

**THIAGO COSTA MENDES**

**Ecologia alimentar de *Scartella cristata* (Linnaeus, 1758)  
(Blenniidae: Teleostei)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Marinha da Universidade Federal Fluminense, como requisito para obtenção do grau de Mestre em Biologia Marinha.

Orientadores: Prof. Dr. Roberto Campos Villaça  
Prof. Dr. Carlos Eduardo Leite Ferreira

NITERÓI  
2007

**FICHA CATALOGRÁFICA**

**MENDES, THIAGO COSTA**

Ecologia alimentar de *Scartella cristata* (Linnaeus, 1758) (Blenniidae: Teleostei)

Niterói – RJ – Universidade Federal Fluminense – UFF, Instituto de Biologia, 2007.

Dissertação: Mestrado em Biologia Marinha

1. *Scartella cristata*    2. Herbivoria    3. Dieta    4. Detritivoria    5.  
Arraial do Cabo

I. Universidade Federal Fluminense – Instituto de Biologia

II. Título

**Thiago Costa Mendes**

**Ecologia alimentar de *Scartella cristata* (Linnaeus, 1758)  
(Blenniidae: Teleostei)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Marinha da Universidade Federal Fluminense, como requisito para obtenção do grau de Mestre em Biologia Marinha.

Aprovada em fevereiro de 2007.

BANCA EXAMINADORA:

---

Dr. Roberto Campos Villaça  
Universidade Federal Fluminense

---

Dr. Carlos Eduardo Leite Ferreira  
Universidade Federal Fluminense

---

Dr. Sérgio Ricardo Floeter  
Universidade Federal de Santa Catarina

---

Dr. Cassiano Monteiro Neto  
Universidade Federal Fluminense

*À minha família*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço àqueles que contribuíram de maneira direta ou indireta para a conclusão desse trabalho.

À minha família por acreditar em mim e apoiar minhas escolhas e decisões ao longo de toda a minha formação profissional.

Ao meu orientador Beto pela confiança e amizade desde a época de iniciação científica e por todo o tempo investido na minha formação.

Ao meu orientador Cadu pela participação essencial no desenvolvimento desse trabalho, pelos ensinamentos sobre peixes recifais e os sempre pertinentes conselhos, além das hospedagens em Arraial.

À Dani por ter me aturado nesses tensos últimos meses pré-defesa! Obrigado pelo apoio e pela ajuda com a dissertação, pôsteres, resumos, mapas.... Sem você teria sido bem mais difícil!!!

Aos colegas de laboratório pelo agradável convívio, em especial Felipe e Mariana pelo entusiasmado auxílio em campo.

Aos colegas de turma de mestrado 2005 e todos os agregados pela ótima companhia em sala de aula.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Marinha da UFF pelo aprendizado ao longo desses anos.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	VII
LISTA DE TABELAS.....	IX
RESUMO.....	X
ABSTRACT .....	XI
1. Introdução.....	1
2. Objetivo .....	7
2.1. Objetivo geral.....	7
2.2. Objetivos específicos .....	7
3. Hipóteses de trabalho.....	8
4. Área de estudo .....	9
5. Materiais e métodos .....	14
5.1. Taxa de Forrageamento.....	14
5.2. Dieta.....	15
5.3. Análise dos dados .....	17
6. Resultados.....	18
6.1. Taxa de forrageamento .....	18
6.2. Dieta.....	20
7. Discussão .....	30
7.1. Taxa de forragamento .....	30
7.2. Dieta.....	37
8. Conclusões .....	45
9. Referências bibliográficas.....	47

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** *Scartella cristata* (Linnaeus, 1758).....5
- Figura 2.** Localização da área de estudo: município de Arraial do Cabo, A - Ponta da Cabeça e B - Ponta da Fortaleza.....10
- Figura 3.** Densidade de diferentes classes de tamanho de *S. cristata* nos dois locais de trabalho (Número médio de exemplares por 5 m<sup>2</sup> e desvio padrão).....12
- Figura 4.** Variação na taxa de forrageamento de *S. cristata* entre 2005 e 2006 em diferentes épocas do ano e temperaturas, na Ponta da Cabeça, Arraial do Cabo. (Média ± desvio padrão. Letras acima da barras indicam grupos homogêneos do teste SNK).....18
- Figura 5.** Variação diária na taxa de forrageamento (média ± desvio padrão) entre 2005 e 2006 de *S. cristata* na Ponta da Cabeça, Arraial do Cabo. a) verão 22 a 25°C; b) verão 16 a 19°C; c) inverno 22 a 25°C; d) inverno 16 a 19°C . (Média ± desvio padrão. Letras acima da barras indicam grupos homogêneos do teste SNK).....19
- Figura 6.** Contribuição percentual dos diferentes itens alimentares e composição das algas e invertebrados na dieta de *S. cristata*. (Outros = foraminíferos, poríferos, moluscos, poliquetos e equinodermos) (Média ± desvio padrão).....22
- Figura 7.** Contribuição percentual dos diferentes itens alimentares e composição das algas e invertebrados na dieta de *S. cristata* no verão na Ponta da Cabeça. (Outros = foraminíferos, poríferos, poliquetos e equinodermos) (Média ± desvio padrão).....23
- Figura 8.** Contribuição percentual dos diferentes itens e composição das algas e invertebrados na dieta de *S. cristata* no inverno na Ponta da Cabeça. (Outros = foraminíferos, moluscos e poliquetos) (Média ± desvio padrão).....24

<b>Figura 9.</b> Contribuição percentual dos diferentes itens e composição das algas e invertebrados na dieta de <i>S. cristata</i> no inverno na Ponta da Fortaleza. (Outros = foraminíferos, poríferos, moluscos e poliquetos) (Média ± desvio padrão).....	25
<b>Figura 10.</b> Variação na participação de algas, invertebrados, diatomácea, detrito e sedimento na dieta de <i>S. cristata</i> na Ponta da Cabeça (verão e inverno) e na Ponta da Fortaleza (inverno) (Média ± desvio padrão. Letras acima das barras indicam grupos homogêneos do teste SNK).....	26
<b>Figura 11.</b> Variação da composição da dieta em diferentes classes de tamanho de <i>S. cristata</i> .....	28
<b>Figura 12.</b> Diagrama MDS da dieta de <i>S. cristata</i> . Exemplares coletados em três situações diferentes: na Ponta da Cabeça no verão e inverno e na Ponta da Fortaleza no inverno.....	29



## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Contribuição percentual (%) e frequência de ocorrência (F.O.) dos itens alimentares de <i>S. cristata</i> . (Em negrito os itens com a maior contribuição percentual).....	21
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

## RESUMO

Estudos de ecologia alimentar com peixes recifais nos permitem inferir sobre sua importância nas cadeias tróficas, além de fornecer dados a respeito da influência desses organismos na estruturação das comunidades bentônicas. Embora os peixes que forrageiam sobre a matriz de algas epilíticas (MAE) sejam usualmente classificados como herbívoros, estudos recentes mostram que o detrito associado a essas algas é uma importante fonte de alimento para diversas espécies. O blenídeo *Scartella cristata* apresenta uma ampla distribuição no Atlântico tropical, habitando áreas rasas de ambientes recifais e forrageando sobre a MAE. O presente trabalho teve como objetivo investigar a ecologia alimentar de *S. cristata* em Arraial do Cabo (RJ) através do estudo de seu comportamento alimentar e sua dieta. A taxa de forrageamento de *S. cristata* foi mensurada na Ponta da Cabeça através do número de mordidas por indivíduos, em intervalos de cinco minutos, ao longo do período de atividade da espécie, durante o verão e inverno e em temperaturas entre 22 e 25°C e 16 e 19°C. A fim de descrever a dieta de *S. cristata* e sua variação espacial e temporal, foram realizadas análises de conteúdo alimentar de exemplares coletados na Ponta da Cabeça e na Ponta da Fortaleza no verão e inverno. Observou-se que, independentemente da época do ano, a taxa de forrageamento é maior em águas quentes. Adicionalmente, a despeito das variações de temperatura e sazonalidade, notou-se um padrão diário da atividade de forrageamento com um pico no meio da tarde em todas as situações. Foi possível identificar 38 itens alimentares, sendo 24 algas, 12 de origem animal, detritos e sedimento. A dieta de *S. cristata* mostrou-se bastante variável com relação ao local e à época do ano. Entretanto, detrito foi um dos principais componentes da dieta de *S. cristata* em todas os locais e épocas estudados, embora a espécie ingira também uma grande quantidade de algas, principalmente filamentosas. Assim, o presente estudo chama a atenção para a participação de detritos na dieta de *S. cristata* e sugere que, como acontece nos recifes de coral, a cadeia de detritos exerce um importante e pouco conhecido papel na trofodinâmica dos costões rochosos.

## ABSTRACT

Studies about the feeding ecology of reef fishes are an important tool helping us to understand their trophic role in reef systems. Besides, it provides data about the influence of these fishes in the structure of benthic communities. Although EAM (epilithic algal matrix) feeder fishes are usually described as herbivores recent researches point out the importance that detritus within the EAM is an important food source for many species. The molly miller *Scartella cristata* inhabits shallow reefs along the Atlantic Ocean feeding on the EAM. However no previous study ever identified or quantified detritus in its diet. The goals of the present study were twofold: (1) to investigate the feeding behavior of *S. cristata* through observations of its bite frequency in different seasons (summer and winter) with different water temperatures (between 16 and 19°C and 22 and 25°C ); and (2) to analyze its diet and describe temporal and seasonal variations. The feeding rate of *S. cristata* was higher in warmer waters and was not correlated with season. Despite the temperature dependence a typical diel feeding pattern was observed. There was a steady increase in the bite rate throughout the morning until a peak in the early afternoon followed by an abrupt decrease until the end of the daylight period. It was possible to identify 38 different items within the gut content of *S. cristata*. *S. cristata* exhibited a great seasonal and spatial variability in its diet. Detritus was always one of the most important items although a great quantity of algae (mainly filamentous) was ingested. This study highlights the importance of detritus within the EAM in the diet of *S. cristata* and suggests that as in coral reefs, the miswatched detrital pathway exerts an important role in the trophodynamics on rocky coasts environments.

## 1. INTRODUÇÃO

Os sistemas recifais estão entre os mais importantes ambientes no meio marinho por serem locais com alta complexidade estrutural e elevada produtividade (Polunin 1988; Polunin & Klumpp 1992). Esses sistemas apresentam uma grande riqueza de espécies abrigando diversos organismos, entre eles, macroalgas, invertebrados e peixes de importância ecológica e econômica. Além disso, a variabilidade temporal e espacial desses sistemas propicia o surgimento de diferentes interações biológicas entre seus componentes (Nybakken & Bertness 2005). Neste sentido, reconhecer os padrões do fluxo de energia ao longo das teias tróficas consiste em uma tarefa fundamental para melhor compreender a ecologia dos ambientes recifais (Choat 1991; Gerking 1994).

Estudos de ecologia alimentar com peixes recifais nos permitem inferir sobre a sua importância nas cadeias tróficas, além de fornecer dados a respeito da influência desses organismos na estruturação das comunidades bentônicas (Horn 1989; Gerking 1994; Horn & Ojeda 1999).

No meio marinho, a energia fixada pelos produtores primários é transferida aos níveis superiores através de duas vias distintas: a teia de pastagem e a teia de detritos (Gerking 1994; Wilson *et al.* 2003). Os peixes herbívoros recebem especial atenção por serem os principais organismos consumidores de macroalgas em áreas tropicais (Horn 1989), além de exercerem uma forte pressão sobre as comunidades bentônicas (Hatcher 1981;

Carpenter 1986; Lewis 1986; Steneck 1988; Choat 1991; Hay 1991). Muitos destes peixes perfazem o papel de espécies-chave na estruturação das comunidades bentônicas de diversos ambientes (Carpenter 1986; Bruggemann 1994; Ferreira *et al.* 1998b).

Em sistemas recifais, peixes que forrageiam sobre a comunidade de algas epilíticas constituem um importante elo de ligação entre a produção primária das algas e os consumidores secundários (Polunin 1988; Horn 1989; Polunin & Klumpp 1992; Ferreira *et al.* 1998b). Entretanto, apesar de diversos trabalhos assumirem que as algas epilíticas são a principal fonte de alimentação desses peixes, é sabido que associados a essas algas existe uma multiplicidade de outros componentes, como macroinvertebrados, detritos, microorganismos, microalgas e sedimento (Hatcher 1981; Choat 1991). Estes outros componentes também podem fazer parte da dieta de peixes. Por conta disso, essa aglomeração de matéria orgânica e inorgânica que constituem potenciais fontes de nutrição é melhor referida como matriz de algas epilíticas (MAE) (Wilson & Bellwood 1997). Peixes que forrageiam sobre a MAE influenciam sua composição e estrutura em diversas escalas (Horn 1989) e dificilmente podem ser categorizados com relação ao seu papel trófico, uma vez que eles podem ingerir, digerir e assimilar outros itens alimentares que não exclusivamente as algas (Choat *et al.* 2002; 2004; Wilson 2000; Wilson *et al.* 2001b; 2003; Crossman *et al.* 2005). A importância relativa dos diferentes componentes da MAE na dieta dos peixes gera importantes implicações no entendimento da trofodinâmica dos ecossistemas recifais (Wilson *et al.* 2003).

Dentre as espécies que forrageiam sobre a MAE destacam-se membros das famílias Pomacentridae (Ferreira *et al.* 1998b; Lison de Loma *et al.* 2000; Ceccarelli *et al.* 2001; Osório *et al.* 2006), Scaridae (Harmelin-Vivien *et al.* 1992; Bruggemann 1994; Bonaldo *et al.* 2006; Ferreira & Gonçalves 2006), Acanthuridae (Montgomery *et al.* 1989; Dias *et al.* 2001; Aragão 2003; Ferreira & Gonçalves 2006), além de outros peixes.

