



Universidade Federal da Paraíba
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Área de Concentração: Zoologia

**ECOLOGIA REPRODUTIVA DO PEIXE DONZELA, *Stegastes sanctipauli* LUBBOCK &
EDWARDS, 1981 (OSTEICHTHYES: POMACENTRIDAE) NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO
PEDRO E SÃO PAULO, BRASIL**

ALINE CRISTINA ALVES

João Pessoa
Fevereiro de 2013



Universidade Federal da Paraíba
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Área de Concentração: Zoologia

**ECOLOGIA REPRODUTIVA DO PEIXE DONZELA, *Stegastes sanctipauli* LUBBOCK &
EDWARDS, 1981 (OSTEICHTHYES: POMACENTRIDAE) NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO
PEDRO E SÃO PAULO, BRASIL**

ALINE CRISTINA ALVES

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas.

ORIENTADOR: DR. RONALDO BASTOS FRANCINI FILHO

João Pessoa
Fevereiro de 2013

ALINE CRISTINA ALVES

ECOLOGIA REPRODUTIVA DO PEIXE DONZELA, *Stegastes sanctipauli* LUBBOCK & EDWARDS, 1981 (OSTEICHTHYES: POMACENTRIDAE) NO ARQUIPÉLAGO DE SÃO PEDRO E SÃO PAULO, BRASIL

Banca Examinadora

Prof. Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho
Universidade Federal da Paraíba
(Orientador)

Prof. Dra. Beatrice Padovani
Universidade Estadual da Paraíba
(Examinador externo)

Prof. Dr. Ricardo de Souza Rosa
Universidade Federal da Paraíba
(Examinador interno)

Prof. Dr. Robson Tamar C. Ramos
Universidade Federal da Paraíba
(Suplente interno)

Prof. Dra. Adriane Wandeness
Universidade Federal da Paraíba
(Suplente externo)

A474e Alves, Aline Cristina.

Ecologia reprodutiva do peixe donzela, *Stegastes sanctipauli* Lubbock & Edwards, 1981 (Osteichthyes: Pomacentridae) no arquipélago de São Pedro e São Paulo, Brasil / Aline Cristina Alves.-- João Pessoa, 2013.

53f. : il.

Orientador: Ronaldo Bastos Francini Filho

Dissertação (Mestrado) – UFPB/CCEN

1. Zoologia. 2. Peixes donzela - comportamento reprodutivo. 3. Interações agonísticas. 4. Predação de ovos. 5. *Halichoeres*. 6. *Melichthys*. 7. Sucesso de desova.

UFPB/BC

CDU: 59(043)

***“Não ganhe o mundo e perca sua alma,
sabedoria é melhor que prata e ouro”***

(Bob Marley)

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado.

Aos meus pais Joacir e Cristina, por todo apoio, força incentivo que me deram desde que resolvi vir para perto do mar. Sem vocês nada disso seria possível.

Ao meu orientador Dr. Ronaldo Bastos Francini Filho por todo aprendizado, conselhos, críticas, paciência, e pela oportunidade de realizar um lindo trabalho em um lugar incrível como o Arquipélago de São Pedro e São Paulo.

Ao PROARQUIPÉLAGO e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) pelo apoio financeiro ao projeto.

À todos os amigos que estiveram comigo nas expedições e que contribuíram para que as mesmas fossem um sucesso, Gilberto Amado Filho, Diego Medeiros, Mauricio Villela, Laís Rodrigues, Guido Grimaldi, Daniel Sartor. A participação e companhia de vocês foram essenciais!

À tripulação do Trasmarr I e III, por todo suporte e cuidado durante as expedições.

Aos membros da banca, Ricardo Rosa, Beatrice Padovani, Robson Ramos e Adriane Wandness por aceitarem participar deste momento importante na minha vida e por toda contribuição que será dada ao trabalho.

Aos amigos que participaram direta ou indiretamente da construção do trabalho, Felipe Torquato, José Garcia Júnior, Cláudio Sampaio, Anderson Feijó, Wellington Santos, Camilo Ferreira, Ericka Coni, Daniel Orsi, pela amizade, pelo conhecimento compartilhado e por toda ajuda fornecida sempre que precisei.

Aos meus queridos amigos Pâm Albinati e Renato Barbosa, que fizeram toda diferença neste período, contribuindo para o meu crescimento não só profissional como pessoal também, tornando a minha vida muito mais feliz.

À todos os amigos do PPGCB, em especial à Aninha Alves, Hugo Ferreira, Ericka Santana, Edinaldo Filho, Felipe Eloi, Luisa Moreira, Felipe Ferreira, Samuel Vieira, Rafael Menezes, Rafael Dantas, Paula Honório e Samuel Ribeiro por compartilharem comigo momentos de alegria em João Pessoa.

Aos amigos que mesmo de longe me mandaram boas energias, Fernanda Camargo, Amanda Diniz, Regy Weiber, Day Pilatti, Nay Boer, Day Canha, Juliana Luiz, Fran Lima, Camila Cabral, André Penteado e Eliezer Steffanelo, pela amizade que construímos que nem a distância diminui.

Sumário

Introdução	1
Materiais e Métodos	6
Área de estudo	6
Aspectos biológicos e ecológicos da espécie estudada	8
Delineamento amostral	9
Distribuição e abundância de ninhos de <i>Stegastes sanctipauli</i>	10
Marcação dos ninhos	11
Sucesso de desova, área do ninho e densidade de ovos	13
Comportamento agonístico durante o período reprodutivo	16
Experimento exposição de desovas	17
Tratamento estatístico	17
Resultados	19
Caracterização geral	19
Distribuição espacial dos ninhos de <i>Stegastes sanctipauli</i>	20
Período diário de desova	22
Número de desovas e perda de ovos por dia	23
Comportamento agonístico durante o período reprodutivo	26
Potenciais predadores e causas da perda prematura de ovos.....	31
Discussão	31
Referências bibliográficas	37

Lista de Figuras

Figura 1. Área de estudo, Arquipélago de São Pedro São Paulo	7
Figura 2. Indivíduos (a) jovem e (b) adulto de <i>Stegastes sanctipauli</i>	9
Figura 3. Ilustração demonstrando o método de censo visual estacionário	11
Figura 4. Marcação dos ninhos com massa epóxi para reparo subaquático.....	12
Figura 5. Representação os 20 ninhos monitorados	13
Figura 6. Sequência de fotos ao longo dos dias	14
Figura 7. Foto demonstrando (a) a mensuração da área dos ninhos com o software Ecognition e (b) estimativa da densidade de ovos	15
Figura 8. Fluxograma dos modelos conceituais	18
Figura 9. Densidade (Média de indivíduos por metro quadrado \pm EP) de <i>S. sanctipauli</i> , por estrato de profundidade e por classes de tamanho	19
Figura 10. Local de oviposição no território do macho	20
Figura 11. Regressão linear múltipla demonstrando a influência da profundidade e do número de indivíduos de <i>Caranx lugubrisna</i> distribuição espacial dos ninhos	21
Figura 12. Ninhos envoltos por (a) alga filamentosa e (b) <i>Palythoa caribaeorum</i>	22
Figura 13. Fêmea de <i>S. sanctipauli</i> no ato da desova	22
Figura 14. Número de desovas (Média \pm EP) dos machos monitorados.....	23
Figura 15. Modelo linear generalizado demonstrando a relação entre os resíduos do modelo aplicado para avaliar o número de desovas	24
Figura 16. Variação no número de desovas ao longo dos dias amostrados em cada campanha de coleta	24
Figura 17. Modelo linear generalizado demonstrando a relação entre os resíduos do modelo aplicado para avaliar a perda de ovos	25
Figura 18. Média de perda de ovos/dia de <i>S. sanctipauli</i> em cada fase lunar	26
Figura 19. Evidência de mordidas de predadores de ovos de <i>S. sanctipauli</i> nas desovas....	30

Lista de tabelas

Tabela 1. Regressão linear múltipla testando o efeito de seis fatores (profundidade, complexidade do habitat, abundância de coespecíficos, abundância de heteroespecíficos, predadores de ovos e predadores de <i>S. sanctipauli</i>) na distribuição espacial dos ninhos de <i>S. sanctipauli</i>	22
Tabela 2. Modelo linear generalizado (GLM) testando o efeito de sete fatores (tamanho, profundidade, inclinação e acesso do ninho; tamanho, deslocamento, número de interações do macho e o tempo (dias)) no número de desovas de <i>S. sanctipauli</i>	23
Tabela 3. Modelo linear generalizado (GLM) testando o efeito de sete fatores (tamanho, profundidade, inclinação e acesso do ninho; tamanho, deslocamento, número de interações e o tempo (dias)) na perda de ovos de <i>S. sanctipauli</i>	26
Tabela 4. Número de interações agonísticas de <i>S. sanctipauli</i> com cada intruso. Categorias tróficas: HB = herbívoros territorialistas, C = carnívoros, P = planctívoros, O = omnívoros	27
Tabela 5. Modelo linear generalizado (GLM) testando o efeito de sete fatores (tamanho, profundidade, inclinação e acesso do ninho; tamanho, deslocamento, número de mordidas (em plâncton, bentos e no próprio ninho) e oxigenação do macho) no número de interações agonísticas total de <i>S. sanctipauli</i> , no número apenas de perseguições, e no número de interações contra as três espécies que mais invadiram os territórios (<i>S. sanctipauli</i> , <i>C. multilineata</i> e <i>Malacoctenus</i> sp.)	29

Resumo

Os peixes donzeladesempenham um importante papel nos ambientes recifais e são amplamente utilizados como modelo para estudos comportamentais. Durante o período reprodutivo, as donzelas apresentam estratégias que envolvem desova bentônica. O cuidado parental é realizado pelo macho que, durante o período de desenvolvimento dos ovos, expulsa todos os potenciais predadores que tentam invadir seu território. Neste estudo foi avaliada a ecologia comportamental durante a desova e o sucesso reprodutivo de *Stegastes sanctipauli*, donzela endêmica do remoto Arquipélago de São Pedro e de São Paulo. A abundância de ninhos foi influenciada negativamente pela profundidade e abundância de *Caranx lugubris*, um importante predador de donzelas. O número de desovas dentro dos ninhos de cada macho foi positivamente influenciado pela profundidade, área do ninho, e inclinação do substrato. Ninhos mais fundos, maiores e mais inclinados apresentaram um maior número de desovas. O número de desovas variou ao longo do ciclo lunar, atingindo um pico dois dias antes da lua nova. A perda de ovos por desova por dia variou de 3,5% a 50% e foi influenciado positivamente pelo número inicial de ovos desovados pelas fêmeas e pelas fases da lua, com as maiores perdas registradas também nos dias que antecederam a lua nova. A frequência de interações agonísticas foi influenciada positivamente pelo tamanho do ninho. Ninhos maiores, que abrigam mais desovas, são possivelmente mais atraentes para potenciais predadores de ovos. As espécies registradas com maior frequência tentando invadir o território de *S. sanctipauli* foram os próprios coespecíficos, donzelas heteroespecíficas (*Chromis multilineata* e *Abudefduf saxatilis*), *Malacoctenus* sp e *Halichoeres radiatus*. Apesar de não ter sido registrado sucesso em tentativas de predação de ovos durante as observações comportamentais, a oferta experimental de desovas e análise de cicatrizes de mordidas revelou *Melichthys niger* como o principal potencial predador de ovos de *S. sanctipauli*. O canibalismo filial de ovos foi um comportamento frequentemente observado, e pode ser apontado também como uma das principais causas de mortalidade embrionária de *S. sanctipauli*.

Palavras-chave: comportamento reprodutivo, interações agonísticas, predação de ovos, *Halichoeres*, *Melichthys*, sucesso de desova

Abstract

Damselfishes play key roles in reef environments and are widely used as models in ecological and behavioral studies. During the reproductive period, the damselfishes present strategies involving benthonic spawning. The parental care is performed by the male who, during the days of egg development, expelled all potential predators that try to attack their territory. It was studied here the behavioral ecology during spawning period and the reproductive success of *Stegastes sanctipauli*, a damselfish endemic to the remote St. Peter and St. Paul's Archipelago (Mid Atlantic Ridge, Brazil). Nest abundance was negatively influenced by depth and abundance of *Caranx lugubris*, an important damselfish predator. The number of clutches within male's nests was positively influenced by depth, nest area, and substrate inclination, with deeper, bigger and more inclined nests sheltering more clutches. Number of clutches within nests varied along the lunar cycle, peaking at two days before the new moon. Egg loss per clutch per day ranged from 3.5% to 50% and was positively influenced by the initial number of eggs laid by females and moon phase, with highest losses recorded also in the days before the new moon. Frequency of agonistic interactions increased with nest size. Bigger nests, that shelter more clutches, are possibly more attractive to potential egg predators. Species most frequently recorded attempting to predate *S. sanctipauli* eggs were the conspecifics, heterospecifics damselfishes (*Chromis multilineata* and *Abudefduf saxatilis*), *Malacoctenus* sp. and *Halichoeres radiatus*. Although, no successful predation events was witnessed, experimental offer of clutches and analysis of bite scars revealed *Melichthys niger* as the main potential predator of *S. sanctipauli* eggs. Filial cannibalism of eggs was frequently observed, and may be pointed as a major cause of *S. sanctipauli* embryo mortality.

Keywords: reproductive behavior, agonistic interaction, egg predation, *Halichoeres*, *Melichthys*, spawning success

Introdução

O comportamento desempenhado por indivíduos é um dos processos ecológicos que determinam o tamanho e dinâmica de populações (Levin et al. 2000). Os padrões de movimentação, alimentação e reprodução de muitos organismos estão fortemente ligados ao regime das marés e ao ciclo lunar (Robertson et al. 1990). Desde 1975 diversos estudos sugerem que a ecologia reprodutiva básica de peixes recifais é regida pelos mesmos fatores que influenciam organismos terrestres, como disponibilidade de recursos essenciais e densidade populacional (*e.g.* Moyer 1975, Robertson 1983, Godwin 1995, Petersen 1995, Petersen & Warner 2002). Entretanto, podem ocorrer variações marcantes com relação a estas regras básicas, com diferenças dentro de uma mesma espécie e entre regiões (Petersen & Warner, 2002).

