

Juliana V Menegatti<sup>1</sup>, Diego L Vescovi<sup>1</sup> & Sérgio R Floeter<sup>1,2\*</sup>

## Interações agonísticas e forrageamento do peixe-donzela, *Stegastes fuscus* (Peciformes: Pomacentridae)

**Resumo** Os peixes-donzela do gênero *Stegastes* possuem uma evidente agressividade intra e interespecífica para com outros herbívoros dentro do seu território. Os modelos propostos para explicar o territorialismo focalizam o custo-benefício dessa defesa, p. ex. no tempo alocado em alimentação, como o principal determinante na estabilidade evolutiva desse comportamento. No presente trabalho, foram medidas as taxas de forrageamento e de “perseguição” (= *chasing behavior*) do peixe-donzela comum (*Stegastes fuscus*), para testar a hipótese de que quanto mais tempo é gasto em interações agonísticas menos tempo se gasta em alimentação. Além disso, foi testado se os peixes jovens, por terem metabolismo mais rápido, têm uma taxa de forrageamento mais alta do que os adultos, e se os adultos apresentam taxas de interação agonística mais altas do que os jovens. A correlação entre o número de investidas no substrato (taxa de forrageamento) e o número de perseguições não foi significativa ( $r = -0,122$ ). Não houve diferenças significativas entre as médias do número de investidas no substrato, ao longo das diferentes fases da vida (ANOVA  $F = 2,864$ ;  $p = 0,067$ ). A média de interações agonísticas foi significativamente menor nos jovens quando comparada a dos adultos e subadultos (ANOVA  $F = 3,629$ ;  $p = 0,034$ ; SNK jovem < subadulto = adulto). Por exercerem dominância nos seus territórios com base na agressividade e no seu tamanho, os adultos e subadultos despendem maior tempo em perseguições. Esses dados sugerem que o investimento de tempo na defesa do território do *Stegastes fuscus* não influencia a sua taxa de forrageamento, e que os custos do comportamento agonístico podem ser mínimos para essa espécie.

**Palavras chave** forrageamento, territorialismo, herbivoria, ambientes recifais, peixe-donzela.

**Abstract** Damselfishes from the genus *Stegastes* display aggressive behavior towards other herbivores inside their territories. Models developed to explain this territorial defense have focused on the cost of territorial defense, as measured by changes in time allocated to feeding, as a key determinant of the evolutionary stability of this behavior. In the present work, feeding and chasing behavior rates were measured in the common Brazilian damselfish (*Stegastes fuscus*) to test if feeding time decreases as time spent in agonistic interactions increases. Furthermore, we tested if juveniles have higher feeding rates than adults due to higher size-specific metabolic rates, and if adults have higher chasing rates than juveniles. The correlation between feeding and chasing rates were not significant ( $r = -0.122$ ). Mean number of bites on algae at different life stages were also not significantly different (ANOVA  $F = 2.864$ ;  $p = 0.067$ ). Mean chasing bouts of juveniles were significantly lower than for subadults and adults (ANOVA  $F = 3.629$ ;  $p = 0.034$ ; SNK juvenile < subadult = adult). Adults and subadults seem to spend more time in agonistic behavior due to their dominance of territories based on aggressive behavior and larger size. These data suggest that the time *S. fuscus* invests in territory defense does not affect its feeding rates, and that the cost to feeding time of agonistic behavior appears to be minimal for this species.

**Keywords** foraging, territorial behavior, herbivory, reef environments, damselfish.

1. Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000.

2. National Center for Ecological Analysis and Synthesis, 735 State Street, Suite 300, Santa Barbara, CA, 93101-5504, USA

\* Autor para correspondência.

