



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS



COMPORTAMENTO TERRITORIALISTA DO *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) E A
ASSEMBLEIA DE PEIXES RECIFAIS EM COSTÃO ROCHOSO TROPICAL: ANÁLISE
DE SENSIBILIDADE

Victor Bastos Teixeira Lupinacci

Rio de Janeiro

2019

Victor Bastos Teixeira Lupinacci

**COMPORTAMENTO TERRITORIALISTA DO *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) E A
ASSEMBLEIA DE PEIXES RECIFAIS EM COSTÃO ROCHOSO TROPICAL:
ANÁLISE DE SENSIBILIDADE**

Monografia do Trabalho de Conclusão de Curso apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos à obtenção do título de Bacharel em Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Rafael da Rocha Fortes

Rio de Janeiro

2019

LUPINACCI, Victor

COMPORTAMENTO TERRITORIALISTA DO *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) E A
ASSEMBLEIA DE PEIXES RECIFAIS EM COSTÃO ROCHOSO TROPICAL: ANÁLISE DE
SENSIBILIDADE. - 2019.

Monografia do Trabalho de Conclusão de Curso

Orientador: Prof. Dr. Rafael da Rocha Fortes

1. Territorialidade 2. Ambientes recifais 3. Comportamento agonístico

I. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro

II. Comportamento Territorialista do *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) e Riqueza de Peixes
Recifais em Costão Rochoso Tropical: Análise de Sensibilidade

Victor Bastos Teixeira Lupinacci

COMPORTAMENTO TERRITORIALISTA DO *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) E A
ASSEMBLEIA DE PEIXES RECIFAIS EM COSTÃO ROCHOSO TROPICAL: ANÁLISE
DE SENSIBILIDADE - 2019.

Monografia do Trabalho de Conclusão de
Curso apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Federal do Estado do Rio de
Janeiro, como parte dos requisitos à obtenção
do título de Bacharel em Ciências
Ambientais.

Aprovada em ___ de _____ de _____.

Prof. Dr. Rafael da Rocha Fortes (Orientador)
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro - UNIRIO

Dr. Marcos de Souza Lima Figueiredo
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO

Dra. Ana Clara Sampaio Franco
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO

Prof. Dra. Maria Lucia Lorini
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro - UNIRIO

AGRADECIMENTOS

À UNIRIO, seu corpo docente, servidores e terceirizados.

Ao meu orientador Rafael Fortes, que esteve sempre disponível para me ajudar e ouvir. Titia mergulhou (literalmente) nas minhas ideias e sugestões.

Aos meus pais e irmão por estarem sempre presentes me apoiando e vibrando com todas as minhas escolhas e conquistas. Pessoas fundamentais para minha formação pessoal e acadêmica.

Aos meus amigos por estarem comigo nos períodos de angústia e nas conquistas.

À bansa da Luiza que esteve e está comigo em absolutamente todas as experiências que tive durante a graduação, sempre me entendendo e me irritando. Amiga da faculdade, da pesquisa, do trabalho e da minha vidinha.

Às avós da Luiza que tornaram essa pesquisa viável, disponibilizando hospedagem em nossos campos.

À Lele que esteve comigo em muitas fases da graduação e me ajudou muito nos campos.

Ao pessoal do LEB/que passou pelo LEB e me ajudou nessa caminhada.

Aos meus primos da LoopDesign por serem sempre flexíveis com minhas ausências.

Aos amigos que fiz na graduação, que me ajudaram a passar por essa fase de forma leve.

Sou grato a todos os anteriores por tornar possível fazer pesquisa em tempos tão cc para ciência, educação e meio ambiente.

“Allow yourself to be a beginner.

No one starts off being excellent.”

Wendy Flynn

RESUMO

Dentre os ambientes marinhos de fundos consolidados, os costões rochosos podem ser caracterizados por possuírem uma elevada biodiversidade. A determinação da biodiversidade nesses ambientes é consequência da ação de diversos fatores que atuam em escalas geográficas e temporais diferentes. Em uma escala geográfica menor, as interações bióticas assumem papel de destaque na estruturação da biodiversidade destes ecossistemas. Em costões rochosos, reconhece-se a importância de algumas espécies na estruturação da comunidade, como as pertencentes a guilda dos herbívoros territorialistas. O trabalho analisou o territorialismo do *Stegastes fuscus* frente à assembleia de peixes recifais. O estudo foi realizado em quatro campanhas no ano de 2019 no costão rochoso da Praia do Forno, Arraial do Cabo - RJ. Através de observações em mergulho livre, a partir do método animal focal (12 minutos), analisou-se o comportamento de 25 indivíduos. Os territórios foram demarcados e contabilizadas 3 formas de interações com espécies de peixes recifais, a saber: tolerância (menor intensidade), ataque a um invasor (intensidade média) e ataque a não invasor (maior intensidade). A identificação e a quantificação dos peixes recifais que habitam o entorno do território foram amostrados simultaneamente por dois mergulhadores dispostos lateralmente. Posteriormente foram capturados vídeos do indivíduo e do território para análise de dados de composição do substrato, comprimento do indivíduo e área territorial no *software* CPCe. Foi feita uma regressão linear simples entre cada variável ambiental e bionômica, e o total de ataques do *S. fuscus*. Além disso, foram realizados índices de probabilidade, de seletividade de ataque e de percentual de intensidade de ataque para as 10 espécies que mais interagiram. A partir dos resultados, as espécies foram agrupadas em agonísticas e não agonísticas, agrupadas pelo teste PERMANOVA no *software* PAST Statistics. No caso da intensidade de ataque, foi feito o mesmo teste comparando os grupos para cada comportamento. Ademais, para analisar se há um *trade-off*, a taxa de forrageamento foi correlacionada com a taxa de defesa. Não houve nenhuma relação significativa do emprego de ataque com nenhuma das variáveis avaliadas. Em ambos os índices de ataque, as espécies *Abudefduf saxatilis*, *Acanthurus bahianus*, *Acanthurus chirurgus*, *Chaetodon striatus* e *Diplodus argenteus* foram consideradas agonísticas para o *S. fuscus* e as espécies *Haemulon aurolineatum*, *Haemulon steindachneri*, *Halichoeres poeyi*, *Sphoeroides spengleri* e *Stegastes fuscus* apresentaram maior tolerância pelos indivíduos analisados. A diferença de intensidade de ataque foi significativa para o comportamento 1 e não significativos para os comportamentos 2 e 3. A análise de *trade-off* não foi significativa. Observa-se que a competição por alimentos ou por habitats podem contribuir para a variação do comportamento. As espécies toleráveis não representam ameaça por serem de nichos diferentes. No caso das relações intraespecíficas, a tolerância é explicada pelo fato dos territorialistas possivelmente reconhecerem intrusos com os quais tiveram interações repetidas. Essa seletividade em seus mecanismos de defesa favorece um o baixo custo energético. Visto isso, o *S. fuscus* é capaz de reconhecer quais invasores representam maior ameaça, para, desta forma, utilizar sua energia da maneira mais eficiente.

Palavras-chave: Territorialidade, Ambientes recifais, Comportamento agonístico.

ABSTRACT

Among the marine environments associated with consolidated sediments, the rocky shores can be characterized by having a high biodiversity. The biodiversity determination of these environments is a consequence of several features that act in different temporal and geographical scales. At a minor geographical scale, the biological interactions own an important role on the biodiversity structure of these ecosystems. At rocky shores, is recognizable the importance that some species have on community structure, how the species of the guild of territorial herbivorous. This work analysed the *Stegastes fuscus* territorialism against reef fishes assemblage. The study was done during four samplings in 2019 at the rocky shore of Forno beach, Arraial do Cabo -RJ. The data were sampled by free scuba diving, by the focal-animal sampling method (12 minutes), were analysed the behaviour of 25 individuals. The territories were delimited and were verified three types of interaction behaviours, as: tolerance (lower intensity), attack of an invader (median intensity) and attack to a non invader (higher intensity). The identification and quantification of reef fishes which inhabit around the territories were sampled simultaneously by two divers sideways setted. After were taken videos of the individuals and its territory in order to analyse the substrate cover, fish's body size and territory area using the software CPCe. Was realized linear simple regression analyses among each environmental and biometric variables with all attacks done by *S. fuscus*. Furthermore, were realized indexes of attack probability, attack selectivity and attack magnitude for ten species which had more interactions. From the results, the species were grouped as agonistics and non agonistics, grouped by the PERMANOVA test, using the software PAST Statistics. In the attack intensity analysis, was done the same test, comparing the groups for each behaviour. To test the existence of a trade-off, the foraging rate was correlated with attack rate. None statistical significant relationship was observed among attack behaviour and any measured variable. In both attack indexes, the species *Abudefduf saxatilis*, *Acanthurus bahianus*, *Acanthurus chirurgus*, *Chaetodon striatus* and *Diplodus argenteus* were considered agonistics for *S. fuscus* and the species *Haemulon aurolineatum*, *Haemulon steindachneri*, *Halichoeres poeyi*, *Sphoeroides spengleri* and *Stegastes fuscus* were more tolerated by the individuals analysed. The differences of attack intensity has statistical significance for the behaviour 1, and none for the behaviours 2 and 3. The trade-off analysis did not showed statistical significance. Its possible to note that the competition for food and habits can contribute on behaviour variance. The tolerable species did not represented a threat because they own different niches. On intraspecific relationships, the tolerance is explained by the fact that the territorialism individuals being capable to recognize invaders which had interactions previously. This selectiveness on their defense mechanisms supports a low energetic cost. Thus, *S. fuscus* is able to recognize which invaders represents a major threat in order to use its energy on a more efficient way.

Keywords: Territoriality, Reef Environments, Agonistic Behaviour.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. OBJETIVOS	14
2.1. Objetivos gerais	14
2.2. Objetivos específicos	14
3. METODOLOGIA	15
3.1. Área de estudo	15
3.2. Coleta de dados	16
3.2.1. Amostragem do comportamento do <i>Stegastes fuscus</i>	16
3.2.2. Amostragem da riqueza e abundância da assembleia de peixes recifais.....	18
3.2.3. Amostragem de dados abióticos.....	19
3.2.4. Amostragem de dados por filmagem.....	19
3.3. Processamento e análise de dados.....	19
3.3.1. Processamento e análise da assembleia de peixes recifais.....	19
3.3.2. Análise dos dados de filmagem.....	19
3.3.3. Análise da influência das variáveis ambientais, bióticas e bionômicas no comportamento de defesa.....	20
3.3.4. Análise do índice de probabilidade de ataque.....	21
3.3.5. Análise do índice de seletividade de ataque.....	21
3.3.6. Análise da intensidade de ataque.....	22
3.3.7. Análise multivariada.....	22
3.3.8. Análise do <i>trade-off</i>	22
4. RESULTADOS	23
4.1. Comunidade de peixes recifais.....	23
4.2. Influência das variáveis ambientais e bionômicas no comportamento de defesa.....	24
4.3. Índices de ataque.....	25
4.4. Intensidades de ataques.....	25
4.5. Análise multivariada.....	28
4.6. <i>Trade-off</i>	29
5. DISCUSSÃO	30
5.1. Comportamento territorialista do <i>Stegastes fuscus</i> frente à assembleia de peixes.....	30
5.2. <i>Trade-off</i>	33
6. CONCLUSÃO	35
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36

