

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos
Trópicos

FREDIANO LUCAS DA SILVA

Heterogeneidade de habitats e diversidade de Nematoda em recifes
tropicais rasos

Maceió, Alagoas
Março/2024

FREDIANO LUCAS DA SILVA

Heterogeneidade de habitats e diversidade de Nematoda em recifes
tropicais rasos

Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do grau de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS na área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

Orientação: Dra. Taciana Kramer de Oliveira Pinto

Coorientação: Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos

Maceió, Estado de Alagoas, Brasil
Março/2024

Catálogo na Fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico

Bibliotecário: Marcelino de Carvalho Freitas Neto – CRB-4 - 1767

S586h Silva, Frediano Lucas da.

Heterogeneidade de habitats e diversidade de Nematoda em recifes tropicais rasos /
Frediano Lucas da Silva. – 2024.
80 f. : il.

Orientadora: Taciana Kramer de Oliveira Pinto.

Co-Orientador: Paulo Jorge Parreira dos Santos.

Dissertação (mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de
Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Programa de Pós-Graduação
em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos. Maceió, 2024.

Inclui bibliografias.

1. Invertebrados. 2. Biodiversidade - Conservação. 2. Recifes de corais rasos -
Homogeneização. I. Título.

CDU: 595.132

A minha mãe, dedico

AGRADECIMENTOS

Aos meus familiares, sobretudo aos meus pais, o meu profundo agradecimento por serem a base sólida sobre a qual construí meus sonhos e objetivos, garantindo suporte incondicional em cada passo desta trajetória. À minha namorada, cujo apoio foi o melhor remédio para o estresse durante os dias difíceis, obrigado.

Aos meus orientadores, especialmente à Taciana Kramer, que mais do que aquela pessoa que compartilha conhecimento, cria empatia com seus alunos, sendo isso essencial para facilitar todo o trabalho durante estes dois anos, obrigado. A Paulo Santos, pelo suporte no pouco tempo que lhe coube, pelas suas correções e sugestões. Agradeço também aos professores Francisco Castro e Maria Cristina, por todo o apoio durante a identificação e incentivo em continuar a carreira acadêmica, obrigado.

Aos meus colegas do LEB, pelo cuidado e trocas de conhecimentos, em especial ao Fábio e ao Valberth, que sempre se mostraram disponíveis para me ajudar nas tarefas exigidas pelo mestrado.

Às equipes dos laboratórios (LIC, LEVE e LASDA) e aos seus coordenadores, principalmente ao Buia (Claudio Sampaio), pela partilha de conhecimento, apoio nos campos e risadas em momentos oportunos, sangue bom.

Aos irmãos (Raom, Bruno e Iuri) que, mesmo distantes me proporcionaram momentos de alegria, facilitando o dia a dia.

Aos amigos que fiz em Alagoas, Anny e seus queridos pais, Hermes, Afonso e Jairison, obrigado. Sem esquecer, claro, do meu grande amigo Rawelly, que dividiu comigo diversos momentos. Obrigado por todas as risadas, espero que nossa amizade continue firme.

RESUMO

Nos ecossistemas de recifes rasos, a diversidade biológica é impulsionada pela presença de habitats ecologicamente diversos. À medida que a estrutura física desses habitats se torna mais complexa, maior será a oferta de diferentes tipos de refúgio, oportunidades de forrageamento e recursos que estão ligados à alta diversidade e abundância de espécies. Deste modo, a heterogeneidade de habitats no recife é fundamental para a promoção de biodiversidade. Entretanto, frequentes e intensas ameaças globais e locais estão provocando rápidas mudanças na cobertura destes ecossistemas, causando a perda de habitats e espécies que contribuem diretamente para a manutenção do funcionamento e de serviços ecológicos. Uma das alternativas para verificar a contribuição dos habitats e das comunidades associadas ao recife é a utilização da diversidade funcional de grupos que desempenham papéis significativos no ecossistema. Os Nematoda de vida livre, possuem uma diversidade que pode atuar como elo para investigar as interações complexas entre a diversidade biológica e o equilíbrio funcional dos ecossistemas, principalmente devido aos seus diferentes e importantes papéis ecológicos. As respostas à influência dos diferentes habitats recifais rasos sobre a estrutura taxonômica e funcional dos Nematoda foi evidenciada nesta dissertação ao longo de dois capítulos. No primeiro, os resultados indicaram que o topo recifal apresenta uma assembleia única, mais diversa taxonomicamente e funcionalmente, com diferenças em relação às assembleias de piscinas adjacentes. Estas diferenças são dominadas por processos de substituição. Entidades Funcionais (EFs) dominantes apresentaram combinações de características relacionadas a ambientes perturbados pelo homem, sugerindo que os sistemas de recifes de coral estudados estão sofrendo degradação e que os atributos funcionais dos Nematoda podem ser uma ferramenta sensível para investigar perturbações nos ecossistemas de recifes de coral. No segundo capítulo, os Nematoda apresentaram diferenças taxonômica e funcionais entre os habitats estudados, resultando em 4 grupos dentre os 7 habitats e as diferenças foram também dominadas por processos de substituição, com elevada especificidade e fidelidade dos gêneros e EFs aos habitats. As assembleias apresentaram uma baixa redundância funcional e elevada vulnerabilidade, com a maioria das EFs compostas por um único gênero. Estes resultados apontam para a importância da manutenção da heterogeneidade de habitats na manutenção da diversidade taxonômica e funcional dos recifes de coral e, conseqüentemente, das funções e serviços associados a este ecossistema.

Palavras-chave: Invertebrados, conservação, recifes tropicais, homogeneização.

ABSTRACT

In shallow reef ecosystems, biological diversity is driven by the presence of ecologically diverse habitats. As the physical structure of these habitats becomes more complex, there is a greater supply of different types of refuge, foraging opportunities, and resources linked to high species diversity and abundance. Thus, habitat heterogeneity on the reef is crucial for promoting biodiversity. However, frequent and intense global and local threats are causing rapid changes in the coverage of these ecosystems, leading to habitat loss and the decline of species that directly contribute to ecosystem functioning and ecological services. One alternative to assess the contribution of reef habitats and associated communities is the use of functional diversity of groups that play significant roles in the ecosystem. Free-living Nematoda have a diversity that can serve as a link to investigate complex interactions between biological diversity and the functional balance of ecosystems, mainly due to their different and important ecological roles. Responses to the influence of different shallow reef habitats on the taxonomic and functional structure of Nematoda were evidenced in this dissertation over two chapters. In the first chapter, the results indicated that the reef flat presents a unique assembly, more taxonomically and functionally diverse, with differences compared to adjacent pool assemblages. These differences are dominated by replacement processes. Dominant Functional Entities (FEs) exhibited combinations of characteristics related to environments disturbed by humans, suggesting that the studied coral reef systems are undergoing degradation and that the functional attributes of Nematoda may be a sensitive tool to investigate disturbances in coral reef ecosystems. In the second chapter, Nematoda showed taxonomic and functional differences among the habitats studied, resulting in 4 groups among the 7 habitats, and the differences were also dominated by replacement processes, with high specificity and fidelity of genera and EFs to habitats. Assemblages showed low functional redundancy and high vulnerability, with most FEs composed of a single genus. These results point to the importance of maintaining habitat heterogeneity in preserving the taxonomic and functional diversity of coral reefs and, consequently, the functions and services associated with this ecosystem.

Keywords: Invertebrates, conservation, tropical reefs, homogenization.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figure 1 - Study area evidencing the Marine Protected Area, the Environmental Protected Area Costa dos Corais (APACC) (in blue), coral reef formations (in red) and sampled reef areas (in yellow)..... 42

Figure 2 - Relative abundance values (%) for genera (a) and Functional Entities (b) at Reef Flat and Tidal Pool (Others=sum of abundances of genera and FEs which presented values <5%). 45

Figure 3 - Values of Shannon-Wiener's diversity (H) and Pielou's evenness (J) for genera (a) and functional entities (b) of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool. Different lettering means significant differences ($p < 0.001$) red circles and red vertical lines=mean±standard deviation, black horizontal lines=median, black circles=outliers, whiskers=min and max, boxes=1st and 3th quartiles)..... 46

Figure 4 - Non-Metric Multidimensional Scaling Analysis (nMDS) applied to abundance of genera (a) and functional entities (b) of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool habitats. 47

CAPÍTULO II

Figura 1. Mapa de localização do estado de Alagoas (A), em detalhe o município de Piaçabuçu próximo aos recifes da praia de Pontal do Peba (B), indicando a área de estudo representada pelo polígono vermelho que circunda o recife. AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais. 76

Figura 2. Abundância relativa média (%) dos gêneros mais representativos ($AR > 10\%$) nos habitats. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). Outros = soma da abundância relativa média dos gêneros com valores inferiores a 10%. 82

Figura 3. Valores médios dos índices diversidade de Shannon (H') (A), equitatividade de Pielou (J) (B) e Riqueza de Gêneros (C). (círculos vermelhos e linhas verticais vermelhas = média±desvio padrão, linhas horizontais pretas = mediana, círculos pretos = outliers, bigodes = mínimos e máximos, caixas = 1º e 3º quartis). AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais. 83

Figura 4. Resultado da Análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS), aplicada aos dados de abundância dos gêneros de Nematoda nos habitats dos recifes rasos do pontal do Peba. AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais. 85

Figura 5. Abundância relativa (%) dos traços biológicos das assembleias de Nematoda nos habitats dos recifes rasos do Pontal do Peba: Tipo de anfídeo (A); Grupo Trófico (B): (1A = alimentadores de depósitos seletivos, 1B =

alimentadores de depósitos não seletivos, 2A = alimentadores epistrados, 2B = onívoros/predadores de acordo com Wieser, 1953); Tipo de Cauda (C); Comprimento total (D); Comprimento/Largura (E); Estratégia de História de Vida (c-p), (F), (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais)..... 87

Figura 6. Valores médios do Número de Entidades Funcionais (A), FRed = Redundância Funcional (B), FOR = Redundância Média Funcional (C) e FVuln = Vulnerabilidade Funcional (D). (círculos cinzas e linhas verticais cinzas = média±desvio padrão, linhas horizontais pretas = mediana, círculos pretos = outliers, bigodes = mínimo e máximo, caixas = 1º e 3º quartis) (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). 88

Figura 7. Valores médios dos índices de FRic = Diversidade Funcional (A), FDiv = Divergência Funcional (B), FEve = Equidade Funcional (C), FOr = Originalidade Funcional (D) e FSpe = Especialização Funcional (E). (círculos vermelhos e linhas verticais vermelhas = média±desvio padrão, linhas horizontais pretas = mediana, círculos pretos = outliers, bigodes = mínimo e máximo, caixas = 1º e 3º quartis), (AF = Areia Fina, AM = Areia Média, CDZ = Zona de Degradação de Corais). 89

Figura 8. Resultado da Análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS), aplicada aos dados de abundância ponderada dos traços biológicos das assembleias de Nematoda dos habitats dos recifes rasos do pontal do Peba (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). 91

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Table 1 - Biological traits of nematodes by category, their ecological relevance, numbers associated to each category of each trait, and methods followed to categorize them according to Semprucci et al., (2022) (modified from Justino et al 2023). 43

Table 2 - Beta diversity components of turnover and nestedness calculated for genera and functional entities (FEs) of nematode assemblages between Reef Flat and Tidal Pool habitats 47

Table 3 - IndVal analysis results presenting significant ($p < 0.05$) indicator values for genera and functional entities of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool habitats. 47

CAPÍTULO II

Tabela 1. Traços biológicos dos Nematoda por categoria, evidências da sua relevância ecológica para o ecossistema e métodos seguidos. 77

Tabela 2. Medidas e Índices funcionais baseados em entidades funcionais, evidenciando seu tipo e sua definição. 80

Tabela 3. Teste de IndiVal evidenciando as associações entre os gêneros e os habitats dos recifes rasos do Pontal do Peba. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). 84

Tabela 4. Resultado do teste pareado da Permanova aplicado à matriz de abundâncias relativas de gêneros de Nematoda. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). Resultado significativo ($p < 0.05$). 85

Tabela 5. Resultados do teste de Tukey aplicado aos índices de diversidade funcional (- = resultado não significativo). (AF = Areia Fina, AM = Areia Média, CDZ = Zona de Degradação de Corais e N° de EFs = número de entidades funcionais). 90

Tabela 6. Teste Permanova pareado aplicado à matriz de abundâncias ponderadas de características biológicas. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). Resultado significativo ($p < 0.05$). 92

APÊNDICE

CAPÍTULO I

Supplementary material 1. Mean Density (ind.10cm⁻²) ($\pm$ standard deviation) of genera and functional entities (FE) of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool habitats of Paripueira, AL. Families are also listed. The bold names are related to families listed more than once because the genera belonging to them present different functional traits combinations 67

CAPÍTULO II

Material Suplementar 1. Abundância relativa média $\pm$ desvio padrão de entidades funcionais (FEs), famílias e respectivos gêneros coletado nos 7 habitats recifais rasos (AF=Areia fina, AM=Areia média, CDZ= Zona de degradação de corais. Características biológicas de cada entidade funcional também são apresentadas (LHS=Estratégia de História de Vida, TG=Grupos Tróficos, 1A=alimentador de depósitos seletivo, 1B=alimentador de depósitos não seletivo, 2A=alimentador de detritos, 2B=predador)..... 128

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	13
REVISÃO DE LITERATURA.....	15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23

CAPÍTULO I: HABITAT AS A KEY FACTOR IN DETERMINING FUNCTIONAL AND TAXONOMIC ASPECTS OF NEMATODE ASSEMBLAGES IN TROPICAL SHALLOW CORAL REEFS.....

SHALLOW CORAL REEF SYSTEMS.....	37
Introduction.....	39
Materials and methods	41
Study area.....	41
Sampling design.....	42
Statistical analyses	44
Results	45
Discussion	48
References	52
Appendix I	67

CAPÍTULO II: HETEROGENEIDADE DE HABITATS E DIVERSIDADE DE NEMATODA EM RECIFES DE CORAL RASOS: UMA ABORDAGEM FUNCIONAL.....

CONCLUSÃO.....	70
INTRODUÇÃO	71
METODOLOGIA.....	75
Área de estudo	75
Assembleias de Nematoda	77
Análises de dados	78
Diversidade taxonômica	79
Diversidade funcional	80
RESULTADOS	81
Diversidade taxonômica	81
Diversidade funcional	86
DISCUSSÃO	92
CONCLUSÃO.....	100
REFERÊNCIAS.....	101
APÊNDICE II	128

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação é composta por dois capítulos que comparam e verificam a influência de diferentes habitats em recifes tropicais rasos sobre a estrutura de assembleias de Nematoda. O primeiro capítulo, foi desenvolvido com amostras coletadas nos recifes rasos da Área de Proteção Ambiental Costa dos Corais – APACC, em Paripueira – AL, enquanto o segundo foi elaborado com amostras coletadas nos recifes da praia de Pontal do Peba – AL.

A Área de Proteção Ambiental Costa dos Corais – APACC, é contemplada com o Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD, uma iniciativa que promove o monitoramento, conservação da diversidade biológica, revitalização das comunidades e aprimoramento da gestão das áreas recifais do Brasil em especial no Estado de Alagoas. Os PELDs são programas promovidos pelo Governo Federal, em colaboração com instituições encarregadas de promover e conduzir estudos, com o intuito de estimular pesquisas em Ecologia de Ecossistemas. Esses programas geram e adquirem informações acerca dos ecossistemas no qual estão inseridos.

No primeiro capítulo, em formato de artigo e no âmbito do PELD-CCAL, foram amostradas duas áreas recifais rasas localizadas no município de Paripueira – AL, a cerca de 1km de distância da praia, ~0,3 km² com profundidade média de 3m nas marés altas e algumas regiões frequentemente emergindo durante as marés baixas. As amostras foram coletadas em apenas um período, em ambas as áreas recifais, durante a vazante. Em cada área, 20 amostras foram coletadas aleatoriamente de 2 habitats recifais diferentes: 10 em substrato consolidado topo recifal e 10 em sedimentos arenosos em poças de maré. Posteriormente, as amostras de cada habitat foram processadas e realizada análises estatísticas com o objetivo de comparar a estrutura taxonômica e funcional das assembleias de Nematoda em ambos os habitats.

No segundo capítulo, também em formato de artigo, a coleta foi realizada entre os meses de setembro e outubro de 2022 nos recifes rasos da praia do município de Pontal do Peba – AL. As amostras foram obtidas em 7 diferentes habitats: alguns no topo recifal representados por diferentes coberturas bentônicas dominantes como 1-Turf, 2-Macroalgas frondosas do gênero *Sargassum* sp. e 3-*Zoanthus* sp., além de regiões de sedimento não consolidado

das piscinas adjacentes: 4-Areia Fina (AF), 5-Areia Média (AM), 6-Zona de Degradação de Corais (CDZ) e 7-Rodolitos. Estes habitats foram espacialmente replicados (três diferentes locais para cada habitat) com uma distância mínima de 10 metros entre locais. Em cada local, para cada habitat foram coletadas 3 réplicas para estudo dos Nematoda. Em seguida, as amostras de cada habitat foram processadas e realizadas análises estatísticas com o intuito de verificar a influência da heterogeneidade de habitats recifais rasos sobre a estrutura taxonômica e funcional dos Nematoda.

REVISÃO DE LITERATURA

Ecosistemas marinhos e recifes coralíneos

Aproximadamente 70% da superfície da Terra é coberta por água salgada que forma o maior ecossistema dentre todos, o marinho. Sua relevância está associada a recursos alimentícios, óleo, gás natural, resfriamento do planeta, ciclagem de nutrientes e dezenas de outros processos (O'Dor, 2004; UNEP, 2014). Essa importância fica mais clara, quando se observa as zonas costeiras, que cobrem somente 4% da área da terra e 11% dos oceanos, porém essas áreas concentram 1/3 da população mundial, advindas para essa área devido aos bens de consumo fornecidos pelo ambiente marinho adjacente (Barbier, 2017).

Dentre os ecossistemas marinhos os recifes de coral são formados por uma grande diversidade de organismos, sendo reconhecidos como as florestas tropicais marinhas e por conseguinte serem considerados hotspots de biodiversidade (Leão, 1996; Roberts et al., 2002), sendo um dos ecossistemas mais produtivos da terra (Vilaça, 2002).

O funcionamento de um ecossistema é tradicionalmente definido por taxas de fluxos de energia e materiais, isto é, processos ecológicos (Odum e Odum, 1955). Estes fluxos são sustentados por espécies presentes no ecossistema e é a identidade e composição dessas espécies, interagindo com o ambiente abiótico, que intermediam as taxas dos processos ecológicos. (Hooper et al., 2012; Gamfeldt et al., 2015; Duffy et al., 2017). As funções ecossistêmicas são, por sua vez, descritas mediante o movimento e/ou armazenamento de energia e nutrientes no interior do ecossistema (Bellwood et al., 2018; Brandl et al., 2019).

Nos recifes de coral, a elevada diversidade de espécies presente, é responsável pelo funcionamento e estrutura do ecossistema, assim como aos bens e serviços que ele oferta (Bellwood et al., 2004; Villéger et al., 2017; Hammerschlag et al., 2019), ou seja, um conjunto de funções ecossistêmicas responsáveis por promover benefícios à humanidade, e acesso a diferentes tipos de recursos e serviços (Mace et al., 2012; Brandl et al., 2019, Johnston et al.,

2015). O funcionamento adequado dos recifes está associado ao bem-estar de milhões de pessoas (Moberg e Folke, 1999).

Dentre os serviços fornecidos pelos recifes de corais se destaca a fonte de alimento por meio da pesca, uma vez que esse sistema possui alta produtividade e os estoques de peixes são ricos em sua área de extensão (Costanza et al., 2014). O turismo e consequentemente o lazer são considerados serviços culturais e chamam a atenção por sua rentabilidade para as populações costeiras (Spalding et al., 2017).

Além dos benefícios para alimentação e lazer, os recifes atuam como barreira na proteção costeira evitando o aumento da erosão e demais processos que o regime do oceano pode promover (Osório-Cano et al., 2019) e a sua presença está associada a processos e serviços em outros ecossistemas como as praias, mangues e prados de fanerógamas marinhas (Barbier et al., 2011). O número de serviços promovidos pelos recifes é ampliado quando se observa valores estéticos, ecológicos e de saúde, tais como sua conformação tridimensional com diferentes cores e arranjos que promove beleza cênica, remineralização e ciclagem da matéria e biotecnologia auxiliando no desenvolvimento de fármacos (Moberg e Folke, 1999; Fisher et al., 2008; Mace et al., 2012; Barbier, 2017).

Percebe-se então que os processos desempenhados pelos organismos do recife são fundamentais para manutenção da resiliência e desse ambiente (León e Bjorndal, 2002; Wabnitz et al., 2010). Processos como a produtividade primária, fixação de nitrogênio, armazenamento e ciclagem de nutrientes são realizados em grande escala pelas espécies recifais (Heithaus et al., 2008; Tâmega et al., 2016; Brandl et al., 2019). Além disto, há espécies que estruturam os recifes através do processo de bioconstrução, outras que atuam na herbivoria e controlam populações (Villaça, 2009).

Apesar de toda essa importância ecológica, sócio-econômica e cultural, diferentes impactos humanos vêm degradando os ecossistemas marinhos de maneira acelerada. A crescente pressão costeira, com deslocamento da população para áreas próximas ao oceano, promove uma maior descarga de efluentes, destruição e/ou alteração do habitat e outras perturbações antrópicas (Williams et al., 2019). Cerca de 35% dos mangues, 30% dos recifes de coral e

29% dos prados de fanerógamas marinhas já foram degradados ou perdidos ao longo das últimas décadas (Barbier, 2017; He e Silliman, 2019).

Soma-se a isso, impactos globais tais como as alterações climáticas, potencializadas pelos impactos locais, que têm promovido diversas implicações para os ecossistemas marinhos (Essington et al., 2006; Hewitt et al., 2016), e em especial para os recifes de coral, resultando em uma elevada perda de biodiversidade e cobertura coralínea que leva a alteração do regime de dominância da cobertura bentônica de corais escleractíneos para espécies de macroalgas e outros grupos mais tolerantes às condições adversas, que dificultam a recuperação dos corais (Hughes, 1994; McClanahan et al., 2002).

Além das macroalgas, outros grupos de organismos sésseis de corpo mole e crescimento mais rápido, tais como esponjas e ascídias, se proliferarão após a morte de corais duros, dificultando seu restabelecimento e consequente desenvolvimento (Norström et al., 2009; Tebbett et al., 2019). Essa mudança de regime de dominância é chamada de mudança de fase, onde o desenvolvimento de grupos mais tolerantes a estressores modifica o ambiente a seu favor, inibindo mais ainda o restabelecimento e desenvolvimento de novos corais (Hughes et al., 2010), alterando a estrutura das comunidades bentônicas recifais.

Dentre todos os organismos não coralíneos, os complexos de algas epilíticas são os mais comuns e disseminados. Em grande parte dos recifes costeiros rasos, que sofreram algum tipo de perturbação, é comum a presença de uma cobertura de algas turfosas, que geralmente são indicadoras de estresse ambiental (Jouffray et al., 2015; Smith et al., 2016; Bellwood et al., 2018).

No Brasil existe uma extensa faixa costeira medindo aproximadamente 7500 km de extensão onde é possível observar um grande sistema de ambientes coralíneos bastante heterogêneo (Aued et al., 2018). Com um processo histórico evolutivo particular, que remete ao período terciário, os recifes do Atlântico Sudoeste representam apenas 1% dos recifes de corais do mundo e são bastante distintos das áreas recifais do Caribe e do Indo-Pacífico, principalmente em relação ao número de espécies (Leão, 1996). Os recifes do Atlântico Sul são caracterizados principalmente por recifes rochosos e biogênicos marginais. Os recifes brasileiros possuem alta taxa de endemismo e pouca diversidade de espécie de corais pétreos, contando com apenas 23 (Perry e Larcombe, 2003; Leão et al., 2003; Leão et al., 2010; Laborel-Deguen et al., 2019).

No que remete aos recifes Nordestinos e mais especificamente aos recifes no litoral sul do estado de Alagoas é possível encontrar algumas espécies de corais na zona intertidal e alguns em zonas mais profundas (Correia, 2011; Sampaio e Pinto, 2019). Essa área recifal sofre influência do Rio São Francisco, pois é próxima da sua foz, cerca de 20 km até a praia de Pontal do Peba. Nos recifes rasos a cobertura bentônica é dominada por algas Turf e em seguida por corais zooxantelados, ainda ocorre a presença de hidrocorais, enquanto nos recifes mais profundo há colônias de *Millepora alcicornis*, *Agaricia fragilis* e *Montastrea Cavernosa* (Correia, 2011; Sampaio e Pinto, 2019).

Heterogeneidade espacial

O conhecimento da forma, dimensão e estrutura dos habitats, determina como as comunidades interagem e se desenvolvem, isso se aplica aos habitats fornecidos pelos recifes, pois eles representam um importante substrato para assentamento de diversas assembleias (Odum, 1988; Rosso, 1995; Vogel, 2020). Este conhecimento facilita a compreensão da distribuição das comunidades ao longo dos habitats e os processos que essas comunidades desempenham. Os recifes de corais possuem estrutura complexa e heterogênea, ao passo que também apresentam topografia irregular do substrato, que gera uma alta diversidade de habitats e nichos (Odum 1988; Mansilla e Pereira, 2001; Pittman e Brown, 2011).

A estrutura tridimensional física de diversos ecossistemas é construída por espécies consideradas engenheiras ecossistêmicas ou de fundação, como corais, algas e árvores. As irregularidades morfológicas fornecidas por esses organismos contribuem para a biodiversidade e produtividade dos ecossistemas no qual eles estão inseridos (Nash et al., 2014). Habitats estruturalmente complexos geram fontes de alimentos, refúgios e outros recursos para uma grande quantidade de espécies quando comparados com habitats com menor complexidade estrutural (Tews et al., 2004; González-Rivero et al., 2017). Quanto mais elevada a complexidade estrutural de um ecossistema, espera-se que maior seja o número de habitats e consequentemente maior a diversidade de organismos (Holbrook et al., 2015).

A relação entre habitat e espécies é mediada pela complexidade estrutural, pois a depender da sua conformação tridimensional pode se ter aumento ou redução da disponibilidade de abrigos e barreiras que fragmentam o espaço, gerando ou não assembleias mais heterogêneas de organismos no caso dos recifes de corais (Sebens, 1991). Essa heterogeneidade da superfície recifal promove estratégias de colonização, recrutamento, fendas e buracos que atuam como reguladores de interações predador-presa (Hixon e Menge, 1991; Davies et al., 2013). Dessa forma, todo o arranjo espacial, assim como os processos bióticos e abióticos serão determinantes para a complexidade estrutural dos habitats ao longo do tempo (Tews et al., 2004).

Ao longo da extensão dos recifes de corais é possível identificar um mosaico que constitui uma série de microhabitats com diferentes composições de estrutura, esses locais podem estar dentro dos recifes ou associados ao mesmo (Bruno, 2001; Hall e Kingsford, 2021). Os recifes possuem uma grande diversidade de organismos na sua composição e isso contribui para formação de diferentes habitats (Richardson et al., 2017). Quando se observa a zonation recifal, este aspecto se torna evidente, pois é possível identificar ao longo do recife diferentes zonas com distintas coberturas (Huston, 1985; Oakley-Cogan et al., 2020).

Além do habitat recifal propriamente dito, dentro do recife de coral, existe uma série de outros habitats que podem estar associadas ao mesmo, por exemplo, a Zona de Degradação de Corais (ZDC), poças de maré e bancos de rodolitos (Semprucci et al., 2013; Pérez-García et al., 2019). Esse primeiro habitat, pode se localizar entre o recife frontal e a massa continental, onde os fragmentos de corais mortos advindos da crista recifal que sofrem com ações hidrodinâmicas das ondas e correntes oceânicas formam progressivamente a CDZ (Raes e Vanreusel 2005; Raes et al., 2007; De Troch et al., 2008).

Além das forças hidrodinâmicas, ocorre acentuada bioerosão contribuindo ainda mais para complexidade estrutural desse ambiente, uma vez que os peixes papagaios e cirurgiões atuam no pastoreio dos recifes liberando fragmentos coralíneos (Bonaldo et al., 2014; Rogers et al., 2016). A combinação dessas pequenas porções de sedimento recifal soma-se as estruturas de outros indivíduos como conchas de bivalves, fragmentos de algas e outros indivíduos sésseis, provocando alterações na estrutura das comunidades bentônicas que

estão presente na CDZs (Semprucci et al., 2013; Pérez-García et al., 2019), e contribuindo para aumento da sua heterogeneidade.

Nos recifes de corais rasos, quando ocorre a baixa-mar, pode acontecer a formação de piscinas e poças de maré. Essas poças são cavidades irregulares que são utilizadas por muitos indivíduos como berçários (Dias, 2013). Como consequência da retenção da água, as poças propiciam condições únicas de variações de temperatura e salinidade, dessa forma vários organismos utilizam como esconderijo (Castro e Huber, 2012). Esse habitat se caracteriza como intermediário entre substratos emergentes e aqueles em contínua submersão (Metaxas e Scheibling, 1993).

Além da CDZ e poças de maré, os bancos de rodolitos são habitats que são encontrados próximos a recifes de corais (Marques e Araújo 2019). Os rodolitos são algas calcárias não articuladas (Foster et al., 2013; Horta et al., 2016), que se desenvolvem não aderidas a um substrato, gerando nódulos. Quando os rodolitos ocorrem em grande quantidade formam bancos de rodolitos (Pereira-filho et al., 2012). Essas algas são encontradas em zonas entre-marés até profundidades onde possa ocorrer luminosidade que possibilite a realização de fotossíntese (Foster, 2001).

Os rodolitos fornecem microhabitats para diversos organismos marinhos em substratos arenosos, aumentando a heterogeneidade ambiental e consequentemente a diversidade local (Harvey e Bird, 2008; Ávila e Riosmema-Rodrigues, 2011; Foster et al., 2013). Portanto, compreender a influência da diversidade de habitats e de suas assembleias em ecossistemas que estão sofrendo com uma perda de área considerável, é fundamental no subsídio de ferramentas e planos de conservação eficientes.

Nematoda associados a recifes de coral

Os Nematoda de vida livre predominam em todos os ecossistemas em termos de biomassa e abundância (Andrássy, 2005; Giere, 2009) e são geralmente os mais diversos entre o meiobenthos (Moens et al., 1999; Danovaro et al., 2000). Sua distribuição e diversidade são influenciadas pelo tamanho dos grãos do sedimento, enriquecimento orgânico, salinidade, correntes e disponibilidade de oxigênio (Giere, 2009; Semprucci et al., 2010). Contudo,

trabalhos em ambientes recifais, indicam que a energia hidrodinâmica e o tipo de habitat e sua composição, são os principais determinantes ecológicos que influenciam a riqueza e a diversidade dos Nematoda (Sandulli et al., 2014; Ruiz-Abierno e Armenteros, 2017; Armenteros et al., 2019).

A distribuição e diversidade de assembleias de Nematoda em recifes de corais foi relativamente estudada em algumas regiões recifais no mundo, com foco em pequenos habitats ao longo dos recifes, incluindo areias com diferentes granulometrias (Alongi, 1986; Boucher, 1997; De Jesús-Navarrete, 2007), algas turf, macroalgas (Pérez-García et al. 2015; Armenteros et al., 2020; Marzo-Pérez et al., 2024), substrato duro (Gobin, 2007), CDZs (Raes et al., 2007; De Troch et al., 2008; Raes et al., 2008; Semprucci et al., 2013; Grassi et al., 2022) e outros com mais de dois habitats distintos (Ruiz-Abierno e Armenteros, 2017; Armenteros et al., 2019). Apesar desses esforços, ainda há uma lacuna significativa de conhecimento sobre a diversidade dos Nematoda (Appeltans et al., 2012), especialmente nos recifes, que abrigam a maior diversidade de organismos do ambiente marinho e estão sujeitos a pressões humanas constantes (Fisher et al., 2015; Andrello et al., 2022).

Dadas as alterações cada vez mais rápidas nos recifes, a sensibilidade dos Nematoda a mudanças, associada ao seu curto tempo de geração, os torna uma ferramenta viável para avaliar a saúde desses ecossistemas (Giere, 2009; Semprucci et al., 2022). Os Nematoda apresentam características como estabilidade populacional geralmente alta, baixa mobilidade e desenvolvimento bentônico direto, resultando em uma ampla gama de especificidade e respostas a distúrbios (Losi et al., 2013). Compreender o papel dos Nematoda em um ecossistema sensível e em processo de colapso pode fornecer informações valiosas, especialmente sobre como os invertebrados de pequeno porte estão respondendo ao declínio dos recifes, uma vez que grande parte das informações sobre os grupos associados aos recifes é derivada de peixes e a macrofauna bentônica (Graham et al., 2014; Mouillot et al., 2014 Ruiz-Abierno et al., 2017; Tavanayan et al., 2021; Souza et al., 2023).

Esses pequenos invertebrados contribuem de diversas maneiras para os ecossistemas onde estão presentes, desempenhando funções ecológicas importantes ao conectar componentes bióticos e abióticos (Coull, 1999; Giere, 2009), participando de processos sedimentares, tróficos e ecológicos (Heip,

1985, Alkemade et al., 1992). Eles estimulam a ciclagem de nutrientes, regulam processos de decomposição ao se alimentar de micróbios e estimular seu desenvolvimento (Hubas et al., 2010). Além disso, realizam atividades de bioturbação dos sedimentos, contribuindo para melhorar a biodiversidade e para a manutenção de ambientes estáveis e saudáveis (Freckman, 1988; Neher, 2001; Moreno et al., 2011; Jiang et al., 2017; Schratzberger e Ingels, 2018).