E-mail: [floeter@nceas.ucsb.edu](mailto:floeter@nceas.ucsb.edu)

### Introdução

A família Pomacentridae (peixes-donzela) inclui cerca de 321 espécies pertencentes a 27 gêneros (Allen, 1991; Nelson, 1994). O gênero *Stegastes* contém aproximadamente 33 espécies (Allen, 1991), sendo que, destas, seis

são endêmicas da Província Brasileira (Allen, 1991; Gasparini *et al.*, 1999) e possuem as seguintes distribuições: três na costa brasileira (*Stegastes fuscus*, *S. variabilis*, *S. pictus*) e três em ilhas oceânicas (*Stegastes trinidadensis*, *S. rocasensis*, *S. sanctipauli*). O peixe-donzela comum (*Stegastes fuscus*) é amplamente distribuído na costa brasileira, possuindo hábito diurno e sendo abundante na maioria dos ambientes recifais costeiros. É geralmente encontrado em lugares rasos (< 8 m), em recifes biogênicos ou rochosos, apresentando variação de cores em suas diferentes fases de vida.

Os peixes herbívoros ocupam um papel primordial no consumo da produção primária nos recifes, contribuindo, assim, para a transferência de energia e nutrientes nesses ecossistemas (Polunin, 1988; Horn, 1989). Nas duas últimas décadas, numerosas investigações foram realizadas sobre as relações entre os peixes-donzela e seu habitat, o que gerou grande conhecimento dos seus efeitos sobre as comunidades bentônicas (p. ex. Brawley & Adey, 1977; Sammarco, 1983; Klumpp *et al.*, 1987; Ferreira *et al.*, 1998; Ceccarelli *et al.*, 2001). Aos peixes-donzela é atribuído o papel de "espécies-chave" nas comunidades recifais (Hixon & Brostoff, 1983), pois existem diferenças significativas na composição dos organismos bentônicos existentes nas áreas defendidas e nas não defendidas pelos peixes-donzela, i.e., há maior diversidade de invertebrados e algas em seus territórios, assim como maior produtividade primária (Hixon & Brostoff, 1983, 1996; Klumpp *et al.*, 1987; Ferreira *et al.*, 1998; Ceccarelli *et al.*, 2001).

Não alcançando grande tamanho como outros peixes herbívoros recifais (p. ex. Acanthuridae, Scaridae), os peixes do gênero *Stegastes* forrageiam dentro de áreas relativamente restritas (Choat, 1991; Ferreira *et al.*, 1998) e possuem uma evidente agressividade intra e interespecífica para com outros herbívoros (peixes e invertebrados) dentro do seu território (p. ex. Robertson *et al.*, 1976; observação pessoal dos autores). Ferreira *et al.* (1998) calcularam que os territórios de *S. fuscus* em Arraial do Cabo, RJ, sudeste do Brasil, têm geralmente 2,1 m<sup>2</sup>, aproximadamente o dobro da extensão dos territórios dos congêneres *S. adustus* e *S. diencaeus*, no Caribe (CEL Ferreira & SR Floeter, obs. pes.; Cheney & Côté, 2003). Os peixes-donzela apresentam reprodução demersal, ou seja, seus ovos têm propriedades aderentes e são depositados sobre o fundo recifal, sendo protegidos dentro dos territórios até a eclosão (Thresher, 1991).

