., Shepard, C. C., Airolidi, L., 2014. The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nature communications*, 5(1), 3794.
- Solomon, S., 2007. IPCC (2007): Climate change the physical science basis. In *Agu fall meeting abstracts* (Vol. 2007, U43D-01).
- Bakker, A. M. R., Wong, T. E., Ruckert, K. L., Keller, K., 2017. Sea-level projections representing the deeply uncertain contribution of the West Antarctic ice sheet. *Sci. Rep.* 7, 3880.

- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., et al., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(1), 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>
- Doody, J. P., 2004. 'Coastal squeeze'—an historical perspective. *Journal of Coastal Conservation*, 10(1), 129-138.
- Fujii, T., Raffaelli D., 2008. Sea-level rise, expected environmental changes, and responses of intertidal benthic macrofauna in the Humber estuary, UK. *Mar Ecol Prog Ser*, 371:23–35.
- Graham, N. A., Jennings, S., MacNeil, M. A., Mouillot, D., Wilson, S. K., 2015. Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Nature*, 518(7537), 94-97.
- Glynn, P. W., Enochs, I. C., 2010. Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. *Coral reefs: an ecosystem in transition*, 273-325.
- Hale, R., Calosi, P., McNeill L., Mieszkowska, N., Widdicombe, S., 2011. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. *Oikos*, 120(5), 661-674. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19469.x>
- Harari, J., França, C. A. S., Camargo, R. D, 2008. Climatology and hidrography of Santos Estuary. Perspectives on ingrated coastal zone management in South America.
- Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., ... Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2), 228-241.
- Hoey, A.S., Bellwood, D.R., 2010. Cross-shelf variation in browsing intensity on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 29(2), 499-508. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0605-6>
- HUGHES T.P., 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301, 9290-9933.
- Kelaker, B.P., 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia*, 135(3), 431-441. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1196-5>
- Kelaker, B. P., 2005. Does colonization contribute to spatial patterns of common invertebrates in coralline algal turf?. *Austral Ecology*, 30(1), 40-48.
- Klumpp, D. W., McKinnon, A. D., Mundy, C. N., 1988. Motile cryptofauna of a coral reef: Abundance, distribution and trophic potential. *Marine ecology progress series*. Oldendorf, 45(1), 95-108.

Koch, E. W., Barbier, E. B., Silliman, B. R., Reed, D. J., Perillo, G. M., Hacker, S. D., ... Wolanski, E., 2009. Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1), 29-37.

Kolbert, E., 2014. *The sixth extinction: An unnatural history*. A&C Black.

Kopp, R. E., DeConto, R. M., Bader, D. A., Hay, C. C., Horton, R. M., Kulp, S., ... Strauss, B. H., 2017. Evolving understanding of Antarctic ice-sheet physics and ambiguity in probabilistic sea-level projections. *Earth's Future*, 5(12), 1217-1233.

Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P. (2005). A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. – *Mar. Pollut. Bull.* 51: 599 – 611.

Leão, Z.M., Kikuchi, R.K., Ferreira, B.P., et al., 2016. Brazilian coral reefs in a period of global change: A synthesis. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64(SPE2), 97-116. <https://doi.org/10.1590/S1679-875920160916064sp2>

Levitus, S., Antonov, J., Boyer, T., 2005. Warming of the world ocean, 1955–2003. *Geophysical research letters*, 32(2).

McEwan, A.J., Dobson-Waitere, A.R., Shima, J.S., 2020. Comparing traditional and modern methods of kākahi translocation: implications for ecological restoration. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 54(1), 102-114. doi: 10.1080/00288330.2019.1636099

Maida, M., Ferreira, B.P., 1997. Coral reefs of Brazil: an overview. In *Proceedings of the 8th international coral reef symposium*, Smithsonian. Tropical Research Institute, 263(1), 74, Panamá.

Marengo, J. A., 2006. Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI (Vol. 26). Ministério Do Meio Ambiente Secretaria de Biodiversidade EF.

Matias, M. G., 2013. Macrofaunal responses to structural complexity are mediated by environmental variability and surrounding habitats. *Marine Biology*, 160(3), 493-502.

Micheli, F., Halpern, B. S., 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4), 391-400.

Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G., Worm, B., 2011. How many species are there on Earth and in the ocean?. *PLoS biology*, 9(8), e1001127.

Moss, R. H., Edmonds, J. A., Hibbard, K. A., Manning, M. R., Rose, S. K., Van Vuuren, D. P., ... Wilbanks, T. J., 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463(7282), 747-756.

Perry, C.T., Edinger, E.N., Kench, P.S., Murphy, G.N., Smithers, S.G., Steneck, R.S., Mumby, P.J., 2012. Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs*, 31, 853-868.

Perry, C. T., Murphy, G. N., Kench, P. S., Smithers, S. G., Edinger, E. N., Steneck, R. S., Mumby, P.J., 2013. Caribbean-wide decline in carbonate production threatens coral reef growth. *Nature communications*, 4(1), 1402.

Perry, C. T., Alvarez-Filip, L., Graham, N. A., Mumby, P. J., Wilson, S. K., Kench, P. S., ... Macdonald, C., 2018. Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature*, 558(7710), 396-400.

Reaka, M. L., 1985. Interactions between fishes and motile benthic invertebrates on reefs: the significance of motility vs. defensive adaptations. In *Proceedings of the fifth international coral reef congress*, 5, 429-444.

Reaka-Kudla, M.L., 2005. Biodiversity of Caribbean coral reefs. *Caribbean Marine Biodiversity: The Known and the Unknown*, 259-276.

Reimann, L., Vafeidis, A. T., Honsel, L. E., 2023. Population development as a driver of coastal risk: current trends and future pathways. *Cambridge Prisms: Coastal Futures*, 1, e14. <https://doi.org/10.1017/cft.2023.3>

Rothans, T. C., Miller, A. C., 1991. A link between biologically imported particulate organic nutrients and the detritus food web in reef communities. *Marine Biology*, 110, 145-150.

Sarmiento, V.C., Pinheiro, B.R., Montes, M.D.J.F., Santos, P.J.P., 2017. Impact of predicted climate change scenarios on a coral reef meiofauna community. *ICES Journal of Marine Science*, 74(4), 1170-1179. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw234>

Seddon, P.J., Griffiths, C.J., Soorae, P.S., Armstrong, D. P., 2014. Reversing defaunation: restoring species in a changing world. *Science*, 345(6195), 406-412. doi: 10.1126/science.1251818

Sheppard, C., Dixon, D. J., Gourlay, M., Sheppard, A., Payet, R., 2005. Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: examples from the Seychelles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(2-3), 223-234.

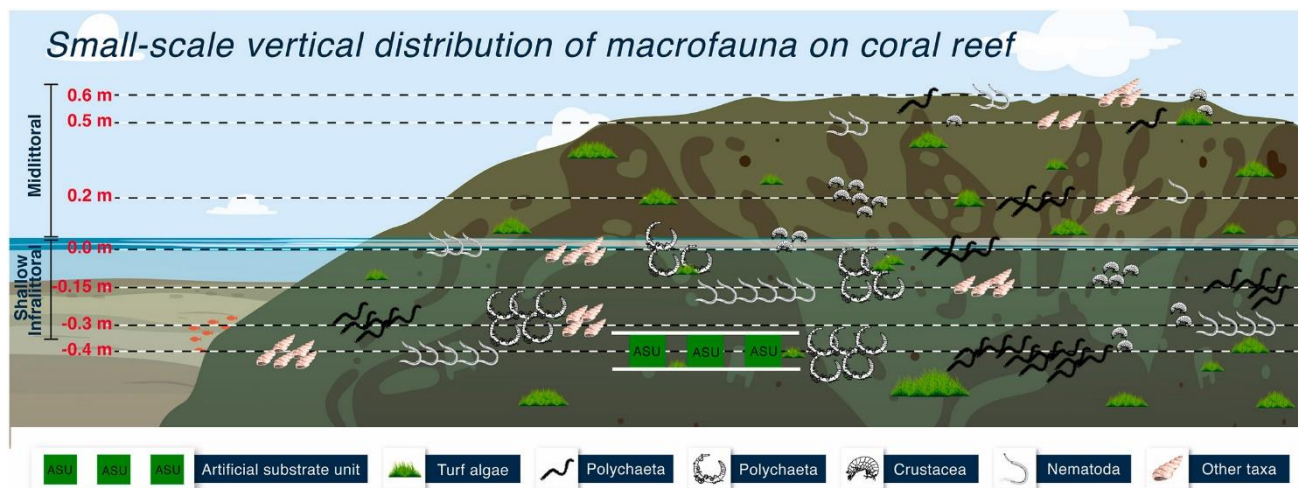
Shivanna, K. R., 2020. The sixth mass extinction crisis and its impact on biodiversity and human welfare. *Resonance*, 25(1), 93-109.

van Woesik, R., Golbuu, Y., Roff, G., 201). Keep up or drown: adjustment of western Pacific coral reefs to sea-level rise in the 21st century. *Royal Society Open Science*, 2(7), 150181.

Wong, T. E., Bakker, A. M. Keller, K., 2017. Impacts of Antarctic fast dynamics on sea-level projections and coastal flood defense. *Clim. Change* 144, 347–364.

APÊNDICE A – SMALL-SCALE VERTICAL DISTRIBUTION OF MACROFAUNA ON A SHALLOW TROPICAL CORAL REEF

Resumo gráfico:



Observação: Capítulo publicado no periódico Estuarine, Coastal and Shelf Science (disponível em <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108631>). Referência completa do artigo: Clemente, C. C., Araújo-Silva, C. L., Santos, R. G., Paresque, K., Lucatelli, D., Neres, P. F., ... Santos, P. J. (2024). Small-scale vertical distribution of macrofauna on a shallow tropical coral reef. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 297, 108631.



