



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
CURSO DE OCEANOGRAFIA**

ANDRÉ LUIZ SERRA QUADROS

**COMPORTAMENTO ANTIPREDADOR DO PEIXE
TERRITORIAL *Stegastes fuscus* (CUVIER, 1830)
(PISCES: POMACENTRIDAE)**

Salvador

2018

ANDRÉ LUIZ SERRA QUADROS

**COMPORTAMENTO ANTIPREDADOR DO PEIXE
TERRITORIAL *Stegastes fuscus* (CUVIER, 1830)
(PISCES: POMACENTRIDAE)**

Monografia apresentada ao curso de graduação em Oceanografia, Instituto de Geociências, Universidade Federal da Bahia, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Oceanografia.

Orientador: Francisco Carlos Rocha de Barros Junior

Co-Orientador: José de Anchieta Cintra da Costa Nunes

Salvador

2018

TERMO DE APROVAÇÃO

ANDRÉ LUIZ SERRA QUADROS

COMPORTAMENTO ANTIPREDADOR DO PEIXE TERRITORIAL *Stegastes fuscus* (CUVIER, 1830) (PISCES: POMACENTRIDAE)

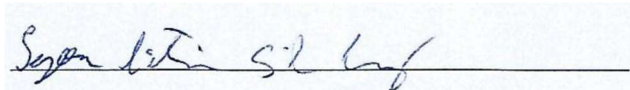
Monografia apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de
bacharel em Oceanografia, Universidade Federal da Bahia, pela seguinte
banca examinadora:



Francisco Carlos Rocha de Barros Junior - Orientador

Pós-doutor em Ecologia Marinha pela Universidade de Sydney

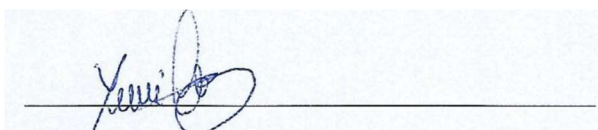
Universidade Federal da Bahia



Igor Cristino Silva Cruz

Doutor em Ecologia e Evolução pela Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Universidade Federal da Bahia



Yuri Costa

Mestre em Ecologia e Biomonitoramento pela Universidade Federal da Bahia

Universidade Federal da Bahia

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais por toda educação, formação, amor e cuidados. Vocês são a base de tudo. Se eu me tornei a pessoa que sou hoje, e se estou concluindo esta etapa da minha vida, isso é graças a vocês dois.

Um agradecimento especial a minha mãe (Luciana), Annibal e aos meus avós José e Zenice (in memoriam) por terem me apoiado na decisão de cursar a Oceanografia e sempre me incentivaram ao longo desses cinco anos. Vocês foram fundamentais nessa formação e sem o apoio de vocês, eu não estaria aqui. Serei eternamente grato por isso.

Agradeço a minha namorada (Carol) pela companhia, apoio, motivação e paciência em toda essa jornada. Muitas tempestades rolaram e você sempre foi o meu porto seguro. Além disso, obrigado por ceder sua residência para ser meu ponto de apoio para o campo e me ajudar com as fotos da coleta de dados.

Agradeço ao meu irmão por ser tão freguês no videogame, me deixando muito feliz.

Meu muito obrigado aos meus amigos e colegas que a Oceanografia me proporcionou. Principalmente a turma de 2013.1, que de diversas formas, tornaram esses anos de faculdade muito mais leves e fáceis de encarar.

Agradeço profundamente ao meu orientador (Anchieta) por todos os ensinamentos, motivações e dicas, além da paciência e todos os puxões de orelha, que de uma forma ou de outra, fizeram com que eu evoluísse. Obrigado também ao meu Co-orientador Francisco Barros (Chico) pela força que me deu nesse trabalho.

Gratidão imensa a UFBA e ao curso de Oceanografia por todos os momentos incríveis e experiências absorvidas nesse período.

Sim, agradeço muito ao meu instrutor Jorge Galvão, por me apresentar esse universo mágico que é o mergulho e sempre me apoiar em ambas as formações, tanto a acadêmica quanto a de liderança do mergulho. Agradeço demais por todos os ensinamentos, dicas e princípios. Com certeza acrescentou muito em meu caráter.

E por último, um obrigado a todos os professores de graduação que eu tive.

Vida que segue e maré que leva...

RESUMO

A influência indireta que os predadores exercem sobre a presa está dentro de uma área estudada que se denomina ecologia do medo. Essa influência gera mudanças comportamentais, por conta do medo da predação, nas espécies de presas. O risco de predação pode ser variável, uma vez que, existem fatores que influenciam no comportamento antipredador dos animais, principalmente na fuga. As espécies territorialistas, onde os indivíduos têm que lidar com trade-offs complexos, foram pouco estudadas dentro desse contexto. Utilizamos a Distância Inicial de Fuga (DIF, distância a qual um predador chega próximo à presa antes dela fugir) para indicar o nível de medo do indivíduo. Investigamos se a DIF do peixe-donzela, *Stegastes fuscus*, seria influenciada pelo tamanho do território, complexidade estrutural do ambiente, fase de vida e número de interações agonísticas. Avaliamos também a influência da complexidade sobre o número de interações agonísticas e o tamanho do território do indivíduo. E comparamos o tamanho do território e o número de interações agonísticas entre jovens e adultos. A complexidade influenciou negativamente a DIF, e foi a única variável que obteve resultado significativo. Foram observadas diferenças significativas nos valores médios do tamanho do território e no número de interações agonísticas quando foram comparados entre jovens e adultos. Nosso estudo, além de corroborar com a hipótese da influência da complexidade sobre a DIF, sugere que para a espécie estudada, a complexidade do território do indivíduo é mais importante do que o tamanho do território. Vale salientar a importância de compreender quais variáveis influenciam no comportamento antipredador, uma vez que, esse comportamento pode não influenciar apenas na relação predador-presa, mas também pode gerar efeitos em cascata, influenciando toda a estrutura das comunidades e até mesmo dos ecossistemas.

Palavras-chave: Ecologia do medo; Ecologia recifal; Territorialidade; Complexidade estrutural

ABSTRACT

The indirect influence that predators exert on the prey is within a study area called the ecology of fear. This influence make behavioral changes, due to the fear of predation, in prey species. The risk of predation may be variable, since there are factors that influence the predatory behavior of the animals, especially in the escape. Territorialist species, where individuals have to deal with complex trade-offs, have been little studied within this context. We used the Flight Initiation Distance (FID, distance at which a predator gets close to the prey before it escapes) to indicate the individual's level of fear. We investigated whether the FID of the damselfish, *Stegastes fuscus*, would be influenced by the size of the territory, structural complexity of the environment, life stage and number of agonistic interactions. We also evaluate the influence of complexity on the number of agonistic interactions and the size of the territory of the individual. And we compared the size of the territory and the number of agonistic interactions between young and adults. Complexity negatively influenced FID, and was the only variable that obtained a significant result. Significant differences were observed in the mean values of the size of the territory and in the number of agonistic interactions when compared between young and adults. Our study, besides corroborating with the hypothesis of the influence of complexity on the FID, suggests that for the species studied, the complexity of the territory of the individual is more important than the size of the territory. It is worth to note the importance of understanding which variables influence predator behavior, since this behavior may not only influence the predator-prey relationship, but may also generate cascade effects, influencing the entire structure of communities and even ecosystems.

