



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



**Comportamento territorial e alimentar do
peixe-donzela comum, *Stegastes
fuscus* (Pisces: Pomacentridae) ao longo da
costa brasileira**

Anaide Wrublewski Aued

Florianópolis, maio de 2012

Anaide Wrublevski Aued

**Comportamento territorial e alimentar do peixe-donzela
comum, *Stegastes fuscus* (Pisces: Pomacentridae) ao longo
da costa brasileira**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-
Graduação em Ecologia, da
Universidade Federal de
Santa Catarina, como parte
dos requisitos para a
obtenção do título de
Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sergio Ricardo Floeter

Florianópolis
2012

ABSTRACT

Studies concerning the population' parameters and their behavior through their range of distribution can provide a better understanding on the species' ecological relationships with others surrounding them and with the environment in which they inhabit. Within different populations, many factors of different scales (local or regional) can have effects on these populations. The Brazilian damselfish *Stegastes fuscus*, has a wide range distribution in Brazilian coast, from tropical to subtropical environments, besides that it is very abundant and has an play an important role in Brazilian reef environment. Such characteristics qualify this specie as a good model in order to better understand the influences of these factors in population's parameters and behavior. In this respect, the objective of this study was to observe the territorial and feeding behaviour of *S. fuscus* along the Brazilian and understand if their behavior is more influenced by local (density) or regional factors (temperature, diversity gradient). Therefore, we evaluated body lengths, territory size, agonistic rates, feeding rates and density of *S. fuscus*, and additional density of intruders in four sites along the Brazilian coast: Natal (RN), Porto Seguro (BA), Arraial do Cabo (RJ) and Bombinhas (SC). Individuals from the Northeast presented

larger body sizes than those from the south and southeast, corroborating with Bergmann's Rule, where in higher latitudes and/or lower temperatures species exhibit greater body sizes. We found no latitudinal pattern for mean territory size. But we found a positive correlation between territory size and size of *S. fuscus*, as well with temperature and feeding rate. Such patterns corroborate the theory of *trade-offs* between larger body sizes able to defend larger territories and temperature acting on the metabolisms of ectothermic animals like fishes. Porto Seguro presented the highest density, lower size length and territory size and agonistic, although not all results shown no statistical difference rates, leading one to believe that behavior and population's patterns of Porto Seguro is density-dependent. The agonistic rates varied between sites, with the greatest intraspecificity found only in Bombinhas, suggesting that fish community in this site are determining the behavior of *S. fuscus*. Besides that, the agonistic rates were higher to algal feeding fishes in three of four sites. In sum, our results demonstrate a synergy of local (i.e., intra and interspecific agonistic rates, territory size, density dependent phenomenon and fish community characteristics) and regional factors (i.e., feeding rates and body length, probably from metabolism) both playing a role in different populations of *S. fuscus* along the Brazilian coast.

Key-words: Multi-scale factors, latitudinal gradients, density dependence, Bergmann's Rule, territoriality, bite rate.

RESUMO

O estudo de parâmetros populacionais e comportamentais de espécies ao longo de sua distribuição pode fornecer um maior entendimento sobre suas relações ecológicas com os organismos que os cercam e com o ambiente em que vivem. Diversos fatores em diferentes escalas (locais e regionais) podem atuar sobre as populações. O peixe-donzela comum, *Stegastes fuscus*, possui uma ampla distribuição na costa brasileira, desde ambientes tropicais até subtropicais, além disso, é muito abundante e tem papel importante na estruturação dos ambientes recifais brasileiros. Tais características a qualificam como um bom modelo para a avaliação de efeitos em diferentes escalas sobre seus parâmetros populacionais e comportamentais. O objetivo deste trabalho foi estudar o comportamento territorial e alimentar de *S. fuscus* ao longo da costa brasileira e entender se tais comportamentos são mais fortemente influenciados por fatores locais (densidade) ou fatores regionais (temperatura, gradiente de diversidade). Para isso, avaliou-se tamanho corporal, tamanho do território, taxa agonística, taxa alimentar e densidade de *S. fuscus*, além da densidade de potenciais invasores em seus territórios, em quatro pontos da costa brasileira: Natal (RN), Porto Seguro (BA), Arraial do Cabo

(RJ) e Bombinhas (SC). Indivíduos do nordeste apresentaram menor tamanho corporal que do sul e sudeste, corroborando a regra de Bergmann, onde em maiores latitudes e/ou menores temperaturas as espécies tendem a ter tamanho corporal maior. Não houve padrão latitudinal quanto ao tamanho médio dos territórios. Encontramos correlação positiva entre tamanho do território e do indivíduo e entre temperatura superficial do mar e taxa alimentar. Tais padrões corroboram as teorias de custo/benefício entre indivíduos de maior tamanho conseguir defender áreas maiores e da temperatura atuar sobre o metabolismo de animais ectotérmicos, como os peixes. A população de Porto Seguro apresentou maior densidade, menor tamanho corporal e de território e maior taxa agonística, ainda que esses parâmetros nem sempre tenham sido significativamente diferentes de outros locais, indicando que os padrões comportamentais e populacionais de Porto Seguro podem ser densidade-dependentes. A taxa agonística variou entre os locais, sendo maior entre indivíduos de *S. fucus* somente em Bombinhas, sugerindo que fatores da comunidade de peixes estão direcionando o comportamento de *S. fuscus* nesse local. Além disso, a taxa agonística foi maior em peixes que utilizam alga em sua dieta, em três dos quatro locais amostrados. Nossos resultados mostram uma sinergia tanto de fatores locais (i.e., taxa agonística intra e

interespecífica, tamanho do território, fenômenos de densidade-dependência e características das comunidades de peixes), quanto de fatores regionais (i.e., taxa alimentar e tamanho corporal, provavelmente decorrentes do metabolismo), atuando sobre as diferentes populações de *S. fuscus* ao longo da costa do Brasil.

Palavras-chave: Fatores regionais e locais, gradiente latitudinal, densidade dependência, regra de Bergmann, territorialidade, taxa alimentar.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	1
OBJETIVOS	7
MATERIAIS E MÉTODOS	8
RESULTADOS	16
DISCUSSÃO.....	24
CONSIDERAÇÕES FINAIS	34
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36

LISTA DE ABREVIATURAS

ABU SAX	<i>Abudefduf saxatilis</i>
ACA CHI	<i>Acanthurus chirurgus</i>
ACA COE	<i>Acanthurus coeruleus</i>
ANI VIR	<i>Anisotremus virginicus</i>
ARC RHO	<i>Archosargus rhomboidalis</i>
CAR LAT	<i>Caranx latus</i>
CHA STRI	<i>Chaetodon striatus</i>
COR SPP	<i>Coryphopterus spp.</i>
DIP ARG	<i>Diplodus argenteus</i>
HAE AUR	<i>Haemulon aurolineatum</i>
HAE PAR	<i>Haemulon parra</i>
HAE PLU	<i>Haemulon plumieri</i>
HAE STE	<i>Haemulon steindachneri</i>
HAL BRA	<i>Halichoeres brasiliensis</i>
HAL POE	<i>Halichoeres poeyi</i>
HIP FIS	<i>Hypoleurochillus fissicornis</i>
HOL ADS	<i>Holocentrus adscensionis</i>
LAB NUC	<i>Labrisomus nuchipinnis</i>
MAL DEL	<i>Malacoctenus delalandii</i>
OPH TRI	<i>Ophioblennius trinitatis</i>
ORT RUB	<i>Orthopristis ruber</i>
PAR ACU	<i>Pareques acuminatus</i>
PAR SPP	<i>Parablennius spp.</i>
POM PAR	<i>Pomacanthus paru</i>
PSE MAC	<i>Pseudupeneus maculatus</i>
SCA CRI	<i>Scartella cristata</i>
SCA TRI	<i>Scarus trispinosus</i>
SPA SPP	<i>Sparisoma spp.</i>
STE FUS	<i>Stegastes fuscus</i>
STE HIS	<i>Stephanolepis hispidus</i>

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa das quatro áreas de estudo indicando os locais de coleta, na região tropical (Natal (RN) e Porto Seguro (BA)) e na subtropical (Arraial do Cabo (RJ) e Bombinhas (SC)). 12

Figura 2: (A) Esquema de mensuração do território, (B) observação do comportamento e (C) mensuração do tamanho do território de *Stegastes fuscus*. d1 = distância 1; d2 = distância 2; d3 = distância 3; linha tracejada = área circular do território; estrela = pontos extremos do território. 15

Figura 3: Tamanho médio dos indivíduos de *Stegastes fuscus* em quatro localidades ao longo da costa brasileira. Linhas verticais indicam erro padrão. Letras diferentes sobre as barras indicam locais com diferenças significativas. 17

Figura 4: Relação entre o tamanho do território e o tamanho de *Stegastes fuscus* nos quatro locais da costa brasileira..... 18

Figura 5: Relação entre o número médio de mordidas de *Stegastes fuscus* durante três minutos e a média de TSM (temperatura superficial do mar) do dia de coleta. 19

Figura 6: Número médio de perseguições de *Stegastes fuscus* durante três minutos (A) e densidade de *S. fuscus* por 40 m² (B) entre os locais. Linhas verticais indicam erro padrão. Letras diferentes sobre as barras indicam locais com diferenças significativas. 21

Figura 7: Relação entre a média de perseguições intra e interespecíficas de *Stegastes fuscus* durante 03 minutos entre os locais. Linhas verticais indicam desvio padrão. * = diferença significativa entre intra e interespecífico de cada local..... 22

Figura 8: Análise de variância entre as espécies comedoras de algas e as outras em quatro pontos da costa brasileira..... 23

Figura 9: Seletividade da perseguição de *Stegastes fuscus* em relação à abundância relativa de peixes em quatro locais da costa do Brasil. Espécies acima da linha indicam seleção na perseguição.....24

Posso ter defeitos, viver ansioso e ficar irritado algumas vezes, mas não esqueço de que minha vida é a maior empresa do mundo.

