

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ABC

Rafaela Garrido Boffette

A PREDACÃO MODULA A COLORACÃO DE COMUNIDADES
INCRUSTANTES MARINHAS?

Santo André

2023

RAFAELA GARRIDO BOFFETTE

A PREDACÃO MODULA A COLORACÃO DE COMUNIDADES INCRUSTANTES
MARINHAS?

Trabalho de conclusão de curso apresentado como
requisito parcial para obtenção do título de Bacharela em
Ciências Biológicas pela Universidade Federal do ABC.

Orientador: Dr. Rafael Campos Duarte.

Coorientador: Prof. Dr. Gustavo Muniz Dias.

Santo André

2023



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Fundação Universidade Federal do ABC
Av. dos Estados, 5001 · Bairro Santa Terezinha · Santo André - SP
CEP 09210-580 · Fone: (11) 3356-7000

Rafaela Garrido Boffette

A predação modula a coloração de comunidades incrustantes marinhas?

Essa monografia foi julgada e aprovada para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas no curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal do ABC.

Santo André, 06 de dezembro de 2023

Prof.^a Dr.^a Hana Paula Masuda

(Docente Responsável pela Disciplina Trabalho de Conclusão de Curso)

Dr. Rafael Campos Duarte

(Orientador-Presidente, UFABC)

Me. Rodrigo Mosquera Tanasovici

(Titular, UFABC)

Dr. João Vitor de Alcântara Viana

(Titular, Universidade Estadual de Campinas)

Prof.^a Dr.^a Vanessa Kruth Verdade

(Suplente, UFABC)

Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do ABC
Elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da UFABC
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Boffette, Rafaela Garrido

A predação modula a coloração de comunidades incrustantes
marinhas? / Rafaela Garrido Boffette. — 2023.

39 fls. : il.

Orientador: Rafael Campos Duarte

Coorientador: Gustavo Muniz Dias

Trabalho de Conclusão de Curso — Universidade Federal do ABC,
Bacharelado em Ciências Biológicas, Santo André, 2023.

1. camuflagem. 2. aposematismo. 3. modelo visual. 4. ecologia. 5.
organismos bentônicos. I. Duarte, Rafael Campos. II. Dias, Gustavo
Muniz. III. Bacharelado em Ciências Biológicas, 2023. IV. Título.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Luciene e Dirceu, e à minha irmã Beatriz, que me incentivaram nos momentos difíceis e me proporcionaram a oportunidade de cursar uma universidade pública.

Aos amigos Michele, Leandro e Rodrigo, que estiveram ao meu lado e me apoiaram ao longo de todo o período em que me dediquei a este trabalho.

Ao meu orientador Rafael e ao meu coorientador Gustavo, que conduziram o trabalho com paciência e dedicação.

Ao professor Bonini, por ter despertado em mim o interesse pela Biologia.

À Universidade Federal do ABC e aos professores do curso de Ciências Biológicas.

Ao CNPq e ao PIC-UFABC por terem financiado uma versão anterior deste trabalho com uma bolsa de iniciação científica.

A todos aqueles que contribuíram de alguma forma para a realização desta pesquisa. Este trabalho não teria sido concluído sem a ajuda e o apoio de cada um de vocês.

“A felicidade só é real quando compartilhada.”

(Christopher McCandless)

RESUMO

As cores no ambiente natural são motivo de beleza e admiração por parte dos seres humanos, porém podem atuar como forma de sobrevivência em diferentes espécies: defendem, camuflam, mimetizam, interferem na seleção sexual, dentre outras estratégias adaptativas moldadas pelo processo evolutivo. O presente estudo buscou entender se a predação é capaz de modular a coloração de comunidades incrustantes marinhas compostas principalmente por ascídias, briozoários e esponjas, baseado nas seguintes hipóteses: (i) a predação irá manter espécies conspícuas, que apresentem colorações como amarelo, laranja e vermelho, sugerindo um cenário de aposematismo ou (ii) removerá espécies conspícuas, preservando apenas organismos crípticos que apresentem colorações semelhantes ao substrato, favorecendo uma estratégia de camuflagem. Para isso, foram utilizados fotografia e métodos de análise de imagens para comparar diferentes métricas de cor entre comunidades que cresceram por 18 meses em placas experimentais com acesso ou não a predadores. Foi utilizada uma abordagem metodológica baseada nos valores de captura de fótons gerados por um modelo visual dicromático muito semelhante ao do peixe marimbá (*Diplodus argenteus*), principal predador das comunidades no local de estudo. Nossos resultados mostraram diferenças na coloração geral e no padrão de variação de cor dentro de e entre comunidades dos diferentes tratamentos experimentais, onde as comunidades predadas apresentaram uma menor variabilidade cromática e uma dominância de organismos menos conspícuos e menos amarelados, sugerindo uma possível estratégia de camuflagem. Além disso, a predação afetou a relação linear existente entre a variabilidade cromática e o número de grupos taxonômicos, sugerindo uma convergência fenotípica da coloração dos organismos selecionados nas comunidades expostas aos predadores. Em conclusão, nossos resultados sugerem que a predação modula a diversidade cromática de comunidades sésseis incrustantes, favorecendo a sobrevivência de organismos crípticos e reduzindo a variabilidade cromática, um indicativo de uma estratégia de defesa baseada na camuflagem.

Palavras-chave: aposematismo; camuflagem; estratégias adaptativas; modelo visual.

ABSTRACT

The colors in the natural environment are a source of beauty and admiration for humans, but they can also act as a means of survival in different species: they defend, camouflage, mimic, interfere in sexual selection, among other adaptive strategies shaped by the evolutionary process. This study aimed to understand if predation is capable of modulating the coloration of marine encrusting communities mainly composed of ascidians, bryozoans, and sponges, based on the following hypotheses: (i) predation will maintain conspicuous species, exhibiting colors such as yellow, orange, and red, suggesting a scenario of aposematism, or (ii) it will remove conspicuous species, preserving only cryptic organisms that exhibit colors similar to the substrate, favoring a camouflage strategy. For this, photography and image analysis methods were used to compare different color metrics among communities that grew for 18 months on experimental plates with or without access to predators. A methodological approach based on photon capture values generated by a dichromatic visual model very similar to the marbled spinefoot fish (*Diplodus argenteus*), the main predator in the study area, was employed. Our results showed differences in overall coloration and the pattern of color variation within and between communities of different experimental treatments, where the preyed-upon communities exhibited lower chromatic variability and a dominance of less conspicuous and less yellowish organisms, suggesting a possible camouflage strategy. Furthermore, predation affected the linear relationship between chromatic variability and the number of taxonomic groups, suggesting a phenotypic convergence of the coloration of selected organisms in communities exposed to predators. In conclusion, our results suggest that predation modulates the chromatic diversity of sessile encrusting communities, favoring the survival of cryptic organisms and reducing chromatic variability, indicative of a defense strategy based on camouflage.

Keywords: aposematism; camouflage; adaptive strategies; visual model.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	11
METODOLOGIA	14
Local de estudo e delineamento experimental.....	14
Fotografia e análise das imagens	15
Modelagem visual do predador	16
Espaço de cromaticidade RNL	17
Análises estatísticas	18
RESULTADOS	20
DISCUSSÃO	27
CONCLUSÃO	32
REFERÊNCIAS	33
MATERIAL SUPLEMENTAR	38

INTRODUÇÃO

A cor é percebida através de diferentes comprimentos de onda captados por células foto sensitivas presentes em estruturas complexas como os olhos. Quando observamos um objeto, por exemplo, percebemos a luz refletida de um determinado comprimento de onda e assim somos capazes de distinguir o "azul" do "vermelho" devido a presença de um sistema visual especializado. Ao longo do processo evolutivo, diferentes mecanismos de defesa baseados na coloração foram selecionados em diversos grupos de animais, sejam eles invertebrados ou vertebrados (Caro; Sherratt; Stevens, 2016; Ruxton *et al.*, 2018). Dentre esses mecanismos, destacam-se a camuflagem e o aposematismo, que operam de forma distinta nos sistemas visuais dos observadores, com o objetivo de minimizar, no caso da camuflagem, ou maximizar, para o aposematismo, os sinais cromáticos e acromáticos do organismo com relação ao substrato/ambiente circundante (de Alcantara Viana *et al.*, 2022; Stevens; Merilaita, 2009; Stevens; Ruxton, 2012).

A camuflagem é uma estratégia de defesa usada por organismos de diferentes grupos taxonômicos com o intuito principal de se esconder de predadores visuais, desempenhando um papel fundamental na sobrevivência e no sucesso reprodutivo de indivíduos de muitas espécies (Cuthill, 2019; Stevens; Merilaita, 2009). Dentre as diferentes estratégias de camuflagem presentes na natureza, destaca-se a de "correspondência de plano de fundo" (*background matching*), quando a aparência geral dos indivíduos contém amostras aleatórias da cor e/ou padrão do substrato ocupado (Merilaita; Stevens, 2011). Organismos com alta similaridade cromática ao substrato são menos suscetíveis aos predadores visuais, pois há um impedimento do observador em distinguir a superfície corporal da presa com relação ao fundo (Duarte; Stevens; Flores, 2018; Merilaita; Lind, 2005). Por outro lado, o aposematismo ocorre quando indivíduos transmitem um sinal de advertência aos predadores visuais por meio de cores vivas e conspícuas ao substrato, tais como tons de vermelho, amarelo e laranja, muitas vezes associadas com marcas escuras, sinalizando que aquele organismo é impalatável e que possui algum tipo de toxicidade (Mappes; Marples; Endler, 2005; Stevens; Ruxton, 2012; White; Umbers, 2021). O reconhecimento de uma presa impalatável pelo predador pode ocorrer por aprendizagem, ou seja, ser adquirido com as repetidas experiências desagradáveis, ou pode ser resultado de um mecanismo de reconhecimento inato (Dell'Aglio; Stevens; Jiggins, 2016; Mappes; Marples; Endler, 2005).

A predação visualmente orientada é um dos principais mecanismos que controlam a diversidade fenotípica da coloração na natureza, tanto entre espécies diferentes quanto entre

indivíduos de diferentes populações de uma mesma espécie (Bond; Kamil, 2002; Merilaita; Dimitrova, 2014). Mais especificamente, a seleção apostática por predadores visuais (*i.e.*, seleção dependente de frequência), no qual predadores formam uma imagem de busca por fenótipos mais comuns das presas, favorecendo fenótipos mais raros, tem sido discutida como um importante processo regulador da diversidade cromática em várias populações animais (Bond, 2007; Troscianko *et al.*, 2021). Espécies crípticas são frequentemente menos predadas, pois possuem padrões de cores que se confundem com o ambiente, tornando-se menos salientes e, conseqüentemente, mais camufladas à superfície em que se encontram (Duarte; Stevens; Flores, 2018; Merilaita; Lyytinen; Mappes, 2001; Nokelainen *et al.*, 2019). Para espécies aposemáticas, o efeito da predação pode ser mais complexo, dependendo principalmente dos custos e benefícios que o predador terá para consumir presas que podem apresentar distintos graus de toxicidade (Briolat *et al.*, 2019; Mappes; Marples; Endler, 2005).