Além de contribuir para a compreensão dos processos ecossistêmicos, os Nematoda são essenciais para a estabilidade funcional dos ecossistemas (Biggs et al., 2020), pois sua diversidade funcional fornece insights sobre o equilíbrio funcional dos ecossistemas (Danovaro et al., 2008; Sroczynska et al., 2021; Semprucci et al., 2022; Justino et al., 2023). Algumas características morfológicas e ecológicas são geralmente utilizadas para avaliar a diversidade funcional, redundância e vulnerabilidade do grupo, possibilitando a relação desses parâmetros com a resiliência dos locais onde as assembleias são encontradas (Danovaro et al., 2008; Semprucci et al., 2018; Semprucci et al., 2022; Justino et al., 2023). Os traços funcionais podem exercer influência, responder a alterações ou desempenhar ambos os papéis nos ambientes (Beauchard, 2023), aumentando assim o interesse em seu uso, embora para os Nematoda esse uso ainda seja modesto e em contextos específicos (Alves et al., 2014; Esteves et al., 2022; Semprucci et al., 2022; Justino et al., 2023).

O aumento nas atividades que influenciam os processos ecossistêmicos está diretamente relacionado à diversidade de Nematoda, uma vez que uma maior diversidade geralmente suporta taxas mais altas de alguns processos ecossistêmicos e promove uma maior eficiência em sua execução (Danovaro et al., 2008; Pusceddu et al., 2014; Biggs et al., 2020). Isso sugere que podem existir interações funcionais mutuamente positivas que são aprimoradas em níveis mais elevados de diversidade de espécies. A alta diversidade entre os grupos da meiofauna, especialmente os Nematoda, pode aumentar a probabilidade de que uma ou mais espécies estejam bem adaptadas para explorar as constantes mudanças nas disponibilidades de recursos (Danovaro et al., 2008).

Pode haver espécies que podem desaparecer de alguns ecossistemas sem alterar substancialmente os processos ecossistêmicos que influenciam, uma vez que duas espécies podem ter semelhanças na forma como se

alimentam, reproduzem e se movem nos habitats (Schratzberger e Ingels, 2018, Semprucci et al., 2022; Justino et al., 2023). No entanto, é improvável que realizem essas atividades exatamente da mesma maneira, e o significado funcional dessas diferenças provavelmente dependerá da espécie e do ecossistema em questão, bem como dos nichos específicos que as espécies ocupam (Schratzberger et al., 2007). Portanto, esforços imediatos são necessários para compreender como um dos filões mais diversos da natureza está se comportando em termos de diversidade em um ecossistema relativamente carente de estudos sobre ele.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alkemade, R., Wielemaker, A., Hemminga, M. A. (1992). Stimulation of decomposition of *Spartina anglica* leaves by the bacterivorous marine nematode *Diplolaimelloides brucei* (Monhysteridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159(2), 267-278.

Alves, A. S., Veríssimo, H., Costa, M. J., & Marques, J. C. (2014). Taxonomic resolution and Biological Traits Analysis (BTA) approaches in estuarine free-living nematodes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 138, 69-78.

Alongi, D. M. (1986) Population structure and trophic composition of the free-living nematodes inhabiting carbonate sands of Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Freshw. Res.* 37(5).

Andrássy, I. (2005). Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia). (No Title).

Andrello, M., Darling, E. S., Wenger, A., Suárez-Castro, A. F., Gelfand, S., & Ahmadi, G. N. (2022). A global map of human pressures on tropical coral reefs. *Conservation Letters*, 15(1), e12858.

Appeltans, W., Ahyong, S. T., Anderson, G., Angel, M. V., Artois, T., Bailly, N., ... Costello, M. J. (2012). The magnitude of global marine species diversity. *Current biology*, 22(23), 2189-2202.

Armenteros, M., Rodríguez-García, P., Pérez-García, J. A., & Gracia, A. (2020). Diversity patterns of free-living nematode assemblages in seagrass beds from the Cuban archipelago (Caribbean Sea). *Biodiversity Data Journal*, 8.

Armenteros, M., Ruiz-Abierno, A., Sosa, Y., & Pérez-García, J. A. (2012). Habitat heterogeneity effects on macro-and meiofauna (especially nematodes) in Punta Francés coral reef (SW Cuban Archipelago).

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.

Ávila, E., Riosmena-Rodriguez, R. (2011). A preliminary evaluation of shallow-water rhodolith beds in Bahia Magdalena, Mexico. *Brazilian journal of oceanography*, 59, 365-375.

Barbier, E. B. (2017). Marine ecosystem services. *Current Biology*, 27(11), R507-R510.

Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological monographs*, 81(2), 169-193.

Beauchard, O. (2023). The importance of trait selection. *On The Meaning of Functional Diversity in Benthic Studies. Frontiers in Marine Science*, 10, 1195595.

Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827-833.

Bellwood, D. R., Tebbett, S. B., Bellwood, O., Mihalitsis, M., Morais, R. A., Streit, R. P., Fulton, C. J. (2018). The role of the reef flat in coral reef trophodynamics: Past, present, and future. *Ecology and evolution*, 8(8), 4108-4119.

Biggs, C. R., Yeager, L. A., Bolser, D. G., Bonsell, C., Dichiera, A. M., Hou, Z., ... & Erisman, B. E. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, 11(7), e03184.

Bonaldo, R. M., Hoey, A. S., Bellwood, D. R. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 52, 81-132.

Boucher, G. (1997). Structure and biodiversity of nematode assemblages in the SW lagoon of New Caledonia. *Coral Reefs*, 16(3), 177-186.

Brandl, S. J., Rasher, D. B., Côté, I. M., Casey, J. M., Darling, E. S., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E. (2019). Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(8), 445-454.

Bruno, J. F. (2001). Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. *Marine community ecology*.

Castro, P. Huber, M. E. (2012). *Biologia Marinha*. 8º ed. Porto Alegre: AMGH, 461p.

Correia, M. D. (2011). Scleractinian corals (Cnidaria: Anthozoa) from reef ecosystems on the Alagoas coast, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(3), 659-668.

Costanza, R., De Groot, R., Sutton, P., Van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global environmental change*, 26, 152-158.

Coull, B. C. (1999). Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*, 24(4), 327-343.

Danovaro, R., Gambi, C., Dell'Anno, A., Corinaldesi, C., Fraschetti, S., Vanreusel, A., ... & Gooday, A. J. (2008). Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology*, 18(1), 1-8.

Danovaro, R., Tselepides, A., Otegui, A., & Della Croce, N. (2000). Dynamics of meiofaunal assemblages on the continental shelf and deep-sea sediments of the Cretan Sea (NE Mediterranean): relationships with seasonal changes in food supply. *Progress in Oceanography*, 46(2-4), 367-400.

Davies, S. W., Matz, M. V., Vize, P. D. (2013). Ecological complexity of coral recruitment processes: effects of invertebrate herbivores on coral recruitment and growth depends upon substratum properties and coral species. *PloS one*, 8(9), e72830.

De Jesús-Navarrete, A. (2007). Nematodos de los arrecifes de Isla Mujeres y Banco Chinchorro, Quintana Roo, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 42(2), 193-200.

De Troch, M., Raes, M., Muthumbi, A., Gheerardyn, H., Vanreusel, A. (2008). Spatial diversity of nematode and copepod genera of the coral degradation zone along the Kenyan coast, including a test for the use of higher-taxon surrogacy. *African Journal of Marine Science*, 30(1), 25-33.

Marzo-Pérez, D., Pérez-García, J. A., Apprill, A., Armenteros, M. (2024). Diversity of Cryptofaunal Nematode Assemblages along the Jardines de La Reina Coral Reef, Southern Cuba. *Diversity*, 16(5), 264.

Dias, M. A. D. (2013). Tidal pools as nursery areas for marine fish larvae and juveniles: habitat use and trophic ecology (Doctoral dissertation).

Duffy, J. E., Godwin, C. M., & Cardinale, B. J. (2017). Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549(7671), 261-264.

Esteves, A. M., Souza, T. P., Sarmento, 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.

Essington, T. E., Beaudreau, A. H., Wiedenmann, J. (2006). Fishing through marine food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(9), 3171-3175.

Fisher, B., Turner, K., Zylstra, M., Brouwer, R., De Groot, R., Farber, S., Balmford, A. (2008). Ecosystem services and economic theory: integration for policy-relevant research. *Ecological applications*, 18(8), 2050-2067.

Fisher, R., O'Leary, R. A., Low-Choy, S., Mengersen, K., Knowlton, N., Brainard, R. E., Caley, M. J. (2015). Species richness on coral reefs and the pursuit of convergent global estimates. *Current Biology*, 25(4), 500-505

Foster, M. S. (2001). Rhodoliths: between rocks and soft places. *Journal of phycology*, 37(5), 659-667.

Foster, M. S., Amado Filho, G. M., Kamenos, N. A., Riosmena-Rodríguez, R., Steller, D. L. (2013). Rhodoliths and rhodolith beds. *Research and discoveries: the revolution of science through SCUBA*.

Freckman, D. W. (1988). Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24(1-3), 195-217.

Gamfeldt, L., Lefcheck, J. S., Byrnes, J. E., Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Griffin, J. N. (2015). Marine biodiversity and ecosystem functioning: what's known and what's next? *Oikos*, 124(3), 252-265.

Gobin, J. F. (2007). Free-living marine nematodes of hard bottom substrates in Trinidad and Tobago, West Indies. *Bulletin of Marine Science*, 81(1), 73-84.

González-Rivero, M., Harborne, A. R., Herrera-Reveles, A., Bozec, Y. M., Rogers, A., Friedman, A., Hoegh-Guldberg, O. (2017). Linking fishes to multiple metrics of coral reef structural complexity using three-dimensional technology. *Scientific reports*, 7(1), 13965.

Hall, A. E., Kingsford, M. J. (2021). Habitat type and complexity drive fish assemblages in a tropical seascape. *Journal of Fish Biology*, 99(4), 1364-1379.

Hammerschlag, N., Schmitz, O. J., Flecker, A. S., Lafferty, K. D., Sih, A., Atwood, T. B., Cooke, S. J. (2019). Ecosystem function and services of aquatic predators in the Anthropocene. *Trends in ecology & evolution*, 34(4), 369-383.

Harvey, A. S., Bird, F. L. (2008). Community structure of a rhodolith bed from cold-temperate waters (southern Australia). *Australian journal of botany*, 56(5), 437-450.

He, Q., Silliman, B. R. (2019). Climate change, human impacts, and coastal ecosystems in the Anthropocene. *Current Biology*, 29(19), R1021-R1035.

Heip, C., Vincx, M., & Vranken, G. (1985). The ecology of free-living nematodes. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 23, 399-489.

Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., Worm, B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in ecology & evolution*, 23(4), 202-210.

Hewitt, J. E., Ellis, J. I., Thrush, S. F. (2016). Multiple stressors, nonlinear effects and the implications of climate change impacts on marine coastal ecosystems. *Global change biology*, 22(8), 2665-2675.

Holbrook, S. J., Schmitt, R. J., Messmer, V., Brooks, A. J., Srinivasan, M., Munday, P. L., Jones, G. P. (2015). Reef fishes in biodiversity hotspots are at greatest risk from loss of coral species. *PloS one*, 10(5), e0124054.

Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E., Hungate, B. A., Matulich, K. L., O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401), 105-108.

Horta, P. A., Riul, P., Amado Filho, G. M., Gurgel, C. F. D., Berchez, F., Nunes, J. M. D. C., Figueiredo, M. (2016). Rhodoliths in Brazil: Current knowledge and potential impacts of climate change. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64, 117-136.

Hubas, C., Sachidhanandam, C., Rybarczyk, H., Lubarsky, H. V., Rigaux, A., Moens, T., Paterson, D. M. (2010). Bacterivorous nematodes stimulate microbial growth and exopolymer production in marine sediment microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 419, 85-94.

Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547-1551.

Hughes, T. P., Anderson, K. D., Connolly, S. R., Heron, S. F., Kerry, J. T., Lough, J. M., ... & Wilson, S. K. (2018). Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*, 359(6371), 80-83.

Huston, M. A. (1985). Patterns of species diversity on coral reefs. *Annual review of ecology and systematics*, 16(1), 149-177.

Jiang, X., Xiang, M., & Liu, X. (2017). Nematode-trapping fungi. *Microbiology Spectrum*, 5(1), 10-1128.

Johnston, E. L., Mayer-Pinto, M., Crowe, T. P. (2015). Chemical contaminant effects on marine ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology*, 52(1), 140-149.

Jouffray, J. B., Nyström, M., Norström, A. V., Williams, I. D., Wedding, L. M., Kittinger, J. N., Williams, G. J. (2015). Identifying multiple coral reef regimes and their drivers across the Hawaiian archipelago. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1659), 20130268.

Laborel-Deguen, F., Castro, C. B., Nunes, F., Pires, D. O. (2019). Recifes brasileiros: o legado de Laborel.

Leao, A. N. Z. M. D. (1996). The coral reefs of Bahia: morphology, distribution and the major environmental impacts. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 68(3), 439-452.

Leão, Z. M., Kikuchi, R. K., Testa, V. (2003). Corals and coral reefs of Brazil. In *Latin American coral reefs* (pp. 9-52). Elsevier Science.

León, Y. M., Bjorndal, K. A. (2002). Selective feeding in the hawksbill turtle, an important predator in coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 245, 249-258.

Losi, V., Grassi, E., Balsamo, M., Rocchi, M., Gaozza, L., & Semprucci, F. (2021). Changes in taxonomic structure and functional traits of nematodes as tools in the assessment of port impact. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 260, 107524.

Mace, G. M., Norris, K., & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in ecology & evolution*, 27(1), 19-26.

Mansilla, A., Pereira, S. M. B. (2001). Comunidades y diversidad de macroalgas em pozas intermareales de arrecifes. *Sustentabilidad de la biodiversidad* (K Alveal, T Antezana, eds.). Universidad de Concepción-Chile, 315-330.

Marques, S., de Araújo, T. C. M. (2019). Survey and assessment of seabed resources from the Brazilian continental shelf by the law of the sea: From national to international jurisdictions. *Ocean & coastal management*, 178, 104858.

McClanahan, T., Polunin, N., Done, T. (2002). Ecological states and the resilience of coral reefs. *Conservation ecology*, 6(2).

Metaxas, A., Scheibling, R. E. (1993). Community structure and organization of tidepools. *Marine Ecology Progress Series*.

Moberg, F., Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological economics*, 29(2), 215-233.

Moens, T., Van Gansbeke, D., & Vincx, M. (1999). Linking estuarine nematodes to their suspected food. A case study from the Westerschelde Estuary (south-west Netherlands). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79(6), 1017-1027.

Moreno, M., Semprucci, F., Vezzulli, L., Balsamo, M., Fabiano, M., & Albertelli, G. (2011). The use of nematodes in assessing ecological quality status in the Mediterranean coastal ecosystems. *Ecological Indicators*, 11(2), 328-336.

Nash, K. L., Allen, C. R., Barichievy, C., Nyström, M., Sundstrom, S., Graham, N. A. (2014). Habitat structure and body size distributions: Cross-ecosystem comparison for taxa with determinate and indeterminate growth. *Oikos*, 123(8), 971-983.

Neher, D. A. (2001). Nematode communities as ecological indicators of agroecosystem health. *Agroecosystem sustainability: Developing practical strategies*, 105-120.

Norström, A. V., Nyström, M., Lokrantz, J., Folke, C. (2009). Alternative states on coral reefs: beyond coral–macroalgal phase shifts. *Marine ecology progress series*, 376, 295-306.

Oakley-Cogan, A., Tebbett, S. B., Bellwood, D. R. (2020). Habitat zonation on coral reefs: Structural complexity, nutritional resources and herbivorous fish distributions. *PLoS One*, 15(6), e0233498.

O'dor, R. (2004). A census of marine life. *BioScience*, 54(2), 92-93.

Odum, H. T., Odum, E. P. (1955). Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecological monographs*, 25(3), 291-320.

Odum, W. E. (1988). Comparative ecology of tidal freshwater and salt marshes. *Annual review of ecology and systematics*, 19(1), 147-176.

Osorio-Cano, J. D., Alcérreca-Huerta, J. C., Mariño-Tapia, I., Osorio, A. F., Acevedo-Ramírez, C., Enriquez, C., Oumeraci, H. (2019). Effects of roughness loss on reef hydrodynamics and coastal protection: approaches in Latin America. *Estuaries and coasts*, 42, 1742-1760.

Pereira-Filho, G. H., Amado-Filho, G. M., de Moura, R. L., Bastos, A. C., Guimaraes, S. M., Salgado, L. T., Brasileiro, P. S. (2012). Extensive rhodolith beds cover the summits of southwestern Atlantic Ocean seamounts. *Journal of coastal research*, 28(1), 261-269.

Pérez-García, J. A., Marzo-Pérez, D., Armenteros, M. (2019). Spatial scale influences diversity patterns of free-living nematode assemblages in coral degradation zones from the Caribbean Sea. *Marine Biodiversity*, 49, 1831-1842.

Pérez-García, J. A., Ruiz-Abierno, A., & Armenteros, M. (2015). Does morphology of host marine macroalgae drive the ecological structure of epiphytic meiofauna. *J Mar Biol Oceanogr*, 4(1), 2.

Perry, C. T., Larcombe, P. (2003). Marginal and non-reef-building coral environments. *Coral Reefs*, 22, 427-432.

Pittman, S. J., Brown, K. A. (2011). Multi-scale approach for predicting fish species distributions across coral reef seascapes. *PloS one*, 6(5), e20583.

Pusceddu A, Bianchelli S, Gambi C, Danovaro R (2011) Assessment of benthic trophic status of marine coastal ecosystems: Significance of meiofaunal rare taxa. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 93(4): 420-430.

Raes, M., De Troch, M., Ndaro, S. G., Muthumbi, A., Guilini, K., Vanreusel, A. (2007). The structuring role of microhabitat type in coral degradation zones: a case study with marine nematodes from Kenya and Zanzibar. *Coral Reefs*, 26, 113-126.

Raes, M., Vanreusel, A. (2005). The metazoan meiofauna associated with a cold-water coral degradation zone in the Porcupine Seabight (NE Atlantic). In: Freiwald, A., Roberts, J.M. (eds) *Cold-Water Corals and Ecosystems*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin, Heidelberg.

Richardson, L. E., Graham, N. A., Hoey, A. S. (2017). Cross-scale habitat structure driven by coral species composition on tropical reefs. *Scientific Reports*, 7(1), 7557.

Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., Werner, T. B. (2002). Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, 295(5558), 1280-1284.

Rogers, J. S., Monismith, S. G., Kowek, D. A., Torres, W. I., Dunbar, R. B. (2016). Thermodynamics and hydrodynamics in an atoll reef system and their influence on coral cover. *Limnology and oceanography*, 61(6), 2191-2206.

Rosso, S. (1995). Dimensionamento amostral em estudos descritivos de comunidades de organismos bênticos sésseis e semi-sésseis. *Oecologia Brasiliensis*.

Ruiz-Abierno, A., & Armenteros, M. (2017). Coral reef habitats strongly influence the diversity of macro-and meiobenthos in the Caribbean. *Marine Biodiversity*, 47, 101-111.

Sampaio, C. L. S., Pinto, T. K. Recifes e ambientes coralíneos sob a influência do Rio São Francisco (SE/AL). In: Laborel, DF, Castro CB, Nunes FLD, Pires DO, editors. *Recifes Brasileiros: O legado de Laborel*. Rio de Janeiro: Editora do Museu Nacional; 2019. p.174–75.

Sebens, K. P. In *Habitat Structure*: (1991) The physical arrangement of objects in space (eds Susan S. Bell, Earl D. McCoy, & Henry R. Mushinsky) 211–234.

Semprucci, F., Colantoni, P., Baldelli, G., Rocchi, M., & Balsamo, M. (2010). The distribution of meiofauna on back-reef sandy platforms in the Maldives (Indian Ocean). *Marine Ecology*, 31(4), 592-607.

Semprucci, F., Colantoni, P., Baldelli, G., Sbrocca, C., Rocchi, M., Balsamo, M. (2013). Meiofauna associated with coral sediments in the Maldivian subtidal habitats (Indian Ocean). *Marine Biodiversity*, 43, 189-198.

Semprucci, F., Moreno, M., Sbrocca, S., Rocchi, M., Albertelli, G., & Balsamo, M. (2013). The nematode assemblage as a tool for the assessment of marine ecological quality status: a case-study in the Central Adriatic Sea. *Mediterranean Marine Science*, 14(1), 48-57.

Semprucci, F., Grassi, E., & Balsamo, M. (2022). Simple is the best: an alternative method for the analysis of free-living nematode assemblage structure. *Water*, 14(7), 1114.

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.

Spalding, M., Burke, L., Wood, S. A., Ashpole, J., Hutchison, J., Zu Ermgassen, P. (2017). Mapping the global value and distribution of coral reef tourism. *Marine Policy*, 82, 104-113.

Sroczyńska, K., Chainho, P., Vieira, S., & Adao, H. (2021). What makes a better indicator? Taxonomic vs functional response of nematodes to estuarine gradient. *Ecological Indicators*, 121, 107113.

Tâmega, F. T. S., Figueiredo, M. A. O., Ferreira, C. E. L., Bonaldo, R. M. (2016). Seaweed survival after consumption by the greenbeak parrotfish, *Scarus trispinosus*. *Coral Reefs*, 35, 329-334.

Tavanayan, S., Sharifian, S., Kamrani, E., Mortazavi, M. S., & Behzadi, S. (2021). Influence of environmental factors on the characteristics of macrobenthic communities in soft bottoms around coral reefs of Larak Island (Persian Gulf). *Hydroécologie Appliquée*, 21, 93-113.

Tebbett, S. B., Streit, R. P., Bellwood, D. R. (2019). Expansion of a colonial ascidian following consecutive mass coral bleaching at Lizard Island, Australia. *Marine Environmental Research*, 144, 125-129.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.

UNEP, I., TNC, W. (2014). Green infrastructure: guide for water management. UN Environ. Programme Nairobi.

Vilaça, R. (2002). Recifes biológicos. *Biologia marinha*.

Villaça, R. C. (2009). Recifes Biológicos. In: Pereira R.C, Soares-Gomes A. (eds). *Biologia Marinha*. Rio de Janeiro. Interciência, pp. 399-420.

Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79, 783-801.

Vogel, S. (2020). *Life in moving fluids: the physical biology of flow*-revised and expanded second edition. Princeton university press.

Wabnitz, C. C., Balazs, G., Beavers, S., Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., Christensen, V., Pauly, D. (2010). Ecosystem structure and processes at Kaloko Honokōhau, focusing on the role of herbivores, including the green sea turtle *Chelonia mydas*, in reef resilience. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 27-44.

Williams, G. J., Graham, N. A., Jouffray, J. B., Norström, A. V., Nyström, M., Gove, J. M., Wedding, L. M. (2019). Coral reef ecology in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 1014-1022.

CAPÍTULO I

**HABITAT AS A KEY FACTOR IN DETERMINING FUNCTIONAL AND
TAXONOMIC ASPECTS OF NEMATODE ASSEMBLAGES IN TROPICAL
SHALLOW CORAL REEFS**

Habitat as a key factor in determining functional and taxonomic aspects of nematode assemblages in tropical shallow coral reefs

Frediano Lucas^{1*}, Karla Priscila Barros da Silva¹, Juciélia Tenório Justino¹ Francisco José Victor de Castro², Maria Cristina da Silva², Taciana Kramer de Oliveira Pinto¹

¹*Laboratório de Ecologia Bentônica, UE Penedo, Campus Arapiraca, UFAL, Brazil*

²*Laboratório de Meiofauna, Cuité – CES, UFCG, Brazil*

*Corresponding author: Frediano Lucas, Laboratório de Ecologia Bentônica, Unidade Educacional Penedo/Campus Arapiraca, Universidade Federal de Alagoas (UFAL), Av. Beira Rio, s/n, Centro, Penedo, AL, 57200-000, Brazil email: frediano.silva@icbs.ufal.br

Frediano Lucas: <https://orcid.org/0000-0002-8218-7811>

Taciana Kramer Pinto: <https://orcid.org/0000-0002-8295-7206>

Juciélia Tenório Justino: <https://orcid.org/0000-0002-9533-9394>

Francisco José Victor de Castro: <https://orcid.org/0000-0002-2127-0806>

Aknowledgments

We are grateful to the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio, APA Costa dos Corais for the support in field work issues (Sisbio nº 21470-1). We also thank the FL's scholarship provided by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior.

This study is part of the Long Term Ecological Research – Brazil site PELD-CCAL (Projeto Ecológico de Longa Duração - Costa dos Corais, Alagoas), funded by the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development CNPq – (#441657/2016-8, #442237/2020-0), the Research Support Foundation of the State of Alagoas FAPEAL - (#60030.1564/2016, #PLD2021010000001) and the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel - CAPES (#23038.000452/2017-16).

Abstract

Habitat attributes influence the establishment of biological assemblages, which, in turn, alter their structure in response to changes in these attributes. To understand taxonomic

and functional aspects selected from any habitat is paramount, since these aspects provide information about the ecological status of the ecosystem. In this study we investigate whether the taxonomic and functional structures of nematode assemblages in coral reefs are determined by the type of habitat, comparing the more structurally complex Reef Flat and the unconsolidated sandy sediments of Tidal Pool around the reef patches. Nematodes genera and functional entities (FE) were investigated through diversity and evenness indexes, as well as multivariate analyses such as indval, beta diversity, nMDS and PERMANOVA. The Reef Flat presents a unique assemblage, more taxonomically and functionally diverse, with differences from Tidal Pool assemblages dominated by turnover processes. Dominant FEs presented combinations of traits related to human disturbed environments, suggesting that the coral reef systems studied are suffering from degradation and that nematode functional attributes can be a sensitive tool to investigate disturbances in coral reef ecosystems.

Keywords: biological traits, beta diversity, hard bottom, habitat heterogeneity.

Introduction

In marine systems, the establishment of benthic fauna is reflected in the habitat selection by organisms (Mitchel 2005), and in patterns of abundance and distribution related to the availability of the resources (Oliveira et al. 2016). Different aspects of soft and hard substrates forming marine habitats can drive benthic species diversity, abundance, and distribution due to variations in different physical characteristics, such as texture, rugosity, and chemical features (Sebens 1991; Diaz-Pulido and McCook 2004; Armenteros et al. 2012; Sedano et al. 2020; Canessa et al. 2022). Consequently, structural characteristics of benthic habitats can promote the diversity of taxa, limit distributions and elucidate the occurrence of species associated with different habitat compartments (Diaz et al. 2004; Vanreusel et al. 2010).

Therefore, it is very relevant to consider different characteristics of marine habitat substrates to investigate aspects of biological diversity and the complexity of ecological relationships that may be occurring (Dole-Olivier and Marmonier 1992). The main characteristics driving benthic communities, mainly meiofauna, are sediment grain size (Fonseca et al. 2014), food availability (Pusceddu et al. 2011), and wave exposure (Quartino et al. 2001). In shallow coastal marine habitats, these parameters are of paramount importance (DeFelice and Parrish 2001; Alldredge and King 2009).

Coral reefs provide important ecosystem services such as food provision, leisure, and coastal protection (Bellwood et al. 2004), representing a significant ecological, socioeconomic, and cultural value to humanity (Navarro-Martínez et al. 2023). This marine ecosystem plays a fundamental role in providing habitat for many marine species, presenting high diversity (Sheppard et al. 2009; Pittman and Brown 2011) and being

considered as one of the most productive and complex marine ecosystems (Connell, 1978; Knowlton, 2001).

The physical structural complexity of these biologically based hard substrates promotes spatial and temporal heterogeneity, generating a complex set of conditions for the different compartments of the biota (Bozec et al. 2015). For this reason, it is necessary to consider the influence of the structural variation of coral reefs and hence, the availability of different habitats composing this environment, to evaluate the dimension of its contribution to biodiversity, since it is known that high heterogeneity leads to high biodiversity (Luckhurst and Luckhurst 1978; Barry and Dayton 1991).

One of the main concerns about the health of reef environments are phase-shifts, which are characterized by the decline of coral cover and spreading of macroalgae and other non-reef building species, such as soft corals and sponges (Arias-González et al. 2017). This process can occur naturally (Vila-Concejo and Kench 2017) or due to human disturbances (Graham et al. 2014). Human disturbances have become more intense and frequent, regarding global scale events such as ocean surface thermal stress and acidification (Albright et al. 2016; Hughes et al. 2017), as well as local stressor situations such as unmanaged tourism activities and trampling (Beeharry et al. 2021), overfishing, coastal development, runoff from agricultural crops and pollution (El-Naggar 2020). All these sources of human disturbance have been damaging coral reefs, causing phase-shifts and leading to biological and structural homogenization of benthic coverage (Riegl et al. 2012; Dornelas et al. 2014; Estrada-Saldívar et al. 2019; Giorgi et al. 2022). This homogenization leads to loss of biodiversity, threedimensional structure physical and functionality, and hence deterioration of the ecosystem services provided by coral reefs (Hughes et al. 1999; Kuffner et al. 2006; Rasher et al. 2011; Graham and Nash, 2013; Manikandan and Ravindran 2017; Bajjouk et al. 2019).

Among all organisms suffering from this coral reef crisis, free-living marine nematodes are one of the less investigated. This knowledge gap is unjustifiable since they present high ecological importance in transferring energy from bacterial and detritus to higher trophic levels, and participate in nutrient cycling and organic matter mineralization (Giere 2009; Semprucci and Balsamo 2012; Moens et al. 2013; Schratzberger and Ingels 2018). Nematodes are dominant in terms of biomass and abundance in many aquatic ecosystems (Heip et al. 1982; Heip et al. 1985), presenting wide distribution (Zullini 2018) and high morphological diversity (Semprucci et al. 2022). As interstitial animals, they are closely associated to the sedimentary habitat, and their correlation with human

impact is well established (Warwick 1993; Semprucci and Balsamo 2012; Moens et al. 2013).

The functional diversity of communities reflects the ecosystem functioning and the provision of services (Ng et al. 2022), where, in general, high functional diversity is related to more stable and resilient environments (Ghosh and Mandal 2021). Therefore, it is urgent to investigate the taxonomic and functional diversity patterns of the different compartments of coral reef biota to support the conservation and maintenance of services provided by this ecosystem (Moberg and Folke 1999). Using functional diversity coupled with taxonomic diversity seems to be more efficient to evaluate responses to environmental disturbances from an ecosystemic perspective (Schratzberger et al. 2007; Losi et al. 2021; Sroczyńska, et al. 2021; Grassi et al. 2022).

Most nematode studies were undertaken at temperate regions (Sanchez et al. 2019; Armenteros et al. 2020; Di Montanara et al. 2022) and regarding functional aspects of tropical coral reef nematodes, they are very scant (Armenteros et al. 2009, Armenteros et al. 2012). In Brazil, reef investigations with this nematode approach were unknown until more recently, with only few studies investigating meiofauna higher taxa (Sarmiento et al. 2011; Silva et al. 2012; Sarmiento et al. 2013; Sarmiento et al. 2015; Sarmiento et al. 2017), nematode taxonomic studies (Neres et al. 2021) and laboratory experimental studies (Esteves et al. 2022).

This present study, contributes to elucidating the taxonomic and functional structure of nematode assemblages in shallow tropical reefs, testing the hypothesis that nematode assemblages of the hard substrata of the coral reef flats are different from nematode assemblages of unconsolidated sediments of coral reef tidal pools, presenting a unique assemblage with higher taxonomic and functional diversity.

Materials and methods

Study area

The coastal zone of the state of Alagoas, northeastern Brazil, is about 230 km long (between 8° 48' S and 10° 29' S), and more than half of this coast includes the largest federal coastal MPA of Brazil, the Environmental Protected Area Costa dos Corais (APACC—Portuguese abbreviation) (Fig. 1). This MPA is 400,000 ha in area and comprises coral reefs, seagrass beds, mangroves, estuaries and sandy beaches (Miranda

et al. 2020). Coral reefs are of great ecological and socioeconomic relevance in this region (Correia, 2009) and their protection was the main reason for the creation of this MPA.

This study was undertaken in 2 reef areas located in the APACC, at the municipality of Paripueira (9° 28' 0S and 35° 32' 60 W) (Fig. 1). Paripueira presents As tropical climate, according to Koppen's classification, with less than 25mm of rainfall during the driest summer months, which occur between September and March (Alvarez et al. 2013), and annual mean rainfall of 1,282 mm, with mean temperature of 25.3°C (Kottek et al., 2006). Shallow reefs in this region are subjected to local human stressors, such as fishing and deposition of sediments from terrestrial sources due to coastal development and agricultural activities (Ferreira and Maida 2006).

Sampling was carried out in 2 shallow reef areas, about 1km distant from the beach, ~0.3 km² with mean depth of 3m in high tides and some regions often emerging during low tides (Fig. 1).