Diversos estudos sobre peixes recifais apontam acentuada periodicidade lunar nos padrões de desova de muitas espécies, as quais apresentam picos de atividade reprodutiva na lua cheia, na lua nova ou em ambas (Doherty 1983, Foster 1987). Várias explicações sobre o valor adaptativo destes padrões têm sido sugeridas, entre elas: 1) a grande variação da maré facilita a dispersão das larvas para longe dos recifes; 2) a luz da lua facilita a migração de indivíduos para locais de reprodução e permite a desova em períodos crepusculares, nos quais predadores diurnos de ovos estão inativos; 3) a sincronia na desova favorece o encontro de pares reprodutivos, bem como aumenta as chances de defesa contra predadores, diminuindo o custo energético do cuidado parental (Robertson et al. 1990, Gladstone, 2007). Em resumo, a desova ocorreria de forma sincrônica em períodos mais favoráveis ao cuidado parental e a sobrevivência da prole (Doherty 1983, Gladstone 2007).

Os peixes da família Pomacentridade (donzelas) representam um modelo para estudos de ecologia de peixes recifais (Hixon, 2011), com gêneros e espécies que se tornaram importantes objetos de estudos em vários aspectos, como ecologia, comportamento, dieta e forrageio e recrutamento (*e.g.* Thresher 1984, Foster 1987, Ferreira et al. 1998, Hoolbrook & Schmitt 2002, Ceccarelli 2007, Souza et al. 2011, Feitosa et al. 2012). Grande parte dos estudos sobre reprodução dos peixes dessa família trata de três aspectos principais: ciclos lunares de desova, período diário de desova e tempo de incubação, mostrando que muitas espécies apresentam padrões bem definidos (Doherty 1983, Thresher 1984, Foster 1987, Gladstone & Westoby 1988, Robertson et al. 1990, Gladstone 2007). No entanto, os processos que moldam os padrões temporais de desovas e o sucesso das ninhadas ainda não são totalmente conhecidos (Foster 1987, Emslie & Jones 2001).

Os peixes-donzela possuem desova adesiva bentônica, depositada sobre o fundo recifal (Thresher 1984). Durante o período reprodutivo, os machos de donzelas preparam seus territórios formando ninhos (locais de oviposição) onde uma ou mais fêmeas liberam seus ovos que são posteriormente fecundados pelos machos (Asoh 2003). O cuidado parental é realizado pelo macho ao longo de toda a incubação (período geralmente de 3 a 5 dias) até o momento da eclosão (Karino & Nakazono, 1993, Karino 1999). O macho pode receber desovas de várias fêmeas em seu ninho em um único dia (Asoh 2001, Asoh 2003). As fêmeas podem escolher os machos com base em características inerentes do macho ou com base no local ou condição do ninho (Jones 1981, Goldschmidt et al. 1993, Emslie & Jones 2001).

A susceptibilidade dos ninhos e desovas à predação pode ser influenciada pela abundância de diferentes tipos de predadores, qualidade dos locais dos ninhos e/ou

qualidade do cuidado parental (Emslie & Jones 2001). A defesa do território pelos machos envolve diferentes estratégias comportamentais (Brown & Orians 1970). A alta incidência do comportamento agonístico pelas donzelas durante o período reprodutivo sugere que os intrusos frequentemente tentam se alimentar dos ovos. Os poucos estudos que investigaram a influência da predação na mortalidade de ovos durante o período de incubação sugerem que a influência da predação é mínima (Emslie & Jones 2001). Porém, sabe-se que há peixes e invertebrados carnívoros oportunistas que podem se alimentar dos ovos e o seu efeito sobre a sobrevivência de embriões ainda não é bem conhecida (Thresher 1984, Emslie & Jones 2001).

A característica territorialista das donzelas, a qual está relacionada tanto à alimentação quanto à reprodução, é vista como uma tática para aumentar a aptidão dos indivíduos na aquisição de recursos e de parceiros (Keeley 2000). Dentro desta perspectiva diversos estudos foram realizados com objetivo de avaliar o papel ecológico das donzelas em ambientes recifais (e.g. Ferreira et al., 1998, Ceccarelli et al. 2001, Menegatti et al. 2003, Alwany et al. 2005, Osório et al. 2006, Ceccarelli 2007, Medeiros et al. 2010). Através do comportamento territorialista as donzelas modificam a estrutura da comunidade bentônica dentro do próprio território, onde há, por exemplo, maior diversidade de algas e invertebrados, bem como maior produtividade primária (Ferreira et al. 1998, Ceccarelli et al. 2001). Por conta disso, as donzelas são consideradas espécies-chave (i.e. espécies que desempenham um papel ecológico crítico) em comunidades recifais (Ferreira et al. 1998, Ceccarelli et al. 2001, Ceccarelli 2007).

No Brasil ocorrem cinco espécies e uma subespécie de pomacentrídeos do gênero *Stegastes*: *S. fuscus*, *S. variabilis*, que se distribuem ao longo da costa

brasileira, *S. pictus* que ocorre ao longo da costa, montes oceânicos da Cadeia Vitória-Trindade, Arquipélago de Fernando de Noronha e Trindade (Menegatti et al. 2003, Francini-Filho Com. Pess.), *S. fuscus trinidadensis*, *S. rocasensis*, e *S. sanctipauli*, as quais são endêmicas das ilhas oceânicas de Trindade, Fernando de Noronha/Atol das Rocas e São Pedro e São Paulo, respectivamente.

Adonzela endêmica do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP), *Stegastes sanctipauli* Lubbock & Edwards, 1981, é uma das espécies que apresenta distribuição mais restrita na família Pomacentridae (Vaske Jr. et al. 2005). Ela habita poças de maré, a enseada e os paredões nas adjacências da ilha (Vaske-Jr et al. 2006), ocorrendo em profundidades de até 60 metros (Sampaio et al. 2009, Francini-Filho Com. Pess.).

A grande maioria dos peixes recifais apresenta larvas pelágicas que podem passar de poucos dias até várias semanas na coluna d'água facilitando assim a dispersão (Leis & McCormick 2002). Até o início da década de 1990 acreditava-se que ovos e larvas colonizavam apenas recifes distantes da área reprodutiva, com pouco ou nenhum auto-recrutamento (i.e. recrutamento no recife natal) (Jones et al. 2005). No entanto, estudos recentes demonstram que uma porção significativa de indivíduos retorna ao local de nascimento (e.g. Robertson 2001). O auto-recrutamento é a única maneira de perpetuação de populações em sistemas extremamente isolados, como no caso do ASPSP (Robertson 2001). Estratégias que poderiam contribuir para o maior recrutamento estariam relacionadas ao comportamento das larvas (e.g. Leis & McCormick 2002, Leis et al. 2007) e maior produção de filhotes, através de maior esforço reprodutivo. Logo, o estudo de espécies endêmicas de ilhas isoladas como o

ASPSP, e a comparação com dados da literatura, pode ajudar a entender possíveis pressões seletivas sobre os padrões de reprodução.

A quantidade de informações sobre aspectos básicos de espécies endêmicas de peixes em ilhas oceânicas ainda é escassa (Feitoza et al. 2003, Sampaio et al. 2006, Ferreira et al. 2009, Francini-Filho et al. 2012). Em geral, estas espécies são sedentárias, pequenas e somado ao fato de apresentarem estratégias demersais de reprodução, se tornam muito vulneráveis às diversas alterações ambientais (Sampaio et al. 2006), como mudanças climáticas e branqueamento de corais.

Neste contexto, *S. sanctipauli*, devido à sua distribuição restrita e consequente maior susceptibilidade a mudanças climáticas, é considerada uma espécie vulnerável, mesmo não sendo explorada pela pesca (Tissot & Hallacher 2003, Sampaio et al., 2006). Apesar de a Lista Nacional de Espécies de Invertebrados Aquáticos e Peixes Ameaçados de Extinção (MMA 2004) apontar *S. sanctipauli* como ameaçada de extinção, o único aspecto conhecido que subsidia a avaliação do estado de conservação da espécie é a sua área de ocupação.

O entendimento de fenômenos como a interação predador-presa, somado ao conhecimento do comportamento reprodutivo, colabora para a elaboração de estratégias de conservação e manejo. Considerando o pouco conhecimento existente sobre *S. sanctipauli*, o presente estudo pretende avaliar aspectos da ecologia reprodutiva desta espécie, em particular os itens seguintes: (a) distribuição espacial de ninhos; (b) padrões comportamentais exibidos durante o período de incubação dos ovos, e (c) fatores que influenciam o sucesso da desova (número de desovas por ninho e densidade de ovos eclodidos). Deste modo, foram abordadas as questões seguintes: (1) Existem variações espaciais na abundância de ninhos de *S. sanctipauli* de acordo

com a profundidade, complexidade do habitat, abundância de predadores e de peixes heteroespecíficos? (2) O número de interações agonísticas durante o cuidado parental é influenciado por fatores como profundidade, tamanho e acesso do ninho; tamanho e frequência de alimentação do macho? (3) Quais os fatores influenciam o sucesso reprodutivo (i.e. número de desovas e quantidade de ovos eclodidos por desova) de *S. sanctipauli*?

Material e métodos

Área de Estudo

O Arquipélago de São Pedro São Paulo (ASPSP) constitui um dos territórios brasileiros mais isolados no Oceano Atlântico Norte Equatorial. Ele está situado a aproximadamente 1.100 km da cidade de Natal – RN, entre as coordenadas 00°56'N e 29°22'W; 00°55'N e 29°20'W, ao norte do Equador e sobre a Cadeia Dorsal Meso-Atlântica (Vaske-Jr et al. 2006). O ASPSP é composto por um grupo de sete pequenas ilhas rochosas, representando um dos únicos arquipélagos oceânicos de origem não vulcânica (Edwards & Lubbock 1983). Ele ocorre em uma região tectonicamente ativa e sua formação ocorreu devido a movimentações de falhas e consequente soerguimento do manto oceânico (Campos et al. 2009).

O ASPSP está sob a influência da corrente Sul Equatorial (CSE) no sentido Leste-Oeste e da contracorrente Sul Equatorial, esta última situando-se entre 60-100 m de profundidade abaixo da primeira (Edwards & Lubbock 1983). O ASPSP está também sob a influência direta da Zona de Convergência Intertropical, cuja dinâmica influencia

o regime de chuvas na costa nordestina brasileira, sendo uma das áreas com maior índice pluviométrico em todo o Oceano Atlântico (Campos et al. 2009) .

As Ilhotas de Belmonte, São Paulo, São Pedro e Barão de Teffé são separadas por estreitos canais, formando uma enseada (Figura 1) cujo fundo é composto por sedimentos provenientes da atividade biológica e da dissociação das rochas que constituem o arquipélago (Burgos et al. 2009). A área de estudo do presente trabalho compreendeu toda a enseada da ilha (Figura 1).



Figura 1. Área de estudo, Arquipélago de São Pedro São Paulo.
(Mapa produzido por Anderson Feijó)

O ASPSP exerce grande influencia no ciclo de vida de várias espécies migratórias, não só de peixes como também de aves e crustáceos. Estas espécies utilizam a região como zona de alimentação e reprodução, o que faz do ASPSP uma área ímpar do ponto de vista ecológico (Campos et al. 2009). Além disso, por conta da grande distância da costa, a fauna é composta por várias espécies endêmicas, o que ressalta ainda mais a sua importância para a conservação da biodiversidade.

Feitoza et al. (2003) registraram 58 espécies de peixes recifais para o ASPSP. Destas, *Stegastes sanctipauli*, *Chromis multilineata*, *Melichtys niger* e *Caranx lugubris* foram as espécies mais abundantes. Recentemente, mais duas espécies de peixes recifais foram registradas, enquanto outras espécies ainda estão sendo descritas (Vaske-Jret al. 2005, Ferreira et al. 2009). O arquipélago apresenta alto nível de endemismo (8,3%), com um total de quatro espécies reconhecidas de peixes recifais endêmicos: *Prognathodes obliquus* (Chaetodontidae), *Stegastes sanctipauli* (Pomacentridae), *Enneanectes smithi* (Trypterigiidae) e *Anthias salmopunctatus* (Serranidae) (Ferreira et al. 2009).

Aspectos biológicos e ecológicos da espécie estudada

Stegastes sanctipauli (Figura 2) foi escolhida para o estudo, pois além de endêmica é uma das espécies mais abundantes no ASPSP, ocupando toda a enseada, principalmente os locais mais rasos. Atualmente a espécie é classificada como herbívoro territorial, mas também se alimenta ocasionalmente de ovos de peixes e pequenos invertebrados bentônicos (Feitoza et al. 2003). *Stegastes sanctipauli* é uma espécie diurna (Obs. Pess.), os indivíduos ocorrem solitários e fazem remoção

sistemática de algas não palatáveis dentro dos seus territórios, formando pequenas “fazendas” (Moura 2008, Obs. Pess.).

Stegastes variabilis e *S.fuscus* são apontadas como as espécies costeiras com maior relação filogenética com *S. sanctipauli* e *S. rocasensis*, esta última endêmica de Fernando de Noronha e do Atol das Rocas. *Stegastes sanctipauli* difere das outras espécies do gênero que ocorrem no Brasil apenas pelo padrão de coloração, e apresenta alta similaridade genética com *S. rocasensis* (Junior & Molina 2008). Não existem informações sobre a ecologia reprodutiva de *Stegastes sanctipauli*.