E que posso evitar que ela vá a falência.

Ser feliz é reconhecer que vale a pena viver apesar de todos os desafios, incompreensões e períodos de crise.

Ser feliz é deixar de ser vítima dos problemas e se tornar um autor da própria história.

É atravessar desertos fora de si, mas ser capaz de encontrar um oásis no recôndito da sua alma.

É agradecer a Deus a cada manhã pelo milagre da vida.

Ser feliz é não ter medo dos próprios sentimentos.

É saber falar por si mesmo.

É ter coragem para ouvir um “não”.

É segurança para receber uma crítica, mesmo que injusta.

Pedras no caminho?

Guardo todas, um dia vão construir um castelo...

Fernando Pessoa

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar gostaria de agradecer ao meu orientador, Sergio Floeter por ter aberto as portas do seu laboratório e apostado em mim mesmo sem me conhecer, ou mesmo sabendo da minha falta de experiência no assunto. Descobri um mundo novo e esses dois anos foram de intenso aprendizado. Serei eternamente grata por todas as oportunidades, pela aquisição de uma nova paixão, o mundo subaquático, e pela amizade.

Da mesma forma que sem o apoio incondicional dos meus pais, Idaletto e Bernardete, este trabalho não teria se concretizado. Obrigada por aguentar a ausência, choros, falta de dinheiro, viagens e o estresse, mas também por apoiar meus sonhos e estarem sempre dispostos a dar uma palavra amiga ou um colo quando era preciso. Vocês sempre serão um grande exemplo, tanto na vida pessoal quando na acadêmica! Agradeço também aos meus familiares Nena, Wladi, Gi, Elizete, Tia Teró, Pedro e Mateus pelo amor incondicional e por me mostrar que todo esforço valia a pena.

Aos queridos colegas e amigos do LBMM: Mari, Gui, Rachel, Juan, Mineiro, Daniel, Diego, Anderson, Max, Luisa, Lobato, Ana e Dani. E aos cariocas do LECAR: Renatinha, Thiago, Cesar, Gagau e Cadu. Seja pela ajuda em campo, na análise e interpretação dos dados, na revisão e sugestão do texto, mas principalmente pela amizade e por todos os momentos legais que passei ao lado de vocês!

Aos amigos novos, velhos, que moram perto ou não: Kátia, Bruno, Tita, Montanha, Aurea, Mari Teschima, Flora, Nanda, Dani Tedesco, Rodrigo, Ana Paula, Renata, Jéferson, Camila, Liége, Ana Bárbara, Laura, Andressa, Didi, Gleidson,

Josmael, Elias, Deborah, Jose, Sebastian e Sharon. Foi a amizade de vocês, e muita cerveja, que me fazia continuar sempre. Vou sentir falta em especial dos almoços divertidos e dos momentos de descontração no Bar da Nina com a “galerinha do mal”. Um agradecimento especial para o Gui, a Mari e o Juan, que me deram suporte quando eu achava que não iria terminar a dissertação... Não tenho palavras para agradecer a amizade e carinho de vocês. Muito obrigada meus queridos! Um obrigado também à Suzana e a Nena pela ajuda no mapa, e a Rachel no *abstract*.

Agradeço ainda aos amores que existiram nesse período, pois entenderam as ausências, aguentaram todo o estresse, me deram apoio quando mais precisei e me mostraram que existia vida além do mestrado, principalmente nessa intensa reta final.

Além disso, queria de forma muito especial agradecer a minha antiga professora Elenice C. Tomé, que partiu ano passado, por ter sido umas das primeiras pessoas a incentivar meu amor pela biologia. Este trabalho tem um pouco de sua paixão pela vida querida amiga!

Ao projeto Coral Vivo e a APA de Maracajaú pelo suporte em campo em Porto Seguro e Maracajaú, respectivamente. A CAPES pelo financiamento da bolsa de mestrado. E ao projeto e toda equipe do SISBIOTA Mar e, principalmente a equipe da Expedição Fernando de Noronha/Natal 2010 (Gui, Mineiro e Thiago) por ter sido um divisor de águas em minha vida. Foi a melhor expedição!

CAPÍTULO ÚNICO

**Comportamento territorial e alimentar do
peixe-donzela comum, *Stegastes*
fuscus (Pisces: Pomacentridae) ao longo da
costa brasileira**

(periódico alvo: *Environmental Biology of Fishes*)

Anaide W. Aued, Guilherme O. Longo, Mariana G. Bender,
Juan Pablo A. Quimbayo, Carlos Eduardo L. Ferreira &
Sergio R. Floeter

INTRODUÇÃO

A família Pomacentridae, cuja espécies são popularmente conhecidas como peixes-donzela, possui distribuição global em ambientes recifais e é abundante nas comunidades onde ocorre. A maioria das espécies de pomacentrídeos são consideradas herbívoras territoriais, mas podem apresentar também hábito onívoro ou planctívoro (Choat 1991; Ceccarelli et al. 2001). Além disso, estas espécies são muitas vezes os herbívoros dominantes em ambientes recifais (Allen 1991; Ceccarelli et al. 2001; Ceccarelli 2007). Peixes-donzela são considerados espécies-chave na manutenção da diversidade de algas (Hixon & Brostoff 1983), na determinação da zonação das comunidades de corais (Wellington 1982), na modificação da atividade alimentar de outros peixes herbívoros (Jones 1992) e na estruturação de comunidades bentônicas de dentro de seus territórios, através de seu comportamento territorial e alimentar (Ferreira et al. 1998; Ceccarelli et al. 2001; Hata & Kato 2006; Ceccarelli 2007).

Entre as espécies que compõem o gênero *Stegastes*, *S. fuscus* é endêmica da Província Brasileira e tem como limite norte de distribuição o estado do Rio Grande do Norte e limite sul o estado de Santa Catarina, sendo bastante abundante na

maioria dos ambientes recifais costeiros (Ferreira et al. 2004). A espécie habita águas rasas e é considerada altamente territorialista (Menegatti et al. 2003; Hostim-Silva et al. 2006). É considerada ainda espécie-chave na estruturação da diversidade e na alteração da biomassa de comunidade de algas epilíticas (Ferreira et al. 1998).

Existem muitas definições sobre comportamento territorial, ou territorialidade, em vertebrados (ver revisão em Maher & Lott 1995, 2000), porém neste trabalho optamos pelo conceito mais simples de territorialidade, o qual pode ser estendido à outras espécies e situações. Assim, territorialidade é o comportamento de defender uma área específica contra possíveis competidores (Noble 1939; Maher & Lott 1995; Grant 1997). Esta área deve conter recursos, por exemplo, alimento, abrigo ou parceiros, dos quais seu dono faça uso ou defenda (Robertson et al. 1996; Goodenough et al. 1993). Um indivíduo defende tal área contra invasores com comportamento agressivo, comportamento agonístico, *sensu* Gerking (1994), sendo que os limites de um território podem ser definidos pelos locais onde ocorrem essas interações agonísticas (Maher & Lott 1995).

É vantajoso para um animal defender um território se a relação entre custo e benefício (neste trabalho referido como *trade-off*) for positiva, ou seja, se os benefícios de defender tal

área extrapolarem o custo de tal comportamento, ou se os benefícios totais de defender excederem os benefícios totais de não defender tal território (Brown 1964; Davies & Houston 1983; Hixon 1980, 1983). De acordo com os trabalhos de Thresher (1976) e Grant (1997), o tamanho ótimo do território de um peixe geralmente sofreria decréscimo no tamanho se existisse um aumento na abundância de alimento ou uma maior pressão de invasores (competidores) nesta área. Além disso, características como o recurso alimentar moderadamente denso, espacialmente reunido, temporalmente associado e previsto temporalmente e espacialmente podem prever uma economia na defesa de um território (Grant 1997).

Além dos recursos do território e da ação dos invasores, características do possuidor do território também podem afetar a territorialidade. Existe relação entre o tamanho corporal do indivíduo e o tamanho do seu território (McNab 1963; Grant & Kramer 1990; Letourneur 2000; Alimov 2003), onde indivíduos maiores defenderiam áreas maiores, em razão de um maior tamanho corporal necessitar de maior demanda energética (Jan et al. 2003; Gerking 1994) e pela maior capacidade de patrulhar territórios grandes. Porém, ao estudar a espécie *S. nigricans*, Jan e colaboradores (2003) não encontraram tal relação, mas atribuíram isso a influência de

outros fatores atuando no tamanho dos territórios, como a sobreposição de territórios, e conseqüentemente dos recursos alimentares entre os indivíduos do gênero *Stegastes*.