1. INTRODUÇÃO

Alguns dos maiores índices de biodiversidade do planeta são encontrados nos oceanos, principalmente em ambientes recifais, que são formações extremamente complexas (CASTRO; PIRES, 2001; CONNELL, 1978; FERREIRA; GONÇALVES, 1999). Estes ambientes podem ser definidos como toda e qualquer formação de fundo consolidado, de origem orgânica e/ou inorgânica, como corais, algas calcárias, rochas, estruturas artificiais ou mesmo associações desses; cujo topo esteja a, no máximo, uma distância de 30 metros na maré mais baixa da região (CARVALHO-FILHO et al., 2005; HOSTIM-SILVA; et al., 2005). Em geral, substratos que apresentam maior complexidade ao ambiente, tornam a ictiofauna local mais rica e diversa (LUCKHURST; LUCKHURST, 1978)

Os ambientes de recifes de coral nas regiões tropicais são os ambientes marinhos com a maior biodiversidade, sendo esta comparável a encontrada em florestas tropicais (CHAVES et al., 2010). Os costões rochosos, quando comparados aos recifes de coral, tem menor complexidade estrutural, porém, são capazes de suportar considerável riqueza de fauna e flora (FERREIRA *et al.*, 1998). Dentre os ecossistemas marinhos costeiros bentônicos, os costões são considerados um dos mais relevantes, por apresentarem alta riqueza de espécies de importância ecológica e econômica, grande biomassa e alta produtividade, em virtude do aporte de nutrientes oriundos do ambiente terrestre (COUTINHO; ZALMON, 2002). A ictiofauna deste ambiente se encontra bastante especializada, condição esta que pode ser explicada pela diversidade de nichos e por processos coevolutivos entre as espécies, que encontram local adequado para sua alimentação, seu crescimento e sua reprodução (CASTRO, 1998; COUTINHO; ZALMON, 2009). Além da reconhecida importância biológica dos costões rochosos, para a ciência, estes ambientes são considerados “laboratórios vivos”, devido à facilidade de acesso e às variadas possibilidades de investigações que podem ser feitas nestes ambientes (UNDERWOOD, 2000).

Apesar da costa brasileira não apresentar grande riqueza de espécies de corais, esta parte do Atlântico Oeste é caracterizada por possuir elevado endemismo (CASTRO; PIRES, 2001; LEÃO; DOMINGUEZ, 2000). Dentre os ambientes recifais brasileiros, apenas o complexo recifal de Abrolhos é considerado um verdadeiro recife de coral (PAULAY, 1997 apud CASTRO; PIRES, 2001). Em relação aos recifes formados por rochas, a maioria está nas regiões Sudeste e Sul, onde se desenvolveram a maior parte dos estudos relacionados a estes ambientes, sendo no trecho entre o Cabo de Santa Marta (SP) e o Município de Cabo

Frio (RJ) os ecossistemas de costões rochosos mais importantes da costa brasileira (COUTINHO, 2000; MORENO; ROCHA, 2012).

Em ambientes recifais a composição de espécies de peixes pode ser determinada por diversos fatores bióticos, como o sucesso no recrutamento, a competição e a predação, principalmente em comunidades estruturadas pela competição (MEDEIROS et al., 2010). Desta forma, determinadas espécies podem desempenhar papéis fundamentais na estruturação dos habitats em que vivem, caracterizando-as como espécies chaves nesses ecossistemas (FEITOSA et al., 2012).

Dentre as guildas presentes na assembleia de peixes recifais, os peixes herbívoros podem ser considerados peças fundamentais para o fluxo de energia nos ambientes que habitam e, conseqüentemente, na estruturação destas comunidades, uma vez que dependem diretamente da produção primária (FERREIRA et al., 1998; MENDES; CORDEIRO; FERREIRA, 2015; MUMBY, 2016). A maior parte dos representantes da guilda herbívora dos recifes são espécies das famílias Acanthuridae, Scaridae, Siganidae e os Pomacentridae (FEITOSA, 2010). A família Pomacentridae é a que possui maior riqueza, aproximadamente 300 espécies e 28 gêneros, distribuídos em regiões tropicais, subtropicais e temperadas (ALLEN, 1991; FEITOSA, 2010; NELSON, 1994).

As espécies da família Pomacentridae desempenham um papel importante na estruturação ecológica das comunidades bentônicas de ambientes recifais (FERREIRA et al., 1998; MEDEIROS et al., 2010). A maior parte das espécies ocorre em águas costeiras associadas a substratos rochosos, normalmente em baixas profundidades (ALLEN, 1975). Além disso, muitas são caracterizadas pela agressividade, territorialidade interespecífica e intraespecífica e fidelidade ao habitat (LOWE-MCCONNELL, 1999; MENEZES; FIGUEIREDO, 1985).

Pode-se definir territorialidade como defesa de uma área específica contra possíveis competidores (GRANT, 1997; MAHER; LOTT, 1995; NOBLE, 1939). Esse território deve conter recursos, como alimento, abrigo ou parceiros, dos quais o territorialista faça uso ou defenda (GOODENOUGH et al., 1993; ROBERTSON et al., 1996). Esse comportamento é muitas vezes um componente chave do *fitness* do animal, uma vez que é tido como uma adaptação à limitação de recursos (CARPENTER, 1987; ROBERTSON; GAINES, 1986; SCHACTER et al., 2013). Um conceito útil para analisar quando vale a pena competir através da defesa de recursos é a economia da defesa. De acordo com a teoria da defensabilidade

econômica (BROWN, 1964), é vantajoso para o animal defender um território caso os benefícios excedam os custos (*trade-off*). O territorialismo está associado a altos custos de energia, risco de ferimentos ou morte, menor tempo para forrageamento e perda de oportunidades de acasalamento (MARLER et al., 1995; PEIMAN; ROBINSON, 2010; YDENBERG; KREBS, 1978). Contudo, observou-se em outros estudos que os custos energéticos do comportamento agonístico podem ser mínimos (CLEVELAND, 1999), uma vez que esses animais podem ter evoluído para minimizarem gastos energéticos e riscos de ferimentos (MYRBERG; THRESHER, 1974; YDENBERG; KREBS, 1978).

O gênero *Stegastes*, conhecido popularmente como donzelinha, é um representante da família Pomacentridae, que através de seu comportamento territorial e alimentar, promove o manejo do substrato em que vive. Como resultado direto deste comportamento, influencia na determinação da zonação das comunidades de corais, na manutenção da diversidade de algas, na modificação da atividade alimentar de outros peixes herbívoros e na estruturação de comunidades bentônicas de dentro de seus territórios (CECCARELLI et al. 2001; CECCARELLI, 2007; FERREIRA et al., 1998; HATA; KATO, 2006; HIXON; BROSTOFF, 1983; JONES, 1986; WELLINGTON, 1982 apud AUED; FLOETER, 2012).

Esse comportamento territorialista e alimentar pode variar entre as espécies do gênero *Stegastes*. Algumas tem como característica a proteção seletiva de espécies de algas e a retirada das resistentes ao consumo, formando “fazendas” em seus territórios, o que resulta em baixa diversidade, como no caso do *S. nigricans* e *S. marginatus* (HATA et al. 2002; PEYTON et al., 2014 apud ALBUQUERQUE; MARTINS 2018). Em contrapartida, existem espécies, como *S. fuscus*, que embora não realize o cultivo, a defesa territorial impede o forrageio por outros herbívoros e coralívoros, permitindo o desenvolvimento de algas e corais e conseqüente aumento da riqueza de espécies dentro dos territórios (HIXON; BROSTOFF, 1983; HORN, 1999; FERREIRA, 1998; CECCARELLI et al., 2001; CECCARELLI, 2007; WHITE; O'DONNELL, 2010 apud ALBUQUERQUE; MARTINS 2018).

A espécie chave *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 possui hábito diurno e é geralmente encontrada em lugares rasos (<8m de profundidade), em recifes biogênicos ou rochosos (CANAN; CHELLAPA; ARAÚJO, 2007). Além disso, o *S. fuscus* apresenta variação de cores em suas diferentes fases de vida: na fase

jovem, cor azul vivo, com ocelo escuro proeminente; na fase subadulta, sem ocelo e com a cor azul acizentado pálida e na fase adulta, com a coloração cinza-escuro (MENEGATTI et al., 2003). Em Arraial do Cabo-RJ, seus territórios geralmente têm uma área próxima a 2,1m² (FERREIRA, 1998).

Fatores relacionados à densidade dos indivíduos no local também podem influenciar a territorialidade (BOOTH, 1995; HOLBROOK; SCHMITT, 2002; SHIMA, 2001). Competidores distintos podem ameaçar recursos territoriais em diferentes graus. Portanto, alterações nos níveis de agressão são frequentemente observadas com base no grau de ameaça representado ao recurso defendido e/ou ao próprio defensor (MUÑOZ; MOTTA, 2000; MYRBERG; THRESHER, 1974; PEIMAN; ROBINSON, 2010). Visto isso, o indivíduo deve ser capaz de reconhecer os intrusos que representam maior ameaça para, dessa forma, utilizar sua energia de maneira mais eficiente (SCHACTER et al., 2013).

Desta forma, 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 (AUED; FLOETER, 2012). Na costa brasileira, diversos estudos demonstraram a importância que as espécies deste grupo possuem na composição das comunidades de peixes em recifes de corais, costões rochosos e em recifes artificiais (JARDEWESKI; ALMEIDA, 2006), sendo a espécie objeto deste estudo, *Stegastes fuscus*, uma das espécies mais abundantes (FERREIRA et al., 1998).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivos gerais

- Descrever o comportamento territorialista do *Stegastes fuscus* e seu papel na interação com a assembleia de peixes do costão rochoso da Praia do Forno, Arraial do Cabo – RJ.

2.2 Objetivos específicos

- Examinar se a abundância de peixes recifais influencia na taxa de ataque da espécie estudada.
- Analisar o território de cada indivíduo de *Stegastes fuscus* e as características dos indivíduos a fim de relacionar com possíveis variações no comportamento de defesa
- Avaliar como o comportamento agonístico do *S. fuscus* varia frente as diferentes espécies.
- Investigar se existe um *trade-off* entre taxa de ataque e a taxa de forrageamento.

3. METODOLOGIA

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em Arraial do Cabo – RJ ($23^{\circ}58'S$ $42^{\circ}O$), região tropical, costa sudeste do Brasil. O local abriga a Reserva Extrativista Marinha de Arraial do Cabo – ResexMar AC, cadastrada no Sistema Nacional de Unidades de Conservação - SNUC e é uma área foco do Plano de Ação Nacional (PAN) dos corais. Além disso, esta zona costeira está sob influência direta do fenômeno de ressurgência (GONZALEZ-RODRIGUEZ et al., 1992), processo no qual águas profundas, frias e ricas em nutrientes afloram (NOAA, 2015).

A pesquisa foi conduzida na Praia do Forno (Figura 1), enseada protegida de ventos e ondulações, o que facilita investigações subaquáticas e favorece a presença de peixes recifais, inclusive *S. fuscus*, espécie muito abundante na região (FERREIRA et al., 1998). As observações foram realizadas no costão rochoso do lado esquerdo (Figura 2), em pontos escolhidos por apresentarem profundidade de até 2 metros, planificação e presença de outros peixes recifais.