#### Forrageamento e as conseqüências de ser territorial

Muitos animais defendem o seu acesso preferencial

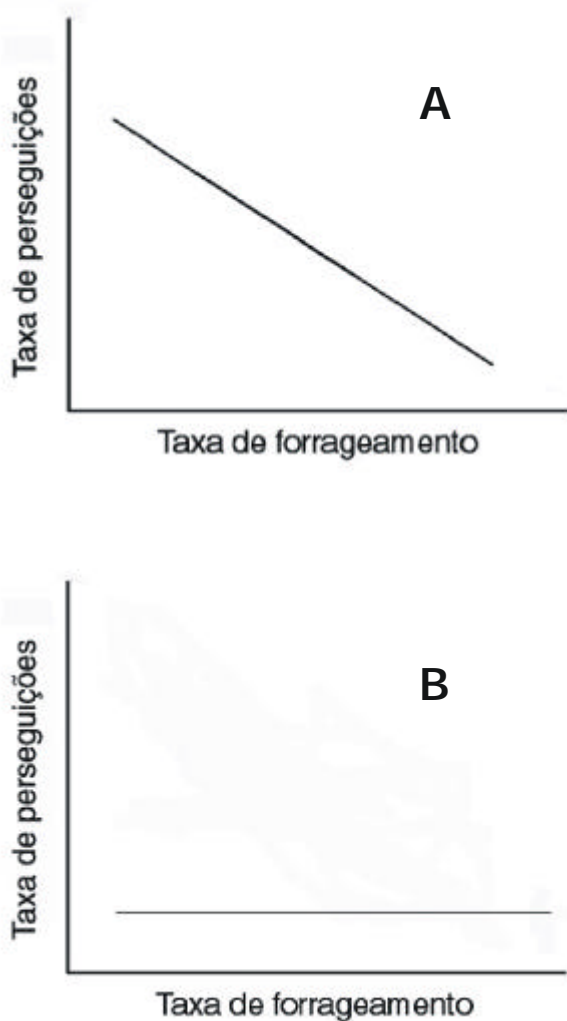
sobre recursos alimentares e/ou reprodutivos, tentando excluir outros animais, da sua espécie ou de outras, de áreas específicas (ver revisão sobre territorialidade em peixes em Grant, 1997). Dentre as famílias de peixes recifais com comportamento bem descrito, a defesa de territórios alimentares ocorre em 68% delas (Grant, 1997). De acordo com a teoria da defensabilidade econômica (Brown, 1964), um animal só vai defender um território se os benefícios excederem os custos, ou seja, se o benefício líquido da defesa exceder os benefícios de não defendê-lo. Os custos para defesa de território incluem maior risco de ferimentos em encontros agonísticos (Enquist *et al.*, 1990), menor tempo para forragear e reproduzir (Puckett & Dill, 1985) e aumento da demanda energética (Puckett & Dill, 1985; Grant, 1997; Cleveland, 1999).

O comportamento territorial é tido, principalmente, como uma adaptação à limitação de recursos (Robertson & Gaines, 1986; Carpenter, 1987). Os peixes-donzela defendem os seus ricos e produtivos "jardins de algas" de outros herbívoros (Brawley & Adey, 1977; Lassuy, 1980; Sammarco, 1983; Ferreira *et al.*, 1998; Ceccarelli *et al.*, 2001). Em contrapartida, porém, alguns peixes herbívoros formam enormes cardumes que podem superar a agressividade dos peixes-donzela e assim consumir grandes quantidades da biomassa de algas de seus territórios (Robertson *et al.*, 1976; Klumpp & Polunin, 1989).

Modelos teóricos, assim como vários estudos de campo e laboratório, sugerem que a defesa de território tem alto custo em termos de tempo para alimentação e reprodução, e risco de ferimentos para os animais (p. ex. Maynard-Smith, 1974; Puckett & Dill, 1985; Enquist *et al.*, 1990). Outros estudos, porém, mostram que os custos energéticos do comportamento agonístico podem ser mínimos (Cleveland, 1999), já que são altamente estereotipados e podem ter evoluído para reduzir tanto os custos energéticos quanto os riscos de ferimentos (Myrberg & Thresher, 1974; Ydenberg & Krebs, 1978). No presente trabalho, a taxa de forrageamento foi correlacionada à taxa de perseguição (= *chase behavior*) do peixe-donzela comum (*S. fuscus*), visando detectar a existência ou não de um *trade-off* entre o tempo de forrageamento e o de defesa de território nesta espécie; ou seja, verificar se: A) quanto mais tempo (e energia) é gasto em interações agonísticas, menos tempo eles gastam se alimentando (Figura 1A); ou B) não há diferenças entre a taxa alimentar, com relação à intensidade de interações agonísticas (Figura 1B).