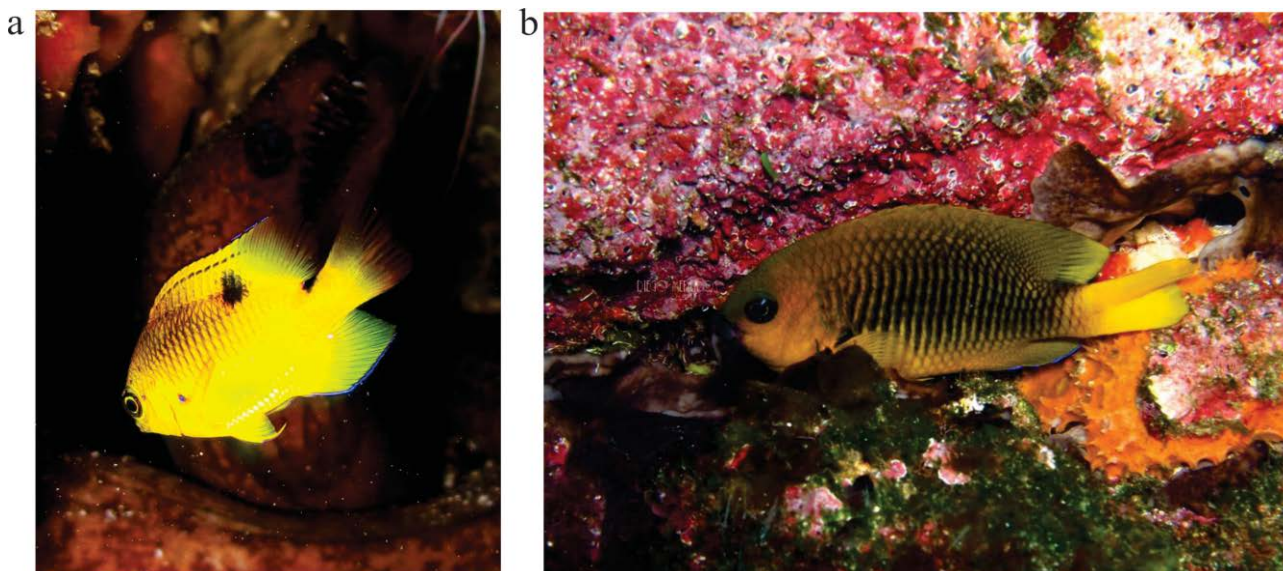


Figura 2. Indivíduos (a) jovem e (b) adulto de *Stegastes sanctipauli*. (Fotos: Diego Medeiros)

Delineamento amostral

Este estudo foi conduzido durante três expedições ao ASPSP, cada uma com duração de quinze dias (setembro de 2010, maio/junho e agosto de 2011). Em todo o

trabalho foi utilizado mergulho autônomo (SCUBA) até a isóbata dos 30 metros, e metodologias não destrutivas.

Distribuição e abundância de ninhos e de *Stegastes sanctipauli*

Em setembro de 2010 foram realizadas amostragens com intuito de estimar a abundância das espécies de peixes da enseada do ASPSP. Com isso, foi obtida a abundância de indivíduos de *S. sanctipauli*, de donzelas heteroespecíficas (*Abudefduf saxatilis* e *Chromis multilineata*), de potenciais predadores de peixes (*Caranx lugubris*, *Muraena pavonina* e *Rypticus saponaceus*), bem como de potenciais predadores de ovos (ver “Experimento de oferta de desovas”). Para isso foram realizados censos visuais estacionários (cf. Minte-Vera et al. 2008) em diferentes faixas de profundidade (0-10, 10-20 e 20-30 m). Neste método indivíduos relativamente pequenos ($CT \leq 10$ cm) são contados em um raio de 2 m, ao passo que indivíduos grandes ($CT > 10$ cm) são contados em um raio de 4 m (Figura 3). Uma trena com quatro metros foi colocada sobre o substrato para delimitar a área de cada amostra. Ao longo de cinco minutos foram registradas todas as espécies, as quais foram contadas em seguida com um giro de 360° para cada espécie. Os indivíduos foram classificados em três categorias de tamanho: < 2cm, 2-10cm e 10-20cm (e.g. Francini-Filho & Moura 2008). Foram realizados 35 censos nos três estratos de profundidades, sendo 12 réplicas no estrato de 0 a 10 m, dez no estrato de 10 a 20 m, e 13 no estrato de 20 a 30 m. Nestes mesmos censos, após a contagem de indivíduos, foi estimada também a abundância de ninhos de *S. sanctipauli* no raio de 4 metros.

A complexidade do substrato foi avaliada através da dimensão de um fractal (Barreto 1999), utilizando a mesma linha de quatro metros dos censos. Neste método foi disposto um bastão de 40 cm, que foi rebatido, paralelamente ao longo de toda a linha de quatro metros, seguindo as feições do substrato. O número de vezes que o bastão foi rebatido foi utilizado como um índice de complexidade do substrato (i.e. quanto maior o número de rebatidas, maior a complexidade).

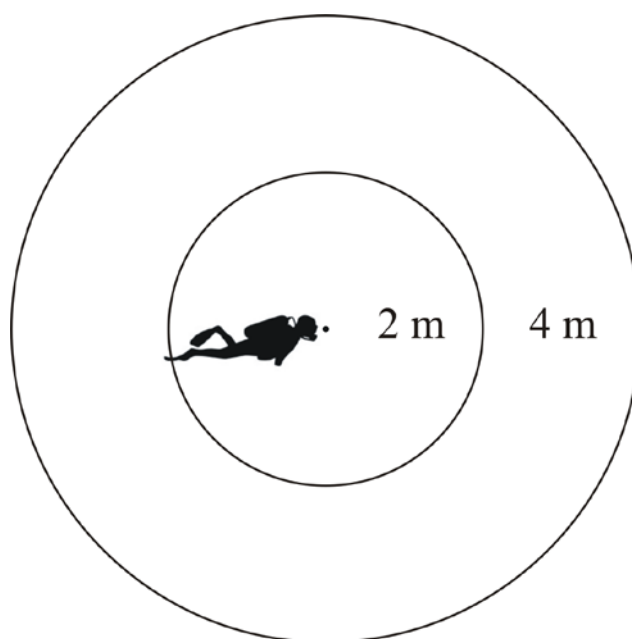


Figura 3: Ilustração demonstrando o método de censo visual estacionário (cf. Minte-Vera *et al.* 2008). No raio de dois metros são contabilizados todos os indivíduos < 10 cm CT, e no raio de quatro metros são contabilizados os indivíduos > 10 cm CT. (Figura produzida por Wellington Santos)

Marcação dos ninhos

Na expedição de maio de 2011, de acordo com os resultados obtidos nos censos, foi realizada a marcação dos ninhos para monitoramento. Os ninhos foram escolhidos aleatoriamente nos três estratos de profundidades e marcados com massa epóxi para reparo subaquático (“Tubolite”; Figura 4).

Após o processo de marcação, foi produzido um mapa da localização dos ninhos marcados, facilitando assim amostragens posteriores (i.e. fotos de desovas e comportamento defensivo do macho guardião).

Nos meses de maio e junho foram marcados 18 ninhos: nove no estrato entre 0-10 m, seis entre 10-20 m e três no estrato entre 20-30 m. Na terceira expedição, em agosto de 2011, cinco destes mesmos ninhos marcados em maio estavam inativos (i.e. ausência de macho ou qualquer outro indício de atividade reprodutiva). Com isso, outros dois ninhos foram marcados, a distribuição final ficando da seguinte forma: nove ninhos entre 0-10m, quatro entre 10-20m e dois entre 20-30m, totalizando 20 ninhos para todo trabalho (Figura 5).



Figura 4. Marcação dos ninhos com massa epóxi. (Foto: Gilberto Amado Filho)

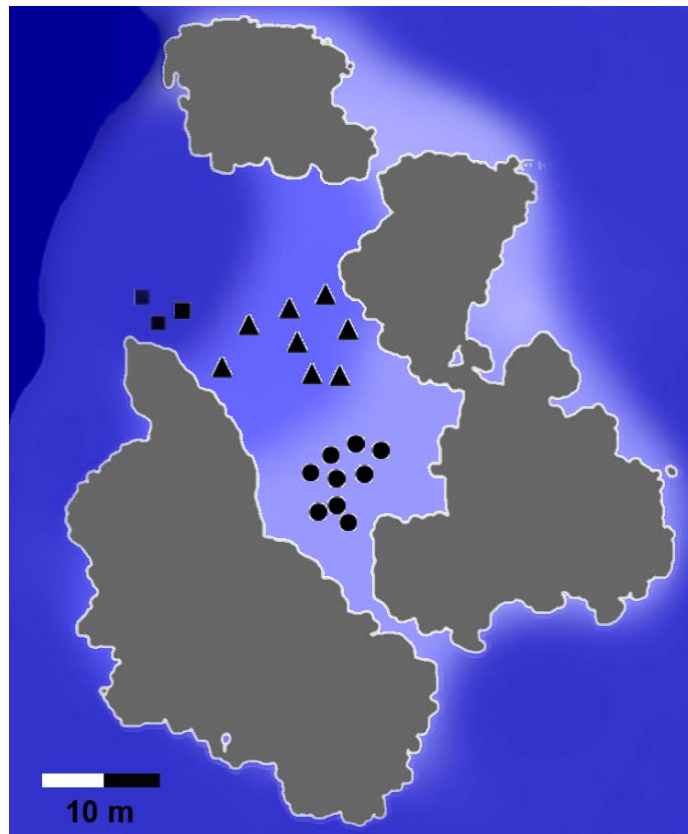


Figura 5. Representação dos 20 ninhos monitorados. Os círculos correspondem aos ninhos amostrados no estrato de 0-10 m; os triângulos indicam ninhos do estrato de 10-20 m; e os quadrados indicam ninhos que foram amostrados no estrato de 20-30 m.

Sucesso da desova, área do ninho e densidade de ovos

A variação no número de desovas dentro dos ninhos de cada macho guardião foi avaliada por meio de fotografias durante as amostragens realizadas em maio/junho e agosto de 2011. Cada ninho foi monitorado e fotografado pelo menos quatro vezes, em diferentes dias, em cada expedição (Figura 6).

A mensuração da área de cada ninho foi realizada a partir de imagens digitais utilizando-se o software eCognition Developer Trial, o qual permite uma segmentação da imagem seguida de classificação de acordo com a similaridade de cores (Figura 7). Com base em sua coloração, as desovas foram classificadas em: novas (ovos brancos,

correspondentes ao primeiro dia de oviposição), intermediárias (ovos acinzentados, entre segundo e terceiro dias) e antigas (ovos semi-transparentes, entre quarto e quinto dias).

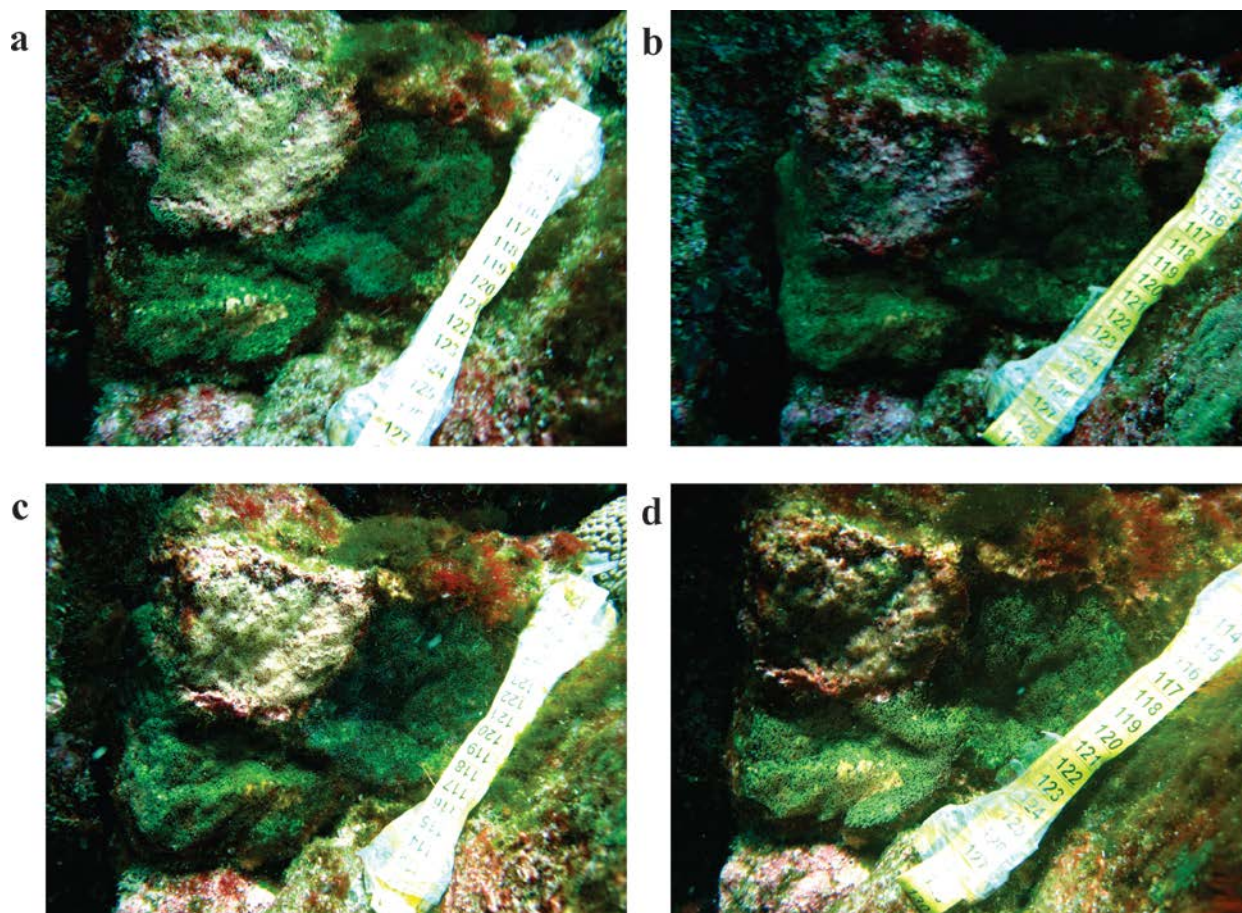


Figura 6. Sequência de fotos ao longo dos dias, utilizadas para avaliar a variação no número de desovas e densidade de ovos perdidos. (a) 08/08/2011 e (b) 10/08/2011 (c) 15/08/2011 (d) 19/08/2011.