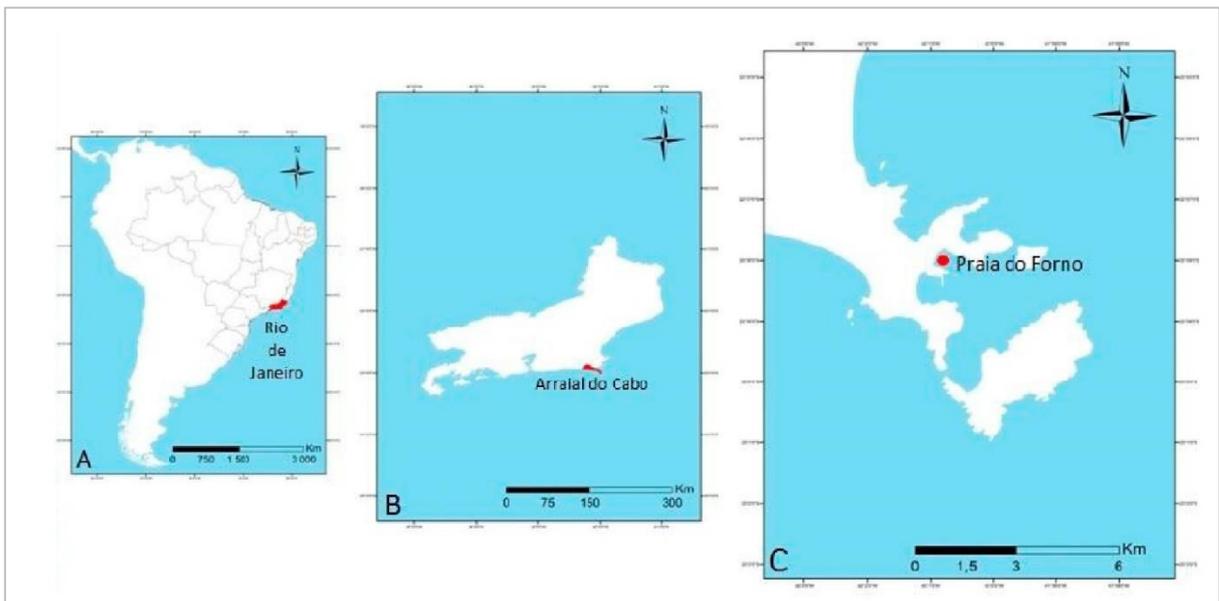


Figura 1: **A** - Mapa do Brasil com o Estado do Rio de Janeiro em destaque. **B** – Mapa do Estado do Rio de Janeiro com o município de Arraial do Cabo em destaque. **C** – Mapa do município de Arraial do Cabo com a Praia do Forno em destaque.



Figura 2: Imagem de satélite da enseada da Praia do Forno, Arraial do Cabo – RJ. **Tracejado amarelo** – Trecho de coleta de dados, aproximadamente 300 metros.

3.2 Coleta de dados

O presente estudo foi realizado em 4 campanhas, nos meses de Janeiro, Março, Abril e Maio de 2019. Foram analisados o comportamento de um total de 25 peixes diferentes, no período entre 10h00min e 15h00min, espaço de tempo com maior visibilidade e maior atividade de forrageamento para algumas espécies de peixes herbívoros, incluindo *S. fuscus* (FERREIRA et al. 1998). As amostragens foram realizadas em mergulho livre, *snorkeling*, contando com três mergulhadores, com duração média de quatro horas. No caso dos dados dependentes de filmagem, foram coletadas informações referentes a 18 indivíduos com uma câmera GoPro®. Foram capturados vídeos do indivíduo e do território para amostragem de dados referentes a cobertura do substrato, comprimento do indivíduo e área do território. Os pontos de coleta foram caracterizados pela temperatura da água com o auxílio de um termômetro de bulbo.

3.2.1 Amostragem do comportamento do *Stegastes fuscus*

Após a escolha do ponto ideal para coleta, cada indivíduo selecionado (adulto ou subadulto) foi investigado por um mergulhador pelo método animal-focal (LEHNER, 1998) a uma distância de 1 a 2 metros, em que inicialmente observou-se por 10 min seu deslocamento, a fim de conhecer os limites territoriais do indivíduo. A partir disso, o território foi demarcado

com uma corrente (Figura 3) e quantificou-se o número de vizinhos de *S. fuscus* (indivíduos com limites territoriais adjacentes). Cada espécime analisado foi observado por 12 minutos, seguindo a metodologia (modificada) empregada por Ferreira et al. (1998), sendo 2 minutos para aclimação do peixe com a presença do mergulhador (modificação) e 10 minutos de análise. Foram quantificados por contagem de eventos os comportamentos de forrageamento (investida do peixe no substrato) e de interações. Os comportamentos de interação do indivíduo frente aos diferentes espécimes tiveram três possíveis classificações: tolerância a um invasor, em que um indivíduo entra no território e não é atacado; ataque a um invasor e ataque a um não invasor, quando o peixe analisado sai do território para atacar, mesmo não ocorrendo invasão. Considerou-se como ataque qualquer natação em direção a um oponente (Figura 4). Além disso, as espécies foram qualificadas através de um guia de identificação de peixes recifais (HOSTIM-SILVA et al., 2005; SZPILMAN, 2000). Além da quantificação dos eventos de ataque e tolerância, também se quantificou os indivíduos a que estes ataques foram desferidos, bem como a quantidade de indivíduos que tiveram a sua presença tolerada.

3.2.2 Amostragem da riqueza e abundância da assembleia de peixes recifais

Os dados referentes à composição da assembleia de peixes recifais foram coletados simultaneamente por outros dois mergulhadores posicionados em lados opostos ao mergulhador responsável pela amostragem do comportamento do *S. fuscus* (Figura 5). A coleta foi feita por censo visual em ponto fixo com um raio de aproximadamente 3 metros de limite em uma meia circunferência, totalizando cerca de 14m² por mergulhador. As espécies foram identificadas através de um guia de identificação (HOSTIM-SILVA et al., 2005; SZPILMAN, 2000).

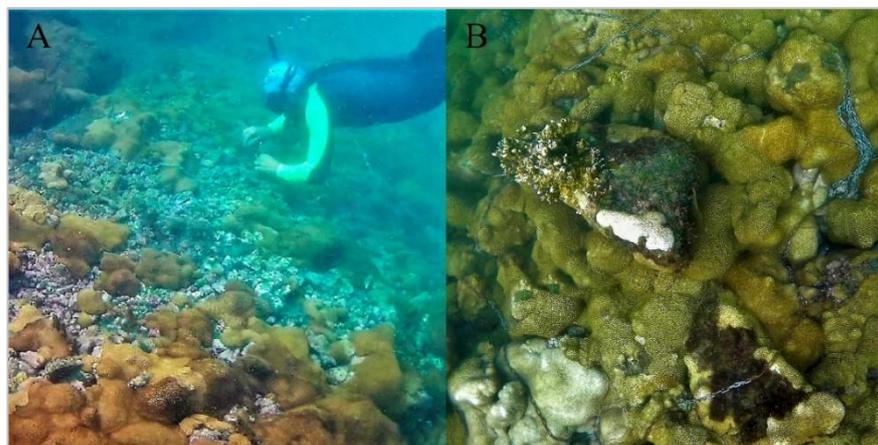


Figura 3: **A** - Mergulhador demarcando território de *Stegastes fuscus* com corrente; **B** – Território de *Stegastes fuscus* demarcado com corrente.

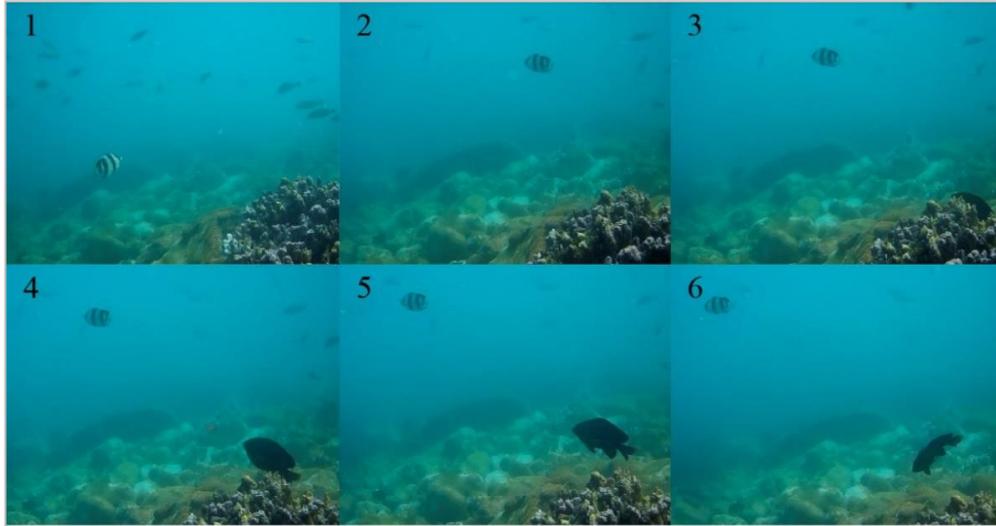


Figura 4: Capturas de vídeo mostrando *S. fuscus* atacando *Chaetodon striatus* fora de seu território.



Figura 5: **Tracejado amarelo** – Mergulhador coletando dados de comportamento do *Stegastes fuscus* pelo método animal focal. **Tracejado vermelho** – Mergulhadoras quantificando e qualificando a comunidade de peixes recifais do entorno do território de *Stegastes fuscus* pelo método censo visual em ponto fixo.

3.3 Processamento e análises de dados

3.3.1 Processamento e análise da assembleia de peixes recifais

Os dados de composição da assembleia de peixes recifais no entorno do território foram tabelados, organizando as espécies por famílias. As espécies foram categorizadas pela guilda trófica, a saber: planktívoro; herbívoro; invertívoro; piscívoro; carnívoro e onívoro (FERREIRA, 2001). Considerou-se carnívoro os que consomem diferentes animais. A

abundância no entorno dos territórios foi dada pela média dos dados coletados pelos dois mergulhadores.

3.3.2 Análise dos dados de filmagem

Os vídeos dos territórios que não puderam ser visualizados em um único *frame* foram tratados no *software Panorama Maker 6*, a fim de formar uma imagem panorâmica a partir de diferentes *frames*. Posteriormente, o substrato de cada território foi analisado a partir do *software Coral Point Reef with Excel extension* (CPCe) (KOHLENER; GILL, 2006). Cada imagem exportada recebeu 200 pontos espalhados aleatoriamente e cada um foi identificado para posterior cálculo percentual de cobertura. Os substratos foram classificados em: zoantídeo; alga; coral; esponja; equinodermo; rocha nua; gorgônia; desconhecido; outro e *tape* (corrente e sombra). Como a área de análise do *software* é retangular e os territórios são irregulares, os pontos fora do território foram desconsiderados (Figura 6). Posteriormente os dados foram exportados para Excel com percentual de cobertura, índice de diversidade de Shannon-Wiener e Simpson, sempre desconsiderando os pontos fora do território e os categorizados como *tape*. Além disso, a partir de frames, o *software* CPCe foi utilizado para medir o comprimento (cm) dos indivíduos de *S. fuscus* e suas respectivas áreas territoriais (m²) (Figura 7). A partir da área total dos territórios e os percentuais de cobertura, foram calculadas áreas (m²) de cobertura de zoantídeos e algas.

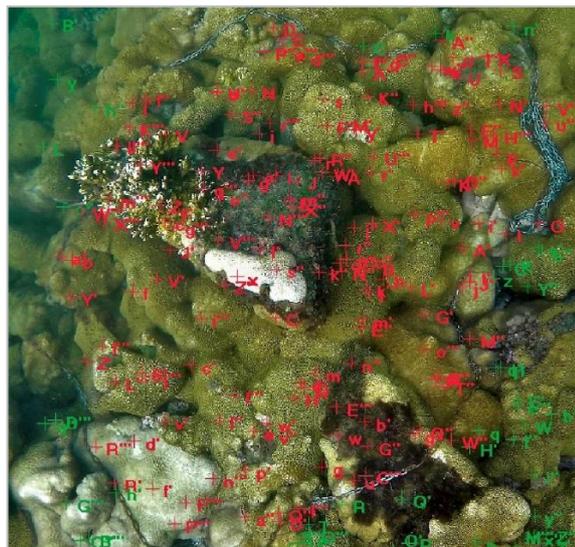


Figura 6: Território de *Stegastes fuscus* com distribuição aleatória de pontos de análise no *software* CPCe. **Pontos vermelhos** – pontos analisados. **Pontos verdes** – pontos desconsiderados.