Key-Words: Ecology of fear; Reef fish ecology; Territoriality; Structural complexity

SUMÁRIO

RESUMO.....	iv
ABSTRACT.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
ÍNDICE DE TABELAS.....	viii
1. Introdução.....	1
2. Material e Métodos.....	3
2.1. Área de estudo.....	3
2.2. Modelo de estudo.....	4
2.3. Animal Focal.....	6
2.4. Distância Inicial de Fuga.....	7
2.5. Complexidade.....	8
2.6. Análises dos dados.....	8
3. Resultados.....	9
4. Discussão.....	11
5. Conclusão.....	14
6. Referências bibliográficas.....	15

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Representação da área de estudo. Estrela amarela indica a localização do recife da praia Boa Viagem.....	4
Figura 2: Ilustração da espécie estudada e sua variação de cores entre jovens e adultos.....	5
Figura 3: Representação de um mergulhador aplicando o método "animal focal".....	6
Figura 4: Mergulhador segurando o modelo de predador, utilizado para a distância inicial de fuga.....	7
Figura 5: Medição para estimativa de rugosidade.....	8
Figura 6: Relação entre complexidade estrutural do ambiente e distância inicial de fuga.....	10
Figura 7: Média entre jovens e adultos do número de interações agonísticas (a) e do tamanho do território (b).....	11

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1: Resultados da análise de covariância (ANCOVA).....	10
--	----

INTRODUÇÃO

Em um ambiente natural, os predadores exercem influência em espécies de presas. Essa influência pode ser direta (com a retirada daquela presa do ambiente, ou seja, quando a presa é predada) ou indireta (fazendo com que as presas passem a ter mudanças no seu comportamento e distribuição). Sendo assim, a presença de predadores acarreta em mudanças comportamentais por conta do medo nas espécies de presas (Fritzsche & Allan, 2012), como por exemplo, mudanças na vigilância, no forrageamento e na fuga. Para evitar a predação, essas mudanças comportamentais não só podem influenciar nas interações predador-presa básicas, como podem fazer com que o indivíduo passe a não desempenhar suas funções ecológicas de forma eficiente, podendo influenciar no equilíbrio ecológico daquele ambiente e afetar a estrutura de toda a comunidade e do ecossistema (Laundré et al., 2010; Fritzsche & Allan, 2012).

A influência indireta que o predador exerce sobre a presa, está dentro de uma área estudada que se denomina "ecologia do medo", que foi um termo iniciado por Brown e colaboradores (1999), mas, vale salientar que essa relação já vinha sendo estudada desde antes através de pesquisas sobre impactos indiretos da predação (Brown, 1988, 1992; Kotler, 1992; Lima & Dill, 1990; Sih, 1980).

O risco de predação pode ser variável, uma vez que, existem fatores que reduzem e aumentam as percepções de risco dos indivíduos (Laundré et al., 2010; Stankowich & Blumstein, 2005). A presença de refúgios e a letalidade dos predadores, por exemplo, são variáveis que influenciam nesse risco, logo, as características do ambiente são de extrema importância nesse contexto (Laundré et al., 2010). Sendo assim, os animais modificam os seus padrões de comportamento e alocação de tempo, de acordo com a variação da ameaça imposta pelos predadores (Laundré et al., 2010). Além disso, vale destacar que, no momento em que esses predadores exercem perigo iminente sobre a presa, a fuga é o comportamento mais comum a aparecer (Cooper & Frederick, 2007).

A intensidade de risco que os animais percebem em uma circunstância particular (i.e., seu grau de medo) é um fator difícil de estudar (Stankowich & Blumstein, 2005). Contudo, os ecólogos desenvolveram métricas para estudar a fuga em um contexto predador-presa, as quais podemos chamar de "métricas de escape". Uma das mais

utilizadas, eficientes e fáceis de medir é a distância inicial de fuga (DIF), distância na qual um predador chega próximo à presa antes dela fugir (Blumstein, 2003), que pode ser influenciada por muitas variáveis, como por exemplo, a letalidade do predador, ângulo de aproximação, tamanho da presa e a complexidade estrutural do ambiente (Blumstein et al., 2003; Cooper et al., 2002; Nunes et al., 2015). A DIF gerou uma densa literatura com o objetivo principal de avaliar as hipóteses sobre a teoria de escape ótimo (Ydenberg & Dill, 1986; Laundré et al., 2010; Fritzsche & Allan, 2012; Stankowich & Blumstein, 2005).

A teoria de escape ótimo prevê que uma presa deve começar a fugir do seu predador que está se aproximando quando ele atingir um ponto em que o risco de predação é igual ao custo de fuga (Ydenberg & Dill, 1986), ou seja, procura explicar a variação na distância inicial de fuga, aumentando quando os predadores representam uma ameaça, e diminuindo quando os custos da fuga aumentam (Cooper et al., 2002). Desta forma, a premissa dessa teoria é que a presa não deve sempre iniciar a fuga logo após a detecção do predador, e a distância inicial de fuga é baseada na compensação entre o risco de predação e os benefícios de qualquer atividade que possa aumentar a aptidão caso a presa não fuja (Cooper & Frederick, 2007; Cooper, 2009).

Muitos pesquisadores aplicam essas métricas em estudos que visam entender os efeitos e intensidade da pesca através do monitoramento de áreas pesqueiras e protegidas (Benevides et al., 2016; Coté et al., 2014; Bergseth et al., 2016; Feary et al., 2011; Gotanda et al., 2009; Januchowski-Hartley et al., 2011, 2012, 2015; Nunes et al., 2016; Tran et al., 2016). Além disso, esses estudos são também utilizados para avaliar o comportamento antipredador de espécies de peixes, e investigar quais variáveis podem influenciar nesse comportamento. Contudo, as respostas antipredação foram pouco estudadas em animais territoriais, onde os indivíduos devem, simultaneamente, lidar com trade-offs complexos entre a atividade de forrageamento, o risco de ser predado e a defesa do território (Blanchet et al., 2007).

A territorialidade pode ser considerada um comportamento de defender uma área específica contra possíveis predadores e competidores (Maher & Lott., 1995). O recurso presente nessa área pode ser alimento, abrigo, parceiro sexual, locais de criação ou prole, os quais seu dono use ou defenda (Reebs, 2008). O indivíduo defenderá seu território contra animais da mesma espécie ou até de outras espécies, que tentem adentrar em seu território, isso se dá o nome de comportamento agonístico (Gerking, 1994).