Small-scale vertical distribution of macrofauna on a shallow tropical coral reef

Caroline C.C. Clemente^{a,*}, Catarina L. Araújo-Silva^a, Rayanne G.O. Santos^a, Karla Paresque^b, Débora Lucatelli^c, Patrícia F. Neres^a, Jessor F. Souza-Filho^c, Cinthya S.G. Santos^d, André M. Esteves^a, Paulo J.P. Santos^a

^a Federal University of Pernambuco, Department of Zoology, Av. Prof. Moraes Rêgo s/n, Recife, Pernambuco, Brazil

^b Federal University of Alagoas, Av. Lourival Melo Mota, s/n, Maceió, Alagoas, Brazil

^c Federal University of Pernambuco, Department of Oceanography, Av. Arquitetura, s/n, Cidade Universitária, Recife, Pernambuco, Brazil

^d Federal Fluminense University, Department of Marine Biology, Rua Professor Marcos Waldemar de Freitas Reis, s/n, Campus do Gragoatá, Bloco M, Sala 416, São Domingos, Niterói, Rio de Janeiro, Brazil

ARTICLE INFO

Keywords:

Zonation

Benthic macrofauna

Nematoda

Artificial substrate units

Coral reefs

Sea level rise

ABSTRACT

Around 15% of small vagile macrofauna could be radically disturbed and even become locally extinct in a scenario of coral reef drowning in the coming decades. Benthic organisms distribute themselves in zones of their preference, regulated by physical and biological factors, at a broad or small scale. Studies on small-scale vertical distribution are expected to grow in terms of relevance due to the likely consequences of potential rises in sea level for ecosystem biodiversity. Due to the scarcity of knowledge on this topic, this study aims to characterize the small-scale vertical distribution and zonation of the macrobenthic community in the midlittoral and shallow infralittoral zones of a coral reef environment. For the first time, we tested the hypothesis that there are important differences in the vertical distribution patterns of macrofauna in the reef environment using Artificial Substrate Units (ASU). Community structure showed significant differences even within a few centimeters. The midlittoral showed greater heterogeneity than the infralittoral, which may be threatened by the rise in mean sea level. In the horizontal plane, differences in community structure were observed, probably due to physical factors such as current flow and wave energy. The paucity of this type of research suggests the need for experimental work aimed at investigating the risks of sea level rise regarding habitat loss, biodiversity, and the modification of macrobenthic communities of coastal reefs.

1. Introduction

Brazilian coral reef ecosystems are located between 0°50'S and 18°00'S, comprising the largest and richest area of reefs in the Southwest Atlantic Ocean (Leão et al., 2003; Ferreira et al., 2013). Brazilian reefs form very diverse ecosystems of great ecological, economic, social, and touristic importance, that support important fishing stocks and contribute to the subsistence of several traditional communities (De Oliveira, 2003). The reefs off the coast of northeastern Brazil are approximately 600 km long, located offshore and near the coast (Maida and Ferreira, 1997). Despite their great ecological and economic importance, shallow water coral reef communities are subjected to several types of local impacts that are directly related to the development of the coastal zone and anthropic pressure, such as: predatory

fishing, eutrophication, pollution due to agricultural and industrial production, disorganized tourism, plastic waste, engineering works, and fossil fuel exploitation (Leão and Kikuchi, 2005; Davenport and Davenport, 2006; Defeo et al., 2009; Leão et al., 2016; Lamb et al., 2018). In addition to these threats, a growing number of studies demonstrate the susceptibility of these communities to global climate change (Harley et al., 2006; Byrne et al., 2010; Ainsworth et al., 2011; Anthony et al., 2011; Hale et al., 2011), including increasing temperatures, water acidification (Brierley and Kingsford, 2009; Sarmiento et al., 2017; Araújo-Silva et al., 2022) and rising sea levels; which will consequently lead to the drowning of coastal coral reefs if the rate of reef growth is lower than the rise in sea level (van Woesik et al., 2015).

The apical region or upper reef platform is exposed during low tide and houses benthic fauna which are characteristic of intertidal zones

* Corresponding author.

E-mail address: carolineclemente2@gmail.com (C.C.C. Clemente).

<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108631>

Received 28 September 2023; Received in revised form 24 December 2023; Accepted 5 January 2024

Available online 6 January 2024

0272-7714/© 2024 Elsevier Ltd. All rights reserved.

(Maida and Ferreira, 2003; Ferreira et al., 2013; Correia and Sovierzoski, 2010; Correia, 2011). Abiotic factors such as tidal dynamics, wave incidence, temperature, salinity, substrate orientation, air exposure time, and biotic factors such as competition, predation, and recruitment, determine the establishment and distribution of organisms (Coutinho and Zalmon, 2009). In the infralittoral zone, which is a more sheltered environment with less wave action, biological interactions such as competition, predation and herbivory are the main factors responsible for distribution patterns (Stephenson and Stephenson, 1949; Paine, 1966, 1984).

Spatial patterns are important elements in the structure of macrobenthic communities (Sandulli and Pinckney, 1999), and are established mainly due to a combination of physical factors and biological interactions (Snelgrove et al., 2001). The extensive variety of benthic organisms inhabiting marine substrates demonstrate tolerance to different ecological factors, resulting in a natural distribution of organisms in characteristic zones, known as zonation (Becker et al., 2016). Each taxon is more abundant in the zone(s) where conditions favor its survival, and some species have special adaptations for inhabiting a certain zone(s) (Coutinho and Zalmon, 2009). Zonation patterns in benthic communities have been well studied. However, most papers have focused on rocky shore environments (Bennett and Pope, 1960; Oigman-Pszczol et al., 2004; Cooling and Stephen, 2015; De Oliveira Soares et al., 2017; Dos Santos et al., 2017), estuaries or beaches (Ysebaert et al., 1998; Dittmann, 2000; Fonseca et al., 2013; Spier et al., 2016; Zapperi et al., 2018). Only a few studies have focused on the zonation of reef communities. The majority have studied the zonation of coral species (Edmunds and Leichter, 2016; Poli et al., 2017; Williams et al., 2018) and macroalgae (Figueiredo et al., 2012; Degregori et al., 2016), but little is known about the zonation of benthic macrofauna, especially at a small scale (centimeters). The first zonation study, on a larger scale (meters), to report the abundance and diversity of benthic invertebrates in coral reefs, associated with natural algal tufts was conducted by Milne and Griffiths (2014) in South Africa, who observed that invertebrate biodiversity increased with depth and some taxa were specific to only one zone. Nevertheless, small-scale studies are important for understanding the relationship between habitat heterogeneity and biodiversity (Hewitt et al., 2005), especially given the threat of coral reef drowning.

Little is known about the microhabitat specialization and habitat availability for these organisms on reefs. Microhabitats that support most of these small macrofauna species on reefs include algal turf. The phytal can cover 30–80% of the surface of reef ecosystems and is also the main source of primary production in reefs (Maida and Ferreira, 1997; Fabricius and De'ath, 2001; Wismer et al., 2009; Hoey and Bellwood, 2010; Goatley and Bellwood, 2011). This microhabitat presents extensive structural complexity, hosting a rich benthic fauna (Hall and Bell, 1993; Littler and Littler, 1994; Milne and Griffiths, 2014).

Benthic macrofauna are widely known as bioindicators due to their high sensitivity to environmental changes and their short life cycle; changes in ecosystem conditions provide a rapid response from these organisms (Warwick and Clarke, 1998; Elliott and Quintino, 2007). Although the knowledge on marine invertebrate life cycles is scant, preventing broad generalizations especially for tropical environments, there is a high correlation between size and life-history traits (Giangrande et al., 1994). Small-sized species generally present early maturity, continuous reproduction, short life spans and are often brooding species. This implies that for the majority of macrobenthic species (mainly small crustaceans and polychaetes) inhabiting coralline turf, algae lateral movement is the main colonization process. Colonization in artificial substrates is clearly ruled by periphytic coating and occurs rapidly after one to several weeks (Edgar, 1991; Braccia et al., 2014). This enables the use of Artificial Substrate Units (ASU) *in situ* experiments, as they mimic natural algal turfs, allow for a reduction in the variation in community structure and diversity caused by the structural heterogeneity of the physical/natural substrate, enabling the

representation of native communities with standardized samples in a short-term (Kelaheer, 2003; Mirto and Danovaro, 2004; Bishop, 2005; De Oliveira, 2003; Gobin and Warwick, 2006; Rule and Smith, 2007; Costa et al., 2016; Barroso et al., 2018; Baring et al., 2019).

Small scale vertical distribution studies are clearly highly relevant, considering the likely consequences of a potential rise in sea level for ecosystem biodiversity. Thus, this study aims to characterize the small-scale vertical distribution of the vagile small macrofauna community in the midlittoral and shallow infralittoral zones of a coral reef environment through the use Artificial Substrate Units (ASU) for the first time in zonation studies. The hypothesis that there are important differences in the vertical distribution pattern of macrofauna in the reef environment, even at small scales (centimeters), was tested.

2. Methodology

2.1. Study area

The experiment was installed on December 23, 2018, and ended on January 24, 2019, on the back reef of Serrambi Beach (8°33'32"S 35°00'16"W), southern coast of the state of Pernambuco, northeastern Brazil (Fig. 1). The beach is protected by coral reef formations (about 4.5 km long and a maximum width of 1 km) and is in good condition (Pereira and Accioly, 1998; Jales et al., 2012; CPRH, 2013). The choice to place samples in a relatively protected reef area (but not in an inner area facing the beach) was made in order to restrict wave action while maintaining the representativeness of the reef environment.