#### Mudanças de comportamento nas fases de vida

É sabido que a taxa metabólica por grama de massa dos animais diminui desproporcionalmente com o aumento da



**Figura 1** Modelo proposto de *trade-off* entre o tempo de forrageamento e o de defesa de território. A) quanto mais tempo é gasto em interações agonísticas menos tempo eles gastam se alimentando; B) não há diferenças entre a taxa alimentar com relação à intensidade de interações agonísticas (= taxa de perseguição).

massa corpórea (Schmidt-Nielsen, 1984; West *et al.*, 1997). Então, se espera que entre animais de uma mesma espécie, os mais jovens possuam metabolismo mais rápido e que, por sua vez, necessitem consumir maior quantidade de alimentos proporcionalmente a sua massa. Por outro lado, os peixes-donzela adultos exercem dominância em seus territórios com base na agressividade e no seu tamanho. Provavelmente, não vale a pena um jovem ser territorial, já que ele não terá muita chance de vencer um competidor devido ao seu tamanho reduzido. No presente trabalho, foram avaliadas a taxa de forrageamento e de perseguições do peixe-donzela em suas diferentes fases de vida, testando as seguintes hipóteses: C) os peixes jovens, por terem metabolismo mais rápido, apresentam taxa de forrageamento mais alta que os adultos; D) os adultos apresentam taxas de interação

agonística mais altas que os jovens, já que eles possuem territórios, os quais defendem com base na agressividade e no tamanho.

## Métodos

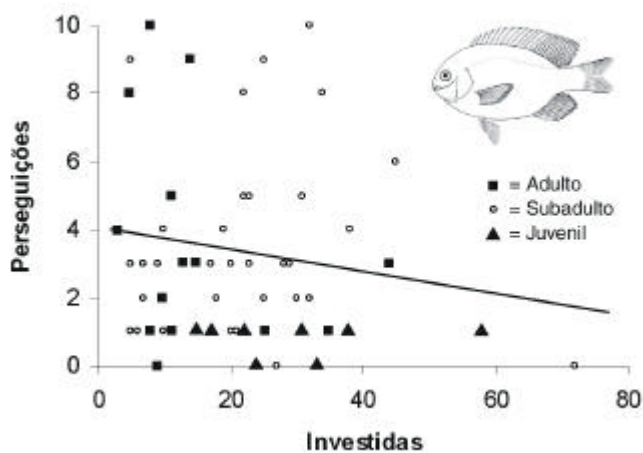
O estudo foi realizado em três localidades na costa do Espírito Santo, Brasil, a aproximadamente 20° de latitude: praia de Putiri, no litoral de Aracruz, Arquipélago das Três Ilhas e praia de Meaipe, sendo os dois últimos localizados no litoral de Guarapari. As observações foram feitas no período de abril a junho de 2003, quando o mar apresentava condições adequadas (mar calmo, boa visibilidade e maré baixa). As observações subaquáticas, realizadas através de mergulho livre (*snorkeling*), ocorreram entre as 11:00 e 12:00 h.

A atividade de forrageamento de *Stegastes fuscus*, ou seja, as investidas no substrato, foram registradas através da técnica de animal focal (Lehner, 1979). Os indivíduos foram observados durante períodos de 5 min. Durante cada período de observação, foram registrados os seguintes dados: fase de vida da espécie (jovem, subadulto e adulto); número de investidas no substrato (alimentação); e o número de perseguições (= *chases*). Para reduzir a probabilidade de amostragem viciada, um mesmo indivíduo não foi seguido por períodos consecutivos. A identificação das fases da vida do *Stegastes fuscus*, no campo, foi realizada através das diferenças de coloração: na fase jovem, cor azul-vivo, com um ocelo escuro proeminente, na fase subadulto, sem ocelo e com a cor azul-acinzentado pálido e na fase adulta, com a coloração cinza-escuro (o que deu origem ao seu nome).