A maioria das espécies de invertebrados marinhos possuem ciclos de vida complexos, com um estágio larval planctônico que recruta no ambiente bentônico, originando um estágio adulto sésil (Thorson, 1950). Em ambientes costeiros de regiões tropicais e temperados, a zona infralitoral rochosa de substratos naturais e artificiais (e.g., píeres e marinas) é colonizada por comunidades complexas compostas por organismos incrustantes, majoritariamente ascídias, briozoários, esponjas e cnidários hidrozoários (Butler; Chesson, 1990; Oricchio; Flores; Dias, 2016; Vieira; Dias; Flores, 2016). Em ambientes artificiais, muitos desses organismos são exóticos e possuem uma alta capacidade de invasão e monopolização do espaço (Bulleri; Chapman, 2010). De forma geral, os organismos das comunidades sésseis incrustantes estão sujeitos a predação principalmente por peixes, que, em conjunto com interações competitivas entre as espécies e mecanismos de facilitação e/ou inibição, modulam a diversidade e a composição dessas comunidades (Marchetti; Titotto; Dias, 2024; Oricchio *et al.*, 2016; Oricchio; Flores; Dias, 2016; Vieira; Duarte; Dias, 2012). Embora os organismos incrustantes marinhos possuam uma alta diversidade cromática intra e interespecífica (Figura 1), poucos estudos testaram os possíveis mecanismos ecológicos e evolutivos que poderiam estar mantendo tal variação cromática em ambientes naturais (mais veja Ritson-Williams; Paul, 2007), com a maioria dos trabalhos abordando essa temática apenas de forma descritiva (Wicksten, 1989) ou caracterizando as propriedades químicas dos pigmentos em indivíduos adultos ou larvas (Bandaranayake, 2006; Lindquist; Hay, 1996; Lindquist; Hay; Fenical, 1992). Essa alta variabilidade cromática, associada a forma de vida sésil em organismos incrustantes marinhos, indicam um cenário ideal para a seleção de

estratégias de defesa baseadas na coloração, seja através de mecanismos de camuflagem ou de aposematismo (Caro; Sherratt; Stevens, 2016).



Figura 1. Exemplo de uma comunidade de organismos incrustantes bentônicos crescendo em uma placa de PVC experimental. Essas comunidades são dominadas principalmente por ascídias, briozoários e esponjas. Figura do autor.

Neste contexto, para entender como a pressão de predação modula os padrões e a diversidade da coloração de comunidades incrustantes marinhas, propomos comparar diferentes métricas de cor e conspicuidade/camuflagem entre comunidades sésseis que foram expostas ou protegidas contra a ação de predadores visuais. Considerando que comunidades bentônicas incrustantes possuem uma grande variedade de padrões de cor e que são sujeitas à predação por consumidores visuais, como peixes, esperamos encontrar diferenças na coloração das comunidades que se desenvolveram nos diferentes tratamentos. Mais especificamente, esperamos que a predação por peixes selecione um padrão de coloração e de diversidade cromática diferente do encontrado nas amostras não predadas. Diante disso, prevemos que a predação irá (i) manter espécies conspícuas, que apresentem colorações como amarelo, laranja e vermelho, sugerindo um cenário de aposematismo ou (ii) removerá espécies conspícuas, preservando apenas organismos crípticos que apresentem colorações semelhantes ao substrato, favorecendo uma estratégia de camuflagem (Figura 2). Além disso, para ambas as hipóteses, esperamos que a diversidade cromática de comunidades predadas seja menor que a das comunidades protegidas dos predadores, sugerindo que a predação

funcione como um filtro de seleção para uma maior homogeneização nos padrões de diversidade e de cores das comunidades incrustantes.

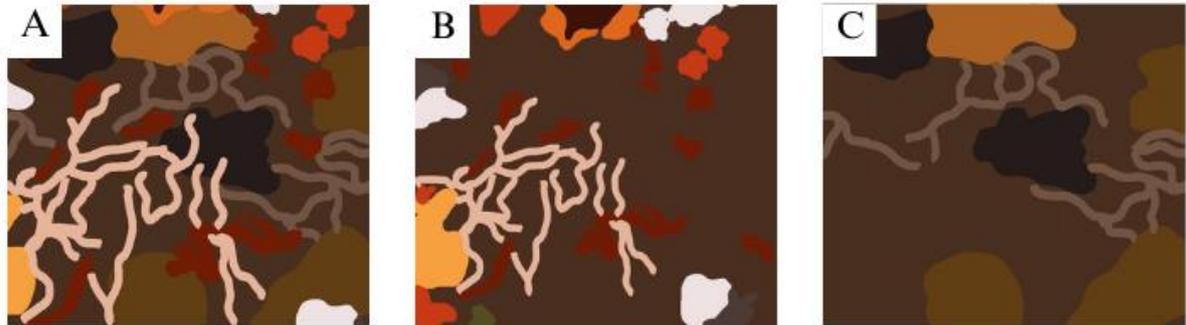


Figura 2. Hipóteses e predições do experimento realizado. **A** exemplifica uma comunidade protegida de predadores, onde interações biológicas como competição e ordem de chegada dos organismos determinam a estrutura, diversidade e a variabilidade cromática dos organismos; **B** exemplifica a hipótese (i), onde a predação irá manter espécies conspícuas, que apresentem colorações como amarelo, laranja e vermelho, sugerindo um cenário de aposematismo; **C** exemplifica a hipótese (ii), onde a predação removerá espécies conspícuas, preservando apenas organismos crípticos que apresentem colorações semelhantes ao substrato, favorecendo uma estratégia de camuflagem.

METODOLOGIA

Local de estudo e delineamento experimental

O estudo foi realizado no Yacht Club Ilhabela (YCI), uma marina de recreação localizada no município de Ilhabela - SP. A parte estrutural da marina é composta por plataformas flutuantes e interligadas, onde os barcos atracam. As plataformas ficam presas por correntes aos blocos de concreto no fundo do mar. Nas paredes verticais das plataformas, desenvolve-se uma comunidade de organismos incrustantes caracterizada principalmente por ascídias, briozoários, esponjas e hidrozoários (Oricchio *et al.*, 2016; Vieira; Dias; Flores, 2016), os quais são predados principalmente pelo peixe marimbá (*Diplodus argenteus*) que é uma das principais espécies de peixes costeiros da região (Oricchio *et al.*, 2016; Pastro *et al.*, 2017).

Quarenta placas brancas de PVC (25 x 25 cm), separadas por aproximadamente dois metros entre si, foram dispostas verticalmente no interior do YCI em novembro de 2019 a aproximadamente quatro metros de profundidade. Com o objetivo de testar o efeito da predação sobre a estrutura e a diversidade cromática das comunidades incrustantes que se

desenvolveram, metade das placas ($n = 20$) foi coberta por uma gaiola de exclusão feita de tela plástica (tratamento "P-"), com aberturas de 1 cm, tornando-as inacessíveis a predadores de médio e grande porte, como peixes. A outra metade das placas permaneceu sem gaiola, com acessibilidade total para potenciais predadores (tratamento "P+"). As unidades amostrais permaneceram submersas por 18 meses, possibilitando o crescimento e o estabelecimento de uma comunidade de animais incrustantes bastante diversa (Figura 1), com sua retirada realizada em junho de 2021. Após a retirada, todas as placas foram mantidas em bandejas preenchidas com água do mar para posterior fotografia.

Fotografia e análise das imagens

Após a remoção das gaiolas, todas as placas foram lavadas com água do mar e colocadas em um fundo cinza, onde foram fotografadas. Para isso, foi utilizada uma câmera digital DSLR Nikon D7500 acoplada a uma lente macro Nikkor de 105 mm, a partir de uma distância fixa ideal para capturar toda a área da placa sob condições de iluminação natural. As fotografias foram tiradas em formato RAW (para gerar imagens lineares), com balanço de branco manual, ISO e distância focal fixos, para evitar regiões superexpostas (Stevens *et al.*, 2007), além da inclusão de uma régua e dois padrões Spectralon (Labsphere) de reflectância conhecida, sendo um preto (7,5%) e outro branco (91%) (Figura 3). As imagens resultantes foram então equalizadas frente a qualquer alteração nas condições de iluminação no momento da fotografia usando os dois padrões Spectralon e foram salvas como imagens multiespectrais de 32 bits. Todas essas rotinas foram realizadas por uma série de funções disponibilizadas pela extensão Mica Toolbox dentro do software ImageJ (Rasband, 1997; Troscianko; Stevens, 2015).

Para cada imagem multiespectral (*i.e.*, uma imagem subdividida em três camadas do sistema RGB) foram demarcadas regiões de interesse (ROIs) de dois tipos: (i) a área definida por toda a placa, exceto áreas vazias, caracterizando uma medida de cor para toda a comunidade incrustante; (ii) as áreas específicas de grupos taxonômicos visualmente distintos, tais como ascídias, briozoários, esponjas e hidrozoários, caracterizando uma medida da variabilidade cromática da comunidade, considerando variações de cor interespecíficas (Figura 3). Ao final, foram obtidos para cada ROI valores de reflectância em uma escala de 0 a 100% para os três canais de cor (vermelho – R, verde – G, azul – B), onde um valor de 255 pixels em uma imagem de 8 bits equivale a 100% de reflectância luminosa (Stevens *et al.*, 2007).

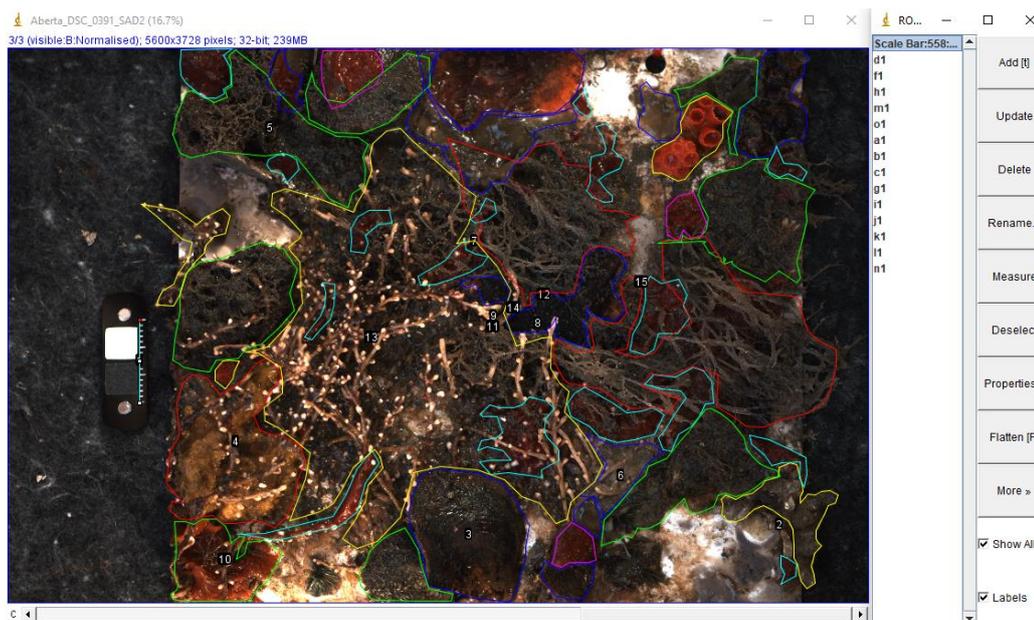


Figura 3. Regiões de interesse (ROIs) marcadas no software ImageJ definindo toda a comunidade que cresceu na placa de recrutamento, além de grupos particulares de organismos incrustantes (marcações com diferentes colorações). Figura do autor.

