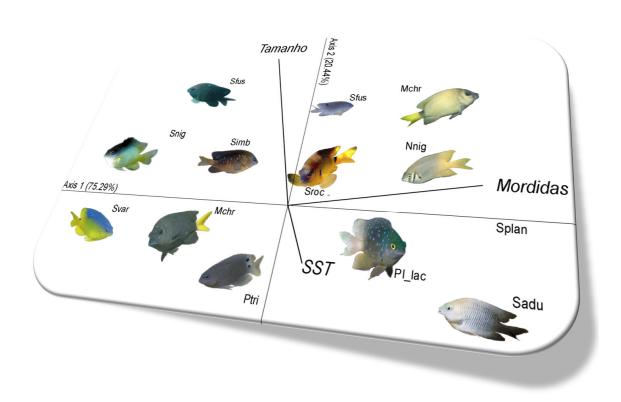
DIEGO BARNECHE ROSADO

MACROECOLOGIA ALIMENTAR DE HERBÍVOROS TERRITORIAIS: PEIXES-DONZELA (PERCIFORMES: POMACENTRIDAE)



FLORIANÓPOLIS – SC 2008

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA – UFSC CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – CCB DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA – ECZ

DIEGO BARNECHE ROSADO

MACROECOLOGIA ALIMENTAR DE HERBÍVOROS TERRITORIAIS: PEIXES-DONZELA (PERCIFORMES: POMACENTRIDAE)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado junto à disciplina BIO5156–Estágio II, Centro de Ciências Biológicas da UFSC, como requisito parcial para obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Sergio Ricardo Floeter

FLORIANÓPOLIS – SC 2008

BARNECHE, Diego Rosado

Macroecologia alimentar de herbívoros territoriais: peixes-donzela (Perciformes: Pomacentridae) / Diego Barneche Rosado – Florianópolis (SC), 2008.

Orientador: Prof. Dr., Sergio Ricardo Floeter

28 p.:il - 21 cm. X 29,7 cm. (Trabalho de conclusão de curso - Centro de Ciências Biológicas)

- 1. Macroecologia 2. Peixes-donzela 3. Mordidas/min
- I. Sergio Ricardo Floeter. II. Universidade Federal de Santa Catarina.

DIEGO BARNECHE ROSADO

MACROECOLOGIA ALIMENTAR DE HERBÍVOROS TERRITORIAIS: PEIXES-DONZELA (PERCIFORMES: POMACENTRIDAE)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado junto à disciplina BIO5156–Estágio II, Centro de Ciências Biológicas da UFSC, como requisito parcial para obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

Banca Examinadora:	
Orientador:	Prof. Dr., Sergio Ricardo Floeter Universidade Federal de Santa Catarina
Membros:	Prof. Dr., Danilo Wilhelm Filho Universidade Federal de Santa Catarina
	Prof. Dr., Paulo Antunes Horta Júnior Universidade Federal de Santa Catarina
	Prof ^a . Dr ^a ., Sonia Buck Universidade Federal de Santa Catarina

Florianópolis, 07 de julho de 2008.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais e irmãos. Devo minha vida a vocês, muito obrigado por todo apoio na escolha da minha carreira. Também por terem aturado meu temperamento nada fácil durante esses meus vinte e um anos. Preparem-se pra enfrentar mais *eco*papos daqui até o resto da vida de vocês!! Minha eterna admiração pelos exemplos de vida, honestidade e amor.

Nega.. mulher da minha vida. Sempre aturou minhas saídas de campo aos fins de semana, minhas análises de dados até altas horas, meu imediatismo pra resolver problemas e pendências.. Serei eternamente grato por todo carinho, amor, paciência e compreensão.

Meus irmãos do coração Lobato, Ph e Trevisa que me acompanharam nessa jornada. Lobato, muito obrigado pelos ensinamentos de vida e por ter me ajudado a recuperar a fé em Deus; Ph muito obrigado pela amizade no sentido literal da palavra.. sempre presente, prestes a ouvir e trocar idéia, mesmo que seja a maior merda de todas; Trevisa é a parceria pra todos os momentos, me ensinou que em Joaçaba leite se pronuncia "leith" — vais longe. Vocês são de ouro!!!!

Ao Sergio que surgiu com a idéia "fodassa" de desenvolver o presente projeto. Muito obrigado não só por ser um excelente orientador, mas também conselheiro, companheiro de guitarra e amigo. Aprendi muito nesses últimos anos trabalhando contigo. Muito obrigado por ter me mostrado um novo mundo, os fascínios e todo o encantamento em se produzir ciência sobre o ambiente marinho.

Meus mais recentes amigos Daniel e Pelego, meus brothers do lab. Obrigado por tornarem o ambiente de trabalho divertido.. principalmente o Daniel que quando chega não deixa ninguém mais se concentrar!! Valeu por toda a parceria durante as saídas de campo, discussões sobre os dados e também sobre besteiras!!

Valeu a raça do MIP Football CLUB. O futeba sempre ajudou a desestressar o excesso de trabalho.

Dani Frensel, Cadu e a Daniela Ceccarelli, os quais são co-autores desse trabalho. Muito obrigado por toda a ajuda, discussões, coleta de dados, enfim.. por terem ajudado a tornar possível esse projeto!

Obrigado ao Nivaldo pelas ajudas em estatística e na interpretação dos dados.

Sou grato aos membros da banca que aceitaram ler e corrigir meu TCC.

Agradeço a todos aqueles aqui não citados que, de grande importância, contribuíram pra minha chegada até esse ponto.

Obrigado a Deus, que criou a Vida (BIO) e me deu a capacidade de quiçá um dia entender seus mecanismos.

"Tendência não é destino"

René Jules Dubos

RESUMO

Abordagens macroecológicas são de grande importância para entender padrões em grandes escalas que regem a diversidade, abundância e comportamento dos organismos vivos. Atualmente, muito pouco é conhecido sobre a macroecologia de peixes recifais. O presente estudo fornece a primeira análise macroecológica-alimentar dos peixes-donzela territoriais (Perciformes: Pomacentridae), um grupo circumtropical cujas atividades de forrageamento e comportamento são importantíssimas na estruturação das comunidades bentônicas em ambientes recifais tropicais e subtropicais. O fato de ser um grupo que tem recebido grande importância dos pesquisadores nas últimas décadas tornou possível a obtenção de dados referentes à alimentação de diversas espécies espalhadas pelo mundo. Uma base de dados foi compilada contendo os seguintes parâmetros relevantes para atividade alimentar dos peixes-donzela: taxa de forrageamento (expressa em mordidas/minuto), tamanho corporal médio e máximo, tamanho de território e temperatura de superfície da água (SST - Sea Surface Temperature). Análises de regressão simples, assim como análises multivariadas foram realizadas na tentativa de descobrir padrões macroecológicos para o grupo. Foi observada uma forte correlação entre taxa de forrageamento e SST dentro do gênero Stegastes. Uma correlação negativa foi observada entre a taxa de forrageamento e o tamanho corporal médio dentro dos gêneros Stegastes e Pomacentrus. Essa relação, entretanto, não se mostrou significativa para Pomacentridae. Por outro lado, foi observada uma relação negativa entre o tamanho corporal médio e SST para Pomacentridae. Curiosamente, em nenhuma das análises foi observada relação entre a taxa de forrageamento e o tamanho de território desses peixes. Na Análise de Componentes Principais (PCA), a taxa de forrageamento explicou grande parte da variabilidade dos dados. Entretanto, a análise indica uma potencial importância do tamanho do corpo em segregar os diferentes gêneros do grupo. Em geral, Stegastes tropicais são menores e possuem uma maior taxa de forrageamento em relação àqueles de locais subtropicais; Pomacentrus é composto por espécies de menor porte e também de menor taxa de forrageamento em relação a Stegastes. O presente estudo estendeu a validade da Regra de Bergmann para um importante grupo de peixes recifais, demonstrando padrões ecológicos para pomacentrídeos, reforçando a importância de análises macroecológicas.

