



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL

CAROLINA BELLUMAT B. S. DE ALBUQUERQUE

**O PEIXE DONZELA, *Stegastes fuscus* EM POÇAS RASAS
DE MARÉS: ENGENHEIRO DO ECOSSISTEMA OU
NAVEGADOR OPORTUNISTA?**

VITÓRIA

2018



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA AMBIENTAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**

CAROLINA BELLUMAT B. S. DE ALBUQUERQUE

**O PEIXE DONZELA, *Stegastes fuscus* EM POÇAS RASAS
DE MARÉ: ENGENHEIRO DO ECOSISTEMA OU
NAVEGADOR OPORTUNISTA?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Oceanografia Ambiental. Orientador: Prof. Dr. Agnaldo Silva Martins.

VITÓRIA

2018

CAROLINA BELLUMAT B. S. DE ALBUQUERQUE

**O PEIXE DONZELA, *Stegastes fuscus* EM POÇAS RASAS
DE MARÉ: ENGENHEIRO DO ECOSISTEMA OU
NAVEGADOR OPORTUNISTA?**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Ambiental da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Oceanografia Ambiental.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Agnaldo Silva Martins
Universidade Federal do Espírito Santo/UFES

Prof. Dr. Jean Christophe-Joyeux
Universidade Federal do Espírito Santo/UFES

Prof. Dr. Raphael Mariano Macieira
Universidade Vila Velha/UVV

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, que me deu a vida e conduziu todos os meus caminhos, que me deu capacidade e força para superar todas as barreiras, que me deu ânimo nos dias difíceis, e derrama sobre mim o seu Espírito Santo que enche o meu coração de alegria.

Agradeço a Deus por me conceder uma família tão especial, que sempre me apoiou, pelos meus pais que sempre estiveram ao meu lado, ao meu tio Marcos (tio Maguila) que sempre que precisei de uma ideia ele estava lá para me ajudar. De forma especial agradeço pela vida dos meus tios Paulo e Eliana, que me concederam hospedagem, alimentação e transporte para realização de todo trabalho de campo e meus primos Maurício, Luiz Paulo, Rafael e Daniel, que sempre que precisei estavam lá para me ajudar.

Agradeço a Deus pelo meu esposo Diego, por todo amor que me anima, pelo apoio que não me deixa parar, pela ajuda na construção do *grid* para a coleta dos dados. Obrigada meu amor.

Agradeço a Deus pelo meu orientador, Prof. Dr. Agnaldo Silva Martins, pessoa simples, atenciosa e paciente, que sempre esteve ao meu lado me orientando, acalmando e com quem aprendi tanto durante o Mestrado.

Agradeço a Deus pela vida de Luka, estagiário que nunca me deixou na mão, que me ajudou em todas as coletas, obrigada Luka.

Enfim, agradeço pela vida de todos os professores do Departamento de Oceanografia e amigos de classe, com quem obtive não só maiores conhecimentos sobre as ciências oceanográficas, mas também sobre ética, responsabilidade e respeito com o outro e com o meio ambiente. Foram muitas as discussões, dentro e fora de sala, que nos levaram a crescer como pessoas e cientistas.

Muito obrigada a todos.

RESUMO

Conhecido popularmente como peixe donzela brasileiro, a espécie *Stegastes fuscus* é reconhecida como espécie chave em ambientes de recifais infralitoralitorâneos, atuando como engenheiro do ecossistema devido ao padrão de comportamento territorialista. O objetivo deste estudo foi avaliar se a espécie apresentava a mesma função em ambientes de entremaré, utilizados como berçário pela espécie e tão pouco estudados. Para tanto foi comparada a taxa de cobertura vegetal (TCV) e a porcentagem de ambientes não forrageáveis dentro e fora dos territórios (areia e rocha). Para avaliar a variabilidade do ambiente independente de *S. fuscus*, foi utilizado a porcentagem relativa de macroalgas ao longo dos meses de coleta. O ambiente apresentou-se muito variável, frente aos fatores físicos e antropogênicos, *S. fuscus* não apresentou influência sobre o mesmo, com a TCV em seus territórios semelhantes à TCV das áreas adjacentes. Contudo, os territórios apresentaram áreas não forrageáveis (areia e rocha) menores que áreas adjacentes não defendidas, o que pode ser resultado da capacidade do animal de alocar seus territórios em áreas com maior recurso alimentar, segundo a teoria do forrageamento ótimo. Ademais, foi possível verificar que, embora ambientes recifais apresentem normalmente controle top-down, ambientes de entremaré de recifes planos rasos, são principalmente controlados por bottom-up, sendo assim mais susceptíveis aos fatores físicos-químicos e antropogênicos, devido ao pouco controle e capacidade de reestruturação biológica.

Palavra-chave: territorialidade, macroalgas, poças de maré, bottom-up.

ABSTRACT

Brazilian damselfish, *Stegastes fuscus* is recognized as a key species in infralittoral reefs environments, acting as an ecosystem engineer due to its territorialist behavior pattern. Considering this possible effect on the coastal reef habitats, the objective of this study was to evaluate if the species had in fact some influence on tidepool reef intertidal environments, used as nursery by the species, and yet so little studied. The Vegetation Cover Rate (TCV) and the percentage of non-forage environments (sand and rock), inside and outside the territories were compared. In order to evaluate the variability of the environment independent of *S. fuscus*, the relative percentage of macroalgae was used throughout the months of collection. The environment was very variable, considering the physical and anthropogenic factors, *S. fuscus* had no influence on this variables, once the TCV in its territories was similar to the TCV in the adjacent areas. However, the territories presented less forage areas (sand and rock) than adjacent unprotected areas, which may be the result of the animal's ability to allocate its territories in areas with greater food resource, according to optimal foraging theory. In addition, it was possible to verify that, although reef environments usually present top-down control, environments of flat reefs are mainly controlled bottom-up, thus being more susceptible to the physical-chemical and anthropogenic factors, due to the little control and capacity of biological restructuring.

Key-words: territoriality, macroalgae, tidepools, bottom-up.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1:	11
Figura 2:	12
Figura 3:	13
Figura 4:	15
Figura 5:	16
Figura 6:	17
Figura 7:	18
Figura 8:	19

SUMÁRIO

I. INTRODUÇÃO	8
II. MATERIAL E MÉTODOS	10
II. 1 – Área de Estudo	10
II. 2 – Coleta.....	12
II.2.1 – Coleta para avaliação da taxa de cobertura e as áreas não forrageáveis dentro e fora do território de <i>S. fuscus</i>	12
II.2.2 – Coleta para avaliação da variabilidade ambiental.....	14
II. 3 – Análise dos dados.....	14
III. RESULTADOS.....	15
IV. DISCUSSÃO	19
V. CONCLUSÃO	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	22

I. INTRODUÇÃO

A espécie *Stegastes fuscus* (Cuvier 1830) faz parte da família Pomacentridae, é endêmica da costa brasileira (Allen 1991) e é encontrada em abundância em ambientes recifais, possuindo comportamento territorial agressivo (Menegatti *et al.*, 2003; Osório *et. al.*, 2006). Seu gênero é conhecido popularmente como peixe donzela, ao qual tem sido atribuído papel central na determinação da estrutura de corais e assembleias de algas nos ambientes recifais.