O principal foco desse estudo foi investigar como uma espécie que é territorialista responde à aproximação de predadores. Especificamente, analisamos como o tamanho do território do indivíduo influenciaria na DIF. Esperamos que essas variáveis apresentem correlação positiva, com a DIF aumentando com o tamanho do território. Essa relação poderia estar relacionada à maior distância do refúgio central que a presa estaria, por patrulhar um território maior, aumentando assim o risco de ser predado. Investigamos a influência do número de interações agonísticas, fase de vida e complexidade estrutural na DIF, e avaliamos se a complexidade estrutural do ambiente influencia no número de interações agonísticas e no tamanho do território do indivíduo. Além disso, comparamos o tamanho médio dos territórios e o número de interações agonísticas entre jovens e adultos.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado no ambiente recifal da praia da Boa Viagem (12°55'54.36"S/ 38°30'55.84"O), localizada na Baía de Todos os Santos, Salvador-BA (Figura 1). Os dados foram coletados entre Outubro e Dezembro de 2017, em pontos distribuídos ao longo dos recifes, com uma distância mínima de 4 metros entre os indivíduos focais, a uma profundidade máxima de 2 metros na baixa-mar. É uma área protegida da energia de ondas, águas claras, rasas e de fácil acesso. Esse recife é caracterizado como recife em franja, contando com a presença de uma grande quantidade de espécies de peixes, e destacam-se também a presença de alga filamentosa, esponjas, alga calcária, ouriços e corais (Cruz, 2008), possuindo assim uma grande quantidade de buracos, fendas e ramificações, que podem servir como abrigo para os peixes.

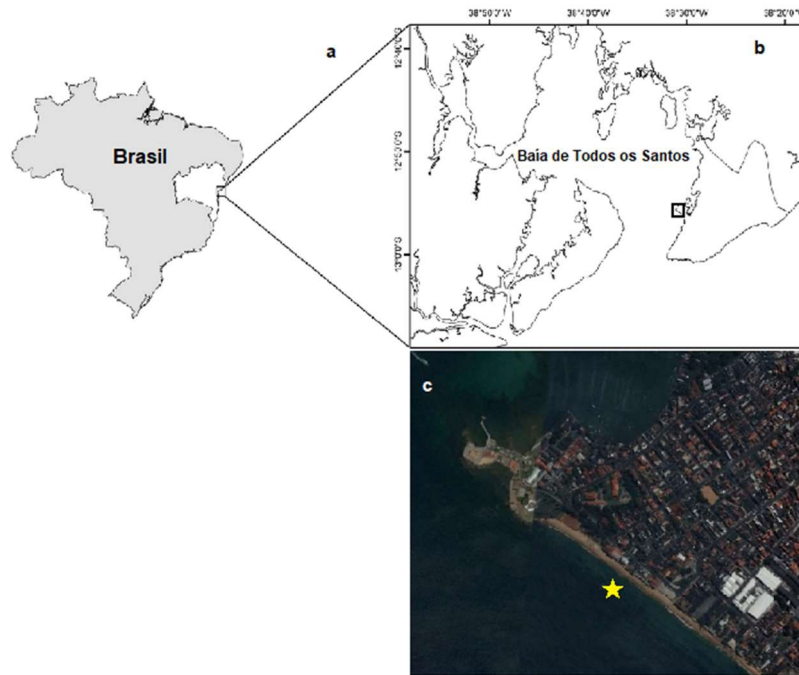


Figura 1. Mapa da área de estudo mostrando a localização da praia da Boa Viagem dentro da Baía de Todos os Santos (b) e localização do recife na praia da Boa Viagem (c). Imagem: Adaptado de Nunes et al., 2017

MODELO DE ESTUDO

A família da qual a espécie que foi escolhida como modelo de estudo pertence é a Pomacentridae, a qual possui elevada importância ecológica para os ambientes recifais, uma vez que possuem uma grande distribuição e são abundantes nas comunidades onde ocorrem (Aued, 2012), além de possuírem as espécies territorialistas mais conspícuas dos recifes (Pacheco, 2008). Dentro dessa família, a espécie *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) (Figura 2), o modelo de estudo aqui utilizado, conhecido como peixe-donzela ou maria preta, é bastante representativo, sendo endêmico do Atlântico Sul Ocidental, estando presente na costa brasileira do Maranhão a Santa Catarina (Sampaio & Nottingham, 2008), encontrada em lugares rasos (< 8 m), em recifes rochosos ou biogênicos, apresentando variação de cores em suas diferentes fases de vida, com jovens apresentando coloração azulada e adultos coloração marrom (Figura 2) (Hostim-Silva et al., 2005). É uma espécie herbívora que apresenta hábitos diurnos e é extremamente territorialista, patrulhando sua área com vigor e expulsando intrusos que entrem em seu território (Sampaio & Nottingham, 2008; Silva et al., 2005; Júnior et al., 2010). Não alcançam grande tamanho, possuindo no máximo 15 cm de comprimento, e com isso forrageiam dentro de áreas relativamente restritas (Ferreira et

al., 1998), contudo, esse território fornece espaço para a construção de seus ninhos, abrigo contra espécies predadoras e alimento.

O peixe-donzela é considerado "espécie-chave" dentro das comunidades recifais, uma vez que influenciam na estruturação da diversidade e na alteração da biomassa de algas, na zonação de corais, além de estruturar a comunidade bentônica dentro do seu território devido a suas atividades de alimentação e seu comportamento (Ferreira et al., 1998; Ceccarelli, 2001; Ceccarelli et al., 2007). Por isso, muitos trabalhos já foram desenvolvidos com o intuito de estudar sua taxa de forrageamento e interações agonísticas (Manegatti et al, 2003; Rosado, 2008), a distribuição e abundância (Vares, 2015), o comportamento territorial (Aued, 2012), a alimentação (Canan et al., 2011), tipo e preferência de habitat (Mattos, 2016; Medeiros et al., 2016; Osório et al., 2006).



Figura 2. Ilustração da espécie estudada e sua variação de cores entre adultos (a) e jovens (b). Imagem: (Sampaio & Nottingham, 2008)

ANIMAL FOCAL

O número de interações agonísticas e o tamanho do território foram obtidos através do método "animal focal" (Figura 3). Neste método, os comportamentos de um animal são observados e registrados interuptamente por um período de tempo especificado, quando esse período acaba, o observador se desloca para outro animal e repete o processo (Manegatti et al, 2003 apud Lehner, 1979). Consideramos os indivíduos com até 7 cm como jovens, e maiores que 7 cm como adultos. As interações agonísticas foram registradas todas as vezes que um indivíduo focal interagiu agressivamente com a mesma ou qualquer outra espécie de peixe, durante o período de 5 minutos. Já o tamanho do território foi estimado durante esse mesmo período, onde foram observados pontos extremos da área defendida pelo indivíduo amostrado (ou seja, os locais mais extremos em que o indivíduo interagiu com outro de uma forma agressiva). Os três maiores comprimentos entre os pontos eram medidos, e a partir da média destes foi possível calcular a área circular do território ($A = \pi r^2$) (Aued, 2012).