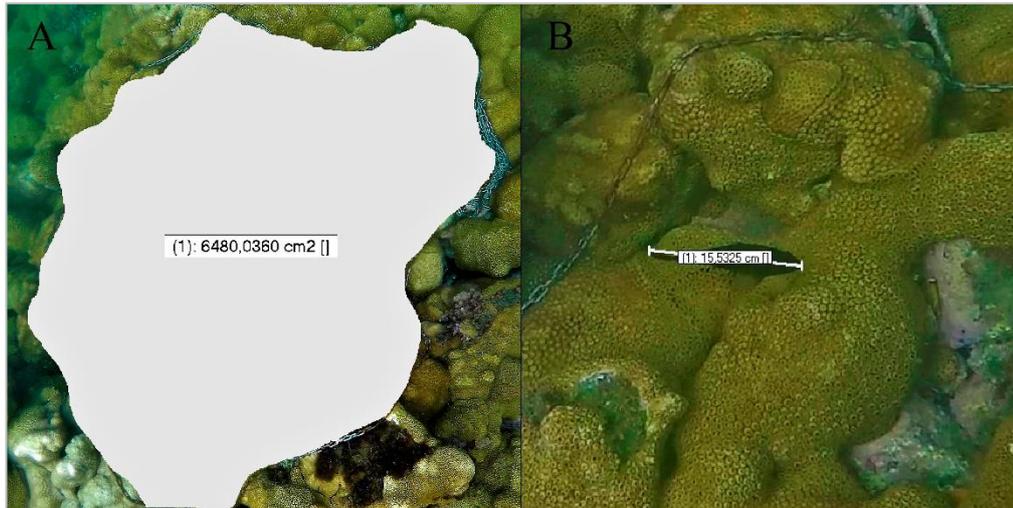


Figura 7: **A** – Cálculo de área do território pelo *software* CPCe. **B** – Cálculo de comprimento do indivíduo a partir do *software* CPCe.

3.3.3 Análise da influência das variáveis ambientais, bióticas e bionômicas no comportamento de defesa

A fim de compreender a influência das variáveis ambientais, bióticas e bionômicas no total de ataques do *Stegastes fuscus*, foram realizadas análises de regressão linear simples para verificar a associação do total de ataques com as seguintes variáveis: temperatura, comprimento do indivíduo, área territorial, abundância no entorno, número de vizinhos, percentual de algas, percentual de zoantídeos, cobertura de algas, cobertura de zoantídeos, índice de Shannon-Wiener para substrato (heterogeneidade) e índice de Simpson para substrato (heterogeneidade).

3.3.4 Análise do índice de probabilidade de ataque

Para comparar a probabilidade relativa de se atacar um invasor, calculou-se para cada indivíduo de *S. fuscus* um índice de probabilidade de ataque contra as demais espécies de peixes recifais ou outros indivíduos de *S. fuscus*. O índice de probabilidade de ataque é definido como o total de indivíduos atingidos por comportamentos de defesa (ataque a invasor e ataque a não invasor) contra determinada espécie em um período de observação, dividido pelo total de indivíduos que interagiram (ataques e tolerância a invasor) da espécie nesse intervalo (adaptado da metodologia de Schacter et al., 2013). Os valores deste índice variam entre 0 e 1, em que 0 é a menor probabilidade de ataque possível e 1 é a maior. Para este índice, considerou-se como espécies agonísticas para o *S. fuscus* as que tiveram média maior ou igual a 0,7.

Dentre todas as espécies que foram observados eventos de interação com o *S. fuscus*, foram selecionadas as 10 espécies que apresentaram a maior quantidade destes eventos. Posteriormente, considerando cara indivíduo de *S. fuscus* como unidade amostral, procedeu-se o cálculo da média dos índices de probabilidade de ataque para cada uma destas 10 espécies. A partir destes resultados, foi testado se existe diferença estatística entre os agrupamentos de espécies classificadas como agonísticas e toleráveis, através do teste PERMANOVA no *software PAST Statistics*.

3.3.5 Análise do índice de seletividade de ataque

A fim de se determinar a relação entre disponibilidade de indivíduos para ataque e indivíduos atacados, foi calculado para cada indivíduo um índice de seletividade (IVLEV, 1961) para cada espécie que interagiu, de acordo com o modelo a seguir: $IEI = (\%AtX - \%AbuX) / (\%AtX + \%AbuX)$. Considerou-se: “%AtX” a porcentagem de ataque contra espécie X em relação ao total de ataque em um período de observação, e “%AbuX” o percentual da abundância da espécie X em relação a abundância total em um período de observação. Para este cálculo, foi considerado ataque como a soma de ataque a um invasor e ataque a não invasor, e abundância como a soma de ataque a um invasor, ataque fora e tolerância a um invasor. Os valores para este índice variam entre -1,0 e 1,0, em que valores entre 0 e 1,0 representam preferência para ataque e valores entre -1,0 e 0 representam tolerância (KREBS, 1989). Para este índice, considerou-se como espécies agonísticas para o *S. fuscus* as que tiveram média maior que zero. Posteriormente, considerando cada indivíduo de *S. fuscus* como unidade amostral, procedeu-se o cálculo da média dos índices de seletividade de ataque para cada uma destas 10 espécies. A partir destes resultados, analisou-se a validação estatística do agrupamento destas espécies em relação a sua classificação em agonísticas e toleráveis através do teste PERMANOVA no *software PAST Statistics*.

3.3.6 Análise da intensidade de ataque

Avaliou-se a intensidade de ataque dos indivíduos sobre as diferentes espécies, através de uma classificação ordinal de comportamento agressivo, metodologia adaptada de Schacter et al., 2013. A intensidade foi dividida em três graus diferentes, em ordem crescente: (1) tolerância a um invasor; (2) ataque a um invasor e (3) ataque fora do território. Cada intensidade de defesa foi contabilizada por indivíduo e calculado um percentual de cada nível por espécie de peixe. Posteriormente, considerando cara indivíduo de *S. fuscus* como unidade amostral, procedeu-se o cálculo da média dos percentuais de cada intensidade de ataque para

cada uma destas 10 espécies. A partir destes resultados, analisou-se a validação estatística do agrupamento destas espécies em relação a sua classificação em agonísticas e toleráveis através do teste PERMANOVA no *software PAST Statistics*.

3.3.7 Análise do *trade-off*

Para analisar se há um *trade-off*, a taxa de forrageamento foi correlacionada com a taxa de defesa (ataque), utilizando a Correlação de Pearson.

3.3.8 Análise multivariada

A fim de descrever a relação entre as variáveis, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) a partir do *software PAST Statistics*. Para essa análise, os indivíduos foram classificados em: passivos (0 ataques), em azul; estressados (a partir de 8 ataques), em vermelho e comportamento padrão (entre 1 e 7 ataques), em preto. Os indivíduos com dados faltantes foram excluídos. As variáveis utilizadas para a análise foram: forrageamento, comprimento do animal, área territorial, cobertura de algas, número de vizinhos, abundância de espécies classificadas como agonísticas e abundância total. Os valores das variáveis foram padronizados. Além disso, considero-se variáveis significativamente correlacionadas aos eixos aquelas com autovalor igual ou superior a uma distância (d) do centro dos eixos (ponto médio de todas as variâncias no hiperespaço ou centróide), determinada a partir da fórmula: $d = \sqrt{2/n}$, onde: d é a distância do centróide e n é o número de variáveis consideradas na análise.

4 RESULTADOS

4.1 Comunidade de peixes recifais

No entorno dos territórios de *S. fuscus* foi encontrada uma abundância de 1637 peixes de 34 espécies, pertencentes a 17 famílias (Tabela 1). As espécies mais abundantes foram: *Haemulon aurolineatum*, *Stegastes fuscus*, *Haemulon Steindachneri*, *Abudefduf saxatilis* e *Halichoeres poeyi*.

Tabela 1: Composição da comunidade de peixes recifais encontrada no entorno dos territórios indivíduos de *S. fuscus* analisados.

Espécies por famílias	Guilda trófica
Acanthuridae	
<i>Acanthurus bahianus</i>	Herbívoro
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Herbívoro
Caethodontidae	
<i>Chaetodon striatus</i>	Invertívoro
<i>Chaetodon sedentarius</i>	Invertívoro
Carangidae	
<i>Caranx crysos</i>	Carnívoro
<i>Decapterus punctatus</i>	Planktivore
<i>Pseudocaranx dentex</i>	Planktivore
Diodontidae	
<i>Diodon hystrix</i>	Invertívoro
Gerreidae	
<i>Eucisnostomus argenteus</i>	Invertívoro
Haemulidae	
<i>Haemulon aurolineatum</i>	Invertívoro
<i>Haemulon steindachneri</i>	Invertívoro
Holocentridae	
<i>Holocentrus ascensionis</i>	Carnívoro
Labridae	
<i>Halichoeres brasiliensis</i>	Invertívoro
<i>Halichoeres dimidiatus</i>	Invertívoro
<i>Halichoeres poeyi</i>	Invertívoro
<i>Halichoeres sazimai</i>	Invertívoro
Monacanthidae	
<i>Aluterus scriptus</i>	Onívoro
<i>Cantherhines pullus</i>	Onívoro

Tabela 1 (continuação): Composição da comunidade de peixes recifais encontrada no entorno nos territórios indivíduos de *S. fuscus* analisados.

Espécies por famílias	Categoria trófica
Mulidae	
<i>Pseudopeneus maculatus</i>	Invertívoro
Pomacanthidae	
<i>Pomacanthus paru</i>	Invertívoro
Pomacentridae	
<i>Abudefduf saxatilis</i>	Onívoro
<i>Stegastes fuscus</i>	Herbívoro
<i>Stegastes pictus</i>	Onívoro
<i>Stegastes variabilis</i>	Herbívoro
Scaridae	
<i>Cryptotomus roseus</i>	Herbívoro
<i>Sparisoma axilare</i>	Herbívoro
<i>Sparisoma frondosum</i>	Herbívoro
<i>Sparisoma radians</i>	Herbívoro
Sciaenidae	
<i>Pareques sp.</i>	Carnívoro
Serranidae	
<i>Epinephelus marginatus</i>	Carnívoro
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	Carnívoro
<i>Serranus atrobrancus</i>	Invertívoro
Sparidae	
<i>Diplodus Argenteus</i>	Onívoro
Tetraodontidae	
<i>Sphoeroides spengleri</i>	Invertívoro

4.2 Influência das variáveis ambientais e bionômicas no comportamento de defesa

Não foi encontrada nenhuma relação significativa no emprego do comportamento de ataque com as variáveis avaliadas (Tabela 2).

Tabela 2: Dados de regressão linear para a relação das variáveis ambientais e bionômicas com o total de ataque. Correlação de Pearson (r), índice de explicabilidade (R^2) e índice de significância ($P < 0,05$).