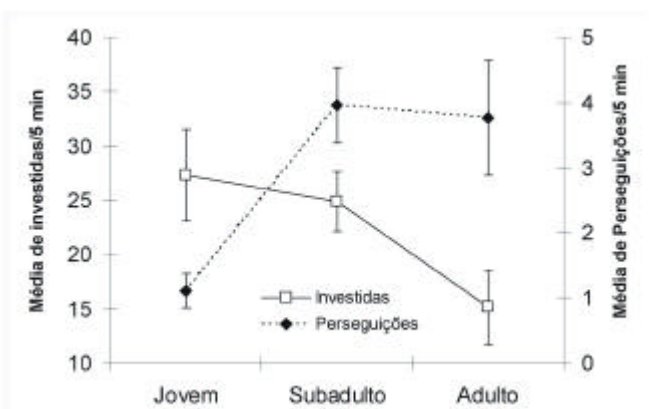
A análise de correlação (Zar, 1999) foi utilizada visando discernir entre os dois modelos relacionados aos custos do comportamento agonístico com relação à defesa de território. A taxa de forrageamento e de perseguições do peixe-donzela em suas diferentes fases de vida foram analisadas estatisticamente através da análise de variância (ANOVA) e o teste *a posteriori* de comparações múltiplas de médias de Student-Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1999).

## Resultados

A correlação entre o número de investidas no substrato por 5 min (taxa de forrageamento) e o número de perseguições por 5 min, considerando todas as fase de vida do *Stegastes fuscus* (Figura 2), não foi significativa ( $r = -0,122$ ). Correlações considerando cada fase da vida separadamente também não foram significativas para nenhuma fase. A média do número de investidas no substrato



**Figura 2** Correlação entre o número de investidas no substrato para alimentação e o número de interações agonísticas (= taxa de perseguição) por 5 min do peixe-donzela comum, *Stegastes fuscus*, nas três fases de vida, na costa do Espírito Santo, Brasil ( $r = -0,122$ ).



**Figura 3** Média e erro padrão de investidas no substrato para alimentação e interações agonísticas (= taxa de perseguição) por 5 min do peixe-donzela comum, *Stegastes fuscus*, nas três fases de vida, na costa do Espírito Santo, Brasil.

para alimentação por 5 min apresentou uma tendência de ser maior nos jovens, intermediária nos subadultos e menor nos adultos (Figura 3). Porém, essas diferenças não foram significativas (ANOVA  $F = 2,864$ ;  $p = 0,067$ ). A média de interações agonísticas (= perseguições) foi significativamente menor nos jovens quando comparada a dos adultos e subadultos (Figura 3; ANOVA  $F = 3,629$ ;  $p = 0,034$ ; SNK jovem < subadulto = adulto).

## Discussão

Os resultados do presente estudo não apóiam a hipótese de que a defesa de território tem um alto custo para os animais (p. ex. Maynard-Smith, 1974; Puckett & Dill, 1985), sugerindo que os custos energéticos do com-

portamento agonístico podem ser mínimos. Essa constatação corrobora os resultados de Cleveland (1999), que mostrou que a demanda energética, um custo do comportamento agonístico muito citado na literatura científica, parece ser mínima para duas espécies de *Stegastes* do Caribe. O comportamento agonístico nos peixes-donzela é altamente estereotipado, sugerindo que a evolução e o refinamento do comportamento territorial em peixes pode ter sido direcionado pelo custo energético e/ou custo de ferimentos (Myrberg & Thresher, 1974; Cleveland, 1999). Comportamentos altamente estereotipados podem ter evoluído para serem energeticamente eficientes (Wilson *et al.*, 1990). Por sua vez, a eficiência – um componente fundamental e potencialmente hereditário do valor adaptativo – pode ser favorecida através da seleção natural (Watson & Lighton, 1994). No presente trabalho, verificou-se a inexistência de uma correlação significativa entre a taxa alimentar e o tempo gasto nas interações agonísticas. Também não foi verificada uma diferença significativa entre as médias do número de investidas no substrato para alimentação, entre as diferentes fases da vida, apesar de uma tendência de serem menores nos adultos. Esses dados sugerem que o investimento de tempo (e energia) na defesa do território, em *Stegastes fuscus*, não influencia na sua taxa de forrageamento, estando então perfeitamente adaptado ao comportamento territorial.