Palavras-chave: Macroecologia. Peixes-donzela. Forrageamento. Tamanho. Territorialismo.

ABSTRACT

Macroecological assays are of great importance in describing the large scale patterns which govern diversity, abundance and behavior of living beings. Little is known about the macroecology of reef fishes. The present study provides the first analysis of the feeding macroecology of territorial damselfishes (Perciformes: Pomacentridae), a circumtropical family whose feeding and behavioral activities are important in structuring tropical and subtropical reef benthic communities. Ichthyologists have paid a good deal of attention to this group over the last three decades and therefore have produced substantial data related to its feeding activity. The analyses were conducted using a combined worldwide database of data collected by the authors and gleaned from the literature. It includes data for feeding rates (bites/min), mean body size (given in the study), maximum body size (described in the literature), territory size (m²) and SST (Sea Surface Temperature) of eighteen species total from six genera. Simple regression analyses and a PCA were conducted in order to find macroecological patterns for this group. A strong and positive correlation between bite rates and (SST) was observed for the genus Stegastes. A negative correlation was found between bite rates and body size (mean and maximum) for both genera Stegastes and Pomacentrus. A negative correlation between body size and SST was observed within Stegastes and Pomacentridae. Surprisingly, no relationship was found between body size and feeding rates. In the PCA, feeding rates explained most data variation. However, it potentially indicates the importance of body size in characterizing the different genera. In general, tropical Stegastes are smaller and have higher bite rates than subtropical ones; Pomacentrus spp. are smaller and display lower feeding rates in relation to Stegastes. This study extended the validity of Bergmann's rule for an important group of reef fishes and showed that some patterns in the ecology of pomacentrid fishes can be observed on a global scale, highlighting the importance of macroecological analyses.

Keywords: Macroecology. Damselfishes. Feeding. Body size. Territorialism.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Tabela 1 – Atributos das espécies de peixes-donzela	. 13
Figura 1 – Espécies de pomacentrídeos territoriais da base de dados	. 14
Figura 2 – Mapa com a distribuição mundial dos dados	. 15
Figura 3 – Stegastes fuscus adulto	. 15
Figura 4 – Canal da Barra da Lagoa	. 16
Figura 5 – Taxa de mordidas vs. SST	. 18
Figura 6 – Taxa de mordidas vs. SST em S. fuscus	. 19
Figura 7 – Tamanho do corpo <i>vs.</i> SST	
Figura 8 – Taxa de mordidas vs. Tamanho e Tamanho máximo	. 20
Figura 9 – Análise de componentes Principais (PCA)	. 21

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
1.1 A ciência Macroecologia	9
1.2 Os peixes-donzela como modelo de estudo	9
1.3 A influência da temperatura na biologia de peixes herbívoros	11
1.4 Objetivos e hipóteses	11
2 MATERIAIS E MÉTODOS	12
2.1 Compilação da base de dados	12
2.2 Dados locais	12
2.2.1 Espécie estudada	12
2.2.2 Local de estudo	14
2.2.3 Coleta de dados	14
2.3 Padronização dos dados	16
2.4 Temperatura de superfície da água (SST)	17
2.5 Análise estatística dos dados	17
3 RESULTADOS	18
3.1 Taxa alimentar e tamanho do corpo vs. SST	18
3.2 Taxa alimentar vs. tamanho do corpo e área territorial	20
3.3 Análise de Componentes Principais (PCA)	21
4 DISCUSSÃO	22
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	25
REFERÊNCIAS	26

1 INTRODUÇÃO

1.1 A ciência Macroecologia

Entende-se por macroecologia a ciência que estuda assembléias ecológicas e a estrutura das biotas procurando por padrões estatísticos numa abordagem em grandes escalas (Brown 1995, Lomolino et al. 2006). Brown & Maurer (1989) cunharam o termo e utilizaram o prefixo "macro" por duas razões: (1) para que se possa entender os padrões, as escalas e o número amostral, nos quais se estudam os organismos, devem ser grandes; (2) deve-se estender a escala dos estudos ecológicos no intuito de compreender as implicações que possuem em outras disciplinas como a biogeografia, paleobiologia e sistemática. Pelo fato de alguns padrões macroecológicos serem bastante universais, acabam sendo conhecidos por "Regras" (Lomolino et al. 2006); dentre essas, por exemplo, encontram-se as regras ecogeográficas, as quais são recorrentes gradientes geográficos relacionados a atributos biológicos dos seres vivos, sejam eles terrícolas ou marinhos (Gaston et al. 2008). Análises ecogeográficas avaliam a relação entre variáveis físico-geográficas (e.g. latitude, temperatura, umidade) e características morfológicas (e.g. tamanho/massa do corpo e coloração), e são a chave para se compreender padrões de diversidade em gradientes de larga escala (Lomolino et al. 2006). A presente análise macroecológica, diferentemente do usual, é uma das poucas baseadas em observações comportamentais de organismos in situ (ver Floeter et al. 2005, 2007).

Grande parte dos estudos macroecológicos até o presente utilizou organismos terrícolas como modelo de estudo (ver Brown 1995, Eeley & Foley 1999, Kelt & Van Vuren 2001), sendo poucas as tentativas de entender os mecanismos gerais que regem os organismos aquáticos (Rex et al. 1997, Roy & Martein 2001, Alimov 2003), e isso inclui peixes (Sale 1978, Macpherson & Duarte 1994, Minns 1995, Smith & Brown 2002, Floeter et al. 2005, 2007). A regra de Bergmann (uma das mais conhecidas regras ecogeográficas), por exemplo, afirma que há um aumento no tamanho do organismo com o aumento da latitude/diminuição da temperatura (Gaston et al. 2008) e está descrita e caracterizada para diversos grupos de vertebrados como mamíferos, aves, salamandras e tartarugas (Lomolino et al. 2006). Existem, entretanto, poucas evidências de que esse padrão também seja existente para peixes (ver Macpherson & Duarte 1994, Smith & Brown 2002).

1.2 Os peixes-donzela como modelo de estudo

O termo peixes recifais aqui utilizado seguiu a definição de Carvalho-Filho et al. (2005): peixe recifal é qualquer espécie de peixe que utiliza ou se aproxima de recifes e/ou suas proximidades imediatas, para quaisquer atividades, tais como refúgio, alimentação, reprodução ou apenas passagem. O presente estudo visou estudar um grupo de peixes bastante representativo e característico de ambientes recifais (Choat 1991), os peixesdonzela territoriais. Além do comportamento territorial bastante conhecido, esses peixes, baseado em observações visuais, sempre foram tratados como herbívoros (Choat 1991,

Ferreira et al. 1998, Ceccarelli et al. 2001) pelo fato de se alimentarem na matriz algal incrustada em rochas/corais. Todavia, Ceccarelli (2007) demonstrou numa análise de conteúdo estomacal que existe um elevado grau de onivoria dentro do grupo. Ainda assim, é de consenso geral que os pomacentrídeos territoriais desempenham o papel "funcional" de herbívoros, já que removem e selecionam constantemente as algas presentes dentro de seus territórios. É válido ressaltar que o termo peixes-donzela ou pomacentrídeos territoriais não designa categoria taxonômica exclusiva (e.g. Tribo), entretanto todos são pertencentes à família Pomacentridae (Perciformes: Labroidei).

Nas últimas décadas, os peixes-donzela territoriais foram alvo de diversos experimentos de manipulação (Robertson 1995, Ferreira et al. 1998, Ceccarelli et al. 2005), e forneceram, portanto, a base para diversas teorias de população e comunidades. São componentes bastante abundantes e distribuídos na comunidade de peixes recifais e são considerados o grupo de herbívoros dominante em alguns recifes/habitats (Scott & Russ 1987, Ceccarelli 2007). São conhecidos como "espécies-chave" que mediam a diversidade de algas (Hixon & Brostoff 1983) e a zonação de corais (Wellington 1982), e estruturam a comunidade bentônica dentro de seus territórios através de suas atividades de alimentação e comportamento (Ferreira et al. 1998, Ceccarelli et al. 2001, Ceccarelli 2007). Num estudo realizado na ilha Lizard, Grande Barreira de Corais — Austrália, foi observado que os pomacentrédeos têm a maior taxa de crescimento corporal (em massa) por semana, destacando a importância do grupo na transmissão de energia na cadeia trófica de ambientes recifais (Depczynski et al. 2007).