Variáveis	r	R^2	P
Temperatura (°C)	0,06	0,00	0,80
Comprimento (cm)	0,19	0,03	0,44
Área (m ²)	-0,06	0,00	0,80
Abundancia	0,17	0,03	0,51
Número de vizinhos	0,00	0,00	0,99
% Alga	0,13	0,02	0,61
% Zoantídeos	-0,10	0,01	0,69
Alga (m ²)	0,17	0,03	0,51
Zoantídeos (m ²)	-0,17	0,03	0,50
Índice de Shannon-Wiener do substrato	-0,22	0,05	0,37
Índice de Simpson do substrato	-0,15	0,02	0,54

4.3 Índices de ataque

Dentre as 354 interações observadas, 342 ocorreram com as seguintes espécies, em ordem decrescente de frequência: *Haemulon aurolineatum*, *Halichoeres poeyi*, *Haemulon steindachneri*, *Stegastes fuscus*, *Abudefduf saxatilis*, *Chaetodon striatus*, *Acanthurus chirurgus*, *Acanthurus bahianus*, *Diplodus argenteus* e *Sphoeroides spengleri*.

Ao quantificar as interações através dos índices de ataque (Tabela), as espécies *A. saxatilis*, *A. bahianus*, *A. chirurgus*, *C. striatus* e *D. argenteus* foram classificadas como espécies agonísticas para o *Stegastes fuscus*. Enquanto que para as espécies *H. aurolineatum*, *H. steindachneri*, *H. poeyi*, *S. spengleri* e *S. fuscus* observou-se uma maior tolerância a sua presença.

Os resultados do teste PERMANOVA confirmaram a diferença entre o grupo das espécies agonísticas e o das toleráveis. Para o índice de probabilidade de ataque (Figura 8) o teste apresentou $P=0,02$, já para o índice de seletividade de ataque (Figura 9) o teste mostrou $P=0,03$.

4.4 Intensidades de ataques

Dentre os comportamentos analisados, o que apresenta maior intensidade agonística, comportamento 3 (Ataca invasor) foi relativamente mais efetuado contra as mesmas cinco espécies classificadas como agonísticas. No caso das espécies toleráveis observa-se o emprego maior do comportamento de menor intensidade 1 (Tolera invasor). Os testes de

PERMANOVA foi significativo para o comportamento 1 ($P=0,02$) e não significativos para os comportamentos 2 ($P=0,53$) e 3 ($P=0,08$). Apesar da não significância estatística apresentada para o comportamento 3. Desta forma, a intensidade de ataque (Figura 10) reforça o resultado que diferencia as espécies como agonísticas e toleráveis.

Tabela 3: Média dos índices de probabilidade de ataque e Ivlev por espécie organizados em ordem alfabética.

Espécies	Probabilidade	Ivlev
<i>Acanthurus bahianus</i>	1,00	0,14
<i>Acanthurus chirurgus</i>	1,00	0,07
<i>Chaetodon striatus</i>	1,00	0,21
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0,54	-0,29
<i>Haemulon steindachneri</i>	0,51	-0,22
<i>Halichoeres poeyi</i>	0,49	-0,34
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0,79	0,05
<i>Stegastes fuscus</i>	0,59	-0,20
<i>Diplodus Argenteus</i>	1,00	0,30
<i>Sphoeroides spengleri</i>	0,25	-0,62

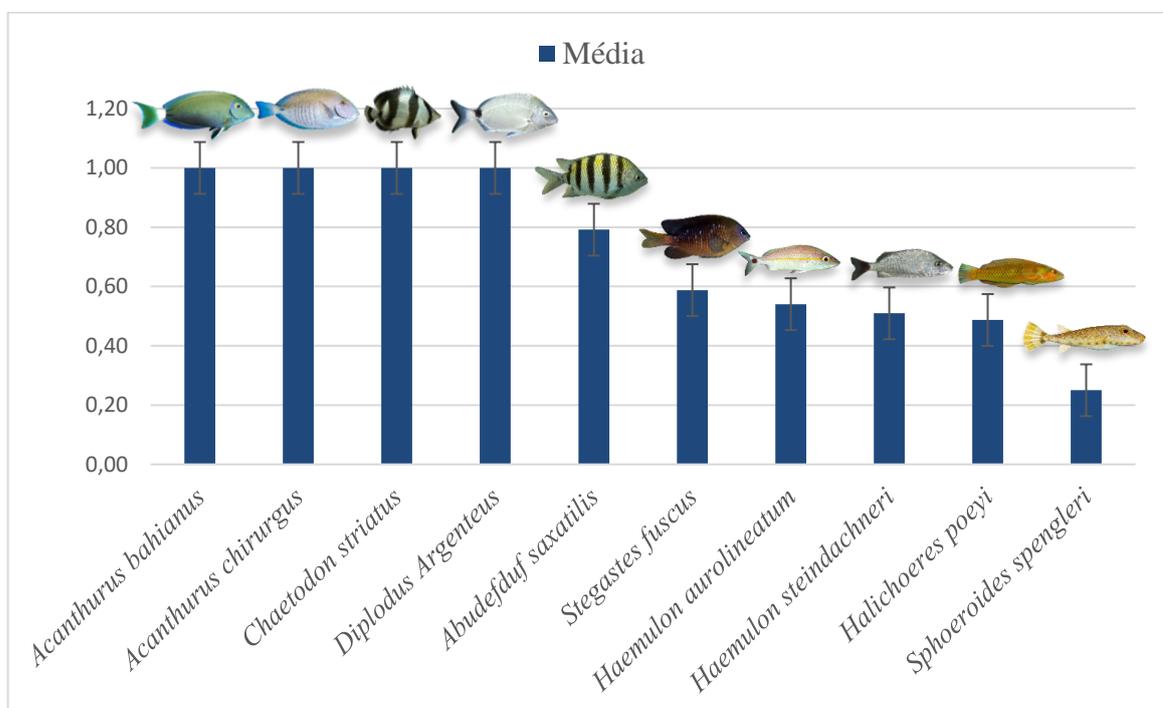


Figura 8: Média do índice de probabilidade de ataque por espécie em ordem decrescente. Barra de erros representa o erro padrão.

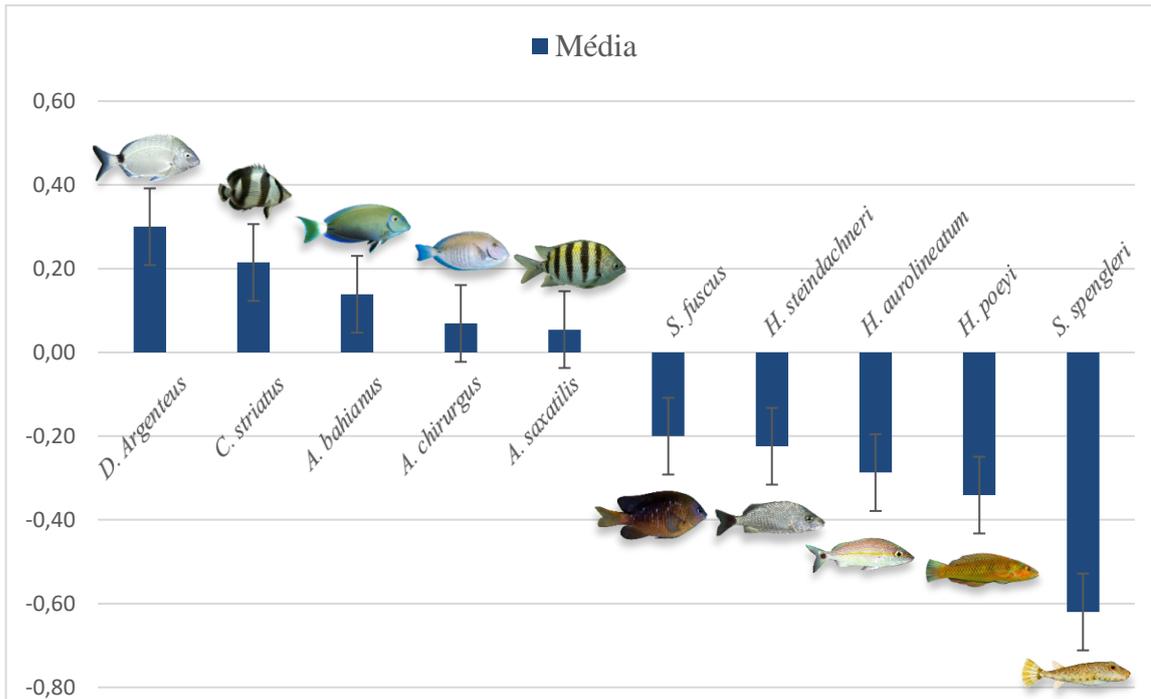


Figura 9: Média do índice de seletividade por espécie em ordem decrescente. Barra de erros representa o erro padrão.

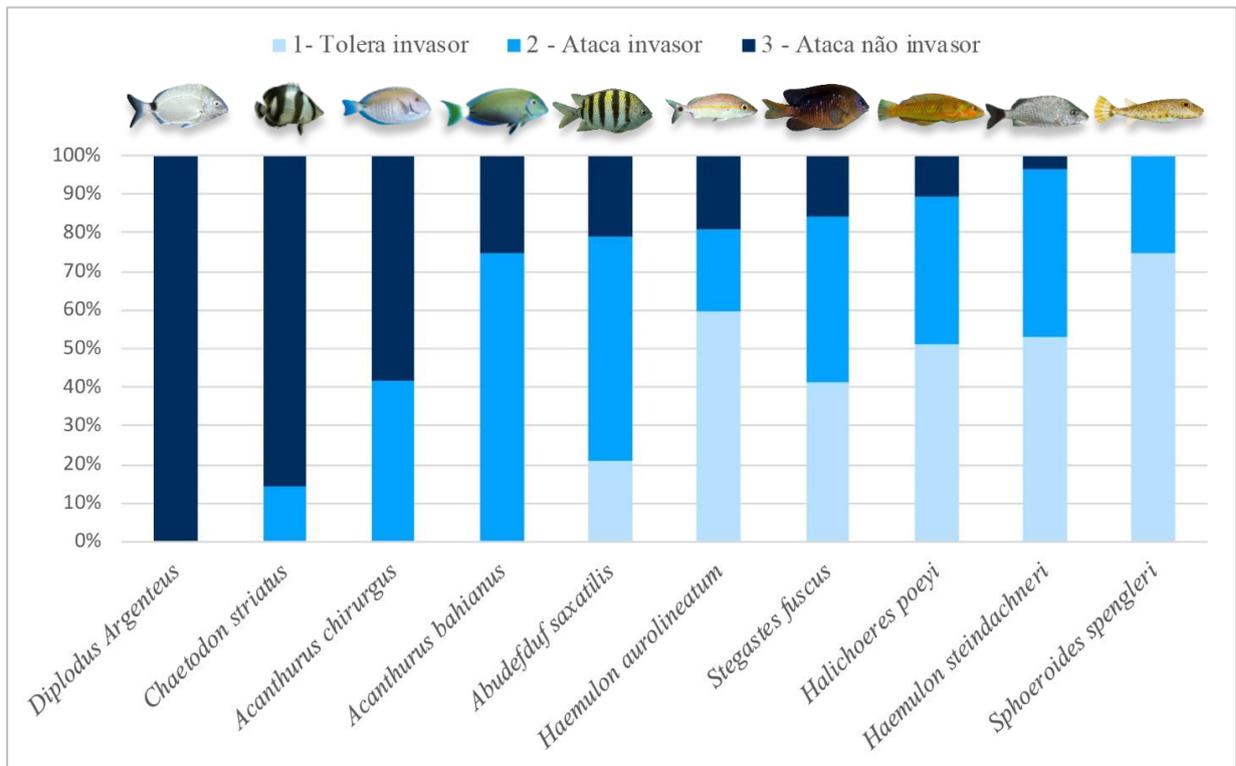


Figura 10: Média de intensidades de ataques por espécie em ordem decrescente em relação ao comportamento “3 – Ataca não invasor”.