Membros da família Blenniidae estão entre os mais abundantes peixes recifais (Greenfield & Johnson 1990), habitando diversos sistemas recifais, principalmente ambientes rasos de substrato duro, como costões rochosos (Berrios & Vargas 2004; Beldade *et al.* 2006) e recifes de coral (Ackerman & Bellwood 2000; Wilson 2001). Estudos recentes (Townsend & Tibbetts 2000; 2004; Wilson *et al.* 2003; Depczynski & Bellwood 2003) apontam os blenídeos como um importante componente na trofodinâmica de recifes de coral. Esses peixes apresentam alta biomassa (Townsend & Tibbetts 2000; Ackerman & Bellwood 2000) e retiram uma grande quantidade da MAE do substrato em recifes de coral (Wilson 2000; Townsend & Tibbetts 2004). Os blenídeos também são importantes em sistemas de costões rochosos temperados (Nieder 1997; Ojeda & Muñoz 1999; Berrios & Vargas 2004; Beldade *et al.* 2006) e tropicais (Kotrschal & Thomsom 1986).

Outro fator que determina a importância dos peixes herbívoros nos sistemas recifais é a frequência com que eles forrageiam. Embora exista uma grande variação no padrão diário de forrageamento dos peixes herbívoros, uma maior taxa de forrageamento no período da tarde já foi verificada em diversas famílias, como Acanthuridae (Montgomery *et al.* 1989; Polunin & Klumpp 1989;

Polunin *et al.* 1995; Ferreira *et al.* 1998a; Zemke-White *et al.* 2002), Scaridae (Lobel & Ogden 1981; Choat & Clements 1993; Bruggeman 1994; Polunin *et al.* 1995; Ferreira *et al.* 1998a), Pomacentridae (Montgomery 1980; Polunin & Koike 1987; Polunin & Klumpp 1989; Polunin *et al.* 1995; Letourneur *et al.* 1997; Ferreira *et al.* 1998a) e Blenniidae (Zoufal & Taborsky 1991; Townsend & Tibbetts 2004). A principal explicação para o desenvolvimento do padrão diário de forrageamento, que vem sendo utilizada em larga escala, é a existência de uma variação na qualidade nutritiva das algas com um aumento no período da tarde (Zoufal & Taborsky 1991; Polunin & Klumpp 1989; Zemke White *et al.* 2002). Apesar disso, *Odax pullus*, um herbívoro podador endêmico de áreas temperadas do Pacífico Sul apresenta um pico na taxa de forrageamento no início da manhã (Choat & Clements 1993).

Nesse sentido a produção de conhecimento em termos de abundância, biologia e ecologia dos peixes e demais componentes dos costões rochosos é extremamente importante para a geração de modelos precisos e um melhor entendimento desses sistemas propiciando o desenvolvimento de futuros esforços de preservação e conservação desses ambientes.

O blenídeo *Scartella cristata* (Linnaeus, 1758) (Fig. 1) é classicamente considerado um peixe herbívoro (Randall 1967) que forrageia também sobre a MAE. *S. cristata* apresenta uma ampla distribuição em todo o Atlântico tropical e no Mediterrâneo. No Atlântico oeste é encontrado da Flórida até o sul do Brasil (Carvalho-Filho 1999), o que permite interessantes comparações com relação à sua dieta e outros parâmetros ao longo de um amplo gradiente latitudinal.

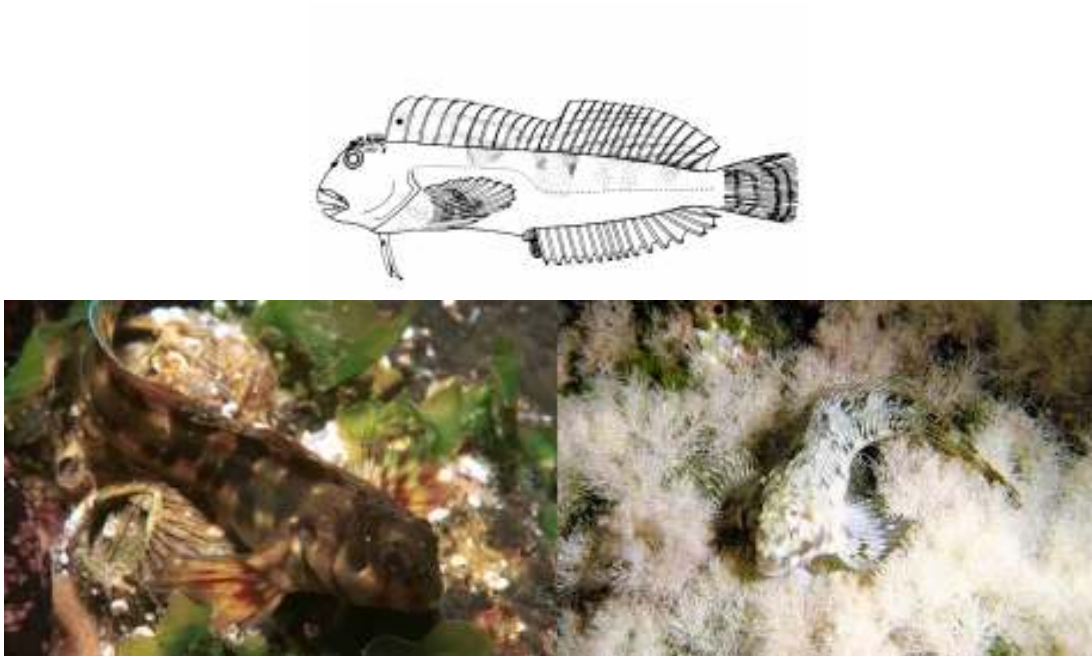


Figura 1. *Scartella cristata* (Linnaeus, 1758).

Alguns trabalhos (Tararam & Wakabara 1982; Nieder 1997; Mobley & Fleeger 1999) ressaltam a importância de outros itens alimentares, além das algas (*i.e.* invertebrados) na sua dieta. Apesar do destaque dado à participação de *S. cristata* na teia de pastagem, sabe-se que um dos principais componentes da MAE são detritos, os quais nunca foram quantificados ou identificados como itens relevantes na sua dieta. Deste modo, o papel trófico dessa espécie pode ser subestimado nas cadeias alimentares de sistemas recifais como por décadas aconteceu com outras espécies de peixes considerados exclusivamente herbívoros (Choat *et al.* 2002; 2004; Crossman *et al.* 2005).



O presente trabalho tem como objetivo aprofundar o conhecimento acerca do papel trófico e ecologia de *S. cristata* através da análise de sua dieta e do seu comportamento de forrageamento.

## **2. OBJETIVOS**

### **2. 1. Objetivo geral**

Investigar a ecologia alimentar do blenídeo *Scartella cristata* em Arraial do Cabo (RJ) através do estudo de seu comportamento alimentar e de sua dieta.

### **2. 2. Objetivos específicos**

A. Descrever o padrão diário de forrageamento de *S. cristata*.

B. Verificar a influência da temperatura da água na variação sazonal da taxa de forrageamento de *S. cristata*.

C. Avaliar qualitativamente e quantitativamente a dieta de *S. cristata* em termos espaciais (Ponta da Cabeça e Ponta da Fortaleza) e temporais (verão e inverno).

### 3. HIPÓTESES DE TRABALHO

A. *Scartella cristata* forrageia com maior frequência no período da tarde?

B. Temperaturas baixas acarretam um decréscimo na atividade de forrageamento de *S. cristata*?

C. *Scartella cristata* ingere uma significativa quantidade de detrito presente na MAE?

D. *Scartella cristata* muda sua dieta de acordo com as estações do ano e local de ocorrência?

#### 4. ÁREA DE ESTUDO

O município de Arraial do Cabo está localizado na região sudeste da costa do Brasil, norte do estado do Rio de Janeiro (Fig. 2) e representa um ponto extremamente importante no litoral brasileiro. Nessa região a costa brasileira muda de uma orientação norte-sul para leste-oeste. Tal orientação é acompanhada de uma mudança no perfil da plataforma continental: de estreita e íngreme ao norte de Cabo Frio, ela se alarga em direção ao sul. Tais condições geomorfológicas únicas, aliadas a mudanças no regime de ventos e à presença de uma termoclina, promovem uma ressurgência costeira que, segundo Valentin (1984), causa uma “anomalia térmica negativa”. Essa ressurgência é o resultado do processo de afloramento da Água Central do Atlântico Sul (ACAS), umas das três massas d’água que banham a região sudeste brasileira. A ACAS é formada na zona de convergência subtropical pelo encontro da Corrente do Brasil com a Corrente das Malvinas e se caracteriza pela baixa temperatura (sempre abaixo de 18°C) e uma alta concentração de nutrientes (10 a 15  $\mu\text{M NO}^3$ ) (Valentin 1984; Yoneshigue-Valentin & Valentin 1992). O processo de afloramento da ACAS ocorre principalmente a sudoeste da Ilha de Cabo Frio com maior frequência e intensidade de outubro a abril (primavera e verão no hemisfério sul), e assim promovendo um decréscimo na temperatura da água superficial (podendo atingir 13°C) e um aumento na concentração de nutrientes, marcadamente o nitrato (Valentin 1984).

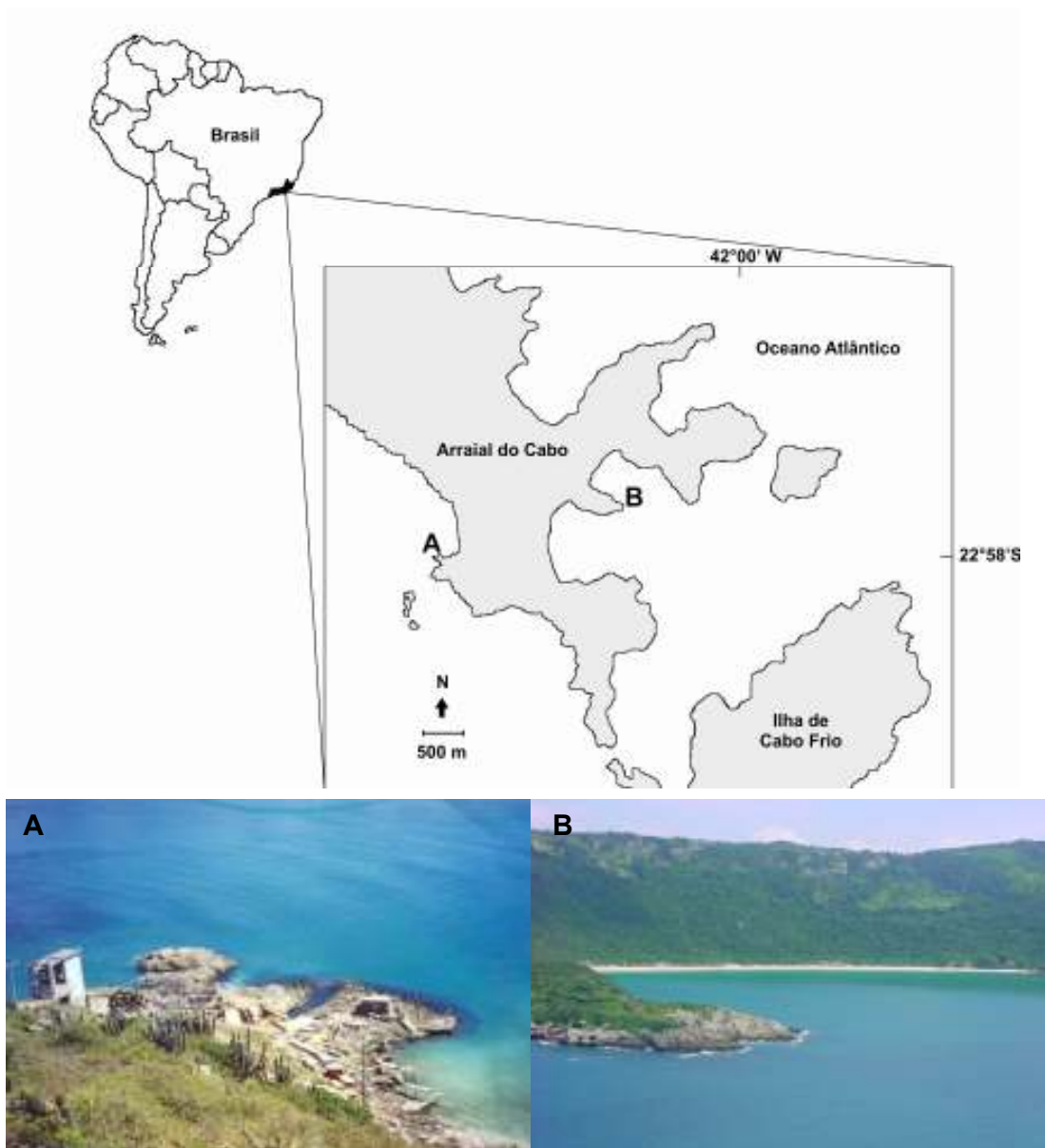


Figura 2. Localização da área de estudo: município de Arraial do Cabo, A - Ponta da Cabeça e B - Ponta da Fortaleza.

A posição da Ilha de Cabo Frio em relação ao continente impede que as águas frias e ricas em nutrientes da ressurgência penetrem de forma intensa ao norte de Arraial do Cabo. Assim, é possível verificar a existência de locais

bastante próximos, com características hidrológicas muito diferentes, o que promove o desenvolvimento de comunidades marinhas diferenciadas. Essa região tornou-se uma área biogeográfica muito importante por ser o limite de distribuição norte ou sul de vários organismos marinhos, como macroalgas (Yoneshigue-Valentin & Valentin 1992; Guimaraens & Coutinho 1996) e muito invertebrados (Castro *et al.* 1995), além de apresentar uma comunidade de peixes recifais com componentes tanto tropicais, quanto subtropicais (Ferreira *et al.* 2001; 2004). Essa congruência de sistemas tropicais e subtropicais em uma área relativamente pequena como Arraial do Cabo aumenta a diversidade de organismos marinhos, fazendo dessa região um "hot spot" para o estudo da ecologia e biogeografia de diversos grupos de organismos marinhos e suas adaptações para viverem em um ambiente tão instável.