2.2. Field methodology and experimental design

To characterize the macrofauna, Artificial Substrate Units (ASU) of the synthetic turf type (non-toxic 10 mm high polyethylene strip, with a density of 84 strip/cm² and high durability), were used, 10 × 10 cm in size, fixed to braided polyester ropes (10 mm) with the support of nylon thread. Sets of three ASUs were assembled per rope, ensuring a minimum distance of 10 cm from one ASU to another (Fig. 2).

Seven levels, based on differences in tidal height, were determined. Initially, distances of approximately 20 cm of vertical variation between levels were designed. Due to the complex three-dimensional structure of the coral reef that determines the distribution of the areas of fragment accumulation, some of the ASUs' ropes were not installed at the tidal height initially proposed in the experimental design. Ropes were attached to the reef, enabling lateral colonization, at three tidal heights in the shallow infralittoral (levels: 0.15, - 0.3 and - 0.4 m), at tidal height 0.0 m and three tidal heights on the midlittoral (levels: 0.2, 0.5 and 0.6 m). The points where these ropes were installed were determined, replica by replica, using a hose level (accuracy of 0.01 m) after establishing a fixed reference point (0.0 m), to plot a zonation profile (Fig. 3). Considering the complexity of the study area, each rope was registered as being located in one of three differently exposed sub-areas, named South (S), Center (C) and North (N). Despite the rather protected placement of the chosen site, the predominant southeastern winds were observed, determined a decreasing wave and current energy from south to north.

All seven levels received two groups of ropes. Therefore, six ASUs were installed at each level; totaling 42 ASU/replications in the experiment. The groups of strings containing the ASUs were attached to the coral reef bench, both horizontally and parallel to the water surface line. After 30 days, all ASUs were collected, placed in previously labeled plastic bags, and fixed in 4% saline formalin. To characterize the abiotic parameters of the area, the main physicochemical seawater variables (temperature, salinity, oxidation potential, and dissolved oxygen) were measured at the beginning and the end of the experiment.

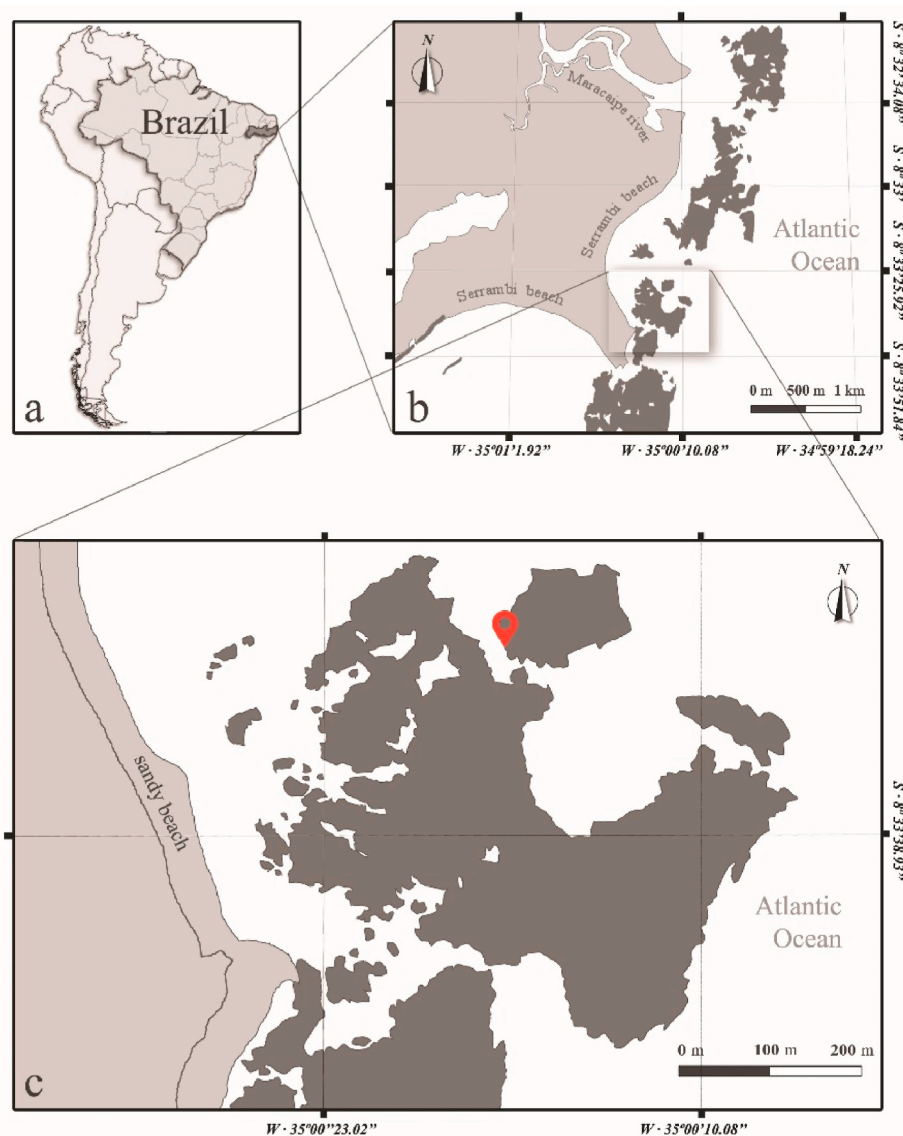


Fig. 1. Reef bank in Serrambi, northeastern Brazil. The red marker marks the area where the zonation experiment was installed. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

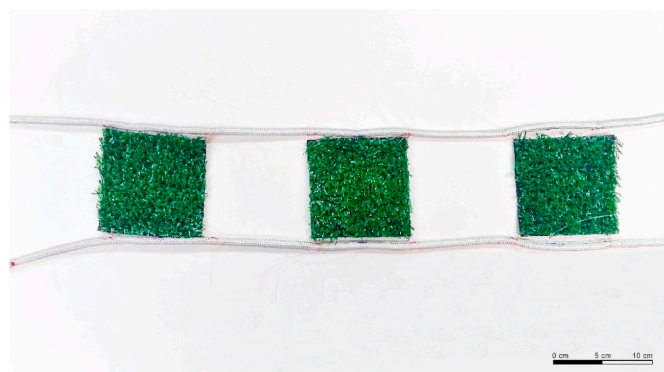


Fig. 2. Model of a string group with three Artificial Substrate Units (ASU) used in the present study.

2.3. Laboratory methodology

The small vagile colonizing macrofauna of the ASU were extracted by washing the substrate under tap water over a 0.3 mm mesh sieve. Animals were placed in appropriately identified plastic pots and preserved in 70% ethyl alcohol. The organisms present in each ASU/replicate were sorted under the stereomicroscope and classified into major zoological groups. Finally, taxonomic refinement to the lowest possible level was performed with the support of taxonomy specialists.

2.4. Statistical analysis

Community structure was assessed by multivariate and univariate analyses using the PRIMER v.6+PERMANOVA and PAST 12.4 software.

In order to assess the zonation of the benthic fauna, the abundance data were transformed to $\text{Log}(x+1)$, then a similarity matrix was generated using Bray-Curtis similarity. Two factors were considered: tidal height with seven levels (0.6, 0.5, 0.2, 0.0, -0.15, -0.3, -0.4 m) and position, with three levels (South, Center, North). The nMDS routine, non-Metric Multidimensional Scaling, was run to graphically demonstrate the pattern of dispersion and similarity among the replicate

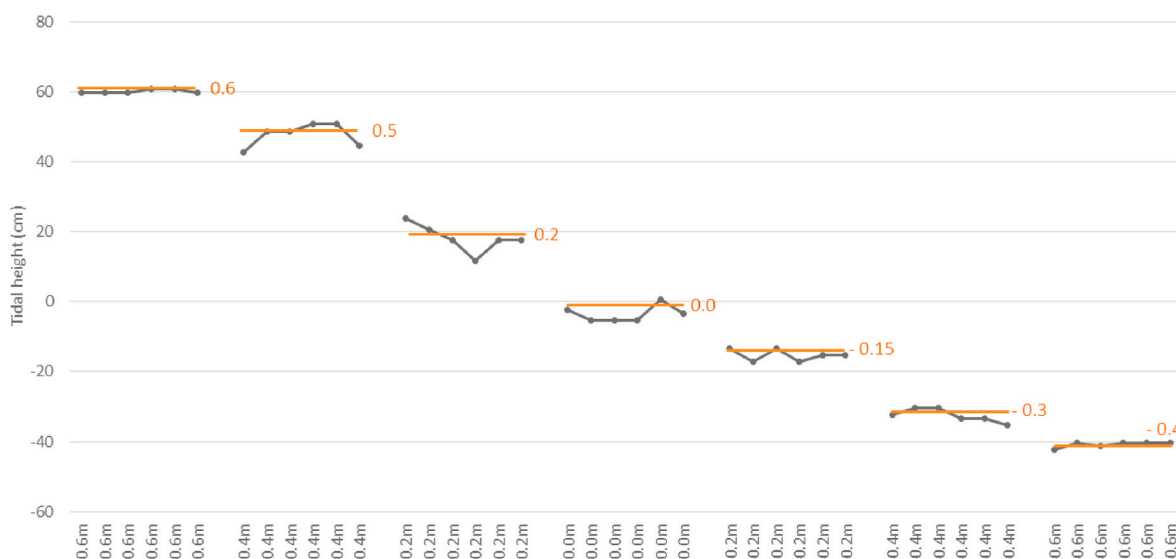


Fig. 3. Zonation Profile, where the experiment was installed. Each point corresponds to one ASU/replicate, the red line corresponds to the average of the replication zone profile. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the Web version of this article.)

samples. A Multivariate Analysis of Dispersion (PERMDISP) was calculated to demonstrate the significance of the average distance of the sample points from the midpoint of each group (centroid). The Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was applied to test for significant changes in community structure. A *posteriori* *t*-test was applied for the “level” factor, then a Percentage Similarity Analysis (SIMPER) was run to determine which *taxa* contributed most to the mean difference between tidal heights. The IndVal routine (Indicator species analysis - Past software) was applied to identify the indicator species for each tidal level/height, considering the index and *p*(raw) values. Species were considered indicators when IndVal coefficients were significant and ≥ 40 (Kubosova et al., 2010).