Através da proteção seletiva de espécies de algas, e a retirada de “ervas daninhas” (algas resistentes à predação), algumas espécies podem formar verdadeiras “fazendas” em seus territórios resultando em baixa diversidade fitobentônica. Essas espécies são denominadas peixes donzelas cultivadores, como *Stegastes nigricans* (Lacepède 1802) e *Stegastes marginatus* (Jenkins 1901) (Hata *et al.* 2001; Peyton *et al.* 2014).

Em contrapartida, existem espécies como *Stegastes fasciolatus* (Ogilby 1889) e *S. fuscus* que, embora não realizem o cultivo através da defesa territorial, impedem o forrageio por outros herbívoros e coralívoros, o que permite o crescimento de algas e o desenvolvimento de corais, aumentando a riqueza de espécies dentro dos territórios (Hixon & Brostoff 1983; Horn 1989; Ferreira 1998; Ceccarelli *et al.* 2001; Ceccarelli 2007; White e O'Donnell 2010).

No início do estágio juvenil, *S. fuscus* chama atenção, pois apresenta coloração azul brilhante, que desaparece à medida que se desenvolvem até se tornarem adultos com coloração cinza-escuro (Menegatti *et al.* 2003). Segundo Souza *et. al.* (2007), em fêmeas e machos, a maturação gonadal inicia a partir de 6,2 cm e 7,0 cm de comprimento respectivamente, mas fêmeas e machos estão aptos a participar ativamente do processo reprodutivo a partir de 8,5 cm e 8,7 cm de comprimento respectivamente.

A espécie utiliza regiões de entremaré como berçário, estando sujeita às adversidades locais, coletas feitas por turistas e a superexploração para aquariorfilia, principalmente durante sua fase mais jovem, devido a coloração chamativa (Souza *et al.* 2007).

Além de sua importância econômica para aquariorfilia, sendo comercializados geralmente indivíduos mais jovens de até 10 cm (Sampaio e Nottingham 2008), seu hábito agressivo de excluir os concorrentes de seus territórios permite o

desenvolvimento de maior diversidade e biomassa de algas quando comparado com áreas adjacentes não defendidas (Ferreira *et al.* 1998; Menegatti *et al.* 2003; Osório *et al.* 2006; Medeiros *et al.*, 2010). Segundo Ferreira *et al.* (1998), zonas com elevada densidade de *S. fuscus* podem apresentar um aumento do fluxo de energia na teia alimentar, sendo sugerido a eles papel importante nos processos trofodinâmicos dos costões rochosos.

Embora sua ecologia comportamental tenha sido bastante pesquisada, existindo variados estudos no âmbito de sua territorialidade e papel ecológico, estes são em geral realizados em ambientes recifais de zonas infra-litorâneas, locais mais estáveis, menos sujeitos ao impacto humano e geralmente com indivíduos adultos.

Diferentemente, ambientes entremarés são bastante variáveis no tempo e espaço, devido a turbulência causada por ondas durante a maré alta, poluição e outras consequências geradas pelo uso do ser humano, que podem afetar fortemente esses ambientes (Horn *et al.* 1999), sendo um desafio diferenciar as mudanças que são de origem antropogênica e as de origem natural (Thompson *et al.* 2002).

Esses locais altamente variáveis, no entanto, fornecem abrigo e alimento em abundância, sendo fundamentais para uma diversidade de espécies marinhas, que utilizam desse espaço para o seu desenvolvimento nas primeiras fases da vida. Por este motivo regiões entremarés são também consideradas berçários marinhos (Beckley 1985; Dias *et al.* 2016).

Os peixes do entremaré ocupam uma variedade de microhábitats, incluindo as poças de maré, formadas em recifes planos. Esse tipo de ambiente sofre ainda mais variações pois, além de facilitar a coleta de diversos organismos pelo homem, se torna local para acúmulo de contaminantes, mesmo que de forma temporária (Cunha *et al.* 2008). Durante a maré baixa, a água acumulada nas poças, está fortemente exposta ao sol, o que resulta no aumento de sua temperatura, e pode ter como consequência a diminuição dos níveis de oxigênio, dependendo da presença ou não de produtores.

Apesar de apresentar grande importância para muitas espécies marinhas e para o ambiente marinho como todo, são poucas as pesquisas realizadas com *S. fuscus* em ambientes entremarés, e, especificamente, em recifes planos com poças de maré rasas. Esses estudos se limitam à aspectos da alimentação e dinâmica reprodutiva

(Canan *et al.* 2011), não existindo estudos sobre sua territorialidade e seu papel nesses ambientes.

Dessa forma, este trabalho buscou avaliar o papel de juvenis de *S. fuscus* em ambiente entremaré, formado por poças rasas de maré. Por estarem no estágio juvenil (menores que 6 cm) e em um ambiente muito variável, espera-se que seu comportamento territorialista resulte em poucas alterações no habitat e por isso apresentem estratégias específicas para o forrageio nessas áreas.

II. MATERIAL E MÉTODOS

II. 1 – Área de Estudo

O estudo foi realizado na Praia dos Castelhanos (20° 50' S – 40° 37' O), localizada no município de Anchieta, Espírito Santo, Sudeste do Brasil (Fig. 1). Esta praia caracteriza-se pela presença de recifes rochosos de inclinação baixa e complexidade estrutural alta, que ficam emersos durante o período de maré baixa, causando a formação de poças de maré em depressões na superfície do recife (Macieira e Joyeux, 2011).