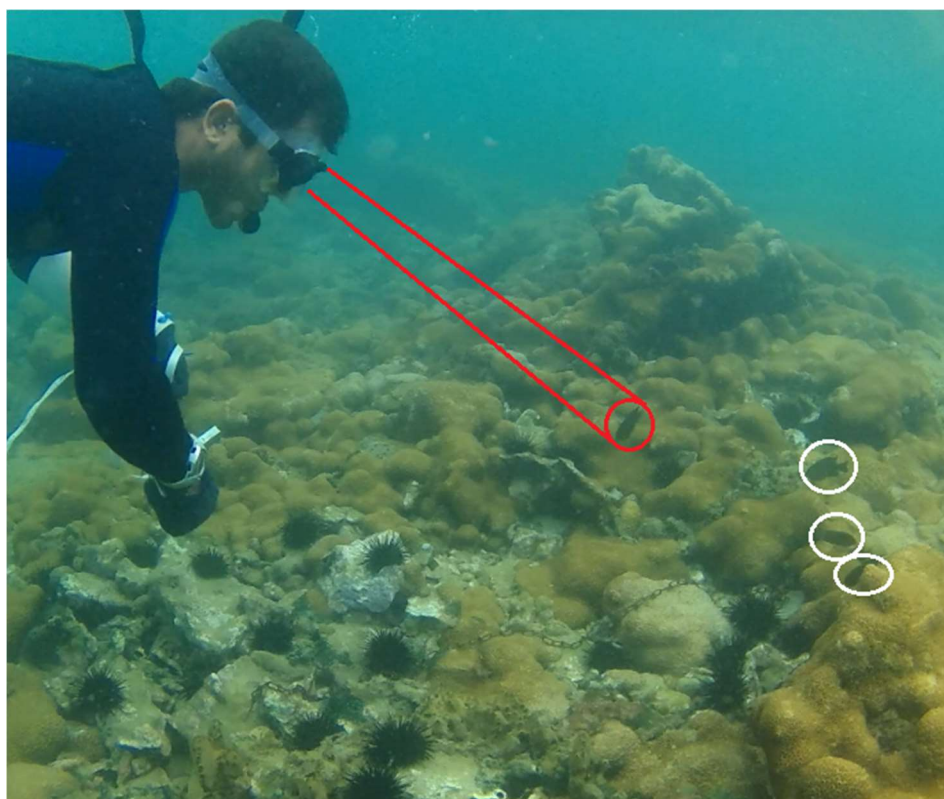


Figura 3. Aplicação do método do Animal Focal por um mergulhador. O círculo vermelho destaca o animal focal e os círculos brancos destacam indivíduos da mesma espécie que não eram o foco dessa amostragem específica.

DISTÂNCIA INICIAL DE FUGA

Cinco minutos após a estimativa do tamanho do território, a distância inicial de fuga dos peixes foi estimada pelo mesmo mergulhador, o qual segurava uma haste que possuía uma réplica de uma Garoupa de 35 cm representando um predador na ponta (Figura 4). Essa haste então era deslocada rapidamente em direção a um indivíduo em foco, para simular um ataque de predador. No momento em que o peixe começava a fugir, a haste era colocada no substrato e a distância entre o final do modelo de predador e o local em que o peixe começou a fugir (DIF) era medida com uma fita métrica. Vale ressaltar que a fuga só foi considerada quando o indivíduo aumentou sua velocidade de natação para maior que a velocidade de aproximação do modelo de predador (Januchowski-Hartley et al., 2011, 2012).



Figura 4. Mergulhador utilizando o modelo de predador para posteriormente medição da distância inicial de fuga.

COMPLEXIDADE

A rugosidade, que é uma das formas de medir complexidade, foi estimada utilizando o método da corrente proposto por Luckhurst & Luckhurst, (1978), onde uma corrente foi colocada sobre o substrato de forma que acompanhasse o mais próximo possível todos os contornos e fendas (Figura 5), resultando assim em uma medida superficial real em relação à distância linear (Luckhurst & Luckhurst, 1978). O índice de Rugosidade (IR) foi calculado através da fórmula $IR = \text{linear}/\text{superfície}$, de forma que, "linear" significa quando a corrente foi esticada (1m) e "superfície" é a distância entre o início e o final da corrente quando ela está ajustada aos contornos e fendas. Foram realizadas três medições de rugosidade dentro de cada território dos peixes escolhidos (i.e. total de 270 medições), e posteriormente tirado a média desses três valores, representando o valor que foi usado com o índice de rugosidade.

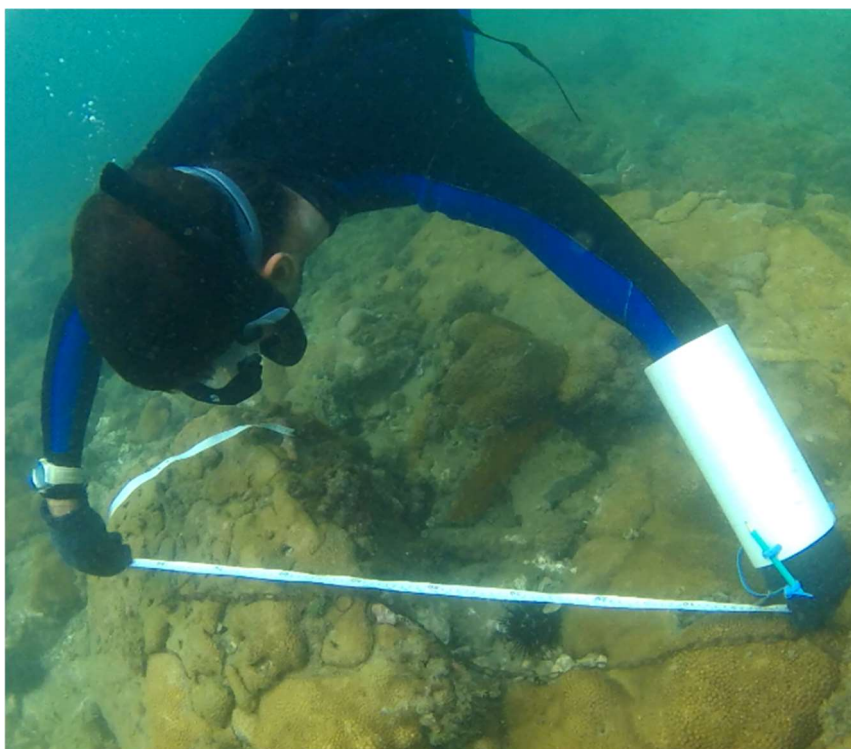


Figura 5. Mergulhador utilizando fita métrica e corrente para medição da rugosidade.