To assess whether there were spatial differences in the horizontal plane, i.e., whether the vertical structure of the community varies as a function of position (North, Central, South), the co-factor “Meso-level”, was added to circumvent the heterogeneous distribution of replicates among positions (N, C, S), at the tidal heights studied. The Meso-level co-factor was composed of three levels (the zones: Mid, characterized by the upper intertidal/midlittoral as 0.6 and 0.5 m; Zero, comprising the intertidal heights 0.2 m, 0.0 m and - 0.15 m; and Infra, composed of the infralittoral heights - 0.3 and - 0.4 m). The PERMANOVA was applied to test for significant changes in community structure due to position. Pairwise tests for ‘Meso-level x Position’ interaction were performed for pairs of ‘Meso-level’ factor levels.

The community attributes [Richness, Shannon-Wiener Diversity (loge) and Evenness] were evaluated statistically (without transformation), from a similarity matrix generated using Euclidean Distance. A permutational analysis of variance (Permutational ANOVA) was then applied to test for significant changes in community attributes. When significant, an *a posteriori* test was applied.

When permutational unique values were low, Monte Carlo P-values were used instead of permutational P-values. All analyses were performed using PRIMER 6 and PERMANOVA + according to the methods described by Clarke and Warwick (1994) and Anderson (2004, 2005). The statistical significance for all analyses was 5%. When discussing the results, beyond significant *p*-values, evidence-based language was adopted (Muff et al., 2021).

3. Results

3.1. Water parameters

When the experiment was installed, the average water temperature was 28.8 °C, the dissolved oxygen presented values of 8.7 mg/l, salinity 41 PSU (Practical Salinity Unit), oxiredution potential 24 mV and a basic pH of 8.1. At the end of the experiment when all the ASUs were collected, the water temperature was 31 °C, dissolved oxygen was 6.2 mg/l and salinity was 38 PSU. Due to equipment problems, pH and oxidation potential values were not recorded.

3.2. Benthic macrofauna

3.2.1. Biodiversity, density and abundance patterns

In the total number of replicates analyzed, 70,716 individuals and 228 *taxa* can be identified. Of these, 34,754 individuals are Crustacea, 26,324 Polychaeta, 1538 Nematoda and 8100 individuals represented “other *taxa*”, with lower abundances. There is a tendency for the groups to show lower abundances/density in the midlittoral (minimum average of 37,233 ind.m⁻² at tidal height 0.6 m), increasing gradually towards the infralittoral (maximum average value of 344,050 ind.m⁻² at tidal height -0.4 m) (Supplementary Table A1). Of the taxonomic groups, only the Crustacea shows greater abundance/density at tidal heights of 0.2, -0.15 and 0.0 m, respectively.

The Polychaeta are distributed across 23 families. The family Syllidae has the greatest richness, with 11 *taxa*, followed by Spionidae with 10, Terebellidae with eight, and Nereididae with seven (Supplementary Table A2). Most *taxa* show lower abundances in the midlittoral tidal levels/heights (0.6, 0.5, 0.2 m). *Ceratonereis* sp., *Malacoceros* sp., *Eumida* spp., *Exogone* spp., *Exogoninae* spp., *Megasyllis* spp., *Opistosyllis* spp., *Sphaerosyllis* spp. and *Syllis* spp. show higher overall abundances. The taxon *Raricirrus* sp. (family Cirratulidae) show abrupt increases at - 0.3 and - 0.4 m. Differing from most *taxa*, the species *Neanthes ceciliae* Stephenson and Stephenson, 1949, shows a higher abundance in the midlittoral (0.6 m) and *Perinereis* sp. is only recorded in the midlittoral (0.6 and 0.5 m) and at the tidal height 0.0 m. *Malacoceros* sp. and *Syllis* spp. show a gradual increase in abundance up to the 0.0 m level, followed by a small decrease in the infralittoral. The low abundances of many *taxa* make it difficult to determine clear distribution patterns. Among the Crustacea, the Amphipoda *Bemlos* sp. show an increase in abundance with increasing depth, a pattern common to most Crustacea. Conversely,

the Tanaidacea *Chondrochelia* aff. *dubia* is most abundant at the tidal height 0.6 m, decreasing progressively with increasing depth; and the Amphipoda *Ampithoe* sp. 1, *Hyale* sp., *Gammaropsis* sp. 1, *Quadrinema* sp. 3, the Isopoda *Carpas* sp. 1 and juvenile Crustacea (juv) are more abundant at tide height 0.2 m (Supplementary Table A3).

For Nematoda (Supplementary Table A4), *Calyptrenema* sp. presents a high abundance, but without a clear pattern. *Prooncholaimus* sp. and *Symplocostoma* sp. also present high abundances, increasing with depth like most of the other Nematoda species. On the contrary, *Enoplus* sp. and *Eurystomina* sp. present higher abundances in the midlittoral, decreasing with increasing depth. In "Other taxa", the Mollusca taxon *Caecum* sp. 1 is the most abundant (Supplementary Table A5). The distributions of Chironomidae and Bivalvia do not present a defined pattern. Ophiuroidea, Polyplacophora, Pycnogonida and Sipunculidae tend to increase with depth. *Caecum* sp. 1, sp. 2, sp. 3 and sp. 5 also show a tendency of higher abundances with increasing depth, however, they are also highly abundant at the 0.6 m level in the midlittoral. Contrary to most taxa, the Mollusca Patellogastropoda shows a decrease in abundance with increasing depth.

3.2.2. Uni- and multivariate analyses

3.2.2.1. Small-scale vertical zonation. The nMDS ordination show a gradation in community structure along the midlittoral and shallow infralittoral area (Fig. 4). Zonation due to air exposure is most evident along the horizontal axis, where the most exposed levels during low tide (0.6 and 0.5) are clearly separated from the lower levels. In addition to the distance between most replicas at 0.6 and 0.5 m, despite the small difference in depth (only 0.1 m), the vertical axis of the ordination also shows a clear tidal height gradient from 0.2 m to -0.4 m. The nMDS further reveals that there is greater variability in the midlittoral replicates; and greater homogeneity among the shallow infralittoral tidal height replicates. This result is supported by the dispersion analysis, PERMDISP, which detects heterogeneity in the dispersion of replicates relative to the midpoint of each tidal height ($F_{(6;35)} = 12.519$; $p < 0.01$). The greatest heterogeneity is observed at heights 0.6 and 0.5 m (24.7 and 30.6, respectively). While 0.2, 0.0, -0.15, -0.3, and -0.4 m show lower dispersion and greater similarity to each other (20.4; 22.3; 21.6; 19.2; 21.7, respectively).

The PERMANOVA results (Table 1) reveal very strong evidence that community structure is associated with tidal heights (levels), moderate

Table 1

PERMANOVA results for community abundance by factor and interaction between factors. P values in bold indicate significant differences. Results of vertical spatial differences in the first session (factors: level and position) and horizontal spatial differences in the second session (co-factor: meso-level and factor: position).

		df	Pseudo-F	Unique perms	p(perm)
Factors	Level (L)	6	8.2863	9879	0.0001
	Position (P)	2	1.9471	9929	0.0448
	L x P	8	1.6724	9875	0.0125
	Position (P)	2	1.7339	9922	0.0685
	Meso-level (Me)	2	14.747	9918	0.0001
	Me x P	4	2.0296	9899	0.0099

evidence of position effect and strong evidence of interactions between level and position factors. In the horizontal plane, weak evidence is recorded for the effect of the position of the installed samples and there is very strong evidence that community structure is associated with Meso-levels. The interaction between the co-factor Meso-level and Position show strong evidence of effect.

Regarding tidal heights, *a posteriori* tests reveal that benthic macrofauna structure differs significantly in all paired comparisons between consecutive tidal heights, showing strong evidence of effect between levels. Only the most exposed/upper intertidal tidal heights (0.6 and 0.5 m) are observed to show weak evidence of effect (Table 2).

The characteristic species responsible for the dissimilarities between the pairs of levels are mainly crustaceans, polychaetes and gastropods (Supplementary Table A6). Between tidal heights 0.6 and 0.5 m, the main taxa are the gastropod *Caecum* sp. 1, which show a high mean

Table 2

Paired comparisons of the benthic community between consecutive tidal heights, with dissimilarity values (SIMPER). P(perm) values, in bold indicate significant differences.