O presente estudo foi realizado em dois costões rochosos em Arraial do Cabo: a Ponta da Cabeça (Fig. 2A) e a Ponta da Fortaleza (Fig. 2B). A Ponta da Cabeça abriga uma população significativamente maior de *S. cristata*, medida através de transectos de 5 metros por 50 cm para cada lado, numa profundidade máxima de 1 metro (Fig. 3).

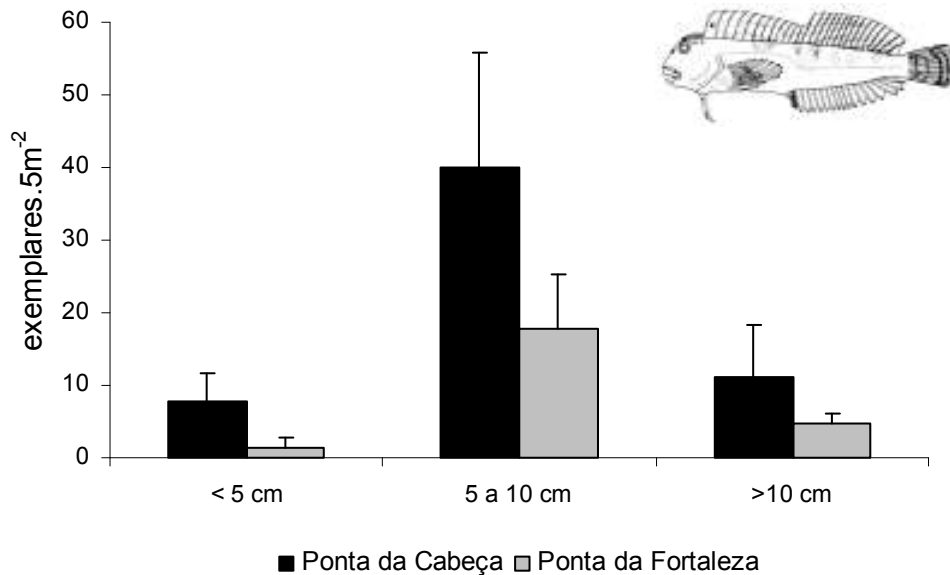


Figura 3. Densidade de diferentes classes de tamanho de *S. cristata* nos dois locais de trabalho. (Número médio de exemplares de *S. cristata* por 5 m<sup>2</sup> e desvio padrão).

A Ponta da Cabeça (42°02'05"W e 22°58'35"S) está localizada na praia Grande, voltada para o sul. O local apresenta um costão com alto hidrodinamismo, exposto ao batimento das ondas pela predominância dos ventos sudoeste. Nos meses de primavera e verão, caracteriza-se pelo aporte de águas frias com mais intensidade e maior frequência, sendo o hidrodinamismo menos intenso nessa época. Adicionalmente, na época de ressurgência, o local abriga uma comunidade de algas com afinidades temperadas (Yoneshigue 1985). Na Ponta da Cabeça, a população de *S. cristata* ocorre na região entremarés, onde o substrato é coberto principalmente por uma fina matriz de algas epilíticas.

A Ponta da Fortaleza (42°00'46"W e 22°58'11"S) está localizada na enseada do Forno e abriga um costão rochoso voltado para nordeste com elevado hidrodinamismo. O local é protegido da ação da ressurgência e apresenta uma média anual de temperatura de 22°C (Yoneshigue 1985).

Apesar da população de *S. cristata* na Ponta da Fortaleza não atingir densidades altas como na Ponta da Cabeça (Fig. 3), o local abriga uma das maiores populações da espécie entre as áreas abrigadas, não influenciadas diretamente pela ressurgência. Neste local, os indivíduos de *S. cristata* são usualmente observados em conchas de *Megabalanus* sp. vazias (obs. pes.). A parte rasa do costão da Ponta da Fortaleza abriga uma matriz de algas epilíticas mais abundante que a verificada na Ponta da Cabeça (obs. pes.).



## 5. MATERIAIS E MÉTODOS

### 5. 1. Taxa de forrageamento

Todas as observações da taxa de forrageamento de *S. cristata* foram realizadas na Ponta da Cabeça por ser um local onde a ação da ressurgência gera uma heterogeneidade temporal muito grande, com enormes variações de temperatura em períodos relativamente curtos de tempo e por abrigar uma grande população de *S. cristata*. Sendo a densidade de *S. cristata* muito reduzida na Ponta da Fortaleza, não foi possível realizar medições significativas das taxas de forrageamento para comparação com a Ponta da Cabeça.

O método utilizado nas amostragens foi o método do “animal focal”, proposto por Altmann (1974), onde um indivíduo é selecionado aleatoriamente e um determinado comportamento quantificado por um período de tempo pré-determinado. Dessa forma, utilizando técnicas de mergulho livre, exemplares de *S. cristata* foram selecionados aleatoriamente e o seu número de mordidas monitorado durante intervalos de 5 minutos, sendo os dados anotados em uma planilha de PVC. Exemplares que exibiram algum tipo de comportamento que inibisse a alimentação, como fuga de predadores, agressões intra e interespecíficas ou procura por refúgio, foram excluídos das análises. Além disso, para evitar erros decorrentes de possíveis variações ontogenéticas na taxa de forrageamento, foram selecionados, apenas exemplares adultos com

comprimento total entre 5 e 10 centímetros, a classe de tamanho mais abundante no local (Fig. 3). Para descrever o comportamento diário de forrageamento de *S. cristata*, foram realizadas observações ao longo de todo o período de atividade da espécie, que coincide com o período diurno, do nascer ao pôr do sol.

Adicionalmente, objetivando verificar a influência da temperatura na taxa de forrageamento de *S. cristata*, foram realizadas observações em duas épocas do ano (verão e inverno) com diferentes temperaturas da água superficial: 16-19°C (água fria) e 22-25°C (água quente).

As observações foram realizadas em cerca de doze dias, pelo menos seis em cada época do ano e duraram aproximadamente 12 horas por dia, perfazendo assim um total de quase 150 horas de observação.

## **5. 2. Dieta**

Visando descrever a dieta de *S. cristata* e sua variação temporal e espacial, foi realizada a análise do conteúdo alimentar de exemplares coletados em dois locais com diferentes características hidrográficas e em diferentes épocas do ano. Foram coletados 16 exemplares durante o verão e 20 durante o inverno na Ponta da Cabeça, e outros 20 exemplares na Ponta da Fortaleza, totalizando 56 exemplares analisados.

Os exemplares foram coletados com o auxílio de um pequeno puçá ou anestésicos. Seus tratos digestivos foram fixados através da injeção de formol

4% pela região anal e os animais foram conservados em álcool até o transporte para o laboratório. Em laboratório os exemplares foram medidos (Ct – comprimento total e Cp – comprimento padrão) e tiveram seus tratos digestivos retirados e medidos do esôfago ao ânus (Cd – comprimento total do trato digestivo).

As análises dos conteúdos alimentares foram realizadas ao microscópio ótico e os itens alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível. As análises foram feitas através de uma modificação do método proposto por Jones (1968). Cinquenta pontos fixos foram previamente determinados em cada lâmina e o item alimentar presente sob cada ponto quantificado. Os valores totais dos itens alimentares foram transformados em porcentagem, a fim de determinar o percentual de contribuição de cada item ao total da dieta da espécie. A frequência de ocorrência (F.O.) de cada item alimentar (Hyslop 1980) nos exemplares analisados foi calculada da seguinte maneira:

$$F.O. (\%) = \frac{ni}{n} \times 100$$

onde,  $ni$  é o número de exemplares que ingeriram o item  $i$

$n$  é o número total de exemplares analisados.

### 5. 3. Análise dos dados

Foram utilizadas análises de variância (ANOVAs) monofatoriais na comparação da taxa de forrageamento diário entre os diferentes horários separadamente para cada estação anual. A influência da época do ano e da temperatura da água na taxa de forrageamento de *S. cristata* foi analisada por meio de ANOVA bifatorial. Nos casos onde foram confirmadas diferenças, o teste *a posteriori* Student-Newman Keuls (SNK) (Zar 1999) foi empregado. Todos os dados da taxa de forrageamento foram avaliados quanto à normalidade e homocedasticidade de variância. Quando essas premissas não foram alcançadas, os dados foram transformados ( $\sqrt{x + 0,5}$ ) e as análises realizadas (Underwood 1997).

A dieta de *S. cristata* foi descrita através de técnicas de análise multivariada. Foi construída uma matriz de similaridade utilizando o índice de Bray-Curtis e, a partir dessa matriz foi construído um diagrama MDS a fim de visualizar diferenças na dieta dos três grupos estudados.

## 6. RESULTADOS

### 6. 1. Taxa de forrageamento

A taxa de forrageamento de *S. cristata* mostrou-se fortemente influenciada pela temperatura (Fig. 4). O número de mordidas foi menor nas situações onde a temperatura da água variou entre 16 e 19°C quando comparado às águas com temperatura entre 22 e 25°C (ANOVA:  $F_{(3, 1436)}=27.08$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 4). Também foi possível verificar que não existe nenhum efeito sazonal sobre a taxa de forrageamento de *S. cristata*. A taxa de forrageamento sempre foi menor em águas mais frias do que quentes em ambas as épocas amostradas.

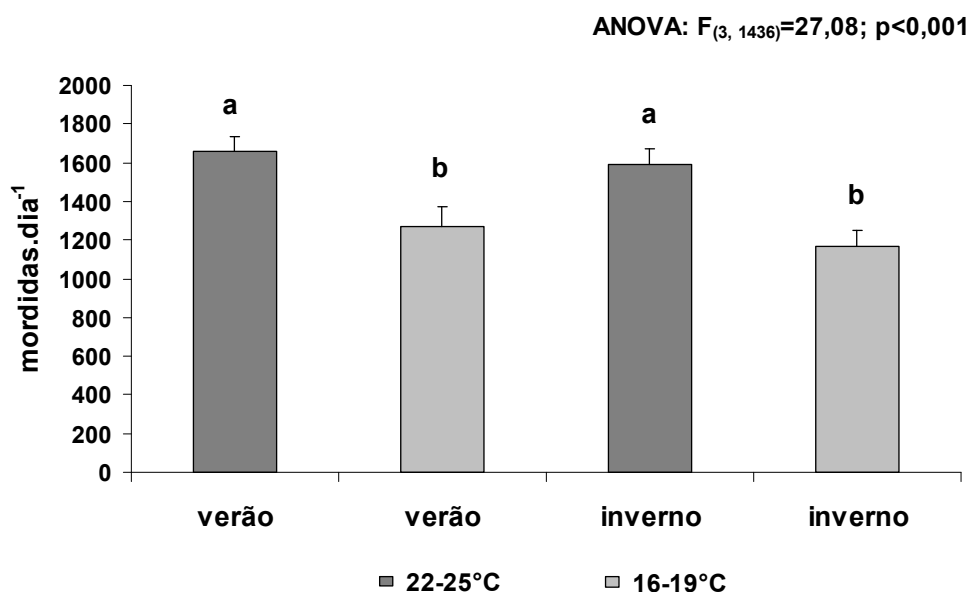


Figura 4. Variação na taxa de forrageamento de *S. cristata* entre 2005 e 2006 em diferentes épocas do ano e temperaturas, na Ponta da Cabeça, Arraial do Cabo. (Média  $\pm$  desvio padrão. Letras acima da barras indicam grupos homogêneos do teste SNK).

Entretanto, a despeito das variações decorrentes da temperatura da água, *S. cristata* apresentou um comportamento diário de forrageamento muito semelhante em todas as situações estudadas. De uma maneira geral, a atividade forrageira teve início ao raiar do dia, apresentou um aumento gradativo no período da manhã e atingiu valores máximos no início da tarde. Após esse pico, a taxa de forrageamento apresentou um brusco decréscimo até cessar pouco antes do pôr-do-sol (Fig. 5).

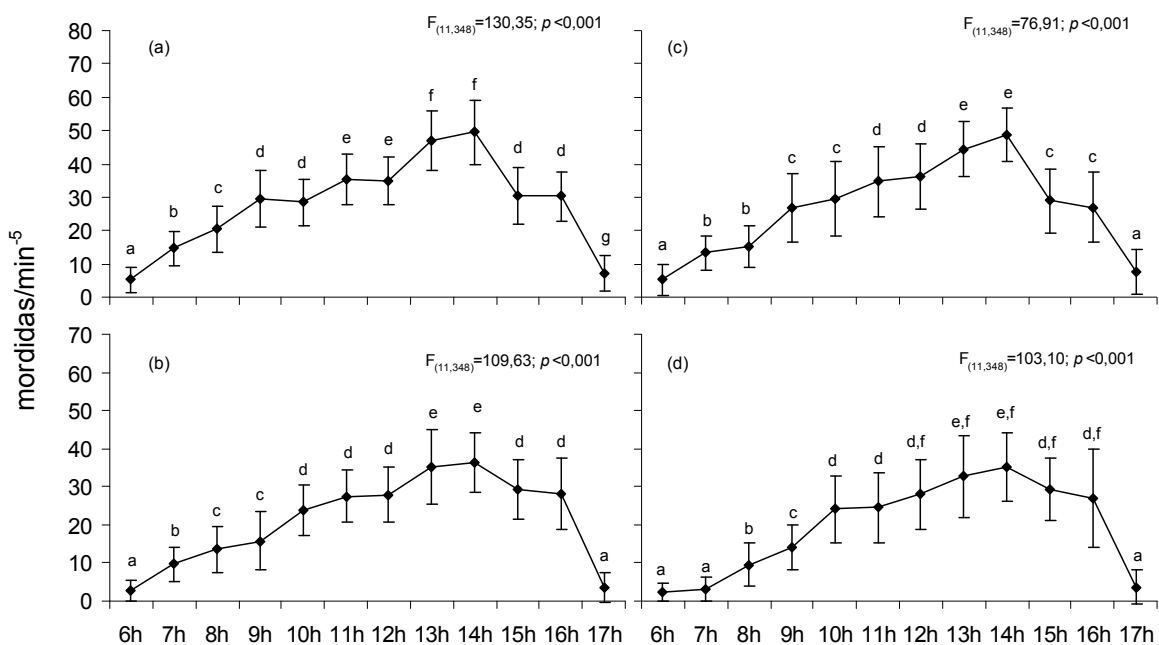


Figura 5. Variação diária na taxa de forrageamento (média  $\pm$  desvio padrão) entre 2005 e 2006 de *S. cristata* na Ponta da Cabeça, Arraial do Cabo. a) verão 22 a 25°C; b) verão 16 a 19°C; c) inverno 22 a 25°C; d) inverno 16 a 19°C. (Média  $\pm$  desvio padrão. Letras acima das barras indicam grupos homogêneos do teste SNK).

