

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ABC
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E HUMANAS

VINÍCIUS FORNAGIERO PEREIRA

**IDENTIDADE E EFICIÊNCIA DOS PREDADORES DE OVOS
DOS NINHOS DEFENDIDOS PELO PEIXE SARGENTINHO
ABUDEFDUF SAXATILIS (ACTINOPTERYGII:
POMACENTRIDAE)**

SANTO ANDRÉ – SP

2021

VINÍCIUS FORNAGIERO PEREIRA

**IDENTIDADE E EFICIÊNCIA DOS PREDADORES DE OVOS
DOS NINHOS DEFENDIDOS PELO PEIXE SARGENTINHO
ABUDEFDUF SAXATILIS (ACTINOPTERYGII:
POMACENTRIDAE)**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Graduação Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal do ABC como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Zaniolo Gibran

SANTO ANDRÉ – SP

2021

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do ABC pela oportunidade de aprendizado.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Fernando Zaniolo Gibran, por me dar a chance de realizar este trabalho, por ser paciente e por sua dedicação em me guiar.

Ao Prof. Dr. Guilherme Henrique Pereira-Filho, do LABECMar-Unifesp, por disponibilizar os registros em vídeo, sem os quais a realização deste trabalho não seria possível.

Aos meus amigos e colegas do Bacharelado em Ciências Biológicas e do Laboratório de Evolução e Diversidade (LED I), por me acompanharem e ajudarem durante meu período na UFABC.

À minha família por todo o apoio que me deram durante meus estudos.

A todos os professores que se dedicaram a me ensinar.

Muito obrigado!

RESUMO

Abudefduf saxatilis é um peixe da família Pomacentridae que ocorre em ambientes recifais do Oceano Atlântico. Como ocorre em muitos membros da família, os machos desta espécie apresentam comportamento de cuidado e defesa do ninho e dos ovos, frequentemente formando “colônias” onde os ninhos de vários machos podem estar próximos. A defesa de ninhos é um comportamento amplamente estudado em vertebrados terrestres, principalmente em aves, porém menos conhecido em peixes. Sendo assim, procurei identificar, com base em 476 minutos de gravações em vídeos subaquáticos realizados em 2013 na Ilha Grande, Estado do Rio de Janeiro, quais os principais predadores de ovos de *A. saxatilis* e quais estratégias empregadas obtiveram maior sucesso na predação. Quatro espécies foram observadas consumindo ovos durante as gravações: *A. saxatilis* canibais que se aproximavam dos ninhos diretamente; e *Coryphopterus glaucofraenum* (Gobiidae), *Malacoctenus* spp. (Labrisomidae) e *Parablennius* spp. (Blenniidae) que usaram de aproximação furtiva. Os resultados indicam que *A. saxatilis* é altamente eficiente em defender os ovos de investidas individuais vindas de peixes conspícuos que ocupam a coluna d’água, obtendo 100% de sucesso em suas tentativas de afugentar estes invasores (que só foram capazes de consumir ovos se o guardião estivesse ausente ou se o guardião tolerasse sua presença no ninho), porém é menos eficiente contra predadores criptobênticos furtivos associados às frestas no substrato rochoso (em 26 ocasiões predadores furtivos foram capazes de consumir ovos mesmo com o guardião presente no ninho), indicando que para estes predadores uma maior complexidade recifal próxima aos ninhos pode ser um fator importante para aumentar a taxa de sucesso na predação de ovos. A importância da permanência de guardiões *A. saxatilis* junto aos seus ninhos para maior sobrevivência dos ovos também foi constatada, uma vez que em suas ausências ocorreram mais invasões aos ninhos e maior frequência da predação de ovos, tanto por predadores conspícuos quanto por predadores furtivos oportunistas.

Palavras-chave: Perciformes, cuidado parental, desova, peixes recifais.