Tidal heights (m)	t	p(perm)	Average dissimilarity
0.6, 0.5	1.3545	0.0673	47.75
0.5, 0.2	1.962	0.0079	55.77
0.2, 0.0	1.5498	0.035	39.39
0.0, -0.15	1.3699	0.0282	34.41
-0.15, -0.3	1.5026	0.0076	32.46
-0.3, -0.4	1.2794	0.0406	34.60

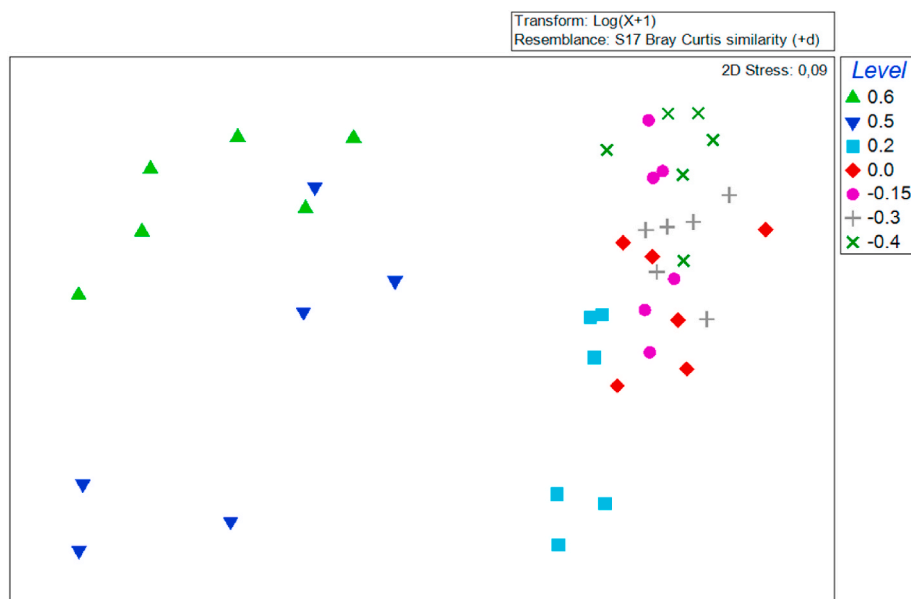


Fig. 4. Non-Metric Multidimensional scaling ordination plot (nMDS) (2D Stress: 0.09) of the benthic community at midlittoral, infralittoral and 0.0 m tidal heights.

abundance at 0.6 m and a sharp decline at 0.5 m; the amphipod *Prothyle* (*P.*) *macrodactyla*, which is not recorded at 0.6 m and shows a significant increase in abundance at 0.5 m; while the tanaid *Chondrochelia* aff. *dubia* decreased at 0.5 and the polychaete *Exogoninae* spp. shows an increased abundance at 0.5 m. Between the heights 0.5 and 0.2 m, dissimilarities are mainly marked by the crustaceans *Ampithoe* sp. 1, *Carpas* sp. 1, *Hyale* sp., *Gammaropsis* sp. 1, which increased in abundance at 0.2 m. The last two taxa are not recorded at 0.5 m, but show high abundances at 0.2 m. The dissimilarities found between 0.2 and 0.0 m, are mainly caused by the crustacean *Ampithoe* sp. 2 that is not recorded at 0.2 m, and show an increased abundance at 0.0 m. The gastropoda *Caecum* sp. 1 and the crustaceans *Lembos* sp. 1 and *Elasmopus longipropodus*, in addition to Ophiuroidea, shows increased abundances at 0.0 m. While *Gammaropsis* sp. 1, shows a decrease in abundance at 0.0 m.

The differences between tidal heights 0.0 and - 0.15 m, are driven mainly by *Ampithoe* sp. 2, which is recorded to have a high abundance at 0.0 m and shows an abrupt decrease at - 0.15 m. The crustacean *Gammaropsis* sp. 1 continues a decrease in abundance with increasing depth. *Lembos* sp. 1 and *Chondrochelia* aff. *dubia* show a decrease in abundance at - 0.15 m, while *Ericthonius* sp. 1 shows a discrete increase. Between the heights - 0.15 and - 0.3 m, the Polychaeta *Raricirrus* sp. shows an abrupt increase in abundance at depth - 0.3 m. The average abundance of the crustacean *Gammaropsis* sp. 1 continues to decline, while *Ericthonius* sp. 1 continues to increase with increasing depth and *Quadrimeera* sp. 3 increases. The nematode *Graphonema* sp. decreases in abundance. The dissimilarities between tidal heights - 0.3 and - 0.4 m, are driven by the decrease in abundance of the polychaete *Raricirrus* sp. at - 0.4 m; the crustaceans *Elasmopus* sp. 1 and *Bembos* sp. 1 increases in abundance, while *Hyale* sp. and *Quadrimeera* sp. 3 decreases.

The IndVal coefficient reveals 10 significant indicator species/taxa at tidal height 0.6 m (Supplementary Table A7). However, based on the proposed IndVal scale, only three taxa obtain high indicator values (>40%): the morphotypes Turbellaria sp. 30, *Caecum* sp. 4 and the nematode *Enoplus* sp. No taxa show high indicator values at the tidal heights 0.5 and - 0.3 m. At the mediolittoral 0.2 m, six crustacean species show high indicator values: *Carpas* sp. 1, *Paracerceis* sp. 1, *Ampithoe* sp. 1, *Hyale* sp., *Gammaropsis* sp. 1 and *Quadrimeera* sp. 3. The tidal heights 0.0 and - 0.15 m only show one indicator species each; the polychaete *Pterocirrus* sp. and the nematode *Graphonema* sp., respectively. The tidal height - 0.4 m shows six Polychaeta with high indicator values *Raricirrus* sp., Terebellidae sp. 2, *Sphaerodoridium* sp., *Odontosyllis guillermoi* Fukuda and Nogueira, 2006, *Sphaerosyllis* spp.; seven Crustacea, *Pagurapseudes* sp., *Vaunthompsonia* cf. *cristata*, *Mesanthura* sp. 1, *Cymadusa* sp., *Bembos* sp. 1, *Elasmopus* sp. 1, *Podocerus* sp. 2; in addition to Turbellaria sp. 6 and sp. 9.

There is very strong evidence of the effect of Position (North, Center, South) on the structure of the benthic community composing the meso-levels (Table 1). The *a posteriori* test (Table 3) for pairs of meso-level co-factor levels show that the northern and center positions show strong evidence of effect across all paired comparisons; while in the southern position, evidence of effect on the community is lower and is observed mainly between Mid x Zero (strong evidence) and between Mid and Infra (moderate evidence). While Zero and Infra show little or no evidence.

Table 3

Pair-Wise Tests for 'Meso-level x Position' interaction for pairs of levels of factor 'Meso-level' for abundance among all positions. Asterisk (*) corresponds to p (MC) due to low permutation.

	North		Center		South	
	T	p	t	P	T	p
Mid x Zero	3.48	0.02	3.10	0.00	2.15	0.01
Mid x Infra	3.18	0.00*	3.16	0.00	2.70	0.03*
Zero x Infra	1.63	0.01	1.59	0.01	1.26	0.16

Among the community attributes, Richness (S) shows very strong evidence of effect between tidal heights, weak evidence for position and strong evidence of an interaction between factors (Meso-level x position). The Pielou index value (J') shows weak evidence of effect between tidal heights and little or no evidence for position and interaction among factors. The Shannon-Wiener diversity index (H') also reveals little or no evidence of the effect of tidal heights, position, and interaction among the factors (Table 4).

Very strong evidence of effect is observed on community richness by virtue of the Center position between both Mid x Zero and Mid x Infra. At the Northern position, there is strong evidence of effect between these zones. At the Southern position, this evidence is weaker/discrete at Mid x Zero and Zero x Infra; there is only strong evidence of effect among Mid x Infra (Table 5).

4. Discussion

The benthic macrofauna showed a clear small-scale zonation pattern in the intertidal/midlittoral zones and in the shallow infralittoral region of coastal coral reefs. Multivariate analyses showed significant results with strong evidence of variation in benthic fauna composition between tidal heights. These results allow us to infer that small variations in tidal height are important in determining the distribution of organisms, as demonstrated at a larger scale for rocky shores (Bennett and Pope, 1960; Oigman-Pszczol et al., 2004; Araújo et al., 2005; Cooling and Stephen, 2015; Dos Santos et al., 2017). In general, in the present study, the abundance and taxonomic richness of the vagile macrofauna was higher in the infralittoral than in the midlittoral but varied even within these zones at a small vertical scale (variations of approximately 20 cm). The lower diversity of benthic organisms in the midlittoral compared to the infralittoral is related to numerous factors, mainly abiotic (desiccation, tidal level variation, degree of exposure to waves, substrate slope) but also biotic (predation, herbivory, competition), known to influence the distribution of organisms (Moore and Seed, 1985; Little and Kitching, 1996). In the midlittoral, the increase in abundance occurred gradually and progressively towards the infralittoral, a pattern also recorded in studies conducted on rocky shores (Thomas, 1985; Boaventura et al., 2002; Good, 2004; Araújo et al., 2005; Milne and Griffiths, 2014).

The benthic community structure varied vertically, at a scale of a few centimeters along almost the entire gradient studied; even between the highest tidal heights, 0.6 and 0.5 m in the midlittoral (with vertical variation of only 10 cm) it was possible to detect weak evidence of an effect of depth variation ($t = 1.35$; $p = 0.06$) on benthic community structure. Very strong effects were recorded between subsequent tidal

Table 4

Permutational ANOVA results for community attributes (S - Richness, H' - Shannon-Wiener Diversity, J' - Pielou Equitability) for factors and interactions among them. P values in bold indicate significant differences.

		df	Pseudo-F	Unique perms	p(perm)
S	Level (L)	6	28.26	9948	0.0001
	Position (P)	2	1.7047	9955	0.2033
	L x P	8	3.3011	9952	0.0101
	Meso-level (Me)	2	44.942	9956	0.0001
	Position (P)	2	0.27296	9956	0.7663
	Me x P	4	2.8534	9946	0.0377
J'	Level (L)	6	2.3297	9946	0.0933
	Position (P)	2	0.73758	9938	0.4796
	L x P	8	0.73985	9940	0.6012
	Meso-level (Me)	2	7.3489	9960	0.0025
	Position (P)	2	0.33764	9947	0.7371
	Me x P	4	1.1879	9949	0.3315
H'	Level (L)	6	0.881	9953	0.4823
	Position (P)	2	1.2113	9959	0.314
	L x P	8	0.6957	9955	0.6388
	Meso-level (Me)	2	7638E-2	9953	0.9247
	Position (P)	2	0.7264	9947	0.5
	Me x P	4	0.9164	9952	0.4695

Table 5

Pair-Wise Tests for 'Meso-level x Position' interaction for pairs of levels of factor 'Meso-level' for richness among all positions. Asterisk (*) corresponds to p(MC) due to low permutation.