ANÁLISES DOS DADOS

Dentre as variáveis que influenciam na distância inicial de fuga, foi padronizado a letalidade do predador (utilizando um único modelo de predador), ângulo de

aproximação (sempre com mesmo padrão de aproximação e deslocamento da haste com o modelo de predador), tamanho do grupo (amostragem feita com único indivíduo focal) e profundidade (baixamar de sizígia). Como co-variáveis que não estão sendo padronizadas e podem influenciar também na DIF temos a complexidade estrutural do ambiente, fase de vida e o número de interações agonísticas. Desta forma, utilizamos a análise de covariância (ANCOVA) para investigar a influência do tamanho do território, das co-variáveis contínuas (complexidade e número de interações agonísticas) e da co-variável categórica (fase de vida) sobre a DIF. A análise de regressão linear simples foi utilizada para investigar a influência da complexidade no tamanho do território e no número de interações agonísticas. E foi utilizado o teste-T para investigar se houve diferença no número de interações agonísticas e tamanho do território entre jovens e adultos. A normalidade e homogeneidade foram investigadas através de gráficos Q-Q plots e teste Levene. Todos os testes foram realizados utilizando o programa STATISTICA (StatSoft®), e todas as análises de dados foram feitas considerando um alfa de 0,05.

RESULTADOS

Foram observados um total de 90 animais focais, e conseqüentemente foram estimadas a DIF de 90 indivíduos. O tamanho médio do território, levando em consideração todos os indivíduos foi de $1,71 \pm 0,83 \text{ m}^2$, com o menor território possuindo área de $0,25 \text{ m}^2$ e o maior com $5,23 \text{ m}^2$. O tamanho corporal amostrado variou de 4 cm a 14 cm, com média de 8,7 cm. Já a média encontrada do índice de rugosidade de todos os territórios foi $1,23 \pm 0,1$. A distância inicial de fuga média foi $35,5 \pm 13,03 \text{ cm}$, e o número de interações médio de todos os indivíduos foi de $3,2 \pm 3,1$.

A complexidade foi a única variável que obteve uma relação significativa sobre a distância inicial de fuga ($p < 0,05$, Tabela 1), de forma que, quando a complexidade aumentou, a DIF diminuiu (Figura 6). A análise de covariância (ANCOVA) mostrou que o tamanho do território, o número de interações e a fase de vida, não influenciaram na distância inicial de fuga (Tabela 1). Da mesma forma, a regressão linear simples evidenciou que a complexidade não foi um fator importante para o tamanho do território ($F=0,46$; $p=0,50$; $R^2=0,0052$) e para o número de interações agonísticas dos indivíduos ($F=1,30$; $p=0,26$; $R^2=0,01$).

Tabela 1. Resultados da análise de covariância (ANCOVA) que testou a influência da complexidade (estimada pelo índice de rugosidade), tamanho do território, número de interações e fase de vida, na distância inicial de fuga. SQ = soma dos quadrados, GL = grau de liberdade, QM = quadrados médios. * Diferença significativa.

	SQ	GL	QM	F	p
Intercepto	2735,89	1	2735,895	16,29524	0,000118
Complexidade	747,97	1	747,965	4,45495	0,037738*
Tamanho do território	0,27	1	0,265	0,00158	0,968384
Número de interações	1,92	1	1,917	0,01142	0,915162
Fase de vida	35,16	1	35,163	0,20944	0,648378
Erro	14271,1	85	167,895	-	-

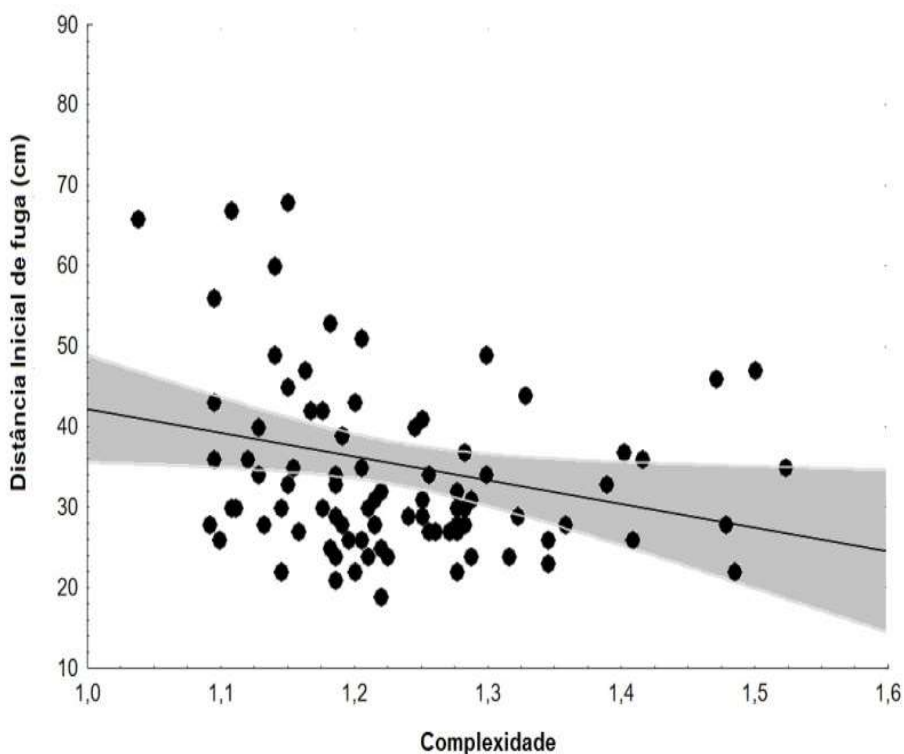


Figura 6. Relação entre a complexidade estrutural do ambiente e a distância inicial de fuga (cm). Linha preta representa modelo de melhor ajuste e contorno cinza, intervalo de confiança (95%).

O teste-t mostrou que houve diferença significativa no número de interações agonísticas ($t=2,47$; $F=3,78$; $p=0,016$) e no tamanho do território ($t=3,32$; $F=1,36$; $p=0,0013$) quando essas variáveis foram comparadas entre jovens e adultos. Os adultos interagiram mais vezes com outros indivíduos do que os jovens (média de $3,7 \pm 3,5$ para

adultos e $2,0 \pm 1,8$ para jovens) (Figura 7a), e possuíam territórios maiores do que os jovens (média de $1,9 \pm 0,7$ m² para adultos e $1,3 \pm 0,9$ m² para jovens) (Figura 7b).