Embora pequenas diferenças no padrão diário de forrageamento possa ser notadas entre as diferentes situações de estudo, o pico de atividade de forrageamento de *S. cristata* sempre foi observado entre 13 e 14 horas (verão

quente:  $F_{(11, 348)}=130,35$ ;  $p < 0,001$ ; verão frio:  $F_{(11, 348)}=109,63$ ;  $p < 0,001$ ; inverno quente:  $F_{(11, 348)}=76,91$ ;  $p < 0,001$ ; inverno frio:  $F_{(11, 348)}=103,10$ ;  $p < 0,001$ ).

## 6. 2. Dieta

Através da análise do conteúdo digestivo de *S. cristata* foram identificados 38 diferentes itens alimentares (Tab. 1). Desse total, 24 foram de origem algácea e 12 invertebrados, além de detrito e sedimento. Notou-se uma grande contribuição de agregados detriticos na dieta de *S. cristata* em todas as épocas do ano e locais estudados (Figs. 6 a 9).

De maneira geral é possível verificar um maior consumo de algas na dieta de *S. cristata* (Fig. 6), das quais a maioria era filamentosa, como *Ectocarpus* spp., *Hinksia* spp. e *Polisiphonia* spp. (Tab. 1). Após as algas, os itens mais consumidos foram detritos, diatomáceas, invertebrados e sedimento, respectivamente (Fig. 6). Os invertebrados mais consumidos foram crustáceos, principalmente gamarídeos e cirripédios, além de hidrozoários (Tab.1).

Tabela 1. Contribuição percentual (%) e freqüência de ocorrência (F.O.) dos itens alimentares de *S. cristata*. (Em negrito os itens com a maior contribuição percentual).

	Ponta da Cabeça Verão (n=16)		Ponta da Cabeça Inverno (n=20)		Ponta da Fortaleza Inverno (n=20)	
	% (d.p.)	F.O.	% (d.p.)	F.O.	% (d.p.)	F.O.
Cianophyta	1,8 (1,4)	81,25	0,9 (1,3)	40	1,2 (1,3)	65
Diatomácea	0	0	<b>31,9 (10,0)</b>	100	<b>13,7 (4,2)</b>	100
Calcária incrustante	0,3 (0,7)	12,5	0,5 (0,9)	25	0,2 (0,7)	10
<i>Jania</i> spp.	1,5 (1,7)	68,75	0,9 (1,8)	30	6,4 (6,1)	90
<i>Arthrocardia</i> sp.	0,3 (0,5)	25	0,1 (0,2)	5	0	0
<i>Ceramium</i> spp.	1,6 (1,7)	56,25	0,6 (1,1)	35	3,4 (2,9)	95
<i>Centroceras clavulatum</i>	4,8 (4,4)	93,75	1,8 (2,1)	60	1,7 (1,5)	80
<i>Polisiphonia</i> spp.	10,8 (3,4)	100	1,4 (1,7)	55	8,0 (4,0)	100
<i>Gelidium</i> sp.	4,4 (3,1)	93,75	1,9 (2,5)	60	1,0 (1,3)	50
<i>Pterocliadiella capilacea</i>	2,4 (2,5)	62,5	1,6 (2,7)	45	0	0
<i>Hypnea</i> spp.	0,2 (0,4)	25	0,1 (0,5)	5	0,1 (0,5)	5
Deleseriaceae	0	0	0,2 (0,4)	25	0	0
<i>Bryothamnion</i> sp.	0	0	0,02 (0,1)	5	0	0
<i>Gelidiella acerosa</i>	0,3 (0,7)	25	0	0	0	0
<i>Ralfsia</i> sp.	0,1 (0,3)	12,5	0	0	0	0
<i>Colpomenia sinuosa</i>	0,1 (0,4)	6,25	0	0	0	0
Ectocarpaceae	<b>18,6 (8,6)</b>	100	8,1 (5,9)	80	8,6 (3,9)	100
<i>Sphacelaria</i> spp.	6,6 (4,5)	100	2,9 (3,1)	75	4,4 (2,6)	90
<i>Bryopsis</i> sp.	1,4 (1,0)	81,25	1,9 (1,6)	80	1,4 (1,0)	80
<i>Codium</i> spp.	1,3 (3,6)	43,75	0,5 (1,0)	25	5,2 (3,3)	95
<i>Boodlea</i> sp.	0,2 (0,6)	6,25	0	0	0	0
<i>Cladophoropsis</i> sp.	0,3 (0,6)	25	0	0	0	0
<i>Cladophora</i> sp.	0,4 (0,7)	31,25	0,8 (2,4)	15	0	0
<i>Enteromorpha</i> sp.	1,4 (2,3)	62,5	0,4 (0,9)	20	0,2 (0,7)	10
Foraminífero	0,4 (0,5)	37,5	0,2 (0,4)	20	0,07 (0,3)	5
Porífera	0,4 (1,0)	18,75	2,1 (5,0)	15	0,2 (0,5)	10
Hydrozoa	0	0	0	0	8,2 (5,8)	100
Cirripédio	1,9 (2,4)	50	0	0	6,3 (4,0)	100
Gamarídeo	8,9 (11,1)	100	2,1 (2,3)	60	1,1 (1,3)	55
Caprelídeo	2,1 (3,4)	43,75	0,4 (1,0)	15	0,3 (0,6)	25
Decapoda	0	0	0	0	0,03 (0,2)	5
Isopoda	0,3 (0,7)	18,75	0	0	0,1 (0,3)	10
<i>Brachidontes</i> sp.	0,3 (0,6)	18,75	0	0	0	0
<i>Perna perna</i>	0,2 (0,5)	25	0,1 (0,3)	10	0,2 (0,5)	20
Patelídeo	0,3 (0,5)	37,5	0	0	0	0
Ouriço	0,05 (0,2)	6,25	0	0	0	0
Detrito	<b>17,3 (3,7)</b>	100	<b>33,9 (10,8)</b>	100	<b>28,2 (5,3)</b>	100
Sedimento	9,0 (4,0)	100	4,7 (4,8)	95	0	0

A Ponta da Cabeça durante o verão foi o local onde *S. cristata* consumiu maior quantidade de algas (Fig. 9), sendo essas, responsáveis por mais de 60% de sua dieta (Fig. 6). A maioria dessas algas era filamentosa (*Ectocarpus* spp., *Hinksia* spp. e *Polisiphonia* spp.), presentes em 100% dos exemplares (Tab. 1), além de algumas corticadas (Fig. 7), principalmente *Pterocliadiella*



*capillacea* e *Gelidium* sp. (Tab. 1). As diatomáceas estiveram ausentes nessa época e o consumo de detritos foi de apenas 17,3% (Tab. 1), o menor registrado em todas as situações estudadas (Fig. 10). Apesar disso, em todos os exemplares analisados foi verificada a presença de detritos (Tab. 1).

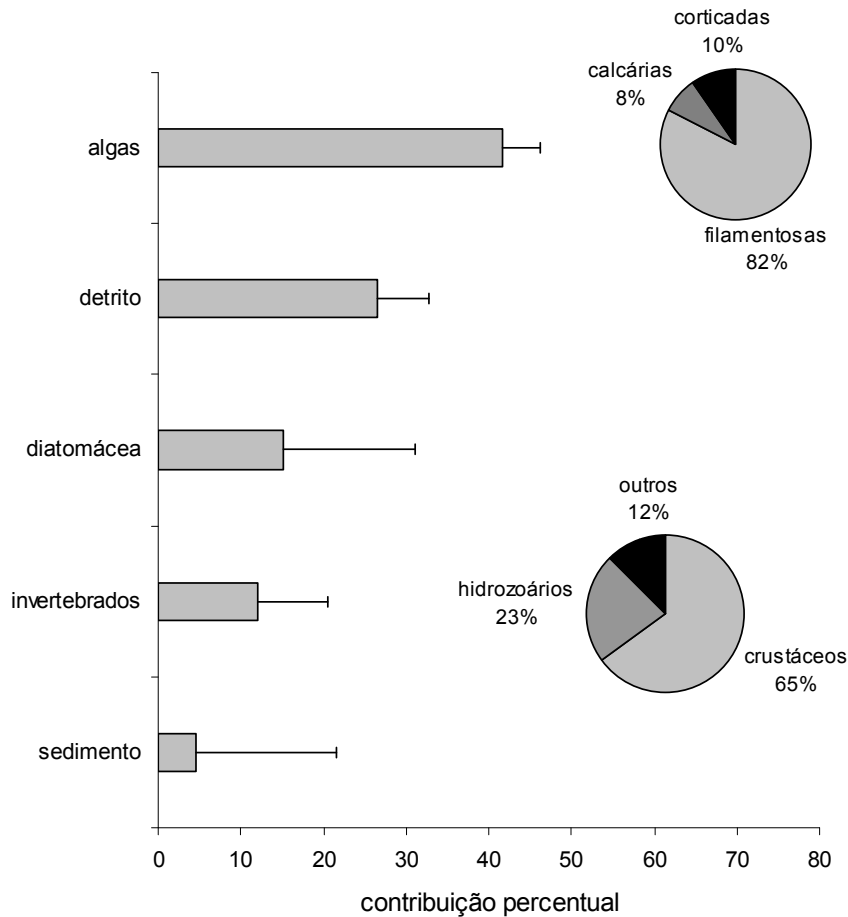


Figura 6. Contribuição percentual dos diferentes itens alimentares e composição das algas e invertebrados na dieta de *S. cristata*. (Outros = foraminíferos, poríferos, moluscos, poliquetos e equinodermos) (Média  $\pm$  desvio padrão).

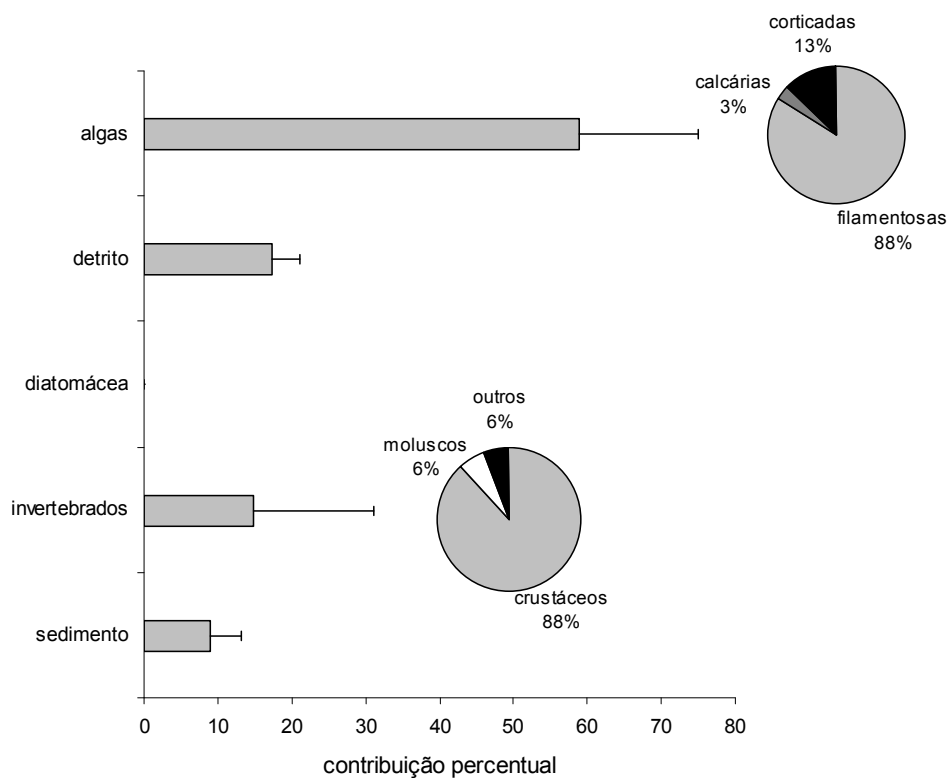


Figura 7. Contribuição percentual dos diferentes itens alimentares e composição das algas e invertebrados na dieta de *S. cristata* no verão na Ponta da Cabeça. (Outros = foraminíferos, poríferos, poliquetos e equinodermos) (Média ± desvio padrão).

Por outro lado, durante o inverno na Ponta da Cabeça, o consumo de algas e invertebrados foi o menor (Fig. 9). Nessa situação, agregados detritícos e diatomáceas foram os itens alimentares mais consumidos (Fig. 7), sendo responsáveis, juntos, por mais de 60% de sua dieta.