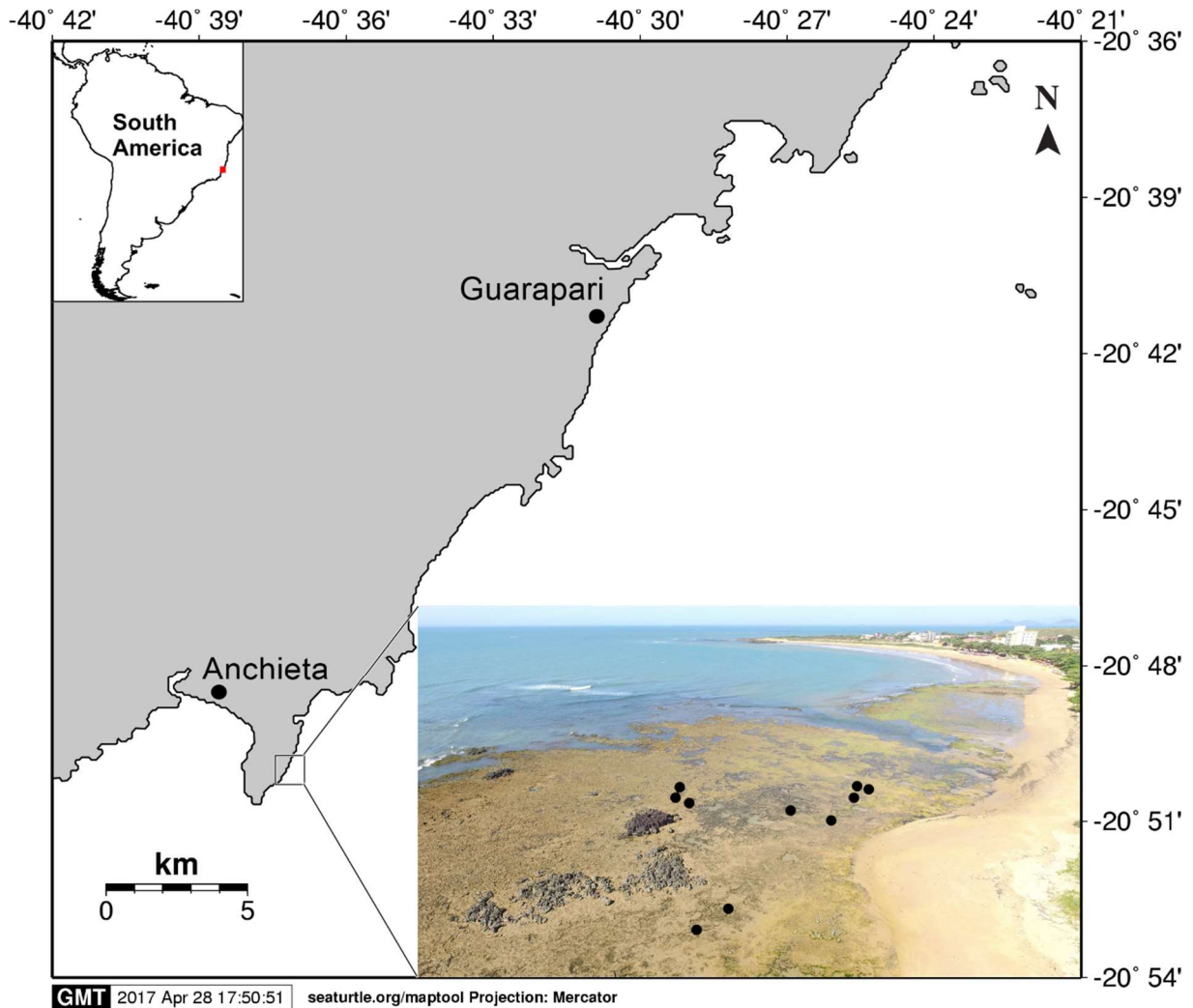


Figura 1: Localização da Área de Estudo (Praia dos Castelhanos) Anchieta – ES, Sudeste do Brasil. Distribuição das poças de maré no recife plano representadas na foto a direita do mapa.

O recife é um complexo de carbonato, composto principalmente por algas calcárias incrustantes e esqueletos de corais, apresentando-se essencialmente plano. O substrato das poças de maré consiste em grande parte de areia e cascalho. Suas bordas são irregulares, quase verticais, sendo cobertas por tufo de algas, macroalgas, algas coralinas incrustantes e corais (Macieira e Joyeux, 2011).

Tais características atraem um público diverso, principalmente na época do verão, desde crianças até idosos, que aproveitam os momentos de baixa-mar para caminhar sobre o recife, fazer coletas, e se banhar nas águas mornas das poças de maré, impactando o ambiente.

II. 2 – Coleta

As coletas realizadas neste estudo foram utilizadas para avaliar a variação ambiental, assim como, comparar a taxa de cobertura e as áreas não forrageáveis dentro e fora do território de *S. fuscus*.

II.2.1 – Coleta para avaliação da taxa de cobertura e as áreas não forrageáveis dentro e fora do território de *S. fuscus*

Os dados foram coletados de julho a novembro de 2016, todos realizados em marés de sizígia, durante a baixa-mar, sempre na parte da manhã.

Foram escolhidas 10 poças considerando: 1) ausência de ligação com o mar e com outras poças do recife durante a baixa-mar, 2) presença de *Stegastes fuscus*, 3) tamanho suficiente para que houvesse, dentro da mesma poça área territorial de *S. fuscus* e área fora do território (adjacente ao território, mas não defendida por ele).

Para garantir as réplicas das amostragens nos mesmos locais em períodos diferentes as poças foram marcadas usando braçadeiras de plástico branco, identificadas com seu respectivo número (fig. 2).



Figura 2: Braçadeira de plástico branca utilizada para marcar as poças. Fotografia da poça 1.

A área e o volume das poças foram medidos utilizando respectivamente a fórmula da elipse e do elipsoide. Para chegar a um valor aproximado da área, foi medido, com auxílio de trena, o eixo maior, e tirada a média de duas medidas do eixo menor, para a medida do volume foi acrescentada a média da altura, sendo feita nas extremidades e meio da poça (fig. 3).

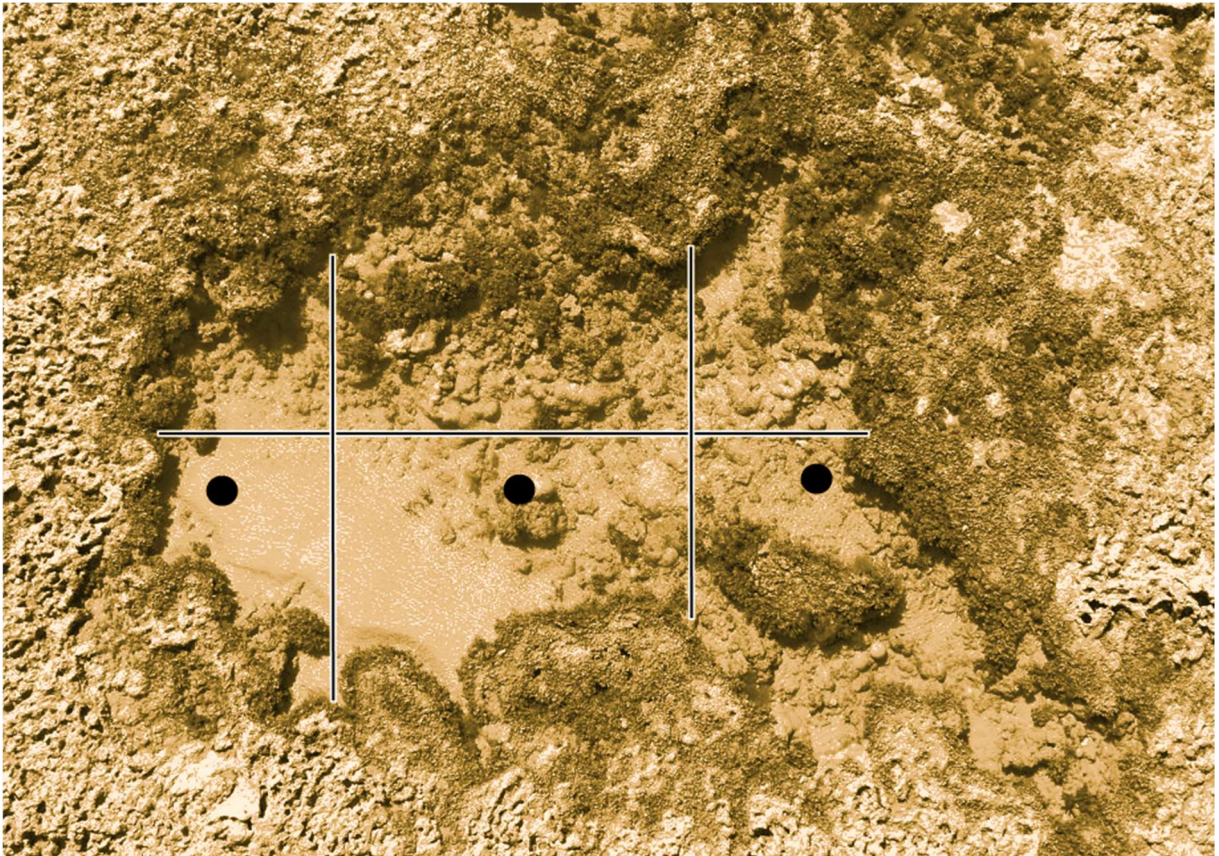


Figura 3: Traço horizontal (medida do eixo maior), traços verticais (medidas do eixo menor) e pontos em preto onde foram coletadas as medidas de profundidade. A área e o volume foram medidos através das fórmulas do elipse e elipsoide respectivamente.