A magnitude da influência desses peixes nas comunidades recifais depende da densidade, tamanho corporal e atividades comportamentais (Robertson 1984, 1996, Hixon & Webster 2002). Geralmente esses fatores são inter-relacionados e influenciados por variáveis ambientais, tais como temperatura do mar, exposição à atividade de ondas e disponibilidade de recursos (Polunin & Klumpp 1989). Identificar a natureza dessas relações torna possível o entendimento de como os padrões macroecológico-alimentares dos peixes-donzela são organizados numa escala global.

Muitos estudos tentaram entender a atividade territorial e de alimentação dos peixes-donzela a fim de quantificar a função ecológica desse grupo nos ambientes recifais (Brawley & Adey 1977, Robertson 1984, 1996, Ferreira et al. 1998, Letourneur 2000, Hata & Kato 2002, Menegatti et al. 2003, Alwany et al. 2005, Osório et al. 2006). O comportamento agonístico desses peixes deve estar associado ao tamanho de seus territórios ou à quantidade de algas dentro dos mesmos (Jan et al. 2003). Sabe-se, entretanto, que a área algal de alimentação dos pomacentrídeos territoriais engloba pequenas porções dentro do território (Jan et al. 2003, Ceccarelli 2007). Pode-se concluir, portanto, que ainda há certa confusão na literatura sobre as relações entre comportamento, tamanho de território e abundância de algas (ver Hata & Kato 2004). Dada essa falta de consenso, será possível que existam padrões claros entre a atividade de forrageamento e territorialidade dos peixes donzela numa larga-escala?

1.3 A influência da temperatura na biologia de peixes herbívoros

Peixes, com algumas exceções (e.g. Scombridae; Schmidt-Nielsen 2002), são organismos termodependentes cujo metabolismo é regulado de acordo com a temperatura do ambiente que habitam, sendo que ocorre um aumento na taxa metabólica com o aumento da temperatura (Clarke & Johnston 1999). Variações diárias e sazonais de temperatura devem, portanto, influenciar o padrão de atividade dos peixes, seja motricidade, alimentação ou defesa de território. Alguns estudos demonstraram que peixesdonzela e outros peixes recifais herbívoros aumentam a taxa alimentar com o aumento da temperatura tanto ao longo do dia como entre estações (Polunin & Klumpp 1989, Ferreira et al. 1998, Zemke-White et al. 2002). Essas relações, entretanto, estão descritas para poucas espécies analisadas individualmente. O presente estudo investigou se a temperatura é de fato um fator relevante no forrageamento dos peixes-donzela em escala global.

Estudos mostram uma possível influência da temperatura no tamanho corporal de peixes herbívoros. O peixe cirurgião *Acanthurus bahianus*, que é herbívoro, vive e cresce mais em ambientes de águas mais frias comparado aos seus coespecíficos nos trópicos (Choat & Robertson 2002). Esse padrão também é observado para o peixe-donzela brasileiro *Stegastes fuscus*, o qual atinge seus maiores tamanhos nas águas mais frias das regiões Sul e Sudeste do Brasil (SR Floeter, comunicação pessoal). Variações no tamanho corporal de peixes herbívoros (Acanthuridae, Scaridae e alguns Pomacentridae) como conseqüência da temperatura podem ser importantes para melhor entender a magnitude de seus respectivos "papéis" como modificadores da comunidade bentônica (Ceccarelli et al. 2005, Ceccarelli 2007) e consumidores primários das cadeias tróficas marinhas (Horn 1989).

O metabolismo dos peixes também está relacionado à massa/tamanho corporal, no sentido de que indivíduos menores possuem um metabolismo específico (consumo de O₂/massa/tempo) mais alto em relação a indivíduos maiores (Yager & Summerfelt 1993). Para manter um metabolismo mais ativo, são esperadas taxas alimentares maiores. Menegatti et al. (2003) observou um declínio na taxa de forrageamento, de jovens para adultos, no peixe-donzela brasileiro *Stegastes fuscus*. Ainda não é conhecido o quanto dessa relação é aplicável em uma ampla análise com diversas espécies de peixes-donzela – sendo que essas atingem tamanhos diferentes quando adultas.

1.4 Objetivos e hipóteses

O objetivo do presente estudo foi analisar de que forma o tamanho do corpo e tamanho de território dos peixes-donzela territoriais assim como a temperatura de superfície da água estão relacionados com a taxa de forrageamento e entre si.

Para tal, foram testadas quatro hipóteses: (1) peixes-donzela que habitam ambientes de águas quentes possuem maior taxa de forrageamento em relação aos de águas frias (Polunin & Klumpp 1989); (2) aqueles de águas mais frias atingem tamanhos maiores que os tropicais (Choat & Robertson 2002); (3) peixes-donzela maiores possuem menor taxa de forrageamento em relação aos menores (Menegatti et al. 2003). (4) indivíduos com menores territórios possuem maior taxa de forrageamento.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Compilação da base de dados

Uma base de dados (Tabela 1) foi compilada utilizando dados locais (ver item 2.2), dados não publicados de outros pesquisadores (CEL Ferreira, DM Ceccarelli, RF Yamashita, SR Floeter), assim como publicados na literatura referentes a diversas espécies de peixesdonzela (Figura 1) espalhadas por todo o mundo (Figura 2). Os seguintes parâmetros foram investigados:

- a) Taxa de alimentação expressa em número de investidas no substrato/minuto;
- b) Tamanho médio do corpo da(s) espécie(s) descrita(s) no estudo;
- c) Tamanho máximo de cada espécie descrito na literatura;
- d) Tamanho médio do território;
- e) Temperatura de superfície da água (SST Sea Surface Temperature).

Dados referentes às seguintes espécies foram obtidos: *Pomacentrus adelus, P. bankanensis, P. burroughi, P. chrysurus, P. tripunctatus, P. wardi, Stegastes adustus, S. apicalis, S. fuscus, S. imbricatus, S. lividus, S. nigricans, S. planifrons, S. rocasensis, Hemiglyphidodon plagiometopon, Microspathodon chrysurus, Neoglyphidodon nigroris, Plectroglyphidodon lacrymatus.*

Na medida do possível foram compilados apenas os dados publicados para indivíduos adultos, entre as 11h00min e 16h00min, baseados na atividade diária de peixes herbívoros; existe uma intensificação na taxa alimentar dos peixes herbívoros à medida que se aproxima do período de maior incidência de luz. O valor nutritivo das algas ingeridas pelos peixes aumenta ao longo desse período como conseqüência da fotossíntese realizada pelas mesmas (Zemke-White et al. 2002).

2.2 Dados locais

2.2.1 Espécie estudada

Existem três espécies de peixes-donzela territoriais registradas para o estado de Santa Catarina: *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830), *S. pictus* (Castelnau, 1855), e *S. variabilis* (Castelnau, 1855) (Hostim-Silva et al. 2006). Apenas *S. fuscus*, entretanto, é suficientemente abundante em ambientes rasos nos costões da Ilha de Santa Catarina para que a coleta de dados seja conduzida sem maiores dificuldades (observação pessoal). Foi, portanto, escolhido como organismo de estudo (Figura 3).

Tabela 1 – Taxa de forrageamento (mordidas/min), tamanho do corpo e tamanho de território das espécies de peixes-donzela, assim como a temperatura de superfície da água (SST) de diferentes locais e fontes.