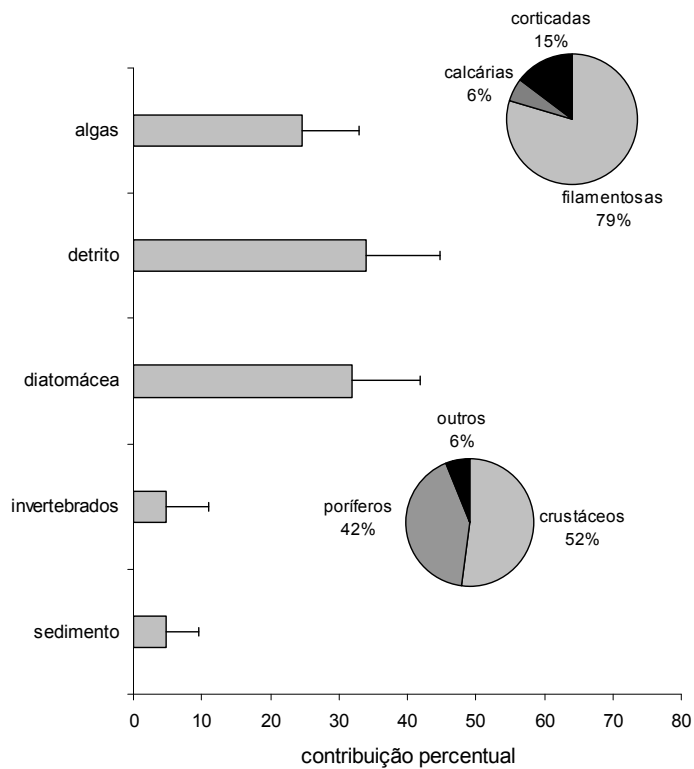


Figura 8. Contribuição percentual dos diferentes itens e composição das algas e invertebrados na dieta de *S. cristata* no inverno na Ponta da Cabeça. (Outros = foraminíferos, moluscos e poliquetos) (Média  $\pm$  desvio padrão).

A dieta de *S. cristata* na Ponta da Fortaleza foi composta principalmente por algas filamentosas e calcárias, seguida de detrito e invertebrados dos quais 49% foram hidrozoários (Fig. 9). Não foi verificada a presença de sedimento na dieta de *S. cristata* nesse local.

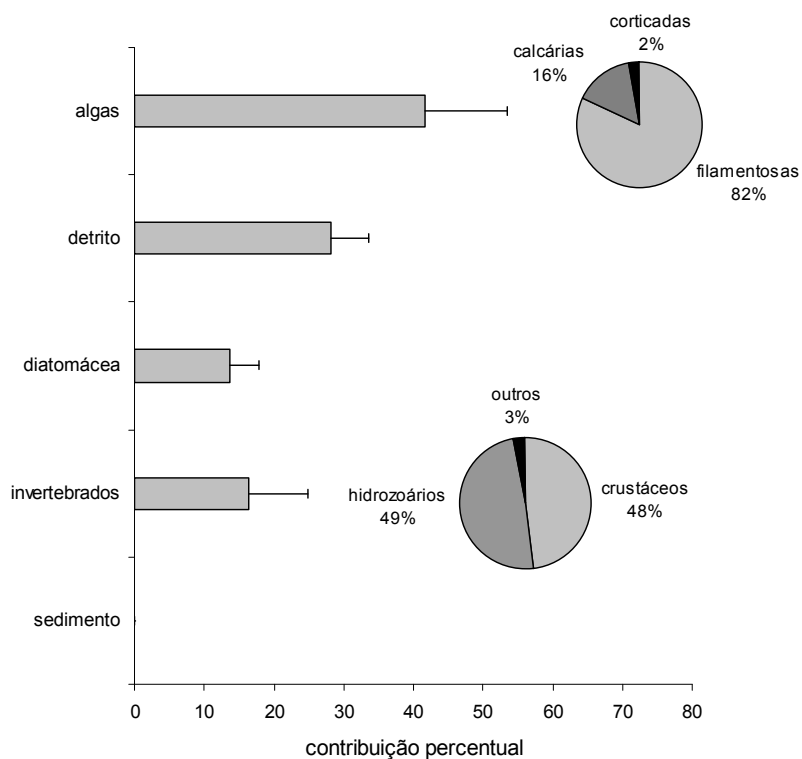


Figura 9. Contribuição percentual dos diferentes itens e composição das algas e invertebrados na dieta de *S. cristata* no inverno na Ponta da Fortaleza. (Outros = foraminíferos, poríferos, moluscos e poliquetos) (Média ± desvio padrão).

A participação de algas e detritos na dieta dos exemplares coletados no inverno na Ponta da Fortaleza foi intermediária aos valores encontrados nas duas épocas na Ponta da Cabeça (Fig. 10). O consumo de algas foi maior na Ponta da Cabeça, durante o verão, onde as algas foram responsáveis por cerca de 60% da dieta de *S. cristata* (Fig. 7 e Fig. 10). Já no inverno no mesmo local, as algas corresponderam a apenas 25% (Fig. 8 e Fig. 10). Por outro lado a ingestão de detritos apresentou um padrão oposto na Ponta da Cabeça. Durante o verão a ingestão de detritos foi a menor observada, com apenas 20% (Fig. 7 e Fig. 10) e durante o inverno a maior, sendo responsável por cerca de 33% da dieta de *S. cristata* (Fig. 8 e Fig. 10).

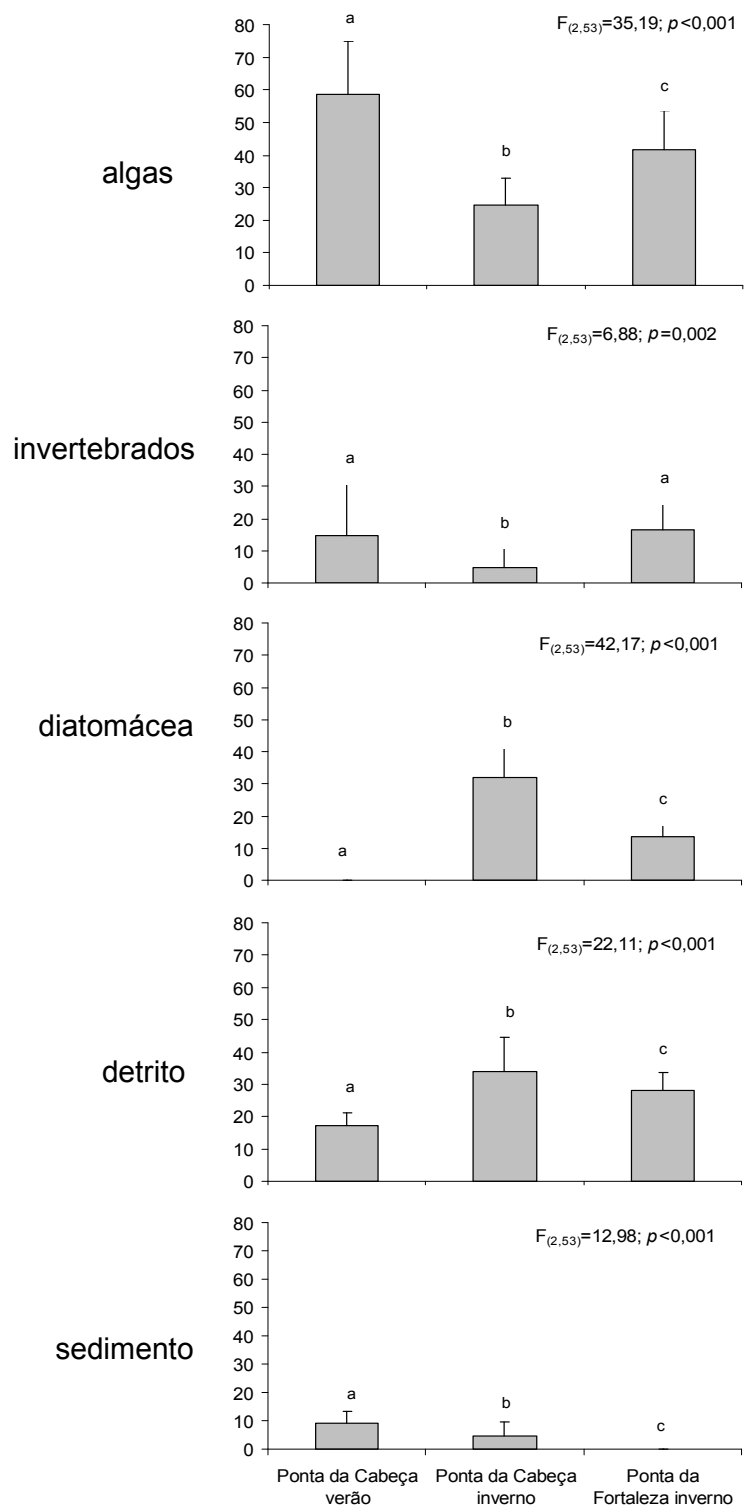


Figura 10. Variação na participação de algas, invertebrados, diatomácea, detrito e sedimento na dieta de *S. cristata* na Ponta da Cabeça (verão e inverno) e na Ponta da Fortaleza (inverno) (Média ± desvio padrão. Letras acima das barras indicam grupos homogêneos do teste SNK).

A dieta de *S. cristata* foi bem similar nos meses de inverno nos dois locais estudados. O detrito foi o item mais importante nos meses de inverno sendo responsável por 33,9% ( $\pm 10,8$ ) na Ponta da Cabeça e 28,2% ( $\pm 5,3$ ) na Ponta da Fortaleza. Apesar de contribuir com apenas 17,3% ( $\pm 3,7$ ) durante o verão na Ponta da Cabeça, foi verificada a presença de agregados detríticos em todos os exemplares analisados em todas as épocas e locais. Além disso, as diatomáceas foram o segundo item mais representativo nos meses de inverno com 31,9% ( $\pm 10,0$ ) na Ponta da Cabeça e 13,7 ( $\pm 4,2$ ) na Ponta da Fortaleza, sendo encontrada em todos os exemplares analisados. Por outro lado, as diatomáceas estiveram ausentes na dieta de *S. cristata* durante o verão na Ponta da Cabeça (Tab.1).

O número de itens alimentares ingeridos variou entre os dois locais ao longo do ano. Os exemplares coletados durante o verão na Ponta da Cabeça apresentam o maior número de itens: dos 38 identificados em todas as análises, 33 estão presentes nos peixes dessa localidade. Desses 33 itens, sete contribuíram com mais de 5% cada à dieta de *S. cristata* nessa situação. Em contrapartida, nos exemplares coletados no inverno foram identificados apenas 26 itens, dos quais apenas 3 (detritos, diatomáceas e Ectocarpaceae) contribuíram com mais de 5% cada. De maneira semelhante ao inverno na Ponta da Cabeça, nos exemplares da Ponta da Fortaleza coletados no inverno foram identificados 24 itens alimentares. Entretanto, 8 deles contribuíram com mais de 5% cada (Tab.1).

Foi verificada uma mudança na composição da dieta de *S. cristata* em diferentes classes de tamanho. A participação de sedimento, diatomáceas e

detritos não variou muito ao longo das diferentes classes de tamanho. Já a contribuição de algas e invertebrados foi praticamente a mesma em exemplares menores que 50mm, com uma gradual perda da importância de invertebrados, que quase não foram ingeridos por organismos maiores que 70mm (Fig. 11).

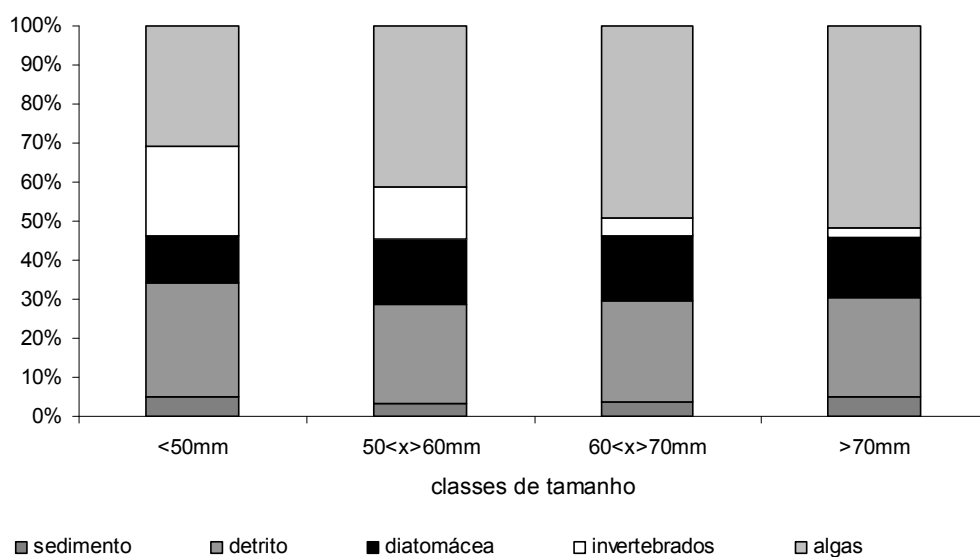
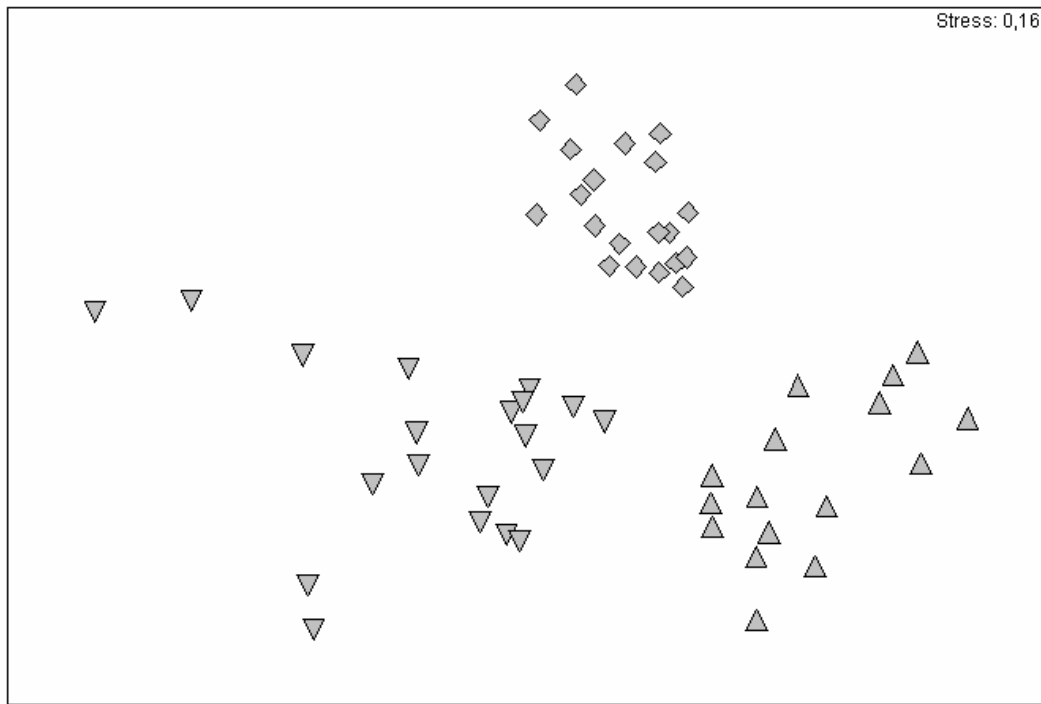


Figura 11. Variação da composição da dieta em diferentes classes de tamanho de *S. cristata*.