ABSTRACT

Abudefduf saxatilis is a fish of the Pomacentridae family found in reef environments of the Atlantic Ocean. As in many species of this family, the males have nest and egg care with defensive behavior, often forming “colonies” where the nests of several males may be close together. Nest defense behavior is widely studied in terrestrial vertebrates, mainly in birds, however, it is less known in reef fishes. Therefore, I tried to identify, based on 476 minutes of underwater video recordings made in 2013 in Ilha Grande island, State of Rio de Janeiro, which are the main predators of *A. saxatilis* eggs, and which strategies they used more successfully. Four fish species were observed consuming *A. saxatilis* eggs: cannibals *A. saxatilis* individuals that conspicuously approached the nests; and *Coryphopterus glaucofraenum* (Gobiidae), *Malacoctenus* spp. (Labrisomidae), and *Parablennius* spp. (Blenniidae) using a furtive or sit-and-wait tactic. The results indicate that *A. saxatilis* is highly efficient in defending the eggs from individual attacks coming from conspicuous fish that swims by the water column, obtaining 100% of success when trying to fend off such invaders (which were only able to consume eggs when the guardian were absent, or when the guardian tolerated its presence in the nest), but is less efficient against furtive cryptobentic predators associated with shelters and crevices within the rocky substrate (on 26 occasions furtive predators were able to consume eggs even with the guardian present in the nest), which indicates that for those predators, greater reef complexity close to the nests may be an important factor that improves success rate of egg predation. The importance of the permanence of *A. saxatilis* individuals as nest guardians was also verified for a higher survivability of eggs, since the guardian’s absences resulted in a higher number of nest invasions and predation events, both by conspicuous predators as by sit-and-wait opportunistic fishes.

Keywords: Perciformes, parental care, spawning, reef fishes.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	7
OBJETIVOS	10
MÉTODOS	10
Gravações dos ninhos	10
Análise das imagens e dos dados	13
RESULTADOS	14
Guardiões e desovas	14
Aproximações e interações com guardiões	14
Consumo de ovos	16
Dieta das espécies que mais se aproximaram dos ninhos	18
Impacto do distanciamento prolongado dos guardiões.....	19
DISCUSSÃO	23
REFERÊNCIAS	28

INTRODUÇÃO

Pomacentridae é uma família de peixes Perciformes de distribuição global, ocorrendo tanto em águas temperadas quanto tropicais, com representantes de pequeno porte (< 25 cm de comprimento total, CT), geralmente com cores vivas e brilhantes (FRÉDÉRICH & PARMENTIER, 2016). São uma das famílias mais abundantes e importantes em ambientes recifais (WALKER & WOOD, 2005), sendo seus membros conhecidos popularmente no Brasil como peixes-donzela, mulatas e sargentinho. Pomacentrídeos são peixes territoriais que apresentam cuidado parental, geralmente realizado pelos machos adultos (i.e. cuidado paternal; FRÉDÉRICH & PARMENTIER, 2016). O gênero *Abudefduf* inclui 19 espécies descritas (AGUILAR-MEDRANO & BARBER, 2015).

Abudefduf saxatilis (sargentinho) é uma espécie encontrada em recifes tropicais e subtropicais do Oceano Atlântico, sendo que na costa brasileira ocorre desde o litoral do Maranhão até Santa Catarina (MENEZES et al., 2003), embora também ocorra no Caribe (FOSTER, 1987), na costa africana (FISHELSON, 1970) e no Mar Mediterrâneo (TSADOK et al., 2015; YOSEF & ABERGIL & MORELLI, 2019). Durante o dia podem ser encontrados forrageando em grupos, em águas rasas, geralmente até 12 m de profundidade (EMERY, 1973). São onívoros e generalistas, consumindo algas, crustáceos, moluscos, larvas planctônicas e ovos de peixes (AGUILAR-MEDRANO & BARBER, 2015; ADELIR-ALVES et al., 2016), tanto de outras espécies quanto de coespecíficos (CHENEY, 2008). É uma espécie associada a ambientes recifais, que nos meses de primavera e verão desova sobre substratos consolidados e tem os ovos cuidados e defendidos por machos adultos territoriais (BESSA & DIAS & SOUZA, 2007) (Figura I).



Figura I – Macho adulto de *Abudefduf saxatilis* defendendo um ninho. Indivíduo de aproximadamente 15 cm de comprimento total realizando cuidado parental dos ovos (mancha rosa púrpura sobre rocha). Esta coloração mais azul escura do peixe, entre as barras negras transversais, parece estar associada à esta fase reprodutiva (foto: Fernando Z. Gibran).

Pomacentridae é a décima quarta família de peixes com maior número de espécies no litoral brasileiro, com 14 registros (PINHEIRO et al., 2018), sendo *A. saxatilis* uma das mais comuns e abundantes (FLOETER et al., 2007).