Modelagem visual do predador

Para entender o efeito da predação na diversidade cromática das comunidades incrustantes de forma mais realista, sob a perspectiva de um potencial predador e não com base na visão humana, analisamos as nossas imagens através de um modelo visual de um peixe predador. Uma vez que não há informação disponível na literatura sobre a visão do peixe marimbá (*D. argenteus*), o qual é o principal predador dos organismos bentônicos incrustantes no local de estudo (Oricchio *et al.*, 2016), utilizamos o modelo de visão dicromático de uma espécie de peixe da mesma família, conhecido como dourada (*Acanthopagrus butcheri*) (Shand *et al.*, 2002), espécie endêmica de regiões costeiras do sul da Austrália. Espera-se que as sensibilidades espectrais das duas espécies sejam similares pois, além de serem filogeneticamente próximas (ambas pertencem à família Sparidae), compartilham habitats semelhantes, como zonas costeiras rasas e estuarinas, com massas de água apresentando coloração predominantemente verde.

Devido a variação ontogenética na capacidade visual da dourada, com um aumento na sensibilidade dos indivíduos a comprimentos de onda mais longos conforme o aumento de tamanho (Shand *et al.*, 2002), nós modelamos separadamente a visão de peixes juvenis e adultos. Juvenis dessa espécie apresentam em sua retina cones simples com picos de

sensibilidade em 425 nm (ondas curtas - SW) e 533 nm (ondas longas - LW). Por outro lado, os adultos possuem cones simples com pico de sensibilidade em 475 nm (SW) e cones duplos com pico de sensibilidade em 558 nm (LW) (Shand *et al.*, 2002). Como as interações visuais entre o predador (peixes) e as presas (organismos incrustantes) ocorrem em um ambiente caracterizado por águas rasas, utilizamos no modelo o espectro de irradiância padrão D65 como a medida de iluminação ambiente (similar ao realizado em trabalhos anteriores - Duarte; Stevens; Flores, 2018; Green *et al.*, 2019).

Utilizando a função 'photor' do pacote "colour vision" (Gawryszewski, 2018) no software R (R Core Team, 2023), geramos as curvas de sensibilidade espectral para juvenis e adultos da dourada (Figura S1) através de um método de interpolação baseado nos picos de sensibilidade descritos acima (Govardovskii *et al.*, 2000). As curvas de sensibilidade espectral do equipamento fotográfico (Nikon D7500) também foram obtidas utilizando um cartão de cores (Colourchecker Passport), através de funções disponíveis na extensão QCPA (*Quantitative Colour Pattern Analysis*) (van den Berg *et al.*, 2020) dentro do ImageJ. Um método de mapeamento polinomial foi utilizado para converter as imagens do espaço de cores da câmera em valores de captura de cones (= *cone catches*) do peixe predador (Stevens *et al.*, 2007), um procedimento que gera valores altamente congruentes com métodos já estabelecidos e baseados em espectrometria (Stevens; Stoddard; Higham, 2009; Troscianko; Stevens, 2015).

Espaço de cromaticidade RNL

Para visualizar a variação na coloração das comunidades bentônicas entre os diferentes tratamentos (P- e P+) e modelos visuais (juvenil e adulto), utilizamos o espaço de cromaticidade conhecido como RNL (*receptor noise-limited colour space*) (Van den Berg *et al.*, 2020; Vorobyev; Osorio, 1998). Ao utilizarmos este espaço, os valores de capturas de cone gerados através dos modelos visuais da dourada foram usados para calcular métricas acromáticas de "luminância" (ou seja, luminosidade percebida, considerando apenas os valores de captura de cone de onda longa - LW), e cromáticas de "saturação" (ou seja, a riqueza de cor, calculada como a distância de um determinado ponto ao centro acromático do espaço de cores) (Kelber; Vorobyev; Osorio, 2003) e "matiz", que é uma métrica de cor representada por uma única coordenada (no caso de sistemas visuais dicromáticos como o da dourada) análoga aos canais de cores oponentes (ou seja, oposição entre a variação de amarelo e azul) (Renoult; Kelber; Schaefer, 2017). No sistema visual dicromático modelado, a matiz e

a saturação foram altamente correlacionadas ($r_{\text{Pearson}} = 0,986$; $t = 156,97$; $p < 0,001$), e, portanto, constituem métricas cromáticas redundantes (*i.e.*, organismos exibindo maior valor de matiz também são mais saturados em cor). Dessa forma, preferimos utilizar apenas a matiz como uma métrica de cor em nossas análises estatísticas e representações gráficas. Por fim, para o ROI demarcando toda a área ocupada pela comunidade na placa, obtivemos tanto os valores médios de luminância e matiz (*i.e.*, considerando o valor médio de todos os pixels que compõem o ROI), quanto o desvio-padrão dessas métricas, gerando medidas de contraste de luminância e contraste de cor (= matiz) (*i.e.*, a variação da luminância/cor de cada pixel com relação à média de todo o ROI, indicando uma medida de variabilidade acromática/cromática interna da comunidade).

Análises estatísticas

Foram utilizados modelos lineares de efeitos mistos (*linear mixed-effects models*) através da função ‘lmer’ do pacote "lme4" (Bates *et al.*, 2015) no R para comparar separadamente a luminância e cor média de toda a comunidade (*i.e.*, considerando apenas o ROI demarcando toda a área ocupada pelos organismos incrustantes na placa), bem como os contrastes dessas métricas, entre os diferentes tratamentos (P+ e P-) e modelos visuais (juvenil e adulto). A identidade da comunidade bentônica foi adicionada ao modelo como um fator aleatório para controlar as medidas repetidas feitas na mesma unidade amostral, uma vez que a mesma placa foi analisada para os diferentes modelos visuais. Em seguida, usamos a função ‘anova’ do pacote "lmerTest" (Kuznetsova; Brockhoff; Christensen, 2017) para testar a significância das fontes de variação. A normalidade dos resíduos dos modelos e a homogeneidade das variâncias foram checadas visualmente através de gráficos gerados por funções disponíveis no pacote "performance" (Lüdtke *et al.*, 2021) no R, onde a luminância média e o contraste da luminância foram transformados usando a função *log* para anteder aos pressupostos dos modelos. Por fim, na existência de efeitos significativos, o teste *a posteriori* de Tukey foi usado para comparar as médias entre os diferentes níveis dos fatores usando a função ‘emmeans’ do pacote "emmeans" (Lenth, 2019) no R.

Modelos mistos seguindo a mesma estrutura lógica também foram usados para testar diferenças no grau de conspicuidade das comunidades de organismos incrustantes entre os tratamentos e os modelos visuais. Para isso, criamos uma métrica de saliência (= conspicuidade) para cada comunidade com o objetivo de estimar quão distinta é a aparência dos diferentes organismos que cresceram e ocuparam diferentes áreas nas placas com relação

a luminância e coloração média de toda a comunidade. Como os organismos se desenvolveram em uma placa de PVC e ocuparam praticamente toda a área disponível na placa, usamos a aparência média da comunidade como uma medida do fundo, onde os organismos poderiam se mostrar mais ou menos conspícuos. Assim, a conspiciência (C) foi definida como:

$$C = \sum_{j=1}^k \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_{ij} - X_j)^2 \times area_prop_{ij}}$$

Onde, x_{ij} indica a luminância (para conspiciência de luminância) ou matiz (para conspiciência de cor) de cada grupo taxonômico i (de um total de n grupos) da comunidade j (de um total de k comunidades); X_j representa a luminância ou matiz de toda a comunidade j que se desenvolveu na placa; e $area_prop_{ij}$ indica a área proporcional ocupada por cada grupo taxonômico i na unidade amostral j , sendo uma forma de controlar o efeito no valor de conspiciência de grupos que são bastante salientes, mas que possuem baixa área de cobertura na placa. De forma resumida, quanto maior o valor de conspiciência, mais distintos (= salientes) são os organismos incrustantes com relação à comunidade circundante. Os pressupostos dos modelos foram avaliados da mesma forma que explicado acima, sendo que os valores de conspiciência de luminância e cor foram transformados usando a função \log para atender os pressupostos de normalidade dos resíduos e homogeneidade das variâncias. Da mesma forma, o teste *a posteriori* de Tukey foi usado para comparar as médias entre os diferentes níveis dos fatores significativos.

Por fim, como uma forma de medir a variabilidade cromática das comunidades incrustantes com base na composição dos diferentes grupos taxonômicos que ali se desenvolveram, nós calculamos o desvio-padrão da matiz para cada unidade amostral considerando os valores de cor dos diferentes organismos, gerando uma medida de variabilidade cromática (VC). Embora seria interessante obtermos uma medida da variabilidade acromática das comunidades, preferimos manter apenas as análises cromáticas, pois nenhuma métrica que usamos envolvendo a luminância foi diferente entre os tratamentos. Quanto maior o valor de VC, mais diversas em termos de cor são as comunidades incrustantes. Uma vez que a variação de cor de uma comunidade pode ser um simples reflexo de um maior número de grupos taxonômicos (*i.e.*, quanto maior o número de organismos distintos, mais variável em cor é a comunidade) nós comparamos separadamente para cada modelo visual (juvenil e adulto) a relação entre a VC e o número de grupos taxonômicos de

acordo com os diferentes tratamentos de predação (P+ e P-) através de uma Análise de Covariância (ANCOVA). Os pressupostos do teste e as comparações *a posteriori* foram realizadas da mesma forma que explicado anteriormente para os modelos mistos.