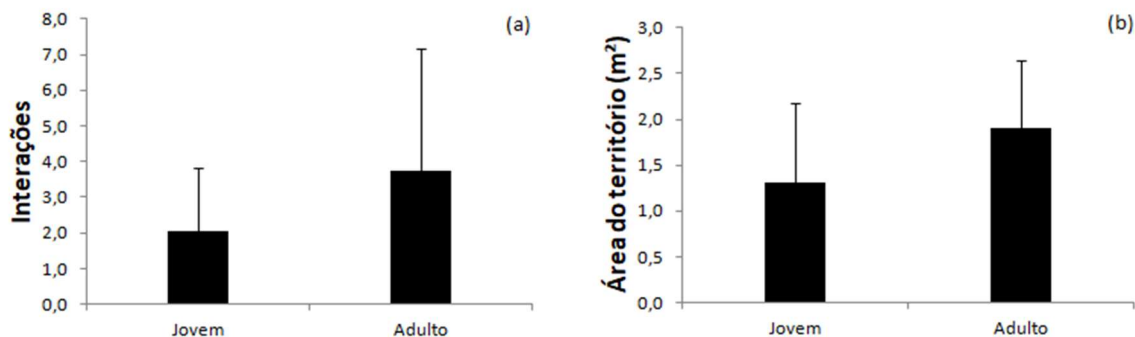


Figura 7. Número médio de interações agonísticas (a) e área média do território (b) entre jovens e adultos. As linhas superiores indicam o desvio padrão.

DISCUSSÃO

A influência do tamanho do território sobre a DIF não foi corroborada no presente estudo. Iguchi & Hino (1996) mostraram que peixes que tinham grandes territórios dependiam de uma área central, onde provavelmente se encontraria abrigos e alimento. Nós hipotetizamos que, presas patrulhando territórios maiores, estariam mais longe desses refúgios centrais, podendo gerar um risco de predação maior e sua distância inicial de fuga maior com o aumento do território. Essa influência pode não ter existido por conta da quantidade de abrigos presente no ambiente, e com isso, o indivíduo não dependeria apenas desse abrigo central para que pudesse fugir.

O presente estudo mostrou que a distância inicial de fuga esteve negativamente associada com a complexidade estrutural do ambiente. De forma que, quanto maior foi a complexidade, menor foi a DIF. Esse resultado está de acordo com outros estudos realizados os quais envolveram essas variáveis, onde mostraram que essa relação provavelmente ocorre porque ambientes que tenham uma maior complexidade, proporcionam uma maior quantidade de abrigos, resultando na maior probabilidade das presas escaparem do que em ambientes que sejam mais homogêneos (Nunes et al., 2015; Januchowski-Hartley et al, 2015; Benevides et al., 2016). Logo, esses indivíduos irão ajustar sua DIF de acordo com a teoria do escape ótimo, a qual prevê que a distância entre presas e predadores diminui com a diminuição do risco de predação (Cooper & Frederick, 2007).

Estudos anteriores mostraram que a complexidade está positivamente correlacionada com a riqueza e diversidade de espécies de peixes, justamente por proporcionar uma maior diversidade de abrigos (Luckhurst & Luckhurst., 1978; Graham & Nash., 2012), além disso, a complexidade resulta em área maior disponível para a ocupação por algas e invertebrados (Luckhurst & Luckhurst., 1978). Ou seja, o aumento da complexidade não só fornece uma maior quantidade de abrigos, como também pode aumentar a disponibilidade de alimento (Ceccarelli, 2001).

Jonhsson et al. (2000) estudaram a valorização do território, que pode ser um fator importante quando tratamos de espécies territorialistas, e outra possível explicação para essa relação negativa entre complexidade e a DIF. Um território de maior qualidade (i.e., mais abrigos e alimentos) pode ter um maior valor para o peixe, uma vez que, existe a possibilidade de possuir um maior conhecimento ou disponibilidade de abrigos e alimentos (Jonhsson et al., 2000). Desta forma, os animais parecem investir mais recursos na defesa desse habitat e relutam para deixar esse ambiente, diminuindo sua DIF com o aumento da complexidade do ambiente.

O tamanho corporal dos indivíduos é outra variável que pode influenciar na distância inicial de fuga, o qual gerou trabalhos discutindo de que forma isso acontece, e alguns obtiveram resultados distintos, como por exemplo em Gotanda et al., (2009) e Feary et al., (2011), tornando essa relação conflitiosa. No nosso trabalho, a influência da fase de vida sobre a DIF não existiu. Esperávamos uma relação positiva entre essas variáveis, uma vez que vários estudos mostraram o aumento da DIF com o aumento do tamanho corporal, com diversas possíveis explicações como: grau de aprendizagem (Januchowski-Hartley et al., 2015), seleção de animais maiores por predadores (Gill & Hart, 1994), acuidade visual dos indivíduos (McGill & Mittelbach, 2006), pressão da pesca (Nunes et al., 2016) e valor reprodutivo (Gotanda et al., 2009). Existe a possibilidade dessa relação não ter sido observada por conta que, poucos indivíduos menores que 6 cm e maiores que 12 cm foram amostrados, pela dificuldade de amostrar peixes muito pequenos, e na nossa área de estudo, indivíduos muito grandes não foram encontrados.

A relação entre o número de interações agonísticas e a DIF não foi significativa. Nós hipotetizamos que com o aumento do número de interações agonísticas do indivíduo, haveria um maior gasto de energia e com isso a presa só fugiria quando realmente fosse necessário, diminuindo assim sua distância inicial de fuga. Uma vez que, a defesa territorial é custosa para os animais, existindo um aumento do risco de predação, diminuição do tempo de forrageamento e aumento das demandas

energéticas (Cleveland, 1999). Desta forma, era esperado uma influência do número de interações agonísticas na DIF, já que defender o território força o indivíduo a gastar mais energia. Com isso, podemos supor que a espécie estudada, lida bem com o gasto de energia, podendo interagir agressivamente com outras espécies, que a sua acuidade de percepção não vai mudar.

A complexidade pode influenciar negativamente no tamanho do território do indivíduo e no número de interações agonísticas (Reebs, 2008; Basquill & Grant, 1998). Nesse trabalho, obtivemos relações negativas, mas não foram significativas. Esse resultado pode estar ligado ao fato de que a espécie estudada é muito ativa, se movimenta bastante e não fica muito tempo parada em um só local. Dessa forma, o indivíduo estaria cobrindo o território de uma forma eficiente e não estaria sendo limitada visualmente pelo ambiente.

O tamanho médio dos territórios de todos os indivíduos amostrados foi maior do que os encontrados por Aued (2012) em Natal-RN e Porto Seguro-BA (1,37 m² e 0,75 m², respectivamente), Mattos (2016) em Porto de Galinhas-PE (1,45 m²). Entretanto, nossos territórios foram menores comparados com os já estudados por Osório et al. (2006) na Paraíba (1,99 m²). Nosso estudo mostrou que os territórios dos adultos eram maiores que dos jovens. Aued (2012) também encontrou peixes maiores com os maiores territórios para três localidades (Natal, Arraial e Bombinhas), provavelmente porque, peixes que possuem tamanho maior, geralmente conseguem defender territórios maiores do que os peixes com menor tamanho. Vale destacar que, dos estudos citados que mediram o tamanho do território da espécie *Stegastes fuscus*, nenhum mediu a complexidade do território.