Diferentemente de muitos outros pomacentrídeos, os machos e as fêmeas de *A. saxatilis* não apresentam diferenças de tamanho; também não é observável a dominância numérica de um dos sexos nas populações (BESSA et al., 2007). Seu período de reprodução no litoral sudeste do Brasil se estende de novembro até dezembro, os meses mais quentes do ano (BESSA et al., 2007), com desova ocorrendo durante todas as fases da Lua (FOSTER, 1987). Áreas próximas de desova contendo ninhos de diferentes machos são comuns, e os ninhos podem conter ovos de mais de uma fêmea e evento reprodutivo, em diferentes estágios de desenvolvimento (FOSTER, 1989).

Durante o período reprodutivo machos receptivos escolhem um local apropriado para o ninho, o qual defendem e realizam limpeza, removendo algas e

detritos de sua superfície (FOSTER, 1987). Limpeza do substrato realizada por grupos já foi observada, possivelmente devido à alta concentração de *A. saxatilis* em relação à disponibilidade de substrato adequado à nidificação; no entanto, após a limpeza coletiva a área foi dividida em territórios individuais (FRANCINI-FILHO et al., 2012). É neste local que ocorre a corte, sendo seguida pela desova e fecundação externa dos ovócitos pelo macho, sobre a superfície dura e plana previamente limpa. Após a fecundação o macho expulsa a fêmea do ninho. Um macho pode procriar com até cinco fêmeas durante um período de 1 a 3 dias, podendo obter até 250.000 ovos sob seus cuidados (FOSTER, 1987; PRAPPAS & GREENE & WHITE., 1991; BESSA et al., 2007) (Figura I). Os cuidados parentais incluem limpeza, remoção de ovos inviáveis, ventilação e defesa contra potenciais predadores (PRAPPAS & GREENE & WHITE, 1991). A eclosão das larvas ocorre de 4 a 5 dias após a desova, na ausência de luz, cerca de 30 a 70 minutos após o pôr-do-sol (FOSTER, 1987; MCALARY & MCFARLAND, 1993).

Neste trabalho utilizei registros de vídeos subaquáticos para registrar a identidade e as estratégias empregadas pelos predadores de ovos de *A. saxatilis*, comparando suas eficiências para aproximação e sucesso no consumo de ovos. Já foi demonstrado que alguns peixes predadores se aproveitam para consumir os ovos dos ninhos enquanto o defensor está distraído (e.g. PRAPPAS & GREENE & WHITE, 1991). Também fiz o registro e a classificação das interações dos guardiões com outros peixes que tenham se aproximado dos ninhos.

Informações sobre cuidado parental e defesa de ovos e ninhos de peixes recifais são escassas, em contraste com o que há sobre aves (TYLER III, 1995). Esta escassez de informações sobre a biologia reprodutiva de peixes também foi destacada nos trabalhos de PRIVITERA (2002), com gobiídeos tropicais (Gobiidae), e PAJUELO et al. (2003), com *Diplodus cervinus* (Sparidae). Como há diferenças entre os ambientes recifais marinhos e os ambientes terrestres ocupados por aves (e.g. tridimensionalidade, complexidade topográfica, heterogeneidade e disponibilidade de abrigos para um número relativamente maior de potenciais predadores etc.) é relevante a realização de estudos deste tipo para compreensão da dinâmica da predação de ovos bentônicos nos recifes, visando auxiliar nos planos de conservação e manejo. Por isto escolhemos como o modelo deste estudo uma das espécies de peixes recifais mais abundantes no litoral sudeste do Brasil (GIBRAN & MOURA, 2012).

OBJETIVOS

1. Identificar quais os predadores e quais estratégias empregadas para predação dos ovos nos ninhos de *A. saxatilis* possuem maiores taxas de sucesso;
2. Identificar possíveis fatores no comportamento do *A. saxatilis* guardião e no ambiente que possam afetar a sobrevivência das desovas e a taxa de sucesso dos predadores de ovos.

MÉTODOS

Gravações dos ninhos

Analisei 476 minutos de gravações em vídeos subaquáticos de cinco ninhos defendidos por indivíduos de *A. saxatilis* (Tabela I, Figura II). Os registros foram obtidos remotamente em 2013, na Ilha Grande (Estado do Rio de Janeiro), pelo Prof. Dr. Guilherme H. Pereira-Filho, do LABECMar-Unifesp. O fato de os registros serem remotos exclui a interferência da presença dos mergulhadores nos comportamentos dos peixes (ver PEREIRA & LEAL & ARAÚJO, 2016). Todos os registros foram realizados durante o dia e em profundidades de até 10 m.