Foi observado, entretanto, que a média de interações agonísticas (= perseguições) foi significativamente menor nos jovens, quando comparada a dos adultos e subadultos. Os peixes-donzela adultos, cujos territórios são mais centrais e melhores em termos de qualidade de habitat, produtividade de algas e defensabilidade contra herbívoros de outras espécies (Meadows, 2001; Cheney & Côté, 2003), exercem dominância nos mesmos com base na agressividade e no seu tamanho. Por isso, despendem maior tempo em perseguições contra outros peixes para expulsá-los do seu território. Os jovens, por outro lado, são encontrados na periferia dos territórios dos adultos e provavelmente gastam mais tempo abrigando-se contra predadores do que em comportamento agonístico, já que não têm chances razoáveis de vencerem confrontos contra os indivíduos maiores.

O presente estudo não deve ser tratado como conclusivo e estudos mais detalhados devem ser conduzidos utilizando-se uma amostragem maior e em período de tempo mais longo. Territórios de peixes-donzela que apresentam alta frequência de incursões de outros herbívoros, podem representar um maior gasto de tempo em guarda, por parte desses peixes, inclusive com alterações sobre o tempo alocado para alimentação. Por exemplo, em amostragens curtas (p. ex. 5 min) pode acontecer de o

peixe focal não estar se alimentando nem mesmo expulsando invasores, mas sim em guarda, comportamento desconsiderado no presente trabalho. Testes devem ser feitos, reduzindo-se experimentalmente as taxas de incursões de outros herbívoros nos territórios através de gaiolas (ver Ferreira *et al.*, 1998), para avaliação das interações agonísticas em baixas frequências de incursões ao longo do tempo.

---

## Agradecimentos

Agradecemos a Ann Cleveland, Aldicea Floeter, Ben Halpern, Carlos Ferreira, Diego Vázquez, Florencia Campón, Ivan Sazima e a Phil Munday pelas idéias, sugestões e revisões. Agradecemos também a nossos familiares pelo apoio logístico e financeiro. SR Floeter agradece à Universidade Estadual do Norte Fluminense (RJ) pela bolsa de doutorado concedida.