	North		Center		South	
	T	p	t	P	t	p
Mid x Zero	9.0719	0.0188	5.3961	0.0007	1.6491	0.1548
Mid x Infra	6.5765	0.0027*	6.1844	0.0021	4.9719	0.0042*
Zero x Infra	1.6752	0.1431	0.55481	0.6013	1.3393	0.2066

heights of the midlittoral, confirming that even at a scale of a few centimeters, important variation in midlittoral community structure can occur, with dissimilarity contrasts reaching more than 56% between levels separated by a few tenths of a meter. While in the infralittoral, these dissimilarities were lower, around 30–35% between nearest/ neighboring tide heights. In a study quantifying the diversity and composition of benthic invertebrates, associated with algal turfs, on coral reefs conducted in South Africa by Milne and Griffiths (2014), there was greater variation/heterogeneity between the upper and lower midlittoral and the shallow infralittoral replicates.

The densities attained an average of 168,333 individuals per square meter (varying from 37,233 ind.m⁻² at tidal height 0.6 m to 344,050 ind.m⁻² at tidal height - 0.4 m). These densities are similar or higher compared to densities registered in natural substrate of similar habitats (e.g., Berthelsen et al., 2015; Kelaher et al., 2001; Liuzzi and Gappa, 2008; Milne and Griffiths, 2014; Musco, 2012). The same pattern was observed for richness considering that our study registered 228 taxa which is a high value compared to most cited studies (118 taxa in Liuzzi and Gappa, 2008; 129 taxa in Berthelsen et al., 2015; 147 taxa in Kelaher et al., 2001; 314 taxa in Milne and Griffiths, 2014). Overall, the density and richness values suggest that the one-month colonization period was very effective in representing the community of small vagile macrofauna at each tidal height sampled.

Contrary to what was observed in this study, in which the density of the benthic fauna increased with increasing depth, in the study carried out by Milne and Griffiths (2014), the total densities showed little pattern related to depth; they did not decrease in the upper midlittoral, despite this zone registering a low number of species. This is probably due to the greater availability of algae habitat at shallower depths, since algae biomass was greatest in the lower mid-littoral, moderate in the upper midlittoral and decreased sharply with depth. The use of ASUs in this study allowed, through substrate standardization, to reduce the variation in community characteristics between replicates (Kelaher, 2003; Rule and Smith, 2007), which proved to be effective for assessing zonation.

The tidal heights studied showed a dominance of crustaceans and polychaetes, a common pattern observed in intertidal regions of rocky fragments/coasts (Morais and Lee, 2014; Motta et al., 2003). Indicator species for each of the tidal heights were always different between different depths; Milne and Griffiths (2014) found that the indicator fauna was almost entirely different for each depth; only 33% of species were indicative/representative at more than one depth. In the results obtained in the present study, the indicator taxa of each tidal height were not the most important in the dissimilarity between consecutive tide heights, possibly due to abundance/density. Only in the comparison between tidal heights - 0.3 and - 0.4 m, the main taxa responsible for the dissimilarity found were indicator species of the - 0.4 m level, the polychaete *Raricirrus* sp. and the crustaceans *Elasmopus* sp.1 and *Bemlos* sp. 1.

In the horizontal plane, the greater effect of currents and/or greater wave energy, explains the absence of significant differences in community structure between meso-levels Zero and Infra in the South position; while significant differences were observed in the North and Center positions. Davidson (2005) pointed out that the energy generated by water flow is stronger in the lower midlittoral and shallow

infralittoral, and almost absent in the upper midlittoral; directly interfering in community distribution and structure. The differences found in the abundance and richness of fauna between tidal heights (vertical plane) were greater, or had greater evidence of effect, than those observed as a result of position (horizontal plane). Benedetti-Cecchi (2001) also recorded greater vertical variability compared to horizontal variability at small spatial scales (in centimeters), but not at large scales (in kilometers) in a study on the intertidal zonation of algae and sessile invertebrates, mainly Mollusca (family Patellidae and Mytilidae) and Crustacea (Subclass Cirripedia), carried out on a rocky shore in the Mediterranean.

The evident small-scale zonation may have important implications for the potential impact of rising mean sea level on biodiversity. The results presented here highlight the variation in small-scale community structure, especially in the midlittoral. This community, with strong identity and high heterogeneity, could disappear or experience a large decrease in its area of occurrence in the event of the total or partial "drowning" of the reef ecosystem; according to more dramatic IPCC scenario predictions, where the mean sea level will increase by 0.20–0.29 m by 2050 or 0.63–1.01 m by 2100 (IPCC et al., 2023). Ruiz-Etcheverry and Saraceno (2020) suggest an average (last 10–15 years) rise of 2.65 mm/year (+0.24) or 2.65 cm in 10 years for the South Atlantic. A rise of 0.4 m could occur in as little as 130–150 years. Thus, in a century or so, the present 0.5 m would correspond to the 0.1 m tidal height, while 0.6 m would become the 0.2 m tidal height. This increase would certainly reduce the emerged area of inshore reefs, which have a maximum exposed height of around 1.5 m. For example, using this maximum height on a reef with a width of only 30 m and with a constant slope, the loss of available area at 0.5 m or higher, considering a 0.4 m rise, would be close to 35% (on wider reefs with less slope, the loss of area may be greater). This would have obvious implications for biodiversity loss, since in natural ecosystems, the coexistence of many species depends on environmental complexity (Hewitt et al., 2005; Ricklefs, 2008) and a heterogeneous ecosystem is of great importance for ecological processes (Rosenzweig, 1995; Ellingsen and Gray, 2002; Zajac et al., 2003).

Despite the limited scale, it was observed that about 15% of the fauna could be radically disturbed and could even become locally extinct if the reef drowns, since, of the 228 taxa recorded, seven were only present at the highest tidal heights, 0.6 and 0.5 m (*Filancholaimus* sp., *Turbellaria* sp. 30 and sp. 31, *Timarete punctata*, *Nereididae* sp. 1, *Capitellidae* sp. 2, *Sphaerephesia* sp.) and 24 taxa showed higher densities at these two levels. Additionally, in the midlittoral, the polychaete *Terebellidae* sp. 9 and the crustaceans *Ampithoe marcuzzii*, *Ampithoe suapensis* and *Ampithoe* sp. 3 were only unique to the 0.2 m tide height. Therefore, in a scenario where sea level rise corresponds to 0.4 m and the 0.6 m (nowadays) tide height becomes 0.2 m, the most obvious consequences would be a shift in species distribution, where taxa would need to migrate vertically, in addition to a reduction in population size due to a decrease in the area of suitable habitat (Harley et al., 2006). The most dramatic consequence would be the local extinction of species that cannot keep up with this vertical displacement and the reduction of habitat caused by sea level rise. To investigate this, future experimental translocation studies are highly recommended, as they are widely used in the study of organism plasticity in the face of habitat changes, with the aim of conserving and restoring threatened species and ecosystems, helping to mitigate the risk of local extinctions (Seddon et al., 2014; McEwan et al., 2019; Andres et al., 2022).

It is likely that this estimate of biodiversity loss is even higher, as, in the present study, many taxonomic groups were classified as morpho-species, and it is therefore, very likely that there are several new species which may be endemic. As such, more studies are needed in the area of biodiversity description, since basic taxonomy represents one of the largest gaps in knowledge about the vast majority of species inhabiting coral reefs, where most of these taxa are small, cryptic and relatively 'rare' organisms (Reaka-Kudla, 2005). Thus, there is an imminent risk of

not knowing/describing species that are close to extinction due to the serious threat of rising sea levels and consequent constant submergence of coastal coral reefs.

5. Conclusion

The effect of tidal variation, to which reefs are subject, makes the length of exposure to air a determining factor in the distribution of benthic organisms. In general, midlittoral samples showed a lower abundance of individuals and were more heterogeneous, which is likely a consequence of the length of exposure to air, while the infralittoral was more homogeneous. The community structure varied by a few tenths of a meter in each of these zones, supporting the hypothesis raised in this study that there are differences in the vertical distribution pattern even at a small scale (centimeters) of the benthic macrofauna in a reef environment. This study is noteworthy for being the first to record the small-scale vertical zonation of vagile benthic macrofauna in the midlittoral zone of coastal reefs and in shallow infralittoral zones. Additionally, the results presented here highlight the risks associated with rising sea levels, pointing out that around 15% of the benthic fauna could be radically disturbed and even become locally extinct in a coastal reef drowning scenario. It is therefore particularly important to understand the heterogeneity of the small-scale distribution of species abundance and diversity.

Declarations

Funding This study was carried out with the support of CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brazil) - Funding Code 001. Caroline C. C. Clemente thanks to FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco) for the doctoral research grant. Catarina L. Araújo-Silva thanks to CAPES (process n° APQ-0755-1.08/16) and FACEPE (process n° BCT-0234-1.08/17) for the post-doctoral research grants. Paulo J.P. Santos thanks to CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) (309529/2022-0) for a research grant.