É importante também considerar no *trade-off* da territorialidade as desvantagens de defesa de um território, como por exemplo, o tempo gasto em defender esta área. O peixe recifal *Acanthurus lineatus*, por exemplo, afasta rivais dos seus territórios, em média, 1.900 vezes por dia (Craig 1996). Os desgastes desses confrontos territoriais poderiam levar a uma vida mais curta. Marler & Moore (1991) ao realizarem um experimento de indução de diferentes níveis de testosterona em uma espécie de lagarto, demonstraram que animais que apresentavam maior número de comportamentos agonísticos – com mais testosterona – acabavam tendo menor expectativa de vida.

Fatores relacionados à densidade dos indivíduos no local também podem influenciar a territorialidade em uma população (Booth 1995; Shima 2001; Holbrook & Schmitt 2002). Alterações na abundância de peixes do ambiente recifal podem ter efeito na estruturação e no tamanho da uma população, que por sua vez pode ser regulado por processos densidade-dependentes, como a competição (ver Booth 1995). Uma maior competição pode levar a uma diminuição no acesso aos recursos alimentares e dessa forma causar uma

diminuição no tamanho corporal de um peixe. Redução no crescimento pode se manifestar tanto na diminuição do tamanho corporal quanto no armazenamento de lipídios, que por sua vez pode afetar a sobrevivência em condições adversas, e até mesmo o desenvolvimento das gônadas em peixes adultos (Newsome & Leduc 1975).

Fatores que atuam em escala local e/ou regional podem influenciar as relações de interações de uma espécie. Em escalas menores (locais), a variabilidade normalmente resulta da resposta plástica dos peixes recifais a diferentes componentes do ambiente. A demografia local será, na maioria das vezes, afetada por fatores como: disponibilidade de alimento, competição interespecífica, intraespecífica, densidade dependência e predação (Figueira et al. 2008). Estudos tem demonstrado o efeito da disponibilidade de alimento (Jones 1986) e dos processos de densidade dependência atuando no crescimento e mortalidade de peixes recifais (Levin et al. 2000; Holbrook et al. 2000; Gust et al. 2002).

Já em grandes escalas (regionais), os limites fisiológicos (e.g. temperatura e fatores de posicionamento, como latitude) são capazes de afetar a realocação de recursos e exercer uma função importante no direcionamento desses padrões (Ruttenberg et al. 2005; Gaston et al. 2008; Figueira

et al. 2008; Emslie et al. 2012). A regra de Bergmann, por exemplo, indica que diferentes grupos taxonômicos podem exibir uma relação entre o tamanho corporal e a latitude e/ou a temperatura (Blackburn et al. 1999; Gaston et al. 2008). Barneche e colaboradores (2009), ao estudar o comportamento alimentar de espécies de vários gêneros da família Pomacentridae, encontraram suporte para a regra de Bergmann, onde espécies maiores e indivíduos com maior tamanho foram encontrados próximos a altas altitudes e/ou menor temperatura.

Estudos sobre a territorialidade e comportamentos associados podem aumentar o entendimento sobre como funcionam as interações ecológicas e como elas afetam a composição das espécies numa comunidade. Até agora, poucos estudos abordaram o papel de fatores que atuam em diferentes escalas (regional e local) no comportamento de uma espécie ao longo de um gradiente latitudinal. *S. fuscus*, por possuir uma ampla distribuição, com populações tanto em ambientes tropicais e subtropicais, é uma boa espécie para verificar a ação de tais fatores sobre seu comportamento, e dessa forma ampliar o entendimento do papel funcional dos peixes-donzela territorialistas na estruturação das comunidades recifais. Além disso, compreendendo melhor de que forma o comportamento desta espécie é influenciado pela

temperatura, este estudo poderá dar subsídios para futuros trabalhos sobre como tal espécie responderá, por exemplo, a possíveis aumentos de temperatura nos oceanos.

OBJETIVOS

Este estudo tem como objetivo avaliar o comportamento alimentar e territorial de *Stegastes fuscus* ao longo da costa brasileira, e entender se tais comportamentos são mais influenciados por fatores regionais (temperatura, gradiente de diversidade) do que por fatores locais. Para isso, pretendemos responder as seguintes perguntas: 1) O tamanho médio dos indivíduos e varia ao longo da costa brasileira?; 2) Existe relação entre as taxas de forrageio e a temperatura superficial do mar (TSM) ao longo da costa?; 3) Existe relação entre o tamanho dos indivíduos e o tamanho dos seus territórios?; 4) O número médio de interações agonísticas e a densidade de *S. fuscus* varia ao longo da costa?; 5) Existe variação na taxa de interações agonísticas intra ou interespecíficas ao longo da costa?; 6) As taxas de agonismo são proporcionais à abundância das espécies atacadas, inclusive *S. fuscus*?; e 7) Peixes que possuem algas na sua

dieta (i.e., potenciais competidores por recurso alimentar) são proporcionalmente mais atacados?

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em quatro locais da costa do Brasil (Figura 1). No estado do Rio Grande do Norte, limite norte de distribuição da espécie, os dados foram coletados durante maio de 2011, totalizando 24 horas de observação, em duas áreas recifais: Os recifes de Maracajaú e da Ponta de Pirangi: os recifes de Maracajaú estão inclusos na APA dos Recifes de Corais (5°30'24" S - 35°14'15" W), localizado na porção nordeste do estado, e os recifes da Ponta de Pirangi (5°58'62" S - 35°06'32" W), localizam-se no limite entre os municípios de Parnamirim e Nísia Floresta, litoral sul do estado. Trata-se de áreas de recifes de corais, compostas por águas tropicais (temperatura média de 28°C) e rasas (Prates 2006). Neste trabalho esses pontos foram agrupados e chamados de Natal.

Na Bahia, as coletas ocorreram no Parque Municipal Marinho do Recife de Fora (16°23'55.22" S - 38°59'16.22" W), situado no município de Porto Seguro, durante dezembro

de 2008, totalizando 28 horas de observação. Trata-se de um recife que recebe visita de turistas ao longo do ano todo. Vamos nos referir a este ponto como Porto Seguro.

No Rio de Janeiro, escolhemos a praia do Forno ($22^{\circ}58'03.74''$ S e $42^{\circ}00'51.91''$ W), no município de Arraial do Cabo, por ser protegido de ondas e apresentar um grande número de *Stegastes fuscus*. A região de Arraial do Cabo é um costão rochoso caracterizado por apresentar o fenômeno de ressurgência costeira formada pelos ventos leste e nordeste (Valentin 1984). Entretanto, esta área é menos afetada diretamente por tal fenômeno já que está bastante abrigada na enseada de Arraial do Cabo, com a temperatura da água variando entre 19 a 25,8°C ao longo do ano (Ferreira *et al.* 1998). As coletas ocorreram durante fevereiro de 2008, totalizando 24 horas de observação. Tal local será chamado de Arraial do Cabo.

Já no limite sul de distribuição da espécie, selecionaram-se as praias da Sepultura ($27^{\circ}08'27''$ S - $48^{\circ}28'24''$ W) e do Ribeiro ($27^{\circ}08'45''$ S - $48^{\circ}29'58''$ W), ambas situadas no município de Bombinhas, Santa Catarina. As coletas ocorreram entre fevereiro e abril de 2011, e totalizaram 30 horas de observação. O local é caracterizado por ser um costão rochoso de águas calmas e propícias para o mergulho. Nessa latitude, as temperaturas superficiais do mar

podem chegar a 29°C no verão e 16°C no inverno, com médias ficando perto de 26°C no verão e 17,5°C no inverno (Matsuura 1986). Assim como os pontos no Rio Grande do Norte, ambos os locais de coleta da região foram agrupados e chamados de Bombinhas.

Em todos os locais as coletas de dados ocorreram entre 10:00 e 16:00 horas, período de maior atividade de forrageamento para algumas espécies de peixes herbívoros, incluindo *S. fuscus* (Ferreira et al. 1998). Além disso, nenhum período de coleta coincidiu com a época reprodutiva da espécie.

Avaliação do comportamento

Para a avaliação do comportamento territorial e alimentar, observou-se indivíduos adultos de *Stegastes fuscus* através de mergulho livre tipo “snorkeling” em ambientes de até 4 metros de profundidade. O indivíduo era selecionado e, após um período de adaptação do animal ao observador, a partir do qual ele retorna às atividades normais, o mesmo era observado durante três minutos e medidas do tamanho corporal do indivíduo eram tomadas através de uma fita métrica, usando pedras e características do ambiente como referência. Durante estes três minutos, anotou-se o número de investidas do indivíduo contra o substrato (mordidas) e o

número de interações agonísticas e/ou ataques a peixes invasores (referidos neste trabalho como perseguições), sempre registrando a espécie a invadir o território e ser atacada.

Avaliação do tamanho do território

Após o registro das interações agonísticas e investidas contra o substrato, observava-se o indivíduo durante 10 minutos para que a partir do uso do espaço/ ambiente, fosse delimitado seu território (Lehner 1996; Bell & Kramer 2000). Seis pontos extremos da área defendida por *S. fuscus* eram marcados com pesos e media-se com uma trena alimentar e alimentar os três maiores comprimentos entre os pontos. A partir da média destes foi possível calcular uma área circular do território ($\text{Área}=\pi.r^2$; *sensu* Crosby & Reese 1996; Figura 2).