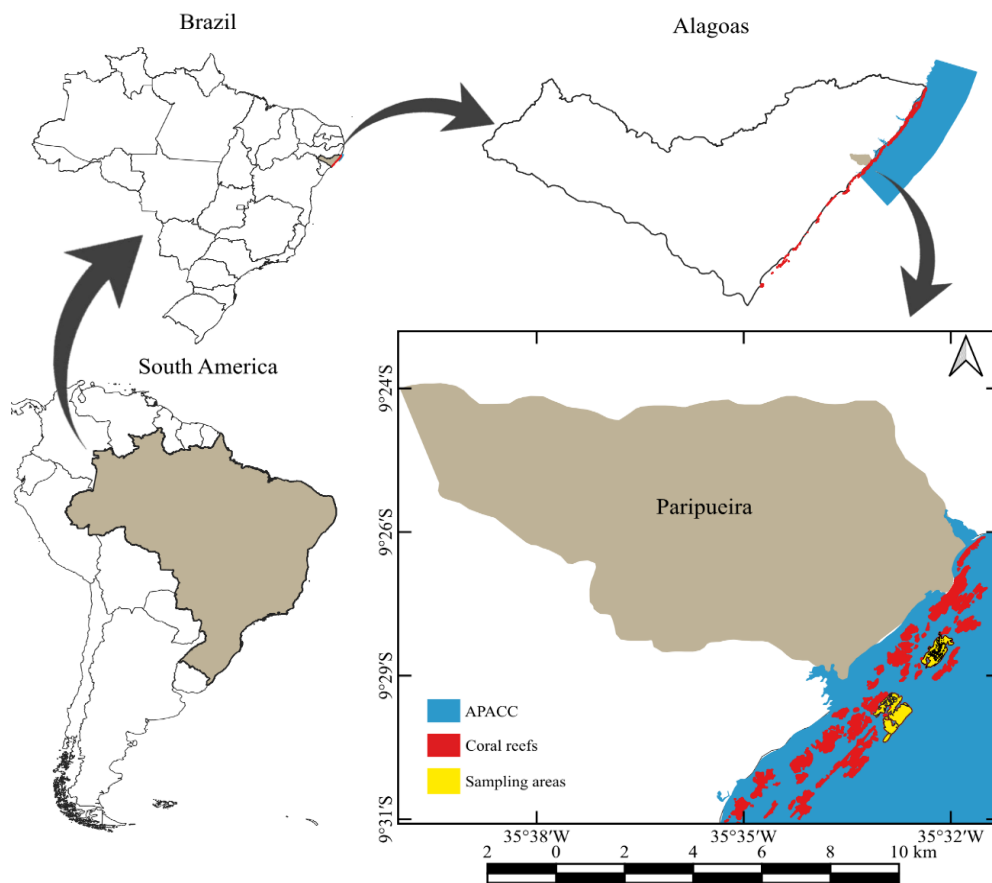


Figure 1 - Study area evidencing the Marine Protected Area, the Environmental Protected Area Costa dos Corais (APACC) (in blue), coral reef formations (in red) and sampled reef areas (in yellow).

Sampling design

The nematodes were collected in only one period, in both reef areas, during the ebb tide. In each area, 20 samples were randomly taken from 2 different reef habitats: 10 at Reef Flat and 10 at Tidal Pool sandy sediments.

At the Reef Flat, samples were collected using a 20 cm x 20 cm quadrat, randomly thrown over the reef, and all material delimited by the quadrat was scraped with a scoop. At the Tidal Pools, a 10 cm inner diameter PVC corer was pushed 10 cm into the sediments. All samples were fixed in the field with 4% saline formaldehyde.

At the laboratory, samples were washed with tap water and nematodes were separated from the sediments through manual elutriations. The supernatant was poured through a set of 0.5 μm and 0.045 μm sieves. The material retained in the inferior sieve was led to a Dolffus plate and nematodes were quantified under stereoscopic microscope. A sub sample of the first 100 nematodes was taken to be diaphanized (De Grisse, 1969), mounted in permanent glass slides (modified from Cobb 1917) and identified in taxonomic level of genus under a 1000x magnification optic microscope (Platt and Warwick 1983; Platt and Warwick 1988; Warwick et al. 1998; Nemys 2023). These four biological traits were also identified for these nematodes: tail and amphideal fovea shape, cuticle ornamentation and trophic group (Tab.01). Following the proposal of Semprucci et al. (2022), a number was given to each trait category resulting in a four digit combination of traits associated to each genus. Genera with the same combination were gathered into functional entities (FE). The abundance matrix of FE was generated as a sum of abundance of genera belonging to each FE.

Table 1 - Biological traits of nematodes by category, their ecological relevance, numbers associated to each category of each trait, and methods followed to categorize them according to Semprucci et al., (2022) (modified from Justino et al 2023).

Trait	Category	Ecological Relevance	Number associated to each category of trait	Methods
Amphids	Indistinct	The most important nematode sensorial organ. It is associated with the search for resources like food and mates. Its size is directly proportional to the availability of resources.	1	Nematodes were grouped by microscopic observation of the shape of the amphids (Kalogeropoulou et al., 2015; Semprucci et al., 2018; Warwick et al., 1998).
	Slit-like		2	
	Pocket-like		3	
	Spiral		4	
	Rounded or elongated loop		5	
	Circular or oval		6	
	Blister-like		7	

	Longitudinal slit or long Sinusoidal structure		8	
Cuticle	Smooth	More ornamented cuticles favor nematodes at highly hydrodynamic habitats, protecting against mechanical impacts and minimizing contaminant absorption.	1	Nematodes were grouped by microscopic observation of the type of cuticle (Mitwally and Fleeger, 2016; Semprucci et al., 2018; Soetaert et al., 2002; Warwick et al., 1998).
	With desmens		2	
	With a bacteria covering		3	
	Punctuated or annulated with or without lateral differentiation		4	
Trophic Structure	1A	The buccal morphology reflects the feeding ecology. High diversity of feeding food items consumed, evidences the important trophic role played by the nematodes.	1	The well-known and highly accepted classification based on buccal cavity morphology: selective deposit-feeders (1A), non-selective deposit-feeders (1B), Epistrate feeders (2A) and predators/omnivores (2B), (Wieser, 1953).
	1B		2	
	2A		3	
	2B		4	
Tail	Short/round	Related to the ability of locomotion, reproduction and feeding. Tail shape can also be related to the physical and chemical structure of the sediments.	1	Nematodes were grouped by microscopic observation of the shape of the tail (Thistle and Sherman, 1985; Schratzberger et al., 2007; Semprucci et al., 2018; Warwick et al., 1998)
	Elongated/filiform		2	
	Clavate conical cylindrical		3	
	Conical		4	

Statistical analyses

Univariate indexes of Shannon-Wiener's diversity (H') and Pielou's evenness (J) were calculated for genera and FEs at each habitat. Since normality and homogeneity of variance assumptions were attained, Student's t-tests were applied to verify significant differences in these indexes between habitats.

Aiming to verify dissimilarities and significant differences in taxonomic and functional structure of nematode assemblages between habitats, multivariate analyses of non-metric multidimensional scaling (nMDS) and permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA) were applied non-transformed Bray-curtis dissimilarity matrices of genera and FEs weighted abundance (Schratzberger et al. 2007; Semprucci et al. 2022).

The IndVal analysis was applied to abundance data to identify genera and FEs indicators of each habitat. This analysis considers the relative abundance and frequency of occurrence to evaluate specificity and fidelity to a habitat (Dufrêne and Legendre 1997).

Beta diversity (Whittaker 1960; Baselga 2010) was calculated based on presence/absence of genera, as well as FEs in both habitats, to quantify dissimilarities in taxonomic and functional composition between Reef Flat and Tidal Pool, identifying the dominant process occurring, whether it is nestedness or turnover.

Primer v6+Permanova (Clarke and Gorley 2006) was used to calculate the univariate indexes using the Diverse routine. All the other analyses were applied using the *vegan* (Oksanen et al. 2020), *indicspecies* (Cáceres and Legendre 2009) and *betapart* packages (Baselga et al. 2022), of the R environment (R Core Team 2022).

Results

The nematode assemblages in the studied areas were composed by 66 genera belonging to 23 families (Online Resource 1). *Acanthonchus*, *Daptonema* and *Spilophorella*, were dominant at Reef Flat, with mean relative abundance values of 20.9%, 15.8% and 11%, respectively (Fig. 2a). At Tidal Pool *Theristus*, *Daptonema* and *Paracomesoma* were dominant with values of 37.1%, 17.9% and 10.9%, respectively (Fig. 2a).

Dominant FEs also differed between habitats. At Reef Flat 2434, 4434 and 6423 were dominant, with mean relative abundance values of 23.1%, 21.3% and 18.3%, respectively (Fig. 2b). The dominant FEs at Tidal Pool were 6424, 6423 and 5434, with values of 37.1%, 22.4% and 12.3%, respectively (Fig. 2b).

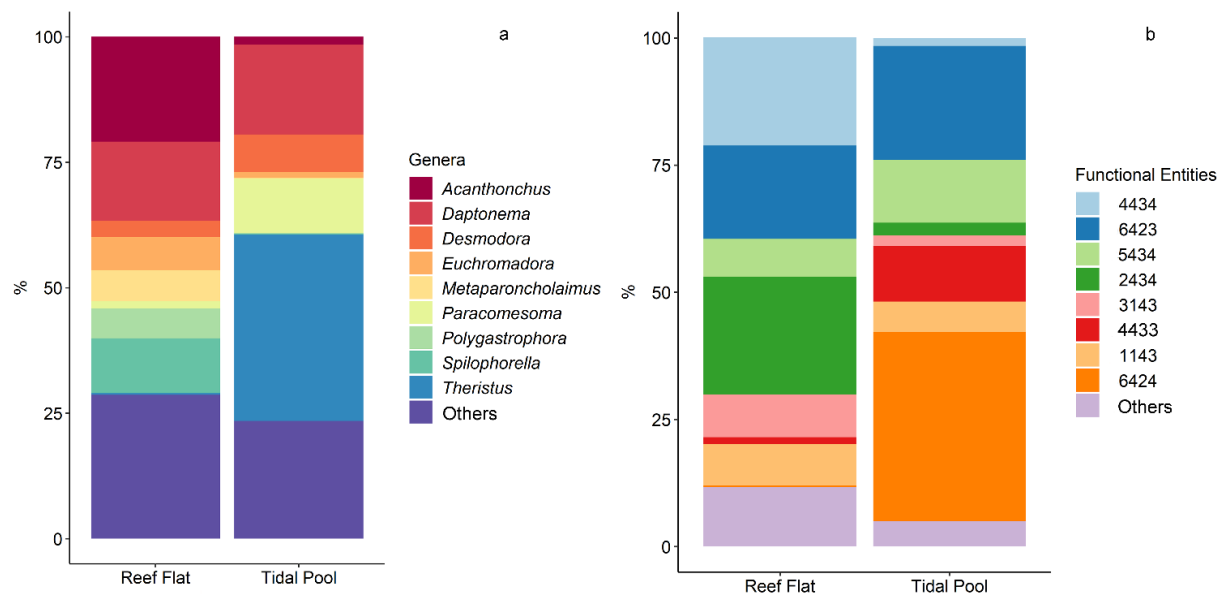


Figure 2 - Relative abundance values (%) for genera (a) and Functional Entities (b) at Reef Flat and Tidal Pool (Others=sum of abundances of genera and FEs which presented values <5%).

Univariate index values, both for genera and for FEs, were significantly higher at Reef Flat than Tidal Pool (Fig. 3), with mean values for genera of $2.11(\pm 0.27)$ for

diversity and of 0.78 (± 0.06) for evenness (Fig. 3a). For FEs these values were 1.66 (± 0.29) and 0.75 (± 0.09) for diversity and evenness, respectively (Fig. 3b). At Tidal Pool these values reached 1 for diversity and 0.65 for evenness, both for genera and for FEs (Fig. 3a, b).

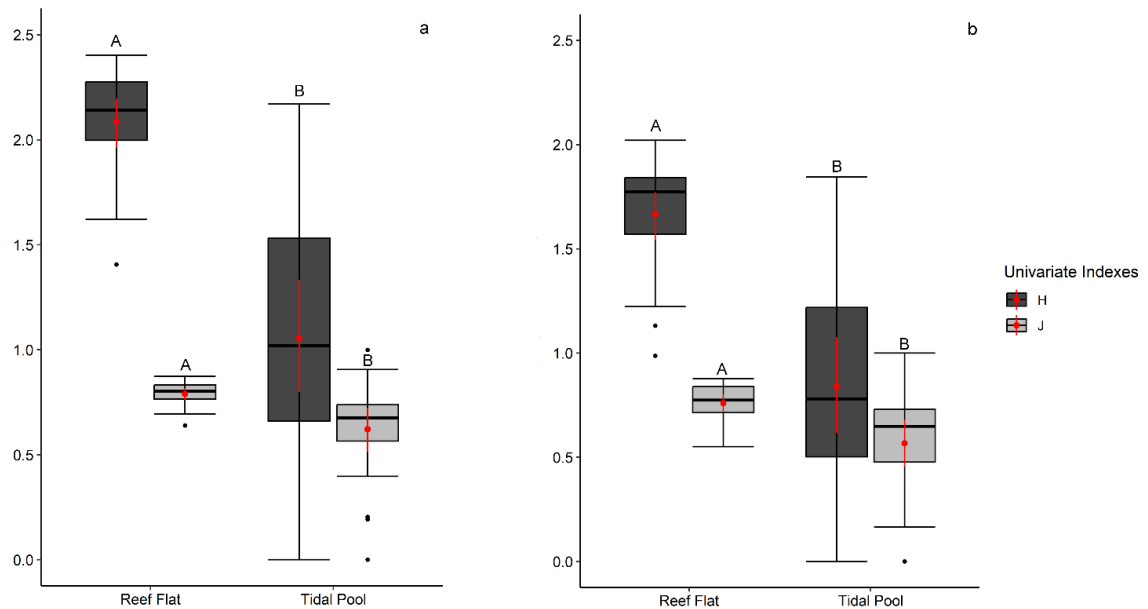


Figure 3 - Values of Shannon-Wiener's diversity (H) and Pielou's evenness (J) for genera (a) and functional entities (b) of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool. Different lettering means significant differences ($p < 0.001$) red circles and red vertical lines=mean $\pm$ standard deviation, black horizontal lines=median, black circles=outliers, whiskers=min and max, boxes=1st and 3th quartiles).

The functional and taxonomic structure of nematode assemblages presented dissimilarities between the habitats, with higher 'within' dissimilarities at Tidal Pool (Fig. 4A e B). The results of the PERMANOVAs evidenced that these dissimilarities were statistically significant both for taxonomic (F-model=8.4861; $p = 0.001$) and for functional structure (F-model=9.6729; $p = 0.001$).

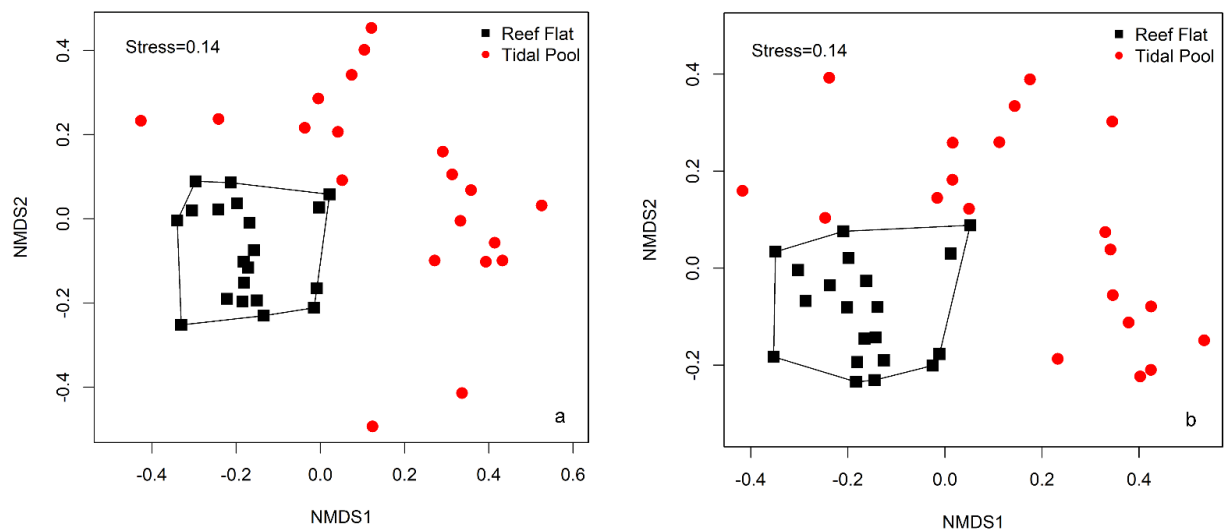


Figure 4 - Non-Metric Multidimensional Scaling Analysis (nMDS) applied to abundance of genera (a) and functional entities (b) of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool habitats.

Beta diversity values between habitats were slightly higher for genera, 0.59, than for FEs, 0.45. However, for both the turnover component was predominant (Tab. 2).

Table 2 - Beta diversity components of turnover and nestedness calculated for genera and functional entities (FEs) of nematode assemblages between Reef Flat and Tidal Pool habitats

β diversity component	Genera	FEs
Turnover	0.46	0.36
Nestedness	0.13	0.09

At Reef Flat, 5 genera and 2 FEs were identified as indicators by the IndVal analysis, however *Phanodermopsis* and the FE 3133 presented the highest values of this index (Tab. 3). At Tidal Pool, the highest values were found for *Theristus* and the FE 6424, (Tab.3).

Table 3 - IndVal analysis results presenting significant ($p < 0.05$) indicator values for genera and functional entities of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool habitats.

Genera	Indicator Value		p
	Reef Flat	Tidal Pool	
<i>Phanodermopsis</i>	0.508		0.005
<i>Spilophorella</i>	0.425		0.005
<i>Metaparoncholaimus</i>	0.346		0.005
<i>Camacolaimus</i>	0.337		0.020
<i>Polygastrophora</i>	0.317		0.035
<i>Theristus</i>		0.429	0.005

<i>Paracomesoma</i>	0.335	0.015
<i>Desmodora</i>	0.328	0.020
<i>Daptonema</i>	0.289	0.015
<i>Mesacanthion</i>	0.251	0.025
Functional entities		
3133	0.508	0.005
3124	0.291	0.040
6424	0.429	0.005
5434	0.376	0.010
4433	0.335	0.010
6423	0.289	0.020
1143	0.269	0.025

Discussion

This study investigated whether taxonomic and functional structure of nematode assemblages are driven by the coral reefs' habitat attributes. We hypothesized that the structure of nematode assemblages differs among coral reef habitats, with higher diversity at Reef Flat than at Tidal Pool due to higher structural complexity of the reef hard bottom.

The results of the univariate and multivariate analyses, corroborated with the proposed hypothesis since it found a unique nematode assemblage at Reef Flat, with 29 genera and 7 FEs occurring exclusively at this habitat. This resulted in higher taxonomic and functional diversity, as well as evenness, than that found at Tidal Pool. This hard bottom reef assemblage also presents higher 'within' samples similarity and is represented by epistrate feeder nematodes with smooth cuticle, relatively large amphideal fovea and clavate conical-cylindrical tail. Differences in the assemblages' composition of both habitats are dominated by turnover processes, reinforcing the uniqueness of Reef Flat nematode assemblages.

Apart from typical interstitial behavior, living among sand grains (Giere 2009), the presence of nematodes in reef hard bottoms had already been documented (Armenteros and Ruiz-Abierno 2015; Armenteros et al. 2019; Gallucci et al. 2020). Nematodes were registered associated to sessile organisms that compose benthic coverage, such as: macroalgae and turf, and sessile epifauna in general (Fraschetti et al. 2006).

The high physical and biological structural complexity of coral reefs, provide habitats or microhabitats, which favor the coexistence of many species, increasing the taxonomic diversity of this habitat (Gallucci et al. 2020). However, little is known about nematode assemblage responses to reef environment structural complexity, and this gap becomes worse regarding functional diversity.

One of the few research studies with this approach, Armenteros et al. (2019), investigated some morphological and life history strategy traits of nematodes and taxonomic structure, aiming to compare reef habitats, such as turf and macroalgae dominated reef flats. They registered high beta diversity among them, suggesting that these different habitats shelter distinct assemblages in regard to both genera and functional trait composition. The cited authors still suggest that spatially close habitats present more similar nematode assemblages due to connectivity. In our study we found similar results, however, in spite of the proximity of studied habitats (scale of tens of meters), differences in assemblages were very evident.

Despite these differences, all dominant genera and FEs in both habitats presented a common trait, the punctuated/annulated cuticle. This is a biological trait shared by many marine nematodes and dominant in the few tropical marine environments studied in the world (Armenteros et al. 2019, Perez-Garcia et al. 2019). The combination of traits studied here are known to have a very close relationship with nematode functions (Tab. 1) and many authors suggest that the type of cuticle is strongly related to environmental characteristics, such as hydrodynamics, grain size, oxygen availability and presence of contaminants (Inglis 1964; Soetaert et al. 2002; Mitwally and Fleeger 2016; Semprucci et al. 2018; Semprucci et al. 2022; Justino et al. 2023). However, in marine environments the occurrence of this trait seems to be more related to a phylogenetic signature than to ecological responses (Armenteros et al. 2019). In this present study, we confirm the dominance of this trait category in tropical shallow reefs and suggest that the cuticle is not a good biological trait to be used to evaluate functional diversity in different habitats and should be discarded. This conclusion could be extended to other studies about ecological status and human disturbance evaluation of marine environments.

Conversely, the best genus and FE indicators at Reef Flat were *Phanodermopsis* and 3133 FE, different from the dominant ones, likely due to the higher frequency of occurrence in samples, which characterizes the high fidelity to the habitat and its low specificity (Dufrêne and Legendre 1997). This FE is composed only by *Phanodermopsis*, supporting the few studies about functional diversity of nematode assemblages that suggest that these assemblages are both taxonomically and functionally diverse (Semprucci et al. 2022; Justino et al. 2023). The majority of FEs were represented by a single genus and a high number of unique combinations of traits, resulting in low functional redundancy. This result still suggests high fidelity of nematode traits in the

Reef Flat such as: pocket-like amphideal fovea, smooth cuticle, epistrate feeder with clavate conical-cylindrical tail.

The fidelity of smooth cuticle at Reef Flat was intriguing. Although smooth cuticle dominance was registered at exposed sandy beaches (Wieser 1959) and at intermediate energy reef areas (Semprucci et al. 2018), most studies, including those in reef habitats such as coral degradation zones, suggest that coarse and hard substrate favor very ornamented cuticles as a physical protection against harsh dynamic conditions (Raes and Vanreusel 2005; Singh et al. 2016). Is it possible that this genus/FE has been benefited from reef areas covered by macroalgae (Volaric et al. 2019) and other physical or biogenic structures that diminish hydrodynamics at Reef Flat (Franklin et al. 2013). Habitat choice by colonizer nematodes is a response to their trophic position and ecosystemic range (Wieser 1953; Bongers et al. 1991), and according to some authors (Alongi 1986; Raes et al. 2007; Vanreusel et al. 2010, Armenteros et al. 2019), epistrate feeders such as *Phanodermopsis* and *Acanthonchus*, as well as FEs dominant at Reef Flat, are benefited by refuge provided by the complex architecture of reefs. Epistrate feeders are also benefited by gross grain size and biogenic substrate, due to the presence of diatom biofilm that serves as a palatable and direct source of food (Perez-Garcia et al. 2019).

Amphideal fovea relations with marine habitats are less known (Cesaroni et al. 2017), however, there is evidence that small amphids are related to high availability of resources (Semprucci et al. 2022), while bigger amphids are related to limited resources (Semprucci et al. 2018) or to polluted environments, where they are used to facilitate contaminant detection (Semprucci et al. 2022). Armenteros et al. (2019), did not find any pattern regarding the size of amphideal fovea and habitats, and suggest absence of ecological relations with respect to this biological trait. In this present study, although amphideal fovea considered big were frequent and dominant at both studied habitats, at Tidal Pool circular amphideal fovea dominated, which are considered even bigger, and an ecological response relation should not be discarded.

Reef degradation and loss of living coral influence structural complexity (Plass-Johnson et al. 2016) and hence, alter the availability of resources, mainly food and refuge, altering trophic relations between fish and benthic biota (Rogers et al. 2018). All these changes, can affect functional traits of the coral reef assemblages, favoring or not some particular trait (Plass-Johnson et al. 2016). In addition, some FEs that were relevant both in Reef Flat and in Tidal Pool, such as 6423 – circular amphideal fovea, non-selective deposit feeders and clavate conical-cylindrical tail –, that were among the three most

abundant at both habitats, although dominant at Tidal Pool, were registered in other studies, in different ecosystems and habitats, in human disturbed sites, mainly related to pollution (Semprucci et al. 2022; Justino et al. 2023). Apart from the absence of data in this study directly related to pollution or other human disturbances, the dominance of this FE can be an indicative of degradation in the coral reef habitats studied, when taking into account the current scenario of generalized degradation of the world's coral reefs. Circular amphideal fovea are frequent in sites polluted by different sources (Wakkaf et al. 2020; Nasri et al. 2021; Semprucci et al. 2022). This trait, associated to non-selective deposit feeding, points to a disturbed situation since this trophic guild ingests a vast diversity of food items, from bacteria to inorganic materials, behaving opportunistically and benefiting from the disturbance (Moens and Vincx 1997). Non-selective deposit feeder nematodes possess high ecological tolerance, supporting higher abiotic gradients (Jensen 1987; Soetaert et al. 2002; Grzelak et al. 2018).

At Tidal Pool, non-selective deposit feeders, smaller body sized genera and FEs such as *Theristus* were dominant. This trophic guild nematodes are commonly found at unconsolidated sediments (Santos et al. 2021) and are frequently related to lower hydrodynamic areas and availability of organic matter and detritus (Pinto et al. 2013). The conical tail is often related to the organic matter content and silt/clay fraction (Armenteros et al. 2009), indicating a lower hydrodynamic condition at Tidal Pool.

The turnover component of beta diversity represents the substitution of species, genera in our case, between sites or habitats, meanwhile, nestedness indicates that a composition of one habitat is a subset of the other richer habitat (Baselga 2010). Other studies also found turnover as a principal component of beta diversity between reef habitats (Raes et al. 2007; Ruiz-Abierno and Armenteros 2017; Perez-Garcia et al. 2019). These results reinforce the presence of a pool of genera and FEs typical of Reef Flat and different from Tidal Pool, with higher taxonomic and functional diversity, despite the proximity and possible connectivity between these habitats. The hard bottom substrate represented by the Reef Flat of tropical shallow reefs, with high physical and biological complexity, present a typical nematode assemblage, functionally and taxonomically more diverse than the unconsolidated Tidal Pool, represented by epistrate feeder nematodes with pocket-like amphids, smooth cuticle and clavate conical-cylindrical tail. This result points to the importance of the maintenance of the structural complexity and the heterogeneity of coral reefs for the conservation of biodiversity. Nematode assemblages presented low functional redundancy evidence through the high FEs diversity, where

many were represented by a single genus. Low functional redundancy is related to low resilience of ecosystems (Biggs et al. 2020) and consequently low ability to cope with disturbances (McClanahan et al. 2012; McLeod et al. 2019).

This study contributes to the knowledge of the taxonomic and functional structure of nematode assemblages at coral reefs, mainly about spatial distribution and choice of habitat. Combining functional and taxonomic aspects of nematode assemblages seems quite useful to understand ecological processes supporting biodiversity, and thus we recommend this approach. To our knowledge, this is the first research study to apply this approach to marine nematodes in Brazilian coral reef environments (*in situ*). It is important to point out the need to further expand the knowledge on this topic, due to the importance of nematodes in ecosystem functions and to the huge ecological, socioeconomic and cultural relevance of coral reefs. We suggest the development of more studies focusing on human impact on coral reef environments, to better identify the relationship between the dominant nematode traits found and the impacts by human activities.

References

Albright R, Caldeira L, Hosfelt J et al (2016) Reversal of ocean acidification enhances net coral reef calcification. *Nature* 531(7594) 362-365. <https://doi.org/doi:10.1038/nature17155>

Allredge AL, King JM (2009) Near-surface enrichment of zooplankton over a shallow back reef: implications for coral reef food webs. *Coral Reefs* 28: 895-908. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0534-4>

Alongi DM (1986) Population structure and trophic composition of the free-living nematodes inhabiting carbonate sands of Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Freshw. Res.* 37(5): 609-619. <https://doi.org/10.1071/MF9860609>

Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM., Sparovek G, (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22, 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Arias-González JE, Fung T, Seymour RM, Garza-Pérez JR, Acosta-González G, Bozec YM, Johnson CR (2017). A coral-algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLoS ONE* 12(4): e0174855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174855>

Armenteros M, Creagh B, G. González-Sansón G (2009) Distribution patterns of the meiofauna in coral Reefs from the NW shelf of Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 30(1): 37-43.

Armenteros M, Ruiz-Abierno A, Sosa Y, Pérez-García JA (2012) Habitat heterogeneity effects on macro- and meiofauna (especially nematodes) in Punta Francés coral reef (SW Cuban Archipelago). *Rev. Invest. Mar.* 32(1): 50-61.

Armenteros M, Ruiz-Abierno A (2015) Body size distribution of free-living marine nematodes from a Caribbean coral reef. *Nematology* 17(10): 1153-1164. <https://doi.org/10.1163/15685411-00002930>

Armenteros M, Pérez-García JA, Marzo-Pérez D, Rodríguez-García P (2019) The influential role of the habitat on the diversity patterns of free-living aquatic nematode assemblages in the Cuban archipelago. *Diversity* 11(9): 166. <https://doi.org/10.3390/d11090166>

Armenteros M, Rodríguez-García P, Pérez-García JA, Gracia A (2020) Diversity patterns of free-living nematode assemblages in seagrass beds from the Cuban archipelago (Caribbean Sea). *Biodivers. Data J.* 8: e58848. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e58848>

Bajjouk T, Mouquet P, Ropert M et al (2019) Detection of changes in shallow coral reefs status: Towards a spatial approach using hyperspectral and multispectral data. *Ecol. Indic.* 96: 174-191. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.052>

Barry JP, Dayton PK (1991) Physical heterogeneity and the organization of marine communities. In: Canadell JG, Díaz S, Heldmaier G.vJackson RB, Levina DF, Schulze ED, Sommer U, Wardle DA (eds) *Ecological Studies Series* (86), pp270-320. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3062-5_14

Baselga A (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19(1): 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

Baselga A, Orme D, Villeger S, De Bortoli J, Leprieur F, Logez M (2022) Betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.6. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>.

Beeharry Y, Bekaroo G, Bussoopun D, Bokhoree C, Phillips, M R (2021) Perspectives of leisure operators and tourists on the environmental impacts of coastal tourism activities: a case study of Mauritius. *Environ. Dev. Sustain.* 23: 10702-10726. <https://doi.org/10.1007/s10668-020-01080-7>

Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429(6994): 827-833. <https://doi.org/10.1038/nature02691>

Biggs C R, Yeager LA, Bolser DG et al (2020) Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere* 11(7): e03184. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>

Bongers T, Alkemade R, Yeates GW (1991) Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the Maturity Index. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76: 135-142. <https://doi.org/10.3354/meps076135>

Bozec YM, Alvarez-Filip L, Mumby PJ (2015) The dynamics of architectural complexity on coral reefs under climate change. *Glob. Chang. Biol.* 21(1): 223-235. <https://doi.org/10.1111/gcb.12698>

Cáceres MD, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90(12): 3566-3574. <https://www.jstor.org/stable/25661001>

Canessa M, Bavestrello G, Guidetti P, Navone A, Trainito, E (2022) Marine rocky reef assemblages and lithological properties of substrates are connected at different ecological levels. *The European Zoological Journal* 89(1): 813-826. <https://doi.org/10.1080/24750263.2022.2095045>

Cesaroni L, Guidi L, Balsamo M, Semprucci F (2017) Scanning electron microscopy in the taxonomical study of free-living marine nematodes. *Microscopie* 28(2): 31-38. <https://doi.org/10.4081/microscopie.2017.6970>

Clarke KR, Gorley RN (2006) *PRIMER v6: Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.

Cobb NA (1917) Notes on nemas. *Controlled Science Nematology* 5(5): 117-128.

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199(4335): 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>

Correia MD (2009) *Coastal Ecosystems of Alagoas-Brazil*. Technical Books, Rio de Janeiro.

De Grisse AT (1969) Redescription ou modification de quelques techniques utilisés dans l'étude des nématodes phytoparasitaires. *Meded. Rijksfakulteit Landbouwwetenschappen* 34: 251-369.

DeFelice RC, Parrish JD (2001) Physical processes dominate in shaping invertebrate assemblages in reef-associated sediments of an exposed Hawaiian coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215: 121-131. <https://doi.org/10.3354/meps215121>

Di Montanara AC, Baldrighi E, Franzo A, Catani L, Grassi E, Sandulli R, Semprucci F (2022) Free-living nematodes research: State of the art, prospects, and future directions. A bibliometric analysis approach. *Ecological Informatics* 72(8): 101891. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101891>

Diaz RJ, Solan M, Valente RM (2004) A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *J. Environ. Manage.* 73(3): 165-181. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2004.06.004>

Diaz-Pulido G, McCook LJ (2004) Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs* 23(2): 225-233. <https://doi.org/10.1007/s00338-004-0370-5>

Dole-Olivier MJ, Marmonier P (1992) Patch distribution of interstitial communities: prevailing factors. *Freshw. Biol.* 27(2): 177-191. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00532.x>

Dornelas M, Gotelli NJ, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran AE (2014) Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* 344(6181): 296-299. <https://doi.org/10.1126/science.12484>

Duffy JE, Hay ME (2000) Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. *Ecol. Monogr.* 70(2): 237-263. <https://doi.org/10.2307/2657176>

Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67(3): 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)

El-Naggar HA (2020) Human impacts on coral reef ecosystem. In *Natural Resources Management and Biological Sciences*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.88841>

Esteves AM, Souza TP, Sarmiento VDC, Maria TF, Santos PJP (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>

Estrada-Saldívar N, Jordán-Dalhgren E, Rodríguez-Martínez RE, Perry C, Alvarez-Filip L (2019) Functional consequences of the long-term decline of reef-building corals in the Caribbean: evidence of across-reef functional convergence. *R. Soc. Open Sci.* 6(10): 190298. <https://doi.org/10.1098/rsos.190298>

Ferreira BP, Maida M (2006) Monitoramento dos Recifes de Coral do Brasil: Situação Atual e Perspectivas. Ministério do Meio Ambiente - Secretaria de Biodiversidade e Florestas. Instituto do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, 250 p. ISBN 85-87166-86-7.