A estimativa da densidade média de ovos por desova em cada período amostral foi obtida através da contagem de todos os ovos em quatro subamostras de 1cm^2 , com método adaptado de Emslie e Jones (2001). Os quadrados foram dispostos aleatoriamente em duas sub-regiões das desovas: centro e periferia (Figura 7). Ao todo foram analisadas 124 fotos, No entanto, foram utilizadas estimativas apenas para

desovas cujas fotos apresentavam alta qualidade, levando a um total de 57 desovas na primeira viagem, e 59 desovas na segunda. Destas, foram obtidas fotos sequenciais para 30 destas desovas, possibilitando assim o cálculo da perda de ovos ao longo do tempo (padronizado para o número de ovos perdidos.dia⁻¹).

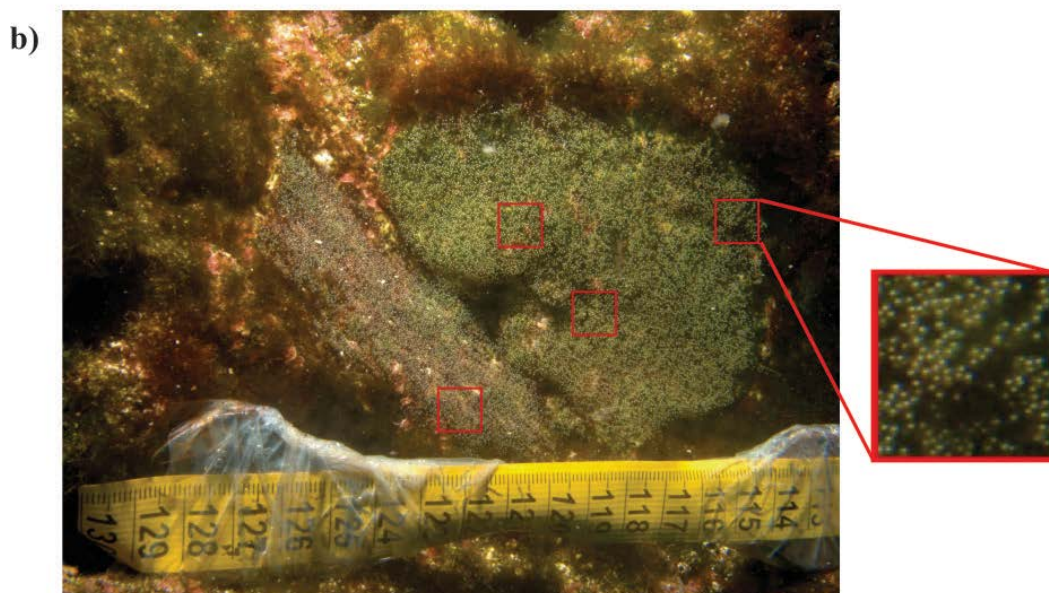
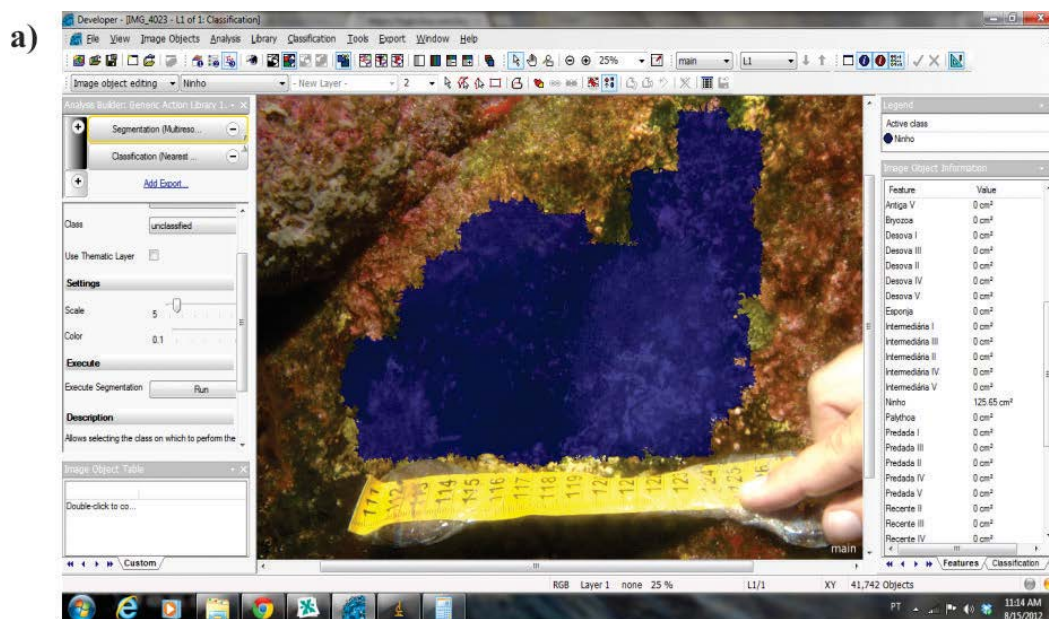


Figura 7. Método utilizado para (a) mensuração da área total dos ninhos e (b) estimativa da densidade de ovos por subamostra.

Comportamento agonístico durante o período reprodutivo

O estudo do comportamento do macho de *S. sanctipauli* durante o período reprodutivo foi realizado por meio do método de animal focal (cf. Lehner 1996). Foram realizadas sessões de observação de 5 minutos focando nos machos guardiões dos ninhos marcados (mesmos ninhos para os quais foram obtidas estimativas de densidade de ovos). A análise foi baseada na quantificação da frequência dos comportamentos. Todos os ninhos mapeados foram amostrados em três classes de horário: alvorada da manhã (5-7h), meio do dia (8-16h) e crepúsculo da tarde (17-19h), totalizando 121 sessões de observações subaquáticas.

Durante os cinco minutos de observação foram registradas informações referentes à (1) deslocamento máximo do indivíduo; (2) número de mordidas do macho guardião no substrato, no próprio ninho e em itens planctônicos; (3) condições do ninho: acesso (baixo, médio e alto) e inclinação do substrato (em graus) e (4) número de interações agonísticas.

Em relação ao comportamento agonístico, todos os indivíduos que invadiram o território e foram atacados pelo macho guardião foram identificados e tiveram seu comprimento total visualmente estimado. Foram registrados todos os tipos de comportamento apresentado pelo indivíduo de *S. sanctipauli* frente aos indivíduos que invadiram seu território. Esses comportamentos foram categorizados em três tipos conforme Osório *et al.* (2006): demonstração lateral, perseguição e mordida. Foi registrado também se o intruso obteve sucesso na tentativa de predação (i.e. se o mesmo investiu ou não sobre os ovos).

Experimento de oferta de desovas

A fim de verificar as espécies de peixes que predam os ovos e identificar os tipos de mordidas deixadas por cada espécie, foram realizados cinco experimentos de exposição de desova, nos quais ninhos construídos sobre pedras soltas foram retirados do território do macho guardião e expostos durante dez minutos. Todos os indivíduos que predaram a desova foram identificados e tiveram seu tamanho (CT) estimado.

Tratamento estatístico

A fim de adequar aos pressupostos de normalidade (Kolmogorov-Smirnov) e homocedasticidade os dados foram previamente convertidos para $\log(x+1)$. Foi utilizada estatística descritiva para a obtenção de dados referentes às características do macho e do seu respectivo ninho. Para todos os modelos testados, as variáveis categóricas analisadas não foram ortogonais, ou seja, não apresentavam completa independência. Portanto, elas foram testadas primeiramente de forma univariada e, não sendo significativas, foram excluídas dos modelos.

Foi aplicado ANOVA de uma via (“one-way”) para avaliar a diferença no número de indivíduos por classe de tamanho, para verificar variação no número de interações agonísticas entre os diferentes horários do dia, bem como a diferença na densidade de ovos entre as subamostras do “centro” e da “periferia” das desovas.

Para a análise da distribuição espacial dos ninhos foi utilizada regressão linear múltipla entre o número de ninhos (variável dependente) e profundidade; complexidade do substrato; densidade de coespecíficos e heteroespecíficos; e densidade de predadores de ovos e de predadores de donzelas (variáveis

independentes). Um modelo linear generalizado (GLM) foi aplicado para testar a influência de fatores no número de interações agonísticas, na perda de ovos ao longo dos dias, e no número de desovas de *S. sanctipauli* (Figura 8). Para a construção de cada gráfico relacionado à estas análises multivariadas foi utilizado o resíduo total da análise sem a variável explicativa em questão (e.g. o gráfico que demonstra a influência da profundidade em relação ao número de ninhos: a análise foi refeita para obtenção dos resíduos, excluindo a profundidade, e assim foi cruzada a informação).

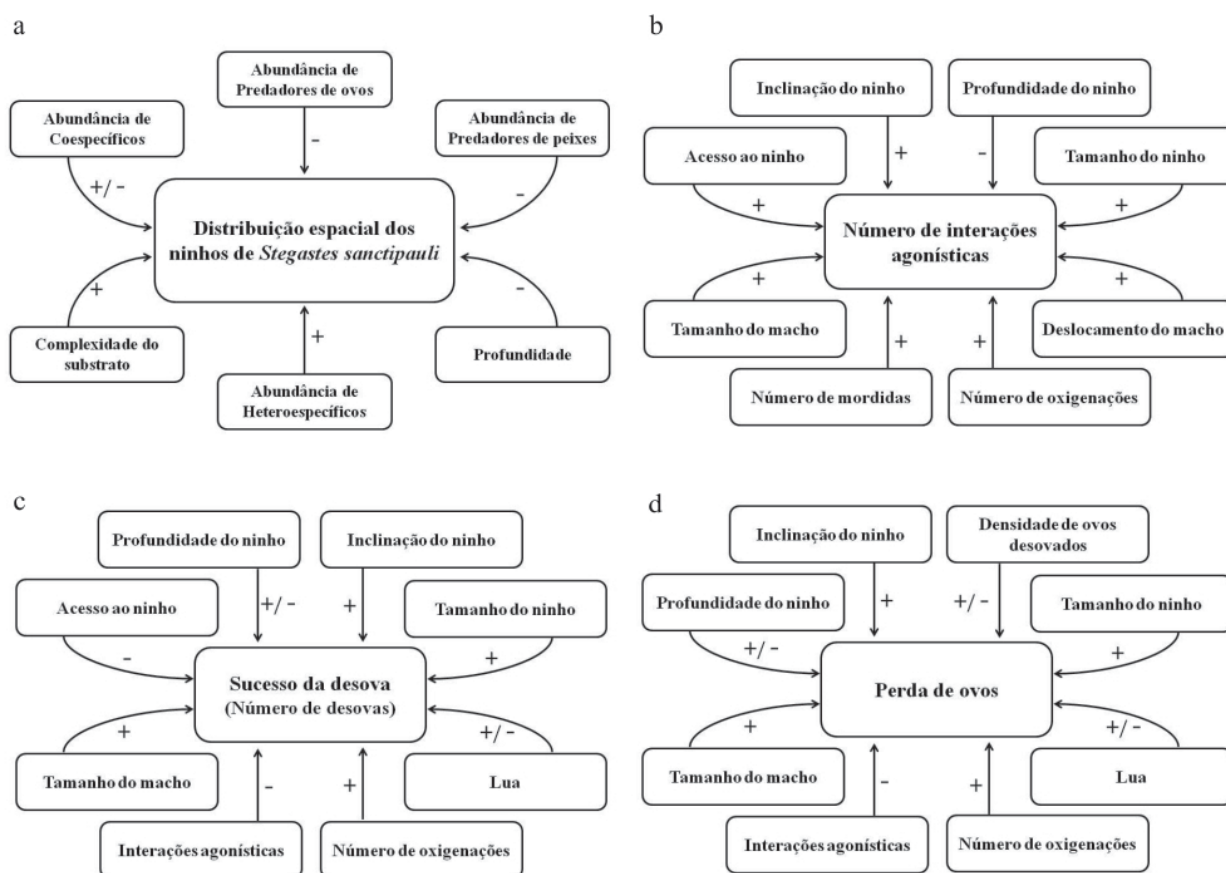


Figura 8. Fluxograma dos modelos conceituais representando (a) fatores que influenciam a distribuição espacial dos ninhos de *S. sanctipauli* (b) fatores que influenciam o número de interações agonísticas dos machos de *S. sanctipauli*. (c) fatores que afetam o número de desovas do macho de *S. sanctipauli* e (d) fatores que influenciam o número de ovos perdidos na desova da espécie. Os sinais de "+" e "-" correspondem ao que se espera de cada variável, ou seja, influência positiva ou negativa, respectivamente. O sinal de +/- denota que pode-se esperar influência tanto positiva quanto negativa da variável.

Resultados

Caracterização geral

A donzela do arquipélago, *Stegastes sanctipauli*, é uma das espécies mais abundantes no ASPSP (Feitoza et al. 2003, Rosa et al. em preparação). Foi registrada em grande abundância nos três estratos de profundidade estudados, predominando na faixa entre 0-10 m de profundidade. Houve diferença significativa na abundância entre diferentes classes de tamanho ($F = 48,06$; $p < 0,0001$). Indivíduos entre 2-10 cm foram predominantes (Figura 9).