Todas as metodologias para avaliar o comportamento foram replicadas em todas as localidades a fim de permitir a comparação entre elas. Para obter os dados de temperatura, utilizaram-se os dados de temperatura superficial do mar (TSM) da NASA (2010) para cada dia de coleta, criando posteriormente uma média de TSM para cada dia. Estes dados foram comparados com dados tomados no campo, os que resultaram iguais aos obtidos por imagens de satélite.

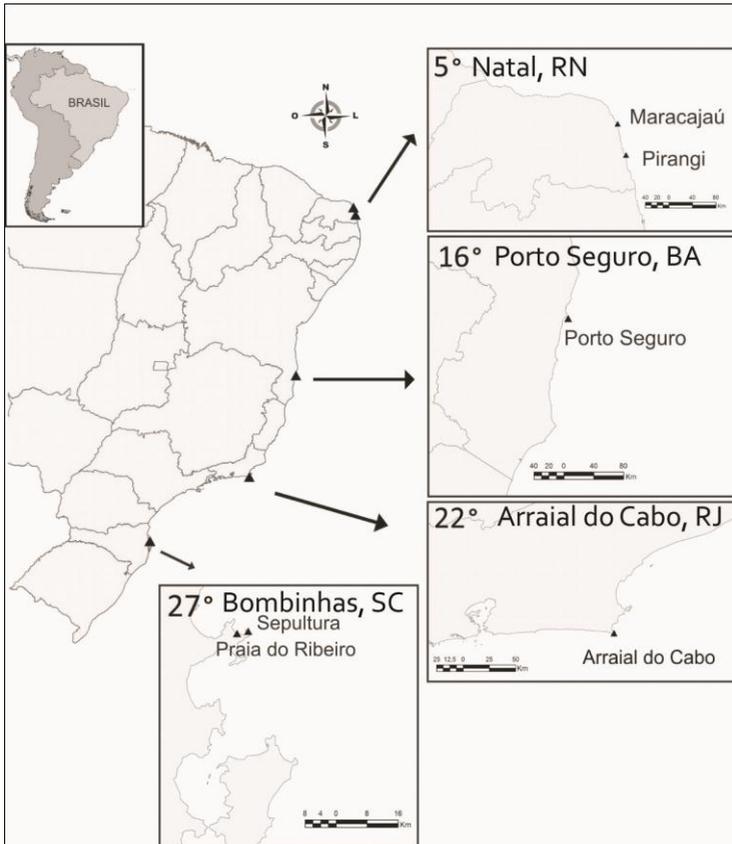


Figura 1: Mapa das quatro áreas de estudo indicando os locais de coleta, na região tropical (Natal (RN) e Porto Seguro (BA)) e na subtropical (Arraial do Cabo (RJ) e Bombinhas (SC)).

Avaliação de potenciais invasores

Para estimar os potenciais peixes invasores e, possivelmente competidores dos territórios de *Stegastes fuscus*, foram realizados censos visuais através de transectos lineares de 40m² (20x2m) ao longo do recife (maiores detalhes em Floeter et al. 2007). Todos os peixes observados no transecto eram visualmente identificados no menor nível taxonômico possível.

As espécies *Abudefduf saxatilis*, *Acanthurus chirurgus*, *Diplodus argenteus*, *Ophioblennius trinitatis*, *Pomacanthus paru*, *Scartella cristata*, *Scarus trispinosus*, *S. fuscus*, além das espécies do gênero *Sparisoma* foram consideradas neste trabalho como espécies comedoras de algas, já que utilizam algas em sua dieta. Embora espécies como *A. saxatilis* e *D. argenteus* sejam classificadas como onívoras, elas podem apresentar uma grande quantidade de algas em sua dieta (Dubiascki-Silva & Masunari 2004, Dubiascki-Silva & Masunari 2008), sendo potenciais competidores por alimento de *S. fuscus*.

Análises estatísticas

Para avaliar a variação no tamanho médio dos territórios, no tamanho médio dos indivíduos de *Stegastes fuscus*, no número médio de perseguições, na média do

número de mordidas e na densidade de *S. fuscus* entre os dados provenientes dos locais amostrados, foram utilizadas análises de variância (ANOVA), seguidas pelo teste *a posteriori* de Tukey para identificar as diferenças. Os testes foram utilizados, mesmo os dados não cumprindo a premissa da homocedasticidade, por ser um teste extremamente robusto para testar os fatores e suas interações (Underwood 1997).

Relações entre os tamanhos dos territórios e os tamanhos dos indivíduos, bem como o número de mordidas e a temperatura superficial do mar (TSM), foram avaliadas através de análise de regressão.

Para verificar as possíveis diferenças entre perseguições intra e interespecífica e entre peixes comedores de algas e outros foi utilizado o teste de t.

Todas as análises foram realizadas no programa STATISTICA[®] versão 7.0.

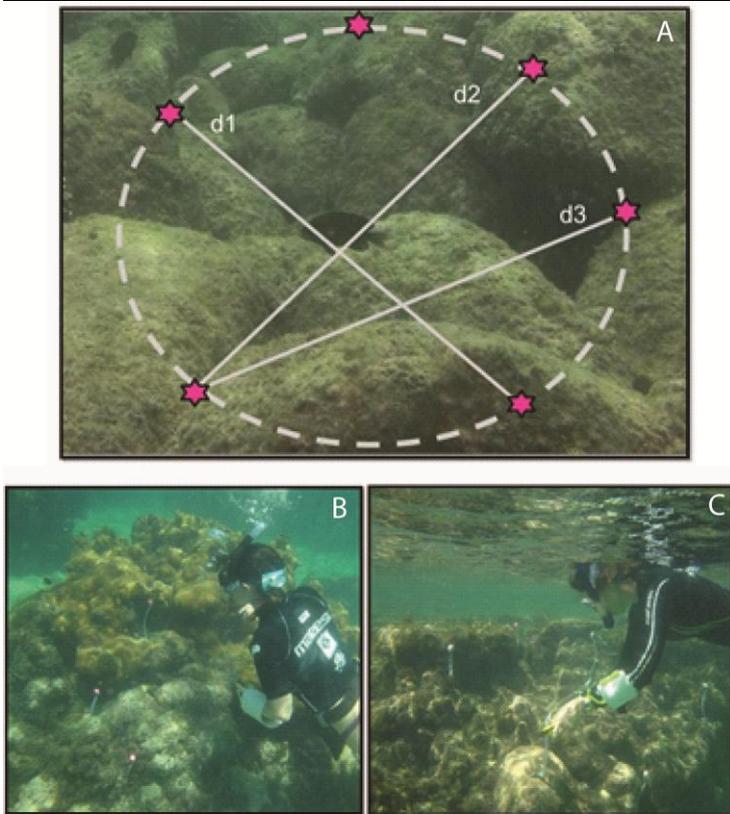


Figura 2: (A) Esquema de mensuração do território, (B) observação do comportamento e (C) mensuração do tamanho do território de *Stegastes fuscus*. d1 = distância 1; d2 = distância 2; d3 = distância 3; linha tracejada = área circular do território; estrela = pontos extremos do território.

RESULTADOS

Foram analisados 166 indivíduos de *Stegastes fuscus* e seus respectivos territórios ao longo da costa brasileira: 61 em Natal (RN), 20 em Porto Seguro (BA), 20 em Arraial do Cabo (RJ) e 65 em Bombinhas (SC). Houve diferença significativa entre o tamanho médio dos indivíduos ($F_{(3, 162)}=37,4$; $p<0,001$), sendo os indivíduos do nordeste (Natal e Porto Seguro, $10,81\pm 2,37$ e $9,1\pm 1,04$ respectivamente) menores do que os do sudeste/sul (Arraial do Cabo e Bombinhas, $13,4\pm 1,46$ e $13,19\pm 1,89$ respectivamente) (Teste de Tukey, $p<0,05$) (Figura 3).

O tamanho médio dos territórios foi significativamente diferente entre os locais amostrados ($F_{(3, 164)}=7,43$; $p<0,001$, Teste de Tukey, $p<0,05$) (Natal = $1,37\pm 0,07\text{m}^2$, Porto Seguro = $0,75\pm 0,06\text{m}^2$, Arraial do Cabo = $1,18\pm 0,14\text{m}^2$, Bombinhas = $1,09\pm 0,06\text{m}^2$), porém sem nenhum padrão latitudinal.

Houve relação positiva entre o tamanho dos territórios e o tamanho dos indivíduos de *S. fuscus* em Natal, Arraial do Cabo e Bombinhas ($r=0,36$, $p=0,003$; $R^2=0,52$, $p=0,017$ e $R=0,46$, $p<0,001$ respectivamente), somente em Porto Seguro

não apresentou relação entre essas variáveis ($R^2=0,01$; $p=0,57$) (Figura 4).