RESULTADOS

Ao final do experimento, 32 placas foram retiradas do Yatch Club de Ilhabela, sendo 18 placas abertas (*i.e.*, expostas à predação "P+") e 14 placas fechadas com uma gaiola de exclusão (*i.e.*, protegidas da predação "P-"). Das 40 placas inicialmente alocadas, seis foram perdidas e duas tiveram que ser excluídas das análises, uma vez que consistiam em placas protegidas da predação, mas abrigavam caranguejos que ficaram presos após conseguirem cortar a gaiola e consumirem os organismos incrustantes ali presentes. Dos principais grupos taxonômicos encontrados, destacam-se espécies da classe Ascidiacea (ascídias) e dos filos Porifera (esponjas-do-mar), Bryozoa (briozoários) e Cnidaria (corais e hidrozoários). Para uma lista completa dos grupos taxonômicos encontrados nas placas experimentais, veja Marchetti e colaboradores (2024).

Efeito da predação na cor e luminância das comunidades incrustantes

De forma geral, tanto os valores médios quanto os contrastes da luminância e cor das comunidades incrustantes diferiram em algum grau entre os tratamentos (P+; P-) e/ou os modelos visuais (juvenil ou adulto) (Tabela 1). No caso da luminância média, embora a interação entre o tratamento e o modelo visual tenha sido significativa (Tabela 1), quando comparamos a luminância média entre comunidades predadas e não-predadas dentro de cada modelo visual não observamos nenhuma diferença entre eles (Figura S2). Possivelmente, diferenças no tamanho de efeito entre os valores de luminância média gerados pelos diferentes modelos visuais dentro de cada tratamento possa ter contribuído para esse efeito significativo. De maneira similar, o contraste de luminância (*i.e.*, a variação na luminância para cada comunidade) foi diferente entre os modelos visuais, com maiores valores de contraste sendo gerados pelo modelo dos peixes adultos (Tabela 1, Figura S2).

Tabela 1. Resultados das Análises de Variância (ANOVA) aplicadas aos modelos lineares de efeitos mistos testando diferenças na luminância (= brilho) e matiz (= cor) médias, bem como nos contrastes (*i.e.*, o desvio-padrão) dessas métricas, de comunidades incrustantes bentônicas de acordo com

diferentes tratamentos de predação (P+; P-) e modelos de visão (juvenil ou adulto) do peixe dourada (*Acanthopagrus butcheri*). Os fatores significativos são mostrados em negrito.

Fontes de Variação	gl	Luminância				Matiz			
		Média		Contraste		Média		Contraste	
		QM	F	QM	F	QM	F	QM	F
Modelo (M)	1/28	0,1147	1278,27	0,0719	221,23	1,8763	28,92	3,8531	266,81
Tratamento (T)	1/28	0,0001	1,14	0,0003	0,88	0,3574	5,51	0,0730	5,05
M x T	1/28	0,0008	9,18	0,0002	0,64	0,0050	0,08	0,0390	2,70

Por outro lado, tanto a matiz (cor) média e o contraste de matiz das comunidades foram diferentes entre os tratamentos de predação e os modelos visuais, mas não na interação entre eles (Tabela 1). Independentemente do modelo visual, as comunidades predadas (P+) exibiram menores valores médios de cor que comunidades protegidas dos predadores (P-) (média \pm erro-padrão: $2,84 \pm 0,07$ para P+; $3,26 \pm 0,14$ para P-). Uma vez que a métrica de cor que utilizamos representa uma variação entre azul e amarelo, pois considera um sistema visual dicromático (*i.e.*, que não possui sensibilidade a comprimentos de onda mais longos no espectro do vermelho), as comunidades protegidas da predação são em média mais amareladas do que as comunidades predadas (Figura 4A). Da mesma forma, comunidades predadas também exibiram um menor contraste cromático que comunidades não-predadas, independentemente do modelo visual considerado (Figura 4B). Esse resultado indica que, de forma geral, as comunidades expostas à predação apresentam uma menor variação cromática (*i.e.*, menores valores médios de desvio-padrão da matiz) que comunidades protegidas dos predadores. O modelo visual utilizado também resultou em valores diferentes de cor média e de contraste de cor (Tabela 1), com maiores valores sendo gerados pelo modelo de peixe juvenil em comparação ao adulto (Figura 4), sugerindo uma percepção diferencial dos organismos incrustantes pelos predadores de acordo com a idade dos peixes. De maneira conjunta, observamos que a predação reduz tanto a variação cromática dentro de cada comunidade de organismos incrustantes quanto a variação cromática entre comunidades, pois os valores médios de contraste são menores que os observados para comunidades não-predadas e há uma menor dispersão dos pontos dentro do espaço cromático definido pela cor média e pelo contraste de cor (Figura 5).

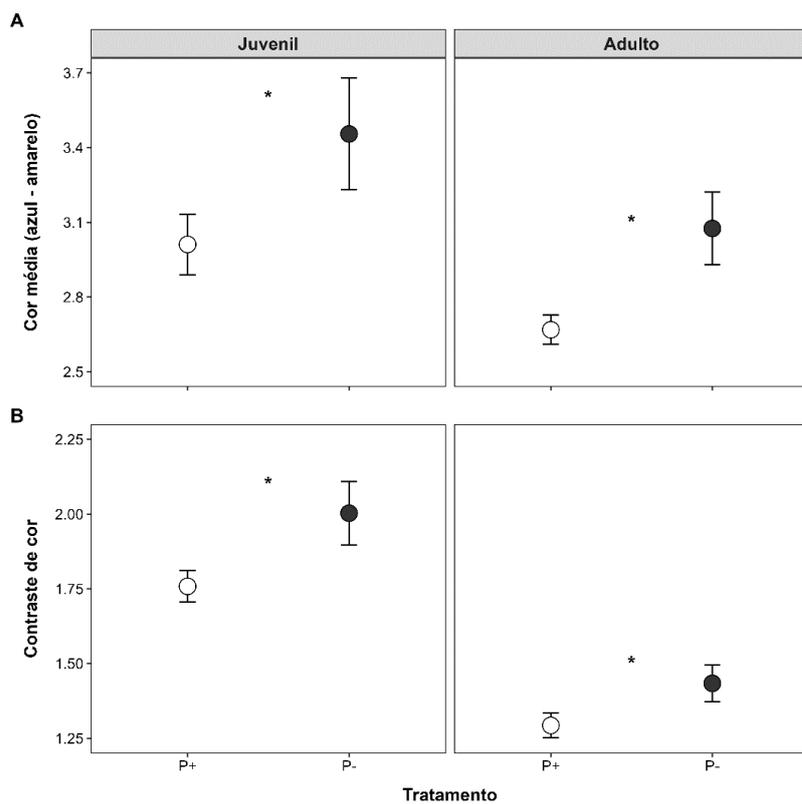


Figura 4. Variações de cor média (**A**) e contraste de cor (*i.e.*, desvio-padrão da matiz) (**B**) para comunidades de organismos incrustantes predadas (P+) e não predadas (P-) sob a perspectiva de dois modelos visuais (juvenil ou adulto) do peixe dourada (*Acanthopagrus butcheri*). Em **A**, valores maiores indicam comunidades mais amareladas; em **B**, valores maiores indicam comunidades com maior variação (desvio-padrão) de cor. Os asteriscos indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os níveis do fator.

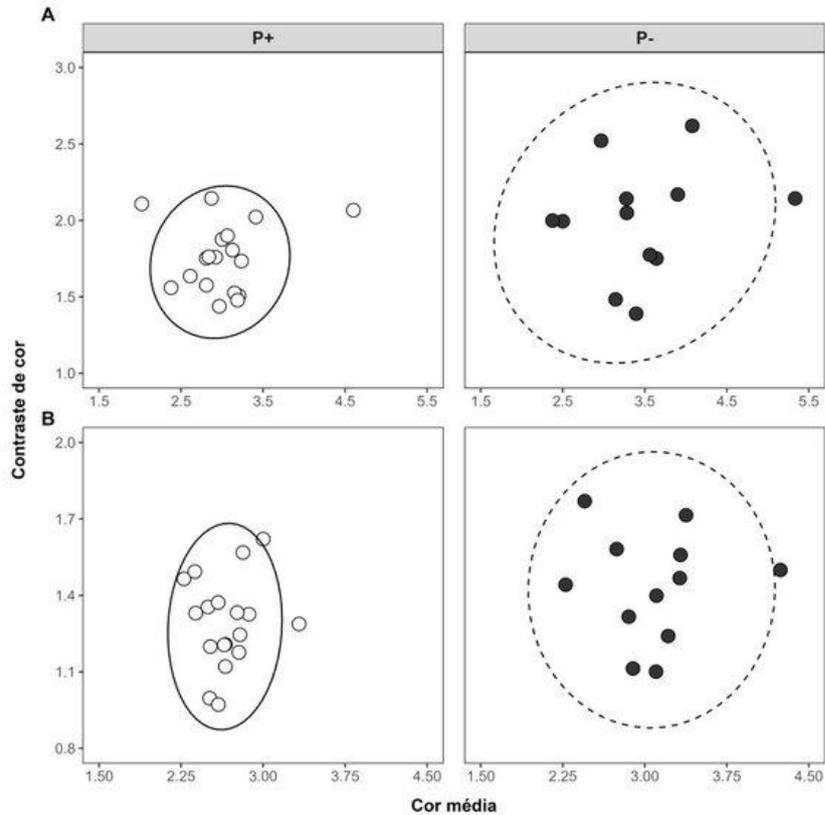


Figura 5. Representação gráfica da coloração média e do contraste de cor (*i.e.*, o desvio-padrão da matiz) de comunidades de organismos incrustantes predadas (P+) e não predadas (P-) sob a perspectiva de dois modelos visuais, onde **A** indica o modelo juvenil e **B** indica o modelo adulto do peixe dourada *Acanthopagrus butcheri*. As elipses determinam um espaço contendo 95% dos dados, onde elipses com maiores áreas representam comunidades mais variáveis entre si em termos de cor.

Conspicuidade e variabilidade cromática dos organismos nas comunidades incrustantes

O grau de conspicuidade acromática e cromática das comunidades incrustantes crescendo nas placas experimentais variou de acordo com o tratamento de predação (P+ ou P) e/ou o modelo visual (juvenil ou adulto) (Tabela 2). No caso da conspicuidade acromática, onde comunidades mais conspícuas são caracterizadas por organismos cuja luminância difere consideravelmente da luminância média da comunidade, foi observado um efeito apenas do modelo visual, com maiores valores associados ao modelo do peixe adulto quando comparado ao modelo juvenil (Tabela 2). Embora esse fator tenha sido significativo, a diferença das médias de conspicuidade acromática entre os dois modelos visuais é muito pequena e possivelmente irrelevante do ponto de vista biológico (média \pm erro-padrão – modelo juvenil: $0,0206 \pm 0,0026$; modelo adulto: $0,0225 \pm 0,0027$). Por outro lado, independentemente do

modelo visual, comunidades predadas são aproximadamente 30% menos conspícuas que comunidades protegidas da predação ($P+ 0,401 \pm 0,032$; $P- 0,593 \pm 0,044$), sendo constituídas por organismos cujos valores de matiz diferem em maior intensidade do valor médio de cor observado para toda a comunidade (Figura 6). Da mesma forma, os valores de conspicuidade cromática diferiram entre os modelos visuais (Tabela 2), com maiores valores sendo gerados pelo modelo de peixe juvenil comparados ao modelo de peixe adulto (modelo juvenil: $0,549 \pm 0,047$; modelo adulto: $0,407 \pm 0,029$) (Figura 6).