CRediT authorship contribution statement

Caroline C.C. Clemente: Writing – review & editing, Writing – original draft, Methodology, Investigation, Formal analysis, Conceptualization. **Catarina L. Araújo-Silva:** Writing – review & editing, Investigation. **Rayanne G.O. Santos:** Investigation. **Karla Paresque:** Investigation. **Débora Lucatelli:** Investigation. **Patrícia F. Neres:** Investigation. **Jesser F. Souza-Filho:** Investigation. **Cinthya S.G. Santos:** Investigation. **André M. Esteves:** Investigation. **Paulo J.P. Santos:** Writing – review & editing, Writing – original draft, Supervision, Resources, Project administration, Methodology, Investigation, Funding acquisition, Formal analysis, Conceptualization.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

Data will be made available on request.

Acknowledgments

C.C.C. Clemente gratefully acknowledges a FACEPE graduate scholarship and P.J.P.Santos acknowledges research grants, from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). This study was funded in part by the Coordenação de

Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior—Brazil (CAPES). We thank numerous volunteers/researchers for their help in the field. Finally, we thank Dr. Rebecca Umeed, for the English revision.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108631>.

References

- Ainsworth, C.H., Samhour, J.F., Busch, D.S., Cheung, W.W., Dunne, J., Okey, T.A., 2011. Potential impacts of climate change on Northeast Pacific marine foodwebs and fisheries. *ICES (Int. Coun. Explor. Sea) J. Mar. Sci.* 68 (6), 1217–1229. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr043>.
- Anderson, M.J., 2004. PERMDISP: a FORTRAN Computer Program for Permutational Analysis of Multivariate Dispersions (For Any Twofactor ANOVA Design) Using Permutational Test. Department of Statistic, University of Auckland, New Zealand, p. 11.
- Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN Computer Program for Permutational Multivariate Analysis of Variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. http://img2.timg.co.il/forums/1_124959686.pdf.
- Andres, S.E., Powell, J.R., Gregory, D., Offord, C.A., Emery, N.J., 2022. Assessing translocation management techniques through experimental trials: a case study of the endangered shrub *Persoonia hirsuta*. *Restor. Ecol.* 30 (7), e13603 <https://doi.org/10.1111/rec.13603>.
- Anthony, K.R., Maynard, J.A., Diaz-Pulido, G., Mumby, P.J., Marshall, P.A., Cao, L., Hoegh-Guldberg, O.V.E., 2011. Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biol.* 17 (5), 1798–1808. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02364.x>.
- Araújo, R., Bárbara, I., Sousa-Pinto, I., Quintino, V., 2005. Spatial variability of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64 (4), 658–670. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.03.020>.
- Araújo-Silva, C.L., Sarmento, V.C., Santos, P.J., 2022. Climate change scenarios of increased CO₂ and temperature affect a coral reef peracarid (Crustacea) community. *Mar. Environ. Res.* 173, 105518 <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105518>.
- Baring, R.J., Lester, R.E., Fairweather, P.G., 2019. Short-term accumulation of fauna colonising natural versus artificial seagrass floating near to shore. *Mar. Biol.* 166, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3505-5>.
- Barroso, M.S., Da Silva, B.J., Flores, M.M.J., Santos, P.J., 2018. Anthropogenic impacts on coral reef harpacticoid copepods. *Diversity* 10 (2), 32. <https://doi.org/10.3390/d10020032>.
- Becker, J., Silva, V., Lima, E., 2016. *Manual de Ecossistemas Marinhos e Costeiros para Educadores*. Rede Biomar. Editora Comunicar, Santos, SP, p. 18 (in Portuguese).
- Bennett, I., Pope, E.C., 1960. Intertidal zonation of the exposed rocky shores of Tasmania and its relationship with the rest of Australia. *Mar. Freshw. Res.* 11 (2), 182–221. <https://doi.org/10.1071/MF9600182>.
- Benedetti-Cecchi, L., 2001. Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215, 79–92. <https://doi.org/10.3354/meps215079>.
- Berthelsen, A.K., Hewitt, J.E., Taylor, R.B., 2015. Coralline turf-associated fauna are affected more by spatial variability than by host species identity. *Mar. Biodivers.* 45, 689–699. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0270-z>.
- Bishop, M.J., 2005. Artificial sampling units: a tool for increasing the sensitivity of tests for impact in soft sediments. *Environ. Monit. Assess.* 107, 203–220. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-5311-4>.
- Boaventura, D., Re, P., Canela da Fonseca, L., Hawkins, S.J., 2002. Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast: analysis of distribution patterns. *Mar. Ecol.* 23 (1), 69–90. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2002.02758.x>.
- Braccia, A., Eggert, S.L., King, N., 2014. Macroinvertebrate colonization dynamics on artificial substrates along an algal resource gradient. *Hydrobiologia* 727, 1–18. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1779-z>.
- Brierley, A.S., Kingsford, M.J., 2009. Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Curr. Biol.* 19 (14), R602–R614. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.04>.
- Byrne, M., Soars, N.A., Ho, M.A., et al., 2010. Fertilization in a suite of coastal marine invertebrates from SE Australia is robust to near-future ocean warming and acidification. *Mar. Biol.* 157 (9), 2061–2069. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1474-9>.
- Clarke, K., Warwick, R., 1994. An approach to statistical analysis and interpretation. *Change in Marine Communities* 2 (1), 117–143. <https://doi.org/10.1007/BF00699231>.
- Cooling, K., Stephen, S., 2015. Population dynamics of *Turbo militaris* (Gastropoda: turbinidae) on rocky shores in a subtropical marine park: implications for management. *Molluscan Res.* 35 (3), 173–181. <https://doi.org/10.1080/13235818.2015.1052035>.
- Correia, M.D., Sovierzoski, H.H., 2010. Macrobenthic diversity reaction to human impacts on maceio coral reefs, alagoas, Brazil. In: *International society for reef studies*. In: Org (Ed.), *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium* 23, 1083–1087.
- Costa, A.B.H.P., Valença, A.P.M.C., Dos Santos, P.J.P., 2016. Is meiofauna community structure in Artificial Substrate Units a good tool to assess anthropogenic impact in