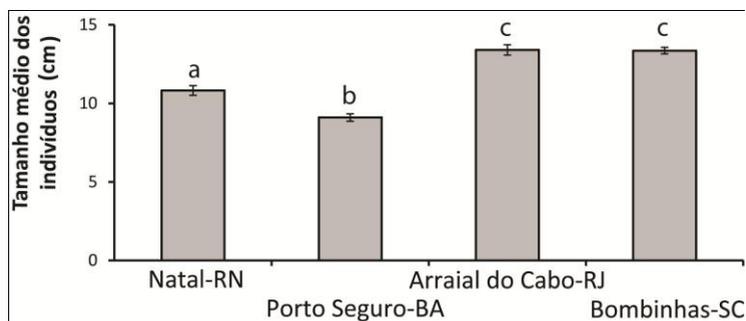


Figura 3: Tamanho médio dos indivíduos de *Stegastes fuscus* em quatro localidades ao longo da costa brasileira. Linhas verticais indicam erro padrão. Letras diferentes sobre as barras indicam locais com diferenças significativas.

O número médio de perseguições foi significativamente diferente entre os quatro locais amostrados ($F_{(3, 586)}=8.14$; $p<0,001$), onde Porto Seguro apresentou um maior número de perseguições, sendo somente significativamente diferente de Arraial do Cabo (Teste de Tukey, $p<0,001$) (Figura 6A). Porto Seguro foi o único local que apresentou uma densidade de *S. fuscus* três vezes maior

do que as outras localidades ($F_{(3, 181)}=32,601, p<0,001$; Teste de Tukey, $p<0,001$) (Figura 6B).

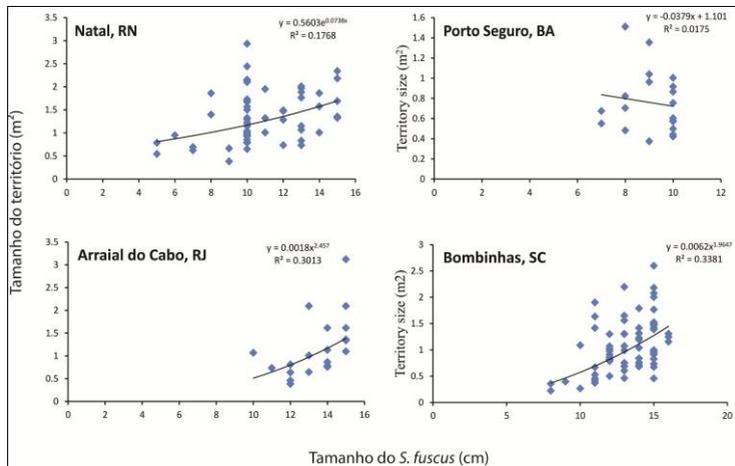


Figura 4: Relação entre o tamanho do território e o tamanho de *Stegastes fuscus* nos quatro locais da costa brasileira.

Dependendo se essas perseguições eram intra e interespecíficas, vemos que há diferença estatística nas taxas de perseguição. Ela é maior interespecificamente em Natal, Porto Seguro e Arraial do Cabo ($T=-5,40, p<0,001$; $T=-5,42, p<0,001$; $T=-3,70, p<0,001$ respectivamente). Em Bombinhas este padrão se inverte, sendo a média de perseguição intraespecífica maior do que perseguições de indivíduos de

outras espécies. Entretanto, esta diferença não foi significativa ($T=0,70$, $p=0,48$) (Figura 7).

Quando comparada com a abundância local de peixes, a proporção de perseguição se dá em sua maioria com espécies de peixes que incluem algas na sua dieta (Figura 8).

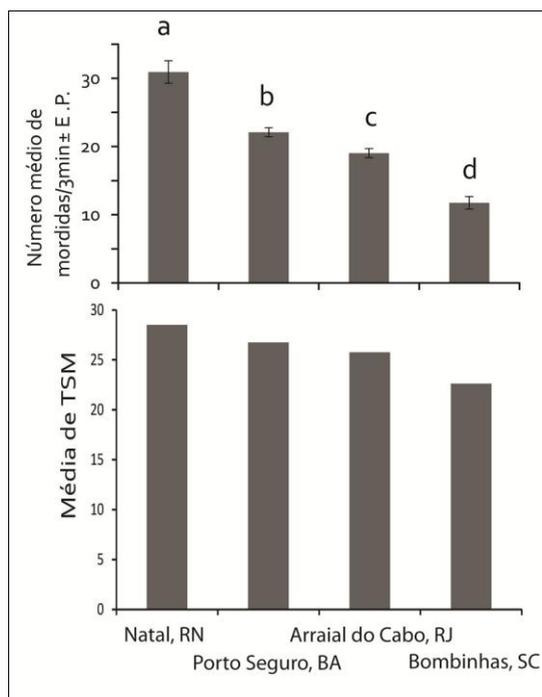


Figura 5: Relação entre o número médio de mordidas de *Stegastes fuscus* durante três minutos e a média de TSM (temperatura superficial do mar) do dia de coleta.

Padrão visto em Natal, Porto Seguro, Arraial do Cabo e Bombinhas ($T=4,97$, $p<0,001$; $T=5,12$, $p<0,001$; $T=-2,36$, $p=0.01$ e $T=6,76$, $p<0,001$ respectivamente) (Figura 8).

Além disso, existe uma mudança na comunidade de peixes entre os ambientes recifais do nordeste e os costões rochosos do sudeste/sul (Figura 9). Em Natal *Sparisoma* spp. e *Haemulon plumieri* foram mais perseguidos em relação à sua abundância na comunidade. Em Porto Seguro *A. saxatilis*, *Sparisoma* spp., *Labrisomus nuchipinnis* e *Acanthurus chirurgus* são as espécies mais perseguidas numa taxa maior do que as abundâncias de indivíduos que compõem a população local, além disso, as perseguições de *A. saxatilis* por *S. fuscus* compõem mais de 50% das perseguições neste local. Há uma mudança na perseguição intraespecífica entre os locais do nordeste para os do sudeste/sul. Em Arraial do Cabo, além de *S. fuscus*, *Halichoeres poeyi*, *Parablennius* spp., *Chaetodon striatus*, *Labrisomus nichipinnis*, *Stephanolepis hispidus*, e *Pseudupeneus maculatus* são perseguidos em maior proporção que sua abundância. Já em Bombinhas, somente *S. fuscus* e *Ophioblennius trinitatis* foram mais perseguidas, sendo que está última espécie também apresenta comportamento territorialista (Mendes 2006).

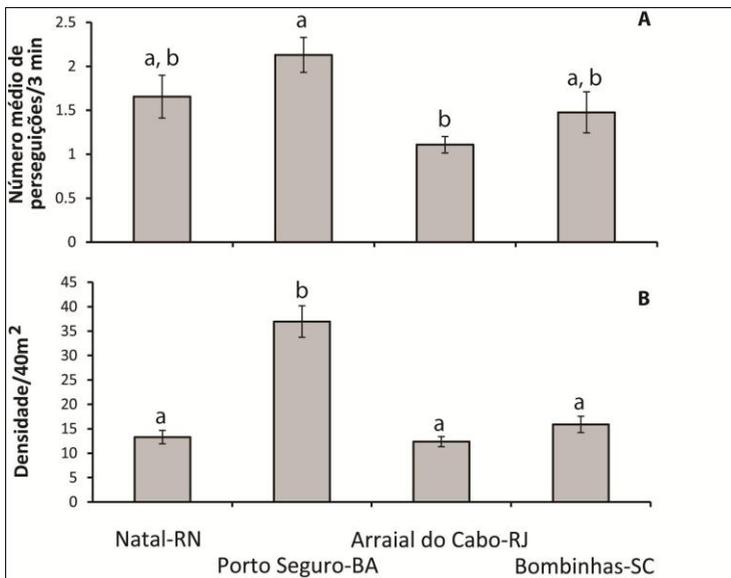


Figura 6: Número médio de perseguições de *Stegastes fuscus* durante três minutos (A) e densidade de *S. fuscus* por 40 m² (B) entre os locais. Linhas verticais indicam erro padrão. Letras diferentes sobre as barras indicam locais com diferenças significativas.

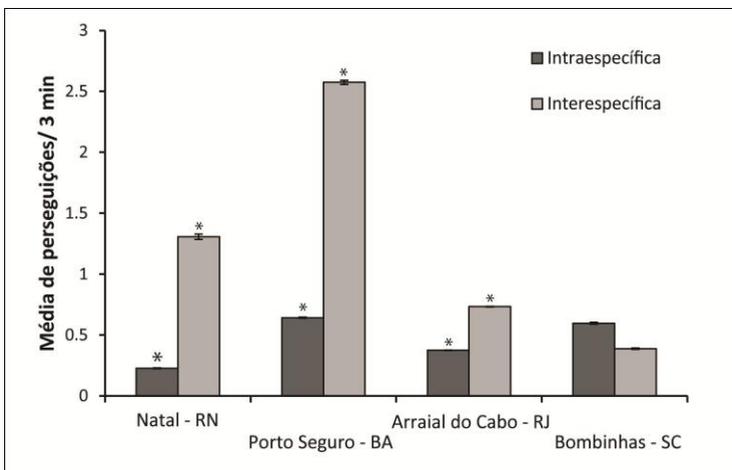


Figura 7: Relação entre a média de perseguições intra e interespecíficas de *Stegastes fuscus* durante 03 minutos entre os locais. Linhas verticais indicam desvio padrão. * = diferença significativa entre intra e interespecífico de cada local.