Tabela 2. Resultados das Análises de Variância (ANOVA) aplicadas aos modelos lineares de efeitos mistos testando diferenças na conspicuidade acromática (*i.e.*, de luminância) e cromática (*i.e.*, de matiz) de comunidades incrustantes bentônicas de acordo com diferentes tratamentos de predação (comunidades predadas "P+" e não-predadas "P-") e modelos visuais (juvenil ou adulto) do peixe dourada (*Acanthopagrus butcheri*). As diferenças significativas são mostradas em negrito.

Fontes de Variação	gl	Conspicuidade acromática			Conspicuidade cromática		
		QM	F	p	QM	F	p
Modelo (M)	1/28	0,1438	91,73	< 0,001	1,1194	15,26	< 0,001
Tratamento (T)	1/28	0,0050	3,21	0,084	0,7782	10,60	0,003
M x T	1/28	0,0005	0,33	0,570	0,0021	0,03	0,867

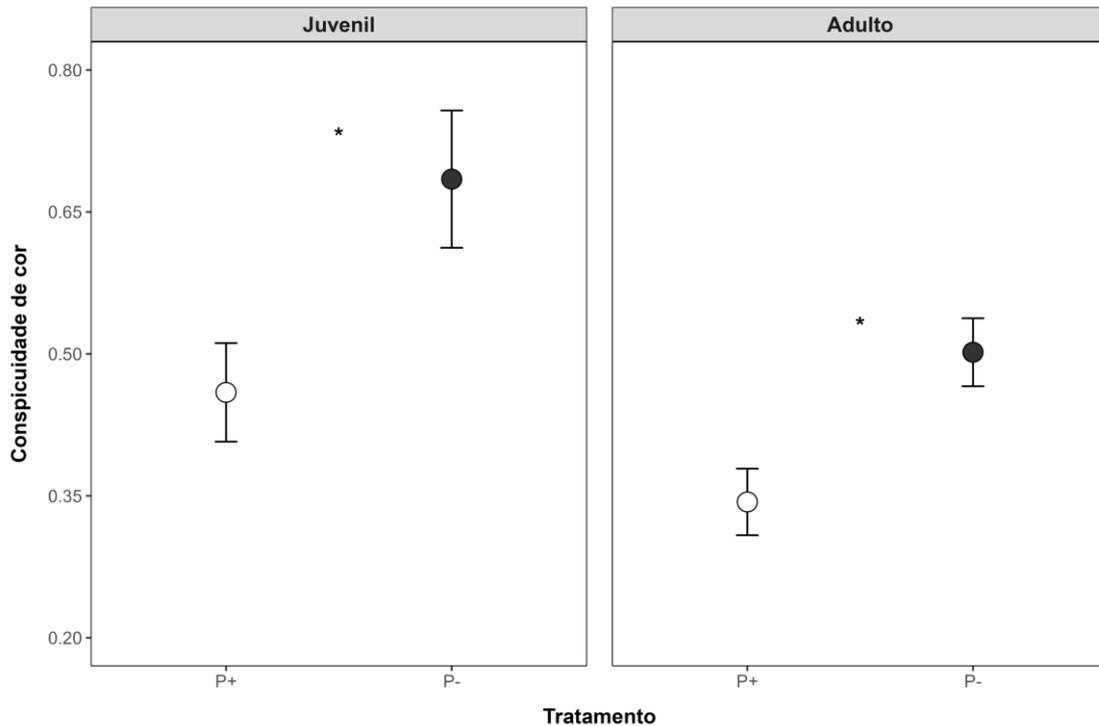


Figura 6. Conspicuidade cromática para comunidades de organismos incrustantes predadas (P+) e não predadas (P-) sob a perspectiva de dois modelos visuais (juvenil ou adulto) do peixe dourada (*Acanthopagrus butcheri*). Maiores valores de conspicuidade indicam comunidades que apresentam organismos cuja coloração difere com maior intensidade da coloração média da comunidade circundante. Os asteriscos indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os níveis do fator.

Como previsto, a variabilidade cromática (VC) das comunidades incrustantes é influenciada pelo número de grupos taxonômicos presentes, onde uma maior variabilidade está associada a um maior número de táxons (Tabela 3). Entretanto, considerando apenas os valores gerados pelo modelo visual de peixes juvenis, a relação entre a VC e o número de táxons diferiu significativamente de acordo com o tratamento experimental (P+ ou P-) (Tabela 3). Na ausência de predação (P-), há uma alta correlação positiva entre as variáveis ($r_{\text{Pearson}} = 0,756$; $t_9 = 3,47$; $p = 0,007$), indicando que comunidades com maior diversidade taxonômica também são mais diversas cromaticamente (Figura 7). Por outro lado, nas comunidades predadas (P+), essa relação positiva desaparece ($r_{\text{Pearson}} = -0,050$; $t_{16} = -0,20$; $p = 0,844$) e a variação cromática permanece relativamente constante (por volta de 1,44) independentemente do número de grupos taxonômicos (Figura 7). Para o modelo visual dos peixes adultos, embora a relação entre a variabilidade cromática e o número de táxons seja positiva e significativa, não houve nenhuma influência da predação sobre a inclinação da reta de ajuste, uma vez que a interação entre as variáveis não foi significativa (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados das Análises de Covariância (ANCOVA) testando diferenças na relação entre a variabilidade cromática (*i.e.*, o desvio-padrão dos valores de matiz de todos os organismos presentes em cada comunidade) e o número de grupos taxonômicos presentes nas comunidades incrustantes bentônicas de acordo com diferentes tratamentos de predação (com predação "P+" ou sem predação "P-"). Os valores de matiz para calcular a variabilidade cromática foram derivados de um modelo visual do peixe predador dourada (*Acanthopagrus butcheri*) na fase juvenil e adulta. As diferenças significativas são mostradas em negrito.

Fontes de variação	gl	Modelo juvenil			Modelo adulto		
		QM	F	p	QM	F	p
Nº de táxons (N)	1	0,580	6,17	0,020	0,704	8,67	0,007
Tratamento (T)	1	0,028	0,30	0,587	0,432	5,32	0,030
N x T	1	0,866	9,21	0,005	0,096	1,18	0,287
Resíduo	25	0,094			0,081		

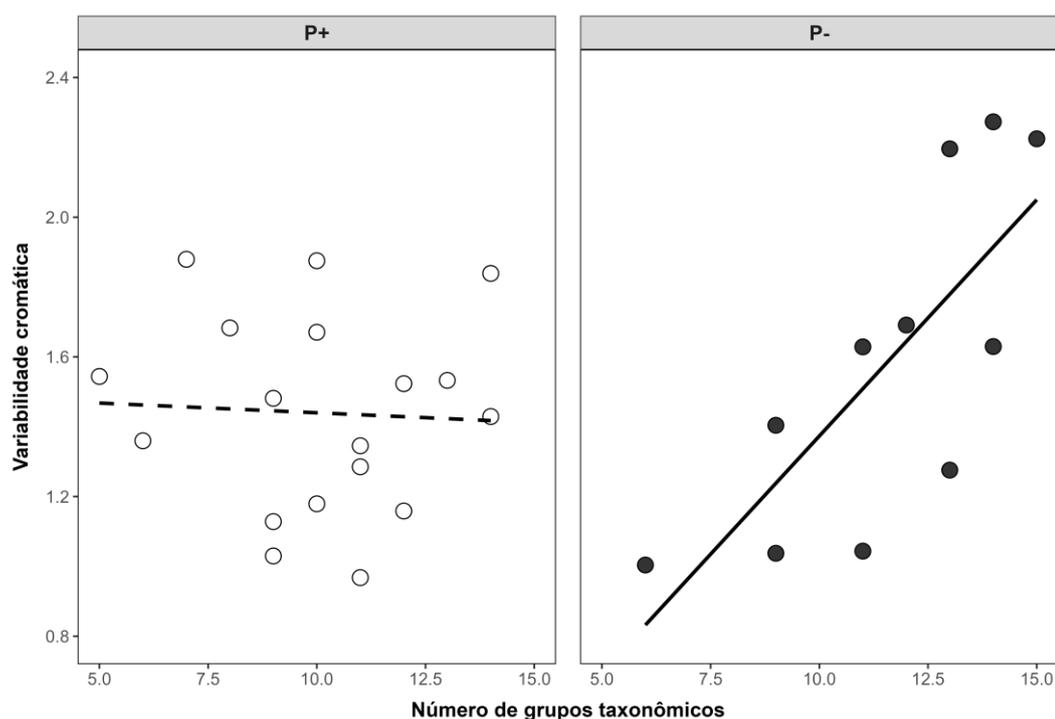


Figura 7. Variação na relação entre a variabilidade cromática (VC) de comunidades incrustantes bentônicas e o número de grupos taxonômicos presentes de acordo com diferentes tratamentos de predação (com predação "P+" ou sem predação "P-") usando um modelo visual de peixes juvenis da dourada (*Acanthopagrus butcheri*). A variabilidade cromática foi estimada através do desvio-padrão dos valores de matiz de todos os organismos presentes em cada comunidade. Em "P+", a linha

hachurada foi traçada apenas para ilustrar a relação não-linear entre as variáveis, enquanto em "P-", a linha sólida indica o ajuste do modelo linear.

DISCUSSÃO

Neste estudo, buscamos testar se a predação por peixes influencia os padrões de coloração de comunidades incrustantes marinhas. Nossos resultados indicam que a predação seleciona um padrão de coloração diferente do encontrado nas comunidades não predadas, diminuindo a variabilidade cromática através da remoção de grupos conspícuos, sugerindo uma possível estratégia de camuflagem por parte dos organismos remanescentes. Além disso, a predação parece atuar como uma força de seleção reduzindo a variação de cor das comunidades bentônicas e perturbando a relação linear existente entre a variabilidade cromática e a diversidade de táxons. Dessa forma, nossos resultados sugerem que organismos mais similares entre si serão mantidos em cenários de alta predação e, mesmo após a remoção de um indivíduo de determinado grupo taxonômico pelos predadores, outro organismo de coloração similar e que seja mais críptico à comunidade circundante será favorecido, mantendo assim um padrão de coloração mais homogêneo.

Como a cor e a variabilidade cromática das comunidades incrustantes bentônicas são afetadas pela predação?