Técnicas de análises multivariadas, como o diagrama MDS (Fig. 12) apontaram para uma grande diferenciação na dieta dos exemplares analisados nas três situações estudadas. É possível identificar três grupos distintos de pontos, cada um deles correspondendo a uma situação estudada.



▲ Ponta da Cabeça - verão    ▼ Ponta da Cabeça - inverno    ◆ Ponta da Fortaleza - inverno

Figura 12. Diagrama MDS da dieta de *S. cristata*. Exemplos coletados em três situações diferentes: na Ponta da Cabeça no verão e inverno e na Ponta da Fortaleza no inverno.



## 7. DISCUSSÃO

### 7. 1. Taxa de forrageamento

A taxa de forrageamento foi maior quando a temperatura da água foi mais quente (22 a 25°C) comparativamente às taxas em águas frias (16 a 19°C), independente da época do ano.

Corroborando com os resultados observados com *S. cristata*, é comum encontrarmos na literatura que a taxa metabólica de vertebrados ectotérmicos sofre um aumento com a elevação da temperatura (Gillooly *et al.* 2001).

A temperatura também influencia diversos processos relacionados à aquisição e manipulação de alimento. Horn e Gibson (1990) estudaram a influência da temperatura no consumo de algas, no tempo de trânsito do alimento pelo trato digestivo, e na assimilação de nitrogênio e carbono em três peixes herbívoros temperados: os blenídeos *Lipophrys pholis* e *Parablennius sanguinolentus* e o gobídeo *Gobius cobitis*. Eles verificaram que a ingestão aumenta e o tempo de trânsito diminui com um aumento na temperatura para todas as três espécies e que a assimilação de nitrogênio e carbono não sofre uma ação direta da temperatura. Ao contrário, a assimilação de carbono por *L. pholis* é reduzida quando em temperaturas acima de 21°C, o que pode ser entendido como um estresse proveniente da elevada temperatura já que, dos três peixes, *L. pholis* é o que vive em águas mais frias (Horn & Gibson 1990).

Uma diminuição na temperatura da água também pode gerar uma drástica diminuição na taxa de forrageamento de peixes recifais. Ferreira e colaboradores (1998a) verificaram que diferenças de cerca de 4°C na temperatura ao longo de pequenos períodos podem modificar o comportamento de forrageamento de algumas famílias de peixes herbívoros e fazer com que estes não apresentem o padrão diário típico.

Embora tenha apresentado uma menor taxa de forrageamento em temperaturas frias, *S. cristata* não teve seu padrão típico alterado devido à ausência de oscilações na temperatura da água em curtos espaços de tempo e manteve assim seu pico de forrageamento entre as 13 e 14 horas.

Devido ao fato do tempo de trânsito do alimento ser mais sensível à variação da temperatura do que a taxa metabólica, peixes herbívoros não são capazes de processar alimento suficiente para suprir suas demandas metabólicas em águas frias (Floeter *et al.* 2005). Além disso, as macroalgas representam um alimento relativamente pobre e de difícil digestão e assimilação quando comparadas à matéria animal (Montgomery & Gerking 1980), fazendo com que a temperatura ótima para um balanço energético positivo seja mais elevada para herbívoros do que para carnívoros.

Por conta disso, a taxa de forrageamento, juntamente com outros processos metabólicos dependentes da temperatura e relacionados à alimentação e à digestão são cruciais para explicar o padrão latitudinal de distribuição dos peixes recifais (Floeter *et al.* 2005), no qual peixes herbívoros apresentam menores densidades e biomassas em latitudes elevadas (Meekan & Choat 1997; Ferreira *et al.* 2004).

Apesar da temperatura ser o principal fator que determina a taxa de forrageamento de *S. cristata*, pôde ser notada uma forte sazonalidade na pressão de forrageamento dessa espécie sobre a MAE. Os meses de primavera e verão apresentam águas caracteristicamente mais frias, devido a uma maior freqüência e intensidade da ressurgência (Valentin 1984). Por conta disso, os dados indicam que *S. cristata* ingere uma quantidade de recursos alimentares maior nos meses de outono e inverno, quando a temperatura da água é mais elevada. Este excedente de recurso pode ser a fonte de energia para outras atividades como a reprodução, gerando assim padrões sazonais relacionados à alocação de recursos.

Independente da época do ano ou da variação na temperatura da água, *S. cristata* apresentou um pico na taxa de forrageamento no período da tarde entre 13 e 14 horas. Embora exista uma grande variação no padrão diário de forrageamento dos peixes herbívoros, uma maior taxa de forrageamento neste período já foi verificada em outras espécies (Montgomery 1980; Lobel & Ogden 1981; Polunin & Koike 1987; Montgomery *et al.* 1989; Polunin & Klumpp 1989; Zoufal & Taborsky 1991; Choat & Clements 1993; Bruggeman 1994; Polunin *et al.*, 1995; Letourneur *et al.* 1997; Ferreira *et al.* 1998a; Zemke-White *et al.* 2002; Townsend & Tibbetts 2004; Raubenheimer *et al.* 2005).

Apesar de apresentar algumas limitações metodológicas, Taborsky e Limberg (1980), verificaram que *Parablennius sanguinolentus*, um blenídeo estritamente herbívoro que se alimenta preferencialmente das clorófitas *Enteromorpha*, *Cladophora* e *Chaetomorpha*, apresenta um ciclo diário de atividade forrageira com um pico no meio da tarde e sugeriram que esse

padrão é uma adaptação do peixe à sua fonte de alimentação. Esta adaptação estaria relacionada com um aumento na qualidade nutritiva das algas no período da tarde e de acordo com a estratégia de forrageamento ótima, proposta por MacArthur e Pianka (1966). Desta forma, a variação temporal na qualidade nutricional das algas selecionadas pelo peixe determinaria o padrão diário de forrageamento observado. De fato Zoufal e Taborsky (1991), mediram o conteúdo energético, a concentração de cinzas e de amido de algas filamentosas e *Ulva lactuca* utilizadas como fonte de alimento por duas populações de *P. sanguinolentus* e encontraram uma correlação positiva entre o conteúdo energético dessas algas e a taxa de forrageamento do blenídeo ao longo do dia.

Zoufal & Taborsky (1991) também verificaram que existe uma diferença no padrão de forrageamento entre as duas populações que utilizam diferentes fontes de alimentação: a população que ingere preferencialmente algas filamentosas aumenta a taxa de forrageamento até um pico no meio da tarde e um decréscimo até o pôr-do-sol, enquanto que na população que se alimenta de *U. lactuca* a taxa de forrageamento aumenta até o meio-dia e começa a decair no início da tarde até o fim do dia. Ainda segundo esses autores, essa diferença no padrão de forrageamento diário entre duas populações da mesma espécie que utilizam diferentes recursos seria mais uma evidência que suporta a hipótese de um padrão de forrageamento diário de peixes herbívoros representando um ciclo circadiano com controle exógeno (Taborsky & Limberg 1980; Zoufal & Taborsky, 1991).

Entretanto, os dados das análises químicas de Zoufal e Taborsky (1991) são duvidosos a ponto dos próprios autores não considerarem os dados das análises protéicas das algas por serem valores extremamente baixos e levantarem a hipótese de que possa ter havido uma falha no processamento do material ou um problema com os reagentes utilizados. Zemke-White e colaboradores (2002), colocaram em dúvida a validade dos dados de percentual de amido apresentados por Zoufal e Taborsky (1991) por serem valores de muito superiores aos previamente conhecidos na literatura.

Polunin e Klumpp (1989) encontraram resultados similares ao verificar a existência de um pico na taxa de forrageamento de diversas espécies de pomacentrídeos e acanturídeos no período da tarde e relacionar esse pico com um acúmulo de carbono proveniente da fotossíntese nas algas das quais esses peixes se alimentavam. Dessa maneira, uma maior atividade no período da tarde seria mais vantajosa para os peixes em termos de aquisição de carboidratos.

Entretanto, Zemke-White e colaboradores (2002) chamaram a atenção para o fato de que não basta existir uma variação na qualidade nutritiva das algas se esta variação não é significativa para os herbívoros. Ou seja, se esses peixes não forem capazes de ingerir, digerir e assimilar os produtos fotossintéticos, o padrão de forrageamento diário não poderia ser selecionado pela variação diária da produção desses compostos.

Diversos peixes que não possuem hábitos estritamente herbívoros também apresentam esse padrão diário de forrageamento. Indivíduos do onívoro *Girella tricuspidata* mostram um aumento em sua taxa de

fORAGEAMENTO DO INÍCIO DA MANHÃ ATÉ O MEIO DA TARDE, SEGUIDO DE UM GRANDE DECRÉSCIMO ATÉ O FIM DO DIA (Raubenheimer *et al.* 2005). Um padrão similar também é conhecido para *Acanthurus bahianus*, *Sparisoma tuiupiranga* e *Stegastes fuscus* que apresentam um pico de forrageamento no período da tarde e também ingerem detrito em larga escala (Ferreira *et al.*, 1998a).

Da mesma forma foi verificado que *S. cristata* incluiu grande quantidade de detrito na sua dieta e apresentou um aumento na taxa de forrageamento no período da tarde. Em vista disso, o padrão diário de forrageamento não deveria ser explicado apenas com base em variações na produção de produtos da fotossíntese, sendo necessários evocar outros fatores para justificar esse padrão.

Rickel e Genin (2005) ao investigarem o padrão de atividade dos três peixes recifais planctívoros *Dascyllus marginatus*, *Neopomacentrus miryae* e *Pseudanthias squamipinnis* durante o nascer e o pôr do sol, verificaram que existe uma assimetria entre a hora de início das atividades normais dos peixes pela manhã e o recolhimento no fim do dia no comportamento desses organismos. O padrão encontrado não é similar ao aumento e diminuição da intensidade solar durante esses períodos. Ou seja, o início da atividade de forrageamento pela manhã ocorre com uma menor intensidade de luz do que o recolhimento ao pôr-do-sol.

*S. cristata* apresentou um comportamento de forrageamento bastante similar aos peixes estudados por Rickel e Genin (2005): a atividade forrageira teve início aos primeiros raios de sol e cessou antes do sol se pôr por completo, sugerindo uma assimetria entre esses períodos. Enquanto pela

manhã a maioria dos indivíduos de *S. cristata* iniciou a atividade forrageira ao mesmo tempo, ao fim do dia muitos indivíduos já procuravam por abrigo enquanto outros poucos ainda forrageavam. Essa assimetria aparentemente deve estar relacionada a processos biológicos diferentes durante o nascer e o pôr-do-sol: a) dificuldade de acomodação da retina dos peixes de acordo com a intensidade luminosa, o que causa uma “cegueira momentânea”, especialmente ao pôr-do-sol; b) uma maior fome pela manhã devido à falta de atividade forrageira no período noturno; c) a busca de abrigo contra predadores noturnos e d) a competição intraespecífica pelos melhores abrigos (Rickel & Genin 2005).

De fato *S. cristata* aparentemente apresentou um comportamento durante o fim do dia bastante diferenciado, forrageando em pequenos intervalos de tempo, quando possíveis predadores estavam mais ativos. Outros peixes maiores, como *Diplodus argenteus* e *Kyphosus* spp. também surgiram para forragear sobre a MAE forçando *S. cristata* a procurar por abrigo (obs. pes.). Esses fatores podem ser fundamentais no desenvolvimento do padrão diário de forrageamento de *S. cristata*.

## **7. 2. Dieta**

Da mesma forma que ocorre com diversas espécies de peixes recifais que ingerem uma grande quantidade de detrito na MAE (Wilson & Bellwood

1997; Wilson 2000; Choat *et al.* 2002; Depczynski & Bellwood 2003), este estudo demonstrou que *S. cristata*, um importante componente da comunidade de peixes criptobênticos em Arraial do Cabo, não é uma espécie estritamente herbívora, ingerindo uma grande quantidade de detritos. Assim, sugere-se que, da mesma forma que ocorre em recifes de coral, os peixes criptobênticos de costões rochosos são extremamente importantes no fluxo de matéria e energia ao longo da cadeia trófica.

Este foi o primeiro estudo que objetivou quantificar a contribuição de detritos na dieta de *S. cristata*, além de identificar as algas e invertebrados mais abundantes em sua dieta numa perspectiva temporal e espacial.