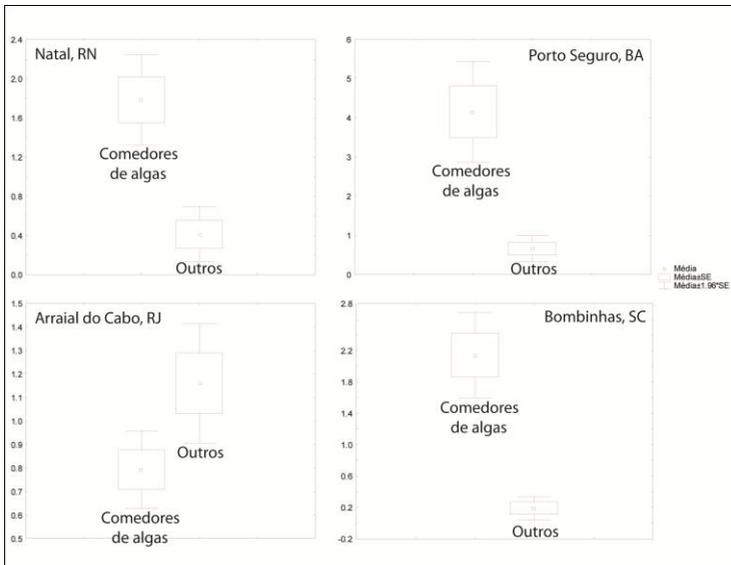


Figura 8: Análise de variância entre as espécies comedoras de algas e as outras em quatro pontos da costa brasileira.

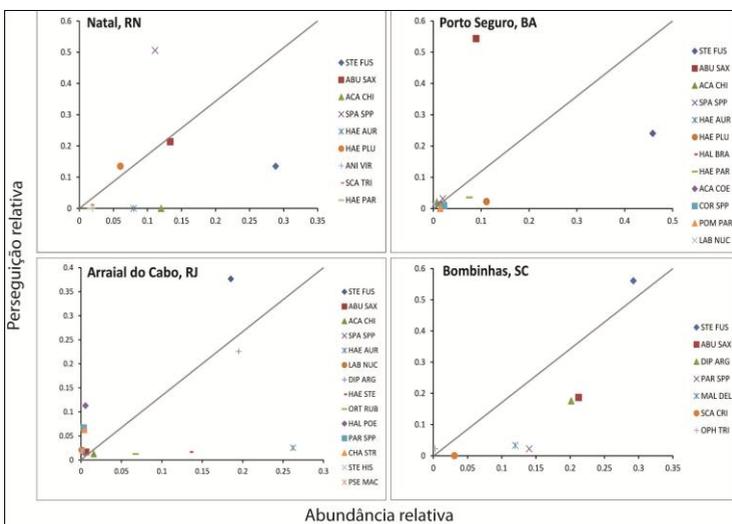


Figura 9: Seletividade da perseguição de *Stegastes fuscus* em relação à abundância relativa de peixes em quatro locais da costa do Brasil. Espécies acima da linha indicam seleção na perseguição.

DISCUSSÃO

De modo geral à medida que aumenta a latitude na costa brasileira há um aumento no tamanho médio dos indivíduos de *Stegastes fuscus*, Porto Seguro apresentou uma maior densidade de *S. fuscus*, maior número de perseguições e menor tamanho de territórios, corroborando as predições da densidade dependência. Em geral a taxa de agonismo interespecífica é maior que a intraespecífica, com exceção Da comunidade de Bombinhas, o que pode ser reflexo de um efeito da baixa riqueza local. Deste modo, tanto fatores

regionais - provavelmente decorrentes do metabolismo, como taxa alimentar e tamanho corporal - quanto fatores locais - taxa agonística intra e interespecífica, tamanho do território, fenômenos de densidade dependência e características das comunidades de peixes - atuam sobre as diferentes populações de *S. fuscus* ao longo da costa do Brasil.

Os resultados apontam que os indivíduos de *S. fuscus* da região Nordeste (Porto Seguro e Natal) apresentam menor tamanho em comparação aos das regiões sudeste e sul. Diversos grupos taxonômicos podem apresentar fortes padrões de correlações interespecíficas entre tamanho do corpo e latitude e/ou temperatura, fenômeno conhecido como regra de Bergmann (ver Blackburn et al. 1999; Gaston et al. 2008).

Esta regra foi originalmente proposta para avaliar tendências de associação positiva entre tamanho/massa do corpo de espécies de animais endotérmicos pertencentes à grupos taxonômicos monofiléticos e a latitude habitada por tais indivíduos (redefinição proposta por Blackburn et al. 1999). No entanto, tal regra ecogeográfica tem sido também testada para animais ectotérmicos, encontrando padrões inconsistentes (e.g. Knouft 2004, peixes de água doce) e consistentes (e.g. Gaston et al. 2001, invertebrados terrestres). Ainda que haja poucas evidências para peixes

marinhos (ver Choat & Robertson 2002), esta abordagem interespecífica da regra de Bergman foi recentemente validada para diferentes gêneros de peixes donzela, de forma que espécies de tamanho corpóreo maior foram registradas em latitudes mais altas (Barneche et al. 2009).

Por outro lado, diversos trabalhos testam uma versão intraespecífica da regra de Bergmann, tanto para animais endotérmicos (Ashton 2002) quanto para ectotérmicos (Ashton & Feldman 2003). Nesse sentido, nossos resultados suportam a abordagem intraespecífica da regra de Bergmann de que populações de latitudes mais altas apresentam indivíduos com maior tamanho corporal médio que populações em latitudes mais baixas. O significado ecológico deste padrão deve, no entanto, ser interpretado com cautela. Isso porque uma relação positiva entre tamanho de corpo e latitude (geralmente correlacionada à temperatura) não é necessariamente decorrente do efeito climático sobre o balanço de temperatura do animal ectotérmico, da mesma forma que tal efeito climático não necessariamente levaria à ocorrência do padrão de tamanho e latitude (Blackburn et al. 1999).

Isso porque outras alternativas também poderiam explicar a variação do tamanho corpóreo entre latitudes. Por exemplo: uma possibilidade seria que para permitir que

indivíduos de uma população sobrevivam em ambientes de escassez de recursos, como em sistemas mais frios ou de regimes sazonais intensos, o maior tamanho corporal implicaria em uma maior robustez contra a falta temporária de alimento (Blackburn et al. 1999). Ou seja, ao observar tais padrões é possível inferir sobre processos, porém não assumir causalidade direta entre eles.

Em organismos onde os custos de manter suas atividades de rotina são elevados, o dimensionamento entre a taxa metabólica e seu tamanho corporal é limitado principalmente pelo fluxo de recursos (West et al. 1997). O metabolismo de peixes está diretamente relacionado com o seu tamanho corporal e geralmente peixes menores possuem metabolismo mais elevado (consumo de O_2 /massa/tempo) do que indivíduos maiores (Yager & Summerfelt 1993), desta forma não seria viável energeticamente ter um corpo grande num ambiente que exija maior metabolismo.

Nossos resultados demonstram que existe uma correlação positiva entre SST e a taxa de forrageamento de indivíduos de *S. fuscus*. As altas temperaturas encontradas nos locais situados no ambiente tropical são diretamente relacionadas com o aumento na atividade metabólica de organismos termo-dependentes (Clarke & Johnston 1999; Schmidt-Nielsen 2002). Desta forma, era esperado que a taxa

de forrageio também aumentasse (Floeter et al. 2005). Nossos resultados corroboram as predições de Floeter e colaboradores (2005) e o estudo de Barneche e colaboradores (2009) que demonstra a forte influência da temperatura na atividade de forrageamento no gênero *Stegastes*.

Houve também relação entre o tamanho do território de *S. fuscus* e o tamanho corporal dos indivíduos. Grant & Kramer (1990) ao estudar diferentes espécies de salmão observaram que 87% da variação no tamanho do território podem ser explicadas pelo tamanho corporal dos peixes, excluindo as diferenças entre espécies, condições ambientais e métodos de mensuração do território. Tal padrão também já foi notado por outros autores (MacNab 1963; Letourneur 2000; Alimov 2003). Entretanto Jan e colaboradores (2003) ao estudar a territorialidade em *S. nigricans* demonstrou que o tamanho do território não estava relacionado com o tamanho corporal do peixe-donzela comum. Peixes de tamanho corporal grande podem ter uma demanda energética maior do que indivíduos pequenos e, portanto, precisam de áreas maiores defendidas para atender a essa necessidade (Jan et al. 2003; Gerking 1994). Assim sendo, indivíduos maiores *S. fuscus* conseguem defender áreas maiores, e desta forma, conseguem obter maior quantidade de recursos alimentares.