4.5 Análise multivariada

O limite do autovalor a ser considerado para determinar se a contribuição de uma variável no componente da análise apresenta significância foi de 0,53. A análise de componente principal mostrou que o PC1 explica 26,5% da variação apresentada pelos dados, sendo este eixo composto por uma única variável, a área de cobertura por alga no território dos indivíduos de *S. fuscus* (Figura 11). O segundo PC, explica 23,0% da variação observada, sendo este componente determinado pela taxa de forrageamento e pelo número de vizinhos no entorno dos territórios (Figura 11). Ademais, todos os outros eixos determinados pela análise apresentaram valores inferiores a 20,0%.

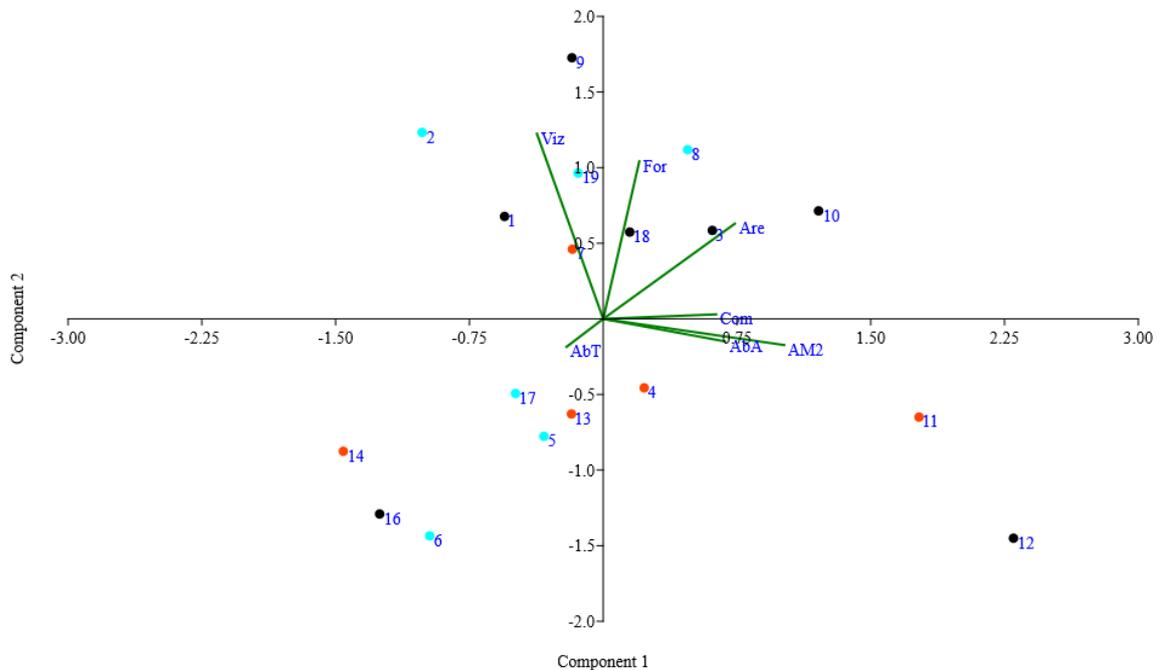


Figura 11: Análise de componentes principais (PCA). **Pontos Azuis** - indivíduos de *S. fuscus* que não realizaram ataques. **Pontos Pretos** - indivíduos de *S. fuscus* que realizaram de um a sete ataques. **Pontos Laranjas** - indivíduos de *S. fuscus* agressivos que realizaram acima de sete ataques. **AbT** - abundância de todos os peixes recifais no entorno dos territórios. **AbA** - abundância de todas as espécies consideradas agonísticas no entorno dos territórios. **AM2** - área coberta por algas nos territórios. **Are** - área dos territórios. **Com** - comprimento dos indivíduos de *S. fuscus*. **For** - quantidade de eventos de forrageamento. **Viz** - número de indivíduos de *S. fuscus* no entorno dos territórios.

4.6 Trade-off

A análise realizada para verificar o emprego do gasto energético nos comportamentos de defesa e forrageamento, mostrou uma correlação (Figura 12) não significativa ($r = -0,18$).

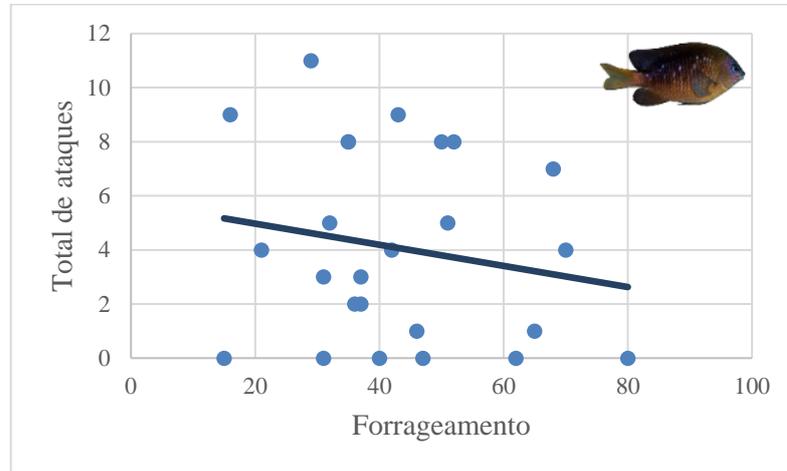


Figura 12: Correlação entre o número de investidas no substrato (forrageamento) e total de ataques por 10 minutos do *Stegastes fuscus* ($r=-0,18$ / $R^2=0,03$ / $p>0,05$).

5 DISCUSSÃO

5.1 Comportamento territorialista do *Stegastes fuscus* frente à assembleia de peixes

Os dados não mostraram que a taxa de ataque é diretamente influenciado pelas variáveis de composição do território, área, tamanho do indivíduo, abundância no entorno, número de vizinhos e temperatura (Tabela 2). Isso vai de encontro a hipótese de que a disponibilidade de recursos no território e áreas densamente povoadas podem favorecer uma maior agressividade (ADAMS 2001; DILL et al., 1981; FOSTER, 1985; HOLBROOK; SCHMITT, 2002). É possível que outros fatores de qualidade do território, como valor nutricional das algas, sejam determinantes mais importantes para caracterização do território (ADAMS 2001; DILL et al. 1981; FOSTER 1985). Apesar da abundância no entorno não ter influenciado no comportamento individual (Tabela 2), a competição direta pode contribuir para a variação no comportamento de defesa (Tabela 3, Figuras 8-10).

Em ambientes recifais, a densidade e a diversidade de competidores representam um desafio para a avaliação de ameaças potenciais para peixes herbívoros territorialistas (SCHACTER, 2013). A identificação precisa e avaliação de ameaças de invasores, é um dos principais desafios para um animal dessa guilda, como o *S. fuscus*. Ambientes com espécies intimamente relacionadas e com nichos sobrepostos resultam em uma alta competitividade e interações complexas (MYRBERG; THRESHER, 1974). Nesses ambientes, os territorialistas encontram indivíduos de diferentes espécies e devem ser capazes de reconhecer quais invasores representam maior ameaça, para, desta forma, utilizar sua energia da maneira mais eficiente (SCHACTER, 2013).

No presente estudo foi possível observar que dentre as 34 espécies observadas no entorno do território dos indivíduos de *S. fuscus*, 17 delas interagiram com o peixe Donzela, sendo 15 alvos de eventos de ataque. Dentre as 10 espécies que mais interagiram, 5 foram classificadas como agonísticas. Cabe dizer que dentre essas espécies, 4 incluem algas em sua dieta (*Abudefduf saxatilis*, *Acanthurus bahianus*, *Acanthurus chirurgus* e *Diplodus argenteus*).

Todos os indivíduos de *S. fuscus* apresentam em seus territórios um banco de algas ($\bar{x}=0,3m^2$), segundo componente mais abundante no substrato dos territórios. Isso pode estar relacionado com o manejo e conservação que os peixes-donzela exercem sobre as algas de seus territórios, a partir dos comportamentos de jardinagem (DELOACH, 1999). Tal

comportamento exemplifica o papel de espécie chave que o *S. fuscus* tem na determinação da estrutura bentônica destes ambientes (HIXON; BROSTOFF, 1983; PAINE, 1969). Visto isso, a defesa territorial contra possíveis competidores é um fator importante para sobrevivência da espécie, que reconhecem outros herbívoros como uma possível ameaça. Isso pode explicar que para invasores de outras espécies, o gênero *Stegastes* responde a um padrão de identificação das ameaças, seja de forma inata ou adquirida (STACH et al., 2004). Esses dados reforçam a ideia de que o comportamento territorialista é destinado a defender recursos contra indivíduos que possam vir a explorá-los (CARPENTER, 1987). Essa seletividade é explícita quando se observa as altas probabilidades de ataque (Figura 8), seletividades de ataque (Figura 9) e intensidades de ataque (Figura 10) contra as espécies herbívoras analisadas neste trabalho.

Apesar de se reconhecer que uma sobreposição de nichos alimentares entre duas espécies fundamente a existência de uma competição interespecífica entre elas, outros tipos de ameaças qualitativamente diferentes, poderiam implicar na existência destas interações desarmônicas (SCHACTER, 2013). Os resultados apresentados fornecem um exemplo desta variação, a espécie *Chaetodon striatus*, foi categorizada dentre as espécies mais agonísticas para o *Stegastes fuscus*, mesmo não sendo herbívoro. Além dos índices de ataque mostrarem preferência de ataque contra o *C. striatus*, a maior parte ocorreu fora do território, forma de ataque classificada como a de maior intensidade possível (Figura 4).

Os Chaetodontídeos, apesar de não serem muito seletivos, são conhecidos por se alimentarem de pólipos e muco de corais (BONALDO et al. 2005). Sabe-se que sua dieta é mais ampla que isso e pode incluir *Palythoa sp.* (zoantídeo), animal apreciado por muitos peixes, não apenas como alimento (BONALDO et al., 2005; BROWN; BYTHELL, 2005).

Os resultados de cobertura do substrato apontam que apenas um indivíduo de *S. fuscus* não apresentou *Palythoa sp.* em seu território e em média de 51,5% dos territórios são cobertos por zoantídeos. Isso pode ser explicado por esses organismos possuírem uma substância alelopática chamada paliotoxina, que pode beneficiar o peixe protegendo-o de parasitas (BASTIDAS; BONE, 1996). Além disso, nota-se que áreas com grande cobertura de zoantídeos apresentam menor abundância de peixes herbívoros, uma vantagem para o *S. fuscus*, uma vez que diminui a competição por recursos no ambiente (VIEIRA; FORTES, 2019). Em campo é possível observar grandes cardumes de herbívoros, como *Acanthurus bahianus* e *Acanthurus chirurgus*, em áreas com baixa cobertura de zoantídeos. Sendo assim,

a espécie *Chaetodon striatus*, apesar de não consumir algas, é considerado uma ameaça para a manutenção da composição do território do *S. fuscus*, o que em si justificaria os altos índices de ataque (Tabela 3, Figuras 8 e 9) e intensidade de ataque (Figura 10) contra a espécie.