Como os registros em vídeos foram obtidos com as câmeras subaquáticas posicionadas a diferentes distâncias dos ninhos, nem todos puderam ser usados para o estudo dos diferentes eventos (Tabela I). Nos ninhos onde a câmera foi posicionada mais distante dos ovos foi possível observar a movimentação de peixes ao redor do ninho e, portanto, foi possível registrar peixes que se aproximaram sem causar uma reação agonística do guardião. Já nos ninhos onde a câmera estava muito próxima dos ovos o campo de visão estreito impossibilitou tais observações. Apenas nos ninhos onde a câmera estava próxima dos ovos foi possível observar a predação de ovos e, nos outros ninhos, não ocorreu a aproximação bem sucedida de outros peixes. Interações agonísticas com o guardião do ninho foram visíveis em todos os ninhos, mas registro de interações com peixes criptobênticos de pequeno porte (i.e. < 5 cm de comprimento total, CT) foram impossibilitadas quando a câmera estava afastada, e interações com peixes de maior porte (i.e. > 5 cm CT) que ocupam a coluna d'água foram subestimadas quando a câmera estava posicionada próxima.

Tabela I – Síntese das informações sobre cada ninho e tipos de eventos registrados (“X” indica ocorrência e “-” impossibilidade de registro). Guardião é o indivíduo de *Abudefduf saxatilis* que executa cuidado paternal dos ninhos e ovos.

Local	Distância câmera - ninho	Início da gravação (BRT)	Minutos de gravação	Aproximação pacífica	Interação com guardião	Consumo de ovos
NINHO 1	> 2,0 m	13h08min	121	X	X	-
NINHO 2	> 2,0 m	13h14min	118	X	X	-
NINHO 3	> 2,0 m	13h00min	74	X	X	-
NINHO 4	< 1,0 m	13h00min	90	-	X	X
NINHO 5	< 1,0 m	13h50min	72	-	X	X