Espécies	Mordidas/min	Tamanho(cm)	Território(m²)	Localidade	SST (°C)	Referência
Hemiglyphidodon plagiometopon	3.93 ± 0.70	17.78 ± 0.63	2.15 ± 0.21	Ilha de Orpheus, Austrália	27.0	11
Microspathodon chrysurus 1	10.71 ± 0.74	15.00 ± 0.00	1	Bocas del Toro, Panamá	29.0	12
Microspathodon chrysurus 2	8.34 ± 037	16.39	1	San Blas, Panamá	28.0	2
Neoglyphidodon nigroris	2.39 ± 0.66	10.00 ± 0.38	0.90 ± 0.08	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
Plectroglyphidodon lacrymatus	4.25 ± 0.72	7.65 ± 0.27	0.95 ± 0.03	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
Pomacentrus adelus 1	3.78 ± 0.87	8.06 ± 0.15	1.06 ± 0.10	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
P. adelus 2	5.73 ± 0.93	9.37 ± 0.21	1.70 ± 0.21	Ilha de Orpheus, Austrália	27.0	11
P. bankanensis	5.91 ± 0.49	6.69 ± 0.15	1.19 ± 0.06	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
P. burroughi	5.87 ± 0.97	8.96 ± 0.20	1.38 ± 0.19	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
P. chrysurus	5.36 ± 0.51	7.20 ± 0.16	2.88 ± 0.40	Ilha de Orpheus, Austrália	27.0	11
P. tripunctatus 1	3.43 ± 0.98	8.41 ± 0.17	1.45 ± 0.08	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
P. tripunctatus 2	1.89 ± 0.25	10.84 ± 0.17	ı	Ilha de Orpheus, Austrália	27.0	11
P. tripunctatus 3	2.96 ± 0.20	9.63 ± 0.18	0.31 ± 0.04	Ilha Magnetic, Austrália	26.0	11
P. wardi 1	2.02 ± 0.26	12.35 ± 0.31	1.43 ± 0.16	Ilha de Orpheus, Austrália	27.0	11
P. wardi 2	4.18 ± 0.61	10.34 ± 0.21	0.85 ± 0.05	Ilha Magnetic, Austrália	26.0	11
Stegastes adustus 1	13.14 ± 0.84	8.27 ± 0.28	0.89 ± 0.05	Bocas del Toro, Panamá	29.0	12
S. adustus 2	8.07 ± 0.38	8.38	ı	San Blas, Panamá	28.0	2
S. apicalis	4.36 ± 0.43	16.10 ± 0.54	1.57 ± 0.09	Ilha Magnetic, Austrália	26.0	11
S. fuscus 1	4.08 ± 0.51	13.00	ı	Florianópolis, SC	21.0	1
S. fuscus 2	4.35 ± 0.46	ı	ı	Guarapari, ES	21.0	æ
S. fuscus 3	2.14 ± 0.29	13.80	2.10 ± 0.08	Arraial do Cabo, RJ	20.0	4
S. fuscus 4	4.38 ± 0.22	ı	ı	Porto Belo, SC	19.0	12
S. fuscus 5	8.73 ± 0.50	10.00	1.99 ± 0.16	João Pessoa, PB	27.0	2
S. fuscus 6	7.04 ± 0.55	9.40 ± 0.37	ı	Tamandaré, PE	27.5	13
S. imbricatus	4.44 ± 0.33	10.38 ± 0.12	ı	São Tomé, África	28.0	12
S. lividus	3.93 ± 0.53	9.52 ± 0.17	ı	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
S. nigricans 1	10.50 ± 0.26	10.80	0.12	Ilha da Reunião	25.0	9
S. nigricans 2	8.17 ± 0.18	10.70	0.07	Ilha da Reunião	25.0	9
S. nigricans 3	2.30	ı	ı	Tiahura Coral Reef, Tahiti	27.5	7
S. nigricans 4	2.05 ± 0.16	13.62 ± 0.15	0.90 ± 0.08	Kimbe Bay, P. Nova Guiné	27.5	11
S. nigricans 5	6.48 ± 1.00	ı	ı	Fanning Atoll, Ilhas Line	26.0	∞
S. nigricans 6	6.89 ± 0.23	12.10	1	Ilha de Sesoko, Japão	25.0	6
S. planifrons 1	7.44 ± 0.63	8.19 ± 0.16	0.44 ± 0.05	Bocas del Toro, Panamá	29.0	12
S. planifrons 2	7.57 ± 0.34	8.15	ı	San Blas, Panamá	28.0	2
S. rocasensis	4.85 ± 0.28	11 ± 0.35	1.61 ± 0.23	Fernando de Noronha, PE	26.8	10

^aReferências: (1) Dado local, (2) Robertson 1984, (3) Menegatti et al. 2003, (4) Ferreira et al. 1998, (5) Osório et al. 2006, (6) Lison de Loma & Harmelin-Vivien 2002, (7) Polunin et al. 1995, (8) Lobel 1980, (9) Hata & Kato 2002, (10) Souza, 2007. Dados cedidos por (11) DM Ceccarelli, (12) CEL Ferreira e SR Floeter e (13) RF Yamashita.



Figura 1 – Espécies de pomacentrídeos territoriais presentes na base de dados. Fotos de *Pomacentrus burroughi, P. tripunctatus, Stegastes apicalis, S. lividus, Hemiglyphidodon plagiometopon* e *Neoglyphidodon nigroris* por JE Randall; *P. adelus, P. bankanensis, P. chrysurus* e *P. wardi* por A Lewis; *S. adustus* por GR Allen; *S. fuscus* e *Microspathodon chrysurus* por DR Barneche; *S. imbricatus* por P Wirtz; *S. nigricans* por R Field; *S. planifrons* por L Pialek; *S. rocasensis* por AT Souza; *Plectroglyphidodon lacrymatus* por M Leibrock.

2.2.2 Local de estudo

Os dados referentes a *Stegastes fuscus* foram coletados no canal da Barra da Lagoa (27°34′S, 48°25′W), Florianópolis, SC (Figura 4). A região do canal que entra em contato com o mar (local específico de estudo) caracteriza-se por ser bastante abrigada da ação de ondas e ventos devido à presença de molhes artificiais, chegando até aproximadamente 2,5 metros de profundidade. *S. fuscus* é uma das espécies dominantes do local (observação pessoal), o que facilitou a coleta dos dados.

2.2.3 Coleta de dados

Os dados locais foram (n = 20) coletados em mergulho livre "snorkeling", através da técnica de animal focal (Lehner 1979): a partir do momento em que um indivíduo adulto de Stegastes fuscus foi avistado, o observador manteve-se a uma distância de aproximadamente 2 metros e aguardou até que o mesmo iniciasse seu comportamento

normal – a mudança de comportamento do peixe é claramente perceptível após um curto período em que o mesmo se acostuma com a presença do observador (observação pessoal).

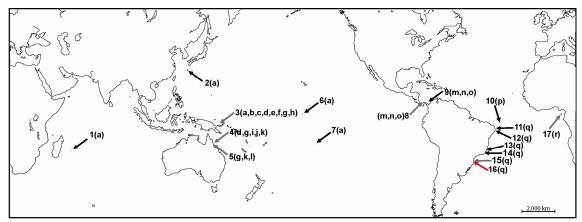


Figura 2 – Mapa mundial mostrando os locais de onde foram coletados dados locais (flecha vermelha), cedidos por outros pesquisadores (cinza) e publicados na literatura (preto). Números representam locais e as letras as espécies. (1) Ilha da Reunião; (2) Ilha de Sesoko; (3) Kimbe Bay, Papua Nova Guiné; (4) Ilha de Orpheus; (5) Ilha Magnetic; (6) Fanning Atoll; (7) Tahiti; (8) Bocas del Toro, Panamá; (9) San Blas, Panamá; (10) Arquipélago de Fernando de Noronha, PE; (11) João Pessoa, PB; (12) Recifes de Tamandaré, PE; (13) Guarapari, ES; (14) Arraial do Cabo, RJ; (15) Porto Belo, SC; (16) Florianópolis, SC; (17) Ilha de São Tomé, África. (a) Stegastes nigricans; (b) Neoglyphidodon nigroris; (c) Plectroglyphidodon lacrymatus; (d) Pomacentrus adelus; (e) P. bankanensis; (f) P. burroughi; (g) P. tripunctatus; (h) S. lividus; (i) Hemiglyphidodon plagiometopon; (j) P. chrysurus; (k) P. wardi; (l) S. apicalis; (m) Microspathodon chrysurus; (n) S. adustus; (o) S. planifrons; (p) S. rocasensis; (q) S. fuscus; (r) S. imbricatus. Escala: 2.000km.