Para determinar o limite territorial de *S. fuscus*, o mesmo foi observado durante 15 minutos (adaptada de Medeiros *et al.* 2010 e Casey *et al.* 2014). Essa avaliação foi realizada em todos os meses em que ocorreram as amostragens, antes de cada coleta. Os indivíduos estudados eram todos juvenis, menores que 6 cm.

Para coleta da taxa de cobertura foi utilizado um *grid* de 30 x 30 cm, com 30 pontos distribuídos ao longo de sua área. Os pontos foram utilizados para identificar a porcentagem relativa de cobertura de organismo e/ou substrato (algas, celenterados, areia ou cascalho) dentro e fora do território de *S. fuscus* (adaptado de Peyton *et al.*

2014. Foram consideradas áreas forrageáveis locais cobertos por algas e turfo. Areia e rocha lisa foram considerados locais não forrageáveis.

O *Grid* era posicionado duas vezes em cada área, num total de 60 pontos dentro do território e 60 pontos fora do território. Uma vareta de plástico foi utilizada como auxílio para identificar o conteúdo fixo ao substrato abaixo de cada ponto. Os organismos não identificados em campo foram coletados, armazenados e levados para serem identificados em laboratório.

Após a coleta em campo e identificação de todas as algas, as mesmas foram agrupadas em morfotipos (Steneck e Dethier 1994; Barbosa *et al.* 2008; Costa *et al.* 2012). Os padrões morfológicos foram determinados segundo Steneck e Dethier (1994), os quais, de forma geral, correspondem às características ecológicas, sendo possível prever a condição da comunidade e os níveis de distúrbio no meio ambiente ou o contrário.

Agrupadas em morfotipos, a taxa de cobertura foi então comparada, dentro e fora dos territórios para avaliar uma possível interferência de reestruturação desses grupos por *S. fuscus*.

Os pontos do *grid* que estavam sobre áreas não forrageáveis, foram utilizados para comparar as áreas de dentro e fora do território de *S. fuscus* e verificar se os territórios estavam posicionados em locais com melhores manchas alimentares.

II.2.2 – Coleta para avaliação da variabilidade ambiental

De acordo com Orfanidis *et al.* (2003) e Santos *et al.* (2011), macroalgas marinhas podem ser utilizadas como bioindicadores da variação do ambiente e do estresse causado por fatores antropogênicos, sendo assim, para avaliar a variabilidade ambiental, foram comparados o total de macroalgas coletadas de 6 poças, dentro e fora do território, totalizando 12 pontos, ao longo dos meses de agosto a novembro.

II. 3 – Análise dos dados

Para análise das alterações da Taxa de Cobertura Vegetal (TCV) dos morfotipos nas poças de maré ao longo dos meses, independente da presença de *S. fuscus*, foi utilizado o Teste de Kruskal-Wallis. O teste de Mann-Whitney foi utilizado para comparar tanto o percentual da TCV e celenterados quanto o percentual de ambientes não forrageáveis, dentro e fora dos territórios de *S. fuscus*. Para avaliar a diversidade

foi utilizado o índice de Shannon-Wiener com auxílio do teste t, para que os dados pudessem ser estatisticamente comparados.

As análises estatísticas e de diversidade foram feitas utilizando o programa Past 3 (Hammer *et al.* 2001). Os resultados foram considerados estatisticamente significativos com $p < 0,05$ (Zar 1999).

III. RESULTADOS

As poças estudadas eram rasas, com valor de profundidade em torno de 20 cm, chegando no máximo a 33 cm. A maior poça apresentou área de 1,7 m² e a menor poça apresentou área de 0,95 m² (média = 1,47 m²; d.p.= 0,44). Os limites territoriais, se encontravam em geral com menos da metade da área da poça (fig. 4).



Figura 4: Poça de maré na Praia dos Castelhanos, sudeste do Brasil, com limite territorial delineado em vermelho.

Diversas alterações da taxa de cobertura em algumas espécies de algas foram observadas durante os meses de coleta (fig. 5). Essas foram verificadas tanto dentro das áreas territoriais quanto nas áreas adjacentes, indicando a variabilidade ambiental independente de *S. fuscus*.