A população de *S. fuscus* de Porto Seguro diferiu do padrão latitudinal de comportamento de *S. fuscus*, sugerindo que nesta localidade fatores locais estejam atuando mais fortemente que regionais. O local apresentou uma maior abundância de *S. fuscus* (cerca de três vezes mais que nos outros locais), um menor tamanho médio de *S. fuscus* e do território e ainda uma taxa agonística maior do que os outros locais, ainda que nem todas as diferenças tenham sido estatisticamente diferentes, encontram-se relações entre essas variáveis. A alta agregação de peixes no local poderia estar favorecendo o aumento na competição e desta forma estar relacionado com maior taxa agonística (Levin et al. 2000), resultando em um menor tamanho corporal (Gust et al. 2002) e, conseqüentemente, menor tamanho do território. Estas respostas da população se relacionam com processos de regulação densidade dependência (Cornell & Lawton 1992; Levin et al. 2000; Shima 2001; Gust et al. 2002). Redução no tamanho corporal tem um grande potencial para afetar a dinâmica de populações em peixes (Levin et al. 2000). Quando o alimento e/ou o acesso ao alimento é limitado, o índice de crescimento em peixes tende a ser baixo, aumentando a mortalidade e selecionando negativamente indivíduos menores (ver Sogard 1997). Apesar de não termos avaliado seu índice de mortalidade, os resultados sugerem que

parâmetros populacionais e comportamentais de *S. fuscus* em Porto Seguro estejam sendo fortemente influenciados por sua alta densidade.

Entretanto, quando separamos a taxa de agonismo entre *S. fuscus* e as outras espécies, percebemos que em Porto Seguro a maioria das perseguições são contra peixes interespecíficos, resultante da riqueza local ser maior, o que aumenta a probabilidade de encontros com espécies competidoras. Além disso, por *S. fuscus* apresentar o comportamento territorial, ele tende a ficar próximo a seu território, agredindo na grande maioria *S. fuscus* vizinhos (Meadows 2001). Porém, em Porto Seguro, o *trade-off* para defender um território contra coespecíficos é muito alto em função da alta densidade da espécie no local, sendo assim impossível sustentar territórios maiores, e conseqüentemente ter muitos ataques intraespecíficos. Já que isso não ocorre, os indivíduos de *S. fuscus* direcionam seus comportamentos agonísticos a outras espécies possíveis competidoras. Ou seja, essa impossibilidade de sustentar grandes territórios, por conta da alta densidade, leva a uma taxa de agonismos intraespecíficos.

Diversos fatores podem influenciar os diferentes padrões de comportamentos agonísticos intra e interespecíficos de *S. fuscus* ao longo da costa Brasileira. Na

escala local, três atributos das espécies que compõem as comunidades de peixes recifais podem ser determinantes para as taxas de agonismo de *S. fuscus*: abundância local, grupo trófico e mobilidade/uso de hábitat. Estudos de territorialidade em animais mostram que indivíduos coespecíficos tendem a ser atacados com maior intensidade quando comparados à invasores heteroespecíficos (Draud & Itzkowitz 1995), sendo este padrão já reportado para espécies de Pomacentridae (Sale et al. 1980), inclusive *S. fuscus* (Osório et al. 2006).

Entretanto, encontramos um número maior de interações agonísticas interespecíficas em três, dos quatro pontos avaliados: Natal, Porto Seguro e Arraial do Cabo. Somente em Bombinhas, no extremo sul, que *S. fuscus* perseguiram mais coespecíficos que invadiam seus territórios. É também em Bombinhas que indivíduos de *S. fuscus* correspondem à grande parte da abundância relativa da comunidade, o que pode determinar o número de interações entre indivíduos bem como a probabilidade de interações (*encounter rate*) no local (Connell 1996). Poderíamos esperar este mesmo padrão de comportamento em Porto Seguro, guiado pela grande abundância local de coespecíficos. Entretanto, as perseguições mais frequentes à invasores da espécie *Abudefduf saxatilis* podem estar relacionadas à maior mobilidade (utilização da área do recife) da mesma em

relação à *S. fuscus*, que por ser territorialista tende a ficar mais restrito ao seu território, e ao fato de que *A. saxatilis* pode utilizar tanto recursos alimentares presentes nos territórios, quanto o espaço físico dos mesmos para sua desova (Cummings 1968).

Tanto em Natal quanto em Arraial do Cabo, diferentes espécies são alvo de perseguições de *S. fuscus* de forma desproporcional à sua abundância local. Osório e colaboradores (2006) encontraram taxas de interações agonísticas proporcionais às abundâncias relativas de espécies em comunidades de peixes recifais na Paraíba. Nossos resultados corroboraram o estudo de Medeiros et al. (2010), o qual encontrou uma taxa agonística alta direcionadas para espécies comedoras de algas. Em Natal, a maior proporção de perseguições a espécies do gênero *Sparisoma* pode ser atribuída à sua categoria trófico-funcional como herbívoros vagueadores (Ferreira et al. 2004). Além de apresentar grande plasticidade alimentar (Ferreira et al. 2004), podendo consumir/ ingerir itens disponíveis nos territórios de *S. fuscus*, espécies de *Sparisoma* tem grande mobilidade no recife, e desta forma maiores chances de interagir com *S. fuscus* (Bonaldo et al. 2006).

Em Arraial do Cabo, as interações agonísticas intraespecíficas constituem grande parte da proporção de

interações, como em Bombinhas. Todavia, neste local as atenções à coespecíficos são divididas com outras espécies desproporcionalmente perseguidas: *Diplodus argenteus*, *Halichoeres poeyi*, *Parablennius* spp. e *Chaetodon striatus*. A espécie *D. argenteus* é onívora, um dos grupos dominantes nas assembleias de peixes recifais de Arraial do Cabo (Ferreira et al. 2004). Esta mesma espécie, no entanto, pode se tornar uma herbívora funcional durante os meses de verão (Dubiascki-Silva & Masunari 2004). Localmente, podemos perceber que uma série de fatores são importantes e podem fazer surgir diferentes taxas de interações agonísticas intra e interespecíficas para *S. fuscus*. Uma vez que as comunidades podem apresentar diferentes composições de espécies ao longo do gradiente latitudinal aqui avaliado, e ainda, estas espécies têm distintas contribuições para a abundância total da comunidade (Ferreira et al 2004; Floeter et al 2005); é esperado que estas interações variem em função destes fatores. Além disso, ligadas às composições taxonômicas locais temos composições tróficas e funcionais nestas comunidades, de forma que os conjuntos de atributos das espécies (e.g. dieta, tamanho máximo, mobilidade) constituem um fator fundamental (chave) nas interações inter e intraespecíficas.

Fatores de diferentes escalas atuam no comportamento de *S. fuscus* em Bombinhas. Segundo Ferreira et al. (2004) existe uma mudança na comunidade de peixes ao longo da costa brasileira, conforme muda a temperatura, da região tropical, onde teria maior riqueza e abundância de peixes herbívoros, para a região subtropical. Desta forma a possibilidade de encontros interespecíficos em Bombinhas é menor. Da mesma forma, a diminuição da temperatura e aumento da latitude poderia estar atuando na fisiologia de *S. fuscus* para que ele atinja um tamanho maior (ver Blackburn et al. 1999; Gaston et al. 2008). Por outro lado, como exemplo de fatores locais atuando, a diminuição na pressão de invasores permite um aumento no tamanho do território (Hixon 1980; Schoener 1983). Com um território maior pode ser que *S. fuscus* obtenha mais recursos alimentares e consiga realocar energia para seu crescimento.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Na escala regional, a temperatura foi o fator principal para determinar de que forma se dão as interações locais de *S. fuscus* tanto com o ambiente no qual estas populações estão inseridas (territorialidade e fisiologia – taxa alimentar e

tamanho dos indivíduos), tanto com outras espécies da comunidade de peixes recifais. Já na escala local a competição intra e interespecífica, a densidade dependência intraespecífica e variação na composição de espécies do local direcionaram a plasticidade no comportamento de *S. fuscus* localmente e suas respostas com os diversos componentes dos recifes. Isso demonstra que existe uma sinergia entre fatores regionais e locais atuando no comportamento territorial e alimentar de *S. fuscus* ao longo da costa brasileira.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alimov AF (2003) Territoriality in aquatic animals and their sizes. *Biol Bull* 30:79–86
- Allen GR (1991) *Damselfishes of the world*. Aquarium Systems Mentor, Ohio, USA, Mergus Publishers, Melle, 271 pp
- Ashton KG (2002) Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecol Biogeogr*, 11:505–523
- Ashton KG, Feldman CR (2003) Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57:1151–1163
- Barneche DR, Floeter SR, Ceccarelli DM, Frensel DMB, Dinslaken DF, Mário HFS, Ferreira CEL (2009) Feeding macroecology of territorial damselfishes (Perciformes: Pomacentridae). *Mar Biol*, 156:289–299
- Bell T, Kramer DL (2000) Territoriality and habitat use by juvenile blue tangs, *Acanthurus coeruleus*. *Environ Biol Fish*, 58:401–409
- Blackburn TM, Gaston KJ, Loder N (1999) Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Divers Distrib*, 5:165–174
- Bonaldo, RM, Krajewski JP, Sazima C, Sazima I (2006) Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Mar Biol*, 149:423–433
- Booth D (1995) Juvenile groups in a coral-reef damselfish: density-dependent effects on individual fitness and population demography. *Ecology*, 76:91–106
- Brown JL (1964) The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull*, 76:160–169
- Ceccarelli DM (2007) Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multi-species comparison. *Coral Reefs* 26 4:853–866
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ (2001) Territorial damselfish as determinants of structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanogr Mar Biol Ocea Mar Biol* 39:355–389