Figura 3 – Indivíduo adulto (13cm) de Stegastes fuscus (Cuvier, 1830). Foto por DR Barneche.

A partir dessa constatação, as investidas que o indivíduo realiza no substrato foram contadas em uma placa de PVC, utilizando lápis, por um período de três minutos. Terminado o tempo, era iniciada a busca por outro indivíduo, e assim sucessivamente – a chance de se observar o mesmo indivíduo eram mínimas, já que o hábito territorial da espécie em questão faz que se locomova muito pouco. O tamanho do indivíduo foi estimado visualmente. Treinamentos de estimativa visual de tamanho foram conduzidos a fim de aumentar a acurácia do observador no momento da coleta de dados. Por fim, a temperatura

de superfície da água foi medida com o auxílio de um termômetro próprio para ambiente marinho.

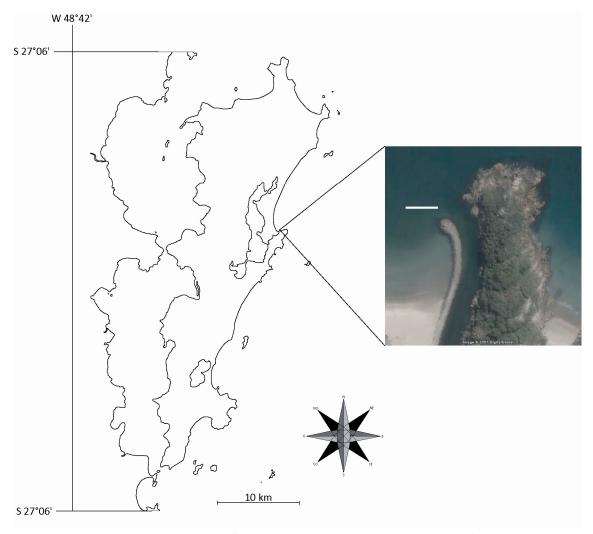


Figura 4 – Canal da Barra da Lagoa, Florianópolis, SC. A imagem ilustra o exato local onde foi conduzida a coleta de dados. Imagem do Canal obtida de Google Earth™2007. Barra branca: 40 metros.

2.3 Padronização dos dados

Em todos os casos, os dados foram padronizados para uma unidade comum: a taxa de forrageamento foi convertida em mordidas/minuto (originalmente mordidas/3, 5 ou 10 min); dados de tamanho corporal (cm) tidos em comprimento padrão foram transformados para comprimento total; o tamanho de território foi padronizado para m². As transformações de tamanho foram feitas baseadas em fotografias das espécies estudadas, onde uma regra de três era feita entre o comprimento padrão e o total.

2.4 Temperatura de superfície da água (SST)

Dados referentes à SST foram obtidos no campo, através dos pesquisadores, ou do website do National Oceanic and Atmospheric Administration (http://www.noaa.gov/).

2.5 Análise estatística dos dados

Análises de regressão simples foram realizadas a fim de verificar a relação e significância entre os parâmetros (aqui) analisados (Zar 1999). Para isso, foi utilizado o software BioEstat versão 5.0. Os gêneros *Pomacentrus* e *Stegastes* foram analisados em separado.

Para efeito prático, as análises realizadas para o gênero *Stegastes* foram tratadas como *Stegastes*, para o gênero *Pomacentrus* como *Pomacentrus*, e as demais com todas as espécies de peixes-donzela territoriais presentes na base de dados como Pomacentridae.

Análise de Componentes Principais (PCA) foi conduzida para sumarizar as relações gerais entre a taxa de forrageamento, tamanho do corpo e SST. No caso de *Stegastes fuscus* 2 e 4 (ver Tabela 1) foi feita uma aproximação (com base em experiência de campo) dos dados faltantes de tamanho corporal para realizar a análise. Os dados foram transformados em Log₁₀ (base dez) para diminuir o efeito e a influência de grandeza numérica entre as variáveis estudadas, i.e., a ordem de grandeza numérica da taxa alimentar é diferente de área territorial que, por sua vez, é diferente de SST. O software MVSP versão 3.1 para Windows foi utilizado.

3 RESULTADOS

3.1 Taxa alimentar e tamanho do corpo vs. SST

Foi observada uma relação positiva entre a taxa de mordidas e SST para *Stegastes* (r^2 = 0.41; p < 0.01), todavia não foi verificada correlação para *Pomacentrus* (r^2 = 0.06; p = 0.50) e Pomacentridae (r^2 = 0.05; p = 0.17) (Figura 5). Ao longo da costa brasileira, a espécie *S. fuscus* apresentou padrão semelhante para o gênero (r^2 = 0.66; p = 0.05) (Figura 6).

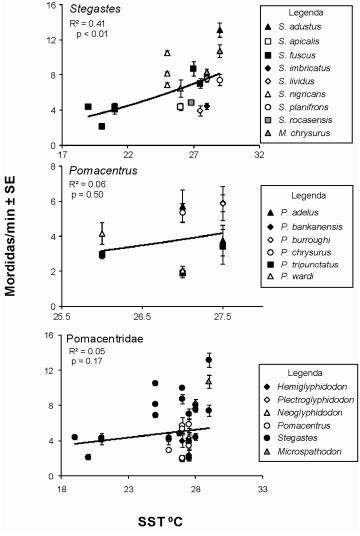


Figura 5 – Relação entre a taxa de mordidas e temperatura de superfície da água (SST) em *Stegastes, Pomacentrus* e Pomacentridae. *Microspathodon chrysurus* foi adicionado à análise de *Stegastes* devido à proximidade filogenética desses gêneros (Quenouille et al. 2004).

Uma relação negativa entre tamanho do corpo e SST foi verificada para *Stegastes* (r^2 = 0.42; p < 0.01) e Pomacentridae (r^2 = 0.11; p = 0.06 – marginalmente significativo). Essa relação, entretanto, não foi constatada para *Pomacentrus* (r^2 = 0.24; p = 0.14) (Figura 7).

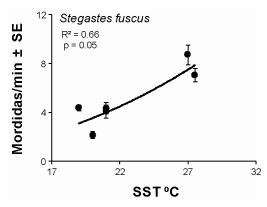


Figura 6 – Relação entre a taxa de mordidas e temperatura de superfície da água (SST) em *Stegastes fuscus* ao longo da costa brasileira.

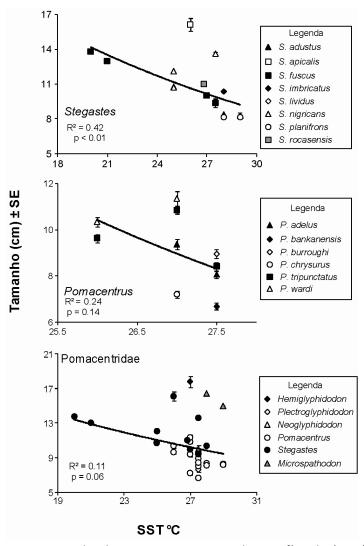


Figura 7 – Relação entre o tamanho do corpo e temperatura de superfície da água (SST) em *Stegastes, Pomacentrus* e Pomacentridae.