.

Fonseca G, Maria TF, Kandravicius N, Venekey V, Gheller PF, Gallucci F (2014) Testing for nematode–granulometry relationships. *Mar. Biodivers.* 44(3): 435-443. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0241-4>

Franklin G, Mariño-Tapia I, Torres-Freyermuth A (2013) Effects of reef roughness on wave setup and surf zone currents. *J. Coast. Res.* 65 (10065): 2005-2010. <https://doi.org/10.2112/SI65-339.1>

Fraschetti S, Gambi C, Giangrande A, Musco L, Terlizzi A, Danovaro R (2006) Structural and functional response of meiofauna rocky assemblages to sewage pollution. *Mar. Pollut. Bull.* 52(5): 540-548. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.10.001>

Gallucci F, Christofolletti, RA, Fonseca G, Dias GM (2020) The effects of habitat heterogeneity at distinct spatial scales on hard-bottom-associated communities. *Diversity* 12(1): 39. <https://doi.org/10.3390/d12010039>

Ghosh M, Mandal S (2021) Disentangling the Effect of Seasonal Dynamics on Meiobenthic Community Structure From River Matla of Sundarbans Estuarine System, India. *Front. Mar. Sci.* 8: 671372. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.671372>

Giere O (2009). *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Springer Berlin, Heidelberg <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68661-3>

Giorgi A, Monti M, Radawski JD, Olson JB (2022) Long term benthic survey demonstrates a shift in the composition of benthic reef communities at shallow sites in Roatán, Honduras. *Biodivers. Conserv.* 31(5-6): 1689-1708. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02421-w>

Graham NA, Chong-Seng KM, Huchery C, Januchowski-Hartley FA, Nash KL (2014) Coral reef community composition in the context of disturbance history on the Great Barrier Reef, Australia. *PloS One* 9(7): e101204. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101204>

Graham, N.A.J., Nash, K.L. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32, 315–326 (2013). <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>

Grassi E, Montefalcone M, Cesaroni L, Guidi L, Balsamo M, Semprucci F (2022) Taxonomic and functional nematode diversity in Maldivian coral degradation zones: patterns across reef typologies and depths. *PeerJ* 10: e13644. <https://doi.org/10.7717/peerj.13644>

Grzelak K, Tamborski J, Kotwicki L, Bokuniewicz H (2018) Ecostructuring of marine nematode communities by submarine groundwater discharge. *Mar. Environ. Res.* 136: 106-119. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.01.013>

Heip C, Vincx M, Smol N, Vranken G (1982) The systematics and ecology of free-living marine nematodes. In *Helminthological Abstracts Series B, Plant Nematology* 51(1): 1-31.

Heip CHR, Vincx M, Vranken G (1985) The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol.* 23: 399-489.

Hughes T, Szmant AM, Steneck R, Carpenter R, Miller S (1999) Algal blooms on coral reefs: what are the causes? *Limnol. Oceanogr.* 44: 1583-1586. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.6.1583>

Hughes TP, Kerry JT, Álvarez-Noriega M, et al (2017) Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature* 543(7645): 373-377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>.

Inglis WG (1964) The structure of the nematode cuticle. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 143(3): 465-502. . <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1964.tb03873.x>

Jensen P (1987) Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 35(1-2): 187-196. <https://www.jstor.org/stable/24825022>

Justino JT, Demetrio GR, Neres PF, Meneses D, Pinto TK (2023) A functional perspective of nematode assemblages as proxy of quality in tropical estuarine tidal flats. *Mar. Environ. Res.* 186: 105922. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.105922>

Kalogeropoulou V, Keklikoglou K, Lampadariou N (2015) Functional diversity patterns of abyssal nematodes in the Eastern Mediterranean: A comparison between cold seeps and typical deep sea sediments. *J. Sea Res.* 98: 57-72. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.11.003>

Knowlton N (2001) Coral reef biodiversity-habitat size matters. *Science* 292(5521): 1493-1495. <https://doi.org/10.1126/science.10616>

Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.* 15(3):259-263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>

Kuffner IB, Walters LJ, Becerro MA, Paul VJ, Ritson-Williams R, Beach KS (2006) Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 323: 107-117. <https://doi.org/10.3354/meps323107>

Losi V, Grassi E, Balsamo M, Rocchi M, Gaozza L, Semprucci F (2021) Changes in taxonomic structure and functional traits of nematodes as tools in the assessment of port impact. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 260: 107524. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107524>

Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol.* 49: 317-323. <https://doi.org/10.1007/BF00455026>

Manikandan B, Ravindran J (2017) Differential response of coral communities to *Caulerpa* spp. bloom in the reefs of Indian Ocean. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 24: 3912-3922. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-8136-5>

McClanahan TR, Donner SD, Maynard JA et al (2012) Prioritizing key resilience indicators to support coral reef management in a changing climate. *PLoS ONE* 7(8): e42884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042884>

Mcleod E, Anthony KRN, Mumby PJ et al (2019) The future of resilience-based management in coral reef ecosystems. *J Environ Manage* 233:291–301. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.034>

Miranda RJ, Malhado ACM, Fabré N et al (2020) Integrating long term ecological research (LTER) and marine protected area management: Challenges and solutions. *Oecol Aust* 24(2):279–300. <https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2402.05>

Mitchell SC (2005) How useful is the concept of habitat? a critique. *Oikos* 110(3): 634-638. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13810.x>

Mitwally HM, Fleeger JW (2016) A test of biological trait analysis with nematodes and an anthropogenic stressor. *Environ. Monit. Assess.* 188: 1-12. <http://dx.doi.org/10.1007/s10661-016-5128-3>

Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecol. Econ.* 29(2): 215-233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)

Moens T, Vincx M (1997) Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. *J. Mar. Biolog. Assoc. U.K.* 77(1): 211-227. <https://doi.org/10.1017/S0025315400033889>

Moens T, Braeckman U, Derycke S et al (2013) Ecology of free-living marine nematodes. in: Schmidt-Rhaesa, A. (ed). Volume 2 Nematoda, De Gruyter, Germany, pp 109-152. <https://doi.org/10.1515/9783110274257.109>

Nasri A, Hannachi A, Allouche M et al (2021) Using meiobenthic taxa, nematofauna biological traits, and bacterial abundance to assess the effects of the polybrominated diphenyl ethers compound: Case study of tetrabromo diphenyl ether BDE-47. *Sci. Total Environ.* 770: 145251. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145251>

Navarro-Martínez ZM, de la Guardia E, Szelistowski WA, Angulo-Valdés JA (2023) Habitats diversity and MPA regulations are insufficient in promoting healthy coral reef fish assemblages in Punta Francés National Park (Cuba). *Reg. Stud. Mar. Sci.* 60: 102826. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.102826>

Nemys eds. (2023) Nemys: World Database of Nematodes. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-03-02. doi:10.14284/366

Neres PF, Dos Santos PJP, Esteves AM (2021) New chromadorid nematodes from Brazilian coral reefs: a taxonomic contribution to Chromadora Bastian, 1865. *Zootaxa* 5032(1): 47-79. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5032.1.2>

Ng LW, Chisholm C, Carrasco LR et al (2022) Prioritizing phylogenetic diversity to protect functional diversity of reef corals. *Divers. Distrib.* 28(8): 1721-1734. <https://doi.org/10.1111/ddi.13526>

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H, (2020) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Oliveira BF, Machac A, Costa GC, Brooks TM, Davidson AD, Rondinini C, Graham CH (2016) Species and functional diversity accumulate differently in mammals. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25(9): 1119-1130. <https://doi.org/10.1111/geb.12471>

Pérez-García JA, Marzo-Pérez D, Armenteros M (2019) Spatial scale influences diversity patterns of free-living nematode assemblages in coral degradation zones from

the Caribbean Sea. *Mar. Biodivers.* 49: 1831-1842. <https://doi.org/10.1007/s12526-019-00945-z>

Pinto TK, Austen MC, Warwick RM, Somerfield PJ, Esteves AM, Castro FJV, Fonseca-Genevois VG, Santos PJ (2013) Nematode diversity in different microhabitats in a mangrove region. *Mari. Ecol.* 34(3): 257-268. <https://doi.org/10.1111/maec.12011>

Pittman SJ, Brown KA (2011) Multi-scale approach for predicting fish species distributions across coral reef seascapes. *PloS One* 6(5): e20583. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020583>

Plass-Johnson JG, Taylor MH, Husain AAA, Teichberg MC, Ferse SCA (2016) Non-Random Variability in Functional Composition of Coral Reef Fish Communities along an Environmental Gradient. *PLoS ONE* 11(4): e0154014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154014>

Platt HM, Warwick RM (1983) Freelifving marine nematodes. Part I. British Enoplids. *Synopses of the British Fauna* No. 28. Cambridge University Press, Cambridge.

Platt HM, Warwick RM (1988) Freelifving marine nematodes. Part II: British Chromadorids *Synopses of the British Fauna (New Series)* No. 38, E.J. Brill, Leiden.

Pusceddu A, Bianchelli S, Gambi C, Danovaro R (2011) Assessment of benthic trophic status of marine coastal ecosystems: Significance of meiofaunal rare taxa. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 93(4): 420-430. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.05.012>

Quartino M, KloËser H, Schloss I, Wiencke C (2001) Biomass and associations of benthic marine macroalgae from the inner Potter Cove (King George Island, Antarctica) related to depth and substrate. *Polar Biol.* 24: 349-355. <https://doi.org/10.1007/s003000000218>

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Raes M, Vanreusel A (2005) The metazoan meiofauna associated with a cold-water coral degradation zone in the Porcupine Seabight (NE Atlantic) In: Freiwald A, Roberts JM (eds), *Cold-water Corals and Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp 821-847. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_43

Raes M, De Troch M, Ndaro SG, Muthumbi A, Guilini K, Vanreusel A (2007) The structuring role of microhabitat type in coral degradation zones: a case study with marine nematodes from Kenya and Zanzibar. *Coral Reefs* 26: 113-126. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0184-8>

Rasher DB, Stout EP, Engel S, Kubanek J, Hay ME (2011) Macroalgal terpenes function as allelopathic agents against reef corals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108(43): 17726-17731. <https://doi.org/10.1073/pnas.1108628108>.

Riegl BM, Sheppard CR, Purkis SJ (2012) Human impact on atolls leads to coral loss and community homogenisation: a modeling study. *PloS One* 7(6): e36921. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036921>

Rogers A, Blanchard JL, Mumby PJ (2018) Fisheries productivity under progressive coral reef degradation. *J. Appl. Ecol.* 55:1041–1049. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13051>

Ruiz-Abierno, A, Armenteros M (2017) Coral reef habitats strongly influence the diversity of macro-and meiobenthos in the Caribbean. *Mar. Biodivers.* 47(1): 101-111. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0553-7>

Sanchez KAS, Campos WL, del Norte-Campos AG, Genevieve J (2019) Distribution of free-living nematodes in a tidal flat of Banate Bay, Iloilo, Philippines. *Phil. J. of Nat. Sci.* 24 57-65.

Santos TMT, Petracco M, Venekey V (2021) Recreational activities trigger changes in meiofauna and free-living nematodes on Amazonian macrotidal sandy beaches. *Mari. Environ. Res.* 167: 105289. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105289>

Sarmiento VC, Barreto AF, Santos PJ (2011) The response of meiofauna to human trampling on coral reefs. *Sci. Mar.* 75(3): 559-570. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n3559>

Sarmiento VC, Barreto AF, Santos PJ (2013) Recovery of meiofauna following a short-term disturbance on coral reefs. *Biodivers. Conserv.* 22(11): 2645-2663. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0548-7>

Sarmiento VC, Souza TP, Esteves AM, Santos PJP (2015) Effects of seawater acidification on a coral reef meiofauna community. *Coral Reefs* 34: 955-966. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1299-6>

Sarmiento VC, Pinheiro BR, Montes MDJF, Santos PJP (2017) Impact of predicted climate change scenarios on a coral reef meiofauna community. *ICES J. Mar. Sci.* 74(4): 1170-1179. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw234>

Schratzberger M, Ingels J (2018) Meiofauna matters: the roles of meiofauna in benthic ecosystems. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 502: 12-25. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.007>

Schratzberger M, Warr K, Rogers SI (2007) Functional diversity of nematode communities in the southwestern North Sea. *Mar. Environ. Res.* 63(4): 368-389. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.10.006>

Sebens KP (1991). Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (eds) *Habitat Structure. Population and Community Biology Series*, vol 8. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3076-9_11

Sedano F, Navarro-Barranco C, Guerra-García JM, Espinosa F (2020) Understanding the effects of coastal defence structures on marine biota: The role of substrate composition and roughness in structuring sessile, macro-and meiofaunal communities. *Mar. Pollut. Bull.* 157: 111334. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111334>

Semprucci F, Balsamo M (2012a) Key role of free-living nematodes in the marine ecosystem. In: Boeri F, Jordan AC (eds) *Nematodes: Morphology, Functions and Management Strategies*. NOVA Science Publishers, New York, pp 109-134

Semprucci F, Balsamo M (2012b) Free-living marine nematodes as bioindicators: past, present and future perspectives. *Environ. Res. J.* 6(1): 17-36.

Semprucci F, Cesaroni L, Guidi L, Balsamo M (2018) Do the morphological and functional traits of free-living marine nematodes mirror taxonomical diversity? *Mar. Environ. Res.* 135: 114-122. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.02.001>

Semprucci F, Grassi E, Balsamo M (2022) Simple Is the Best: An Alternative Method for the Analysis of Free-Living Nematode Assemblage Structure. *Water* 14(7): 1114. <https://doi.org/10.3390/w14071114>

Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM (2009) Coral Reefs–Biodiverse and Productive Tropical Ecosystems. In: Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM (eds) *The Biology of Coral Reefs*. Oxford University Press. New York, USA, pp1-32. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198566359.003.0001>

Silva KPB, Ferreira RC, Pinto TK (2012) Evaluating the relative effectiveness of sampling methods for reef meiofauna community structure studies. *Bull. Mar. Sci.* 88(4): 1003-1018. <https://doi.org/10.5343/bms.2011.1029>

Singh R, Miljutin DM, Vanreusel A et al (2016) Nematode communities inhabiting the soft deep-sea sediment in polymetallic nodule fields: do they differ from those in the nodule-free abyssal areas? *Mar. Biol. Res.* 12(4): 345-359. <https://doi.org/10.6084/M9.FIGSHARE.3370666.V1>

Soetaert K, Muthumbi A, Heip C (2002) Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 242: 179-193. <https://doi.org/10.3354/meps242179>

Sroczyńska K, Chainho P, Vieira S, Adao H (2021) What makes a better indicator? Taxonomic vs functional response of nematodes to estuarine gradient. *Ecol. Indic.* 121: 107113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107113>

Thistle D, Sherman KM (1985) The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents. *Deep Sea Res. Part I. Oceanogr. Res. Pap.* 32(9): 1077-1088. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(85\)90063-9](https://doi.org/10.1016/0198-0149(85)90063-9)

Vanaverbeke J, Soetaert K, Vincx M (2004) Changes in morphometric characteristics of nematode communities during a spring phytoplankton bloom deposition. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 273: 139-146. <https://dx.doi.org/10.3354/meps273139>

Vanreusel A, Fonseca G, Danovaro R et al (2010) The contribution of deep-sea macrohabitat heterogeneity to global nematode diversity. *Mar. Ecol.* 31(1): 6-20. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00352.x>

Vila-Concejo A, Kench P (2017) Storms in coral reefs. In: Ciavola P, Coco G (eds.), *Coastal Storms: Processes and Impacts*, John Wiley & Sons, West Sussex, pp. 127-149. <http://dx.doi.org/10.1002/9781118937099.ch7>

Volaric MP, Berg P, Reidenbach MA (2019) An invasive macroalga alters ecosystem metabolism and hydrodynamics on a tidal flat. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 628: 1-16. <http://dx.doi.org/10.3354/meps13143>

Wakkaf T, Allouche M, Harrath AH et al (2020). The individual and combined effects of cadmium, polyvinyl chloride (PVC) microplastics and their polyalkylamines modified forms on meiobenthic features in a microcosm. *Environ. Pollut.* 266: 115263. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115263>

Warwick RM (1993) Environmental impact studies on marine communities: pragmatical considerations. *Aust. J. Ecol.* 18(1): 63-80. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00435.x>

Warwick RM, Platt HM, Somerfield PJ (1998) Free-living marine nematodes: Part III. Monhysterida. *Synopses of the British Fauna* no. 53. Field studies council.

Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr. 30(3): 279-338.<https://doi.org/10.2307/1943563>

Wieser W, 1953 Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungswiese und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden: eine ökologischmorphologische Studie. Ark. Zool. 4: 439–484.

Wieser W (1959) The Effect of Grain Size on the Distribution of Small Invertebrates Inhabiting the Beaches of Puget Sound. Limnol. Oceanogr. 4(2): 181-194. <https://doi.org/10.4319/lo.1959.4.2.0181>

Zullini A (2018) Cosmopolitism and endemism in free-living nematodes. Biogeographia–The Journal of Integrative Biogeography, 33: 33-39. <https://doi.org/10.21426/B633034658>

Appendix I

Supplementary material 1. Mean Density (ind.10cm⁻²) (±standard deviation) of genera and functional entities (FE) of nematode assemblages at Reef Flat and Tidal Pool habitats of Paripueira, AL. Families are also listed. The bold names are related to families listed more than once because the genera belonging to them present different functional traits combinations

Family	Genus	Reef flat	Tidal pool	FE	Reef flat	Tidal pool
Enchelidiidae	<i>Belbolla</i>	3,47±0,53	4,22±12,37	1143	0,89±1,28	13,50±32,70
	<i>Polygastrophora</i>	10,93±0,81	0,11±0,48			
Thoracostomopsidae	<i>Mesacanthion</i>	3,34±0,35	9,17±24,53			
Chromadoridae	<i>Graphonema</i>	0,10±0,02	0,00±0,00	2434	2,02±2,25	4,98±15,93
	<i>Chromadora</i>	0,42±0,07	0,00±0,00			
	<i>Chromadorella</i>	0,07±0,02	0,00±0,00			
	<i>Chromadorina</i>	0,06±0,01	0,00±0,00			
	<i>Chromadorita</i>	0,08±0,02	0,00±0,00			
	<i>Dichromadora</i>	0,45±0,07	0,00±0,00			
	<i>Euchromadora</i>	4,91±0,30	4,46±15,63			
	<i>Hypodontolaimus</i>	1,79±0,16	0,03±0,15			
	<i>Metachromadora</i>	0,00±0,00	0,04±0,15			
	<i>Neochromadora</i>	0,04±0,01	0,00±0,00			
	<i>Prochromadora</i>	0,06±0,01	0,00±0,00			
	<i>Prochromadorella</i>	0,41±0,05	0,00±0,00			
	<i>Ptycholaimellus</i>	3,27±0,21	0,27±1,09			

	<i>Spilophorella</i>	28,85±2,15	0,05±0,15			
	<i>Steineridora</i>	0,05±0,01	0,03±0,15			
Desmodoridae	<i>Pseudochromadora</i>	0,00±0,00	0,01±0,06			
	<i>Sigmophoranema</i>	0,00±0,00	0,11±0,48			
Oxystominidae	<i>Paroxystomina</i>	0,08±0,02	0,00±0,00	3114	0,00±0,02	0,00±0,00
Leptosomatidae	<i>Thoracostoma</i>	3,35±0,50	0,00±0,00	3121	0,17±0,50	0,00±0,00
Phanodermatidae	<i>Phanoderma</i>	0,85±0,10	0,00±0,00	3124	0,04±0,10	0,00±0,00
	<i>Phanodermopsis</i>	6,52±0,40	0,00±0,00	3133	0,33±0,40	0,00±0,00
Oncholaimidae	<i>Metaparoncholaimus</i>	16,41±1,45	0,07±0,29			
	<i>Meyersia</i>	0,00±0,00	0,03±0,15	3143	1,01±1,58	1,96±5,14
	<i>Viscosia</i>	3,86±0,34	1,86±5,01			
Monhysteridae	<i>Diplolaimelloides</i>	0,00±0,00	0,04±0,17	4122	0,00±0,00	0,04±0,18
Ethmolaimidae	<i>Filitonchus</i>	0,07±0,02	0,00±0,00	4414	0,00±0,02	0,00±0,00
Comesomatidae	<i>Minolaimus</i>	0,00±0,00	0,03±0,15	4422	0,00±0,00	0,03±0,15
	<i>Metacomesoma</i>	0,13±0,03	0,05±0,15			
	<i>Sabatieria</i>	0,36±0,06	0,00±0,00	4423	0,02±0,06	0,05±0,16
	<i>Laimella</i>	0,04±0,01	0,00±0,00	4432	0,01±0,03	0,00±0,00
Cyatholaimidae	<i>Marylynnia</i>	0,12±0,03	0,00±0,00			
Comesomatidae	<i>Paracomesoma</i>	2,76±0,47	9,01±17,63	4433	0,14±0,47	9,01±18,09
Cyatholaimidae	<i>Acanthonchus</i>	46,05±2,87	5,00±11,31			
	<i>Paracanthonus</i>	0,33±0,06	0,00±0,00	4434	2,32±2,87	5,00±11,60
Enoplidae	<i>Enoplus</i>	7,63±1,01	0,16±0,69	5143	0,38±1,01	0,16±0,71
Diplopeltidae	<i>Araeolaimus</i>	0,30±0,07	0,00±0,00			
	<i>Diplopeltis</i>	0,73±0,08	0,00±0,00	5414	0,08±0,12	4,32±17,68
Diplopeltoididae	<i>Diplopeltoides</i>	0,11±0,02	0,00±0,00			
Draconematidae	<i>Draconema</i>	0,51±0,06	4,32±17,23			
Desmodoridae	<i>Acanthopharynx</i>	0,00±0,00	0,61±2,66			
	<i>Chromaspirina</i>	4,18±0,55	0,09±0,37			
	<i>Desmodora</i>	8,07±0,82	3,58±6,42			
	<i>Spirinia</i>	3,60±0,38	2,07±5,66	5434	0,90±1,70	7,01±10,81
Camacolaimidae	<i>Camacolaimus</i>	1,25±0,13	0,00±0,00			
Chromadoridae	<i>Karkinochromadora</i>	0,59±0,13	0,00±0,00			
Draconematidae	<i>Prochaetosoma</i>	0,25±0,06	0,66±2,88			
Axonolaimidae	<i>Parodontophora</i>	0,00±0,00	0,03±0,15	5443	0,00±0,00	0,03±0,15
Monhysteridae	<i>Diplolaimella</i>	0,00±0,00	0,07±0,25	6122	0,00±0,00	0,07±0,25
	<i>Gammarinema</i>	0,00±0,00	0,72±2,87			
Microlaimidae	<i>Ixonema</i>	0,00±0,00	0,05±0,21	6134	0,54±1,83	0,76±2,94
Aponchiidae	<i>Synonema</i>	10,78±1,83	0,00±0,00			
Epsilonematidae	<i>Epsilonema</i>	0,15±0,02	0,14±0,63			
	<i>Perepsilonema</i>	0,33±0,06	0,00±0,00	6414	0,03±0,07	0,14±0,64
Diplopeltidae	<i>Southerniella</i>	0,13±0,03	0,00±0,00			
Xyalidae	<i>Daptonema</i>	31,54±3,07	20,15±43,45			
	<i>Paramonohystera</i>	13,97±2,69	3,59±8,84	6423	2,29±5,14	23,75±51,38
	<i>Steineria</i>	0,21±0,03	0,00±0,00			
	<i>Theristus</i>	0,44±0,07	99,42±147,91	6424	0,02±0,07	99,42±151,75
	<i>Cobbia</i>	0,13±0,02	0,00±0,00	6432	0,01±0,02	0,00±0,00
Microlaimidae	<i>Bolbolaimus</i>	1,51±0,32	0,83±2,88			
	<i>Calomicrolaimus</i>	0,06±0,01	0,00±0,00	6434	0,08±0,32	0,83±2,96

Desmoscolecidae	<i>Desmoscolex</i>	0,00±0,00	0,31±1,36	7214	0,00±0,01	0,66±2,79
	<i>Tricoma</i>	0,07±0,01	0,35±1,36			

CAPÍTULO II

HETEROGENEIDADE DE HABITATS E DIVERSIDADE DE NEMATODA EM RECIFES DE CORAL RASOS: UMA ABORDAGEM FUNCIONAL

Heterogeneidade de habitats e diversidade de Nematoda em recifes de coral rasos: uma abordagem funcional

Resumo

Os habitats exercem influência direta na estruturação de comunidades biológicas, as quais respondem às características específicas de cada habitat. Compreender como a diversidade taxonômica e funcional das comunidades se comporta em razão da variação estrutural física de diferentes habitats, pode fornecer informações valiosas sobre as condições ecológicas às quais os ecossistemas estão sujeitos. A presente pesquisa buscou verificar a influência da heterogeneidade de habitats de um recife raso sobre a diversidade taxonômica e funcional de assembleias de Nematoda. Para isto, os Nematoda foram coletados em 7 diferentes habitats: *Sargassum* sp., Turf, *Zoanthus* sp., banco de Rodólitos, Areia Fina, Areia Média e Zona de Degradação de Corais (CDZ). Cada habitat foi coletado em triplicata, em áreas distantes no mínimo 10m e em cada área de cada hábitat foram coletadas 3 amostras de Nematoda. Os Nematoda foram identificados em gênero e medidos traços funcionais morfológicos e ecológicos. Para comparar a estrutura taxonômica e funcional dos Nematoda entre hábitats foram calculados índices de diversidade e aplicadas análises de nMDS e PERMANOVA. Foi ainda calculada a diversidade Beta e seus componentes e feita uma análise de valor de indicação utilizando os gêneros (IndVal). Foram encontradas diferenças significativas na estrutura taxonômica e funcional das assembleias entre habitats. Rodólito apresentou os maiores valores para a diversidade taxonômica e funcional. Os Nematoda exibiram valores mais altos do componente de substituição e alta especificidade e fidelidade aos habitats. As assembleias apresentaram uma baixa redundância funcional e elevada vulnerabilidade, com a maioria das entidades funcionais compostas por um único gênero. Estes resultados apontam para a importância da manutenção da heterogeneidade de hábitats na manutenção da diversidade taxonômica e funcional dos recifes de coral e, conseqüentemente, das funções e serviços associados a este ecossistema.

Palavras-chave: Diversidade beta, Meiofauna, Traço funcional, BTA.

INTRODUÇÃO

As características do habitat desempenham um papel fundamental na distribuição das espécies e conseqüentemente, influenciam o funcionamento dos ecossistemas (MacArthur e MacArthur, 1961; McCoy e Bell, 1991). Cada tipo de habitat fornece condições singulares, mesmo que possua diferenças espaciais pequenas entre si (Peterson et al., 2013; Martin et al., 2018). Suas características estruturais físicas, tipos de recursos e interações estruturam as comunidades e são essenciais para a ocorrência de diferentes grupos de animais (He et al., 2019).

Quando os habitats são degradados, as comunidades geralmente sofrem alterações na sua densidade e diversidade e, caso as mudanças persistam estas podem ser fortemente alteradas (Hoekstra et al., 2005; Franklin, 2010; Alvarez-Filip et al., 2013). Os exemplos de degradação nos diferentes habitats são inúmeros (Riggio et al., 2013; Dirzo et al., 2014; Johnson et al., 2017; Horváth et al., 2019), incluindo habitats em ecossistemas hiperdiversos, sejam terrestres (Haddad et al., 2015; Peres et al., 2016) ou aquáticos (Fisher et al., 2015), os quais vêm enfrentando uma elevada redução da sua área (Pimm e Raven, 2000; Pratchett et al., 2014; Keil et al., 2015; Thompson et al., 2015), e consequentemente de biodiversidade e serviços ecossistêmicos associados (Worm et al., 2006), sobretudo os recifes de corais (Jackson et al., 2001; Schutte et al., 2010; Jackson et al., 2014).

Recifes de corais rasos, são compostos por uma série de habitats que formam um mosaico, onde cada um oferta condições e serviços ecológicos particulares (Hall e Kingsford, 2021). Essa conjuntura de condições estruturais complexas associada à sua elevada riqueza, torna os recifes de corais ecossistemas ecologicamente importantes, pois fornecem habitats para aproximadamente um terço das espécies marinhas (Pandolfi et al., 2011; Levy et al., 2023). Essa importância e o expressivo valor de diversidade associado a este ecossistema, ainda não está refletido no empenho necessário para sua conservação, visto os prognósticos futuros (Magris et al., 2017; Kumagai et al., 2018; Abe et al., 2022).

A diminuição da complexidade estrutural e a perda de cobertura coralínea, devido a múltiplos estressores de origem antrópica tanto locais quanto globais, são as alterações contemporâneas mais frequentemente observadas nos ecossistemas de recifes (Graham et al., 2015; Hughes et al., 2017). O aumento da temperatura oceânica e as frequentes anomalias térmicas resultantes, são consideradas de maneira geral o impacto preponderante sobre os recifes rasos (Guan et al., 2020). Aliado a isto, fatores de estresse local como a sedimentação (Tebbett et al., 2018), descarga de nutrientes e sobrepesca contribuem para a homogeneização dos recifes (Alvarez-Filip et al., 2009; Barroso et al., 2018).

Estas perturbações, as quais levam a perda de cobertura coralínea e a uma homogeneização dos recifes que passa a ser dominado por macroalgas (Cruz et al 2018), têm afetado recifes de coral do mundo todo, incluindo os recifes

brasileiros (Loiola et al., 2013; Cruz et al., 2018; Magris et al., 2018), embora alguns indícios indiquem que estes recifes podem ser mais resilientes a alterações climáticas (Mies et al., 2020). Os recifes de coral do Brasil se destacam por ocorrer em condições particulares, em especial os próximos à costa, pois são cercados e até recobertos por sedimentos siliciclásticos lamacentos (Leão et al., 2019), com flutuações de pH e elevada entrada de nutrientes através dos rios (Soares et al., 2021), resultando em uma menor riqueza de espécie, porém com elevado endemismo e baixa redundância funcional quando comparados aos recifes do Caribe e do Indo-Pacífico (Leão et al., 2003; Tedesco et al., 2017; Mies et al., 2020; Pereira et al., 2022). Desta forma, apesar de considerados recifes resilientes, a baixa redundância funcional pode significar alta vulnerabilidade (Fonseca e Ganade, 2001; Valiente-Banuet et al., 2015; Eddy et al., 2021).

Compreender como as assembleias associadas aos recifes executam seus papéis e influenciam processos é fundamental para sua conservação e de seus serviços em diferentes escalas (Lefcheck et al., 2019; Pérez-García et al., 2019; Esteves et al., 2022). Utilizar uma abordagem funcional, além da taxonômica, multiplica as informações sobre efeitos dos processos e serviços ecológicos (Mouchet et al., 2010; Cadotte et al., 2011).

Para isto é necessário entender as funções executadas pela comunidade que exercem influência no funcionamento do ecossistema e quais seriam os prejuízos caso estas comunidades sejam perdidas (Justino et al., 2023), como também entender quais os traços funcionais causam efeitos ou respondem a alterações ambientais de forma significativa (Violle et al., 2007; Beauchard, 2023). Grupos pertencentes ao domínio bentônico, possuem uma riqueza que pode atuar como elo para investigar as interações complexas entre a diversidade biológica e o equilíbrio funcional dos ecossistemas (Snelgrove, 1999). Entretanto, este fato ainda é pouco refletido nas pesquisas para os invertebrados bentônicos recifais, especialmente os de pequeno tamanho, embora alguns autores tenham contribuído nos últimos anos com alguns trabalhos de meiofauna (Sarmiento et al., 2011; Sarmiento et al., 2013; Sarmiento et al., 2015; Sarmiento et al., 2017; Esteves et al., 2022), grande parte das pesquisas sobre diversidade, seja taxonômica ou funcional, nestes ecossistemas, sobretudo no Brasil se concentram nos peixes recifais (Moura et al., 1999; Floeter et al., 2001; Halpern

e Floeter, 2008; de Oliveira, et al., 2018; Luza et al., 2022) e grupos macrobentônicos (Netto et al., 2003; Mazzuco et al., 2020; Piccolotto et al., 2020; Pires-Teixeira et al., 2021; Stelzer et al., 2021).

O cenário de crescente homogeneização e declínio de habitats em recifes de corais (Knowlton, 2001; Wilkinson, 2004; Richardson et al., 2017), ameaça seu funcionamento, visto o comprometimento das funções executadas pelos organismos que o compõem, sobretudo os bentônicos (Glynn e Enochs, 2010). Atividades e processos como a produção primária (Hay e Taylor, 1985; Hatcher, 1997), decomposição da matéria orgânica (Glynn, 2008; Giere, 2009), transferência de energia (Giere, 2009; Glynn e Enochs, 2010), bioturbação e estabilização dos sedimentos (Wulff e Buss, 1979; Alkemade et al., 1992), são fundamentais para manutenção do funcionamento ecossistêmico nos recifes. A perda de organismos bentônicos que atuam na estabilização de sedimentos não consolidados, por exemplo, está diretamente relacionada a morte de pequenos corais, pois estes necessitam de um habitat estável para se fixarem e se desenvolverem (Wulff e Buss, 1979).