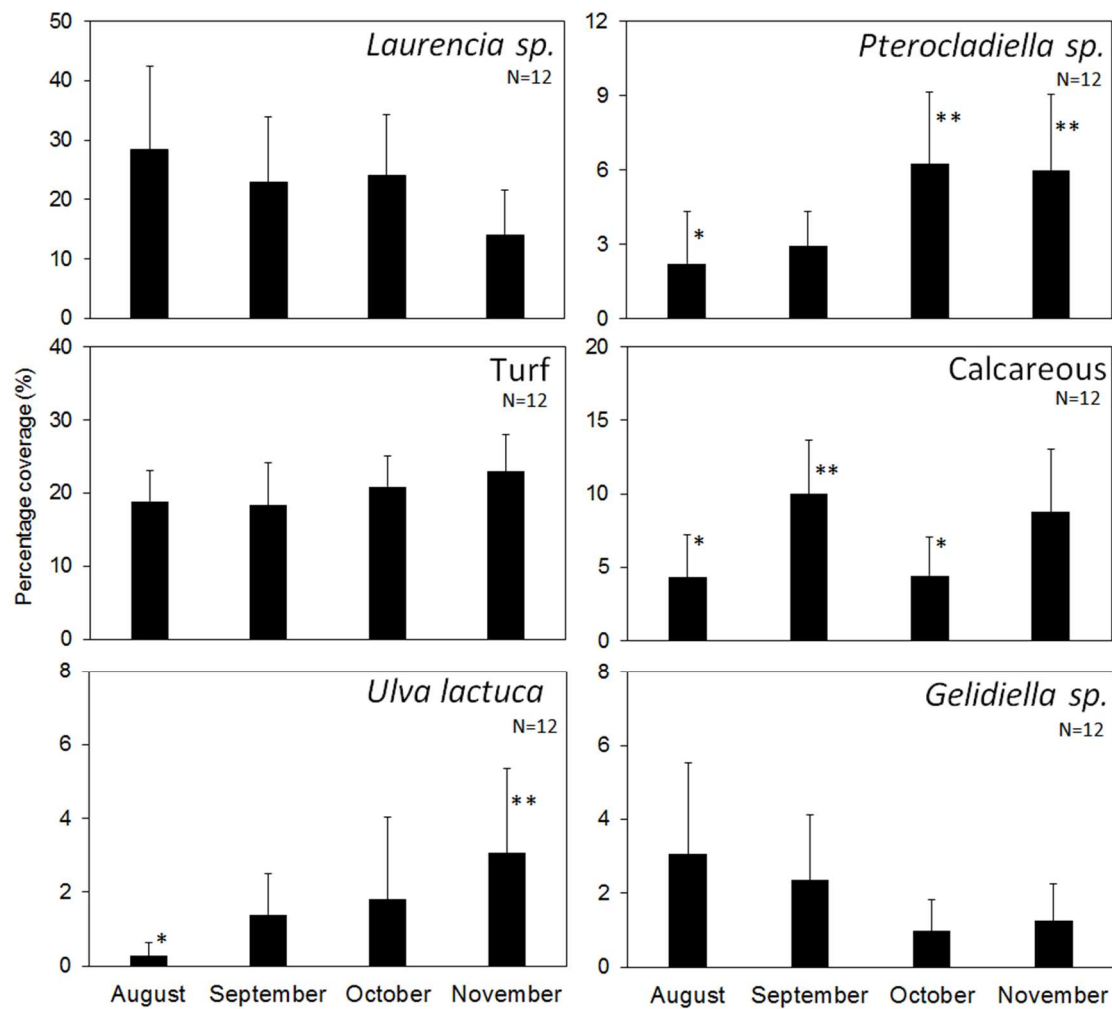


Figura 5: Percentual médio (colunas) e Intervalos de Confiança de 95% (barras verticais) de cobertura vegetal de seis categorias de algas observadas entre agosto e novembro de 2016 nas poças de marés da Praia de Castelhanos, Sudeste do Brasil. Asteriscos diferentes indicam diferenças significativas no teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

A figura 6 exemplifica a variação relativa da cobertura de *Laurencia sp.* e *Ulva lactuca* no mês de julho (A) e novembro (B), tanto na área territorial quanto na região adjacente não protegida.

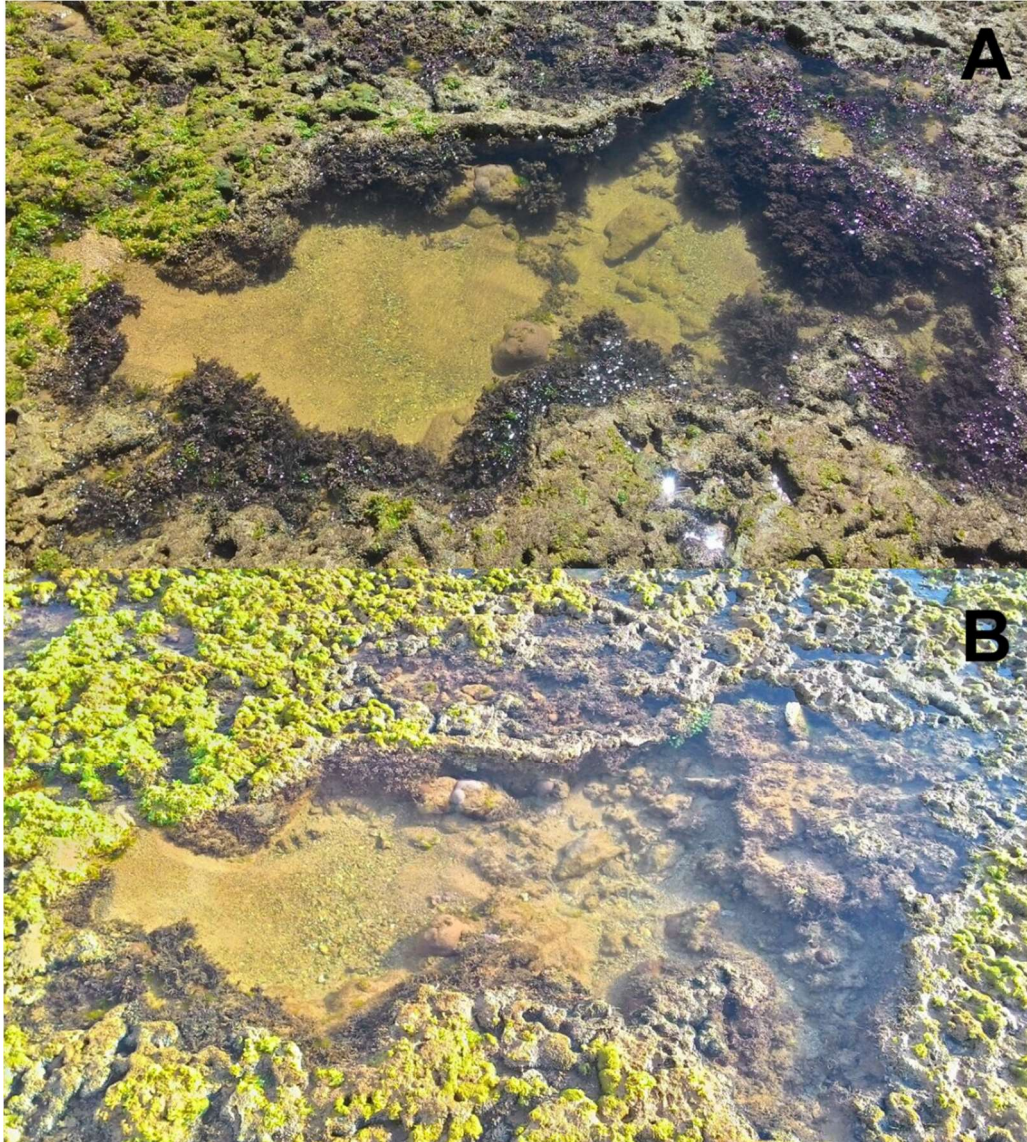


Figura 6: Comparação da cobertura das espécies de algas *Laurencia* sp. e *Ulva lactuca* na Poça 1, nos meses de Julho (A) e Novembro (B) na, Praia dos Castelhanos, Anchieta - ES, Sudeste do Brasil.

A taxa de cobertura vegetal, representada por morfotipos e celenterados foi comparada entre as áreas territoriais e áreas adjacentes não protegidas, e não apresentaram diferenças significativas entre suas porcentagens relativas, como pode ser visualizado na Figura 7. Este resultado sugere que *S. fuscus* não afeta a estrutura da comunidade bentônica neste tipo de ambiente.