- estuaries? *Mar. Pollut. Bull.* 110 (1), 354–361. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.041>.
- Coutinho, R., Zalmon, I.R., 2009. O Bentos de costões rochosos. In: Pereira, R.C., Soares-Gomes, A., Org (Eds.), *Biologia Marinha*. Interciência, Rio Grande, pp. 299–318 (in Portuguese).
- CPRH, 2013. Agência Estadual de Meio Ambiente e Recursos Hídricos. Relatório De Monitoramento Da Qualidade Da Água De Bacias Hidrográficas Do Estado De Pernambuco (in Portuguese).
- Davenport, J., Davenport, J.L., 2006. The impact of tourism and personal leisure transport on coastal environments: a review. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 67 (1–2), 280–292. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.11.026>.
- Davidson, I.C., 2005. Structural gradients in an intertidal hard-bottom community: examining vertical, horizontal, and taxonomic clines in zoobenthic biodiversity. *Mar. Biol.* 146, 827–839. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1478-4>.
- De Oliveira, J.A.P., 2003. Governmental responses to tourism development: three Brazilian case studies. *Tourism Manag.* 24 (1), 97–110. [https://doi.org/10.1016/S0261-5177\(02\)00046-8](https://doi.org/10.1016/S0261-5177(02)00046-8).
- De Oliveira Soares, M., Da Cruz Lotufo, T.M., Vieira, L.M., Salani, S., et al., 2017. Brazilian marine animal forests: a new world to discover in the Southwestern Atlantic. *Marine Animal Forests*. Springer International Publishing, Cham, pp. 73–110. https://doi.org/10.1007/978-3-319-17001-5_51-1.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D.S., Schlacher, T.A., et al., 2009. Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 81 (1), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.022>.
- Dittmann, S., 2000. Zonation of benthic communities in a tropical tidal flat of north-east Australia. *J. Sea Res.* 43 (1), 33–51. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(00\)00004-6](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(00)00004-6).
- Edgar, G.J., 1991. Artificial algae as habitats for mobile epifauna: factors affecting colonization in a Japanese Sargassum bed. *Hydrobiologia* 226 (2), 111–118. <https://doi.org/10.1007/BF00006812>.
- Edmunds, P.J., Leichter, J.J., 2016. Spatial scale-dependent vertical zonation of coral reef community structure in French Polynesia. *Ecosphere* 7 (5), e01342. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1342>.
- Elliott, M., Quintino, V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Mar. Pollut. Bull.* 54 (6), 640–645.
- Ellingsen, K., Gray, J.S., 2002. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? *J. Anim. Ecol.* 71 (3), 373–389. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00606.x>.
- Fabricius, K., De'ath, G., 2001. Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 19 (4), 303–309. <https://doi.org/10.1007/s003380000120>.
- Ferreira, B.P., Costa, M.B.S.F., Coxey, M.S., Gaspar, A.L.B., Veleza, D., Araujo, M., 2013. The effects of sea surface temperature anomalies on oceanic coral reef systems in the southwestern tropical Atlantic. *Coral Reefs* 32 (2), 441–454. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0992-y>.
- Gianguadagnolo, A., Geraci, S., Belmonte, G., 1994. Life-cycle and life-history diversity in marine invertebrates and the implications in community dynamics. *Oceanogr. Mar. Biol.* 32, 305–333.
- Good, T.P., 2004. Distribution and abundance patterns in Caribbean rocky intertidal zones. *Bull. Mar. Sci.* 74 (2), 459–468.
- Hale, R., Calosi, P., McNeill, L., Mieszkowska, N., Widdicombe, S., 2011. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. *Oikos* 120 (5), 661–674. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19469.x>.
- Hall, M.O., Bell, S.S., 1993. Meiofauna on the seagrass *Thalassia testudinum*: population characteristics of harpacticoid copepods and associations with algal epiphytes. *Mar. Biol.* 116 (1), 137–146. <https://doi.org/10.1007/BF00350741>.
- Harley, C.D., Randall, H.A., Hultgren, K.M., et al., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett.* 9 (2), 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>.
- Hewitt, J.E., Thrush, S.F., Halliday, J., Duffy, C., 2005. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86 (6), 1619–1626. <https://doi.org/10.1890/04-1099>.
- Hoey, A.S., Bellwood, D.R., 2010. Cross-shelf variation in browsing intensity on the great barrier reef. *Coral Reefs* 29 (2), 499–508. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0605-6>.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2023. Summary for policymakers. In: Lee, H., Romero, J. (Eds.), *Climate Change 2023: Synthesis Report. A Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team. IPCC, Geneva, Switzerland, p. 36 (in press). <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>.
- Jales, M.C., Do Nascimento Feitosa, F.A., Koenig, M.L., Bastos, R.B., De Assis Machado, R.C., 2012. O ecossistema recifal de Serrambi (Nordeste do Brasil): biomassa fitoplanctônica e parâmetros hidrológicos. *Atlantica* 34 (2), 87–102. <https://doi.org/10.5088/atlantica.v34i2.3117> (in Portuguese).
- Kelaker, B.P., Chapman, M.G., Underwood, A.J., 2001. Spatial patterns of diverse macrofaunal assemblages in coralline turf and their associations with environmental variables. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 81 (6), 917–930. <https://doi.org/10.1017/S0025315401004842>.
- Kelaker, B.P., 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia* 135 (3), 431–441. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1196-5>.
- Kubosova, K., Brabec, K., Jarkovsky, J., Syrovatka, V., 2010. Selection of indicative taxa for river habitats: a case study on benthic macroinvertebrates using indicator species analysis and random forest methods. *Hydrobiologia* 651, 101–114. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0280-1>.
- Lamb, J.B., Willis, B.L., Fiorenza, E.A., et al., 2018. Plastic waste associated with disease on coral reefs. *Science* 359 (6374), 460–462. <https://doi.org/10.1126/science.aar3320>.
- Leão, Z.M., Kikuchi, R.K., Testa, V., 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In: *Latin American Coral Reefs*. Elsevier Science, pp. 9–52. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50003-5>.
- Leão, Z.M., Kikuchi, R.K.P., 2005. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. *Mar. Pollut. Bull.* 51, 599–611. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.04.024>.
- Leão, Z.M., Kikuchi, R.K., Ferreira, B.P., et al., 2016. Brazilian coral reefs in a period of global change: a synthesis. *Braz. J. Oceanogr.* 64 (SPE2), 97–116. <https://doi.org/10.1590/S1679-875920160916064sp2>.
- Little, C., Kitching, J.A., 1996. *The Biology of Rocky Shores*. Oxford University Press, USA.
- Littler, M.M., Littler, D.S., 1994. Tropical reefs as complex habitats for diverse macroalgae. In: Lobban, C.S., Harrison, P.J. (Eds.), *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, New York, pp. 72–75.
- Liuzzi, M.G., Gappa, J.L., 2008. Macrofaunal assemblages associated with coralline turf: species turnover and changes in structure at different spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 363, 147–156. <https://doi.org/10.3354/meps07449>.
- Maida, M., Ferreira, B.P., 1997. Coral reefs of Brazil: an overview. *Proceedings of the 8th international coral reef symposium, Smithsonian. Tropical Research Institute* 263, 1), 74, Panamá.
- Maida, M., Ferreira, B.P., 2003. Área de Proteção Ambiental Costa dos Corais. Atlas dos recifes de coral nas unidades de conservação brasileiras. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, pp. 86–90 (in Portuguese).
- Milne, R., Griffiths, C., 2014. Invertebrate biodiversity associated with algal turfs on a coral-dominated reef. *Mar. Biodivers.* 44, 181–188. <https://doi.org/10.1007/s12526-013-0199-7>.
- Mirto, S., Danovaro, R., 2004. Meiofaunal colonisation on artificial substrates: a tool for biomonitoring the environmental quality on coastal marine systems. *Mar. Pollut. Bull.* 48 (9–10), 919–926. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.11.016>.
- Moore, P.G., Seed, R., 1985. *The Ecology of Rocky Coasts*. Columbia University Press, New York.
- Morais, G.C., Lee, J.T., 2014. Intertidal benthic macrofauna of rare rocky fragments in the Amazon region. *Rev. Biol. Trop.* 62 (1), 84–101.
- Motta, J.C., Underwood, A.J., Chapman, M.G., Rossi, F., 2003. Benthic assemblages in sediments associated with intertidal boulder-fields. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 285, 383–401. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00539-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00539-7).
- Muff, S., Nilsen, E.B., O'Hara, R.B., Nater, C.R., 2021. Rewriting results sections in the language of evidence. *Trends Ecol. Evol.* 37 (3), 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.10.009>.
- Musco, L., 2012. Ecology and diversity of Mediterranean hard-bottom Syllidae (Annelida): a community-level approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 461, 107–119. <https://doi.org/10.3354/meps09753>.
- Oigman-Pszczol, S.S., Figueiredo, M.A.D.O., Creed, J.C., 2004. Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armação dos Búzios, Southeastern Brazil. *Mar. Ecol.* 25 (3), 173–190. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2004.00018.x>.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100 (910), 65–75.
- Paine, R.T., 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology* 65 (5), 1339–1348. <https://doi.org/10.2307/1939114>.
- Pereira, S.M.B., Accioly, M.D.C., 1998. Clorófitas marinhas bentônicas da praia de Serrambi, Pernambuco, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 12 (1), 25–52. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061998000100003>.
- Poli, D., Fabbri, E., Goffredo, S., Airi, V., Franzellitti, S., 2017. Physiological plasticity related to zonation affects hsp70 expression in the reef-building coral *Pocillopora verrucosa*. *PLoS One* 12 (2), e0171456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171456>.
- Reaka-Kudla, M.L., 2005. Biodiversity of Caribbean coral reefs. *Caribbean Marine Biodiversity: The Known and the Unknown* 259–276.
- Ricklefs, R.E., 2008. Disintegration of the ecological community. *Am. Nat.* 172, 741–750.
- Rule, M.J., Smith, S.D., 2007. Depth-associated patterns in the development of benthic assemblages on artificial substrata deployed on shallow, subtropical reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 345 (1), 38–51. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.01.006>.
- Ruiz-Elcheverry, L.A., Saraceno, M., 2020. Sea level trend and fronts in the South Atlantic ocean. *Geosciences* 10 (6), 218. <https://doi.org/10.3390/geosciences10060218>.
- Sandulli, R., Pinckney, J., 1999. Patch sizes and spatial patterns of meiobenthic copepods and benthic microalgae in sandy sediments: a microscale approach. *J. Sea Res.* 41 (3), 179–187. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(98\)00048-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(98)00048-3).
- Sarmiento, V.C., Pinheiro, B.R., Montes, M.D.J.F., Santos, P.J.P., 2017. Impact of predicted climate change scenarios on a coral reef meiofauna community. *ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci.* 74 (4), 1170–1179. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw234>.
- Seddon, P.J., Griffiths, C.J., Soorae, P.S., Armstrong, D.P., 2014. Reversing defaunation: restoring species in a changing world. *Science* 345 (6195), 406–412. <https://doi.org/10.1126/science.1251818>.
- Snelgrove, P.V., Grassle, J.F., Grassle, J.P., Petrecca, R.F., Stocks, K.I., 2001. The role of colonization in establishing patterns of community composition and diversity in shallow-water sedimentary communities. *J. Mar. Res.* 59 (5), 813–830.
- Stephenson, T.A., Stephenson, A., 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *J. Ecol.* 289–305. <https://doi.org/10.2307/2256610>.

- Thomas, M.L., 1985. Littoral community structure and zonation on the rocky shores of Bermuda. *Bull. Mar. Sci.* 37 (3), 857–870.
- Van Woesik, R., Golbuu, Y., Roff, G., 2015. Keep up or drown: adjustment of western Pacific coral reefs to sea-level rise in the 21st century. *R. Soc. Open Sci.* 2 (7), 150181 <https://doi.org/10.1098/rsos.150181>.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R., 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *J. Appl. Ecol.* 35 (4), 532–543.
- Williams, G.J., Sandin, S.A., Zgliczynski, B.J., et al., 2018. Biophysical drivers of coral trophic depth zonation. *Mar. Biol.* 165, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3314-2>.
- Ysebaert, T., Meire, P., Coosen, J., Essink, K., 1998. Zonation of intertidal macrobenthos in the estuaries of Schelde and Ems. *Aquat. Ecol.* 32, 53–71. <https://doi.org/10.1023/A:1009912103505>.
- Zajac, R.N., Lewis, R.S., Poppe, L.J., Twichell, D.C., Vozarik, J., Digiacomocohen, M.L., 2003. Responses of infaunal populations to benthoscape structure and the potential importance of transition zones. *Limnol. Oceanogr.* 48 (2), 829–842. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.2.0829>.
- Zapperi, G., Piován, M.J., Pratolongo, P., 2018. Estrutura da comunidade e zonação espacial da macrofauna bentônica em lodaçais do estuário de Bahía Blanca, Argentina. *J. Coast Res.* 34 (2), 318–327. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-17-00016.1>.