Os Nematoda de vida livre executam papéis distintos que contribuem para a manutenção do funcionamento ecossistêmico como a bioturbação e papel predador/presa (Jensen, 1987; Coull, 1999; Schmid-Araya e Schmid, 2000; Hubas et al., 2010; Kristensen et al., 2012). Exercem influência em processos como a mineralização da matéria orgânica e transferência de energia, principalmente porque correspondem a 80-95% dos organismos do meiobentos (Heip et al., 1985), servindo de alimentos para macrofauna, peixes e outros organismos (Coull, 1988; Giere, 2009), assim atuando na prestação de serviços ecossistêmicos, como a assentamento de sedimentos e a ciclagem de nutrientes (Nehring et al., 1990; Nehring, 1993; Zeppilli et al., 2015; Schratzberger e Ingels, 2018). Além de ser o grupo dominante da meiofauna, possuem elevada diversidade taxonômica e funcional (Sandulli et al., 2014).

Como alternativa para verificar o papel das assembleias bentônicas, especialmente as de Nematoda, a abordagem funcional se mostra eficiente, apesar de não ser uma novidade (Grassi et al., 2022), nem mesmo para recifes tropicais (Armenteros et al., 2019; Pérez-García et al., 2019; Esteves et al., 2022). Contudo, a maioria das pesquisas utilizando este enfoque se restringem a informações funcionais da estratégia de vida, índices de maturidade, guildas

tróficas e outras características morfológicas (Schratzberger et al., 2007; Alves et al., 2014; Semprucci et al., 2018; Franzo e Del Negro, 2019; Semprucci et al., 2022). Recentemente, alguns poucos estudos têm avaliado traços morfológicos e ecológicos mediante análises multivariadas com cálculo de índices de diversidade funcional em estuários (Sroczyńska et al., 2021; Justino et al., 2023). Contudo, trabalhos verificando as respostas funcionais de assembleias de Nematoda em razão da heterogeneidade de habitats recifais mediante índices funcionais não foram realizados até o momento.

Neste estudo foi investigada a influência da heterogeneidade de habitats recifais rasos sobre a estrutura taxonômica e funcional de assembleias de Nematoda, sendo testadas as seguintes hipóteses, H1: A heterogeneidade de habitats promove a diversidade taxonômica e funcional dos Nematoda, onde habitats diferentes irão apresentar assembléias únicas, contribuindo para a diversidade dos recifes de coral. H2: A diversidade entre estes habitats é dominada por processos de substituição e H3: Devido a heterogeneidade de habitats os recifes de coral apresentam baixa redundância funcional e elevada vulnerabilidade a perturbações ambientais.

METODOLOGIA

Área de estudo

O litoral de Alagoas, com aproximadamente 230 km de extensão, está localizado na região nordeste do Brasil. A zona costeira abriga diversos ecossistemas, como estuários, mangues, praias e recifes de corais (Correia e Sovierzoski, 2008). O estudo em questão foi conduzido no sul do estado, especificamente na praia do Pontal da Peba, em sua área recifal rasa (Figura 1). Os recifes rasos estão presentes desde a região intertidal até profundidades entre 15 a 20 metros e são dominados por algas Turf, tapetes de pequenas algas geralmente filamentosas, chegando a 41% da cobertura bentônica. Os corais zooxantelados constituem apenas 11% desta cobertura, sendo *Siderastrea stellata* a espécie dominante (Sampaio e Pinto, 2019).

Além dos táxons mencionados, estes recifes apresentam áreas cobertas por macroalgas do gênero *Sargassum*, que oferecem uma complexa estrutura para fixação e proteção de diversos organismos (Mafra e Cunha, 2002, Pérez-Garcia et al., 2015) e por zoantídeos dos gêneros *Zoanthus*, que apresentam

corpo simples com pólipos pequenos e geralmente dois ciclos de tentáculos ao redor do disco oral (McFadden et al., 2007) e *Palythoa*. Entre as manchas dos recifes há a formação de piscinas, áreas de substrato não consolidado, sempre inundadas, dominadas por diferentes tipos de substrato, tais como: banco de rodolitos, isto é, nódulos de algas calcárias incrustantes que possuem estrutura tridimensional (Kundal e Dharashivkar, 2005; Amado-Filho et al., 2012), Zonas de Degradação de Corais (CDZ), caracterizadas por fragmentos de esqueleto de corais e sedimentos arenosos de diferentes granulometrias.

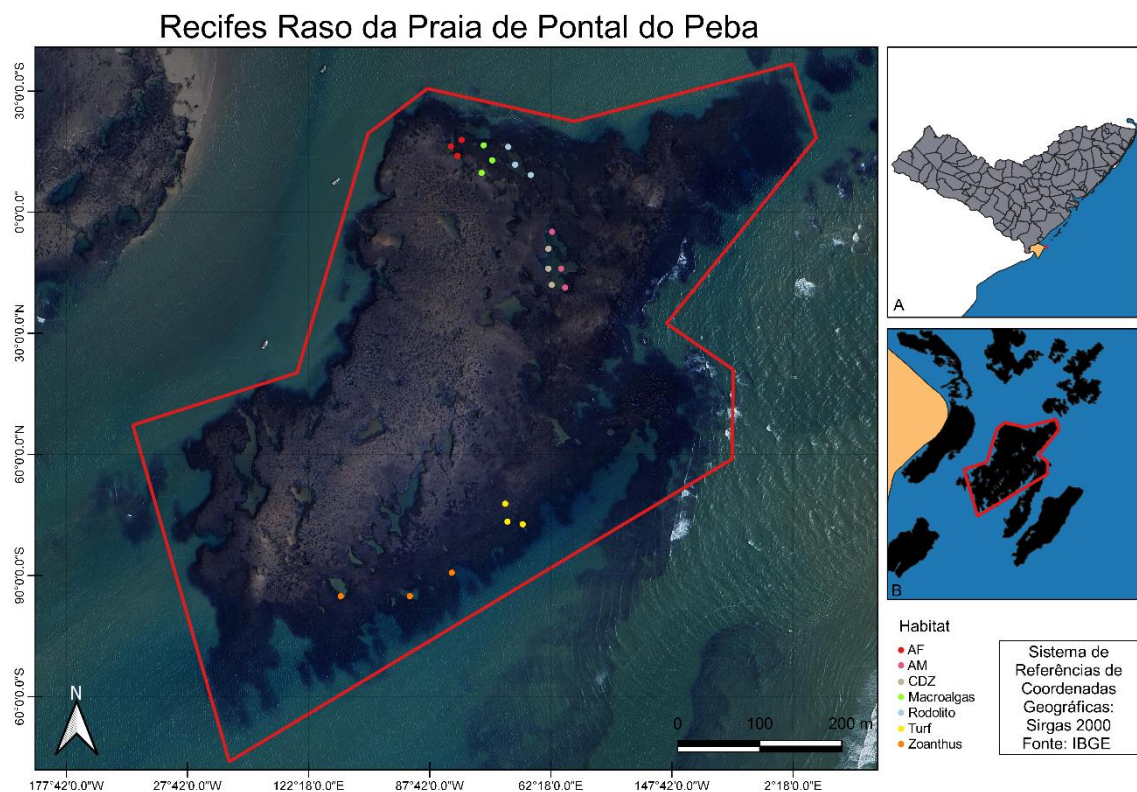


Figura 1. Mapa de localização do estado de Alagoas (A), em detalhe o município de Piaçabuçu próximo aos recifes da praia de Pontal do Peba (B), indicando a área de estudo representada pelo polígono vermelho que circunda o recife. AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais.

A coleta foi realizada entre os meses de setembro e outubro de 2022, sendo as amostras obtidas em 7 diferentes habitats: alguns no topo recifal representados por diferentes coberturas bentônicas dominantes como 1-Turf, 2-Macroalgas frondosas do gênero *Sargassum* sp. e 3-*Zoanthus* sp., além de regiões de sedimento não consolidado das piscinas adjacentes: 4-Areia Fina (AF), 5-Areia Média (AM), 6-Zona de Degradação de Corais (CDZ) e 7-Rodolitos. Estes habitats foram espacialmente replicados (três diferentes locais

para cada habitat) com uma distância mínima de 10 metros entre locais. Em cada local para cada habitat foram coletadas 3 réplicas para estudo dos Nematoda.

Assembleias de Nematoda

Para a coleta dos Nematoda foi utilizado um corer de PVC de 10 cm de diâmetro interno, sendo inserido 10 cm nos substratos de sedimento não consolidados, AM, AF e CDZ. Nos substratos consolidados Turf, Macroalgas, Zoanthus sp., e no banco de Rodolitos, foi utilizado um quadrado de 25x25cm lançado aleatoriamente sobre os hábitats e o material delimitado pelo quadrado foi raspado com uma espátula ou coletado manualmente. As amostras foram fixadas em campo com formol salino a 4%.

As amostras dos quadrados foram lavadas abundantemente com água corrente em peneira de 45 µm de abertura, para separação dos Nematoda das estruturas dos organismos coletados. Para as amostras de sedimento não consolidado foi utilizado o método de elutriação manual onde o sobrenadante foi vertido em peneira de 45 µm. Todo o material retido na peneira foi transferido para placa de Dollfus para retirada de uma subamostra dos primeiros 120 espécimes sob estereomicroscópio. Estes indivíduos foram diafanizados de acordo com De Grisse (1969) e montados em lâminas permanentes para microscopia (modificado de Cobb, 1920). Os Nematoda foram identificados até ao nível taxonômico de gênero sob microscópio óptico com até 1000x de aumento, com auxílio de literatura especializada (Platt e Warwick, 1983; Platt e Warwick, 1988; Warwick et al., 1998) e informações da bibliografia contida no banco de dados Nemys: World Database of Nematodes (Nemys, 2023).

Para a abordagem funcional foram utilizados traços biológicos ecológicos, grupos tróficos e características da estratégia de história de vida, e morfológicos, tipo de anfídeo, tipo de cauda, comprimento total dos adultos e razão comprimento total/largura máxima do corpo (C/L). As categorias utilizadas para cada um destes traços, a relevância ecológica e as metodologias utilizadas para classificação e medição destes está descrita em detalhes na Tabela 1.

Tabela 1. Traços biológicos dos Nematoda por categoria, evidências da sua relevância ecológica para o ecossistema e métodos seguidos.

Trait	Category	Ecological Relevance	Methods
-------	----------	----------------------	---------

Amphids Morphology	Indistinct Slit-like Pocket-like Spiral Rounded or elongate loop Circular or oval Blister-like Longitudinal slit or long sinusoidal structure	Órgão quimiorreceptor mais relevante para os Nematoda, sendo relacionado a papéis como a busca por alimentos e por parceiros. Além disso seu tamanho é relacionado a oferta de alimentos, quanto menor, maior a disponibilidade de recursos.	Nematodes were grouped by microscopic observation of the shape of the amphids (Semprucci et al., 2018).
Trophic groups	1A 1B 2A 2B	Relacionada ao papel trófico do Nematoda, sua morfologia está associada a ecologia alimentar. A alta variedade alimentícia de Nematoda garante uma ampla oferta de itens que podem ser consumidos, principalmente por que o filo possui função importante na transferência de matéria orgânica para níveis tróficos superiores.	The well-known and highly accepted classification based on buccal cavity morphology: selective deposit-feeders (1A), non-selective deposit-feeders (1B), Epistrate feeders (2A) and predators/omnivores (2B), (Wieser, 1953).
Tail morphology	Short/round Elongated/filiforme Clavate conical cylindrical Conical	Associada a locomoção, reprodução e alimentação. A forma da cauda, ainda por estar relacionado a estrutura física e química do substrato.	Nematodes were grouped by microscopic observation of the shape of the tail (Thistle et al., 1995).
Length groups	<1 = 1 mm = Muito Curto (MC) 1-1.99 = 2 mm (Curto) 2-3.99 = 3 mm (Médio) >4 = 4 mm (Grande)	Relacionado a características fisiológicas como disponibilidade de oxigênio e oferta ou adequação a matéria orgânica, refletindo a adaptação ao meio em termos de mobilidade e/ou relações ecológicas.	Nematodes were Measurements by microscopic observation (Tita et al., 1999; Soetaert, et al., 2002; Losi et al., 2013; Schratzberger et al., 2007).
Shape categories	Stout with a length–width ratio < 18 Slender with a length–width ratio of 18–72 Long/thin with a length–width ratio > 72		
Life History Strategy	Extreme colonizer (c-p 1) Colonizer (c-p 2) Intermediate (c-p 3) Persister (c-p 4) Extreme Persister (c-p 5)	Representam a capacidade de persistir ou não em um ambiente perturbado devido a adaptações evolutivas. A dominância de persistentes indica ambientes pouco perturbados. Valores extremos nessa escala são considerados praticamente ausentes em ambientes marinhos.	A 5-point scale of life history strategy from colonizers (short life cycle and high reproduction rates. Good colonizers, tolerant to disturbances) to persisters (long life cycle and low reproduction rates. Poor colonizers, sensitive to disturbances (Bongers, 1991; Schratberger et al., 2007)

Análise de dados

Devido à utilização de dois métodos de coleta e das diferenças de complexidade estrutural da cobertura bentônica entre os diferentes habitats do topo recifal, a abundância dos Nematoda foi calculada em termos de abundância relativa dos gêneros nas sub-amostras. Para a abundância dos traços funcionais

utilizou-se uma matriz de abundâncias ponderadas baseada na matriz de abundância relativa dos gêneros.

Diversidade taxonômica

Para investigar e comparar a estrutura das assembleias nos diferentes habitats estudados, foram aplicadas análises uni e multivariadas aos dados de abundância dos gêneros de Nematoda em cada habitat.

Os índices de diversidade de Shannon H' ($\log_2$) e equitabilidade de Pielou (J) foram calculados, e comparados entre habitats através de análises de modelos lineares generalizados (GLM) utilizando o melhor modelo de distribuição ajustado, que no caso foi o gaussiano e teste de Tukey *a posteriori* para comparações dois a dois.

Análises de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) e de variância multivariada por permutação (PERMANOVA) foram aplicadas aos dados de abundância relativa dos gêneros para descrever dissimilaridades e avaliar diferenças significativas na estrutura taxonômica das assembleias, respectivamente. Estas análises foram realizadas utilizando uma matriz de distâncias, sem transformação, construída a partir do índice de similaridade de Bray-Curtis tendo habitats como fator preditivo. A PERMANOVA foi realizada utilizando 9.999 permutações e soma de quadrados tipo III (parcial). Testes pareados foram aplicados, quando os resultados da PERMANOVA foram significativos ($p < 0.05$).

Para identificar os gêneros indicadores de cada habitat foi utilizada a análise de Indval, (Dufrêne e Legendre, 1997), a qual considera as abundâncias relativas médias (especificidade) e frequências relativas (fidelidade) de cada gênero nas amostras. Com o objetivo de quantificar a dissimilaridade na composição taxonômica das assembleias entre os habitats, identificando qual o componente preponderante responsável por estas dissimilaridades, se substituição ou aninhamento, foi calculada a diversidade beta (Whittaker, 1960; Baselga, 2008; Baselga, 2010), utilizando a função `beta.multi` do pacote *betapart* baseada em uma matriz de presença e ausência conforme o índice de dissimilaridade de Sorensen.

Os índices univariados foram calculados através da função `Diverse` do pacote estatístico Primer v6+Permanova (Clarke e Gorley, 2006), e todas as

demais análises foram realizadas no ambiente R (R Core Team, 2023), utilizando os pacotes *vegan* (Oksanen et al., 2020), *pairwise Adonis* (Arbizu, 2019), *indicspecies* (Cáceres e Legendre, 2009), *betapart* (Baselga et al., 2022) e *multcomp* (Hothorn et al., 2016).

Diversidade funcional

Índices de diversidade funcional

Para o cálculo dos índices univariados de diversidade funcional, os traços relacionados a medidas do corpo, comprimento total e C/L, foram excluídos uma vez que não foi possível associar um gênero a uma única categoria, pois é necessário para o agrupamento em entidades funcionais. Isto se deve ao fato de que indivíduos do mesmo gênero se encaixaram em diferentes categorias dentro destes traços, tanto em habitats diferentes quanto em amostras de mesmo habitat.

Feito isso, os gêneros foram agrupados em Functional Entities (FEs) e calculado os valores para as medidas de riqueza, redundância e vulnerabilidade funcional, sendo 6 índices funcionais calculados baseados nas FEs Tabela 2. Todos os índices foram calculados através do pacote *mFD* do ambiente R (Magneville et al., 2022). As diferenças significativas nestes índices entre habitats foram verificadas através de GLM utilizando o modelo gaussiano e teste de Tukey *a posteriori* para comparações dois a dois.

Tabela 2. Definição dos Índices de diversidade funcional calculados

Name	Acronym	Definition
Functional Entities	FEs	Unique combinations of functional traits (Mouillot et al., 2014; Magneville et al., 2022).
Functional Entities Richnes	FEr	Number of FEs and trait combination for each FE (Mouillot et al., 2014; Magneville et al., 2022).
Functional Redundancy	FRed	Average number of genera in FEs (Mouillot et al., 2014; Magneville et al., 2022).
Functional Vulnerability	FVuln	Proportion of FEs composed by a single genus (Mouillot et al., 2014; Magneville et al., 2022).
Functional Over-redundancy	FOR	Proportion of genera presented in FEs with more genera than the average redundancy (Mouillot et al., 2014; Magneville et al., 2022). The better distributed the number of genera in FEs is, the closer to zero its value.

Functional Richness	FRic	Volume occupied by genera in functional space where higher volume means higher diversity (Cornwell et al., 2006; Villéger et al., 2008; Magneville et al., 2022).
Functional Divergence	FDiv	Evaluates the role of genera with extreme or unique traits (Villéger et al., 2008; Magneville et al., 2022).
Functional Dispersion	FDis	Refers to how evenly traits are distributed among genera and assemblages (Laliberté e Legendre, 2010; Magneville et al., 2022).
Functional Evenness	FEve	Refers to how abundances are distributed among traits in functional space (Villéger et al., 2008; Magneville et al., 2022).
Functional Originality	FOri	Expresses how changes in abundance vary the redundancy of assemblages (Mouillot et al., 2013; Magneville et al., 2022).
Functional Specialization	FSpe	Represents the contribution to functional space from specialists and generalists (Bellwood et al., 2005; Mouillot et al., 2013; Magneville et al., 2022).

Análise de traços biológicos (BTA)

A abordagem multivariada da análise de traços biológicos foi utilizada com o intuito de comparar a estrutura das assembleias de Nematoda entre os habitats em termos funcionais. Foram aplicadas análises de nMDS e PERMANOVA a partir da matriz de distâncias de Bray-Curtis de abundâncias ponderadas dos traços biológicos, sem transformação, tendo hábitat como fator preditivo. Os mesmos procedimentos utilizados na PERMANOVA aplicada a abundância dos gêneros foram utilizados aqui.

RESULTADOS

Diversidade Taxonômica

Os gêneros dominantes diferiram entre a maioria dos habitats, destacando-se *Spirinia* e *Praeacanthonus* como os mais representativos em mais de um habitat (Figura 2). Nos habitats de sedimentos não consolidados, AF e CDZ, *Spirinia* foi o gênero dominante com valores de (31%) e (39%) de abundância relativa, respectivamente. Em AM, *Rhynchonema* dominou com valores de abundância relativa que chegaram a (44%), (Figura 2). Nos habitats de Macroalgas e Turf, *Praeacanthonus* dominou com (34%) e (26%) dos

indivíduos nas amostras, respectivamente (Figura 2). Já em habitats de Rodolito e de *Zoanthus*, *Chromadorina* (17%) e *Oncholaimus* (50%) foram os mais representativos (Figura 2).

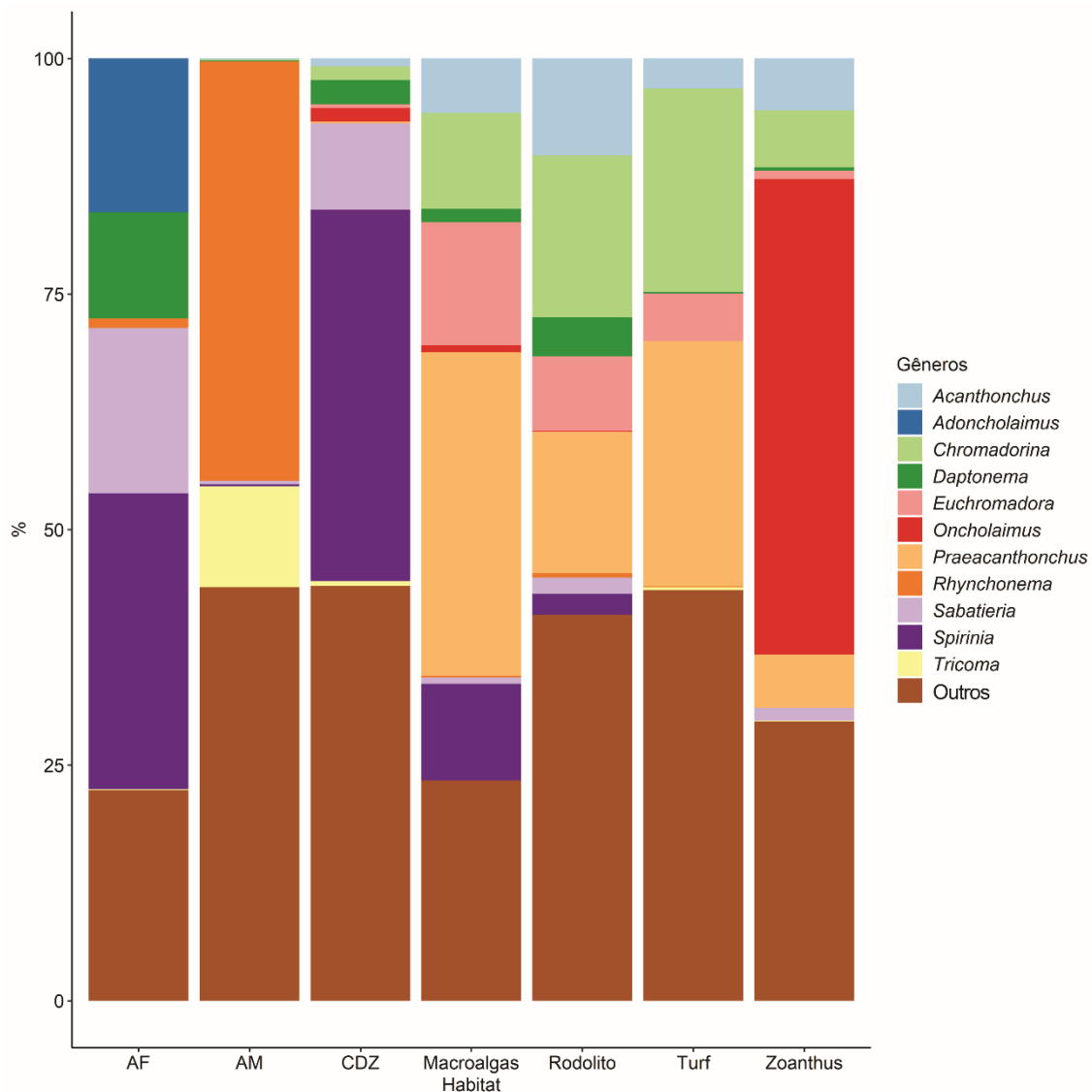


Figura 2. Abundância relativa média (%) dos gêneros mais representativos (AR>10%) nos habitats. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). Outros = soma da abundância relativa média dos gêneros com valores inferiores a 10%.

Os maiores valores médios para os índices de diversidade e equitatividade foram observados em Rodolito (3.7 e 0.8), respectivamente (Figura 3. A e B). O menor valor médio de diversidade foi registrado em AM (2.4) e o menor para a equitatividade em *Zoanthus* (0,6). Os valores médios para riqueza de gêneros (Figura 3. C) variaram entre os habitats, contudo Rodolito registrou o maior valor (24) e AF o menor valor (14).

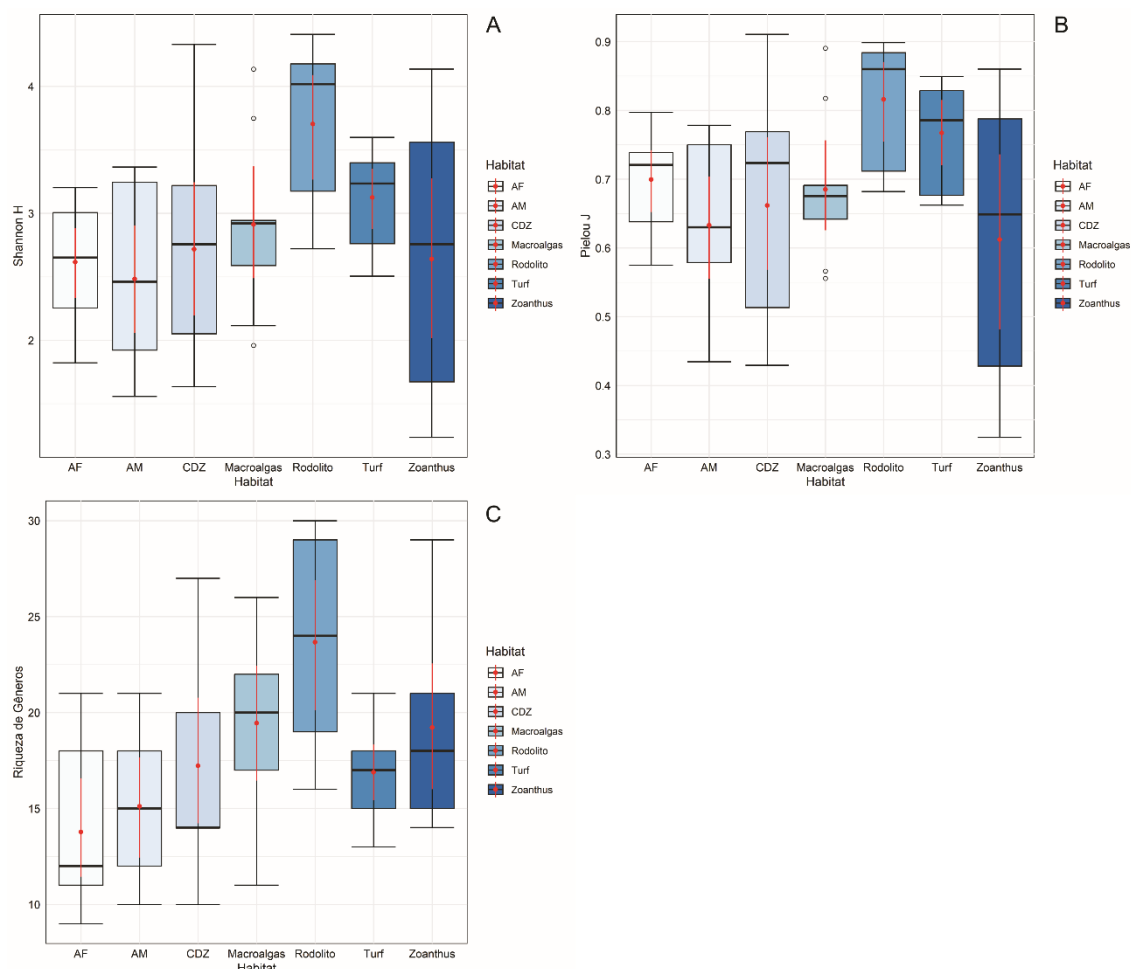


Figura 3. Valores médios dos índices diversidade de Shannon (H') (A), equitatividade de Pielou (J) (B) e riqueza de Gêneros (C). (círculos vermelhos e linhas verticais vermelhas = média±desvio padrão, linhas horizontais pretas = mediana, círculos pretos = outliers, bigodes = mínimos e máximos, caixas = 1º e 3º quartis). AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais.

Por meio do teste de IndVal, foram identificados os gêneros que possuem a maior identificação com cada habitat, onde os gêneros indicadores foram diferentes para todos os habitats. Apenas para Macroalgas não se obteve gênero indicador significativo. Neste contexto, AF e Turf apresentaram 5 gêneros indicadores cada, sendo *Adoncholaimus* e *Halalaimus*, os gêneros indicadores com os maiores valores de IndVal para os habitats em questão, respectivamente. Enquanto em AM, 10 gêneros apresentaram forte associação com o habitat, contudo *Rhynchonema* apresentou o maior valor indicador dentre todos os gêneros para este habitat. CDZ, Rodolito e *Zoanthus* foram representados apenas por 2 gêneros cada, onde *Dorylaimopsis*, *Spilophorella* e *Oncholaimus*

foram os indicadores que atingiram os maiores valores de cada um destes habitats, respectivamente (Tabela 3).

Tabela 3. Teste de IndiVal evidenciando as associações entre os gêneros e os habitats dos recifes rasos do Pontal do Peba. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais).

Habitats	AF	AM	CDZ	Macroalgas	Rodolito	Turf	Zoanthus	P
Gêneros								
<i>Adoncholaimus</i>	0.715							0,005
<i>Thalassomonhystera</i>	0.581							0,005
<i>Polysgima</i>	0.578							0,005
<i>Odontophora</i>	0.526							0,005
<i>Daptonema</i>	0.520							0,005
<i>Rhynchonema</i>		0.896						0,005
<i>Tricoma</i>		0.811						0,005
<i>Dracograllus</i>		0.789						0,005
<i>Perepsilon</i>		0.758						0,005
<i>Chromadorita</i>		0.731						0,005
<i>Spilobolbolaimus</i>		0.587						0,005
<i>Rhips</i>		0.564						0,005
<i>Latronema</i>		0.527						0,005
<i>Endeolophos</i>		0.442						0,025
<i>Pomponema</i>		0.440						0,005
<i>Dorylaimopsis</i>			0.629					0,005
<i>Mesacanthion</i>			0.535					0,005
<i>Spilophorella</i>					0.672			0,005
<i>Promonhystera</i>					0.547			0,035
<i>Halalaimus</i>						0.688		0,005
<i>Araeolaimus</i>						0.616		0,005
<i>Chromadora</i>						0.578		0,005
<i>Actinonema</i>						0.559		0,005
<i>Nemanema</i>						0.421		0,010
<i>Oncholaimus</i>							0.877	0,005
<i>Demonema</i>							0.607	0,005

A diversidade beta entre os habitats apresentou valor total de 0.67. Em relação aos seus componentes o valor de substituição apresentou maior valor, 0.60, e o valor do componente de aninhamento foi de apenas 0.06.

Através da análise de nMDS foi possível verificar similaridades na estrutura das taxonômica das assembléias para alguns habitats com a formação de 4 agrupamentos: um composto pelas amostras dos habitats de Macroalgas, Rodolito e Turf, (Figura 4), um por amostras dos habitats sedimentares AF e CDZ, e os outros dois por amostras de apenas um habitat, sendo Zoanthus e AM (Figura 4).

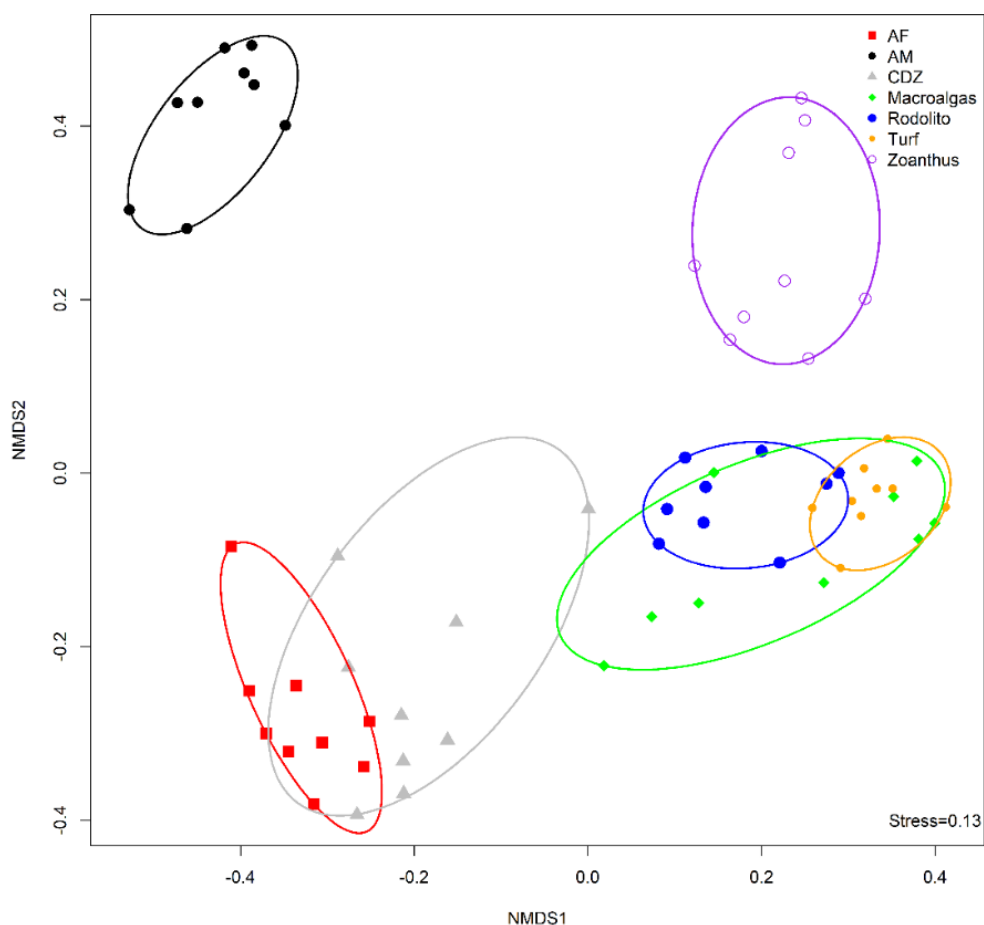


Figura 4. Resultado da Análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS), aplicada aos dados de abundância dos gêneros de Nematoda nos habitats dos recifes rasos do pontal do Pebá. AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais.