3.2 Taxa alimentar vs. tamanho do corpo e área territorial

Foi observada uma relação negativa entre a taxa alimentar e o tamanho do corpo em *Stegastes* ($r^2 = 0.44$; p < 0.01) e *Pomacentrus* ($r^2 = 0.49$; p = 0.02) (Figura 8, esquerda). Entretanto, não foi observado nenhum padrão significativo para Pomacentridae ($r^2 = 0.02$; p = 0.36). Ainda, a relação negativa entre a taxa de mordidas e o tamanho corporal máximo das espécies (descrito na literatura) mostrou-se significativa em *Stegastes* ($r^2 = 0.28$; p = 0.01) e *Pomacentrus* ($r^2 = 0.43$; p = 0.03), todavia não para Pomacentridae ($r^2 = 0.04$; p = 0.21) (Figura 8, direita).

Todas as análises entre taxa alimentar e área territorial não apresentaram relação significativas: *Stegastes* ($r^2 = 0.19$; p = 0.24); *Pomacentrus* ($r^2 = 0.19$; p = 0.24); Pomacentridae ($r^2 = 0.14$; p = 0.09).

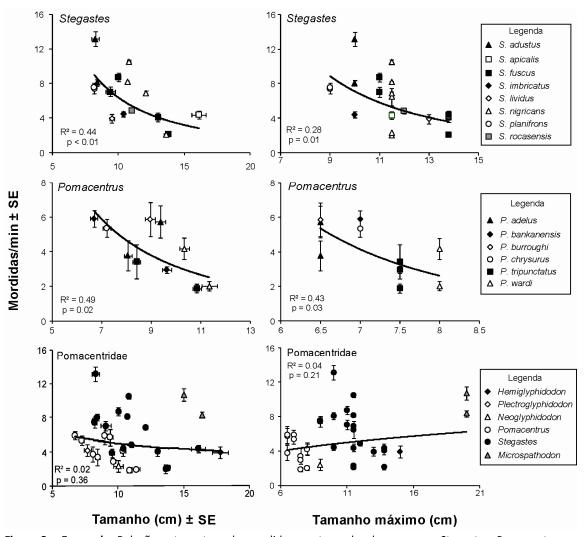


Figura 8 – Esquerda: Relação entre a taxa de mordidas e o tamanho do corpo em *Stegastes, Pomacentrus* e Pomacentridae; **Direita:** Relação entre a taxa de mordidas e o tamanho máximo do corpo (descrito na literatura) em *Stegastes, Pomacentrus* e Pomacentridae.

3.3 Análise de Componentes Principais (PCA)

A taxa de forrageamento (mordidas/min) gerou a maior parte da variabilidade na PCA (Eixo 1 75,04%; Figura 9). Os outros 21,56% (Eixo 2) de variabilidade foram explicados por variações em tamanho e SST. Espécies grandes, como os *Stegastes* spp. do limite trópico-subtrópico e *Hemiglyphidodon plagiometopon*, são caracterizadas por possuírem taxas alimentares menores do que os pequenos *Stegastes* spp. do Atlântico Ocidental, *S. nigricans* do Indo-Pacífico e *Microspathodon chrysurus*. *Pomacentrus* spp., *Neoglyphidodon nigroris* e *Plectroglyphidodon lacrymatus* são em geral menores e demonstram menores taxas de mordida em relação aos *Stegastes* spp de tamanho similar. Interessantemente, o eixo temperatura/tamanho separa os gêneros *Pomacentrus*, *Neoglyphidodon* e *Plectroglyphidodon* das outras espécies consideradas nesse estudo. Isso pode ser devido à segregação geográfica das áreas de amostragem (dados sobre esses gêneros foram amostrados somente na Austrália e Papua Nova Guiné), mas potencialmente indica uma maior importância do tamanho em relação à taxa alimentar em caracterizar os diferentes gêneros. Amostrando mais espécies desses três gêneros em mais localidades daria uma melhor visão desse padrão.

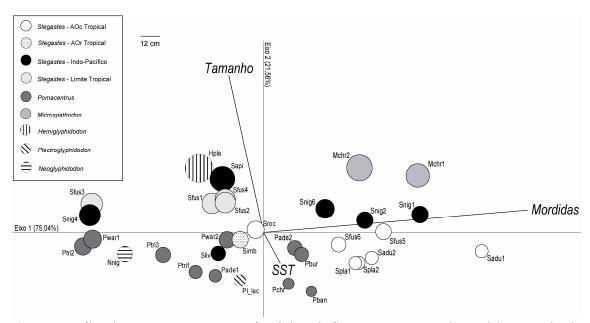


Figura 9 – Análise de Componentes Principais (PCA) das relações gerais entre taxa de mordidas, tamanho do corpo e SST nos peixes-donzela territoriais. A importância relativa de cada seta é dada pelo seu comprimento. Os círculos são proporcionais ao tamanho do corpo indicado pela barra de escala no canto esquerdo superior. Os códigos numéricos das espécies seguem a Tabela 1.

4 DISCUSSÃO

Padrões gerais nas relações entre temperatura, tamanho do corpo e atividade de alimentação de pomacentrídeos territoriais foram evidenciados no presente estudo. Os *Stegastes* spp. dos trópicos são menores e possuem maior taxa alimentar do que seus parentes subtropicais. A diferença de temperatura encontrada em sistemas tropicais e subtropicais é certamente um fator importante na taxa alimentar desses peixes. As altas temperaturas encontradas nos trópicos causam um acréscimo na taxa metabólica de organismos termo-dependentes (Clarke & Johnston 1999, Schmidt-Nielsen 2002). Para que haja uma manutenção energética desse alto metabolismo, é esperado uma maior atividade de forrageamento (Polunin & Klumpp 1989, Floeter et al. 2005). Apesar das taxas alimentares serem maiores na região tropical, o presente estudo não permite afirmar se o impacto causado pelos peixes-donzela nessas regiões também é maior — devido a possíveis diferenças na quantidade de alimento ingerida por indivíduos de espécies e tamanhos diferentes. Futuros estudos deveriam examinar a magnitude da diferença entre a comunidade bentônica fora e dentro dos territórios desses peixes numa escala macroecológica global.

Variações térmicas de temperatura da água são observadas tanto em longo – escalas sazonais - como curto prazo - gradiente diário de temperatura - e afetam a atividade alimentar dos peixes-donzela. Isso já foi verificado em outros estudos onde foram observadas diferenças significativas nas taxas de mordida entre estações e ao longo do dia nos estudos de Polunin & Klumpp (1989), Souza (2007) e Ferreira et al. (1998) utilizando, respectivamente, Plectroglyphidodon lacrymatus, Stegastes rocasensis e Stegastes fuscus como modelos. Em locais cujas variações sazonais de temperatura são significativas - e.g. regiões próximas às linhas dos trópicos – as menores temperaturas causam uma diminuição na motricidade de organismos termodependentes, o que os leva a comer menos em relação a períodos de águas mais quentes (Ferreira et al. 1998, Schmidt-Nielsen 2002). O aumento na taxa de mordidas ao longo do dia (Polunin & Klumpp 1989, Ferreira et al. 1998) é atribuído a um suposto aumento no valor nutritivo das algas como conseqüência da fotossíntese. Nos períodos imediatamente posteriores ao meio-dia, as algas demonstram maior acumulação de carboidratos, o que levaria os peixes a se alimentarem mais (Zemke-White et al. 2002). O presente estudo mostra que a correlação positiva entre a taxa alimentar e SST – independente da razão da variação – é valida, pelo menos, para o gênero Stegastes.

As análises com ênfase em temperatura não resultaram em padrões significativos para o gênero *Pomacentrus*. Os resultados do presente estudo, por exemplo, mostraram uma relação negativa significativa entre tamanho do corpo e SST para *Stegastes* e Pomacentridae, todavia, não para *Pomacentrus*. Os dados referentes a esse foram coletados em apenas três localidades, sendo que duas dessas estão a ca. 50 milhas de distância uma da

outra (Ilhas de Orpheus e Magnetic, Austrália). A variação de SST, portanto, não é suficiente para que sejam observados padrões macroecológicos evidentes.