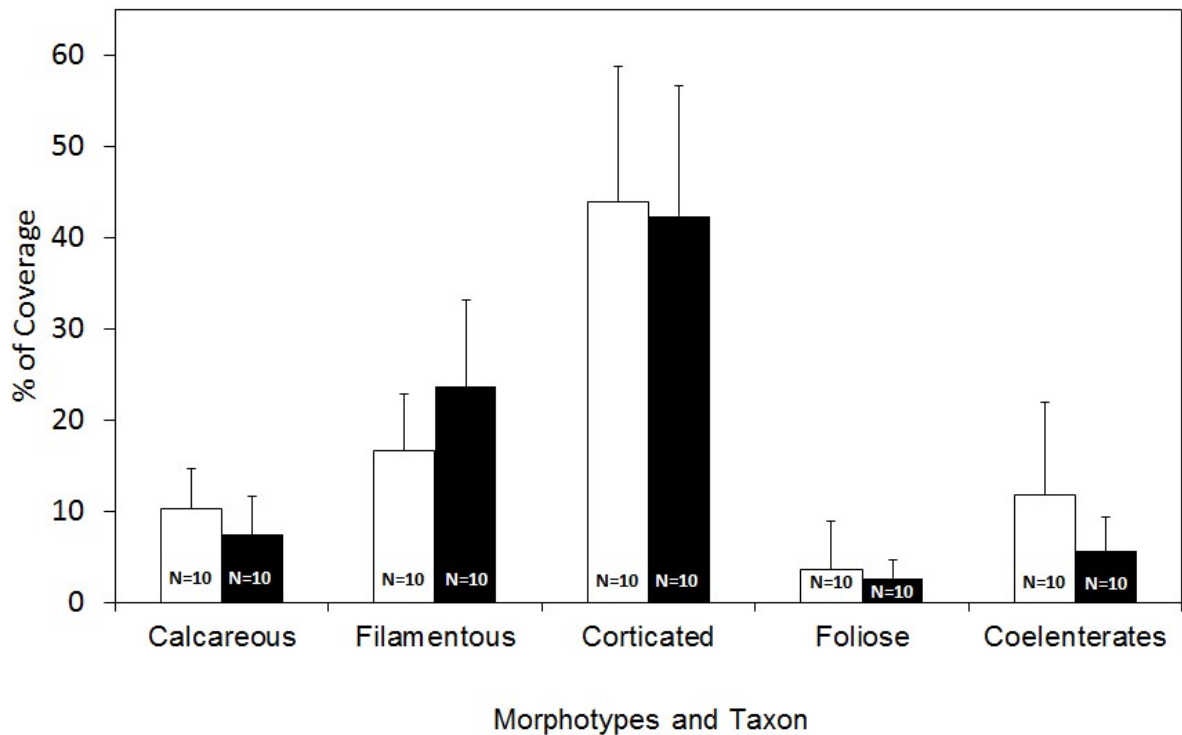


Figura 7: Percentual Médio (colunas) e Intervalo de Confiança 95% (barras verticais) de cobertura dos morfotipos de algas e celenterados encontrados dentro e fora dos territórios de *Stegastes fuscus*, de agosto a novembro de 2016, nas poças de maré da Praia dos Castelhanos, Sudeste do Brasil.

Além disso, essas áreas também não apresentam diferença quanto à diversidade, de acordo com o índice de Shannon com auxílio do teste t, sendo os valores de H' respectivamente 1,975 e 1,883.

Embora não apresentassem diferenças com relação a taxa de cobertura vegetal, ou diversidade, áreas não protegidas apresentaram taxa significativamente maior de ambientes não forrageáveis (areia e rocha lisa) do que áreas territoriais (fig. 8).

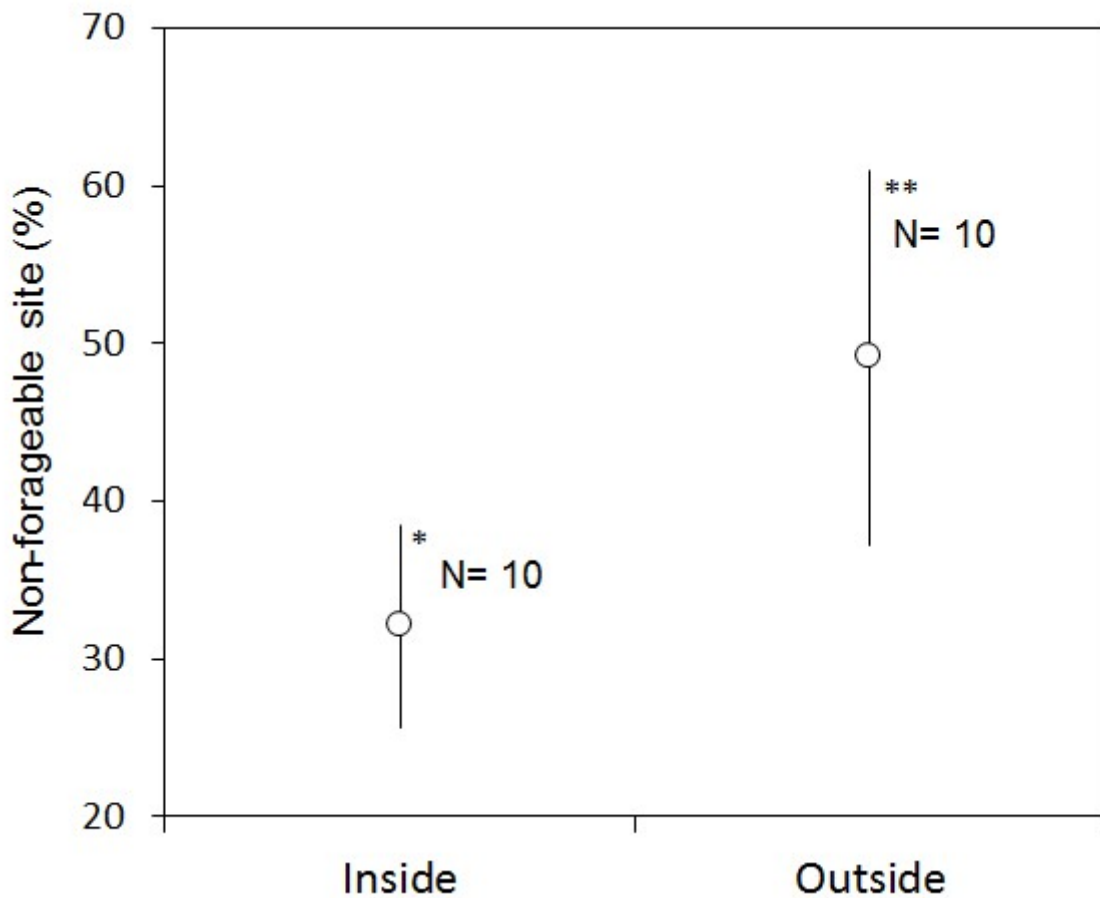


Figura 8: Percentual Médio (círculos) e Intervalos de Confiança 95% (barras verticais) da área não forrageável (areia e rochas nuas) dentro e fora dos territórios de *S. fuscus*, observadas entre agosto e novembro de 2016, em poças de maré da Praia dos Castelhanos, Sudeste do Brasil. Asteriscos diferentes indicam diferenças significativas no Teste Mann-Whitney ($p < 0,05$).

IV. DISCUSSÃO

As frequentes modificações dos ambientes entremarés é uma realidade que pode ser observada através das variações nas taxas de cobertura das algas durante os meses de coleta, o que corrobora com as palavras de Horn *et al.* (1999), que diz que este tipo de local é bastante variável no tempo e espaço. Essa característica do ambiente entremarés, se opõe a hábitos de “engenharia/agricultura” por parte das espécies que vivem nesse ambiente, incluindo *Stegastes fuscus*, e pode ser um dos motivos que impedem a espécie de reestruturar a comunidade bentônica em seus territórios, diferentemente do que é observado em ambientes infralitoralitorâneos (Hixon & Brostoff 1983; Horn 1989; Ferreira 1998; Hata *et al.* 2001).