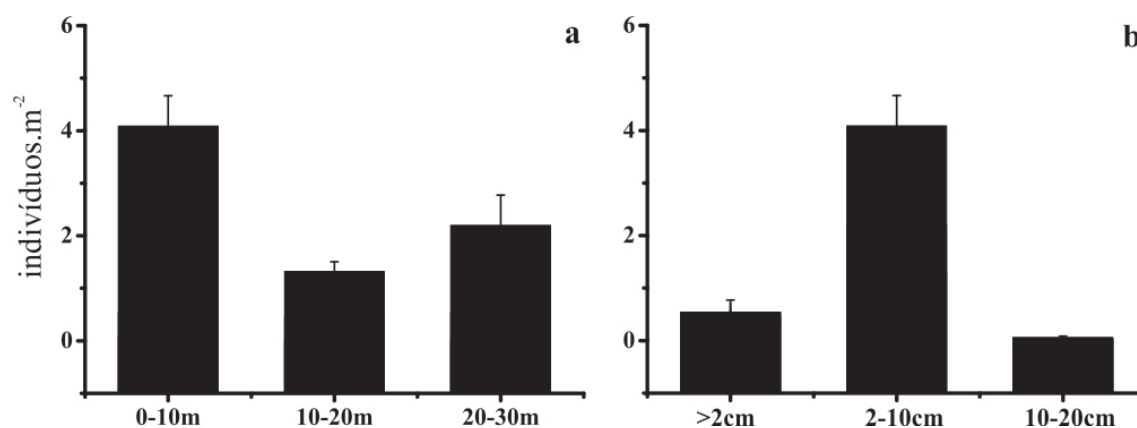


Figura 9. Densidade (Média de indivíduos por metro quadrado \pm EP) de *S. sanctipauli*, por (a) estrato de profundidade e (b) classes de tamanho.

Durante o ano todo, os machos de *S. sanctipauli* estabelecem locais de oviposição dentro de seus territórios (Figura 10). Os ninhos podem ser compostos de múltiplas desovas e mais de uma fêmea pode desovar no território de um mesmo macho. As fêmeas deixam o ninho assim que terminam de desovar, ao contrário do macho, que realiza o cuidado parental durante todo o período de desenvolvimento embrionário. Mesmo depois da eclosão, em geral, os machos permanecem em

seuterritório se alimentando e defendendo-o, até que outra desova seja depositada em seu ninho. O cuidado parental foi realizado não só por meio do comportamento agonístico, mas também por meio de oxigenação dos ovos através de movimentação da água pelo batimento das nadadeiras peitorais (Albrecht 1969, Pappas et al. 1991).



Figura 10. Local de oviposição no território do macho de *S. sanctipauli*. (Foto: Diego Medeiros)

Distribuição espacial dos ninhos

Durante os censos foram registrados 48 ninhos de *S. sanctipauli*, com média de $1,04 \pm 0,24$ ninhos por amostra. O número de ninhos foi influenciado negativamente pela profundidade e pela abundância de uma espécie de predador de peixes, *Caranx lugubris* (Figura 11). Os ninhos foram mais abundantes no raso, principalmente no estrato entre 0-10m de profundidade. A complexidade do substrato, abundância de coespecíficos e de donzelas heteroespecíficas (*Abudefduf saxatilis* e *Chromis*

multilineata), assim como a abundância de potenciais predadores de ovos não influenciaram na distribuição dos ninhos (Tabela 1).

Os ninhos de *S. sanctipauli* foram registrados em superfícies rochosas planas, a maioria (63,2%) com inclinação de 90°(valores entre 75° a 130°). Foram observados ninhos envoltos por algas filamentosas ou pelo zoantídeo *Palythoacaribaeorum*, dois dos substratos mais abundantes no ASPSP (Magalhães et al. em preparação) (Figura 12).

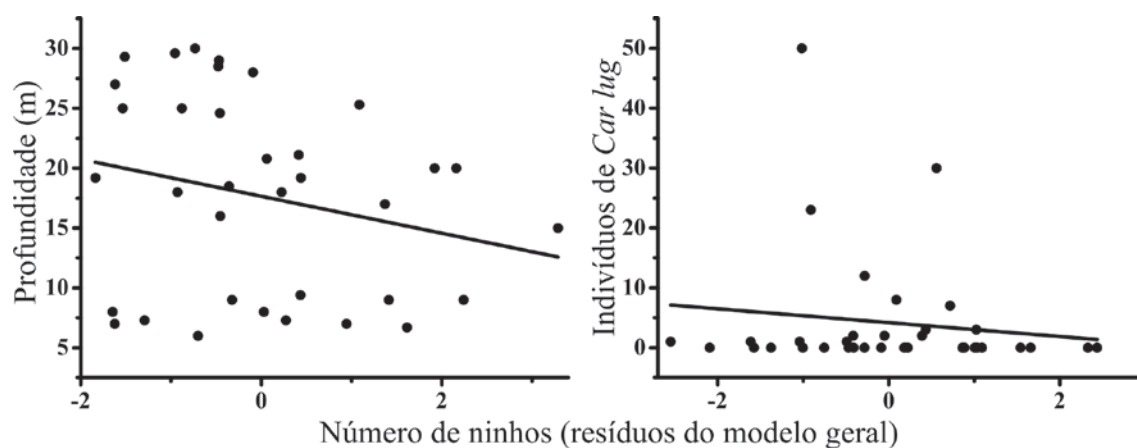


Figura 11. Regressão linear múltipla demonstrando a influência da profundidade e do número de indivíduos de *Caranx lugubris* relação aos resíduos totais do modelo aplicado para distribuição espacial dos ninhos.

Tabela 1. Regressão linear múltipla testando o efeito de seis fatores (profundidade, complexidade do habitat, abundância de coespecíficos, abundância de heteroespecíficos, predadores de ovos e predadores de *S. sanctipauli*) na distribuição espacial dos ninhos de *S. sanctipauli*. Ns - não significativo, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. ($R^2=0,57$ e $p=0,002$)

	Beta	P
Profundidade	-0,71	***
Complexidade do habitat	0,26	ns
Abundância <i>Ste san</i>	-0,23	ns
Heteroespecíficos		
Abundância <i>Chromis multilineata</i>	0,33	ns
Predadores de ovos		
Abundância <i>Melichthys niger</i>	0,28	ns
Abundância <i>Chaetodon striatus</i>	-0,30	ns
Predadores de <i>Stegastes sanctipauli</i>		
Abundância <i>Caranx lugubris</i>	-0,33	*
Abundância <i>Muraena pavonina</i>	0,17	ns

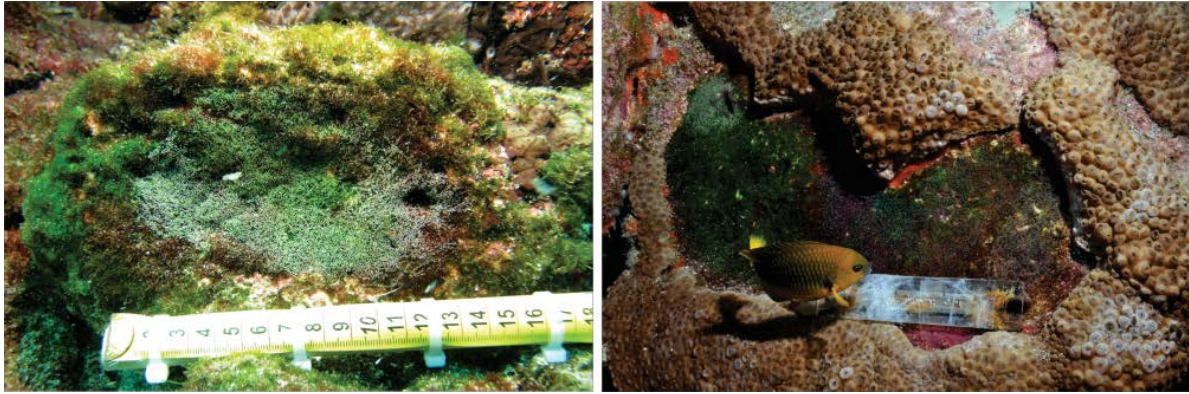


Figura 12. Ninhos envoltos por (a) alga filamentosa e (b) *Palythoa caribaeorum*

Período diário de desova

Todos os eventos de desova registrados ($n = 29$) ocorreram nas duas primeiras horas de luz do dia (entre 5-7 h), durante as quais os machos mostraram-se receptivos às fêmeas permitindo que as mesmas entrassem em seus territórios (Figura 13). Em uma sessão de observação foram registradas duas fêmeas desovando simultaneamente no território de um mesmo macho, formando um único aglomerado de ovos. Embora tenha sido apenas um registro, isso mostra que uma mesma desova pode também pertencer a diferentes fêmeas.

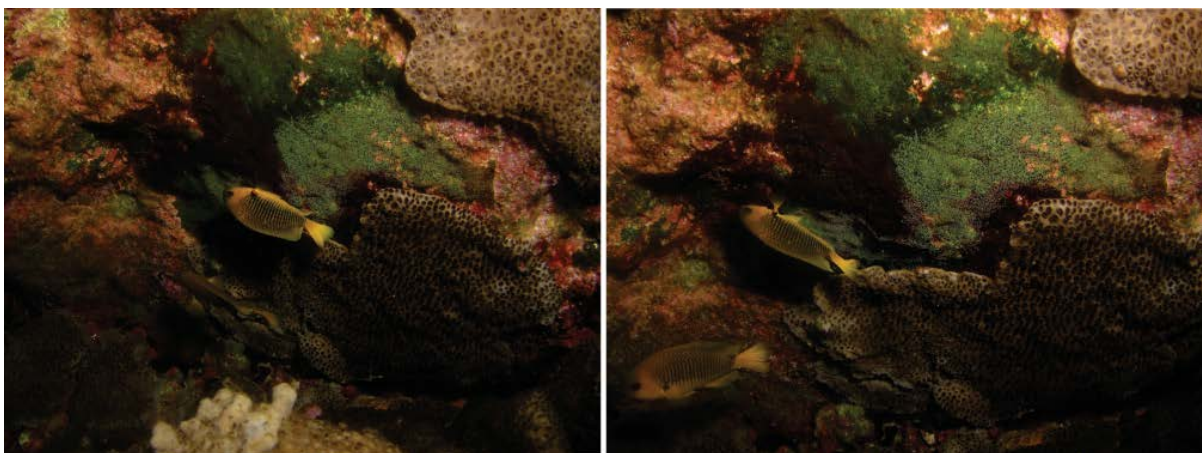


Figura 13. Fêmea de *Stegastes sanctipauli* no ato da desova. Note na foto da direita o macho guardião no canto inferior esquerdo. (Fotos: Daniel Sartor)

Número de desovas e perda de ovos por dia

Houve diferença significativa no número de desovas por ninho dos machos monitorados durante as duas expedições (Maio/junho: $F= 5,39$ e $p < 0,0001$; Agosto: $F= 4,13$ e $p < 0,001$) (Figura 14). A quantidade de desovas em um mesmo ninho apresentou relação positiva com o tamanho do ninho, a profundidade e a inclinação do substrato (Figura 15; Tabela 2). O ciclo lunar (fator temporal) também teve influência significativa sobre o número de desovas (Figura 16). O maior pico de desova ocorreu nos dias que antecederam a lua nova. O antepenúltimo e o último dia de lua minguante tiveram as maiores médias, apresentando $2,77 \pm 0,94$ e $2,11 \pm 1,18$ desovas por ninho monitorado, respectivamente.

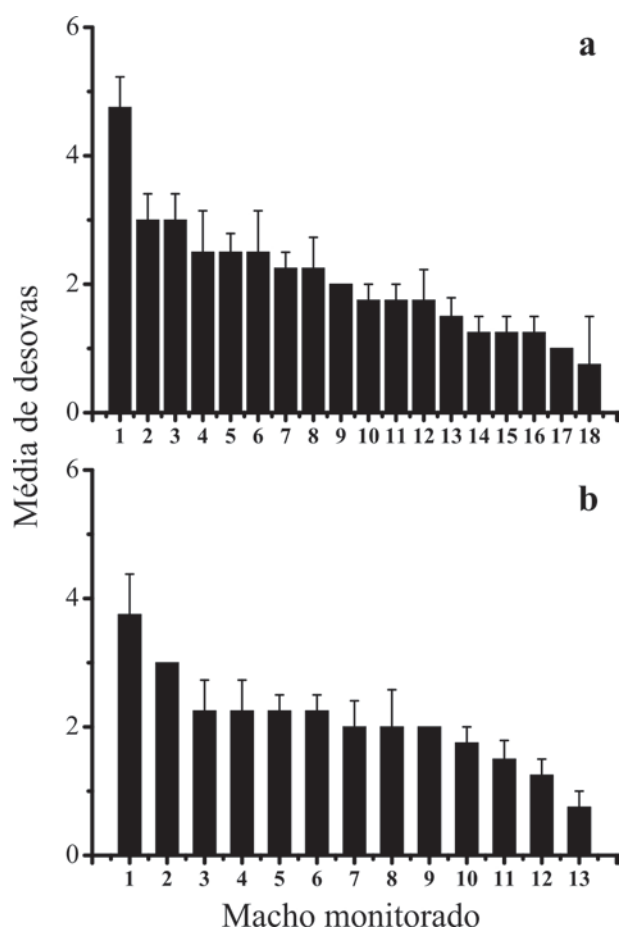


Figura 14. Número de desova (Média \pm EP) de cada macho monitorado em (a) maio e junho e (b) agosto de 2011.