Dentre as espécies consideradas toleráveis (*Haemulon aurolineatum*, *Haemulon steindachneri*, *Halichoeres poeyi*, *Sphoeroides spengleri* e *Stegastes fuscus*), as espécies *Haemulon aurolineatum*, *Haemulon steindachneri*, *Halichoeres poeyi* e *Sphoeroides spengleri* não consomem algas. Assim como o *Chaetodon striatus*, são invertívoros, entretanto não têm *Palythoa spp.* em sua dieta, se alimentam principalmente de pequenos crustáceos, moluscos e outros invertebrados bênticos (COURTENAY; SAHLMAN, 1978; FIGUEIREDO; MENEZES, 2000; GÓMEZ-CANCHONG et al., 2004; RANDALL, 1967). Desse modo, essas espécies não possuem nichos sobrepostos ao do *S. fuscus*, por não serem competidores diretos e, conseqüentemente, não representariam uma ameaça. Ademais, além de serem as mais abundantes, a maior parte das espécies da assembleia de peixes recifais da região pertence à guilda dos consumidores de invertebrados, o que levaria a uma intensificação dos eventos de interação, o que resultaria em uma maior possibilidade de reconhecimento dessas espécies pelos indivíduos de *S. fuscus* (FERREIRA; GONÇALVES; COUTINHO, 2001).

A relação do emprego de ataques e o grau de ameaça representado por competidores com maior sobreposição de nichos não encontra suporte nos resultados apresentados no caso das interações intraespecíficas. As interações com *S. fuscus* foram categorizadas como interações de tolerância, mesmo se tratando de competidores diretos por recursos alimentares e habitat. Contudo, vale ressaltar que isso pode estar associado ao fato desta ser a espécie de maior abundância em seus locais de ocorrência e, desta forma, os indivíduos de *S. fuscus* podem reconhecer intrusos individuais com os quais tiveram interações repetidas (DELOACH, 1999; LEISER; ITZKOWITZ, 1999). Esses dados vão de encontro a estudos anteriores, que mostram que os ataques intraespecíficos são os que mais ocorrem nesta espécie (LONZETTI; FORTES, 2016). Esta contradição pode ser explicada por diferenças metodológicas entre estes dois estudos. Lonzetti & Fortes (2016) avaliaram apenas o número absoluto de ataques, não considerando as eventuais tolerâncias e a disponibilidade de indivíduos para possíveis ataques que não foram desferidos. Desta forma, o presente estudo, ao delimitar a área do território, contabilizar as invasões e inventariar o seu entorno, possibilitou uma relativização na ocorrência destes eventos de ataque.

Ainda que os dados apontem para o efeito que a presença de indivíduos das espécies agonísticas tem na no emprego de mecanismos de defesa de território (Tabela 3, Figuras 8-10), quando se analisa esta associação por meio de uma correlação, estas mesmas variáveis não apresentam uma relação com significância estatística. Desta forma, esta observação em adição a ausência de correlação do emprego de eventos de ataque com as demais variáveis ambientais e bionômicas (Tabela 2), indicam que nenhuma dessas variáveis isoladamente explicaria a adoção deste comportamento, o que justificaria o emprego de análises estatísticas multivariadas em prol do entendimento do funcionamento deste comportamento (Figura 11).

Na análise de componente principal, apesar dos resultados mostrarem que três variáveis (área de cobertura por algas no território, forrageamento e número de vizinhos) explicariam aproximadamente metade da variação apresentadas pelas sete variáveis analisadas, a distribuição gráfica dos indivíduos de *S. fuscus* não permitiu agrupá-los em relação ao comportamento de defesa do território (Figura 11). Desta forma, não se justificaria a adoção de outra técnica de análise multivariada que pudesse quantificar a intensidade desta associação.

Apesar desta análise multivariada não ser conclusiva, mostra o grau de complexidade para compreender a contribuição que estes diversos fatores teriam para o emprego destes mecanismos de defesa. Os resultados evidenciaram que ao se analisar a territorialidade, além da disponibilidade de recursos (cobertura por algas, Figura 11), devem se considerar tanto os aspectos relacionados a ecologia do organismo (forrageamento, Figura 11) quanto a caracterização do ambiente em que ele se encontra em relação a presença de espécies potencialmente competidoras (Tabela 3 e Figuras 8-10), bem como o adensamento populacional da população (vizinhos, Figura 11).

5.2 Trade-off

No presente trabalho, verificou-se a inexistência de uma correlação significativa entre forrageamento e total de ataque, o que não fundamentaria a hipótese de que o emprego de ataques implica em uma diminuição de investidas no substrato. Para esta hipótese, o tempo destinado a eventos de defesa de território implicaria em uma redução no tempo destinado a busca por alimentos. De forma diferente a esta hipótese, esta pesquisa ratifica os resultados de estudos anteriores de Cleveland (1999) e Menegatti et al. (2003), que mostram que a defesa territorial tem custos energéticos mínimos para algumas espécies do gênero *Stegastes*. Isso sugere que a evolução e o refinamento do comportamento territorialista foi direcionada pelo

custo energético, ou seja, os animais podem ter evoluído para se comportarem de maneira energeticamente eficiente (CLEVELAND, 1999; MYRBERG; THRESHER, 1974; WILSON et al., 1990 apud MENEGATTI et al., 2003).

Embora em certos casos a territorialidade possa implicar em alto custo energético, quando se trata do *S. fuscus* isso pode ser questionado, uma vez que a seletividade em seus mecanismos de defesa e a baixa incidência de combate com danos físicos (observação em campo) favorece o baixo custo energético (CLEVELAND, 1999; MARLER et al., 1995; MENEGATTI et al., 2003; PEIMAN; ROBINSON, 2010; YDENBERG; KREBS, 1978).

Sob outro aspecto, tanto o tamanho do território do *S. fuscus* ($\bar{X}=0,83\text{m}^2$), quanto a manutenção de um “jardim” com algas, implicariam em um gasto energético menor destinado ao forrageamento. Desta forma, poderíamos esperar que ainda que haja um excessivo tempo destinado a eventos de defesa de território, a proximidade do recurso alimentar a ser consumido não implicaria em uma redução na sua taxa de alimentação.

Contudo, este resultado deve ser tratado com ressalva, uma vez que este e outros estudos que realizaram esta análise tiveram um curto tempo de amostragem. Isso pode dar um parâmetro insuficiente, uma vez que o peixe pode não estar forrageando nem atacando, mas sim em guarda, comportamento não quantificado nesses trabalhos (MENEGATTI, 2003).

6. CONCLUSÃO

A taxa e intensidade de ataque da espécie *Stegastes fuscus* varia entre as diferentes espécies presentes no entorno do território, geralmente associado ao grau de sobreposição de nicho e possíveis reconhecimentos dos indivíduos. Além disso, observou-se que o gasto energético envolvido no emprego de ataque não influencia na taxa de forrageamento, eficiência associada a seletividade de ataque e a proximidade ao recurso. Ademais, ficou demonstrado que, apesar da reconhecida relação dos eventos de ataque com diversas variáveis bionômicas e ambientais, estas não apresentaram a relação esperada tanto quando analisadas isoladamente, quanto quando analisadas em conjunto.

7. REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS E. S. Approaches to the study of territory size and shape. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, p. 277–303. 2001.
- ALBUQUERQUE, C. B. B. S.; MARTINS, A. S. O peixe donzela, *Stegastes fuscus* em poças rasas de maré: engenheiro do ecossistema ou navegador oportunista?. Dissertação (Mestrado). [s.l: s.n.], 2018
- ALLEN, G. R. Damselfishes of the South Seas. **New Jersey: T.F.H. Publications**, p. 240. 1975.
- ALLEN, G. R. Damselfishes of the world. **Melle, Germany: Mergus Publishers**, p. 271. 1991.
- AUED, A. W.; FLOETER, S. R. Comportamento territorial e alimentar do peixe-donzela, *Stegastes fuscus* (Pisces : Pomacentridae) ao longo da costa brasileira. Dissertação (Mestrado). [s.l: s.n.]. 2012.
- BASTIDAS, C.; BONE, D. Competitive strategies between *Palythoa caribaeorum* and *Zoanthus sociatus* (Cnidaria: Anthozoa) at a reef flat environment in Venezuela. **Bulletin of Marine Science**, v. 59, n. 3, p. 543–555, 1996.
- BONALDO R. M.; KRAJEWSKI J. P.; SAZIMA I. Meals for two: foraging activity of the butterflyfish *Chaetodon striatus* (perciformes) in southeast Brazil. **Brazil Journal of Biology**, v. 65, p. 211–215. 2005.
- BOOTH, D. Juvenile groups in a coral-reef damselfish: density-dependent effects on individual fitness and population demography. **Ecology**, v. 76, p. 91–106. 1995.
- BROWN, J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems. **Wilson Bulletin**, v. 76, p. 160–169. 1964.
- BROWN BE AND BYTHELL JC. Perspectives on mucus secretion in reef corals. **Marine Ecology Progress Series**, v. 296, p. 291–309. 2005.
- CANAN, B.; CHELLAPA, S.; ARAÚJO, A. Dinâmica populacional e alimentar de *Stegastes fuscus* (Osteichthyes: Pomacentridae) em arrecifes da praia de Búzios, Rio Grande do Norte.

donzela, *Stegastes fuscus* (Pisces : Pomacentridae) ao longo da costa brasileira. Tese (doutorado) [s.l: s.n.]. 2007.

CASTRO, C. B. BDT - Avaliação e Ações Prioritárias para a Conservação da Biodiversidade da Zona Costeira e Marinha: Recifes de Coral. Relatório técnico. p. 110. 1998.

CASTRO, C. B.; PIRES, D. O. Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing. **Bulletin of Marine Science**, v. 69 (2), p. 357-271. 2001.

CARPENTER, F. L. Food abundance and territoriality. **American Zoologist**, v. 27, p. 387–399. 1987.

CARVALHO-FILHO, A.; BERTONCINI, A. A.; BONALDO, R. M.; FERREIRA, C. L.; GADID, O. B. F.; FLOETER, S.; GASPARINI, J. L.; GERHARDINGER, L. C.; GODOY, E. A. S.; JOYEUX, J.; KRAJEWSKI, J. P.; KUITER, R.; HOSTIM-SILVA, M.; LUIZ-JÚNIOR, O. J.; MARQUES, S.; MENDES, L.; RANGEL, C. A; ROCHA, L. A; ROSA, I. L.; SAMPAIO, C. L. S.; SAZIMA, C.; SAZIMA, I. Peixes Recifais do Brasil; Uma síntese. In: **XVI Encontro Brasileiro de Ictiologia**, João Pessoa. 2005.

CECCARELLI D. M., JONES G. P., MCCOOK L. J. Territorial damselfish as determinants of structure of benthic communities on coral reefs. **Oceanograph and Marine Biology**. v. 39, p. 355–389. 2001.

CECCARELLI D. M. Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multi-species comparison. **Coral Reefs**, v. 26 (4), p. 853–866. 2007.

CHAVES, L. C. T., NUNES, J. A. C. C & SAMPAIO, C. L. Shallow Reef Fish Communities of South Bahia Coast, Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 58, p. 33-46. 2010.

CLEVELAND, A. Energetic costs of agonistic behavior in two herbivorous damselfishes (*Stegastes*). **Copeia**, v. 1999 (4) p. 857–867. 1999.

CONNELL, J. H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. **Science**, v. 199 (4335), p. 1302–1310. 1978.

COURTENAY, W. R.; SAHLMAN, H. F. Pomadasyidae. In W. Fischer (ed.) FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishing Area 31). **FAO, Rome**, v. 4. 1978.