Em se tratando dos padrões alimentares dentre diferentes gêneros, e no grupo como um todo, as variações parecem estar atribuídas mais ao tamanho do corpo que a SST. A PCA indica, tanto para Stegastes como para Pomacentrus, que a taxa de forrageamento é maior quanto menor for a espécie. Espécies de maior porte tendem a ter menores taxas de mordidas em relação às de pequeno porte já que o metabolismo específico dessas (consumo de O^2 /massa/tempo) – e, portanto, a atividade alimentar – é menor (Yager and Summerfelt 1993). Observando, entretanto, diferentes espécies desses gêneros vivendo em ambientes de mesma temperatura, é constatado que essas não mostram taxas de mordidas semelhantes. Estudos mostram que padrões macroecológicos tornam-se mais claros e evidentes à medida que ocorre um afunilamento do grupo taxonômico estudado (Macpherson & Duarte 1994, Choat & Robertson 2002, Smith & Brown 2002). Dentre os pomacentrídeos, o comportamento territorial pode variar espacialmente (e.g. mecanismos dependentes de densidade; Hixon & Webster 2002), e entre gêneros e espécies (Ceccarelli et al. 2001). Gêneros filogeneticamente distantes como Stegastes e Pomacentrus (Quenouille et al. 2004) possuem diferentes estruturas demográficas e caminhos evolutivos distintos (Ceccarelli, comunicação pessoal), que podem ser fatores determinantes no tamanho corporal das espécies.

Diferenças significativas nas atividades alimentares são observadas como conseqüência dos diferentes padrões de tamanho corporal entre gêneros. *Pomacentrus* spp. são menores e menos agressivos que *Stegastes* spp. (Frensel et al. em prep.), e podem ser capazes de habitar ambientes recifais coralinos por manter um cultivo intensivo de algas. Espécies que mantêm cultivos intensivos são menores e tendem a controlar pequenos territórios quase que totalmente coberto por algas, ao passo que aquelas que mantêm cultivo extensivo são maiores e defendem grandes territórios muito heterogêneos, não sendo compostos somente por algas (Hata & Kato 2004).

Os ambientes de recife de coral são reconhecidos como o mais rico ecossistema marinho, com uma estrutura tridimensional muito complexa, sendo comparados apenas às densas florestas tropicais (Connell 1978). Sendo parte de uma das mais diversificadas e abundantes famílias de peixes recifais, os peixes-donzela territoriais montram intensa competição intra e interespecífica (Robertson 1984, 1995, Ferreira et al. 1998, Ceccarelli et al. 2001, Hata & Kato 2002), e podem enfrentar altas pressões de predação nesses ambientes (ver Hixon & Webster 2002). O grande aproveitamento e repartição de recursos nesses ambientes podem favorecer aquelas espécies ou grupos cuja atividade de cultivo seja intensiva. Além do mais, o gasto energético para repelir intrusos pode ser um fator que favorece os menores portes evidenciados em peixes-donzela tropicais. Possivelmente, o metabolismo mais alto, aliado às intensas interações ecológicas com outras espécies, deve causar um maior gasto energético, diminuindo o tempo de vida desses organismos — estudos revelam menores tamanhos e tempo de vida para peixes recifais tropicais (Choat & Robertson 2002).

Espécies cujo tamanho corporal é naturalmente maior (e.g. *Hemiglyphidodon* spp. e *Microspathodon* spp.) fogem à regra daquelas com cultivo intensivo de algas, mesmo em ambientes de recifes de corais. Na região do Caribe, por exemplo, foi demonstrado que *Microspathodon chrysurus* se aproveita de seu tamanho mais avantajado para dominar indivíduos menores de *Stegastes planifrons* e *S. adustus*, sendo que seu território engloba diversos territórios dessas pequenas espécies (Robertson 1984).

Dentro de cada gênero, provavelmente, tanto o comportamento como a variação no tamanho corporal são mais homogêneos entre espécies. A partir daí, a taxa alimentar estaria variando positivamente com a temperatura da água. É sugerido aqui que esse padrão seja constante dentro de cada gênero e espécie de peixes-donzela territoriais e que acumulando dados de mais espécies em diferentes temperaturas (e.g. *Microspathodon, Neoglyphidodon* e *Plectroglyphidodon*) será possível reavaliar e eventualmente confirmar essa hipótese.

Gêneros filogeneticamente distantes como *Stegastes* e *Pomacentrus*, quando analisados separadamente, demonstraram padrões semelhantes, entretanto, em escalas diferentes. Essa diferença se reflete nas análises de todas as espécies do grupo ao mesmo tempo (Pomacentridae), as quais não apresentam resultado significativo em geral. Os dados referentes a *Microspathodon chrysurus* foram adicionados à análise entre taxas de mordidas e SST em *Stegastes*, devido à proximidade filogenética entre ambos os gêneros (Quenouille et al. 2004). O padrão mantido pode ter sido mera coincidência, já que uma espécie de *Stegastes* com taxa alimentar semelhante (*S. adustus* 1) possui tamanho muito menor.

Por que nenhum padrão foi observado entre a taxa alimentar e a área territorial? Duas razões principais podem ser consideradas: (1) existe diferença entre a área territorial e a de alimentação. Em muitas espécies, a atividade de alimentação ocorre em pequenas porções de alga dentro do território (Ceccarelli et al. 2001, Jan et al. 2003, Ceccarelli 2007). Logo, grande parte do território é mantida somente por questão de patrulhamento, para impedir a entrada de intrusos, não sendo parte direta da área de alimentação. Entretanto, estudos mostram que o tamanho do corpo é positivamente relacionado com a área territorial defendida por peixes recifais (Sale 1978, Letourneur 2000). (2) Outro fator a ser considerado é a diferença na metodologia utilizada para medir a área territorial. Diversos métodos são utilizados para esse fim, e todos apresentam certo grau de erro. Reunindo os dados para análise, portanto, todos esses erros estariam embutidos e não levariam a um padrão claro. Mesmo com todas essas possibilidades, fica evidente a variação comportamental e de estrutura de tamanho corpóreo nos diferentes gêneros de pomacentrídeos territoriais, não gerando padrões macroecológicos.

O presente estudo estende a validade da Regra de Bergmann para um grupo de peixes recifais de importância numérica e ecológica, i.e., peixes-donzela que habitam águas mais frias crescem mais comparados aos seus parentes tropicais. Essa regra ecogeográfica pode ser válida para outros grupos importantes de peixes recifais. Investigações futuras da macroecologia de peixes recifais são recomendadas a fim de entender padrões ecológicos gerais, o que possibilitará um maior entendimento da macroecologia da comunidade de peixes recifais.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente Trabalho de Conclusão de Curso forneceu ótimos *insights* para futuras pesquisas na área de macroecologia do comportamento de peixes recifais, pois esse tipo de abordagem é bastante novo no meio científico. A partir do momento em que se verificam padrões ecológicos comportamentais – de alimentação nesse caso – é possível trabalhar com modelos matemáticos e tentar prever o papel funcional numérico de um determinado grupo, gênero e/ou espécie no ambiente em que vive.

Esse estudo foi realizado em parceria com um pesquisador da Universidade Federal Fluminense – UFF (Dr. Carlos Eduardo Leite Ferreira), uma pesquisadora australiana (Dr. Daniela Monica Ceccarelli) e também com outros alunos do Laboratório de Biogeografia e Macroecologia Marinha. No momento, submetido à revista *Marine Biology* – especializada na área – e está em processo de revisão. Esse projeto foi desenvolvido ao longo de dois anos, gerando dois resumos em congressos nacionais e três resumos em congressos internacionais.