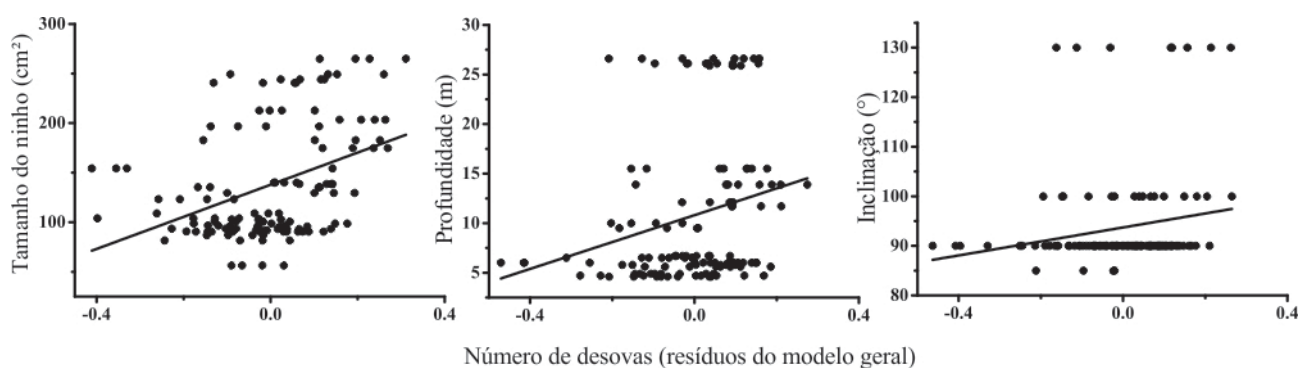


Figura 15. Modelo linear generalizado (GLM) demonstrando a relação entre os resíduos do modelo aplicado para avaliar o número de desovas, com o tamanho, profundidade e inclinação do ninho.

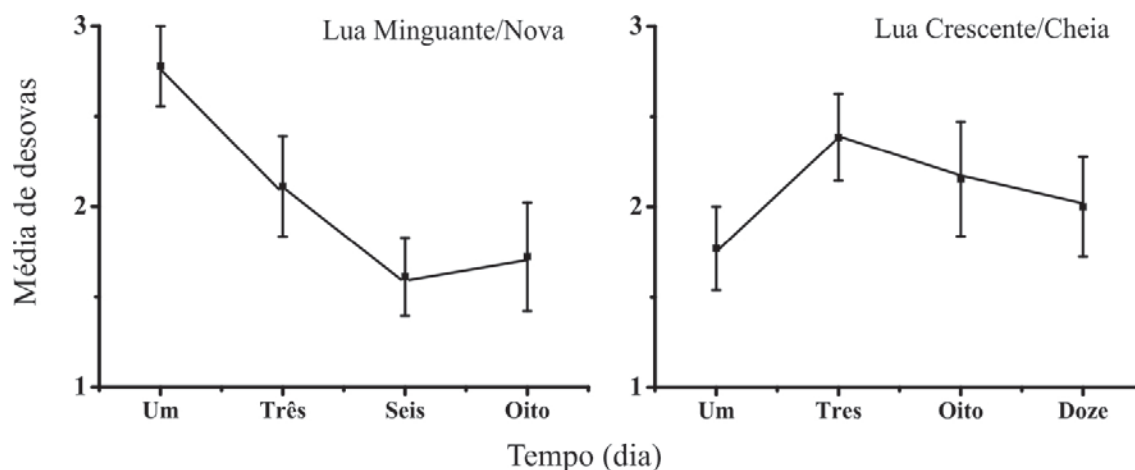


Figura 16. Variação no número de desovas ao longo dos dias amostrados em cada campanha de coleta. Lua minguante e nova corresponde aos dias da amostragem de maio e junho, e a lua crescente e cheia aos dias da campanha de agosto de 2011.

O tamanho do macho, acesso ao ninho, o número de oxigenações e o número de interações agonísticas entre machos guardiões e predadores de ovos não influenciaram na quantidade de desovas por ninho (Tabela 2).

Tabela 2. Modelo linear generalizado (GLM) testando o efeito de oito fatores (tamanho, profundidade, inclinação e acesso do ninho; tamanho, deslocamento, número de oxigenações e número de interações do macho e o tempo (dias)) no número de desovas de *S. sanctipauli*. Ns - não significativo, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. ($R^2=0,54$ e $p < 0,00001$)

	<i>F</i>	<i>P</i>
Tamanho do ninho	50,00	***
Tamanho do macho	1,54	ns
Profundidade do ninho	9,36	***
Inclinação do ninho	8,07	***
Número de interações	1,30	ns
Número de oxigenações	0,27	ns
Tempo (dia)	2,84	**
Acesso	0,52	ns
Tempo (dia) x Acesso	0,54	ns

Houve diferença significativa na densidade de ovos, com maiores densidades registradas no centro do que na periferia da desova ($F = 11,33$ e $p < 0,001$). A mortalidade média de ovos foi de 19,5%, variando de 3,5 a 50%. Nenhuma desova exibiu 100% de sobrevivência de embriões. A perda de ovos por dia foi influenciada positivamente pela densidade inicial de ovos (Figura 17; Tabela 3). A fase da lua também influenciou significativamente a densidade de ovos, com as maiores perdas registradas na lua minguante e nova (Figura 18). Nenhuma outra variável independente apresentou relação significativa com a densidade de ovos (Tabela 3).

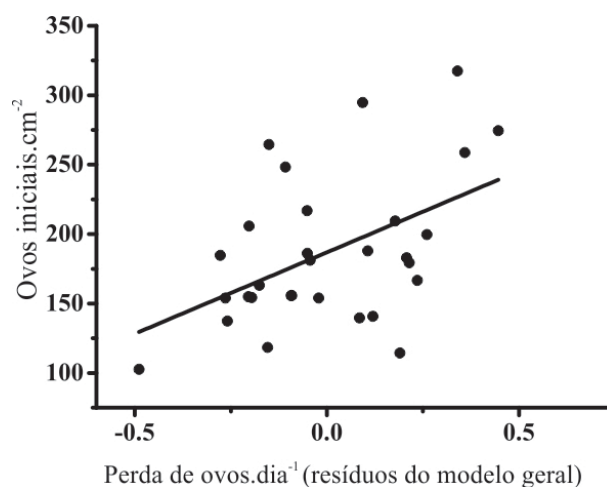


Figura 17. Modelo linear generalizado (GLM) demonstrando a relação entre os resíduos do modelo aplicado para avaliar a perda de ovos, com o número de ovos desovados pela fêmea.

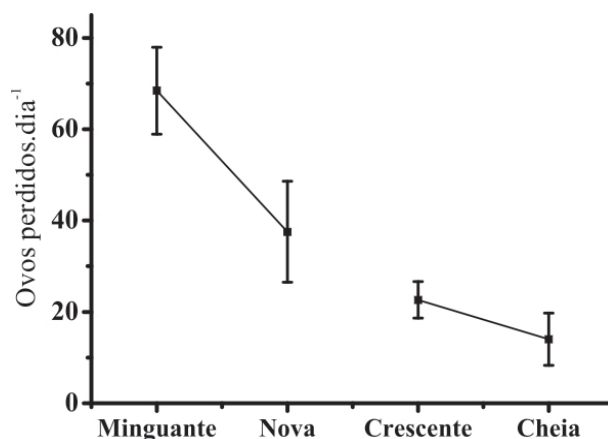


Figura 18. Média de perda de ovos/dia de *S. sanctipauli* em cada fase lunar.

Tabela 3. Modelo linear generalizado (GLM) testando o efeito de oito fatores (tamanho, profundidade, inclinação e acesso do ninho; tamanho, número de interações e a número de oxigenações do macho, densidade de ovos desovados inicialmente pela fêmea e o tempo (lua)) na perda de ovos de *S. sanctipauli*. Ns - não significativo, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. ($R^2=0,52$ e $p=0,02$)

	<i>F</i>	<i>P</i>
Tamanho do ninho	0,00	ns
Tamanho do macho	0,56	ns
Profundidade do ninho	1,00	ns
Inclinação do ninho	0,27	ns
Número de interações	1,94	ns
Número de mordidas no ninho	0,01	ns
Densidade de ovos desovados	9,63	**
Número de oxigenações	0,40	ns
Lua	6,55	**

Interações agonísticas durante o período reprodutivo

As interações agonísticas entre os machos guardiões e outros indivíduos ocorreram toda vez que algum outro peixe tentou invadir seu território. O comportamento foi observado tanto com indivíduos de *S. sanctipauli*, como com indivíduos de outras espécies. O único tipo de invasão permitida ao território dos machos era das fêmeas, mas apenas nos períodos em que os mesmos

estavam receptivos a desova. Dessa forma, os territórios foram defendidos constantemente contra a invasão, durante a desova e o precedente período de incubação.

Foram registrados 446 eventos de interações agonísticas ($4,66 \pm 0,31$ interações por amostra) com os machos dos ninhos monitorados, sendo a maioria intraespecífica (64,2%). Dentre os três tipos de comportamento registrados, a perseguição (87,5%) foi o mais executado, seguido da demonstração lateral (10,5%) e da mordida (2%). Os machos de *S. sanctipauli* exibiram reações agonísticas frente a quatorze espécies (Tabela 4), todas de peixe, mas principalmente a um grupo restrito de intrusos, atacando com mais frequência indivíduos de cinco espécies: *Stegastes sanctipauli*, *Chromis multilineata*, *Malacoctenus* sp, *Abudefduf saxatilis* e *Halichoeres radiatus* (Tabela 4). Em aproximadamente onze horas de observações subaquáticas, não foi registrado sucesso dos potenciais predadores na tentativa de predação dos ovos.

Tabela 4. Número de interações agonísticas de *S. sanctipauli* com cada espécie intrusa. HB = herbívoros territorialistas, C = carnívoros, P = planctívoros e O = omnívoros. M = mordida, DL = demonstração lateral e P = perseguição.

Espécie intrusa	N de indivíduos	Tamanho (Média \pm EP)	Categoria trófica	Comportamento agonístico		
				M	DL	P
<i>Stegastes sanctipauli</i>	155	6,44 \pm 0,16	TH	5	37	251
<i>Chromis multilineata</i>	41	6,6 \pm 0,47	P	1	4	64
<i>Malacoctenus</i> sp.	20	3,42 \pm 0,19	C	0	1	33
<i>Abudefduf saxatilis</i>	14	12,7 \pm 0,91	P	2	1	18
<i>Halichoeres radiatus</i>	13	21,5 \pm 1,95	C	1	1	14
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	6	4,41 \pm 0,27	TH	0	0	8
<i>Melichthys niger</i>	3	22,6 \pm 1,76	O	0	0	3
<i>Muraena pavonina</i>	3	36,6 \pm 3,33	C	0	4	0
<i>Bodianus insularis</i>	1	18	C	0	0	1
<i>Caranx lugubris</i>	1	25	C	0	0	1
<i>Chaetodon striatus</i>	1	8	C	0	0	1
<i>Emblemariopsis</i> sp.	1	3	C	0	0	2
<i>Holacantus ciliaris</i>	1	35	O	0	0	1

<i>Myripritis jacobus</i>	1	15	P	0	0	2
---------------------------	---	----	---	---	---	---

Não foi registrada variação significativa no número de interações agonísticas entre os diferentes períodos do dia ($F = 0,56$ $p = 0,57$).

O tamanho do ninho foi o fator que mais influenciou no número de interações agonísticas entre machos guardiões e outros peixes. Influenciou negativamente o número total de interações (Figura 19; Tabela 5), o número de perseguições, o número de interações com a donzela *C. multilineata* e com *Malacoctenus* sp.. O único caso em que o tamanho do ninho não apresentou efeito significativo foi o de interações com coespecíficos. A profundidade do ninho esteve relacionada positivamente com o número de interações com coespecíficos, e com o total de perseguições. A inclinação do substrato esteve relacionada positivamente com o número de interações com coespecíficos, enquanto que o número de perseguições apresentou diferença significativa nos diferentes tipos de acesso aos ninhos (Tabela 5). Machos com ninhos mais inclinados (angulação > 90°) apresentaram maior frequência de interações agonísticas. Machos com ninhos de difícil acesso apresentaram menor frequência de interações agonísticas.

A frequência de oxigenações esteve marginalmente relacionada com o total de interações, e significativamente relacionada ao número de interações com *C. multilineata*. Já frequência de alimentação (número de investidas no bentos, plâncton e no próprio ninho) teve influência significativa apenas sobre as interações com coespecíficos. O deslocamento do macho guardião não influenciou significativamente a frequência de interações agonísticas (Tabela 5).

Tabela 5. Modelo linear generalizado (GLM) testando o efeito de sete fatores (tamanho, profundidade, inclinação e acesso do ninho; tamanho, deslocamento, número de mordidas (em plâncton, bentos e no próprio ninho) e oxigenação do macho) no número de interações agonísticas total de *S. sanctipauli*, no número apenas de perseguições, e no número de interações contra as três espécies que mais invadiram os territórios (*S. sanctipauli*, *C. multilineata* e *Malacoctenus* sp.). Ns - não significativo, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. Os modelos para os comportamentos de display lateral e mordida não estão representados em tabela pois não apresentaram variáveis significativas.

	Total de interações		Perseguições		Interações <i>Ste san</i>		Interações <i>Chr mul</i>		Interações <i>Malsp.</i>	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Profundidade do ninho	0,45	ns	4,17	*	10,33	**	1,68	ns	0,18	ns
Inclinação do ninho	0,45	ns	1,56	ns	6,67	*	3,35	ns	1,21	ns
Tamanho do ninho	8,26	**	13,42	***	0,97	ns	14,93	***	4,25	*
Tamanho do macho	0,00	ns	0,11	ns	0,65	ns	4,38	ns	1,18	ns
Deslocamento do macho	0,19	ns	0,00	ns	0,57	ns	0,01	ns	0,05	ns
Número de mordidas	1,68	ns	2,02	ns	5,12	*	0,36	ns	0,06	ns
Oxigenação	5,25	ns	0,80	ns	0,60	ns	11,85	***	0,60	ns
Acesso ao ninho	1,68	ns	6,32	**	3,02	ns	0,06	ns	0,68	ns

Potenciais predadores e causas da perda prematura de ovos

Durante o experimento de exposição de desovas, foram identificados quatro predadores em potencial, sendo estes: *C. striatus*, *H. radiatus*, *H. ciliaris*, e *M. niger*. A espécie mais frequente nos eventos foi *H. radiatus*, no entanto as espécies que mais morderam foram *M. niger* e *C. striatus*, sendo *M. niger* a espécie que deixava as cicatrizes mais evidentes.