O estudo de Mattos (2016) encontrou uma correlação baixa e negativa entre interações e tamanho corporal. Em contrapartida, nosso estudo apresentou diferença significativa do número de interações agonísticas entre os jovens ($2,0 \pm 1,8$) e os adultos ($3,7 \pm 3,5$). Essa diferença significativa também foi notada no estudo de Manegatti e colaboradores (2003), onde as interações dos jovens foram muito menores do que nos adultos. Esses resultados podem ser explicados com base em que os indivíduos adultos, por serem maiores e mais dominantes (ou seja, possuem chances maiores de vencerem confrontos), defendem assim os seus territórios com mais intensidade (Manegatti et al., 2003). Já os mais jovens são encontrados na periferia dos territórios dos adultos, e gastam mais tempo se escondendo de predadores do que lutando contra outros indivíduos (Manegatti et al., 2003).

O estudo do comportamento antipredador dos peixes, principalmente das espécies herbívoras, deve ser dada alguma importância. Quando a presença de predadores gera mudanças comportamentais nessas espécies, isso pode fazer, por exemplo, com que essas passem a não controlar a comunidade de algas, podendo reduzir a cobertura de corais (Ceccarelli et al., 2001). Desta forma, a cobertura elevada de algas parece inibir o recrutamento de corais e na ausência de crescimento de corais ativos, a estrutura do recife é corroída (Ceccarelli et al., 2001), tendo assim um efeito em cascata e afetando toda a comunidade e o ecossistema.

CONCLUSÃO

Nosso estudo sugere que, para a espécie estudada e se tratando de comportamento antipredador, a complexidade do território do indivíduo é mais importante do que o tamanho do território. Além disso, fornece mais evidências de que a complexidade estrutural do ambiente influencia na percepção de risco à predação. E mostra que indivíduos de grande tamanho corporal possuem territórios maiores e apresentam um número maior de interações agonísticas do que os jovens.

É importante conhecer quais variáveis influenciam no comportamento antipredador de espécies de peixes, principalmente aquelas que são consideradas espécie-chave no ambiente recifal, como no caso da espécie territorialista *Stegastes fuscus*, onde a influência indireta da predação pode acarretar em mudanças comportamentais e as consequências disso pode alterar todo funcionamento ecossistêmico.

REFERÊNCIAS

AUED, A. W., 2012. Comportamento territorial e alimentar do peixe-donzela comum, *Stegastes fuscus* (Pisces: Pomacentridae) ao longo da costa brasileira. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC).

BASQUILL, S. P.; GRANT, J. W. A., 1998. An increase in habitat complexity reduces aggression and monopolization of food by zebra fish (*Danio rerio*). Canadian Journal of Zoology. Vol. 76, p.770-772.

BENEVIDES, L. J.; NUNES, J. A. C. C.; COSTA, T. L. A.; SAMPAIO, C. L. S., 2016. Flight response of the barber surgeonfish, *Acanthurus bahianus* Castelnau, 1855 (Teleostei: Acanthuridae), to spearfisher presence. Neotropical Ichthyology, 14(1), e150010.

BERGSETH, B. J.; WILLIAMSON, D. H.; FRISCH, A. J.; RUSS, G. R., 2016. Protected areas preserve natural behaviour of a targeted fish species on coral reefs. Biological Conservation 198, p. 202–209.

BLANCHET, S.; BERNATCHEZ, L.; DODSON, J. J., 2007. Behavioural and Growth Responses of a Territorial Fish (Atlantic Salmon, *Salmo salar*, L.) to Multiple Predatory Cues. International journal of behavioural biology, Ethology 113, p.1061–1072.

BLUMSTEIN, D. T., 2003. Flight-Initiation distance in birds is dependent on intruder starting distance. Journal of Wildlife Management 67(4), p.852-857.

BLUMSTEIN, D. T.; ANTHONY, L. L.; HARCOURT, R. G; ROSS, G., 2003. Testing a key assumption of wildlife buffer zones: is flight initiation distance a species-specific trait? Biological Conservation, 110, p.97–100.

BROWN, J. S., 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. Behavioral Ecology and Sociobiology, 22, p. 37-47.

BROWN, J. S., 1992. Patch use under predation risk: I. Models and predictions. *Annales Zoologici Fennici*, 29, p. 301-309.

BROWN, J. S.; LAUNDRE, J. W.; GURUNG, M., 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, 80, p. 385-399.

CANAN, B.; PESSOA, E. K. R.; VOLPATO, G. L.; ARAÚJO, A.; CHELLAPPA, S., 2011. feeding and reproductive dynamics of the damselfish, *Stegastes fuscus* in the coastal reefs of northeastern Brazil. *Animal Biology Journal*, Volume 2, Number 3, p.113-126.

CECCARELLI, D.; JONES, G. P., 2001. Territorial Damselfish as determinants of the structure of benthic communities on coral reef. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 39,p. 355-389.

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

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

COOPER, W. E. JR; MELLADO, V. P; BAIRD, T; BAIRD, T. A; CALDWELL, J. P; VITT, L. J., 2002. Effects of risk, cost, and their interaction on optimal escape by nonrefuging Bonaire whiptail lizards, *Cnemidophorus murinus*. *Behavioral Ecology* Vol. 14 No. 2, p. 288–293.

COOPER, W. E. JR; FREDERICK, W. G., 2007. Optimal flight initiation distance. *Journal of Theoretical Biology* 244, p.59–67.

COOPER, W. E. JR., 2009. Flight initiation distance decreases during social activity in lizards (*Sceloporus virgatus*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 63, p.1765–1771.

COTÉ, I. M.; DARLING, E. S.; CRUZ, L. M.; SMITH, N. S.; GREEN, S. J.; QUICK, J. C.; LAYMAN, C., 2014. What Doesn't Kill You Makes You Wary? Effect of Repeated Culling on the Behaviour of an Invasive Predator PLoS ONE 9(4): e94248.

CRUZ, I. C. S., 2008. Recifes de Corais da Baía de Todos os Santos, Caracterização, Avaliação e Identificação de Áreas Prioritárias para Conservação. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento). Universidade Federal da Bahia (UFBA).

FEARY, D. A.; CINNER, J. E.; GRAHAM, N. A. J.; JANUCHOWSKI-HARTLEY, F. A., 2011. Effects of Customary Marine Closures on Fish Behavior, Spear-Fishing Success, and Underwater Visual Surveys. *Conservation Biology*, Volume 25, No. 2, p.341–349.

FERREIRA, C. E. L.; GONÇALVES, J. E. A.; COUTINHO, R.; PERET, A. C., 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, p. 241–264.