A aplicação da PERMANOVA à matriz de similaridade de abundância de gêneros, utilizando o habitat como fator categórico, revelou diferenças estatisticamente significativas ($F_{\text{model}} = 17.526$; $p = 0.001$). Foi possível constatar de maneira geral que ocorreram diferenças significativas entre todos os habitats, exceto entre AF-CDZ ($F_{\text{model}} = 2.55$; $p = 1.000$), Macroalgas-Rodolito ($F_{\text{model}} = 5.00$; $p = 0.189$), Macroalgas-Turf ($F_{\text{model}} = 3.47$; $p = 0.126$) e Rodolito-Turf ($F_{\text{model}} = 6.03$; $p = 0.063$), (Tabela 4), reforçando os grupos obtidos na análise de nMDS.

Tabela 4. Resultado do teste pareado da Permanova aplicado à matriz de abundâncias relativas de gêneros de Nematoda. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). Resultado significativo ($p < 0.05$).

Habitats	Fmodel	P
AF-AM	32.73	0.021
AF-CDZ	2.55	1.000
AF-Macroalgas	19.58	0.021
AF-Rodolito	23.22	0.021
AF-Turf	42.00	0.021
AF-Zoanthus	29.94	0.021
AM-CDZ	24.88	0.021
AM-Macroalgas	27.63	0.021
AM-Rodolito	29.94	0.021
AM-Turf	45.67	0.021
AM-Zoanthus	31.98	0.021
CDZ-Macroalgas	13.84	0.021
CDZ-Rodolito	14.12	0.021
CDZ-Turf	25.81	0.021
CDZ-Zoanthus	20.28	0.021
Macroalgas-Rodolito	5.00	0.189
Macroalgas-Turf	3.47	0.126
Macroalgas-Zoanthus	17.30	0.021
Rodolito-Turf	6.03	0.063
Rodolito-Zoanthus	16.22	0.021
Turf-Zoanthus	25.07	0.021

Diversidade Funcional

Em AF e CDZ, anfídeos do tipo Loop alongado ou arredondado (LAA) foram dominantes, enquanto em Rodolito e Turf o anfídeo do tipo fenda foi predominante. Nos demais habitats (AM, Macroalgas e *Zoanthus*) anfídeos do tipo circular ou oval (CO), espiral e tipo bolso foram os mais representativos respectivamente (Figura 5. A). Em relação a cauda, o tipo cônica dominou em 5 dos 7 habitats (AM, CDZ, Macroalgas, Rodolito e Turf), e o tipo clavada-cônica-cilíndrica (CCC), em AF e *Zoanthus* (Figura 5. C).

O comprimento total dominante variou entre Curto e Muito Curto (MC), com o primeiro tipo sendo predominante em AF, CDZ, e Macroalgas, enquanto o segundo tipo foi representativo nos demais habitats (Figura 5. D). A razão Comprimento/Largura (C/L), apresentou dominância de Nematoda do tipo Delgado em todos os habitats, com valores que variaram de 56% em AM a 97% em CDZ (Figura 5. E).

O grupo trófico dominante de maneira geral foi 2A, sendo dominante em 5 dos 7 habitats, com exceção de AM e *Zoanthus*, nos quais 1B e 2B foram os mais representativos, respectivamente (Figura 5. B). Os valores de c-p registrados variaram apenas entre 3 e 4, sendo os Nematoda classificados em c-p 3 os dominantes em todos os habitats à exceção de *Zoanthus* onde dominou Nematoda de estratégia de vida c-p 4 (Figura 5. F).

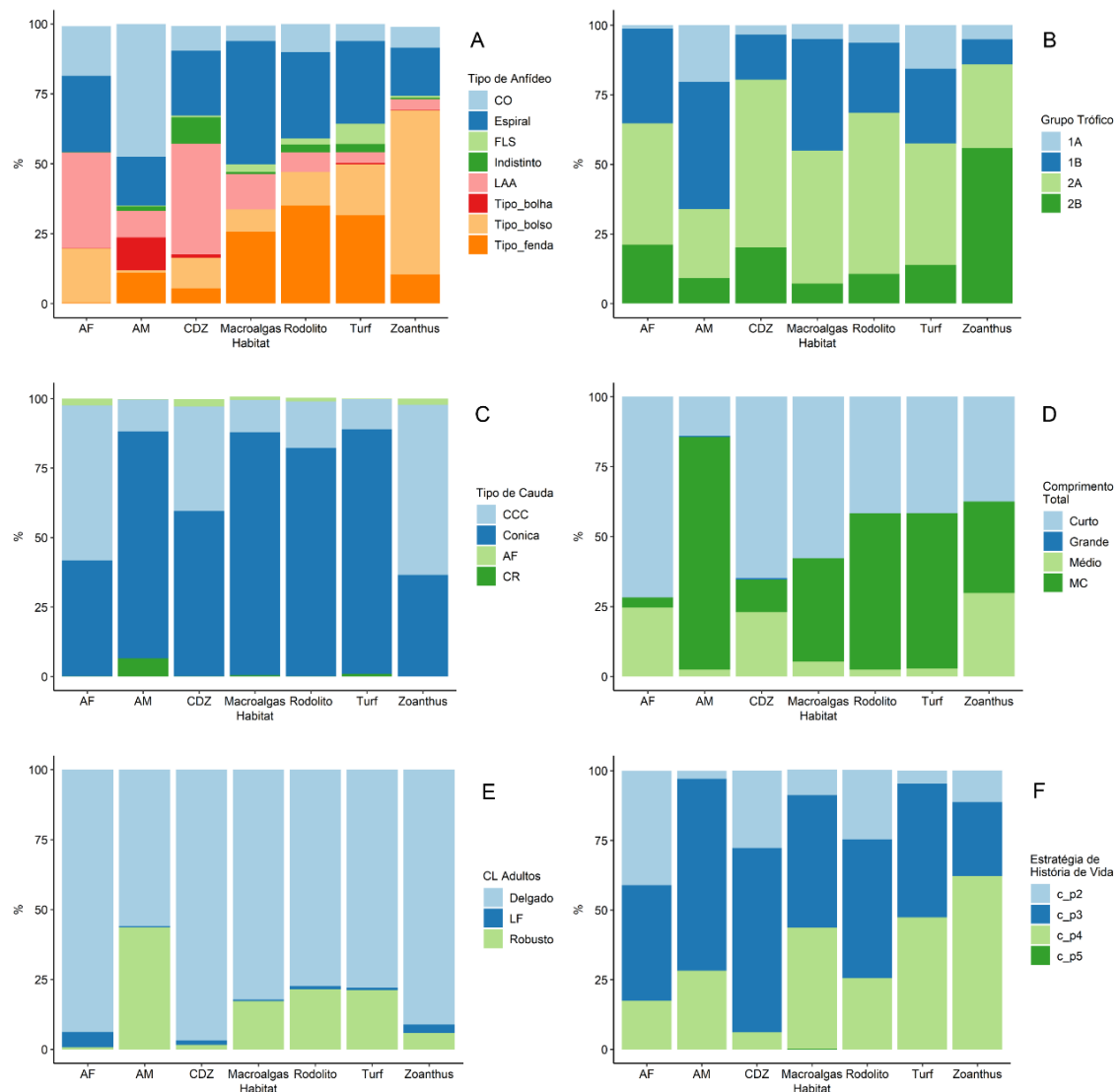


Figura 5. Abundância relativa (%) dos traços biológicos das assembleias de Nematoda nos habitats dos recifes rasos do Pontal do Peb: Tipo de anfédeo (**A**); Grupo Trófico (**B**): (1A = alimentadores de depósitos seletivos, 1B = alimentadores de depósitos não seletivos, 2A = alimentadores epistrados, 2B = onívoros/predadores de acordo com Wieser, 1953); Tipo de Cauda (**C**); Comprimento total (**D**); Comprimento/Largura (**E**); Estratégia de História de Vida (c-p), (**F**), (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais).

O número médio de entidades funcionais por habitat (Figura 6. A) foi maior em Rodolito (18) e menor em AF (11). Enquanto os valores médios de FRed e FOR oscilaram entre os habitats, sendo Rodolito o que apresentou os maiores valores para ambos os índices 1.13 e 0.18, enquanto em *Zoanthus* foram registrados os menores 1.11 e 0,08, respectivamente (Figura 6. B e C). Já, para FVuln Rodolito apresentou o menor valor médio dentre os habitats (0.78) e *Zoanthus* o maior (0.93), (Figura 6. D).

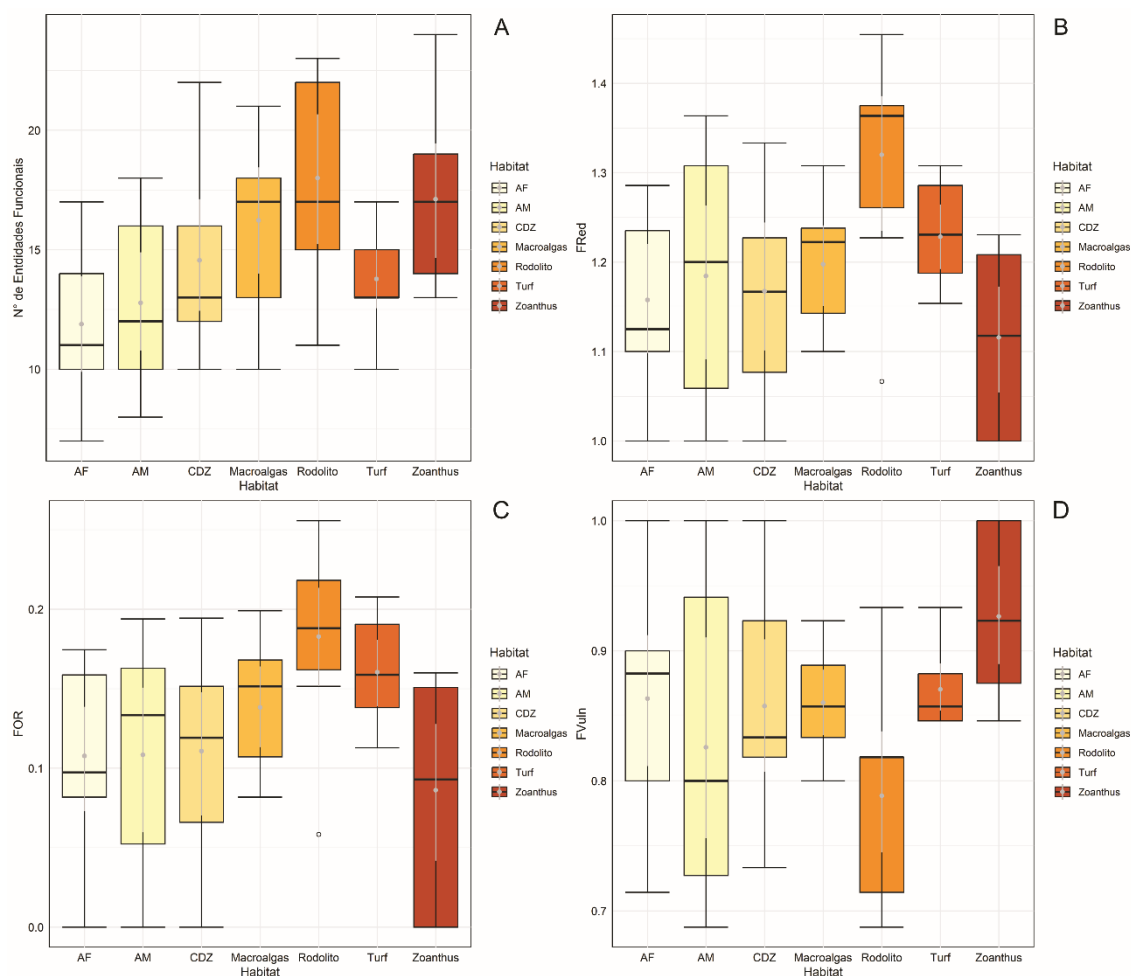


Figura 6. Valores médios do Número de Entidades Funcionais (A), FRed = Redundância Funcional (B), FOR = Redundância Média Funcional (C) e FVuln = Vulnerabilidade Funcional (D). (círculos cinzas e linhas verticais cinzas = média±desvio padrão, linhas horizontais pretas = mediana, círculos pretos = outliers, bigodes = mínimo e máximo, caixas = 1º e 3º quartis) (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais).

Dentre os índices de diversidade funcional calculados para as entidades funcionais, somente FDis não apresentou diferenças significativas entre nenhum dos habitats ($p = 0.1052$). Os maiores valores de FRic (Figura 7. A), foram encontrados para Macroalgas, *Zoanthus* e principalmente Rodolito, sendo estes valores significativamente maiores do que em AM (Tabela. 5) e ainda significativamente maiores em Rodolito do que em Turf (Tabela 5).

Os valores de FDiv (Figura 7. B) foram maiores em *Zoanthus*, AM e AF, sendo estas diferenças significativas para a maioria das comparações (Tabela 5). Maiores valores para FEev (Figura 7. C) foram também encontrados para *Zoanthus* e os menores para AM, sendo significativamente menores do que em *Zoanthus*, Rodolito e Turf (Tabela 5). Para FOr e FSpe (Figura 7. D e E) foram

encontrados valores significativamente maiores em *Zoanthus* e AF do que nos outros habitats (Tabela 5). Os valores de FSpe em CDZ foram significativamente menores do que em *Zoanthus* e AF, mas significativamente maiores do que em Macroalgas e Turf (Tabela 5).

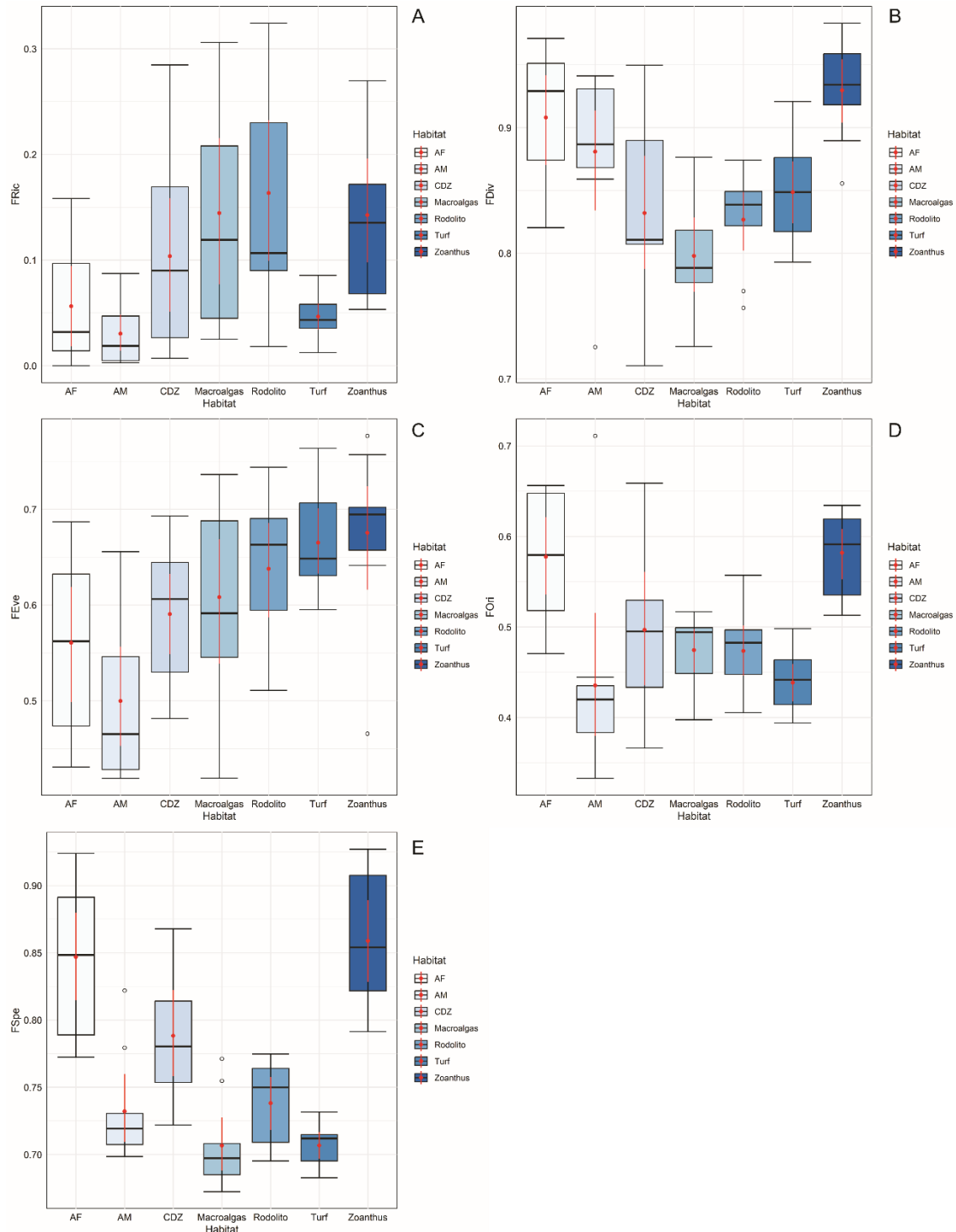


Figura 7. Valores médios dos índices de FRic = Diversidade Funcional (A), FDiv = Divergência Funcional (B), FEve = Equidade Funcional (C), FOr = Originalidade Funcional (D) e FSpe = Especialização Funcional (E). (círculos vermelhos e linhas verticais vermelhas = média±desvio

padrão, linhas horizontais pretas = mediana, círculos pretos = outliers, bigodes = mínimo e máximo, caixas = 1º e 3º quartis), (AF = Areia Fina, AM = Areia Média, CDZ = Zona de Degradação de Corais).

Tabela 5. Resultados do teste de Tukey aplicado aos índices de diversidade funcional (- = resultado não significativo). (AF = Areia Fina, AM = Areia Média, CDZ = Zona de Degradação de Corais e N° de EFs = número de entidades funcionais).

Habitats	<i>p</i>				
	FRic	FDiv	FEve	FOri	FSpe
AF-AM	-	-	-	0.001	0.001
AF-CDZ	-	0.039	-	-	-
AF-Macroalgas	-	0.001	-	0.035	0.001
AF-Rodolito	-	0.02	-	0.032	0.001
AF-Turf	-	-	-	0.001	0.001
AF-Zoanthus	-	-	-	-	-
AM-CDZ	-	-	-	-	-
AM-Macroalgas	0.036	0.016	-	-	-
AM-Rodolito	0.006	-	0.01	-	-
AM-Turf	-	-	0.001	-	-
AM-Zoanthus	0.042	-	0.001	0.001	0.001
CDZ-Macroalgas	-	-	-	-	0.001
CDZ-Rodolito	-	-	-	-	-
CDZ-Turf	-	-	-	-	0.001
CDZ-Zoanthus	-	0.001	-	-	0.007
Macroalgas-Rodolito	-	-	-	-	-
Macroalgas-Turf	-	-	-	-	-
Macroalgas-Zoanthus	-	0.001	-	0.023	0.001
Rodolito-Turf	0.028	-	-	-	-
Rodolito-Zoanthus	-	0.001	-	0.021	0.001
Turf-Zoanthus	-	0.002	-	-	0.001

O resultado do nMDS aplicado à abundância ponderada dos traços biológicos apresentou os mesmos agrupamentos encontrados para o nMDS aplicado à abundância dos gêneros, porém com menores distâncias entre as amostras e maior grau de sobreposição, ou seja, de similaridade entre estes grupos (Figura 8).

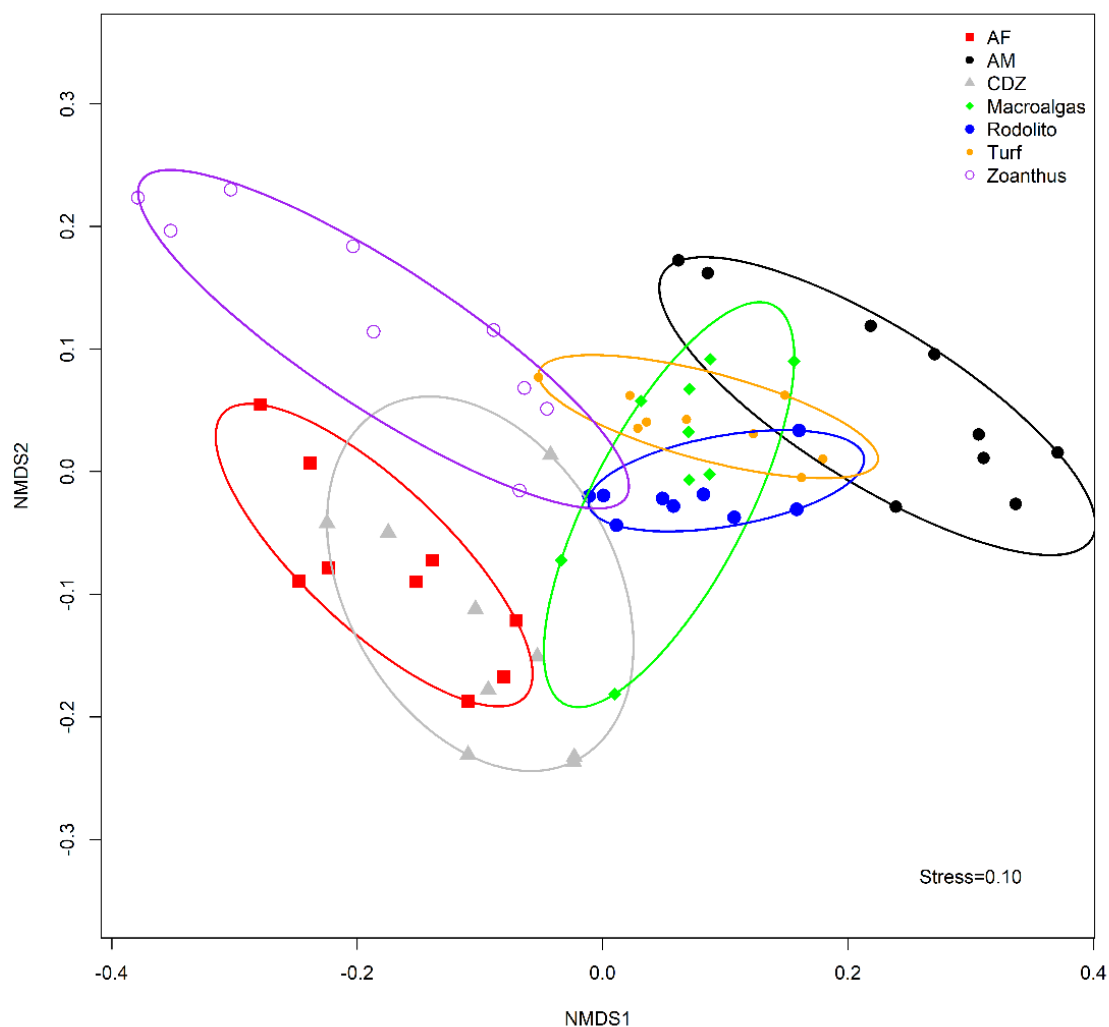


Figura 8. Resultado da Análise de escalonamento multidimensional não métrica (nMDS), aplicada aos dados de abundância ponderada dos traços biológicos das assembleias de Nematoda dos habitats dos recifes rasos do pontal do Peba (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais).

Apesar desta maior similaridade entre os grupos, apontada no nMDS, através da PERMANOVA aplicada à matriz de abundâncias ponderadas dos traços biológicos utilizando habitat como fator preditivo foram verificadas diferenças estatisticamente significativas ($F_{\text{model}} = 17.995$; $p = 0.001$) e de maneira similar a PERMANOVA aplicada a abundância dos gêneros, grande parte dos habitats apresentaram diferença significativas, exceto alguns casos entre AF-CDZ ($F_{\text{model}} = 2.86$; $p = 1.000$), Macroalgas-Rodolito ($F_{\text{model}} = 3.04$;

$p = 0.567$) Macroalgas-Turf ($F_{\text{model}} = 2.12$; $p = 1.000$) e Rodolito-Turf ($F_{\text{model}} = 3.66$; $p = 0.336$), (Tabela 4).

Tabela 6. Teste Permanova pareado aplicado à matriz de abundâncias ponderadas de características biológicas. (AF = Areia Fina, AM = Areia Média e CDZ = Zona de Degradação de Corais). Resultado significativo ($p < 0.05$).

Habitats	Fmodel	P
AF-AM	42.49	0.021
AF-CDZ	2.86	1.000
AF-Macroalgas	17.21	0.021
AF-Rodolito	22.94	0.021
AF-Turf	32.55	0.021
AF-Zoanthus	12.53	0.021
AM-CDZ	26.65	0.042
AM-Macroalgas	13.74	0.021
AM-Rodolito	12.52	0.021
AM-Turf	12.66	0.021
AM-Zoanthus	34.84	0.021
CDZ-Macroalgas	10.57	0.021
CDZ-Rodolito	12.93	0.021
CDZ-Turf	19.15	0.021
CDZ-Zoanthus	14.46	0.021
Macroalgas-Rodolito	3.04	0.567
Macroalgas-Turf	2.12	1.000
Macroalgas-Zoanthus	15.71	0.021
Rodolito-Turf	3.66	0.336
Rodolito-Zoanthus	21.85	0.021
Turf-Zoanthus	19.15	0.021

DISCUSSÃO

Os resultados revelaram diferenças significativas na estrutura taxonômica e funcional das assembleias entre os habitats. O habitat mais diverso, tanto em termos taxonômicos quanto funcionais, foram os bancos de Rodolito sendo representados por assembleias de grupo trófico 2A, com anfídeo do tipo fenda, cauda cônica e valor c-p 3. Este habitat foi o que apresentou maior redundância e menor vulnerabilidade funcional, indicando uma maior resiliência que os demais habitats a perturbações e consequentemente a perdas de funções. Alguns índices apresentaram os menores valores em AM, indicando uma relativa homogeneização e uma menor contribuição funcional das assembleias deste habitat para o recife, enquanto *Zoanthus* apresentou assembleias com traços e prováveis funções únicas, sugerindo especificidade dos traços as condições deste habitat em relação aos outros. Foi possível evidenciar 4 assembleias diferentes dentre os 7 habitats, tanto em termos taxonômicos quanto funcionais.

Os valores dos índices de diversidade beta e do IndVal indicaram que os habitats possuem assembleias típicas com altos valores para gêneros indicadores, sendo indicadores exclusivos, sinalizando que estes gêneros representam bem cada habitat. Ficou evidente que alguns habitats mantêm combinações únicas de traços funcionais, sendo algumas combinações exclusivas de um certo habitat, confirmando a influência direta da heterogeneidade de habitats na estruturação das assembleias.

Gêneros pertencentes à família Oncholaimidae possuem como característica morfológica diagnóstica a cavidade bucal extensa, a qual pode possuir três dentes imóveis, sendo um ou os dois dentes ventrosublaterais preponderantes (Smol et al., 2006). Esta característica os enquadra como predadores e/ou onívoros (2B), garantindo ampla plasticidade trófica, podendo ainda se alimentar de matéria animal ou vegetal em decomposição (Jensen, 1987) ou ter sua principal fonte de carbono proveniente de microalgas bentônicas (Leduc, 2009), o que pode explicar a dominância de *Oncholaimus* e sua associação ao habitat de *Zoanthus*. Este cnidário, além de obter energia mediante simbiose com dinoflagelados do gênero *Symbiodinium* (Reimer et al., 2006; Rabelo et al., 2014), também se alimenta por filtração, assim, podendo fornecer resíduos alimentares (Reimer et al., 2006b). A família Xyalidae, apesar de ser bem documentada em locais com sedimentos finos, possui gêneros com preferência por sedimentos de granulometria grossa (Venekey et al., 2014). No presente estudo, um gênero pertencente a esta família, *Rhynchonema*, além de ser o gênero indicador para o habitat de AM, apresentou o maior valor de indicador dentre todos os gêneros nos habitats amostrados, reforçando a presença e especificidade de Xyalidae também em habitats de granulometria grossa.

Assim como para outros grupos animais bem estudados nos recifes brasileiros, tais como peixes e corais, a diversidade e/ou riqueza de gêneros de Nematoda nos recifes de coral do presente estudo foi considerada baixa quando comparada com trabalhos de outros ambientes recifais no mundo (Semprucci et al., 2013; Grassi et al., 2022). Este resultado pode estar relacionado com a relativa baixa diversidade e cobertura coralínea dos recifes do Brasil (Cruz et al., 2018), que pode refletir em uma menor complexidade estrutural física e, consequentemente, em baixas abundâncias e diversidade e/ou riqueza de

espécies de invertebrados, os quais são influenciados diretamente pela complexidade física (Idjadi e Edmunds, 2006; Gibson et al., 2011). Associado a isto, a turbidez moderada a que estes recifes estão sujeitos (Segal et al., 2008; Tedesco et al., 2017), pode dificultar a presença e o desenvolvimento de produtores primários, gerando uma menor oferta de recursos alimentares e maior competição entre as assembleias. Além disto, os recifes do Brasil apresentam condições geológicas únicas (Leão e Dominguez, 2000), que os diferenciam em relação aos das regiões do Indo-Pacífico, onde foram registrados os maiores valores de diversidade para Nematoda em habitats recifais.

A similaridade encontrada para a estrutura taxonômica e funcional dos habitats de Macroalgas, Rodólito e Turf, está relacionada a traços funcionais dominantes compartilhados por estes habitats como grupo trófico 2A, cauda do tipo cônica e valor c-p 3, além da dominância de um mesmo gênero em dois dos três habitats. A alta produtividade primária dos habitats algais (Duarte et al., 2022) e sua superfície, fornece condições para o desenvolvimento de um rico biofilme (Steinberg, 2002; Staufenberg et al., 2008) que geralmente é compatível com as exigências alimentícias dos comedores de epítrato, especialmente os que são compostos por diatomáceas, não sendo incomum a prevalência do grupo trófico 2A nestes habitats (Da Rocha et al., 2006; Pérez-García et al., 2015; Armenteros et al., 2019), principalmente devido a evidências que comedores de epítratos liberam muco por glândulas faríngeas que estimula o crescimento bacteriano, além de seu dente que pode facilitar a fixação ao biofilme formado (Riemann e Schrage, 1978; Tietjen, 1980; Bongers, 1983; Jensen, 1987).

Assim como as glândulas faríngeas, papilas localizadas na cauda liberam muco que auxilia na aglutinação de grãos e ancoragem dos Nematoda no substrato (Riemann e Schrage, 1978; Decraemer et al., 2013). Desta forma, caudas do tipo cônica parecem garantir maior aderência dos organismos aos substratos (Armenteros et al., 2019; Pérez-García et al., 2019), sendo relacionadas a habitats sob ação de elevado regime hidrodinâmico (Semprucci et al., 2018; Schratzberger et al., 2007), o qual é típico nos recifes do Brasil (Leão et al., 2019). Outros estudos também registram habitats algais sendo dominados por colonizadores intermediários (c-p 3), (Pérez-García et al., 2015; Armenteros et al., 2019), indicando uma tendência destes habitats em não abrigar

assembleias com características extremas (tempo de geração, número de descendentes, colonizadores ou persistentes extremos).

Locais representados por granulometrias distintas geralmente tendem a ter assembleias também diferentes (Gheskiere et al., 2004). Porém, AF e CDZ apresentaram semelhanças que podem explicar a sobreposição entre eles. Dentre estas, ambos os habitats apresentaram 2A como grupo trófico dominante, além de serem os únicos habitats no qual o tipo de anfídeo LAA foi dominante, com *Spirinia* sendo o gênero dominante em ambos. Comedores de epistrato são bem documentados em habitats sedimentares finos ou CDZ, inclusive em alguns casos dominam estes tipos de habitats (Raes et al., 2007; Semprucci et al., 2013; Sanchez et al., 2019). Esta dominância provavelmente está relacionada à disponibilidade de alimento representada pelo biofilme microbiano associado ao sedimento fino e aos fragmentos de coral (Raes e Vanreusel, 2006; Armenteros et al., 2019). Anfídeos do tipo LAA foram abundantes em condições de elevada ação hidrodinâmica e em ambientes relativamente poluídos (Semprucci et al., 2018; Justino et al., 2023). Apesar da importância dos anfídeos, ainda não foi estabelecida uma relação clara entre seus tipos e os habitats marinhos. No entanto, é possível observar que o tamanho dessas estruturas está diretamente relacionado à disponibilidade de alimentos e à busca por parceiros sexuais (Semprucci et al., 2018).