Além disso, os indivíduos aqui estudados são todos juvenis (menores que 6 cm) e, embora a espécie seja classificada como herbívora (Ferreira *et al.* 1998; Feitosa 2010; Canan *et al.* 2011), verificou-se que na fase juvenil esta alimenta-se principalmente de pequenos invertebrados e algas filamentosas (Ferreira *et al.* 1998, Pimentel 2012). Assim, apesar de já apresentarem comportamento territorialista (Menegatti *et al.* 2003), não possuem uma alimentação herbívora, o que pode justificar a não realização de cultivo (proteção de algas específicas em seus territórios e/ou retirada de algas de pouco interesse), o que sugere uma outra estratégia de forrageio para a espécie.

Outra questão importante a ser ressaltada, é o tempo de permanência dos indivíduos nas poças. A partir do sexto mês de coleta, as poças estudadas já não apresentavam mais *S. fuscus*. Essa evasão pode ser resultado de predação, coleta por turistas ou migração dos indivíduos para poças maiores, ou com manchas de alimento melhores para o forrageio. Segundo Pike *et al.* (1977), à medida que a comida se torna limitante, a competição entre espécies se torna severa e uma pode deslocar a outra.

Todos esses fatores (ambiente altamente variável, indivíduos juvenis onívoros e o pouco tempo de permanência nas poças) são possíveis causas de impedimento para a espécie atuar reestruturando a comunidade bentônica ou mantendo a diversidade maior dentro de áreas protegidas, permitindo a semelhança da taxa de cobertura nas áreas territoriais e nas áreas fora dos territórios.

Os peixes são conhecidos por possuírem a capacidade de avaliar a rentabilidade relativa de diferentes manchas de alimentos e alternar entre as manchas à medida que os recursos são esgotados (Werner *and* Hall 1974; Ruttenberg *at al.* 2005; Helfman *et al.* 2009). Adicionalmente, o aumento da densidade de alimento leva a diminuição do tamanho territorial (Helfman *et al.* 2009), o que está diretamente ligado ao custo da defesa territorial. Se há melhor mancha de alimento, a área a ser protegida será menor, logo o custo para defesa e a exposição à predadores também serão menores.

Isso se encaixa na teoria do forrageamento ótimo, onde os indivíduos devem resolver conflitos entre o tempo gasto, a recompensa e os fatores de riscos aos quais estão expostos. Quanto maior a distância para forragear, mais tempo e energia são gastos e os custos de risco, como ser predado ou perder o local de repouso, também aumentam (Schoener 1971; Ricklefs 2010).

Os resultados sugerem que, embora *S. fuscus* juvenis não atuem diretamente na estrutura do ambiente em regiões de entremaré, aparentemente, são capazes de otimizar seu forrageio, através da teoria do forrageamento ótimo (Schoener 1971), concentrando seus territórios em locais onde existem maiores manchas de alimento. Assim, locais com uma dieta ótima e espaço ótimo, resultarão em um período ótimo de forrageio, evitando assim exposição a predadores e menor tempo em manutenção dos territórios levando a um menor custo.

Segundo Levinton (2009) cadeias alimentares do tipo bottom-up estão relacionados com fatores físicos como o influxo de nutrientes enquanto as do tipo top-down, envolvem os níveis mais altos da cadeia, denominado espécie chave. Em geral, sistemas com cadeias alimentares curtas, são influenciadas por controle top-down, como é o caso dos ambientes recifais costeiros (Levinton 2009). Segundo, Smith *et al.* (2010), esses ambientes são fortemente controlados por espécies herbívoras, as quais podem garantir a restauração e estruturação desses ecossistemas em face da mudança global e da aceleração da perda de recifes. No entanto, como apresentado neste trabalho, ambientes recifais costeiros planos de locais entremarés, são influenciados principalmente por fatores físicos, controlados por mecanismos bottom-up. Em estudo realizado por Nielsen (2001), em ambientes de poças de maré, foi verificada forte influência de herbívoros, os quais controlavam o local mesmo com influxo de nutrientes. No entanto, nenhum desses fatores (presença de herbívoros ou influxo de nutrientes) apresentou influência quando o ambiente era exposto à onda, corroborando com os nossos resultados.

Embora apresentem grande importância ecológica, os ambientes entremarés são geralmente omitidos nas discussões de impactos antropogênicos e planejamento de conservação (Andrades *et al.* 2017). Os resultados aqui apresentados revelam que esses ambientes recifais são pouco influenciados por fatores biológicos, o que traz consequências para a conservação, pois os mesmos ficam expostos aos fatores físicos e antropogênicos, sendo necessária uma maior atenção em políticas públicas de manejo e conservação.

V. CONCLUSÃO

Embora *Stegastes fuscus* seja considerado espécie chave em regiões recifais infralitorâneas, a espécie não atua da mesma forma em ambientes entremarés com

poças de maré rasas, devido à alta variabilidade local, possuindo estratégias de forrageamento ótimo.

Este trabalho sugere que ambientes recifais nessas condições contam menos com o controle biológico, sendo assim mais susceptíveis a ameaças naturais físicas e antropogênicas, com pouca atuação das espécies para “reorganização” de suas estruturas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andrades, R.; Joyeux, J-C.; Gasparini, J. L.; Reis-Filho, J.A.; Macieira, R. M. and Giarrizzo, T. Fringe on the brink: Intertidal reefs at risk. *Science*, v. 357, p. 261, 2017.

Allen, G.R. Damselfishes of the world. Melle, Mergus Publishers, 1991. 271p.

Beckley, L. E. The fish community of East Cape tidal pools and an assessment of the nursery function of this habitat. *South African Journal of Zoology*, v. 20 n. 1, p. 21-27, 1985.

Canan, B.; Pessoa, E. K. R.; Volpato, G.L.; Araújo, A.; Chellappa, S. Feeding and reproductive dynamics of the damselfish, *Stegastes fuscus* in the coastal reefs of Northeastern Brazil. *Animal Biology Journal, RN*, v. 2, n. 3, p. 113-126, 2011.

Casey, J. M.; Ainsworth, T. D.; Choat, J. H. and Connolly, S. R. Farming behaviour of reef fishes increases the prevalence of coral disease associated microbes and black band disease. *Proceedings of the Royal Society B*, v.281, p. 1-8, 2014.

Cecarrelli, D. M.; Jones, G. P. and McCook, L. J. Territorial Damselfishes as Determinants of the Structure of Benthic Communities on Coral Reefs. *Oceanography 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, p. 853–866, 2007.

Cunha, E. A.; Carvalho, R. A. A.; Monteiro-Neto, C.; Moraes, L. E. S. and Araújo, M.E. Comparative analysis of tidepool fish species composition on tropical coastal rocky reefs at State of Ceará, Brazil. *Sér. Zool., Porto Alegre*, v. 98, n.3, p. 379-390, 2008.