Não foi registrado nenhum predador com sucesso, bem como eventos de predação em grupos de espécies de hábitos diurnos. Por outro lado, foram observadas várias tentativas de invasões por indivíduos solitários. Durante a análise das fotos foi possível constatar diversas mordidas deixadas de um dia para o outro nas desovas monitoradas, comprovando predação bem evidente em alguns casos (Figura 19). Além disso, o macho guardião foi observado mordendo seus próprios ovos 646 vezes durante todas as observações ($5,33 \pm 0,61$ mordidas no ninho por amostragem), evidenciando que o canibalismo filial também teve grande efeito na mortalidade de ovos da espécie.



Figura 19. Evidência de mordidas de predadores de ovos de *S. sanctipauli* nas desovas.

Discussão

Os peixes recifais defendem territórios com intuito de obter recursos locais de reprodução e abrigo. Buscam também selecionar territórios que apresentem menor proximidade com competidores e potenciais predadores (Montgomery 1981). Em sistemas em que a qualidade do território varia, os indivíduos tendem a ter maior plasticidade comportamental com intuito de aumentar sua aptidão individual, e são levados a restringir comportamentos e a reagir baseados em estímulos tanto internos como externos. (Leese et al. 2009).

A profundidade é um fator que desempenha um importante efeito na distribuição dos peixes em ambientes recifais (Clarke 1977, Francini-Filho & Moura 2008, Krajewski & Floeter 2011). Para a donzela do arquipélago, *S. sanctipauli*, o resultado obtido a respeito da distribuição espacial dos ninhos mostra que os machos tendem a fixar seus territórios e ninhos nos locais mais rasos. Possíveis explicações para este padrão incluem: (1) maior disponibilidade de recursos alimentares (algas, etc.), (2) maior disponibilidade de substrato ideal para oviposição e (3) menor abundância de potenciais predadores, como o xaréu-preto (*C. lugubris*), um dos predadores de peixes mais abundantes no ASPSP e visto em maior abundância nos estratos mais fundos (Rosa et al. Em preparação). A grande densidade de ninhos no estrato mais raso sugere que os machos estão agrupados em determinados locais, formando colônias reprodutivas, característica já evidenciada para donzelas (e.g. Gross & MacMillan 1981, Foster 1989). As colônias reprodutivas têm como principal benefício o aumento na defesa contra predadores e conseqüentemente a diminuição na predação de ovos (Gross & MacMillan 1981, Foster 1989).

Eventos de desova por fêmeas de *S. sanctipauli* ocorreram exclusivamente na alvorada da manhã, primeiras duas horas de luz do dia, assim como observado para outras espécies de donzelas: *Abudefduf saxatilis* no Caribe (Albrecht 1969, Foster 1987), *Abudefduf troschellii* no Pacífico (Foster 1987) e *Pomacentrus flavicauda* e *P. wardii* no Indo-Pacífico (Doherty 1983). Goulet (1998) observou que a donzela *Amblyglyphidodon leucogaster*, realiza desovas durante o dia todo, mas com pico de desova na alvorada da manhã. A vantagem potencial de desova em períodos crepusculares é o menor risco de predação das donzelas em horários de menor luminosidade e menor atividade de predadores guiados visualmente (Albrecht 1969, Johannes 1978, Doherty 1983).

A importância de características do macho versus a importância da qualidade do território é uma questão amplamente estudada em sistemas de reprodução que envolvem defesa de recursos e poligamia (DeMartini 1987). Vários estudos vêm testando as relações entre sucesso da desova do macho de peixes donzela com características do seu território e qualidade do seu ninho, bem como com o tamanho do corpo e comportamento de corte (e.g. Sargent 1982, Thompson 1986, Goulet 1998). No caso de *S. sanctipauli*, os fatores que mais contribuíram com o número de desova que cada macho abrigava estiveram relacionados à qualidade do ninho: o tamanho, a profundidade e a inclinação do substrato em que os ninhos foram estabelecidos. Possíveis explicações para a influência da profundidade é que nos locais mais fundos a densidade de indivíduos coespecíficos é menor, conseqüentemente a competição por território também. Com isso, os indivíduos apresentam ninhos maiores em locais mais fundos, abrigando um maior número de desovas. Além disso, a influência positiva da inclinação está no fato de que ninhos em superfícies mais

verticais ou quase verticais oferecem aumento na detecção e na proteção contra predadores (Montgomery 1981, Francini-Filho *et al* 2012). Portanto, mesmo que os ninhos dos locais mais fundos estejam mais expostos ao potencial predador *C. lugubris*, eles estão em áreas mais complexas, em que os ninhos se encontram mais abrigados, podendo facilitar a defesa contra predação.

Para *S. sanctipauli*, a diferença no número de desovas do macho não foi influenciada pelo tamanho do corpo do mesmo. Isto mostra que possivelmente as fêmeas não escolhem o macho devido ao seu tamanho, e que independente deste fator, o macho consegue apresentar um bom cuidado parental. Entretanto, as estimativas visuais realizadas neste trabalho não permitem diferenças ínfimas na escala de milímetros, e em razão da média do tamanho do corpo dos machos monitorados variar muito pouco, possivelmente este fator seria mais explicativo caso tivesse sido mensurado seu peso, para obter o valor da biomassa de cada macho guardião.

Embora não tenha sido avaliado durante o presente trabalho, os resultados relacionados ao número de desova dos machos de *S. sanctipauli* sugerem que as fêmeas podem escolher os machos de acordo com a presença de ovos em seu território. Estudos têm apontado que a presença de ovos nos ninhos tem influência positiva na escolha da fêmea, e que tem como vantagem o aumento nas chances da fêmea em acertar na escolha do macho que realize um bom cuidado parental, além de diluir o efeito da predação e do canibalismo, garantindo com isso o sucesso da prole (Sargent 1988, Goulet 1997).

A diferença no número de ovos encontrados no centro das desovas e na periferia pode estar relacionada à maior susceptibilidade das áreas periféricas à

predação. Além disso, o maior contato com o entorno (algas e zoantídeos) pode resultar também em uma mortalidade maior de ovos. A perda diária de ovos esteve positivamente correlacionada com a densidade inicial de ovos. A perda de ovos também foi influenciada pela fase da lua. Entre o final da lua minguante e início da lua nova, além de um maior número de desovas, foram registradas as maiores médias de densidade de ovos e, conseqüentemente, maiores taxas de perda de ovos. Os ninhos com mais ovos podem ser visualmente mais atrativos aos predadores. A intensidade de encontros agonísticos não foi um fator explicativo para a perda de ovos.

A defesa do ninho contra intrusos, realizada pelo macho de *S. sanctipauli* é eficaz, uma vez que durante todas as observações não foi registrado nenhum intruso com sucesso na predação dos ovos. No entanto, mesmo sem registro de ataques com sucesso, marcas evidentes de mordidas deixadas por predadores de ovos foram registradas nas imagens. De acordo com que foi constatado no experimento de oferta de desova, o cangulo-preto, *Melichthys niger*, e o peixe borboleta, *Chaetodon striatus*, são as duas espécies que deixam as maiores cicatrizes quando conseguem preda da desova. Por conta do tipo de cicatriz deixada e da grande abundância do cangulo-preto na enseada do ASPSP, ele pode ser apontado como um potencial predador de ovos de *S. sanctipauli*.

A mortalidade de ovos pode ser atribuída também a ataques ocorrentes durante a noite. Durante a noite os machos ficam inativos e abrigados em frestas dentro de seus territórios, portanto incapazes de defender suas desovas dos predadores (Emslie & Jones 2001). A predação noturna de ovos foi registrada em outros estudos, sugerindo que a predação noturna poderia ocorrer independente de fatores como o tamanho da desova e do macho (Petersen & Hess 1991). Vale ressaltar

também, que ao contrário de outros estudos realizados com donzelas (*e.g.* Emslie & Jones 2001), não foi observado predação realizada por grupos de indivíduos, o que ocasionaria mortalidade total ou de grande parte da desova. Contudo, é necessário mais investigações a respeito das taxas, tanto diurnas quanto noturnas de predação.

Outro fator que de fato contribuiu para a mortalidade embriões de *S. sanctipauloi* foi o canibalismo filial de ovos. Durante o período reprodutivo, o macho é obrigado a se alimentar em áreas muito restritas por conta do cuidado parental e assim, pode se alimentar dos próprios ovos para complementar sua alimentação. Nesta perspectiva, a perda de ovos ocasionada pelo canibalismo do macho tende a ser menor do que possíveis perdas devido ao distanciamento do macho para forragear (Nematov & Clark 1994, Emslie & Jones 2001). Além disso, o canibalismo filial pode ser resultado de realocação de energia para futuras parceiras, em caso da ocupação do ninho por desovas pequenas e/ou de baixa qualidade. Quando isto acontece em ninhos com múltiplas desovas em diferentes estádios, geralmente são consumidos ovos de desovas mais novas, as quais os machos tiveram menor gasto de energia com o cuidado parental (Petersen 1990). Este comportamento já foi observado em outras espécies de donzelas que apresentam cuidado parental (DeMartini 1987, Petersen 1990, Nematov & Clark 1994). Durante as observações comportamentais de *S. sanctipaulio* canibalismo filial foi registrado, com uma frequência relativamente alta ($n = 646$ eventos). Mesmo não tendo registrado machos consumindo desovas inteiras no presente estudo, já existem evidências de que este comportamento pode ser uma das causas mais importantes da mortalidade de ovos (*e.g.* Petersen 1990, Nematov & Clark 1994, Emslie & Jones 2001).

A maioria das interações agonísticas de machos de *S. sanctipauli* foi intraespecífica. A frequência de interações agonísticas foi relacionada principalmente ao tamanho do ninho, profundidade e ao número de oxigenações dos ovos pelo macho guardião. No caso do tamanho do ninho, machos com ninhos maiores interagem mais com intrusos, sugerindo que estes ninhos se tornam mais atrativos aos predadores de ovos, bem como aos competidores heteroespecíficos. Isto comprova a hipótese de que o territorialismo está relacionado à capacidade de atração do local do ninho (Russel 1971, Prappas et al. 1991). A atratividade do local está diretamente ligada à qualidade do substrato para deposição dos ovos, disponibilidade de alimento e aptidão a defesa do mesmo (Prappas et al. 1991).

O número de oxigenações afetou positivamente a frequência de interações agonísticas, sugerindo que o nível de cuidado parental varia entre os machos e que os machos que mais oxigenam os ovos também são aqueles que mais defendem seus territórios. O fato de a frequência alimentar (número de mordidas) não estar relacionada com o número de interações agonísticas em quase todos os modelos aplicados para *S. sanctipauli* sugere que mesmo em período reprodutivo, o comportamento de defesa do ninho tem um baixo custo energético para o macho. O tempo gasto na defesa do território não influencia no tempo gasto na atividade alimentar, corroborando a hipótese de que espécies adaptadas ao comportamento territorialista evoluíram para que a manutenção de seus territórios ocorra de maneira mais eficiente em termos energéticos (Cleveland 1999, Menegatti et al. 2003)

Em conclusão, as características gerais do comportamento reprodutivo de *S. sanctipauli*, como a poligamia, comportamento de cuidado com os ovos, período diário de desova e afins, são típicos de donzelas, e em geral, refletem os padrões do grupo.

Os machos demonstraram ter territórios permanentes, buscando locais mais rasos e com menor número de predadores para estabelecerem seus ninhos. Em relação ao comportamento agonístico e ao número de desova dos machos observou-se grande influência de fatores relacionados à qualidade do ninho, mostrando que os machos com ninhos melhores (e.g. ninhos maiores e verticais) são os que possivelmente apresentam cuidado parental mais eficaz e, conseqüentemente, maiores chances de serem escolhidos pelas fêmeas. O maior número de desovas e a maior densidade de ovos evidenciados durante a lua minguante e nova sugerem que os indivíduos aproveitam o período de menor luminosidade para desovar, diminuindo as chances de predação. A mortalidade de ovos pode exercer grande influência no número de larvas produzidas e na manutenção da população local de *S. sanctipauli* através de auto-recrutamento. Os resultados obtidos aqui demonstram que as causas da mortalidade de ovos estão relacionadas não só com o número de ovos depositados pelas fêmeas, mas também com outros fatores ambientais, indicando estratégias que buscam maximizar a sobrevivência da prole.