- COUTINHO, R. Sub-projeto avaliação e ações prioritárias para a zona costeira e marinha. [s.l: s.n.], 2000.
- COUTINHO, R.; ZALMON, I. R. Bentos de costões rochosos. **Biologia marinha. Rio de Janeiro: Interciência**, v. 1, p. 147–157. 2002.
- COUTINHO, R.; ZALMON, I. R. O Bentos de costões rochosos. In R. C. Pereira & A. Soares-Gomes (Ed.). **Biologia Marinha. Rio de Janeiro: Interciência**, v. 2, p. 281-298. 2009.
- DELOACH, N. **Reef Fish Behaviour: Florida, Caribbean, Bahamas**. 1st. ed. Jacksonville, FL: New World Publications, 1999.
- DILL L. M.; YDENBERG R. C. FRASER A. H. G. Food abundance and territory size in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). **Canadian Journal of Zoology**, v. 59(9), p. 1801–1809. 1981.
- FEITOSA, J. L. L.; FERREIRA, B. P.; TEIXEIRA, S. F. Alimentação e ecomorfologia trófica de *Stegastes fuscus* e *S. variabilis* (Actinopterygii: Pomacentridae) nos recifes de Tamandaré, Pernambuco. Dissertação (Mestrado). [s.l: s.n.]. 2010.
- FEITOSA, J. L. L., CONCENTINO, A. M., TEIXEIRA, S. F. & FERREIRA, B. P. Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: *Stegastes*) on South-Western Atlantic algal-dominated reefs. **Journal of Sea Research**, v. 70, p. 42-49. 2012.
- FERREIRA, C. E. L., GONÇALVES, J. E. A., COUTINHO, R. & Peret, A. C. Herbivory by the Dusky Damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 229, p. 241-264. 1998.
- FERREIRA, C. E. L.; GONÇALVES, J. E. A. The Unique Abrolhos Reef Formation (Brazil): need for specific management strategies. **Coral Reefs**, v. 18 (4), p. 352–352. 1999.
- FERREIRA, C. E. L., GONÇALVES, J. E. A., COUTINHO, R. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, p. 353–369. 2001.

FERREIRA, C. E. L., FLOETER, S. R., GASPARINI, J. L., JOYEUX, J. C., FERREIRA, B. P. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 1093–1106. 2004.

FIGUEIREDO, J. L.; MENEZES, N. A. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. **VI Teleostei. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo**. Brazil, v. 5, p. 116. 2000.

FOSTER, S. A. Size-dependent territory defense by a damselfish a determinant of resource use by group-foraging surgeonfishes. **Oecologia**, v. 67, p. 499–505. 1985.

GÓMEZ-CANCHONG, P.; MANJARRÉS L. M.; DUARTE, L.O.; ALTAMAR, J. Atlas pesquero del area norte del Mar Caribe de Colombia. **Universidad del Magdalena, Santa Marta**. p. 230. 2004.

GONZALEZ-RODRIGUEZ, E. Upwelling and downwelling at Cabo Frio (Brazil): comparison of biomass and primary production responses. **Journal of Plankton Research**, v. 14(2), p. 289–306. 1992.

GOODENOUGH, J. B.; MCGUIRE B.; WALLACE R. A. Perspectives on Animal Behaviour. **John Wiley & Sons, Inc**, New York, p. 764. 1993.

GRANT, J. W. A. Territoriality. In: Godin JGJ (ed) Behavioural ecology of teleost fishes. **Oxford University Press, Oxford**, p. 81–103. 1997.

HATA, H.; NISHIHARA, M.; KAMURA, S. Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepede) on the community structure of benthic algae. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 280, p. 95-116. 2002.

HATA H., KATO M. A novel obligate cultivation mutualism between damselfish and *Polysiphonia* algae. **Biol Letters**, v. 2, p. 593–596. 2006.

HIXON, M. A.; BROSTOFF, W. N. Damselfish as Keystone Species in Reverse: Intermediate Disturbance and Diversity of Reef Algae. **Science**, v. 220, p. 511-513. 1983.

HOLBROOK, S. J.; SCHMITT, J. Competition for shelter space causes density-dependent predation mortality in damselfishes. **Ecology**, v. 82, p. 2855–2868. 2002.

HORN, M. H.; MARTIN, K. L. M.; CHOTKOWSKI, M. A. Intertidal Fishes: Life In Two Worlds. **California: Academic Press**, p. 399. 1999.

HOSTIM-SILVA, M.; ANDRADE, A. B.; MACHADO, L. F.; GERHARDINGER, L. C.; DAROS, F. A.; BARREIROS, J. P.; GODOY, E. Peixes de Costão Rochoso de Santa Catarina. **Arvoredo**, p. 14. 2005.

IVLEV, V.S. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press, New Haven. 1961.

JARDEWESKIF, C. L. F.; DE ALMEIDA, T. C. M. Brazil Fish Assemblage on Artificial Reefs in South Brazilian Coast. **Journal of Coastal Research**, v. 39 (39), p. 1210–1214. 2006.

JONES, G. P.; NOMLAN, M. D. Feeding selectivity in relation to territory size in a herbivorous reef fish. **Oecologia**, v. 68, p. 549–55. 1986.

KOHLER, K. E.; GILL, S. M. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. **Computers and Geosciences**, v. 32 (9), p. 1259–1269. 2006.

KREBS, C. J. **Ecological Methodology**. New York, Harper Collins Publishers, XII, p. 654. 1989.

LEÃO, Z. M. A. N.; DOMINGUEZ, J. M. L. Tropical coast of Brazil. **Marine Pollution Bulletin**, v. 41 (1-6), p. 112–122. 2000.

LEHNER, P. N. **Handbook of Ethological Methods**. 2nd. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

LEISER J. K.; ITZKOWITZ M. The benefits of dear enemy recognition in three-contender convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contests. **Behavior**, v. 136 p. 983–1003. 1999.

LONZETTI, B. C.; FORTES, R. R. Análise do território de *Stegastes fuscus* (cuvier, 1830) (Pomacentridae) e os efeitos sobre o seu comportamento de defesa, em arraial do cabo, rio de janeiro – brasil. [s. n.] 2016.

LOWE-MCCONNELL, R. H. **Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais**. Ed. Universidade de São Paulo, p. 534. 1999.

LUCKHURST, B.E.; LUCKHURST, K. Analysis of the influence os substrate variables on coral reef fish communities. **Marine Biology**, v. 49, p. 317-323. 1978.

- MAHER, C. R.; LOTT, D. F. Definitions of territoriality used in study of variation in vertebrate spacing systems. **Animal Behaviour**, v. 49, p. 1581–159. 1995.
- MARLER, C. A.; WALSBURG, G.; WHITE, M. L.; MOORE, M. Increased energy expenditure due to increased territorial defense in male lizards after phenotypic manipulation. **Behaviour Ecology Sociobiology**, v. 37(4), p. 225–231. 1995.
- MEDEIROS, P. R., SOUZA, A. T. & ILARRI, M. L. Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the southwestern Atlantic Ocean. **Journal of Fish Biology**, v. 77, p. 1599-1615. 2010.
- MENEGATTI, J. V.; VESCOVI, D.L.; FLOETER S. R. Interações agonísticas e forrageamento do peixe –donzela, *Stegastes fuscus* (Peciformes: Pomacentridae). **Natureza on line**, v. 1(2), p. 45–50. 2003.
- MENEZES, N. A.; FIGUEIREDO, J. L. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. V. Teleostei (4), **Publicações do Museu de Zoologia da U.S.P.**, Universidade de São Paulo, São Paulo, p. 105. 1985.
- MENDES, T. C.; CORDEIRO, C. A. M. M.; FERREIRA, C. E. L. An experimental evaluation of macroalgal consumption and selectivity by nominally herbivorous fishes on subtropical rocky reefs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 471, p. 146–152, 2015.
- MORENO, T. R.; ROCHA, R. M. DA. Ecologia de costões rochosos. **Estudos de Biologia**, v. 34(83), p. 191–201, 2012.
- MUMBY, P. J. Stratifying herbivore fisheries by habitat to avoid ecosystem overfishing of coral reefs. **Fish and Fisheries**, v. 17(1), p. 266–278. 2016.
- MUÑOZ, R.C., MOTTA, P. J. Interspecific aggression between two parrotfishes (*Sparisoma*, Scaridae) in the Florida Keys. **Copeia**, v. 3, p. 674–683. 2000.
- MYRBERG, A. A.; THRESHER, R. E. Interspecific competition and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. **American Zoologist**, v. 14, p. 81–96. 1974.
- NELSON, J. S. Fishes of the World. **New York: John Wiley & Sons Inc.**, . 3rd ed, p. 600. 1994.

- NOBLE, G. K. The role of dominance in the social life of birds. **Auk**, v. 56, p.263–273. 1939.
- NOAA. **What is upwelling?**. Disponível em: <<http://oceanservice.noaa.gov/facts/upwelling.html>>. Acesso em: 20 Fev. 2018.
- PAINE, R. T. A note on trophic complexity and community stability. **The American Naturalist**, v. 103, n. 929, p. 91–93, 1969.
- PAULAY, G. Diversity and distribution of reef organisms. **Life and death of coral reefs**, p. 298–353. 1997.
- PEIMAN, K. S.; ROBINSON, B. W. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression. **The Quarterly Review of Biology**, v. 85(2), p. 133–158. 2010.
- PEYTON, K. A.; VALENTINO L. M.; MARUSKA, K. P. Dual Roles of an Algal Farming Damselfish as a Cultivator and Opportunistic Browser of an Invasive Seaweed. **PLOS ONE**, v. 9, p. 1-7. 2014.
- RANDALL, J. E. Food habits of reef fishes of the West Indies. **Studies in Tropical Oceanography. Miami**, v. 5, p. 665-847. 1967.
- ROBERTSON, D. R.; GAINES, S. D. Interference competition structures habitat use in a local assemblage of coral reef surgeonfishes. **Ecology**, v. 67, p. 1372–1383. 1986.
- ROBERTSON, D. R. Interspecific competition controls abundance and habitat use of territorial Caribbean damselfishes. **Ecology**, v. 77, p. 885–899. 1996.
- SCHACTER, C. R.; ALBRIGHT, L. B.; DUBOFSKY, E. A.; FITZSIMMONS, J. N.; FOCHT, R.; NADLER, L. E.; SANDERCOCK, M.; TAYLOR, L.; WALFOORT, D.; WHITTEN, T.; WILLIAMS, L. J.; ROSENTHAL, G. G. Risk-sensitive resource defense in a territorial reef fish. **Environmental Biology of Fish**, v. 96 (9), p. 813-819. 2013.
- SHIMA, J. S. Regulation of local populations of a coral reef fish via joint effects of density- and number-dependent mortality. **Oecologia**, v. 126, p. 58–65. 2001.
- STACH S.; BENARD J.; GIURFA M. Local-feature assembling in visual pattern recognition and generalization in honeybees. **Nature**, v. 429, p. 758–761. 2004.
- SZPILMAN, M. **Peixes marinhos do Brasil: guia prático de identificação**. Rio de Janeiro: MAUAD Editora Ltda., 2000.

- UNDERWOOD, A. J. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 25(2000), p. 51–76. 2000.
- VIEIRA, L. S.; FORTES, R. R. O turismo náutico e seus efeitos sobre a biodiversidade da assembleia de peixes recifais no costão rochoso da Praia do Forno em Arraial do Cabo - RJ. Monografia. [s.l: s.n.]. 2019.
- WELLINGTON G. M. Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. **Ecol Monogr**, v. 52, p. 223–241. 1982.
- WHITE, J-S. S.; O'DONNELL, J. L. Indirect effects of a key ecosystem engineer alter survival and growth of foundation coral species. **Ecology**, v. 91 (12), p. 3538–3548. 2010.
- WILSON M. A., GATTEN R. E.; GREENBERG, N. Glycolysis in *Anolis carolinensis* during agonistic encounters. **Physiology and Behavior**, v. 48, p. 139–142. 1990.
- YDENBERG, R. C.; KREBS, J. R. The tradeoff between territorial defense and foraging in the great tit (*Parus major*). **American Zoologist**, v. 27, p. 337–346. 1978.