Nosso experimento mostrou que independentemente do modelo visual que utilizamos, as comunidades expostas à predação exibiram uma menor variabilidade cromática ao considerarmos tanto a média no contraste cromático da comunidade (*i.e.*, uma medida de variação de cor dentro da comunidade – *within-community variation*) quanto às diferenças na cor e contraste de cor entre comunidades (*between-community variation*). Além disso, organismos com menor conspicuidade em relação à comunidade circundante na visão de peixes predadores foram mais comuns no tratamento controle (*i.e.*, exposto aos predadores) em comparação às unidades amostrais onde a ação dos predadores foi excluída, indicando que a predação por consumidores visuais seleciona comunidades bentônicas mais homogêneas, com maior similaridade entre os organismos que a compõem. Essas diferenças de conspicuidade entre comunidades expostas ou não aos predadores está associada possivelmente à composição distinta de espécies que se desenvolvem nas placas experimentais de cada um dos tratamentos.

O mesmo conjunto de placas experimentais avaliado no nosso estudo foi parte de um outro trabalho investigando o efeito da complexidade do substrato e da predação na estrutura e diversidade de comunidades sésseis incrustantes (Marchetti; Titotto; Dias, 2024). Nesse estudo, os autores mostraram que as comunidades expostas a predação foram dominadas por organismos invasores como o coral-sol *Tubastraea* spp. e os briozoários *Schizoporella errata* e *Amathia verticillata*, enquanto as comunidades protegidas dos predadores por ascídias, como *Phallusia nigra* e *Diplosoma listerianum* (Marchetti; Titotto; Dias, 2024). Essas ascídias exibem uma coloração predominantemente preta (para *P. nigra*) ou branca (para *D. listerianum*), que se destacam com relação ao ambiente circundante, especialmente quando a comunidade que se forma ao redor possui uma coloração variando em tons de amarelo, como mostrado nas nossas análises. Consequentemente, devido à alta conspicuidade com o substrato, esses organismos se tornam alvos principais dos consumidores visuais que controlam a abundância desses organismos durante o forrageamento. Embora na visão humana o coral-sol e os briozoários *S. errata* e *A. verticillata* exibem uma coloração variando entre o amarelo e o laranja, quando visualizados pelo sistema visual do peixe *A. butcheri*, que não é sensível a comprimentos de ondas mais longos da faixa do vermelho (Shand *et al.*, 2002), se mostram como variações sutis de amarelo. Assim, quando comparados a coloração média de toda a comunidade incrustante, esses organismos se mostram bastante crípticos, o que explica os menores valores de conspicuidade observados nas comunidades predadas.

Um paralelo interessante é o famoso caso da mariposa *Biston betularia*, que apresenta um polimorfismo de cor caracterizado por um morfotipo claro e outro melânico (escuro) (Kettlewell, 1955). A forma escura das mariposas substituiu a forma clara em algumas cidades altamente industrializadas da Inglaterra no século XIX, provavelmente devido ao escurecimento do tronco das árvores, onde essas mariposas descansam, com resíduos industriais. As mariposas claras se mostravam altamente conspícuas nos troncos escuros das árvores na visão das aves predadoras, sendo rapidamente removidas da população e assim reduzindo as chances de passarem os genes da cor clara para as próximas gerações (Walton; Stevens, 2018). No caso das comunidades incrustantes sésseis, não sabemos ainda de que forma os peixes predadores detectam os organismos dentro de uma complexa assembleia de diferentes espécies, seja por meio de sinais visuais ou químicos (olfato), que possam ou não estar relacionados entre si (Hay, 2009). As diferenças que observamos na conspicuidade entre as comunidades dos diferentes tratamentos indicam um possível papel importante da visão na detecção de organismos salientes. Entretanto, apenas com experimentos futuros poderemos

entender a possível função de outras modalidades sensoriais usados na detecção de organismos sésseis por peixes predadores.

Na ausência de predação, a variabilidade cromática das comunidades foi dependente do número de grupos taxonômicos que ali se desenvolveu. Com isso, tanto a diversidade de espécies quanto a variação nos padrões cromáticos dessas comunidades foram determinadas por interações competitivas e/ou mecanismos de facilitação ou inibição relacionados a ordem de chegada das espécies nas placas experimentais (Vieira; Duarte; Dias, 2012). Entretanto, na presença dos predadores, a relação entre diversidade específica e variabilidade cromática deixou de existir, com as comunidades apresentando uma variação cromática média que não dependia do número de táxons. Isso ocorre possivelmente por meio da remoção de espécies mais conspícuas pelos predadores com a substituição e persistência de grupos taxonômicos mais semelhantes entre si, resultado de uma possível convergência adaptativa para padrões de cor mais crípticos. Várias espécies de roedores, por exemplo, ocupam diferentes habitats desérticos, onde apresentam padrões de pelagem com uma alta similaridade cromática aos substratos (Nokelainen *et al.*, 2020), possivelmente resultante da seleção por predadores visualmente orientados. Da mesma forma, as colorações corporais de pulgas de areia (Stevens *et al.*, 2015) e de várias espécies de caranguejos (Price *et al.*, 2019; Russell; Dierssen, 2015) são altamente ajustadas aos diferentes substratos e habitats onde ocorrem quando vistos por potenciais predadores, como aves ou peixes.

Embora o foco do nosso trabalho fosse testar o efeito dos tratamentos de predação na variação cromática e conspicuidade de comunidades incrustantes, o uso de modelos visuais distintos para dois estágios ontogenéticos de *A. butcheri* se mostrou bastante válido. Para quase todas as métricas de variação cromática que utilizamos, observamos diferenças significativas nas respostas geradas pelos dois modelos visuais, com maiores variações sempre associadas ao modelo juvenil. Assim, nossos resultados sugerem que indivíduos juvenis de *A. butcheri* apresentam uma maior percepção visual das diferenças de cor presentes nas comunidades incrustantes, indicando uma possível seleção de características que variam com a ontogenia e que possam ser adaptativas em estágios de vida específicos. Variações ontogenéticas na sensibilidade espectral e percepção visual dos indivíduos são bastante comuns em peixes ósseos, estando muitas vezes associadas a mudanças simultâneas no uso de recursos alimentares e/ou habitats que diferem quanto a dominância de determinado espectro luminoso (Schweikert *et al.*, 2018). Por exemplo, indivíduos juvenis da truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*) possuem sensibilidade a luz ultravioleta (UV) que possibilita uma maior eficácia na captura de organismos do zooplâncton, conhecidos por refletirem grande

quantidade de luz nesse espectro luminoso. Entretanto, conforme os peixes crescem, há uma mudança na sensibilidade espectral das células foto sensoriais, com a perda da sensibilidade a luz UV que está associada a uma mudança na dieta para presas maiores (Novales Flamarique, 2013). Organismos incrustantes sésseis são predados por diferentes espécies de peixes e invertebrados de pequeno (gastrópodes e planárias) e médio (caranguejos) porte (Oricchio; Flores; Dias, 2016), que são caracterizados por uma diversidade de sistemas visuais. Dessa forma, torna-se necessário entender de que forma diferentes consumidores visuais percebem e detectam esses organismos, pois uma espécie pode ser conspícua para um predador, mas críptica para outro, o que aumenta ainda mais a complexidade das interações ecológicas moldando a variação cromática das comunidades incrustantes sésseis.

A predação favorece uma estratégia de camuflagem ou aposematismo em comunidades incrustantes bentônicas?

Nós propomos duas hipóteses alternativas para tentar responder quais estratégias anti-predação poderiam estar sendo favorecidas e determinando os padrões de coloração exibidos por organismos incrustantes marinhos. A diminuição da variação cromática nas comunidades expostas à predação sugere uma seleção por organismos mais camuflados através da remoção de organismos mais conspícuos, corroborando a hipótese de que a predação esteja favorecendo o estabelecimento de comunidades mais crípticas. Considerando o sistema visual do peixe predador, comunidades expostas à predação tendem a ser menos amareladas em comparação com aquelas que foram mantidas fechadas por gaiolas de exclusão. De forma conjunta, a menor variação cromática e a menor conspicuidade das comunidades predadas em comparação com as não-predadas sugerem que a predação possa estar agindo como um mecanismo de seleção, favorecendo a sobrevivência de organismos com certas características adaptativas, neste caso, de organismos que se assemelhem ao substrato e, portanto, que sejam menos visíveis aos predadores. O favorecimento de estratégias de camuflagem em cenários de alta predação é comum para organismos de diferentes grupos taxonômicos, tanto em ecossistemas aquáticos, quanto terrestres (Caro; Sherratt; Stevens, 2016; Cuthill, 2019). O camarão-carnavalesco (*Hippolyte obliquimanus*), por exemplo, é capaz de mudar de cor em poucos dias através de modificações na concentração de pigmentos em células pigmentares (cromatóforos) e assim se camuflar em macroalgas de diferentes colorações (Duarte; Stevens; Flores, 2016), um comportamento que reduz a detecção e consumo dos camarões por peixes predadores (Duarte; Stevens; Flores, 2018).

Por outro lado, caso os resultados desse experimento corroborassem com a nossa primeira hipótese, sugerindo uma possível estratégia de aposematismo, observaríamos comunidades predadas com uma maior ocorrência de organismos exibindo colorações altamente conspícuas, uma vez que o aposematismo opera por meio da sinalização de advertência associada a presença de toxinas. A maior parte dos estudos realizados em ecossistemas terrestres mostram que organismos impalatáveis com algum grau de toxicidade frequentemente exibem colorações corporais de comprimento de onda longo, como tonalidades de vermelho, amarelo e laranja, muitas vezes associadas com marcas escuras (Mappes; Marples; Endler, 2005; Stevens; Ruxton, 2012; White; Umbers, 2021). Entretanto, para um sinal de advertência ser efetivo e sinalizar para o predador que aquele organismo é impalatável, deve-se considerar tanto a coloração do ambiente onde o organismo se insere, que pode afetar a conspicuidade do sinal, quanto o sistema visual dos predadores. Por exemplo, o percevejo *Tectocoris diophthalmus* exibe uma ampla variedade cromática intraespecífica, com indivíduos possuindo coloração corporal laranja ou azul/verde iridescente (Fabricant; Herberstein, 2015). A alta conspicuidade exibida por percevejos laranjas contra a vegetação verde circundante funciona como um sinal aposemático para aves predadoras, mas não para o louva-a-deus predador *Hierodula majuscula*, que não possui visão de cores (*i.e.*, possuem um sistema visual monocromático) e assim não discrimina os percevejos da vegetação (Fabricant; Herberstein, 2015). Em comparação a sistemas terrestres, o conhecimento sobre a existência e o funcionamento de sinais aposemáticos em organismos marinhos ainda é bastante limitado, com trabalhos isolados usando larvas de ascídias e moluscos nudibrânquios (Lindquist; Hay; Fenical, 1992; Ritson-Williams; Paul, 2007; Winters *et al.*, 2017). Não temos conhecimento até se os padrões de cor que são definidos como aposemáticos no ambiente terrestre são os mesmos nos ambientes marinhos, uma vez que a iluminação e a disponibilidade dos diferentes comprimentos de onda variam drasticamente nesses ambientes, bem como os sistemas visuais dos organismos. Experimentos futuros podem se basear na construção de iscas contendo concentrações relevantes de toxinas extraídas de organismos sabidamente impalatáveis, como algumas espécies de esponjas-do-mar ou ascídias, e alterar a coloração das iscas com padrões conspícuos ou crípticos. Dessa forma, através de uma sequência de experiências bem ou malsucedidas de atividades de predação, a possível associação entre toxicidade e colorações de advertência no ambiente marinho poderia ser mais bem compreendida.