Dias, M.; Roma, J.; Fonseca, C. Pinto, M.; Cabral, H. N.; Silva, A. & Vinagre, C. Intertidal pools as alternative nursery habitats for coastal fishes. *Journal Marine Biology Research*, v. 12, n.4, p. 331-344, 2016.

Feitosa, J. L. L. Alimentação e ecomorfologia trófica de *Stegastes fuscus* e *S. variabilis* (Actinopterygii: Pomacentridae) nos recifes de Tamandaré Pernambuco. 2010. 62f. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Biológica) – Universidade Federal do Pernambuco, UFPE, Recife, 2010.

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*, RJ, v. 229, p. 241–264, 1998.

Hata, H.; Nishihira, M. and 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.

Helfman, G. S.; Collette, B. B.; Facey, D. E. and Bowen, B. W. *The Diversity of fishes: Biology, evolution and ecology*. 2.Ed. Chichester – UK, 2009. 720p.

Helmuth, B.; Yamane, L.; Lalwani, S.; Matzelle, A.; Tockstein, A. and Gao, Nan. Hidden signals of climate change in intertidal ecosystems: What (not) to expect when you are expecting. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 400, p. 191–199, 2011.

Hixon, M. A. e Brostoff, W. N. Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science*, v. 220, p. 511-513, 1983.

Horn, M. H., Martin, K. L. M. and Chotkowski, M. A. *Intertidal fishes: Life In two worlds*. California: Academic Press, 1999. 399 p.

Levinton, J. S. *Marine biology: Function, biodiversity, ecology*. 3 Edition, Oxford University Press, Incorporated, 2009. 588 p.

Macieira, R. M.; Joyeux J. C. Distribution patterns of tidepool fishes on a tropical flat reef. *Fishery Bulletin*, v. 109, n. 3, p. 305-315, 2011.

Medeiros, P. R., Souza A. T. and Ilarri, M. I. Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the south-western Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*, v.77, p. 1599–1615, 2010.

- Menegatti J. V., Diego, L. V. e Floeter S. R. Interações agonísticas e forrageamento do peixe-donzela, *Stegastes fuscus* (Peciformes: Pomacentridae). *Natureza on line*, v.1, n. 2, p. 45-50, 2003.
- Nielsen, K. J. Bottom-up and Top-down forces in tide pools: Test of a food chain model in an intertidal community. *Ecological Monographs*, v. 71, n. 2, p. 187-217, 2001.
- Orfanidis, S.; Panayotidis, P. and Stamatidis, N. An insight to the ecological evaluation index (EEI). *Ecological Indicators*, v. 3, p. 27–33, 2003.
- Osório, R., Rosa, I. L. e Cabral, H. Territorial defence by the Brazilian damselfish *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology*, v. 69, p. 233-242, 2006.
- Peyton, K. A.; Valentino L. M. and 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.
- Pyke, G. H; Pulliam, H. R. and Charnov, E. L. Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *The quarterly review of biology*, v. 52, n. 2, p.137-154, 1977.
- Pimentel, C. R. Organização trófica da comunidade de peixes de poças de maré da Praia dos Castelhanos (ES), Atlântico sudoeste tropical. 2012. 82f. Dissertação. (Mestrado em Oceanografia Biológica) - Universidade Federal do Espírito Santo, UFES, Vitória, 2012.
- Ricklefs, R. E. *A Economia da natureza*. 6. Ed. Rio de Janeiro: Guanabara, 2010. 546 p.
- Ruttenberg, B. I.; Haupt, A. J.; Chiriboga, A. I. and Warner, R. R. Patterns, causes and consequences of regional variation in the ecology and life history of a reef fish. *Oecologia*, v.145, p. 394-403, 2005.
- Sampaio, C. L. S. e Nottingham, M. C. *Guia para Identificação de Peixes Ornamentais Brasileiros: Espécies Marinhas*. IBAMA, Brasília – DF. 2008. 208 pg.
- Schoener, T. W. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V.2, p. 369-404, 1971.

- Smith, J. E.; Hunter, C. L. and Smith, C. M. The effects of top–down versus bottom–up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia*, v. 163, p. 497–507, 2010.
- Souza, L. L. G.; Chellappa, S.; Gurgel, H. C. B. Biologia reprodutiva do peixe-donzela, *Stegastes fuscus* Cuvier, em arrecifes rochosos no nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 24, n. 2, p. 419-425, 2007.
- Steneck, R. S. and Dethie, M. N. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, v. 69, p. 476-498, 1994.
- Thompson, R. C.; Crowe, T. P. and Hawkins S. J. Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation* v. 29 n. 2, p. 168–191, 2002.
- Werner, E. E. and Hall, D. J. Optimal foraging and the size selection of prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology*, v.55, p. 1042-1052, 1974.
- White, J-S. S. e O'donnell, J. L. Indirect effects of a key ecosystem engineer alter survival and growth of foundation coral species. *Ecology*, v. 91, n.12, p. 3538–3548, 2010.
- Zar JH. *Biostatistical analysis*. 4. Ed. Prentice Hall, New Jersey, 1999. 663 p.

ANEXOS



Poça 1: Julho e Novembro



Poça 2: Julho e Novembro



Poça 4: Julho e Novembro



Poça 7: Julho e Novembro

Tabela: Táxons encontrados nas poças de maré, dentro e fora dos territórios de *Stegastes fuscus*, na Praia dos Catelhanos, Sudeste do Brasil. Morfotipos: Foliáceo - Fol, Filamentoso - Filam, Corticado - Cort, Calcário - Calc, e Tufo (Steneck e Dethier 1994; Barbosa *et al.* 2008; Costa *et al.* 2012).

TAXONS	Morphotype	Richness	
		Dentro do Território	Fora do Território
CHLOROPHYCEAE			
Ulvales			
Ulvaceae			
<i>Ulva latuca</i>	Fol	+	+
Bryopsidales			
Caulerpaceae			
<i>Caulerpa racemosa</i>		+	+
<i>Caulerpa sertularioides</i>		+	+
Siphonocladales			
Siphonocladaceae			
<i>Dictyosphaeria sp.</i>	Filam	+	+
OCHROPHYTA			
Dictyotaceae			
<i>Dictyota sp.</i>	Fol	-	+
<i>Padina sp.</i>	Fol	+	+
RHODOPHYTA			
Gelidiales			
Gelidiaellaceae			
<i>Gelidiella sp.</i>	Cort	+	+
<i>Pterocladella sp.</i>	Cort	+	+
Corallinales			
Corallinaceae			
Calcária incrustante	Calc	+	+
<i>Amphiroa fragilissima</i>	Calc	+	+
Nemaliales			
<i>Dichotomaria obtusata</i>	Cort	+	-
Gigartinales			
Gigartinaceae			
<i>Chondracantus aciculares</i>	Cort	-	+
Gracilariales			
Gracilariaceae			
<i>Gracilaria ornata</i>	Cort	+	+
<i>Gracilariopsis sp.</i>	Cort	+	+
Ceramiales			
Rhodomelaceae			
<i>Laurencia sp.</i>	Cort	+	+
Rhodymeniales			
Champiaceae			
<i>Champia parvula</i>	Cort	-	+
Turf	Turf	+	+