---

## Referências

- Allen GR (1991) **Damselfishes of the world**. Mergus: Melle.
- Brawley SH & Adey WH (1977) Territorial behavior of treespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. **Environmental Biology of Fishes** 2: 45–51.
- Brown JL (1964) The evolution of diversity in avian territorial systems. **Wilson Bulletin** 76: 160–169.
- Carpenter FL (1987) Food abundance and territoriality. **American Zoologist** 27: 387–399.
- Ceccarelli DM, Jones GP & McCook LS (2001) Territorial damselfish as determinants of the structure of benthic communities on coral reef. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review** 39: 355–389.
- Cheney KL & Côté IM (2003) Habitat choice in adult longfin damselfish: territory characteristics and relocation times. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 287: 1–12.
- Choat JH (1991) The biology of herbivorous fishes on coral reefs. In: Sale PF (ed) **The Ecology of fishes on Coral Reefs**. San Diego: Academic Press, pp 120–155.
- Cleveland A (1999) Energetic costs of agonistic behavior in two herbivorous damselfishes (*Stegastes*). **Copeia** 1999: 857–867.
- Enquist M, Leimar O, Ljungberg T, Mallner Y & Segerdahl N (1990) A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. **Animal Behaviour** 40: 1–14.
- Ferreira CEL, Coutinho R, Gonçalves JEA & Peret AC (1998) Herbivory by the dusky damselfish *Stegastes fuscus* in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 229: 241–264.
- Gasparini JL, Moura RL & Sazima I (1999) *Stegastes trinidadensis* sp. (Pisces: Pomacentridae), a new damselfish from Trindade Island, off Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Nova Série)** 10: 3–11.
- Grant JWA (1997) Territoriality. In: Godin J-GJ (ed) **Behavioural Ecology of Teleost Fishes**. Oxford: Oxford University Press, pp 81–103.
- Hixon MA & Brostoff WN (1983) Damselfishes as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. **Science** 220: 511–513.
- Hixon MA & Brostoff WN (1996) Succession and herbivory. Effects of differential fish grazing on Hawaiian coral-reef algae. **Ecological Monographs** 66: 67–90.
- Horn MH (1989) Biology of marine herbivorous fishes. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review** 27: 167–272.
- Klumpp DW, McKinnan AD & Daniel P (1987) Damselfish territories: zones of high productivity on coral reefs. **Marine Ecology Progress Series** 40: 41–51.
- Klumpp DW & Polunin NVC (1989) Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 125: 145–169.
- Lassuy DR (1980) Effects of “farming” behavior by *Eupomacentrus lividus* and *Hemiglyphidodon plagiometopon* on algal community structure. **Bulletin of Marine Science** 30: 304–312.
- Lehner PN (1979) **Handbook of ethological methods**. New York: Garland STPM Press.
- Maynard-Smith J (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. **Journal of Theoretical Biology** 47: 209–221.
- Meadows DW (2001) Centre-edge differences in behaviour, territory size and fitness in clusters of territorial damselfish: Patterns, causes, and consequences. **Behaviour** 138: 1085–1116.
- Myrberg AA & Thresher RE (1974) Interspecific competition and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. **American Zoologist** 14: 81–96.
- Nelson JS (1994) **Fishes of the world**. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons.
- Polunin NVC & Koike I (1987) Temporal focusing of nitrogen release by a periodically feeding reef fish. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 111: 285–296.
- Polunin NVC (1988) Efficient uptake of algal production by a single resident herbivorous fish on a reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 123: 61–76.
- Puckett KJ & Dill LM (1985) The energetics of feeding territoriality in the juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). **Behaviour** 92: 97–111.
- Robertson DR, Sweatman HPA, Fletcher EA & Cleland MG (1976) Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors. **Ecology** 57: 1208–1220.
- Robertson DR & Gaines SD (1986) Interference competition structures habitat use in a local assemblage of coral reef surgeonfishes. **Ecology** 67: 1372–1383.
- Sammarco PW (1983) Effects of fish grazing and damselfish territoriality on a coral reef algae. Algal community structure. **Marine Ecology Progress Series** 13: 1–14.
- Schmidt-Nielsen K (1984) **Scaling: why is animal size so important?** Cambridge: Cambridge University Press.

- Thresher RE (1991) Geographic variability in the ecology of coral reef fishes: evidence, evolution and possible implications. In: Sale PF (ed) **The ecology of fishes on coral reefs**. San Diego: Academic Press, pp 401–436.
- Watson PJ & Lighton JRB (1994) Sexual selection and the energetics of copulatory courtship in the Sierra dome spider, *Linyphia litigiosa*. **Animal Behaviour** 48: 615–626.
- West GB, Brown JH & Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. **Science** 276: 122–126.
- Wilson MA, Gatten RE & Greenberg N (1990) Glycolysis in *Anolis carolinensis* during agonistic encounters. **Physiology and Behavior** 48: 139–142.
- Ydenberg RC & Krebs JR (1978) The tradeoff between territorial defense and foraging in the great tit (*Parus major*). **American Zoologist** 27: 337–346.
- Zar JH (1999) **Biostatistical analysis**. New Jersey: Prentice Hall.