FRITZSCHE, A; ALLAN, B. F., 2012. The Ecology of Fear: Host Foraging Behavior Varies with the Spatio-temporal Abundance of a Dominant Ectoparasite. *International Association for Ecology and Health-EcoHealth*, p.70–74.

GERKING, S., 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press, San Diego, 416 p.

GILL, A. B.; P. J. B. HART., 1994. Feeding behaviour and prey choice of the three-spined stickleback: the interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness. *Animal Behaviour*, 47, p.921-932.

GOTANDA, K. M.; TURGEON, K.; KRAMER, D. L., 2009. Body size and reserve protection affect flight initiation distance in parrotfishes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, p.1563-1572.

GRAHAM, N. A. J.; NASH, K. L., 2012. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 32: p.315-326.

HOSTIM-SILVA, M.; ANDRADE, A. B.; MACHADO, L. F.; GERHARDINGER, L. C.; DAROS, F. A.; BARREIROS, J. P.; GODOY, E. A. S., 2005. Peixes do Costão Rochoso de Santa Catarina. 133 p.

IGUCHI, K. J.; HINO, T., 1996. Effect of competitor abundance on feeding territoriality in a grazing fish, the ayu *Plecoglossus altivelis*. *Ecological Research*, 11, p.165-173.

JANUCHOWSKI-HARTLEY, F. A.; GRAHAM, N. A. J.; FEARY, D. A.; MOROVE, T.; CINNER, J. E., 2011. Fear of Fishers: Human Predation Explains Behavioral Changes in Coral Reef Fishes. PLoS ONE 6(8): e22761.

JANUCHOWSKI-HARTLEY, F. A.; NASH, K. L.; LAWTON, R. J., 2012. Influence of spear guns, dive gear and observers on estimating fish flight initiation distance on coral reefs. Marine Ecology Progress Series, Vol. 469: p.113–119.

JANUCHOWSKI-HARTLEY, F. A.; GRAHAM, N. A. J.; CINNER, J. E.; RUSS, G. R., 2015. Local fishing influences coral reef fish behavior inside protected áreas of the Indo-Pacific. Biological Conservation, 182, p.8-12.

JÚNIOR, J. G.; MENDES, L. F.; SAMPAIO, C. L. S.; LINS, J. E., 2010. Biodiversidade marinha da Bacia Potiguar : ictiofauna. Rio de Janeiro : Museu Nacional. 195 p.

JONHSSON, J. I.; CARLSSON, M.; SUNDSTROM, L. F., 2000. Habitat preference increases territorial defence in Brown trout (*Salmo trutta*). Behavioral Ecology and Sociobiology 48, p. 373–377.

KOTLER, B. P., 1992. Behavioral resource depression and decaying perceived predation in two species of coexisting gerbils. Behavioral Ecology and Socio-biology, 30, p. 239-244.

LAUNDRÉ, J. W.; HERNÁNDEZ, L; RIPPLE, W. J., 2010. The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid. The Open Ecology Journal, p. 1-7.

LIMA, S. L.; DILL, L. M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology, 68, p. 619- 640.

LUCKHURST, B. E.; LUCKRUST, K., 1978. Analysis of the Influence of Substrate Variables on Coral Reef Fish Communities. Marine Biology 49, p.317-323.

MCGILL, B. J.; G. C. MITTELBACH. 2006. An allometric vision and motion model to predict prey encounter rates. Evolutionary Ecology Research, 8, p. 691-701.

MAHER, C. R.; LOTT, D. F., 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing system. The Association for the Study of Animal Behaviour, *Animal Behaviour*. 49, p.1581- 1597.

MANEGATTI, J. V.; VESCOVI, D. L.; FLOETER, S. R., 2003. Interações agonísticas e forrageamento do peixe-donzela, *Stegastes fuscus* (Peciformes: Pomacentridae). *Natureza on line* 1(2), p. 45-50.

MATTOS, F. M. G., 2016. Uso de habitat e padrões comportamentais do peixe *Stegastes fuscus* nos recifes costeiros de Porto de Galinhas (PE). Dissertação (Mestrado em Ciências). Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

MEDEIROS, P. R.; MOREIRA, A. L. P.; MEDEIROS, A. M. A., 2016. Local variations in microhabitat use by *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) (Teleostei: Pomacentridae) in a tropical reef of Brazil. *Brazilian Journal of Biological Sciences*, v. 3, no. 6, p.375-384.

NUNES, J. A. C. C.; SAMPAIO, C. L. S., 2015. The influence of structural complexity and reef habitat types on flight initiation distance and escape behaviors in labrid fishes. *Marine Biology* 162, p.493–499.

NUNES, J. A. C. C.; LOIOLA, M.; MIRANDA, R. J.; SAMPAIO, C. L. S.; BARROS, F., 2016. Are Abrolhos no-take area sites of naïve fish? An evaluation using flight initiation distance of labrids. *Neotropical Ichthyology*, 14(4): e160133.

NUNES, J. A. C. C.; SAMPAIO, C. L. S.; BARROS, F.; LEDUC, A. O. H. C., 2017. Plastic debris collars: An underreported stressor in tropical reef fishes. *Marine Pollution Bulletin*.

OSÓRIO, R.; ROSA, I. L.; CABRAL, H., 2006. Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology*, 69, p.233–242.

PACHECO, A. C. G., 2008. Partilha de hábitat entre peixes territorialistas nos recifes de Tamandaré - PE. Dissertação (Mestrado em Oceanografia). Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

REEBS, S. G., 2008. Aggression in fishes. Université de Moncton, Canada.

ROSADO, D. B., 2008. Macroecologia alimentar de herbívoros territoriais: peixes-donzela (Perciformes: Pomacentridae). Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas). Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC).

SAMPAIO, C. L. S.; NOTTINGHAM, M. C., 2008. Guia para identificação de peixes ornamentais. Brasília: Ibama. Volume I, 205 p.

SIH, A., 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands. *Science*, 210, p. 1041-1043.

SILVA, M. H.; ANDRADE, A. B.; MACHADO, L. F.; GERHARDINGER, L. C.; DAROS, F. A.; BARREIROS, J. P.; GODOY, E. A. S., 2005. Peixes de Costão Rochoso de Santa Catarina: Arvoredo I. Edição 1, 135 p.

STANKOWICH, T; BLUMSTEIN, D. T., 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, p.2627–2634.

TRAN, D. S. C; LANGEL, K. A.; THOMAS, M. J.; BLUMSTEIN, D. T., 2016. Spearfishing-induced behavioral changes of an unharvested species inside and outside a marine protected area. *Current Zoology*, 62(1), p.39–44.

VARES, L. G., 2015. Distribuição e abundância de *Stegastes fuscus* (Pomacentridae; Actinopterygii) e sua relação com o substrato no litoral sul de Pernambuco. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Biológica). Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

YDENBERG, R. C; DILL, L. M., 1986. The Economics of Fleeing from Predators. *Advances in the Study of Behavior*, Vol 16, p.229-249.