CONCLUSÃO

Nossos resultados revelam uma influência significativa da predação por peixes nos padrões de coloração das comunidades incrustantes marinhas. A presença de predadores parece selecionar uma diversidade cromática diferenciada, reduzindo a variabilidade ao remover grupos conspícuos. Isso sugere uma possível estratégia de camuflagem adotada pelos organismos remanescentes, visando minimizar a visibilidade perante os predadores. Além disso, a predação emerge como uma força de seleção capaz de reduzir a variação de cor das comunidades bentônicas, rompendo a relação linear entre a diversidade de táxons e a variabilidade cromática. Nossos resultados também destacam a importância de considerar as diferenças na percepção visual dos predadores. Indivíduos juvenis de *A. butcheri* parecem ter uma sensibilidade maior às diferenças de cor exibidas pelos organismos sésseis, indicando uma possível seleção de características visuais adaptativas conforme o desenvolvimento dos indivíduos. Por fim, este estudo destaca a necessidade de investigações mais aprofundadas sobre os mecanismos subjacentes à variação cromática das comunidades incrustantes marinhas. Experimentos futuros podem explorar estratégias relacionadas ao aposematismo, permitindo uma compreensão mais detalhada sobre a relação entre potenciais colorações de advertência e impalatabilidade por toxinas em comunidades incrustantes marinhas.

REFERÊNCIAS

- BANDARANAYAKE, Wickramasinghe M. The nature and role of pigments of marine invertebrates. **Natural Product Reports**, [s. l.], v. 23, n. 2, p. 223, 2006. Disponível em: <https://xlink.rsc.org/?DOI=b307612c>.
- BATES, Douglas *et al.* Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. **Journal of Statistical Software**, [s. l.], v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015. Disponível em: <https://www.jstatsoft.org/v67/i01/>.
- BOND, Alan B. The Evolution of Color Polymorphism: Crypticity, Searching Images, and Apostatic Selection. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [s. l.], v. 38, n. 1, p. 489–514, 2007. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095728>.
- BOND, Alan B.; KAMIL, Alan C. Visual predators select for crypticity and polymorphism in virtual prey. **Nature**, [s. l.], v. 415, n. 6872, p. 609–613, 2002. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/415609a>.
- BRIOLAT, Emmanuelle S. *et al.* Diversity in warning coloration: selective paradox or the norm? **Biological Reviews**, [s. l.], v. 94, n. 2, p. 388–414, 2019. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/brv.12460>.
- BULLERI, Fabio; CHAPMAN, Maura G. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 47, n. 1, p. 26–35, 2010. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2664.2009.01751.x>.
- BUTLER, A. J.; CHESSON, P. L. Ecology of sessile animals on sublittoral hard substrata: The need to measure variation. **Australian Journal of Ecology**, [s. l.], v. 15, n. 4, p. 521–531, 1990. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1442-9993.1990.tb01475.x>.
- CARO, Tim; SHERRATT, Tom N.; STEVENS, Martin. The ecology of multiple colour defences. **Evolutionary Ecology**, [s. l.], v. 30, n. 5, p. 797–809, 2016. Disponível em: <https://link.springer.com/10.1007/s10682-016-9854-3>.
- CUTHILL, Innes C. Camouflage. **Journal of Zoology**, [s. l.], v. 308, n. 2, p. 75–92, 2019. Disponível em: <https://zslpublications.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jzo.12682>.
- DE ALCANTARA VIANA, João Vitor *et al.* Predator responses to prey camouflage strategies: a meta-analysis. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 289, n. 1982, 2022. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2022.0980>.
- DELL'AGLIO, Denise D.; STEVENS, Martin; JIGGINS, Chris D. Avoidance of an aposematically coloured butterfly by wild birds in a tropical forest. **Ecological Entomology**, [s. l.], v. 41, n. 5, p. 627–632, 2016. Disponível em: <https://resjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/een.12335>.
- DUARTE, Rafael C.; STEVENS, Martin; FLORES, Augusto A. V. Shape, colour plasticity, and habitat use indicate morph-specific camouflage strategies in a marine shrimp. **BMC Evolutionary Biology**, [s. l.], v. 16, n. 1, p. 218, 2016. Disponível em: <https://bmcevolbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12862-016-0796-8>.

DUARTE, Rafael Campos; STEVENS, Martin; FLORES, Augusto Alberto Valero. The adaptive value of camouflage and colour change in a polymorphic prawn. **Scientific Reports**, [s. l.], v. 8, n. 1, p. 16028, 2018. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-018-34470-z>.

FABRICANT, Scott A.; HERBERSTEIN, Marie E. Hidden in plain orange: aposematic coloration is cryptic to a colorblind insect predator. **Behavioral Ecology**, [s. l.], v. 26, n. 1, p. 38–44, 2015. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1093/beheco/aru157>.

GAWRYSZEWSKI, Felipe M. Color vision models: Some simulations, a general n -dimensional model, and the *colourvision* R package. **Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 8, n. 16, p. 8159–8170, 2018. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.4288>.

GOVARDOVSKII, Victor I. *et al.* In search of the visual pigment template. **Visual Neuroscience**, [s. l.], v. 17, n. 4, p. 509–528, 2000. Disponível em: https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0952523800174036/type/journal_article.

GREEN, Samuel D. *et al.* Colour change and behavioural choice facilitate chameleon prawn camouflage against different seaweed backgrounds. **Communications Biology**, [s. l.], v. 2, n. 1, p. 230, 2019. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s42003-019-0465-8>.

HAY, Mark E. Marine Chemical Ecology: Chemical Signals and Cues Structure Marine Populations, Communities, and Ecosystems. **Annual Review of Marine Science**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. 193–212, 2009. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.marine.010908.163708>.

KELBER, Almut; VOROBYEV, Misha; OSORIO, Daniel. Animal colour vision — behavioural tests and physiological concepts. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 78, n. 1, p. 81–118, 2003. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1017/S1464793102005985>.

KETTLEWELL, H B D. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. **Heredity**, [s. l.], v. 9, n. 3, p. 323–342, 1955. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/hdy195536>.

KUZNETSOVA, Alexandra; BROCKHOFF, Per B.; CHRISTENSEN, Rune H. B. **lmerTest** Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. **Journal of Statistical Software**, [s. l.], v. 82, n. 13, p. 1–26, 2017. Disponível em: <https://www.jstatsoft.org/v82/i13/>.

LENTH, Russell. **Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means**. [S. l.: s. n.], 2019. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=emmeans>.

LINDQUIST, Niels; HAY, Mark E. Palatability and chemical defense of marine invertebrate larvae. **Ecological Monographs**, [s. l.], v. 66, n. 4, p. 431–450, 1996. Disponível em: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/2963489>.

LINDQUIST, Niels; HAY, Mark E.; FENICAL, William. Defense of ascidians and their conspicuous larvae: adult vs. larval chemical defenses. **Ecological Monographs**, [s. l.], v. 62, n. 4, p. 547–568, 1992. Disponível em: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/2937316>.

LÜDECKE, Daniel *et al.* performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. **Journal of Open Source Software**, [s. l.], v. 6, n. 60, p. 3139, 2021. Disponível em: <https://joss.theoj.org/papers/10.21105/joss.03139>.

- MAPPES, Johanna; MARPLES, Nicola; ENDLER, John A. The complex business of survival by aposematism. **Trends in Ecology & Evolution**, [s. l.], v. 20, n. 11, p. 598–603, 2005. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534705002521>.
- MARCHETTI, Otávio C.; TITOTTO, Silvia; DIAS, Gustavo M. The impact of habitat complexity on the structure of marine sessile communities and larvae supply. **Marine Environmental Research**, [s. l.], v. 193, p. 106255, 2024. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0141113623003835>.
- MERILAITA, Sami; DIMITROVA, Marina. Accuracy of background matching and prey detection: predation by blue tits indicates intense selection for highly matching prey colour pattern. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 28, n. 5, p. 1208–1215, 2014. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2435.12248>.
- MERILAITA, Sami; LIND, Johan. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 272, n. 1563, p. 665–670, 2005. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2004.3000>.
- MERILAITA, Sami; LYYTINEN, Anne; MAPPES, Johanna. Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 268, n. 1479, p. 1925–1929, 2001. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2001.1747>.
- MERILAITA, Sami; STEVENS, Martin. Crypsis through background matching. *In*: STEVENS, Martin; MERILAITA, Sami (org.). **Animal Camouflage**. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. p. 17–33.
- NOKELAINEN, Ossi *et al.* Camouflage accuracy in Sahara–Sahel desert rodents. **Journal of Animal Ecology**, [s. l.], v. 89, n. 7, p. 1658–1669, 2020. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.13225>.
- NOKELAINEN, Ossi *et al.* Improved camouflage through ontogenetic colour change confers reduced detection risk in shore crabs. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 33, n. 4, p. 654–669, 2019. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2435.13280>.
- NOVALES FLAMARIQUE, Iñigo. Opsin switch reveals function of the ultraviolet cone in fish foraging. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 280, n. 1752, p. 20122490, 2013. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2012.2490>.
- ORICCHIO, Felipe T. *et al.* Distinct community dynamics at two artificial habitats in a recreational marina. **Marine Environmental Research**, [s. l.], v. 122, p. 85–92, 2016. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.09.010>.
- ORICCHIO, Felipe T.; FLORES, Augusto A. V.; DIAS, Gustavo M. The importance of predation and predator size on the development and structure of a subtropical fouling community. **Hydrobiologia**, [s. l.], v. 776, n. 1, p. 209–219, 2016. Disponível em: <https://link.springer.com/10.1007/s10750-016-2752-4>.
- PASTRO, Gabriela *et al.* The consequences of small-scale variations in habitat conditions driven by a floating marina on reef fish assemblages of SE Brazil. **Ocean and Coastal Management**, [s. l.], v. 141, p. 98–106, 2017. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.03.004>.

PRICE, Natasha *et al.* Background matching and disruptive coloration as habitat-specific strategies for camouflage. **Scientific Reports**, [s. l.], v. 9, n. 1, p. 7840, 2019. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-019-44349-2>.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2023. Disponível em: <https://www.r-project.org/>.