Foi verificada uma grande contribuição de detritos na dieta de *S. cristata*, principalmente durante o inverno, quando este foi o item mais importante. Diversas espécies de algas, principalmente filamentosas também contribuíram de forma significativa para a dieta de *S. cristata*. Embora, de uma maneira geral, os invertebrados tenham sido pouco consumidos, observou-se uma grande variação no consumo deste item ao longo da ontogenia da espécie, com uma maior contribuição de invertebrados na dieta de exemplares menores.

Detrito é definido como matéria orgânica não viva e não fóssil que é colonizada por uma grande quantidade de microorganismos heterotróficos e autotróficos (Bowen 1979; Wilson 2000; Crossman *et al.* 2001). Gerking (1994) define como detritívoro o peixe que ingere predominantemente detrito.

Foi verificado que *S. cristata* consome grande quantidade de detrito, dependendo do local, época do ano e ontogenia. Devido à participação dessas diferentes variáveis na amostragem realizada, não foi possível classificar a



espécie como herbívora ou detritívora. Contudo, ficou evidente que esta espécie não se enquadra exclusivamente na categoria de herbívoros como alguns trabalhos propõem.

Estudos anteriores que investigaram a dieta de *S. cristata* nunca levaram em conta a participação dos detritos isoladamente e freqüentemente a classificam como herbívora. Randall (1967) analisou o conteúdo alimentar de 22 exemplares de *S. cristata* no Caribe e verificou que 99,2% do volume dos conteúdos analisados eram compostos de “detritos orgânicos” e algas como *Acanthophora spicifera*, *Amphiroa fragilissima*, *Bryopsis* sp., *Caulerpa* sp., *Ceramium* spp., *Dictyota* spp., *Hypnea musciformis*, *Laurencia* spp. e *Lyngbya* sp. Entretanto Randall (1967) não foi capaz de distinguir a real participação dos detritos na dieta desses peixes uma vez esse item foi quantificado junto com as algas. Nieder (1997) verificou uma participação de algas no conteúdo alimentar de *S. cristata* do Mediterrâneo entre 65 e 95% do volume analisado. Outro estudo (Mobley & Fleeger 1999) quantificou “matéria orgânica” como sendo um material amorfo composto por macroalgas, diatomáceas bentônicas, invertebrados sésseis (como briozoários, esponjas e tunicados) e detritos. Dessa forma estes autores classificam *S. cristata* como uma espécie herbívora.

Entretanto, assim como para *S. cristata*, a grande maioria dos estudos sobre conteúdo alimentar de peixes recifais não considera detrito como uma categoria distinta, muitas vezes juntando detrito com sedimento ou algas. Dos poucos estudos que identificam detrito como um item alimentar distinto apenas alguns o quantificam no conteúdo alimentar, o que dificulta saber a sua real participação na dieta dos peixes e diferenciar peixes detritívoros dos

herbívoros. Como consequência, a real participação do detrito na dieta dos peixes recifais sempre foi sub-amostrada, sendo que sempre se assumiu que o número de peixes detritívoros era pequeno (Depczynski & Bellwood 2003).

Assim, alguns estudos de comportamento alimentar apresentam uma inconsistência do método aplicado gerando uma interpretação errônea do comportamento alimentar dos peixes em questão e, conseqüentemente sobre- ou subjagam a participação destes na estruturação da comunidade e nas teias tróficas. No presente trabalho, tomou-se o cuidado de quantificar os itens alimentares isoladamente: detritos, sedimentos, invertebrados e algas a fim de melhor elucidar o comportamento alimentar de *S. cristata*.

Tararam & Wakabara (1982) propuseram que *S. cristata* fosse categorizada com onívora. Os autores estudaram a dieta de 40 exemplares coletados em poças de maré no litoral de São Paulo que se alimentaram preponderantemente de anfípodas como *Hyale media*. Porém, a quantidade de invertebrados encontrados por Tararam e Wakabara (1982) pode ser decorrente de análises baseadas em exemplares juvenis que exibem uma dieta rica nesses itens conforme verificado neste trabalho e em estudos anteriores (Mobley & Fleeger 1999). Além do fato de poças de maré serem locais caracteristicamente habitados por peixes juvenis (Gibson & Yoshiyama 1999; Griffiths 2003). Apesar de não identificarem detrito em suas análises, Tararam e Wakabara (1981) verificam a presença de sedimento e muco em uma grande proporção dos conteúdos analisados.

Mobley e Fleeger (1999) detectaram uma variação ontogenética na dieta de *S. cristata* com uma contribuição de “matéria orgânica” inferior a 65% em

exemplares menores que 30mm (comprimento padrão) e superior a 90% nos maiores que 30 mm. Eles também verificaram uma diferença na dieta de machos e fêmeas ao longo de um ciclo diário. Fêmeas apresentaram uma menor aquisição de “matéria orgânica” no período da noite. Os autores relacionaram essa diferença com uma maior proporção de invertebrados demersais ativos durante e noite (Mobley & Fleeger 1999).

Dessa forma, tanto o trabalho de Mobley e Fleeger (1999) como o presente estudo (Fig. 10) comprovam que a busca de recursos alimentares em *S. cristata* varia de acordo com seu estágio de desenvolvimento. O consumo de invertebrados foi de 25% e cerca de 2% para exemplares menores que 30 mm e maiores que 70 mm, respectivamente e o de algas, de 30% e 50% para as mesmas classes de tamanho. Ou seja, existiu uma inversão na importância desses dois itens alimentares ao longo do desenvolvimento ontogenético de *S. cristata*.

A participação de algas na dieta de *S. cristata* foi maior no verão, quando a água atinge suas menores temperaturas (Valentin 1984). Possivelmente o metabolismo de *S. cristata* nesses meses é bem reduzido pois além da taxa de forrageamento ser menor, o consumo de algas, um item de difícil digestão e assimilação quando comparado aos detritos (Montgomery & Gerking 1980; Wilson *et al* 2003), foi o maior verificado (Fig. 6). Por outro lado, durante o inverno, a contribuição de algas é superada por uma grande ingestão de detrito e diatomáceas. Esse padrão pode estar relacionado a uma variação desses itens ao longo do ano. O maior consumo de detrito e diatomáceas

durante o inverno na Ponta da Cabeça pode ser um reflexo de uma maior abundância e disponibilidade desses itens na MAE.

Atualmente sabe-se que diversos peixes que forrageiam sobre a MAE ingerem uma grande quantidade de detritos (Wilson & Bellwood 1997; Wilson 2000; Choat *et al.* 2002; Decpzyński & Bellwood 2003; Ferreira & Gonçalves 2006), e que esses detritos constituem uma importante fonte de nutriente para esses organismos (Wilson 2002; Wilson *et al.* 2003; Crossman *et al.* 2005).

É possível caracterizar nutricionalmente o detrito a partir do conteúdo de alguns de seus componentes (Crossman *et al.* 2001; Wilson *et al.* 2003). Devido ao fato de proteína e energia serem dois requerimentos básicos para os peixes crescerem e realizarem suas funções metabólicas (Fris & Horn 1993) a razão proteína : energia, inversamente proporcional à C : N, pode ser utilizada para definir o estado nutricional do detrito (Wilson *et al.* 2003).

Dessa forma, análises químicas em detritos e em algas filamentosas indicam que o conteúdo protéico dos dois recursos é similar, embora as algas tendam a exibir níveis protéicos um pouco mais elevados (Wilson & Bellwood 1997; Wilson 2002; Crossman *et al.* 2001; Purcell & Bellwood 2001). Entretanto, a razão proteína : energia é maior no detrito do que em algas (Wilson 2002) e a razão C : N menor (Wilson & Bellwood 1997; Wilson 2000; Purcell & Bellwood 2001), o que indica que o detrito é uma fonte de alimento relativamente mais nutritiva do que as algas (Wilson *et al.* 2003).

Além disso, os microorganismos presentes no detrito são uma rica fonte de nutriente para os peixes que forrageiam sobre a MAE (Choat & Clements 1998). Wilson e colaboradores (2001a) verificaram que de 4 a 10% da matéria

orgânica do detrito presentes na MAE no território do blenídeo *Salarias patzneri* na grande barreira de corais da Austrália era composta por bactérias. Outros microorganismos, como microalgas também apresentam uma importante função no detrito, sendo que diatomáceas bentônicas são muito importantes. As diatomáceas são responsáveis por 1 a 14% da matéria orgânica do detrito na MAE (Wilson *et al.* 2001a; Wilson 2002) e uma fonte de diversos compostos, como proteínas (Lourenço *et al.* 1998) que enriquecem ainda mais o detrito. Apesar dos microorganismos serem componentes relativamente pouco abundantes do detrito, eles são uma fonte potencial de contribuição de nutrientes ao mesmo.

Se for levado em conta que microalgas como as diatomáceas bentônicas encontradas no trato digestivo de *S. cristata* são usualmente classificadas como componentes do detrito, a composição desse detrito aumenta consideravelmente, podendo atingir valores de até 60%. Dessa forma, o *status* trófico de *S. cristata* pode variar bastante com relação à época do ano e local, fato comprovado devido à grande plasticidade alimentar dessa espécie, que ingere uma enorme gama de itens alimentares.

Os agregados detríticos presentes no trato digestivo de *S. cristata* podem conter uma quantidade substancial de microorganismos, que servem como uma fonte de nutrição em potencial. Segundo Choat e Clements (1998) alguns peixes recifais que ingerem detrito e sedimento são capazes de digerir as bactérias que colonizam esses recursos como uma forma de obter nutrientes.

Os agregados detríticos presentes nas análises de conteúdo alimentar de *S. cristata* foram compostos por pequenas partículas sem estrutura definida, sugerindo que sejam detritos amorfos. Segundo Bowen (1984), o detrito amorfo é composto geralmente por partículas translúcidas, menores que 250µm, e sem estruturas discretas, além de ser mais nutritivo e de mais fácil assimilação que a outra forma de detrito (Alber & Valiela 1994; Wilson 2000).

Com relação à identificação visual de detrito poderia ser posto em dúvida até que ponto os agregados detríticos observados nos conteúdos alimentares de *S. cristata* estavam presentes na MAE ou são fruto de processos digestivos do próprio peixe. Entretanto, é improvável que o detrito identificado tenha sido originário de trituração mecânica, uma vez que, assim como para *Salarias patzneri*, a estrutura de dentes e a ausência de dentes faríngeos em *S. cristata* sugerem que esses organismos são incapazes de realizar a maceração de outros itens alimentares (Wilson 2000; obs. pes.). Além disso a presença e abundância desses agregados nas porções anteriores do trato digestivo, bem como nas posteriores, sugere que o detrito não seja originário de nenhum processo químico de digestão (obs. pes.). Por conta disso, foi dado como certo que os agregados detríticos presentes no trato digestivo de *S. cristata* eram oriundos de processos de decomposição na MAE.

A fim de determinar de maneira mais precisa o exato papel trófico de *S. cristata* pesquisas a respeito da composição, digestibilidade, e capacidade de assimilação dos agregados detríticos e sua comparação com os outros itens alimentares ingeridos são necessários. A influência de *S. cristata* na estruturação da MAE deve ser determinada através de experimentos de

exclusão para que um melhor entendimento do papel desta espécie no sistema seja adquirido. O presente estudo sugere que, como acontece nos recifes de coral, a cadeia de detritos exerce um importante e pouco conhecido papel na trofodinâmica dos costões rochosos.

## 8. CONCLUSÕES

De uma maneira geral, *S. cristata* apresenta uma plasticidade em sua dieta composta de diferentes itens alimentares e com alguma variação espacialmente e temporalmente. Assim, não foi possível caracterizar a espécie exclusivamente dentro de uma categoria alimentar. Ao contrário disso, *S. cristata* altera seu hábito alimentar de acordo com o seu desenvolvimento, além de ingerir grandes quantidades de detrito.

Foi verificado um aumento na taxa de forrageamento no período da tarde com picos entre 13:00 e 14:00h, também comum para outros peixes sejam eles onívoros, herbívoros ou detritívoros. Assim, justificativas outras além do valor nutricional devem ser cuidadosamente averiguadas para explicar variações na taxa de forrageamento de peixes. Adicionalmente, mostrou-se que a taxa de forrageamento de *S. cristata* varia de acordo com a temperatura da água, independentemente da época do ano.

Verificou-se que *S. cristata* consome de 20 a 60% de detrito na sua dieta, dependendo do local, época do ano e ontogenia. Devido à presença dessas diferentes variáveis na amostragem realizada, não foi possível classificar a espécie como herbívora ou detritívora. Contudo, ficou evidente que a espécie não se enquadra exclusivamente na categoria de herbívoros, como alguns trabalhos propuseram.



Da mesma forma que ocorre com diversas espécies de peixes recifais que ingerem uma grande quantidade de detrito na MAE, o presente estudo mostrou que *S. cristata*, um importante componente da comunidade de peixes criotobênticos em Arraial do Cabo, não é uma espécie estritamente herbívora, ingerindo uma grande quantidade de detritos. Por conta disso, esse estudo sugere que, da mesma forma que ocorre em recifes de coral, os peixes criotobênticos nos costões rochosos são extremamente importantes no fluxo de matéria e energia através da cadeia de detritos.