AM e *Zoanthus* foram os habitats que apresentaram maior dissimilaridade entre as assembleias. O gênero dominante em AM foi *Rhynchonema*, sendo o grupo trófico 1B e anfídeos do tipo circular ou oval (CO), os quais foram traços dominantes exclusivos para este habitat, o que pode explicar a distinção em relação aos outros habitats. Contudo, tanto este gênero quanto esta combinação não são incomuns em habitats recifais de areia média (Jesús-Navarrete, 2003), embora esta combinação também seja associada a condições de estresse ambiental (Montagna et al., 1996; Pérez-Garcia et al., 2009; Semprucci et al., 2022). *Zoanthus* por sua vez, também apresentou dominância de traços únicos, como grupo trófico 2B, anfídeo do tipo bolso e estratégia de vida de c-p 4. Anfídeos pequenos são relacionados a alta disponibilidade de recursos alimentares (Semprucci et al., 2018), sugerindo relativa abundância de alimentos neste habitat e indo em consonância com o valor c-p 4 que remete a qualidade ecológica média-alta (Grassi et al., 2022), indicando que este habitat pode

oferecer abrigo e proteção devido a sua estrutura tridimensional (Reimer et al., 2006; McFadden et al., 2007). Portanto, a explicação mais plausível para dissimilaridade em *Zoanthus* pode estar relacionada à dominância de *Oncholaimus* e consequentemente por este conjunto de traços, onde ambos diferem de todos os demais habitats.

Embora Soetaert et al. (2002) tenham evidenciado que o comprimento aumenta conforme se intensifica a profundidade do sedimento e aumenta o tamanho do grão, o comprimento total dos Nematoda oscilou entre curto e muito curto (MC), nos quais, o primeiro tipo foi dominante na maioria dos habitats, semelhante ao comprimento dominante encontrado por Schratzberger et al., (2007), em habitats sedimentares costeiros. Contudo, as relações entre intervalos de comprimento e suas variações de acordo com os habitats marinhos são pouco exploradas, o que dificulta a interpretação dos resultados e consequentemente a realização de inferências. Entretanto, dada a similaridade dos resultados para este traço morfológico dentre todos os habitats, sugere-se que este não seja um traço relevante em estudos ecológicos comparativos e/ou de perturbações ambientais nos ecossistemas recifais.

O mesmo pode ser observado para os morfotipos. Era esperado uma variação na dominância dos morfotipos ao longo dos diferentes habitats recifais devido às diferentes características físicas e dinâmicas, assim como em Armenteros et al. (2015), porém Nematoda delgados foram completamente dominantes, indicando que apesar da heterogeneidade de habitats, os Nematoda delgados são especialmente bem adaptados à arquitetura e dinâmica dos habitats recifais. Este morfotipo também foi dominante sob diferentes circunstâncias (Vanaverbeke et al., 2004; Schratzberger et al., 2007; Materatski et al., 2018). Sua prevalência pode estar relacionada a sua maior mobilidade (Soetaert et al., 2002) e capacidade de prosperar mesmo em condições de baixa disponibilidade de oxigênio (Moreno et al., 2008; Materatski et al., 2018).

O tamanho dos Nematoda também pode estar relacionado ao estilo de vida conforme escala c-p, na qual os *r*-estrategistas (c), são comumente pequenos, enquanto *k*-estrategistas (p) são maiores (Bongers et al., 1995; Schratzberger et al., 2007; Semprucci et al., 2018). Aqui, indivíduos c-p 3, foram predominantes entre os habitats, com exceção de *Zoanthus* no qual c-p 4 foi dominante. Assembleias que possuem pontuação intermediária na escala c-p

(valor 3) podem indicar relativa qualidade ecológica ou locais em processo de recuperação (Schratzberger et al., 2007; Grassi et al., 2022). Esta pontuação $c-p$ foi dominante em outros estudos em habitats marinhos (Armenteros et al., 2020) e recifais (Armenteros et al., 2019; Grassi et al., 2022), os quais são relativamente pouco perturbados, sugerindo que os habitats aqui trabalhados podem proporcionar condições intermediárias ou propícias para assembleias relativamente sensíveis, sobretudo em *Zoanthus*.

A variação na composição de gêneros entre habitats (diversidade β) dentro da área estudada foi notavelmente influenciada pelo processo de substituição, indicando a prevalência de assembleias típicas de cada habitat. O componente de substituição, além de indicar assembleias particulares de cada habitat, também alerta para a importância da manutenção e conservação prioritária de todos os habitats devido às assembleias únicas, apesar de um certo grau de sobreposição e ausência de diferenças significativas na estrutura das assembleias para alguns habitats como AF e CDZ, e Turf, Macroalgas e Rodólito. Caso o processo preponderante fosse o de aninhamento teríamos um habitat específico, ou poucos, que abarcaria grande parte dos gêneros do recife e dessa forma poderia se considerar como habitat prioritário para conservação (Whittaker, 1960; Baselga, 2008; Baselga, 2010; Anderson et al., 2011).

O baixo compartilhamento de gêneros foi uma tendência observada em outros estudos (Raes et al., 2007; Ruiz-Abierno e Armenteros, 2017; Pérez-García et al., 2019). A estrutura das assembleias de Nematoda é geralmente relacionada às características do habitat, como o tipo de sedimento/substrato, disponibilidade de alimentos e salinidade (Vanaverbeke et al., 2011; Moens, et al., 2013; Taheri, et al., 2014 Broman et al., 2019; Wu et al., 2019). As diferentes configurações estruturais físicas entre os habitats, podem explicar a alta substituição, especialmente porque o IndVal apontou que cada habitat possui um gênero indicador com alta associação e exclusividade, evidenciando a particularidade de um mesmo gênero não conseguir ser frequente e/ou dominante em mais de um habitat. Isto sugere que a heterogeneidade de habitats no recife possui um papel importantíssimo para a diversidade do recife como um todo.

Os valores relacionados a redundância funcional (FRed), sobre-redundância média funcional (FOR) e vulnerabilidade funcional (FVuln)

evidenciaram que as assembleias de Nematoda de recifes tropicais rasos possuem diversidade funcional alta, em razão da baixa redundância. Os 108 gêneros foram agrupados em apenas (54) EFs, destas, grande parte (32) foram compostas por um único gênero, indicando baixa redundância funcional e alta vulnerabilidade funcional (Mouillot et al., 2014). Valores de FOR ficaram distantes de 1 e próximo a 0, ressaltando a baixa proporção de gêneros compondo EFs (Magneville et al., 2022). Macroalgas e *Zoanthus* foram dominados pelas EFs 46 e 17 compostas por 1 e/ou 2 gêneros respectivamente, esta condição retrata a vulnerabilidade das EFs responsáveis por exercerem provavelmente grande parte das funções destes habitats, pois apesar de serem dominantes, sua composição é relativamente frágil, visto que a perda de apenas 1 e/ou 2 gêneros pode resultar no fim da contribuição funcional destas combinações únicas de traços.

A vulnerabilidade à qual a maioria das EFs está sujeita pode ser interpretada como um reflexo da condição dos habitats que as mantêm, especialmente considerando que das 32 EFs vulneráveis, 10 ocorreram apenas uma vez em somente um habitat dentre os 7 estudados, ou seja, além da vulnerabilidade, há uma especificidade de EFs com determinados habitats. Este resultado sugere que uma eventual perda de algum destes habitats representará um desequilíbrio funcional para o recife, com perda de combinações únicas de traços funcionais dos Nematoda que desempenham atividades específicas, evidenciando e confirmando a importância da heterogeneidade de habitats para diversidade funcional do recife em sua totalidade. A perda de heterogeneidade nos recifes de corais, representa uma das grandes ameaças a biodiversidade (Sebens, 1994; Hughes et al., 2003; Richardson et al., 2018) e a prestação de serviços ecossistêmicos (Graham e Nash, 2013; Pratchett et al., 2014), tornando este contexto de vulnerabilidade ainda mais preocupante.

É possível observar a relação inversamente proporcional dos habitats que apresentaram os maiores valores de FRed em relação a FVuln, principalmente Rodolito que apresentou os maiores valores de riqueza e/ou diversidade de EFs e de FRed e os menores valores de FVuln, indicando que assembleias de habitats com maior riqueza, diversidade e redundância possuem maior potencial de diversidade funcional após a perda de espécies, ou seja, menor vulnerabilidade funcional (Bihn et al., 2010; Mouillot et al., 2014). Entretanto, a

relação inversa entre os maiores valores de FRed e os menores de FVuln, pode mascarar a alta vulnerabilidade dos habitats, por exemplo, quando se compara os nossos resultados de FVuln com os de Justino (et al., 2023) em estuários impactados. Embora sejam ecossistemas diferentes, apenas Rodolito dentre os habitats apresentou menor vulnerabilidade do que locais sob estresse antrópico, indicando, que apesar da relação inversa entre os valores, todos habitats estão vulneráveis a perda de traços funcionais. O presente resultado é similar ao encontrado por Mouillot et al. (2014) para peixes recifais, pois apesar de recifes tropicais serem ecossistemas de alta diversidade, as assembleias apresentam uma diversidade funcional majoritariamente vulnerável a perda de funções.

Rodolito foi o habitat que apresentou o maior valor de riqueza e/ou diversidade de gêneros e EFs. Tais resultados, já podiam direcionar a interpretações de uma menor vulnerabilidade e maior redundância das assembleias deste habitat a perturbações que resultassem, por exemplo, na perda ou diminuição de algum dos gêneros ou traços funcionais presentes neste habitat. O habitat de AM apresentou os menores valores para EFs em FRic, FEve, FDis e FOrí, em relação aos outros habitats, indicando que este possui baixa riqueza funcional, com poucas EFs dominantes, sugerindo uma relativa homogeneidade na composição, com EFs caracterizadas por traços simples ou genéricos devido a prováveis condições adversas e consequente aumento da filtragem ambiental (Valdivia et al., 2016; Justino et al., 2023), fornecendo pouca contribuição para a diversidade biológica (Pavoine et al., 2005; Mouillot et al., 2008). Apesar de Nematoda possuir estilo de vida tipicamente intersticial (Giere, 2009), estudos em ambientes recifais têm revelado uma maior riqueza e/ou diversidade em habitats de substrato inconsolidado (Raes et al., 2008) ou habitats bióticos (Armenteros et al., 2012; Ruiz-Abierno e Armenteros, 2017; Armenteros et al., 2019), em comparação com locais sedimentares. AM apresentou a menor diversidade taxonômica entre os habitats, o que pode ter refletido na diversidade funcional, conforme os menores valores de alguns índices de diversidade funcional encontrados para este habitat como já mencionado, ocasionando um cenário de menor contribuição funcional em comparação aos demais habitats. Por outro lado, em *Zoanthus* ocorreram maiores valores de FEve, FDiv e FSpe, indicando que as EFs deste habitat são melhor distribuídas ou aproximadamente abundantes, com traços singulares que

podem desempenhar funções únicas, levando a uma alta especialização e complementariedade de nicho, sugerindo condições ambientais relativamente melhores em relação aos outros habitats que devem implicar em uma maior conservação de funções e serviços.

Os resultados das análises que investigaram a estrutura taxonômica e funcional dos Nematoda revelaram resultados similares para ambas as abordagens utilizadas. Embora o objetivo deste estudo fosse investigar a influência da heterogeneidade de habitats sobre os aspectos taxonômicos e funcionais de assembleias de Nematoda, a similaridade entre as estruturas ressalta o potencial da utilização de uma abordagem funcional para além do contexto ecológico. Sugere-se sua aplicação em estudos relacionados à qualidade ambiental e/ou biomonitoramento, conforme proposto por (Semprucci et al., 2022). A agilidade e facilidade na atribuição de traços pela abordagem funcional, em contraste com a demorada e metódica identificação taxonômica (Boufahja et al., 2015; Semprucci et al., 2022), a torna uma alternativa viável, especialmente em situações que demandam respostas rápidas. No entanto, sua utilização isolada requer discernimento em relação ao contexto do estudo, considerando as estimativas de espécies ainda não identificadas para o filo Nematoda (Hugot et al., 2001) especialmente nos trópicos (Appeltans et al., 2012).

CONCLUSÃO

Investigações sobre a influência dos diversos habitats na diversidade taxonômica e funcional das assembleias biológicas constituem um foco de estudo em diversos ecossistemas. Esta abordagem é importante, especialmente porque a conservação de traços funcionais específicos está diretamente relacionada à conservação de um amplo espectro de processos ecológicos. Entretanto, as respostas à influência das características dos habitats oscilam conforme os tipos de habitats, a composição das assembleias e os traços funcionais escolhidos. Nesse contexto, torna-se importante realizar uma cuidadosa seleção das métricas, visando identificar aquelas que oferecem as respostas mais pertinentes às investigações em questão.

Os resultados da presente pesquisa contribuem com novas informações sobre a estrutura taxonômica e funcional de assembleias de Nematoda em

recifes tropicais rasos, demonstrando a influência dos diferentes habitats sobre a diversidade taxonômica e funcional dos Nematoda. A influência da heterogeneidade na estrutura dos Nematoda é evidente, pois os diferentes habitats possuem assembleias com alta substituição de gêneros ao longo dos habitats, sendo estes bem representados pelos gêneros que os compõem. Há a ocorrência de EFs únicas em habitats específicos, ressaltando a íntima relação dos traços funcionais com determinados habitats, embora a maioria dos habitats estejam vulneráveis a perda de conjuntos de traços únicos, em virtude da baixa proporção de gêneros compondo as EFs, até mesmo em EFs dominantes. A perda de algum destes habitats deve comprometer o funcionamento do recife, pois os habitats possuem composições únicas e predominantemente vulneráveis.

Além disto, ficou nítido que o habitat que possui maior diversidade taxonômica e funcional apresenta maior redundância e é menos vulnerável que os demais, isto é, reforça-se a premissa que onde há maior diversidade, existe menos vulnerabilidade. Por fim, a estrutura funcional espelhou perfeitamente a taxonômica e devido a isto, incentivamos a utilização da abordagem funcional em circunstâncias específicas que exijam respostas rápidas.

REFERÊNCIAS

Abe, H., Kitano, Y. F., Fujita, T., Yamano, H. (2022). Distribution, use, management, regulation, and future concerns of reef-building corals based on administrative documents in Japan. *Marine Policy*, 141, 105090. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2022.105090>

Alkemade, R., Wielemaker, A., Hemminga, M. A. (1992). Stimulation of decomposition of *Spartina anglica* leaves by the bacterivorous marine nematode *Diplolaimelloides brucei* (Monhysteridae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159(2), 267-278. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(92\)90041-8](https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90041-8)

Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports*, 3(1), 3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>

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. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>

Alves, A. S., Veríssimo, H., Costa, M. J., Marques, J. C. (2014). Taxonomic resolution and Biological Traits Analysis (BTA) approaches in estuarine free-living nematodes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 138, 69-78. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.014>

Amado-Filho, G. M., Moura, R. L., Bastos, A. C., Salgado, L. T., Sumida, P. Y., Guth, A. Z., ... Thompson, F. L. (2012). Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical South West Atlantic. *PloS one*, 7(4), e35171. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035171>

Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, 14(1), 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>

Appeltans, W., Ahyong, S. T., Anderson, G., Angel, M. V., Artois, T., Bailly, N., Costello, M. J. (2012). The magnitude of global marine species diversity. *Current biology*, 22(23), 2189-2202. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.036>

Arbizu, P. M. (2019). pairwiseAdonis: pairwise multilevel comparison using adonis. 2017. R package version 00, 1.

Armenteros, M., Pérez-García, J. A., Marzo-Pérez, D., Rodríguez-García, P. (2019). The influential role of the habitat on the diversity patterns of free-living aquatic nematode assemblages in the Cuban archipelago. *Diversity*, 11(9), 166. <https://doi.org/10.3390/d11090166>

Armenteros, M., Rodríguez-García, P., Pérez-García, J. A., Gracia, A. (2020). Diversity patterns of free-living nematode assemblages in seagrass beds from the Cuban archipelago (Caribbean Sea). *Biodiversity Data Journal*, 8. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e58848>

Armenteros, M., Ruiz-Abierno, A. (2015). Body size distribution of free-living marine nematodes from a Caribbean coral reef. *Nematology*, 17(10), 1153-1164. <https://doi.org/10.1163/15685411-00002930>

Armenteros, M., Ruiz-Abierno, A., Sosa, Y., Pérez-García, J. A. (2012). Habitat heterogeneity effects on macro-and meiofauna (especially nematodes) in Punta Francés coral reef (SW Cuban Archipelago).

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>

Baselga, A. (2008). Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, 31(2), 263-271. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5335.x>

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1), 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

Baselga, A.; Orme, D.; Villeger, S.; De Bortoli, J.; Leprieux, F.; Logez, M. (2022) betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.6. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>.

Beauchard, O. (2023). The importance of trait selection On The Meaning of Functional Diversity in Benthic Studies. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1195595. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1195595>

Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J., Hoey, A. S. (2005). Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1582), 101-107. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3276>

Bianchelli, S., Buschi, E., Danovaro, R., Pusceddu, A. (2018). Nematode biodiversity and benthic trophic state are simple tools for the assessment of the environmental quality in coastal marine ecosystems. *Ecological Indicators*, 95, 270-287. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.032>

Bianchelli, S., Danovaro, R. (2020). Impairment of microbial and meiofaunal ecosystem functions linked to algal forest loss. *Scientific Reports*, 10(1), 19970. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76817-5>

Bihn, J. H., Gebauer, G., Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology*, 91(3), 782-792. <https://doi.org/10.1890/08-1276.1>

Bongers, T. (1983). Bionomics and reproductive cycle of the nematode *Leptosomatum bacillatum* living in the sponge *Halichondria panicea*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 17(1), 39-46. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(83\)90004-2](https://doi.org/10.1016/0077-7579(83)90004-2)

Bongers, T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83, 14-19. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(83\)90004-2](https://doi.org/10.1016/0077-7579(83)90004-2)

Bongers, T., Alkemade, R., Yeates, G. W. (1991). Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the Maturity Index. *Marine Ecology Progress Series*, 135-142. <https://www.jstor.org/stable/24825556>

Boufahja, F., Semprucci, F., Beyrem, H., Bhadury, P. (2015). Marine nematode taxonomy in Africa: promising prospects against scarcity of information. *Journal of Nematology*, 47(3), 198. PMID: 26527841; PMCID: PMC4612190.

Broman, E., Raymond, C., Sommer, C., Gunnarsson, J. S., Creer, S., Nascimento, F. J. (2019). Salinity drives meiofaunal community structure dynamics across the Baltic ecosystem. *Molecular ecology*, 28(16), 3813-3829. <https://doi.org/10.1111/mec.15179>

Cadotte, M. W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 1079-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>

Clarke, K. R., Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6: Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.

Cobb, N. A. (1920). One hundred new nemas. *Contributions to a Science of Nematology*, 9, 217-343.

Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)

Correia, D. M. Sovierzoski H, H. Management and sustainable development in Alagoas state's coastal zone, Brazil. *J Integr Coast Zone Manag.* 2008; 8(2):25–45. Available from: https://www.aprh.pt/rgci/pdf/rgci-146_Correia.pdf

Coull, B. C. (1988). Ecology of the Marine Meiofauna. In R.P. Higgins, H. Thiel, (eds). *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Inst. Press. Washington, DC. P.18- 38.

Coull, B. C. (1999). Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*, 24(4), 327-343. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00979.x>

Cruz, I. C., Waters, L. G., Kikuchi, R. K., Leão, Z. M., Turra, A. (2018). Marginal coral reefs show high susceptibility to phase shift. *Marine pollution bulletin*, 135, 551-561. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.043>

Da Rocha, C. M. C., Venekey, V., Bezerra, T. N. C., Souza, J. R. B. (2006). Phytal marine nematode assemblages and their relation with the macrophytes structural complexity in a Brazilian tropical rocky beach. *Hydrobiologia*, 553, 219-230. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-0923-9>

Danovaro, R., Gambi, C., Dell'Anno, A., Corinaldesi, C., Fraschetti, S., Vanreusel, A., Gooday, A. J. (2008). Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology*, 18(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.056>

de Oliveira Soares, M., Davis, M., de Paiva, C. C., de Macêdo Carneiro, P. B. (2018). Mesophotic ecosystems: coral and fish assemblages in a tropical marginal reef (northeastern Brazil). *Marine Biodiversity*, 48, 1631-1636. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0615-x>

Decraemer W., Coomans A., Baldwin, J. G. (2013) Morphology of nematoda. In: Schmidt-Rhaesa A (ed) *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Volumen 2. Nematoda*. De Gruyter, Göttingen, Germany, pp 1–59. <https://doi.org/10.1515/9783110274257.1>

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *science*, 345(6195), 401-406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>

Duarte, C. M., Gattuso, J. P., Hancke, K., Gundersen, H., Filbee-Dexter, K., Pedersen, M. F., ... Krause-Jensen, D. (2022). Global estimates of the extent and production of macroalgal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 31(7), 1422-1439. <https://doi.org/10.1111/geb.13515>

Dufrêne, M., Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345-366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)

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>

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>

Fisher, R., O'Leary, R. A., Low-Choy, S., Mengersen, K., Knowlton, N., Brainard, R. E., Caley, M. J. (2015). Species richness on coral reefs and the pursuit of convergent global estimates. *Current Biology*, 25(4), 500-505. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.12.022>

Floeter, S. R., Guimarães, R. Z., Rocha, L. A., Ferreira, C. E. L., Rangel, C. A., Gasparini, J. L. (2001). Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Global Ecology and Biogeography*, 10(4), 423-431. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2001.00245.x>

Fonseca, C. R., Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 118-125. <http://www.jstor.org/stable/3072124>.

Francini-Filho, R. B., Coni, E. O., Meirelles, P. M., Amado-Filho, G. M., Thompson, F. L., Pereira-Filho, G. H., Moura, R. L. (2013). Dynamics of coral reef benthic assemblages of the Abrolhos Bank, eastern Brazil: inferences on natural and anthropogenic drivers. *PloS one*, 8(1), e54260. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054260>

Franklin, J. (2010). Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press.

Franzo, A., Del Negro, P. (2019). Functional diversity of free-living nematodes in river lagoons: can biological traits analysis (BTA) integrate traditional taxonomic-based approaches as a monitoring tool?. *Marine environmental research*, 145, 164-176. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.02.015>

Gheskiere, T., Hoste, E., Vanaverbeke, J., Vincx, M., & Degraer, S. (2004). Horizontal zonation patterns and feeding structure of marine nematode assemblages on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach (De Panne, Belgium). *Journal of Sea Research*, 52(3), 211-226. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2004.02.001>

Gibson, R., Atkinson, R., Gordon, J., Smith, I., Hughes, D. (2011). Coral-associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance. *Oceanography and Marine Biology*; Taylor Francis: Oxford, UK, 49, 43-104.

Giere, O. (2009) *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68661-3>

Glynn, P. W (2008) Food-web structure and dynamics of eastern tropical Pacific coral reefs: Panama and Galapagos Islands. In: McClanahan T, Branch GM (eds) *Food webs and the dynamics of marine reefs*. Oxford University Press, pp 185–209. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780195319958.003.0008

Glynn, P. W., Enochs, I. C. (2010). Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. *Coral reefs: an ecosystem in transition*, 273-325. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_18

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. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>

Graham, N. A., Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral reefs*, 32, 315-326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>

Grassi, E., Montefalcone, M., Cesaroni, L., Guidi, L., Balsamo, M., Semprucci, F. (2022). Taxonomic and functional nematode diversity in Maldivian coral degradation zones: patterns across reef typologies and depths. *PeerJ*, 10, e13644. <https://doi.org/10.7717/peerj.13644>

Grisse, D. (1969). Redescription ou modification de quelques techniques utilisées dans l'étude des nématodes phytoparasitaires. *Mededelingen van de Rijks Faculteit Landbouwwetenschappen Gent*, 34, 351.

Guan, Y., Hohn, S., Wild, C., Merico, A. (2020). Vulnerability of global coral reef habitat suitability to ocean warming, acidification and eutrophication. *Global Change Biology*, 26(10), 5646-5660. <https://doi.org/10.1111/gcb.15293>

Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances*, 1(2), e1500052. DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>

Hall, A. E., Kingsford, M. J. (2021). Habitat type and complexity drive fish assemblages in a tropical seascape. *Journal of Fish Biology*, 99(4), 1364-1379. <https://doi.org/10.1111/jfb.14843>

Halpern, B. S., Floeter, S. R. (2008). Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 364, 147-156. <https://doi.org/10.3354/meps07553>

Hatcher, B. G. (1997). Coral reef ecosystems: how much greater is the whole than the sum of the parts?. *Coral Reefs*, 16(Suppl 1), S77-S91. <https://doi.org/10.1007/s003380050244>

Hay, M. E., Taylor, P. R. (1985). Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. *Oecologia*, 65, 591-598. <https://doi.org/10.1007/BF00379678>

He, P., Maldonado-Chaparro, A. A., Farine, D. R. (2019). The role of habitat configuration in shaping social structure: a gap in studies of animal social complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2602-7>

Heip, C. H. R., Vincx, M., Vranken, G. (1985). The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*. <https://pure.knaw.nl/portal/en/publications/the-ecology-of-marine-nematodes>

Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H., Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology letters*, 8(1), 23-29.

Horváth, Z., Ptacnik, R., Vad, C. F., Chase, J. M. (2019). Habitat loss over six decades accelerates regional and local biodiversity loss via changing landscape connectance. *Ecology letters*, 22(6), 1019-1027. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x>

Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R. M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., Hothorn, M. T. (2016). Package 'multcomp'. Simultaneous inference in general parametric models. Project for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Hubas, C., Sachidhanandam, C., Rybarczyk, H., Lubarsky, H. V., Rigaux, A., Moens, T., Paterson, D. M. (2010). Bacterivorous nematodes stimulate microbial growth and exopolymer production in marine sediment microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 419, 85-94. <https://doi.org/10.3354/meps08851>

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.
<https://doi.org/10.1126/science.1085046>

Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., Wilson, S. K. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373-377.
<https://doi.org/10.1038/nature21707>

Hugot, J. P., Baujard, P., Morand, S. (2001). Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology*, 3(3), 199-208.
<https://doi.org/10.1163/156854101750413270>

Idjadi, J. A., Edmunds, P. J. (2006). Scleractinian corals as facilitators for other invertebrates on a Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*, 319, 117-127. <https://doi.org/10.3354/meps319117>

Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *science*, 293(5530), 629-637.
<https://doi.org/10.1126/science.1059199>

Jackson, J., Donovan, M., Cramer, K., Lam, V. (2014). Status and trends of Caribbean coral reefs: 1970-2012. Gland, Switzerland: Global Coral Reef Monitoring Network; International Union for the Conservation of Nature (IUCN).

Jensen, P. (1987). Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Marine Ecology Progress Series*, 35(1-2), 187-196.
<https://www.jstor.org/stable/24825022>

Jesús-Navarrete, A. (2003). Diversity of nematoda in a Caribbean atoll: Banco Chinchorro, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 73(1), 47-56. <http://www.allenpress.com/>

Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., Guangchun, L., Wilmschurst, J. M. (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 356(6335), 270-275. <https://doi.org/10.1126/science.aam9317>

Justino, J. T., Demetrio, G. R., Neres, P. F., Meneses, D., Pinto, T. K. (2023). A functional perspective of nematode assemblages as proxy of quality in tropical estuarine tidal flats. *Marine Environmental Research*, 186, 105922. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.105922>

Keil, P., Storch, D., Jetz, W. (2015). On the decline of biodiversity due to area loss. *Nature communications*, 6(1), 8837. <https://doi.org/10.1038/ncomms9837>

Knowlton, N. (2001). The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5419-5425. <https://doi.org/10.1073/pnas.091092998>

Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C. O., Banta, G. T. (2012). What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine ecology progress series*, 446, 285-302. <https://doi.org/10.3354/meps09506>

Kumagai, N. H., Yamano, H. (2018). High-resolution modeling of thermal thresholds and environmental influences on coral bleaching for local and regional reef management. *PeerJ*, 6, e4382. <https://doi.org/10.7717/peerj.4382>

Kundal, P., Dharashivkar, A. P. (2005). Record of rhodoliths from Aramda Reef Member (Late Pleistocene to Holocene) of Chaya Formation, Dwarka–Okha area, Gujarat and their paleoenvironmental significance. *Current science*, 1684-1689. <https://www.jstor.org/stable/24110498>

Laliberté, E., Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>

Leão, Z. M. A. N., Kikuchi, R. K. P., Oliveira, M. D. M. (2019). The Coral Reef Province of Brazil. *World Seas: An Environmental Evaluation*, 813–833. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-805068-2.00048-6>

Leão, Z. M. D. A. N., Dominguez, J. M. L. (2000). Tropical coast of Brazil. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(00\)00105-3](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00105-3)

Leão, Z. M., Kikuchi, R. K., Oliveira, M. D. (2019). The coral reef province of Brazil. In *World seas: An environmental evaluation* (pp. 813-833). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805068-2.00048-6>

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

Leduc, D. (2009). Description of *Oncholaimus moanae* sp. nov. (Nematoda: Oncholaimidae), with notes on feeding ecology based on isotopic and fatty acid composition. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(2), 337-344. <https://doi.org/10.1017/S0025315408002464>

Lefcheck, J. S., Innes-Gold, A. A., Brandl, S. J., Steneck, R. S., Torres, R. E., Rasher, D. B. (2019). Tropical fish diversity enhances coral reef functioning across multiple scales. *Science advances*, 5(3), eaav6420. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav6420>

Levy, N., Simon-Blecher, N., Ben-Ezra, S., Yuval, M., Doniger, T., Leray, M., Levy, O. (2023). Evaluating biodiversity for coral reef reformation and monitoring on complex 3D structures using environmental DNA (eDNA) metabarcoding.

Science of The Total Environment, 856, 159051.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159051>

Loiola, M., Oliveira, M. D., Kikuchi, R. K. (2013). Tolerance of Brazilian brain coral *Mussismilia braziliensis* to sediment and organic matter inputs. Marine pollution bulletin, 77(1-2), 55-62. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.10.033>

Losi, V., Moreno, M., Gaozza, L., Vezzulli, L., Fabiano, M., Albertelli, G. (2013). Nematode biomass and allometric attributes as indicators of environmental quality in a Mediterranean harbour (Ligurian Sea, Italy). Ecological indicators, 30, 80-89. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.034>

Luza, A. L., Quimbayo, J. P., Ferreira, C. E., Floeter, S. R., Francini-Filho, R. B., Bender, M. G., Longo, G. O. (2022). Low functional vulnerability of fish assemblages to coral loss in Southwestern Atlantic marginal reefs. Scientific Reports, 12(1), 17164. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20919-9>

Mafra Jr, L. L., Cunha, S. R. (2002). Bancos de *Sargassum cymosum* (Phaeophyceae) na Enseada de Armação do Itapocoroy, Penha, SC: Biomassa e rendimento em alginato. Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology, 6(1), 111-119. <https://doi.org/10.14210/bjast.v6n1.p111-119>

Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Villéger, S. (2022). mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. Ecography, 2022(1). <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>

Magris, R. A., Grech, A., Pressey, R. L. (2018). Cumulative human impacts on coral reefs: Assessing risk and management implications for Brazilian coral reefs. Diversity, 10(2), 26. <https://doi.org/10.3390/d10020026>

Magris, R. A., Pressey, R. L., Mills, M., Vila-Nova, D. A., Floeter, S. (2017). Integrated conservation planning for coral reefs: Designing conservation zones

for multiple conservation objectives in spatial prioritisation. *Global Ecology and Conservation*, 11, 53-68. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.05.002>

Martin, T. S., Olds, A. D., Olalde, A. B., Berkström, C., Gilby, B. L., Schlacher, T. A., Connolly, R. M. (2018). Habitat proximity exerts opposing effects on key ecological functions. *Landscape Ecology*, 33, 1273-1286. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0680-6>

Materatski, P., Ribeiro, R., Moreira-Santos, M., Sousa, J. P., Adão, H. (2018). Nematode biomass and morphometric attributes as descriptors during a major *Zostera noltii* collapse. *Marine biology*, 165, 1-17. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3283-5>

Mazzuco, A. C. D. A., Stelzer, P. S., Bernardino, A. F. (2020). Substrate rugosity and temperature matters: patterns of benthic diversity at tropical intertidal reefs in the SW Atlantic. *PeerJ*, 8, e8289. <https://doi.org/10.7717/peerj.8289>

McCoy, E.D. Bell, S.S. (1991) Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In: S.S. Bell, E.D. McCoy H.R. Mushinsky (Eds.) *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. New York, NY: Chapman Hall, pp. 3–27. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3076-9_1

McFadden, C. S., Daly, M., Brugler, M. R., Cartwright, P., Collins, A. G., Dawson, M. N., Stake, J. L. (2007). The phylum Cnidaria: a review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.11>

Mies, M., Francini-Filho, R. B., Zilberberg, C., Garrido, A. G., Longo, G. O., Laurentino, E., Banha, T. N. (2020). South Atlantic coral reefs are major global warming refugia and less susceptible to bleaching. *Frontiers in Marine Science*, 7, 514. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00514>

Moens, T., Bouillon, S., Gallucci, F. (2005). Dual stable isotope abundances unravel trophic position of estuarine nematodes. *Journal of the Marine Biological*

Association of the United Kingdom, 85(6), 1401-1407.
<https://doi.org/10.1017/S0025315405012580>

Moens, T., Braeckman, U., Derycke, S., Fonseca, G., Gallucci, F., Gingold, R., Vincx, M. (2013). Ecology of free-living marine nematodes. *Nematoda*, 2, 109-152. <https://doi.org/10.1515/9783110274257.109>

Montagna, P., Harper, Jr, D. E. (1996). Benthic infaunal long-term response to offshore production platforms in the Gulf of Mexico. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 53(11), 2567-2588. <https://doi.org/10.1139/f96-215>

Moreno, M., Ferrero, T. J., Gallizia, I., Vezzulli, L., Albertelli, G., Fabiano, M. (2008). An assessment of the spatial heterogeneity of environmental disturbance within an enclosed harbour through the analysis of meiofauna and nematode assemblages. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77(4), 565-576. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.10.016>

Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>

Mouillot, D., Culioli, J. M., Pelletier, D., Tomasini, J. A. (2008). Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation*, 141(6), 1569-1580. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.002>

Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology evolution*, 28(3), 167-177.

Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., Bellwood, D. R. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the*

National Academy of Sciences, 111(38), 13757-13762.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>

Moura, R. L. D., Gasparini, J. L., Sazima, I. (1999). New records and range extensions of reef fishes in the Western South Atlantic, with comments on reef fish distribution along the Brazilian coast. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16, 513-530. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>

Nehring, S. (1993). Tube-dwelling Meiofauna in Marine Sediments. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 78(4), 521-534. <https://doi.org/10.1002/iroh.19930780411>

Nehring, S., Jensen, P., Lorenzen, S. (1990). Tube-dwelling nematodes: tube construction and possible ecological effects on sediment-water interfaces. *Marine Ecology Progress Series*, 123-128. <http://www.jstor.org/stable/24844597>

Nemys eds. (2023). Nemys: World Database of Nematodes. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-11-13. <https://doi.org/10.14284/366>

Netto, S. A., Attrill, M. J., Warwick, R. M. (2003). The relationship between benthic fauna, carbonate sediments and reef morphology in reef-flat tidal pools of Rocas Atoll (north-east Brazil). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(2), 425-432. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007288h>

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Maintainer, H. W. (2020). Package “vegan” Title Community Ecology Package Version 2.5-6. Cran. Ism. Ac. Jp. <https://cran.r-project.org/package=vegan>

Pandolfi, J. M., Connolly, S. R., Marshall, D. J., Cohen, A. L. (2011). Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *science*, 333(6041), 418-422. <https://doi.org/10.1126/science.1204794>

Pavoine, S., Ollier, S., Dufour, A. B. (2005). Is the originality of a species measurable?. *Ecology Letters*, 8(6), 579-586. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00752.x>

Pereira, P. H., Lima, G. V., Pontes, A. V., Côrtes, L. G., Gomes, E., Sampaio, C. L., Seoane, J. C. S. (2022). Unprecedented coral mortality on Southwestern atlantic coral reefs following major thermal stress. *Frontiers in Marine Science*, 9, 725778. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.725778>

Peres, C. A., Emilio, T., Schiatti, J., Desmoulière, S. J., Levi, T. (2016). Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 892-897. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516525113>

Pérez-García, J. A., Armenteros, M., Díaz-Asencio, L., Diaz-Asencio, M., Ruiz-Abierno, A., Fernandez-Garces, R., Alonso-Hernandez, C. (2009). Spatial distribution of nematode assemblages in Cienfuegos Bay (Caribbean Sea), and their relationships with sedimentary environment. *Meiofauna Marina*, 17, 71-81.

Pérez-García, J. A., Marzo-Pérez, D., Armenteros, M. (2019). Spatial scale influences diversity patterns of free-living nematode assemblages in coral degradation zones from the Caribbean Sea. *Marine Biodiversity*, 49, 1831-1842. <https://doi.org/10.1007/s12526-019-00945-z>

Pérez-García, J. A., Ruiz-Abierno, A., Armenteros, M. (2015). Does morphology of host marine macroalgae drive the ecological structure of epiphytic meiofauna. *J Mar Biol Oceanogr*, 4(1), 2. <https://doi.org/10.4172/2324-8661.1000139>

Peterson, B. J., Valentine, J. F., Heck Jr, K. L. (2013). The snapper–grunt pump: Habitat modification and facilitation of the associated benthic plant communities by reef-resident fish. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 441, 50-54. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.01.015>

Picolotto, V. A. P., Aued, A. W., Macedo-Soares, L. C., Zamoner, J. B., Segal, B. (2021). A Functional Perspective for Reef Benthic Communities: Temporal Trends in the Only Atoll in Southern Atlantic. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-683029/v1>

Pimm, S., Raven, P. Extinction by numbers. *Nature* 403, 843–845 (2000). <https://doi.org/10.1038/35002708>

Pires-Teixeira, L. M., Neres-Lima, V., Creed, J. C. (2021). How do biological and functional diversity change in invaded tropical marine rocky reef communities?. *Diversity*, 13(8), 353. <https://doi.org/10.3390/d13080353>

Platt, H. M., Warwick RM (1988) Freelifing marine nematodes. Part II: British Chromadorids Synopses of the British Fauna (New Series) No. 38, E.J. Brill, Leiden. 502p. ISBN: 9789004085954

Platt, H. M., Warwick, R. M. (1980). The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem. The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem., 729-759. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19810887683>

Platt, H. M., Warwick, R. M. (1983). Freelifing marine nematodes. Part 1. British Enoplids. Synopses of the British Fauna No. 28. Cambridge University Press. . <https://doi.org/10.1080/02541858.1985.11447932>

Pratchett, M. S., Hoey, A. S., Wilson, S. K. (2014). Reef degradation and the loss of critical ecosystem goods and services provided by coral reef fishes. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7, 37-43. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.022>

R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rabelo, E. F., Soares, M. O., Bezerra, L. E. A., and Matthews-Cascon, H. (2015). Distribution pattern of zoanthids (Cnidaria: Zoantharia) on a tropical reef. *Marine Biology Research* 11, 584–592. <https://doi.org/10.1080/17451000.2014.962542>

Raes, M., De Troch, M., Ndaro, S. G., Muthumbi, A., Guilini, K., Vanreusel, A. (2007). The structuring role of microhabitat type in coral degradation zones: a case study with marine nematodes from Kenya and Zanzibar. *Coral Reefs*, 26, 113-126. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0184-8>

Raes, M., Decraemer, W., Vanreusel, A. (2008). Walking with worms: coral-associated epifaunal nematodes. *Journal of Biogeography*, 35(12), 2207-2222.

Raes, M., Vanreusel, A. (2006). Microhabitat type determines the composition of nematode communities associated with sediment-clogged cold-water coral framework in the Porcupine Seabight (NE Atlantic). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(12), 1880-1894. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.08.012>

Reimer, J. D., Ono, S., Iwama, A., Tsukahara, J., Maruyama, T. (2006). High levels of morphological variation despite close genetic relatedness between *Zoanthus* aff. *vietnamensis* and *Zoanthus kuroshio* (Anthozoa: Hexacorallia). *Zoological Science*, 23(9), 755-761. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01945.x>

Reimer, J., Takishita, K., and Maruyama, T. (2006b). Molecular identification of symbiotic dinoflagellates (*Symbiodinium* spp.) from *Palythoa* spp. (Anthozoa: Hexacorallia) in Japan. *Coral Reefs* 25, 521–527. <https://doi.org/10.1007/S00338-006-0151-4>

Richardson, L. E., Graham, N. A., Hoey, A. S. (2017). Cross-scale habitat structure driven by coral species composition on tropical reefs. *Scientific Reports*, 7(1), 7557. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08109-4>

Richardson, L. E., Graham, N. A., Pratchett, M. S., Eurich, J. G., Hoey, A. S. (2018). Mass coral bleaching causes biotic homogenization of reef fish assemblages. *Global Change Biology*, 24(7), 3117-3129. <https://doi.org/10.1111/gcb.14119>

Riemann, F., Schrage, M. (1978). The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia*, 34(1), 75-88. <https://doi.org/10.1007/BF00346242>

Riggio, J., Jacobson, A., Dollar, L., Bauer, H., Becker, M., Dickman, A., Pimm, S. (2013). The size of savannah Africa: a lion's (*Panthera leo*) view. *Biodiversity and Conservation*, 22(1), 17-35. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0381-4>

Ruiz-Abierno, A., Armenteros, M. (2017). Coral reef habitats strongly influence the diversity of macro-and meiobenthos in the Caribbean. *Marine Biodiversity*, 47, 101-111. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0553-7>

Sampaio, C. L. S., Pinto, T. K. Recifes e ambientes coralíneos sob a influência do Rio São Francisco (SE/AL). In: Laborel, DF, Castro CB, Nunes FLD, Pires DO, editors. *Recifes Brasileiros: O legado de Laborel*. Rio de Janeiro: Editora do Museu Nacional; 2019. p.174–75. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00588/70007/67922.pdf>

Sanchez, K. A. S., Campos, W. L., del Norte-Campos, A. G., Genevieve, J. (2019). Distribution of free-living nematodes in a tidal flat of Banate Bay, Iloilo, Philippines. *Philippine Journal of Natural Sciences*, 24, 57-65.

Sandulli, R., Semprucci, F., Balsamo, M. (2014). Taxonomic and functional biodiversity variations of meiobenthic and nematode assemblages across an extreme environment: a study case in a Blue Hole cave. *Italian Journal of Zoology*, 81(4), 508-516. <https://doi.org/10.1080/11250003.2014.952356>

Sarmiento, V. C., Barreto, A. F., Santos, P. J. (2011). The response of meiofauna to human trampling on coral reefs. *Scientia Marina*, 75(3), 559-570. <https://doi.org/10.3989/scimar.2011.75n3559>

Sarmiento, V. C., Barreto, A. F., Santos, P. J. P (2013). Recovery of meiofauna following a short-term disturbance on coral reefs. *Biodiversity and conservation*, 22(11), 2645-2663. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0548-7>

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>

Sarmiento, V. C., Souza, T. P., Esteves, A. M., Santos, P. J. P. (2015). Effects of seawater acidification on a coral reef meiofauna community. *Coral Reefs*, 34, 955-966. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1299-6>

Schmid-Araya, J. M., Schmid, P. E. (2000). Trophic relationships: integrating meiofauna into a realistic benthic food web. *Freshwater Biology*, 44(1), 149-163. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00594.x>

Schratzberger, M., Ingels, J. (2018). Meiofauna matters: the roles of meiofauna in benthic ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 502, 12-25. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.007>

Schratzberger, M., Warr, K., Rogers, S. I. (2007). Functional diversity of nematode communities in the southwestern North Sea. *Marine Environmental Research*, 63(4), 368-389. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.10.006>

Schutte, V. G., Selig, E. R., Bruno, J. F. (2010). Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. *Marine Ecology Progress Series*, 402, 115-122. <https://doi.org/10.3354/meps08438>

Sebens, K. P. (1994). Biodiversity of coral reefs: what are we losing and why?. *American zoologist*, 34(1), 115-133. <https://doi.org/10.1093/icb/34.1.115>

Segal, B., Evangelista, H., Kampel, M., Gonçalves, A. C., Polito, P. S., dos Santos, E. A. (2008). Potential impacts of polar fronts on sedimentation processes at Abrolhos coral reef (South-West Atlantic Ocean/Brazil). *Continental Shelf Research*, 28(4-5), 533-544. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.11.003>

Semprucci, F., Cesaroni, L., Guidi, L., Balsamo, M. (2018). Do the morphological and functional traits of free-living marine nematodes mirror taxonomical diversity?. *Marine environmental research*, 135, 114-122. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.02.001>

Semprucci, F., Colantoni, P., Baldelli, G., Sbrocca, C., Rocchi, M., Balsamo, M. (2013). Meiofauna associated with coral sediments in the Maldivian subtidal habitats (Indian Ocean). *Marine Biodiversity*, 43, 189-198. <https://doi.org/10.1007/s12526-013-0146-7>

Semprucci, F., Grassi, E., Balsamo, M. (2022). Simple is the best: An alternative method for the analysis of free-living nematode assemblage structure. *Water*, 14(7), 1114. <https://doi.org/10.3390/w14071114>

Smol, N., Coomans, A. (2006). Order Enoplida. In *Freshwater nematodes: ecology and taxonomy* (pp. 225-292). Wallingford UK: CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851990095.0225>

Snelgrove, P. V. (1999). Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats: ocean bottoms are the most widespread habitat on earth and support high biodiversity and key ecosystem services. *BioScience*, 49(2), 129-138. <https://doi.org/10.2307/1313538>

Soares, M. O., Rossi, S., Gurgel, A. R., Lucas, C. C., Tavares, T. C. L., Diniz, B., Alvarez-Filip, L. (2021). Impacts of a changing environment on marginal coral

reefs in the Tropical Southwestern Atlantic. *Ocean Coastal Management*, 210, 105692. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105692>

Soetaert, K., Muthumbi, A., Heip, C. (2002). Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 242, 179-193. <https://doi.org/10.3354/meps242179>

Sroczyńska, K., Chainho, P., Vieira, S., Adao, H. (2021). What makes a better indicator? Taxonomic vs functional response of nematodes to estuarine gradient. *Ecological Indicators*, 121, 107113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107113>

Staufenberger, T., Thiel, V., Wiese, J., Imhoff, J. F. (2008). Phylogenetic analysis of bacteria associated with *Laminaria saccharina*. *FEMS Microbiology Ecology*, 64(1), 65-77. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00445.x>

Steinberg, P. D., De Nys, R., Kjelleberg, S. (2002). Chemical cues for surface colonization. *Journal of chemical ecology*, 28, 1935-1951. <https://doi.org/10.1023/A:1020789625989>

Stelzer, P. S., Mazzuco, A. C. A., Gomes, L. E., Martins, J., Netto, S., Bernardino, A. F. (2021). Taxonomic and functional diversity of benthic macrofauna associated with rhodolith beds in SE Brazil. *PeerJ*, 9, e11903. <https://doi.org/10.7717/peerj.11903>

Taheri, M., Braeckman, U., Vincx, M., Vanaverbeke, J. (2014). Effect of short-term hypoxia on marine nematode community structure and vertical distribution pattern in three different sediment types of the North Sea. *Marine environmental research*, 99, 149-159. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.04.010>

Tahseen, Q. (2012). Nematodes in aquatic environments: adaptations and survival strategies. *Biodiversity Journal*, 3(1), 13-40. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20133079479>

Tebbett, S. B., Bellwood, D. R., Purcell, S. W. (2018). Sediment addition drives declines in algal turf yield to herbivorous coral reef fishes: implications for reefs and reef fisheries. *Coral Reefs*, 37, 929-937. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1718-6>

Tedesco, E. C., Segal, B., Calderon, E. N., Schiavetti, A. (2017). Conservation of Brazilian coral reefs in the Southwest Atlantic Ocean: a change of approach. *Latin american journal of aquatic research*, 45(2), 228-245. <http://dx.doi.org/10.3856/vol45-issue2-fulltext-1>

Thistle, D., Lambshead, P. D., Sherman, K. M. (1995). Nematode tail-shape groups respond to environmental differences in the deep sea. *Vie et Milieu/Life Environment*, 107-115. <https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03051534>

Thompson, P. L., Rayfield, B., Gonzalez, A. (2015). Robustness of the spatial insurance effects of biodiversity to habitat loss. *Evolutionary Ecology Research*, 16(6), 445-460.

Tietjen, J. H. (1980). Microbial meiofaunal interrelationships: a review. In *Microbiology 1980. VIII Conference of the American Society of Microbiology on aquatic microbial ecology, 7-10 February 1979, Clearwater Beach, Florida*. (pp. 335-338). American Society for Microbiology. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19830806620>

Tita, G., Vincx, M., Desrosiers, G. (1999). Size spectra, body width and morphotypes of intertidal nematodes: an ecological interpretation. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79(6), 1007-1015. <https://doi.org/10.1017/S0025315499001241>

Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., Zamora, R. (2015). Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29(3), 299-307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>

Vanaverbeke, J., Soetaert, K., Vincx, M. (2004). Changes in morphometric characteristics of nematode communities during a spring phytoplankton bloom deposition. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 139-146. <https://doi.org/10.3354/meps273139>

Venekey, V., Gheller, P. F., Maria, T. F., Brustolin, M. C., Kandravicius, N., Vieira, D. C., Fonseca, G. (2014). The state of the art of Xyalidae (Nematoda, Monhysterida) with reference to the Brazilian records. *Marine biodiversity*, 44, 367-390. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0226-3>

Villéger, S., Mason, N. W., Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. "Let the concept of trait be functional!" *Oikos* 116 (5): 882–92. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>.

Warwick, R. M., Platt, H. M., Somerfield, P. J. (1998). Free-living Marine Nematodes: Pictorial Key to World Genera and Notes for the Identification of British Species. Monhysterids. Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association.

Warwick, R. M., Platt, H. M., Somerfield, P. J. (1998). Freelifving marine nematodes: part III. Monhysterida. *Synopses of the British Fauna* no. 53. Field studies council.

Warwick, R.M.; Platt, H.M.; Somerfield, P.J. Free-living Marine Nematodes. Part III. British Monhysterids. In *Synopses of the British Fauna (New Series)*; Field Studies Council: Shrewsbury, UK, 1998; Volume 53, p. 296

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*, 30(3), 279-338. <https://doi.org/10.2307/1943563>

Wieser, W., 1953. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungswiese und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden: eine ökologischmorphologische Studie. *Ark. Zool.* 4, 439–484.

Wilkinson, C. C. (2004). Status of coral reefs of the world: 2004. Australian Institute of Marine Science (AIMS).

Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Watson, R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *science*, 314(5800), 787-790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>

Wu, X., Vanreusel, A., Hauquier, F., Moens, T. (2019). Environmental drivers of nematode abundance and genus composition at two spatial scales on an estuarine intertidal flat. *Hydrobiologia*, 846, 193-214. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04064-5>

Wulff, J. L., Buss, L. W. (1979). Do sponges help hold coral reefs together?. *Nature*, 281(5731), 474-475. <https://doi.org/10.1038/281474a0>

Zeppilli, D., Vanreusel, A., Pradillon, F., Fuchs, S., Mandon, P., James, T., Sarrazin, J. (2015). Rapid colonisation by nematodes on organic and inorganic substrata deployed at the deep-sea Lucky Strike hydrothermal vent field (Mid-Atlantic Ridge). *Marine Biodiversity*, 45, 489-504. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0348-2>

APÊNDICE II

Material Suplementar 1. Abundância relativa média $\pm$ desvio padrão de entidades funcionais (FE), famílias e respectivos gêneros coletado nos 7 habitats recifais rasos (AF=Areia fina, AM=Areia média, CDZ= Zona de degradação de corais. Características biológicas de cada entidade funcional também são apresentadas (LHS=Estratégia de História de Vida, TG=Grupos Tróficos, 1A=alimentador de depósitos seletivo, 1B=alimentador de depósitos não seletivo, 2A=alimentador de epsitratos, 2B=predador).

FE	Family	Genus	Amphids	TG	Tail	LHS	AF	AM	CDZ	Macroalgas	Rodolito	Turf	Zoanthus
fe_1	Chromadoridae	<i>Chromadora</i>	Slit like	2A	Conical	c-p 3	0.1 $\pm$ 0.2	10.1 $\pm$ 8.7	2.4 $\pm$ 5.1	24.0 $\pm$ 9.3	26.2 $\pm$ 12.8	30.3 $\pm$ 14.6	8.3 $\pm$ 7.5
	Chromadoridae	<i>Chromadorina</i>											
	Chromadoridae	<i>Chromadorita</i>											
	Chromadoridae	<i>Euchromadora</i>											
	Chromadoridae	<i>Euchromadora gen. nov</i>											
	Chromadoridae	<i>Hypodontolaimus</i>											
	Chromadoridae	<i>Innocuonema</i>											
	Chromadoridae	<i>Parachromadorita</i>											
	Chromadoridae	<i>Ptycholaimellus</i>											
fe_2	Enchelidiidae	<i>Belbola</i>	Pocket like	2B	Conical	c-p 4	0.0 $\pm$ 0.0	0.6 $\pm$ 1.1	0.4 $\pm$ 0.7	3.3 $\pm$ 1.8	4.3 $\pm$ 1.3	5.8 $\pm$ 4.4	1.8 $\pm$ 1.9
	Enchelidiidae	<i>Eurystomina</i>											
	Thoracostomopsidae	<i>Fenestrolaimus</i>											
	Enchelidiidae	<i>Pareurystomina</i>											
	Enchelidiidae	<i>Polygastrophora</i>											
fe_3	Enchelidiidae	<i>Symplocostoma</i>	Circular or oval	1B	Conical	c-p 2	2.9 $\pm$ 3.5	0.3 $\pm$ 0.8	1.7 $\pm$ 1.3	0.7 $\pm$ 1.3	1.0 $\pm$ 2.4	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.6
	Linhomoeidae	<i>Linhomoeus</i>											
	Linhomoeidae	<i>Megadesmolaimus</i>											
	Linhomoeidae	<i>Metalinhomoeus</i>											
	Xyalidae	<i>Pseudosteineria</i>											
	Monhysteridae	<i>Thalassomonhystera</i>											
fe_4	Xyalidae	<i>Theristus</i>	Circular or oval	1B	Clavate conical cylindrical	c-p 2	12.0 $\pm$ 14.1	0.1 $\pm$ 0.2	4.7 $\pm$ 4.1	3.0 $\pm$ 4.7	6.2 $\pm$ 4.0	0.2 $\pm$ 0.3	1.0 $\pm$ 1.8
	Xyalidae	<i>Daptonema</i>											
	Xyalidae	<i>Metadesmolaimus</i>											
	Xyalidae	<i>Paramonhystera</i>											
	Xyalidae	<i>Promonhystera</i>											
	Xyalidae	<i>Steineria</i>											

fe_5	Diplopeltidae	<i>Araeolaimus</i>	Rounded elongate loop	1A	Conical	c-p 3	0.0±0.0	0.2±0.4	0.0±0.0	0.4±0.8	1.2±3.2	3.7±1.5	0.5±0.7
	Ceramonematidae	<i>Ceramonema</i>											
	Desmodoridae	<i>Dasynemoides</i> <i>Leptonemella</i>											
fe_6	Microlaimidae	<i>Bolbolaimus</i>	Circular or oval	2A	Conical	c-p 3	0.1±0.3	2.4±2.6	0.1±0.3	0.2±0.3	0.5±0.6	2.0±1.7	3.7±4.3
	Chromadoridae	<i>Endeolophos</i>											
	Chromadoridae	<i>Rhyps</i> <i>Synonema</i>											
fe_7	Camacolaimidae	<i>Camacolaimus</i>	Spiral	2A	Clavate conical cylindrical	c-p 3	1.1±1.0	1.8±1.8	2.1±2.7	0.8±1.1	1.0±1.1	0.0±0.0	1.7±1.5
	Cyatholaimidae	<i>Longicyatholaimus</i>											
	Cyatholaimidae	<i>Marylynnia</i> <i>Metacyatholaimus</i>											
fe_8	Ethmolaimidae	<i>Comesa</i>	Spiral	2A	Conical	c-p 3	0.0±0.0	1.1±1.2	0.2±0.4	0.1±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.4±1.0
	Cyatholaimidae	<i>Paralongicyatholaimus</i>											
	Microlaimidae	<i>Spirobolbolaimus</i> <i>Zalonema</i>											
fe_9	Selachinematidae	<i>Bendiella</i>	Spiral	2B	Clavate conical cylindrical	c-p 3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.6±0.6	0.3±0.4	1.0±1.1	0.1±0.2	1.9±1.6
	Selachinematidae	<i>Demonema</i>											
	Selachinematidae	<i>Halichoanolaimus</i>											
fe_10	Comesomatinae	<i>Comesoma</i>	Spiral	2A	Clavate conical cylindrical	c-p 2	6.6±3.3	1.0±0.9	8.3±9.3	0.4±0.1	0.5±0.6	0.0±0.0	0.0±0.0
	Comesomatinae	<i>Dorylaimopsis</i>											
	Comesomatinae	<i>Paracomesoma</i>											
fe_11	Cyartonomatidae	<i>Cyartonema</i>	Circular or oval	1A	Conical	c-p 3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.3
	Siphonolaimidae	<i>Siphonolaimus</i>											
	Diplopeltidae	<i>Southerniella</i>											
fe_12	Desmodoridae	<i>Desmodorella</i>	Rounded elongate loop	2A	Conical	c-p 3	31.9±18.2	0.4±0.6	39.4±26.0	10.9±16.1	2.3±2.7	0.0±0.0	0.1±0.2
	Desmodoridae	<i>Pseudochromadora</i>											
	Desmodoridae	<i>Spirinia</i>											
fe_13	Linhomoeidae	<i>Eleutherolaimus</i>	Circular or oval	1B	Conical	c-p 3	1.0±1.9	44.6±20.1	0.1±0.2	0.4±0.7	0.8±1.1	0.0±0.0	0.2±0.4
	Xyalidae	<i>Prorhynchonema</i>											
	Xyalidae	<i>Rhynchonema</i>											
fe_14	Comesomatinae	<i>Paramesonchium</i>	Spiral	1B	Clavate conical cylindrical	c-p 2	18.0±7.7	0.6±0.7	9.4±7.0	1.1±2.9	1.7±1.5	0.0±0.0	1.3±1.3
	Comesomatinae	<i>Sabatieria</i>											
	Comesomatinae	<i>Setosabatieria</i>											
fe_15	Chromadoridae	<i>Acantholaimus</i>	Circular or oval	2A	Elongated filiform	c-p 3	1.5±1.1	0.0±0.0	1.5±1.8	0.2±0.5	0.5±0.8	0.2±0.3	0.8±1.0
	Xyalidae	<i>Cobbia</i>											

fe_16	Cyatholaimidae Ethmolaimidae	<i>Acanthonchus</i> <i>Gomphonema</i>	Spiral	2B	Conical	c-p 3	0.4±0.6	0.1±0.2	0.8±0.6	5.8±3.9	10.4±5.4	3.2±3.9	5.5±3.0
fe_17	Oncholaimidae Oncholaimidae	<i>Adoncholaimus</i> <i>Oncholaimus</i>	Pocket like	2B	Clavate conical cylindrical	c-p 4	16.3±14.8	0.0±0.0	1.4±2.7	0.7±0.7	0.1±0.3	0.0±0.0	50.5±25.2
fe_18	Aphanolaimidae Desmodoridae	<i>Anonchus</i> <i>Polysigma</i>	Rounded elongate loop	2A	Clavate conical cylindrical	c-p 3	0.9±0.9	0.2±0.3	0.0±0.0	0.2±0.5	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.2
fe_19	Bodonematidae Desmodoridae	<i>Bodonema</i> <i>Eubostrichus</i>	Spiral	1B	Conical	c-p 3	0.3±0.6	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.3	0.3±0.6	0.0±0.0	0.2±0.5
fe_20	Draconematidae Epsilonematidae	<i>Dracograllus</i> <i>Perepsilonema</i>	Rounded elongate loop	1A	Conical	c-p 4	0.0±0.0	7.7±4.8	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_21	Selachinematidae Selachinematidae	<i>Gammanema</i> <i>Latronema</i>	Spiral	2B	Short round	c-p 3	0.1±0.3	6.3±9.4	0.2±5.8	0.0±0.0	0.1±0.2	0.0±0.0	0.1±0.3
fe_22	Cyatholaimidae Cyatholaimidae	<i>Paracanthochus</i> <i>Paracyatholaimus</i>	Spiral	2A	Conical	c-p 2	0.1±0.3	0.0±0.0	0.1±0.3	0.1±0.2	0.3±1.4	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_23	Chromadoridae	<i>Actinonema</i>	Circular or oval	2A	Conical	c-p 4	0.2±0.5	0.0±0.0	0.4±0.9	0.6±1.4	1.0±1.4	3.5±3.0	0.9±1.3
fe_24	Axonolaimidae	<i>Axonolaimus</i>	Rounded elongate loop	1B	Clavate conical cylindrical	c-p 2	0.1±0.3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_25	Enchelidiidae	<i>Bathyeurystomina</i>	Slit like	2B	Elongated filiform	c-p 4	0.0±0.0	0.2±0.3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_26	Desmodoridae	<i>Chromaspirina</i>	Rounded elongate loop	2B	Conical	c-p 4	0.1±0.3	0.4±0.8	0.1±0.3	0.2±0.5	0.1±0.2	0.0±0.0	0.5±0.7
fe_27	Phanodermatidae	<i>Crenopharynx</i>	Indistinct	1A	Clavate conical cylindrical	c-p 4	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_28	Desmodoridae	<i>Desmodora</i>	Rounded elongate loop	2A	Conical	c-p 2	0.1±0.4	0.3±0.8	0.1±0.3	0.7±0.8	3.3±2.2	0.1±0.2	2.2±1.0
fe_29	Desmoscolecidae	<i>Desmoscolex</i>	Blister like	1A	Conical	c-p 4	0.0±0.0	1.0±1.6	0.6±1.1	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.2	0.0±0.0
fe_30	Diplopeltidae	<i>Diplopeltis</i>	Rounded elongate loop	1B	Conical	c-p 3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.3±0.6
fe_31	Draconematidae	<i>Draconema</i>	Indistinct	1A	Conical	c-p 4	0.0±0.0	0.5±0.9	0.4±0.9	0.4±0.6	1.5±1.8	2.9±2.5	0.6±0.8
fe_32	Epsilonematidae	<i>Epsilonema</i>	Spiral	1A	Conical	c-p 4	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.3	0.3±0.5	0.1±0.2
fe_33	Oxystominidae	<i>Halalaimus</i>	longitudinal slit or long	1A	Conical	c-p 4	0.0±0.0	0.1±0.2	0.6±1.4	2.7±2.5	2.0±2.1	7.2±4.1	0.6±0.6

			sinusoidal struture										
fe_34	Camacolaimidae	<i>Ionema</i>	Pocket like	1B	Conical	c-p 3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.2	0.2±0.3	0.3±0.4	0.0±0.0
fe_35	Leptosomatidae	<i>Leptosomatides</i>	Indistinct	1A	Short round	c-p 5	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_36	Thoracostomopsidae	<i>Mesacanthion</i>	Indistinct	2B	Clavate conical cylindrical	c-p 3	0.2±0.5	1.1±2.2	9.0±12.1	0.2±0.3	1.2±1.7	0.1±0.3	0.0±0.0
fe_37	Desmodoridae	<i>Metachromadora</i>	Rounded elongate loop	2B	Conical	c-p 3	0.0±0.0	0.1±0.3	0.0±0.0	0.1±0.2	0.0±0.0	0.1±0.3	0.0±0.0
fe_38	Microalaimidae	<i>Microalaimus</i>	Circular or oval	2A	Conical	c-p 2	0.1±0.3	0.1±0.2	0.0±0.0	0.1±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_39	Comesomatinae	<i>Minolaimus</i>	Spiral	1A	Elongated filiform	c-p 2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.5	0.0±0.0	0.3±0.6
fe_40	Oxystominidae	<i>Nemanema</i>	Pocket like	1A	Short round	c-p 4	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.9±1.8	0.0±0.0
fe_41	Anticomidae	<i>Odontanticoma</i>	Pocket like	2A	Clavate conical cylindrical	c-p 2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.5	1.2±0.7	2.7±1.7	3.1±2.0	3.9±5.8
fe_42	Axonolaimidae	<i>Odontophora</i>	Rounded elongate loop	2B	Conical	c-p 2	1.0±1.6	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_43	Oncholaimidae	<i>Oncholaimellus</i>	Pocket like	2B	Clavate conical cylindrical	c-p 2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.3	0.0±0.0
fe_44	Phanodermatidae	<i>Phanoderma</i>	Pocket like	1A	Conical	c-p 4	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.3	0.2±0.4	0.7±0.7	0.2±0.4	1.3±1.8
fe_45	Cyatholaimidae	<i>Pomponema</i>	Spiral	2A	Clavate conical cylindrical	c-p 4	0.6±1.1	6.6±11.6	0.9±1.3	0.4±0.6	0.3±0.6	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_46	Cyatholaimidae	<i>Praeacanthionchus</i>	Spiral	1B	Conical	c-p 4	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.3	34.4±16.5	15.0±10.1	26.0±7.8	5.6±4.8
fe_47	Rhabdodemanidae	<i>Rhabdodemia</i>	longitudinal slit or long sinusoidal struture	2B	Short round	c-p 4	0.0±0.0	0.1±0.3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_48	Haliplectidae	<i>Setoplectus</i>	Circular or oval	1B	Short round	c-p 3	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.2	0.1±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_49	Chromadoridae	<i>Spilophorella</i>	Slit ike	2A	Conical	c-p 2	0.2±0.6	0.6±0.6	3.1±3.2	1.5±2.4	8.8±5.3	1.2±0.1.3	2.1±2.1
fe_50	Rhabdolaimidae	<i>Syringolaimus</i>	Pocket like	2A	Elongated filiform	c-p 4	0.1±0.4	0.2±0.3	0.3±0.6	0.0±0.0	0.2±0.4	0.0±0.0	0.0±0.0
fe_51	Linhomoeidae	<i>Terschellingia</i>	Circular or oval	1A	Elongated filiform	c-p 3	0.8±1.3	0.0±0.0	0.7±1.4	0.1±1.7	0.3±0.4	0.0±0.0	1.0±3.0
fe_52	Oxystominidae	<i>Thalassoalaimus</i>	Pocket like	1A	Conical	c-p 2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.3
fe_53	Desmoscolecidae	<i>Tricoma</i>	Blister like	1A	Conical	c-p 4	0.1±0.3	10.7±6.9	0.5±0.8	0.0±0.0	0.0±0.0	0.3±0.7	0.1±0.3

fe_54	Oncholaimidae	<i>Viscosia</i>	Pocket like	2B	Conical	c-p 3	2.9±1.9	0.1±0.3	8.3±4.3	2.1±2.0	3.6±3.2	7.7±7.2	1.1±1.4
-------	---------------	-----------------	-------------	----	---------	-------	---------	---------	---------	---------	---------	---------	---------