REFERÊNCIAS

- Alimov AF (2003) Territoriality in aquatic animals and their sizes. Biol Bull 30:79-86
- Allen GR (1991) Damselfishes of the World. Aquariums Systems, Melle/Germany
- Alwany M, Thaler E, Stachowitsch M (2005) Territorial behaviour of *Acanthurus sohal* and *Plectroglyphidodon leucozona* on the fringing Egyptian Red Sea reefs. Environ Biol Fish 72:321–334
- Arias-Gonzalez JE, Done TJ, Page CA, Cheal AJ, Kininmonth S, Garza-Perez JR (2006) Towards a reefscape ecology: relating biomass and trophic structure of fish assemblages to habitat at Davies Reef, Australia. Mar Ecol Prog Ser 320:29–41
- Brawley SH, Adey WH (1977) Territorial behavior of threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. Environ Biol Fish 2:45–51
- Brown JH (1995) Macroecology. University of Chicago Press, Chicago
- Brown JH, Maurer BA (1989) Macroecology: The division of food and space among species on continents. Science 243:1145–1150
- Carvalho-Filho A, Bertocini AA, Bonaldo RM, Ferreira CEL, Gadid OBF, Floeter SR, Gasparini JL, Gerhardinger LC, Godoy EAS, Joyeux JC, Krajewski JP, Kuiter R, Hostim-Silva M, Luiz-Júnior OJ, Marques S, Mendes L, Rangel CA, Rocha LA, Rosa IL, Sampaio CLS, Sazima C, Sazima I (2005) Peixes Recifais do Brasil: Uma síntese. In: Resumos do XVI Encontro Brasileiro de Ictiologia, João Pessoa
- Ceccarelli DM (2007) Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multispecies comparison. Coral Reefs 26:853-866
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ (2001) Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 39:355–389
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ (2005) Foragers versus farmers: contrasting effects of two behavioural groups of herbivores on coral reefs. Oecologia 145:445–453
- 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 Anim Ecol 68:893–905
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199:1302–1310
- Depczynski M, Fulton CJ, Marnane MJ, Bellwood DR (2007) Life history patterns shape energy allocation among fishes on coral reefs. Oecologia 153:111–120
- Eeley H, Foley RA (1999) Species richness, species range size and ecological specialisation among African primates: geographical patterns and conservation implications. Biodiversity Conserv 8:1033–1056
- 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
- Floeter SR, Behrens MD, Ferreira CEL, Paddack MJ, Horn MH (2005) Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. Mar Biol 147:1435–1447

- Floeter SR, Vázquez DP, Grutter AS (2007) The macroecology of marine cleaning mutualisms. J Anim Ecol 76:105–111
- Frensel DMB, Barneche DR, Floeter SR, Ceccarelli DM, Ferreira CEL & Dinslaken DF (em prep.) Behavioral macroecology of territorial *Stegastes* and *Pomacentrus* (Perciformes: Pomacentridae)
- Gaston KJ, Chown SL, Evans KL (2008) Ecogeographical rules: elements of a synthesis. J Biogeogr 35:483–500
- Hata H, Kato M (2002) Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. Mar Ecol Prog Ser 237:227–231
- Hata H, Kato M (2004) Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. J Exp Mar Biol Ecol 313:285–296
- Hixon MA, Brostoff WN (1983) Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. Science 230:511–513
- Hixon MA, Webster MS (2002) Density dependence in reef fish populations. In: Sale PF (ed) Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem. Academic Press, San Diego, pp 303–325
- Horn MH (1989) Biology of marine herbivorous fishes. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 27:167–272
- Hostim-Silva M, Andrade AB, Machado LF, Gerhardinger LC, Daros FA, Barreiros JP, Godoy EAS (2006) Peixes de Costão Rochoso de Santa Catarina: Arvoredo. Universidade do Vale do Itajaí, Itajaí
- Jan R-Q, Ho C-T, Shiah F-K (2003) Determinants of territory size of the dusky gregory. J Fish Biol 63:1589–1597
- Kelt DA, Van Vuren DH (2001) The ecology and macroecology of mammalian home range area. Am Nat 157:637–645
- Letourneur Y (2000) Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Reunion Island). Environ Biol Fish 57:377–391
- Lison de Loma T, Harmelin-Vivien M (2002) Summer fluxes of organic carbon and nitrogen through a damselfish resident, *Stegastes nigricans* (Lacepède, 1803), on a coral reef flat at La Réunion (Indian Ocean). Mar Freshwater Res 53:169–174
- Lobel PS (1980) Herbivory by damselfishes and their role in coral reef community ecology. Bull Mar Sci 30:273–289
- Lomolino MV, Riddle BR, Brown JH (2006) Biogeography. Sinauer, Massachusetts
- Macpherson E, Duarte CM (1994) Patterns in species richness, size, and latitudinal range of East Atlantic fishes. Ecography 17:242–248
- Menegatti JV, Vescovi DL, Floeter SR (2003) Interações agonísticas e forrageamento do peixedonzela, *Stegastes fuscus* (Peciformes: Pomacentridae). Nat On Line 1:45–50
- Minns CK (1995) Allometry of home range size in lake and river fishes. Can J Fish Aquat Sci 52:1499–1508
- Osório RM, Rosa IL, Cabral H (2006) Territorial defense by the brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). J Fish Biol 69:233–242
- Polunin NVC, Klumpp DW (1989) Ecological correlates of foraging periodicity in herbivorous reef fishes of the Coral Sea. J Exp Mar Biol Ecol 126:1–20

- Polunin NVC, Harmelin-Vivien M, Galzin R (1995) Contrasts in algal food processing among five herbivorous coral-reef fishes. J Fish Biol 47:455-465
- Quenouille B, Bermingham E, Planes S (2004) Molecular systematics of the damselfishes (Teleostei : Pomacentridae): Bayesian phylogenetic analyses of mitochondrial and nuclear DNA sequences. Mol Phylog Evol 31:66–88
- Rex MA, Etter RJ, Stuart CT (1997) Large-scale patterns of species richness in the deep-sea benthos. In: Ormond RG, Gage JD (ed) Marine biodiversity: patterns and process. Cambridge University Press, Cambridge, pp 94–116
- Robertson DR (1984) Cohabitation of competing territorial damselfishes on a Caribbean coral reef. Ecology 65:1121–1135
- Robertson DR (1995) Competitive ability and the potential for lotteries among territorial reef fishes. Oecologia 103:180–190
- Robertson DR (1996) Interspecific competition controls abundance and habitat use of territorial Caribbean damselfishes. Ecology 77:885–899
- Robertson DR, Lassig B (1980) Spatial distribution patterns and coexistence of a group of territorial damselfishes from the Great Barrier Reef. Bull Mar Sci 30:187–203
- Roy K, Martein KK (2001) Latitudinal distribution of body size in northeastern Pacific marine bivalves. J Biogeogr 28:485–493
- Sale PF (1978) Coexistence of coral reef fishes a lottery for living space. Env Biol Fish 3:85–102
- Schmidt-Nielsen K (2002) Animal Physiology: Adaptation & Environment. Cambridge University Press, Cambridge
- Scott FJ, Russ GR (1987) Effects of grazing on species composition of the epilithic algal community on coral reefs of the central Great Barrier Reef. Mar Ecol Prog Ser 39:293–304
- Smith KF, Brown JH (2002) Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. Global Ecol Biogeogr 11:313–322
- Souza AT (2007) Uso de habitat, comportamento alimentar e territorial de *Stegastes rocasensis* (Emery, 1972) (Pomacentridae: Teleostei) em Fernando de Noronha PE. Dissertação de mestrado em Ciências Biológicas (Área de Concentração Zoologia), Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa
- Waldner RE, Robertson DR (1980) Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). Bull Mar Sci 30:171–186
- Wellington GM (1982) Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fishes. Ecol Monogr 52:223–241
- Yager TK, Summerfelt RC (1993) Effects of fish size and feeding frequency on metabolism of juvenile walleye. Aquac Eng 12:19–36
- Zar JH (1999) Biostatiscal analysis. Prentice Hall, Upper Saddles River, New Jersey
- Zemke-White LW, Choat JH, Clements K (2002) A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. Mar Biol 141:571–579