Referências Bibliográficas

- Albrecht, H (1969) Behaviour of four species of Atlantic damselfishes from Columbia, South America (*Abudefduf saxatilis*, *A. taurus*, *Chromis multilineata*, *C. cyanea*; Pisces, Pomacentridae). *Z Tierpsychol* 26:662-676
- Alwany M, Thaler E, Stachowitsch M (2005) Territorial behaviour of *Acanthurus sohal* and *Plectroglyphidodon leucozona* on the fringing Egyptian Red Sea reefs. *Environmental Biology of Fishes* 72: 321-334
- Asoh K, Yoshikawa T, Kasuya M (2001) Gonadal development and non-functional protogyny in a coral reef damselfish, *Dascyllus albisella* Gill. *J Fish Biol* 58:1601-1616

- Asoh K (2003) Reproductive parameters of female Hawaiian damselfish *Dascyllus albisellawith* comparison to other tropical and subtropical damselfishes. *Mar Biol* 143: 803-810
- Barreto CC (1999) Heterogeneidade espacial do habitat e diversidade específica: implicações ecológicas e métodos de mensuração. In: Silva SHG, Lavrado HP. *Ecologia dos ambientes costeiros do estado do Rio de Janeiro. Oecologia Brasiliensis* 3:121-153
- Burgos DC, Pereira SMB, Bandeira-Pedrosa ME (2009) Levantamento florístico das Rodofíceas do Arquipélago de São Pedro e São Paulo (ASPSP), Brasil. *Acta bot Bras* 23(4):1110-1118
- Brown JL, Orians GH (1970) Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 239-262
- Campos TFC, Pretta RA, Theye T, Sichel SE, Simões LSA, Srivastava NK, Motoki A, Neto JV, Andrade FGG (2009) Posição impar do Arquipélago de São Pedro e São Paulo na diversidade geológica da Terra. In: Viana, D.N.; Hazin, F.H.V.; Souza, M.A.C. *O Arquipélago de São Pedro e São Paulo, 10 anos de estação científica*. Brasília, DF. SECIRM
- Clarke RD (1977) Habitat distribution and species diversity of chaetodontid and pomacentrid fishes near Bimini, Bahamas. *Mar Biol* 40:277-289
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LS (2001) Territorial damselfish as determinants of structure of benthic communities on coral reef. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 39: 355-389.
- Ceccarelli DM (2007) Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multispecies comparison. *Coral Reefs* 26:853-866.
- Cleveland A (1999) Energetic costs of agonistic behavior in two herbivorous damselfishes (*Stegastes*). *Copeia* 1999: 857-867
- DeMartini EE (1987) Paternal defence, cannibalism and polygamy, factors influencing the reproductive success of the painted greenling. *Anim. Behav.* 35: 1154-1158.
- Doherty P (1983) Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi*. *Mar Biol* 75:215-224
- Edwards A, Lubbock R (1983) The ecology of Saint Paul's Rocks (Equatorial Atlantic). *J. Zool., Lond.* 200: 51-56
- Esmilie MJ, Jones GP (2001) Patterns of embryo mortality in a demersally spawning coral reef fish and the role of predatory fishes. *Environmental Biology of Fishes* 60:363-373

- Feitoza BM, Rocha LA, Luiz Jr O, Floeter SR, Gasparini JL (2003) Reef fishes of St. Paul's Rocks: new records and notes on biology and zoogeography. *Aqua J Ichthyol Aquatic Biol* 7(2): 61-82
- Feitosa LLL, Concentino AM, Teixeira SF, Ferreira, BP (2012) Food resource use by two territorial damselfish (Pomacentridae: *Stegastes*) on South-Western Atlantic algal-dominated reefs. *Journal of Sea Research* 70: 42-49
- 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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 229: 241-264
- Ferreira CEL, Luiz Jr. OJ, Feitoza BM, Ferreira CGW, Noguchi RC, Gasparini JL, Joyeux JC, Godoy EA, Rangel CA, Rocha LA, Floeter SR, Carvalho-Filho A (2009) Peixes recifais: síntese do atual conhecimento. In: Viana, D.N.; Hazin, F.H.V.; Souza, M.A.C. O Arquipélago de São Pedro e São Paulo, 10 anos de estação científica. Brasília, DF. SECIRM. 244-250
- Foster SA (1987) Diel and lunar patterns of reproduction in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschelii*. *Marine Biology*. 95: 333-345.
- Foster SA (1989) The implications of divergence in spatial nesting patterns in the geminate Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes. *Anim Behav*. 37(3): 465-476.
- Francini-Filho RB, Moura RL (2008) Dynamics of fish assemblages on coral reefs subjected to different management regimes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Aquat Conserv Mar Fresh Ecos* 18:166-1179
- Francini-Filho RB, Coni EOC, Ferreira CM, Alves AC, Rodrigues LS, Amado-Filho GM (2012) Group nest clearing behavior by the sergeant major *Abudefduf saxatilis* (Pisces: Pomacentridae) *Bull Mar Sci* 88(2):195-196
- Gladstone W, Westoby M (1988) Growth and reproduction in *Canthigaster valentine* (Pisces, Tetraodontidae): a comparison of a toxic reef fish with other reef fishes. *Environ Biol Fishes* 21:207–221
- Gladstone W (2007) Temporal patterns of spawning and hatching in a spawning aggregation of the temperate reef fish *Chromis hypsilepis* (Pomacentridae). *Marine Biology* 151:1143–1152.
- Godwin J (1995) Phylogenetic and habitat influences on mating system structure in the humbug damselfishes (*Dascyllus*, Pomacentridae). *Bull Mar Sci* 57:637-652

- Goldschmidt TIJS, Bakker TLM, Bruijn EF (1993) Selective copying in mate choice of female sticklebacks. *Anim Behav* 45: 541-547
- Goulet D (1995) Temporal patterns of reproduction in the Red Sea damselfish *Amblyglyphidodon leucogaster*. *Bull Mar Sci* 57: 582-595
- Goulet D (1997) Reproductive behavior and spawning success of female *Amblyglyphidodon leucogaster* (Pomacentridae) from the Red Sea. *Environ Biol Fish* 50:49-60
- Goulet D (1998) Spawning success in the damselfish *Amblyglyphidodon leucogaster*: the influence of eggs in the nest. *Anim Behav* 55: 651-664
- Gross MR, McMillan AM (1981) Predation and the evolution of colonial nesting in the bluegill sunfish. *Behav Ecol Sociobiol* 8: 163-174
- Hixon MA (2011) 60 years of coral reef fish ecology: past, present, future. *Bull Mar Sci* 87(4): 727-765
- Hoolbrook SJ, Schmitt RJ (2002) Competition for shelter space causes density-dependent predation mortality in damselfishes. *Ecology* 83(10): 2855-2868
- Jennings S, Reynolds JD, Polunin NVC (1999) Predicting the vulnerability of tropical reef fishes to exploitation with phylogenies and life histories. *Conserv Biol* 13(6): 1466-1475
- Johannes RE (1978) Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environ Biol Fish* 3:65-84
- Jones GP (1981) Spawning site choice by female *Pseudolabrus celidotus* and its influence on mating system. *Behav Ecol Sociobiol* 8: 129-142
- Jones GP, Planes S, Thorrold SR (2005) Coral reef fish larvae settle close to home. *Curr Biol* 15: 1314-1318
- Junior EAD, Molina WF (2008) Análise de similaridade genética entre espécies insulares endêmicas e costeiras do gênero *Stegastes* (Perciformes) através de marcadores moleculares RAPD. *Publica IV* 37 - 46
- Karino K, Nakazono A (1993) Reproductive behavior of the territorial herbivore *Stegastes nigricans* (Pisces: Pomacentridae) in relation to colony formation. *J Ethol* 11: 99-110
- Karino K (1999) Growth or Reproduction: Intrasexual Competition in a Colonial Damselfish *Stegastes nigricans*. *J Ethol* 17:57-62

- Keeley ER (2000) An experimental analysis of territory size in steelhead trout. *Anim Behav* 59:477-490
- Krajewski, JP, Floeter SR (2011) Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Environ Biol Fish* 92: 25-40
- Leese JN, Snekser JL, Ganim A, Itzkowitz M (2009) Assessment and decision-making in a Caribbean damselfish: nest-site quality influences prioritization of courtship and brood defence. *Biol Lett* 5(2): 188-190
- Lehner PN (1996) *Handbook of ethological methods*, 2nd edition - University Press Cambridge 670 pp.
- Leis JM, McCornick MI (2002). The biology, behavior, and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. In: *Coral Reef Fishes – Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem* (Sale PF, ed) Academic Press, San Diego. pp 171-200
- Leis JM, Wright KJ, Johnson, RN (2007). Behaviour that influences dispersal and connectivity in the small, young larvae of a reef fish. *Mar Bio* 153:103-117
- Levin PS, Tolimieri N, Nicklin M, Sale PF (2000). Integrating individual behaviour and population ecology: the potential for habitat-dependent population regulation in a reef fish. *Behavioural Ecology* 11:565-571
- Menegatti JV, Vescovi DL, Floeter SR (2003) Interações agonísticas e forrageamento do peixe-donzela, *Stegastes fuscus* (Peciformes: Pomacentridae). Publicado pela ESFA, *Natureza On Line* 1(2): 45-50
- Medeiros PR, Souza AT, Ilarri MI (2010) Habitat use and behavioural ecology of the juveniles of two sympatric damselfishes (Actinopterygii: Pomacentridae) in the south-western Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* 77:1599-1615
- Minte-Vera CV, Moura, RL, Francini-filho RB (2008) Nested sampling: an improved visual-census technique for studying reef fish assemblages. *Marine Ecology. Progress Series* 367: 283-293
- MMA (2004) Instrução Normativa nº 5 de 21 de maio de 2004, Diário da União, nº102, sexta-feira 28 de maio de 2004, Seção 1.
- Montgomery WL (1981) Mixed-species schools and the significance of vertical territories of damselfishes. *Copeia* 2:477-481
- Moura RL (2008) *Stegastes sanctipauli* Lubbock & Edwards, 1981. In: Machado ABM, Drummond GM, Pagila AP (ed.). Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. 2(1):193-194. Brasília, DF: MMA. Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas.

- Moyer JT (1975) Reproductive behavior of damselfish *Pomacentrus nagasakiensis* at Miyake-Jima, Japan. *Japanese Journal of Ichthyology* 22:151-163
- Nematov SC, Clark E (1994) Intraspecific egg predation by male razorfish during broadcast spawning: filial cannibalisms intrapair parasitism? *Bull Mar Sci* 55: 133-141
- Osório R, Rosa IL, Cabral H (2006) Territorial defence by the Brazilian damselfish *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology* 69: 233-242
- Pappas JM, Lawrence EG, White R (1991) Reproductive behavior of the sergeant major, *Abudefduf saxatilis*, within a closed system aquarium. *Environmental Biology of Fishes* 3:30-40
- Petersen CW (1990) Occurrence and dynamics of clutch loss and filial cannibalism in two Caribbean damselfishes. *J Exp Mar Biol Ecol* 135: 117-133.
- Petersen CW, Hess HC (1991) The adaptive significance of spawning synchronization in the Caribbean damselfish *Stegastes dorsopunicans* (Poey). *J Exp Mar Biol Ecol* 151:155-167
- Petersen CW (1995) Male mating success and female choice in permanently territorial damselfishes. *Bulletin of Marine Science* 57: 690-704
- Petersen CW, Warner RR (2002) The ecological context of reproductive behavior. In: Sale PF, *Coral Reef Fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*. 103-118
- Roberts C, Hawkins JP (1999) Extinction risk in the sea. *TREE* 14(6): 241-245
- Robertson DR (1983) On the spawning behavior and spawning cycles of eight surgeonfishes (Acanthuridae) from the Indo-Pacific. *Environ Biol Fishes* 9: 193-223
- Robertson DR, Petersen CW, Brawn JD (1990) Lunar reproductive cycles of benthic-brooding reef fishes: reflections of larval biology or adult biology? *Ecol Monogr* 60:311-329
- Robertson DR (2001) Population maintenance among tropical reef fishes: Inferences from small-island endemics. *PNAS* 98(10):5667-5670
- Russell, BC (1971) Underwater observation on the reproductive activity of the demoiselle *Chromis dispilus* (Pisces: Pomacentridae). *Mar Biol* 10: 22-29
- Sampaio CLS, Carvalho-filho A, Feitoza BM, Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Rocha, LA, Sazima I (2006). Peixes recifais endêmicos e ameaçados das ilhas

oceânicas brasileiras e do complexo recifal dos Abrolhos, p. 215-234. In: Alves RJV, Castro JWA (Orgs.). Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo. Brasília: MMA.

Sampaio CLS, Carvalho-filho A, Feitoza BM, Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Rocha, LA, Sazima I (2009). Guia de identificação ilustrado das espécies de peixes endêmicas e ameaçadas as ilhas oceânicas brasileira e do banco de Abrolhos. p. 157-189. In: Mohr LV.; Castro JWA, Costa PMS, Alves RJV (Orgs.) Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo. v. 2. Brasília: MMA

Sargent RC (1982). Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Anim Behav 30: 364-374

Sargent RC (1988) Paternal care and egg survival both increase with clutch size in the fathead minnow, *Pimephales promelas*. Behav. Ecol. Sociobiol., Vol. 23, pp. 33-37

Souza AT, Illari MI, Medeiros PR, Sampaio CLS, Floeter SR (2011) Unusual colour patterns of territorial damselfish (Pomacentridae:Stegastes) in the south-western Atlantic. Marine Biodiversity Records4(e105): 1-5

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 - Universidade Federal da Paraíba.

Thresher RE (1984) Reproduction in reef fishes. THF Publications, New Jersey.

Tissot BN, Hallacher LE (2003) Effects of aquarium collector on coral reefs fishes in kona, Hawaii. Conservation biology 17(6):1759-1768

Thompson S (1986) Male spawning success and female mate choice in the mottled triplefin *Forsterygion varium* (Pisces:Tripterygiidae). Anim Behav 34: 580-589

Vaske-Jr. T, Lessa RP, Nóbrega MF, Montealegre-Quijano S, Marcante santana F, Bezerra JL (2005) A checklist of fishes from Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. Journal Applied Ichthyology 21(1):75-79

Vaske-Jr. T, Nóbrega MF, Santana FM, Silveira SRM, Amaral FMD (2006) Características locais. p. 14-23. In: Vaske-Jr.T, Lessa RP, Nóbrega MF, Amaral FMD, Silveira SRM (eds.) Arquipélago de São Pedro e São Paulo: Histórico e Recursos Naturais 1. Olinda, Livro Rápido - Ed. Elógica.