- Choat JH (1991) The biology of herbivorous fishes on coral reefs. In: Sale PF (ed) The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego, pp 120–155
- Choat JH, Robertson DR (2002) Age-based studies on coral reef fishes. In: Sale PF (ed) Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem. Academic Press, San Diego, pp 57–80
- Clarke A, Johnston NM (1999) Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *J Animal Ecol* 68: 893–905
- Connell SD (1996) Variations in mortality of coral-reef fish links predator abundance. *Mar Biol*, 126:347–352
- Cornell MV, Lawton JH (1992) Species interactions, local and regional process, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J Animal Ecol* 61:1–12
- Craig P (1996) Intertidal territoriality and time-budget of the surgeonfish, *Acanthurus lineatus*, in American Samoa. *Environ Bio Fish* 46:27–36
- Crosby MP, Reese ES (1996) A manual for monitoring coral reefs with indicator species: butterflyfishes as indicators of change on Indo Pacific reefs. Office of ocean and coastal resource management, national oceanic and atmospheric administration, Silver Spring, 45 pp
- Cummings WC (1968) Reproductive habits of the sergeant major, *Abudefduf saxatilis* (Pisces, Pomacentridae) with comparative notes on four other damselfishes in the Bahama Islands, Dissert. Univ, Miami. 172 pp
- Davies NB, Houston AI (1983) Time allocation between territories and flocks and owners: satellite conflict in foraging pied wagtails, *Motacilla alba*. *J Animal Ecol*, 52:621–634
- Draud MJ, Itzkowitz M (1995) Interspecific aggression between juveniles of two Caribbean damselfish species (genus *Stegastes*). *Copeia*, 2:431–435
- Dubiaski-Silva J, Masunari S. (2004) Ontogenetic and seasonal variation in the diet of marimba, *Diplodus argenteus* (Valenciennes, 1830) (Pisces, Sparidae) associated with the beds of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta)

- at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina. *J Coastal Res, Proc 8th Int Coast Symp*, 39:1190–1192
- Dubiaski-Silva J, Masunari S. (2008) Natural diet of fish and crabs associated with the phytal community of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta, Fucales) at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina State, Brazil. *J Nat Hist*, 42:1907–1922
- Emslie MJ, Logan M, Ceccarelli DM, Cheal AJ, Hoey AS, Miller I, Sweatman HPA (2012) Regional-scale variation in the distribution and abundance of farming damselfishes on Australia's Great Barrier Reef. *Mar Biol* 159:1293–1304
- Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Joyeux JC, Ferreira BP (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *J Biogeogr* 31: 1093–1106
- Ferreira CEL, Gonçalves JEA, Coutinho R, Peret AC (1998) Herbivory by the Dusky Damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. *J Exp Mar Biol Ecol* 229:241–264
- Figueira WF, Lyman SJ, Crowder LB, Rilov G (2008) Small-scale demographic variability of the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*, in the Florida Keys USA. *Environ Biol Fish*, 81:297–331
- Floeter SR, Behrens MD, Ferreira CEL, Paddock MJ, Horn MH (2005) Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Mar Biol* 147:1435–1447
- Floeter SR, Krohling W, Gasparini JL, Ferreira CEL, Zalmon I (2007) Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environ Biol Fish* 78: 147–160
- Gaston KJ, Chown L, Mercer RD (2001) The animal species–body size distribution of Marion Island. *PNAS*, 98:14493–14496
- Gaston KJ, Chown SL, Evans KL (2008) Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *J Biogeogr*, 35:483–500
- Gerking S (1994) *Feeding ecology of fish*. Academic Press, San Diego, 416 pp
- Goodenough JB, McGuire B, Wallace RA (1993) *Perspectives on Animal Behaviour*. John Wiley & Sons, Inc, New York, 764 pp

- Grant JWA (1997) Territoriality. In: Godin JGJ (ed) Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford University Press, Oxford, pp 81–103
- Grant JWA, Kramer DL (1990) Territory size as predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. *Can J Fish Aquat Sci* 47:1724–1737
- Gust N, Choat JH, Ackerman JL (2002) Demographic plasticity in tropical reef fishes. *Mar Biol* 140:1039–1051
- Hata H, Kato M (2006) A novel obligate cultivation mutualism between damselfish and *Polysiphonia* algae. *Biol Letters*, 2:593–596
- Hixon MA (1980) Food production and competitor density as the determinants of feeding territory size. *Am Nat* 115:510–30
- Hixon MA, Brostoff WN (1983) Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science* 230:511–513
- Holbrook SJ, Forrester GE, Schmitt RJ (2000) Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. *Oecologia*, 122:109–120
- Holbrook SJ, Schmitt J (2002) Competition for shelter space causes density-dependent predation mortality in damselfishes. *Ecology*, 82:2855–2868
- Hostim-Silva M (2006) Peixes de Costão Rochoso de Santa Catarina: I. Arvoredo. Editora da Universidade do Vale do Itajaí, Itajaí, 135 pp
- Jan, RQ, Ho CT, Shiah FK (1993) Determinants of territory size of dusky gregory. *J Fish Biol*, 63:1589–1597
- Jones GP, Nomlan MD (1986) Feeding selectivity in relation to territory size in a herbivorous reef fish. *Oecologia* 68:549–556
- Knouft JH (2004) Latitudinal variation in the shape of the species body size distribution: an analysis using freshwater fishes. *Oecologia*, 139:408–417
- Lehner PN (1996) Handbook of Ethological Methods, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, 677 pp
- Letourneur Y (2000) Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Reunion Island). *Environ Biol Fish* 57:377–91

- Levin PS, Tolimieri N, Nicklin M, Sale PF (2000) Integrating individual behavior and population ecology: the potential for habitat-dependent population regulation in a reef fish. *Behav Ecol*, 11:565–571
- Maher CR, Lott DF (1995) Definitions of territoriality used in study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behav*, 49:1581–1597
- Maher CR, Lott DF (2000) A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *Am Midl Nat* 143:1–29
- Marler CA, Moore MC (1991) Supplementary feeding compensates for testosterone-induced costs of aggression in male mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Animal Behav* 42:209–219
- Matsuura Y (1986) Contribuição ao estudo da estrutura oceanográfica da região sudeste entre Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta Grande (SC). *Ciência e Cultura*, 38:1439–1450
- McNab BK (1963) Bioenergetics and the determination of home range size. *Am Nat*, 97:133–140
- Meadows DW (2001) Centre-edge differences in behaviour, territory size and fitness in clusters of territorial damselfish: patterns, causes and consequences. *Behaviour*, 138:1085–1116
- Medeiros PR, Souza AT, Ilarri MI (2010) Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the south-western Atlantic Ocean. *J Fish Biol*, 77:1599–1615
- Mendes LF (2006) História natural dos amborés e peixes-macaco (Actinopterygii, Blennioidei, Gobioidae) do Parque Nacional Marinho do Arquipélago de Fernando de Noronha, sob um enfoque comportamental. *Rev Bras Zool*, 23:817–823
- Menegatti JV, Vescovi DL, Floeter SR (2003) Interações agonísticas e forrageamento do peixe-donzela comum, *Stegastes fuscus* (Peciformes : Pomacentridae). *Natureza on line*, 1:45–50
- NASA (2010) Informação sobre TSM obtida do site <http://podaac.jpl.nasa.gov> mantido pela NASA JPL Physical Oceanography DAAC, Pasadena, CA. Acessado em: julho de 2010

- Newsome GE, Leduc G (1975) Seasonal changes of fat content in the yellow perch (*Perca flavescens*) of two Laurentian lakes. *J Fish Res Board Can*, 32:2214–2221
- Noble GK (1939) The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56:263–273
- Osorio R, Rosa L, Cabral H (2006) Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae) *J Fish Biol*, 69:233–242
- Prates APL (Ed). 2006. 2ª ed. Atlas dos Recifes de Coral nas Unidades de Conservação Brasileiras. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 232 pp
- Robertson DR (1996) Interspecific competition controls abundance and habitat use of territorial Caribbean damselfishes. *Ecology*, 77:885–899
- Ruttenberg BI, Haupt AJ, Chiriboga AI, Warner RR (2005) Patterns, causes and consequences of regional variation in the ecology and life history of a reef fish. *Oecologia*, 145:394–403
- Sale PF, Doherty PJ, Douglas WA (1980) Juvenile recruitment strategies and the coexistence of territorial pomacentrid fishes. *B Mar Sci*, 30:147–158
- Schmidt-Nielsen K (2002) Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente. Editora Santos, 5ª ed., São Paulo, 600 pp
- Schoener TW (1983) Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *Am Nat*, 121:608–629
- Shima JS (2001) Regulation of local populations of a coral reef fish via joint effects of density- and number-dependent mortality. *Oecologia*, 126:58–65
- Sogard SM (1997) Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *B Mar Sci*, 60:1129–1157
- StatSoft, Inc. (2004). STATISTICA (data analysis software system), versão 7, www.statsoft.com
- Thresher RE (1976) Field analysis of the territoriality of the threespot damselfish, *Eupomacentrus planifrons* (Pomacentridae). *Copeia*, 2:266–276
- Underwood AJ (1997) Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp
- Valentin JL (1984) Analyse des paramètres hydrobiologiques dans la remontée de Cabo Frio (Brésil). *Mar Biol*, 82:259–276

- Wellington GM (1982) Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecol Monogr*, 52:223–241
- West GB, Browns JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122–126
- Yager T, Summerfelt RC (1993) Effects of fish size and feeding frequency on metabolism of juvenile walleye. *Aquacult Eng*, 12:19–36