## 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J. L. & Bellwood, D. R. 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series*, 206: 227 – 237.
- Alber, M. & Valiela, I. 1994. Biochemical composition of organic aggregates produced from the marine macrophyte-derived dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, 39: 717 – 723.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 226 – 265.
- Aragão, V. A. 2003. Métodos de análise de conteúdo estomacal. Estudo de caso: *Acanthurus coeruleus* (Bloch & Schneider, 1801) – Teleostei, Acanthuridae – na Reserva Biológica do Atol das Rocas. Dissertação e Mestrado, Universidade Federal Fluminense.
- Beldade, R; Erzini, K. & Gonçalves, E. J. 2006. Composition and temporal dynamics of a temperate rocky cryptobenthic fish assemblage. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86: 1221 – 1228.
- Berrios, V. & Vargas, M. 2004. Estructura trófica de la asociación de peces intermareales de la costa rocosa del norte de Chile. *Revista de Biología Tropical*, 52: 201 – 212.
- Bonaldo, R. M.; Krajewski, J. P.; Sazima, C. & Sazima, I. 2006. Foraging activity and resources use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Biology*, 149: 423 – 433.
- Bowen, S. H. 1979. A nutritional constrain in detritivory by fishes: the stunted population of *Sarotherodon mossambicus* in Lake Sibaya, South Africa. *Ecological Monographs*, 49: 17 – 31.
- Bowen, S. H. 1984. Evidence of a detritus food chain based on consumption of organic precipitates. *Bulletin of Marine Science*, 35: 440 – 448.
- Bruggemann, J. H. 1994. Parrotfish grazing on coral reefs: a trophic novelty. Tese de Doutorado, Universidade de Groningen.

- Carpenter, R. C. 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs*, 56: 345 – 363.
- Carvalho-Filho, A. 1999. *Peixes, costa brasileira*. São Paulo: Ed. Melro.
- Castro, C. E.; Echeverría, C. A.; Pires, D. O.; Mascarenhas, B. J. A. & Freitas, S. G. 1995. Distribuição de Cnidaria e Echinodermata no infralitoral de costões rochosos de Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 55: 471 – 480.
- Ceccarelli, D. M.; Jones, G. P. & McCook, L. 2001. Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 39: 355 – 389.
- Choat, J. H. 1991. The biology of herbivorous fishes on coral reefs. In: *The ecology of fishes on coral reefs*, P. F. Sale (ed.). San Diego: Academic Press, 120 – 155.
- Choat, J. H. & Clements, K. D. 1993. Daily feeding rates in herbivorous labroid fishes. *Marine Biology*, 117: 205 – 211.
- Choat, J. H. & Clements, K. D. 1998. Vertebrate herbivores in marine and terrestrial environments: a nutritional ecology perspective. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 29: 375 – 403.
- Choat, J. H.; Clements, K. D. & Robbins, W. D. 2002. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs I: Dietary analyses. *Marine Biology*, 140: 316 – 326.
- Choat, J. H.; Robbins, W. D. & Clements, K. D. 2004. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs II: Food processing modes and trophodynamics. *Marine Biology*, 145: 445 – 454.
- Crossman, D. J.; Choat, J. H. & Clements, K. D. 2005. Nutritional ecology of nominally herbivorous fishes on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 296: 129 – 142.
- Crossman, D. J.; Choat, J. H.; Clements, K. D.; Hardy, T. & McConochie, J. 2001. Detritus as food for grazing fishes on coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 46: 1596 – 1605.
- Depczynski, M. & Bellwood, D. R. 2003. The role of cyptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 256: 183 – 191.

- Dias, T.; Rosa, I. L. & Feitoza, B. M. 2001. Food resource and habitat sharing by the three Western South Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae: *Acanthurus*) off Paraíba coast, Northern Brazil. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology*, 5: 1 – 10.
- Ferreira, C. E. L. & Gonçalves, J. E. A. 2006. Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, south-west Atlantic. *Journal of Fish Biology*, 69: 1533 – 1551.
- Ferreira, C. E. L.; Gonçalves, J. E. A. & Coutinho, R. 2001. Community structure and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 353 – 369.
- Ferreira, C. E. L.; Peret, A. C. & Coutinho, R. 1998a. Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology*, 53 (Supl. A): 222 – 235.
- Ferreira, C. E. L.; Gonçalves, J. E. A.; Coutinho, R. & Peret, A. C. 1998b. 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, C. E. L.; Floeter, S. R.; Gasparini, J. L.; Ferreira, B. P. & Joyeux, J. C. 2004. Trophic structure patterns of Brazilian fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, 31: 1093 – 1106.
- Floeter, S. R.; Behrens, M. D.; Ferreira, C. E. L.; Paddock, M. J. & Horn, M. H. 2005. Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology*, 147: 1435 – 1447.
- Fris, M. B. & Horn, M. H. 1993. Effects of diets of different protein content on food consumption, gut retention, protein conversion, and growth of *Cebidichthys violaceus* (Girard), an herbivorous fish of temperate zone marine waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 166: 185 – 202.
- Gerking, S. D. 1994. *Feeding ecology of fishes*. San Diego: Academic Press.
- Gibson, R. N. & Yoshiyama, R. M. 1999. Intertidal fish communities. In: *Intertidal fishes: life at two worlds*, M. H. Horn, K. L. M. Martin & M. A. Chotowski (eds). San Diego: Academic Press, 264 – 296.

- Gillooly, J. F.; Brown, J. H.; West, G. B.; Savage, V. M. & Charnov, E. L. 2001. Effects of size and temperatures on metabolic rate. *Science*, 293: 2248 – 2251.
- Greenfield, D. W. & Johnson, R. K. 1990. Community structure of Western Caribbean blennioid fishes. *Copeia*, 1990 (2): 433 – 448.
- Griffiths, S. P. 2003. Rockpool ichthyofaunas of temperate Australia: species composition, residency and biogeography patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 173 – 186.
- Guimaraens, M. A. & Coutinho, R. 1996. Spatial and temporal variation of benthic marine algae at the Cabo Frio upwelling region, Rio de Janeiro, Brazil. *Aquatic Botany*, 52: 283 – 299.
- Harmelin-Vivien, M. L.; Peyrot-Clausade, M. & Romano, J. C. 1992. Transformation of algal turf by echinoids and scarid fishes on French Polynesian coral reefs. *Coral Reefs*, 11: 45 – 50.
- Hatcher, B. G. 1981. The interaction between grazing organisms and the epilithic algal community of a coral reef: a quantitative assessment. *Proceedings of the 4<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*, 2: 515 – 524.
- Hay, M. E. 1991. Fish-seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. In: *The ecology of fishes on coral reefs*, P. F. Sale (ed.). San Diego: Academic Press, 96 – 119.
- Horn, M. H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 27: 167 – 272.
- Horn, M. H. & Gibson, R. N. 1990. Effects of temperature on the food processing of three species of seaweed-eating fishes from European coastal waters. *Journal of Fish Biology*, 37: 237 – 247.
- Horn, M. H. & Ojeda, F. P. 1999. Herbivory. In: *Intertidal fishes: life at two worlds*, M. H. Horn, K. L. M. Martin & M. A. Chotowski (eds). San Diego: Academic Press, 197 – 222.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach content analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411 – 429.
- Jones, R. S. 1968. A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, 4: 369 – 371.

- Kotrschal, K. & Thomsom, D. A. 1986. Feeding patterns in eastern tropical Pacific blennioid fishes (Teleostei: Tripterygiidae, Labrisomidae, Chaenopsidae, Blenniidae). *Oecologia*, 70: 367 – 378.
- Letourneur, Y.; Galzin, R. & Harmelin-Vivien, M. 1997. Temporal variations in the diet of the damselfish *Stegastes nigricans* (Lacepede) on a Reunion fringing reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217: 1 – 18.
- Lewis, S. M. 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*, 56: 183 – 200.
- Lison de Loma, T.; Harmelin-Vivien, M.; Naim, O. & Fontaine, M. 2000. Algal food processing by *Stegastes nigricans*, an herbivorous damselfish: differences between an undisturbed and a disturbed coral reef site (La Réunion, Indian Ocean). *Oceanologica Acta*, 23: 793 – 804.
- Lobel, P. S. & Ogden, J. C. 1981. Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology*, 64: 173 – 183.
- Lourenço, S. O., Barbarino, E.; Márquez, U. M. L. & Aidar, E. 1998. Distribution of intracellular nitrogen in marine microalgae: basis for the calculation of specific nitrogen-to-protein conversion factors. *Journal of Phycology*, 34: 798 – 811.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100: 603 – 609.
- Meekan, M. G. & Choat, J. H. 1997. Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes: a comparison of temperate and tropical reefs. *Marine Biology*, 128: 373 – 385.
- Mobley, K. B. & Fleeger, W. 1999. Diet of *Scartella cristata*: an artificial habitat-associated blenny (Pisces: Blenniidae). *Vie et Milieu*, 49: 221 – 228.
- Motgomery, W. L. 1980. Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 47: 9 – 24.
- Montgomery, W. L. & Gerking, S. D. 1980. Marine macroalgae as food for fishes: an evaluation of potential food quality. *Environmental Biology of Fishes*, 5: 143 – 153.

- Montgomery, W. L.; Myrberg, A. A. & Fishelson, L. 1989. Feeding ecology of surgeonfishes (Acanthuridae) in the northern Red Sea, with particular references to *Acanthurus nigrofuscus* (Forsskål). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 132: 179 – 207.
- Nieder, J. 1997. Seasonal variation in feeding patterns and food niche overlap in the Mediterranean blennies *Scartella cristata*, *Parablennius pilicornis* and *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *P. S. Z. N.: Marine Ecology*, 18: 227 – 237.
- Nybakken, J. W. & Bertness, M. D. 2005. *Marine biology: An ecological approach*. San Francisco: Benjamin Cummings.
- Ojeda, F. P. & Muñoz, A. A. 1999. Feed selectivity of the herbivorous fish *Scartichthys viridis*: effects on macroalgal community structure in a temperate rocky intertidal coastal zone. *Marine Ecology Progress Series*, 184: 219 – 229.
- Osório, R.; Rosa, I. L. & Cabral, H. 2006. Territorial defence by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). *Journal of Fish Biology*, 69: 233 – 242.
- Polunin, N. V. C. 1988. Efficient uptake of algal production by a single resident herbivorous fish on the reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123: 61 – 76.
- Polunin, N. V. C. & Klumpp, D. W. 1989. Ecological correlates of foraging periodicity in herbivorous reef fishes of the Coral Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 126: 1 – 20.
- Polunin, N. V. C. & Klumpp, D. W. 1992. Algal food supply and grazer demand in a very productive coral reef zone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 164: 1 – 15.
- Polunin, N. V. C. & Koike, I. 1987. Temporal focusing of nitrogen release by periodically feeding herbivorous fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 111: 285 – 196.
- Polunin, N. V. C.; Hermelin-Viven, M. & Galzin, R. 1995. Contrasts in algal food processing among five herbivorous coral-reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 47: 455 – 465.

- Purcell, S. W. & Bellwood, D. R. 2001. Spatial patterns of epilithic algal and detrital resources on a windward coral reef. *Coral Reef*, 20: 117 – 125.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5: 665 – 847.
- Raubenheimer, D.; Zemke-White, W. L.; Phillips, R. J. & Clements, K. D. 2005. Algal macronutrients and food selection by the omnivorous marine fish *Girella tricuspidata*. *Ecology*, 86: 2601 – 2610.
- Rickel, S. & Genin, A. 2005. Twilight transitions in coral reef fish: the input of light-induced changes in foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 70: 133 – 144.
- Steneck, R. S. 1988. Herbivory on coral reefs: a synthesis. *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*, 1: 37 – 49.
- Taborsky, M. & Limberg, D. 1980. The activity rhythm of *Blennius sanguinolentus* Pallas, an adaptation to its food source? *P. S. Z. N.: Marine Ecology*, 1: 143 – 153.
- Tararam, A. S. & Wakabara, Y. 1982. Notes on the feeding of *Blennius cristatus* Linnaeus from a rocky pool of Itanhaém, São Paulo state. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 31: 1 – 3.
- Townsend, K. A. & Tibbetts, I. R. 2000. Biomass and distribution of herbivorous blennies in the southern Great Barrier Reef. *Journal of Fish Biology*, 56: 774 – 791.
- Townsend, K. A. & Tibbetts, I. R. 2004. The ecological significance of the combtoothed blenny in a coral reef ecosystem. *Journal of Fish Biology*, 65: 77 – 90.
- Underwood, A. J. 1997. *Experiments in ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Valentin, J. L. 1984. Analyse des paramètres hydrobiologiques dans la remontée de Cabo Frio (Brésil). *Marine Biology*, 82: 259 – 276.
- Wilson, S. K. 2000. Trophic status and feeding selectivity of blennies (Blenniidae: Salariini). *Marine Biology*, 136: 431 – 437.



- Wilson, S. K. 2001. Multiscale habitat associations of detritivorous blennies (Blenniidae: Salariini). *Coral Reefs*, 20: 245 – 251.
- Wilson, S. K. 2002. Nutritional value of detritus and algae in blenny territories on the Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271: 155 – 169.
- Wilson, S. K. & Bellwood, D. R. 1997. Cryptic dietary components of territorial damselfishes (Pomacentridae, Labroidae). *Marine Ecology Progress Series*, 153: 299 – 310.
- Wilson, S. K.; Burns, K. & Codi, S. 2001a. Identifying sources of organic matter in sediments from a detritivorous coral reef fish territory. *Organic Geochemistry*, 32: 1257 – 1269.
- Wilson, S. K.; Burns, K. & Codi, S. 2001b. Sources of dietary lipids in the coral reef blenny *Salarias patzneri*. *Marine Ecology Progress Series*, 222: 291 – 296.
- Wilson, S. K.; Bellwood, D. R.; Choat, J. H. & Furnas, M. J. 2003. Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 41: 279 – 309.
- Yoneshigue, Y. 1985. Taxonomie et ecologie des algues marines dans la région de cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil). Tese de Doutorado, Université d'Aix Marseille II.
- Yoneshigue-Valentin, Y. & Valentin, J. L. 1992. Macroalgae of the Cabo Frio upwelling region, Brazil: ordination of communities. In: *Coastal plants communities of Latin America*, U. Seeliger (ed.). New York: Academic Press, 31 – 50.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.
- Zemke-White, W. L.; Choat, J. H. & Clements, K. D. 2002. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. *Marine Biology*, 141: 571 – 579.
- Zoufal, R. & Taborsky, M. 1991. Fish foraging periodicity correlates with daily changes of diet quality. *Marine Biology*, 108: 193 – 196.