RASBAND, WS. **ImageJ [online]**. [S. l.]: National Institute of Health, Bethesda, Md., 1997. Disponível em: <https://imagej.nih.gov/ij/>.

RENOULT, Julien P.; KELBER, Almut; SCHAEFER, H. Martin. Colour spaces in ecology and evolutionary biology. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 92, n. 1, p. 292–315, 2017. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/brv.12230>.

RITSON-WILLIAMS, Raphael; PAUL, Valerie J. Marine benthic invertebrates use multimodal cues for defense against reef fish. **Marine Ecology Progress Series**, [s. l.], v. 340, n. McFarland 1991, p. 29–39, 2007. Disponível em: <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v340/p29-39/>.

RUSSELL, Brandon J.; DIERSSEN, Heidi M. Use of Hyperspectral Imagery to Assess Cryptic Color Matching in *Sargassum* Associated Crabs. **PLOS ONE**, [s. l.], v. 10, n. 9, p. e0136260, 2015. Disponível em: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0136260>.

RUXTON, Graeme D *et al.* **Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Aposematism, and Mimicry**. [S. l.]: Oxford University Press, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/oso/9780199688678.001.0001>.

SCHWEIKERT, Lorian E. *et al.* Spectral sensitivity in ray-finned fishes: diversity, ecology, and shared descent. **Journal of Experimental Biology**, [s. l.], v. 221, n. 23, 2018. Disponível em: <https://journals.biologists.com/jeb/article/doi/10.1242/jeb.189761/259437/Spectral-sensitivity-in-ray-finned-fishes>.

SHAND, Julia *et al.* Developmental changes in the cone visual pigments of black bream *Acanthopagrus butcheri*. **Journal of Experimental Biology**, [s. l.], v. 205, n. 23, p. 3661–3667, 2002. Disponível em: <https://journals.biologists.com/jeb/article/205/23/3661/9203/Developmental-changes-in-the-cone-visual-pigments>.

STEVENS, Martin *et al.* Phenotype–environment matching in sand fleas. **Biology Letters**, [s. l.], v. 11, n. 8, p. 20150494, 2015. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2015.0494>.

STEVENS, Martin *et al.* Using digital photography to study animal coloration. **Biological Journal of the Linnean Society**, [s. l.], v. 90, n. 2, p. 211–237, 2007. Disponível em: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/j.1095-8312.2007.00725.x>.

STEVENS, Martin; MERILAITA, Sami. Animal camouflage: current issues and new perspectives. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 364, n. 1516, p. 423–427, 2009.

STEVENS, Martin; RUXTON, Graeme D. Linking the evolution and form of warning coloration in nature. **Proceedings of The Royal Society B**, [s. l.], v. 279, n. November 2011, p. 417–426, 2012. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1098/rspb.2011.1932>.

STEVENS, Martin; STODDARD, Mary Caswell; HIGHAM, James P. Studying Primate Color: Towards Visual System-dependent Methods. **International Journal of Primatology**, [s. l.], v. 30, n. 6, p. 893–917, 2009. Disponível em: <https://link.springer.com/10.1007/s10764-009-9356-z>.

THORSON, Gunnar. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 1–45, 1950. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-185X.1950.tb00585.x>.

TROSCIANKO, Jolyon *et al.* Variable crab camouflage patterns defeat search image formation. **Communications Biology**, [s. l.], v. 4, p. 287, 2021. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1038/s42003-021-01817-8>.

TROSCIANKO, Jolyon; STEVENS, Martin. Image calibration and analysis toolbox – a free software suite for objectively measuring reflectance, colour and pattern. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 6, n. 11, p. 1320–1331, 2015. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12439>.

VAN DEN BERG, Cedric P. *et al.* Quantitative Colour Pattern Analysis (QCPA): A comprehensive framework for the analysis of colour patterns in nature. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 11, n. 2, p. 316–332, 2020. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.13328>.

VIEIRA, Edson A.; DIAS, Gustavo M.; FLORES, Augusto A. V. Effects of predation depend on successional stage and recruitment rate in shallow benthic assemblages of the Southwestern Atlantic. **Marine Biology**, [s. l.], v. 163, n. 4, p. 87, 2016. Disponível em: <https://link.springer.com/10.1007/s00227-016-2872-4>.

VIEIRA, Edson Aparecido; DUARTE, Luiz Francisco Lembo; DIAS, Gustavo M. How the timing of predation affects composition and diversity of species in a marine sessile community? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, [s. l.], v. 412, p. 126–133, 2012. Disponível em: <https://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2011.11.011>.

VOROBYEV, M.; OSORIO, D. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 265, n. 1394, p. 351–358, 1998. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.1998.0302>.

WALTON, Olivia C.; STEVENS, Martin. Avian vision models and field experiments determine the survival value of peppered moth camouflage. **Communications Biology**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. 118, 2018. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s42003-018-0126-3>.

WHITE, Thomas E.; UMBERS, Kate D. L. Meta-analytic evidence for quantitative honesty in aposematic signals. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 288, n. 1949, p. rspb.2021.0679, 2021. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2021.0679>.

WICKSTEN, Mary K. Why are there bright colors in sessile marine invertebrates?. **Bulletin of Marine Science**, [s. l.], v. 45, n. 2, p. 519–530, 1989. Disponível em: <https://www.ingentaconnect.com/contentone/umrsmas/bullmar/1989/00000045/00000002/art00025>.

WINTERS, Anne E. *et al.* Stabilizing selection on individual pattern elements of aposematic signals. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, [s. l.], v. 284, n. 1861, 2017. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2017.0926>.

MATERIAL SUPLEMENTAR

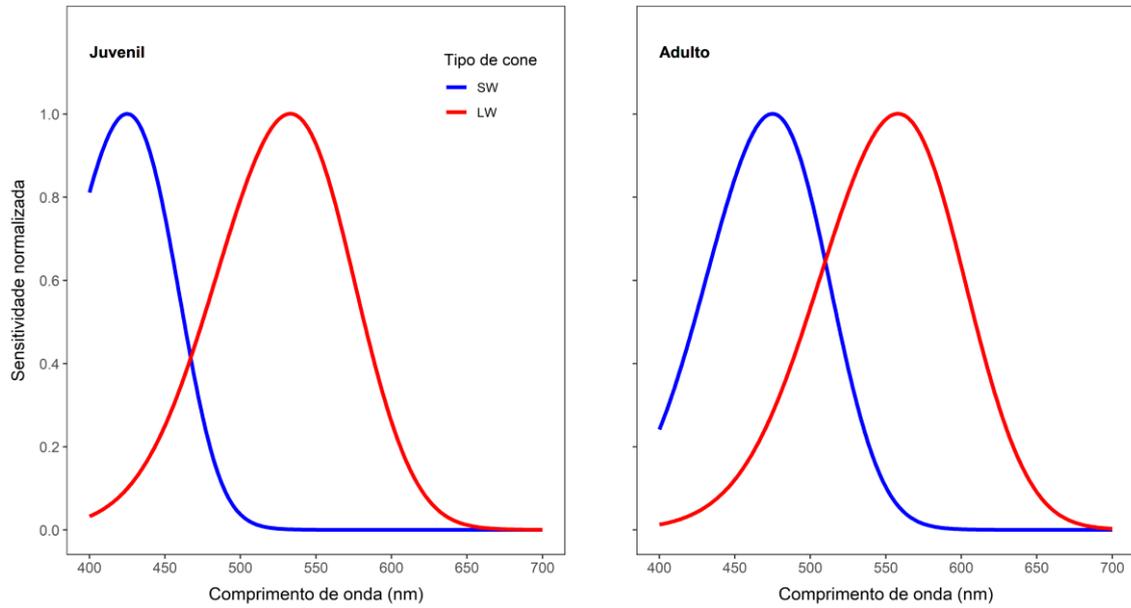


Figura S1. Curvas de sensibilidade espectral normalizada de juvenis e adultos do peixe *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae) geradas a partir de dados de picos de sensibilidade obtidos de Shand e colaboradores (2002).

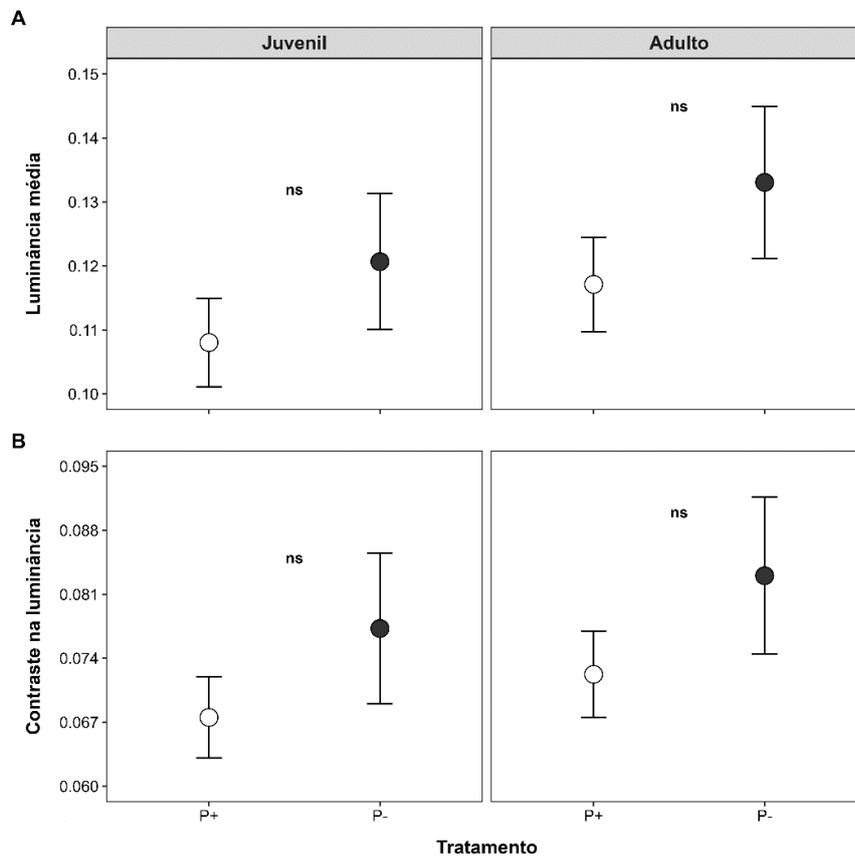


Figura S2. Variações de luminância média (**A**) e contraste de luminância (*i.e.*, desvio-padrão da luminância) (**B**) para comunidades de organismos incrustantes predadas (P+) e não predadas (P-) sob a perspectiva de dois modelos visuais (juvenil ou adulto) do peixe dourada (*Acanthopagrus butcheri*). A marcação **ns** indica ausência de diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os níveis do fator.