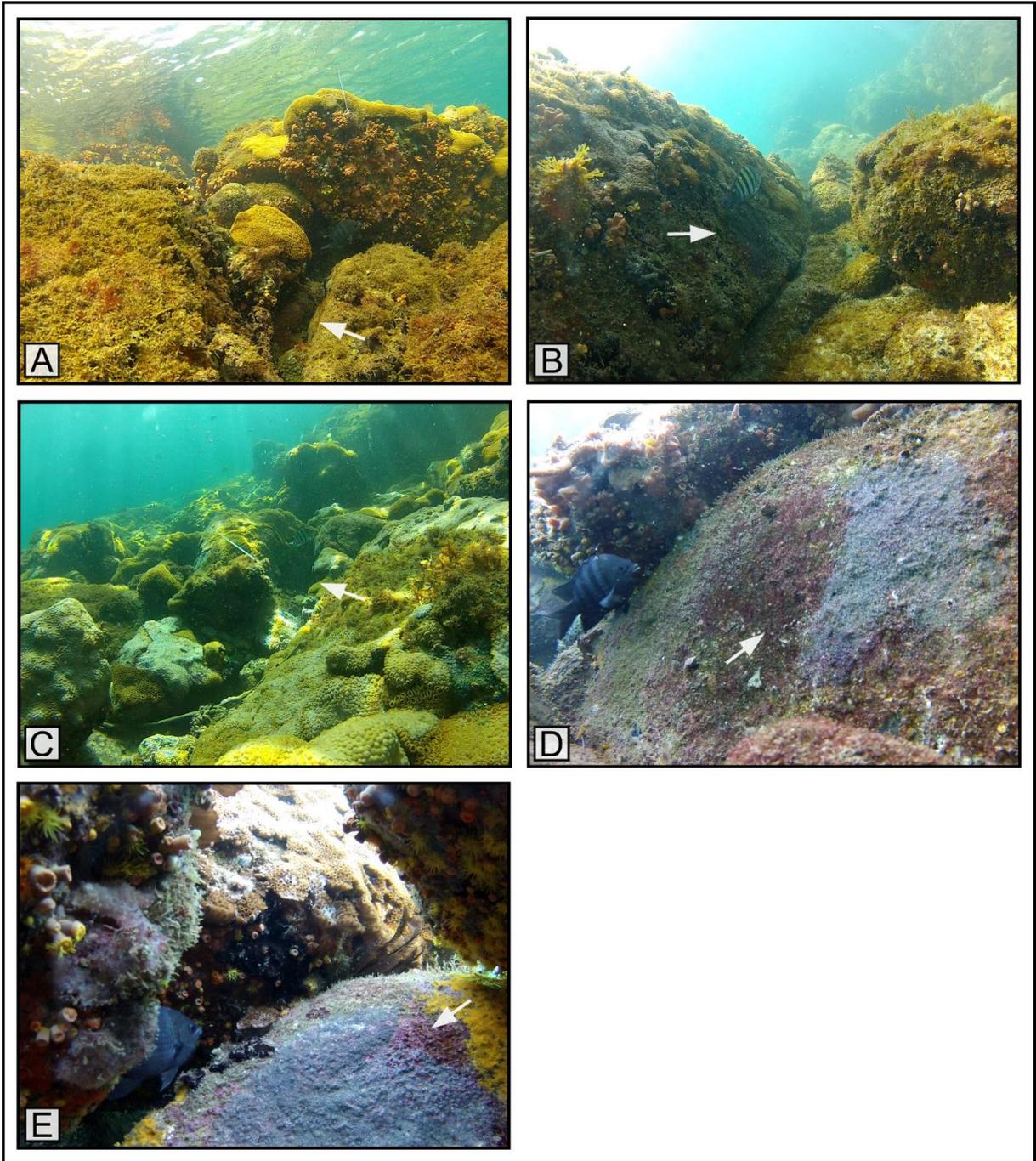


Figura II – Ninhos defendidos por *Abudedefduf saxatilis* utilizados neste estudo. As setas brancas indicam os ninhos/desovas. A: ninho 1; B: ninho 2; C: ninho 3; D: ninho 4; E: ninho 5 (ver Tabela I).

Análise das imagens e dos dados

Estimei o comprimento total (CT) de cada guardião e as áreas e estrutura das desovas, quando visíveis, usando como referência uma escala graduada de 10 cm registrada nos vídeos após cada colocação das câmeras. Então analisei os vídeos registrando as interações agonísticas envolvendo os guardiões e também a predação de ovos. Para cada evento gerei uma imagem estática do trecho de vídeo na qual o peixe invasor estivesse o mais visível possível, obtendo sua identidade com auxílio do meu orientador. Registrei o momento (minutos e segundos de vídeo) em que ocorreram as interações agonísticas e outros eventos, como a predação de ovos e o guardião se ausentando do ninho.

Também registrei todos os organismos vágeis visíveis nas gravações, anotando também os que tenham se aproximado do ninho sem gerar uma reação agonística do guardião. A distância requerida para considerar uma aproximação dos ninhos (~ 1,5 metro) foi estipulada com base na distância máxima com a qual cada guardião reagiu à aproximação de outros peixes. No caso dos ninhos 4 e 5 não foi possível realizar tais registros devido à proximidade entre as câmeras e os ninhos restringindo o campo visual (Tabela I).

Todas as espécies vágeis registradas foram quantificadas, considerando-se em quantos ninhos foram observadas, quantos eventos de aproximação a um ninho ocorreram, quantas interações agonísticas se envolveram com algum guardião e quantos eventos de predação tiveram sucesso (com base na técnica de observação comportamental “animal focal”, onde a atenção do pesquisador fica restrita a apenas um indivíduo por vez, ALTMANN, 1974). Posteriormente essas espécies foram classificadas com base na dieta obtida da literatura científica.

RESULTADOS

Guardiões e desovas

Os guardiões observados nos ninhos 1, 2 e 3 possuíam tamanhos semelhantes (~19 cm CT), assim como os observados nos ninhos 4 e 5 (~14 cm CT). A área aproximada de desova no ninho 5 (220 cm² visíveis, mas com parte fora de enquadramento) era aproximadamente 75% maior que a do ninho 4 (128 cm²). Nos ninhos 1, 2 e 3 não foi possível calcular a área de desova (por não estarem visíveis ou devido à distância e posição da câmera).

Aproximações e interações com guardiões

Dezesseis espécies de peixes foram observadas próximas aos ninhos, dentre as quais 15 provocaram alguma reação agonística ao menos uma vez neste estudo (Tabela II).

Tabela II - Lista das espécies de peixes observadas próximas aos ninhos e respectivas guildas tróficas, sendo Ag o número de aproximações recebidas de forma agonística pelo guardião, NAg o número de aproximações que não resultaram em reação agonística (“-” indica zero aproximação, “--” indica que este dado não pode ser contabilizado). Guildas tróficas: HERE = herbívoro errante; ONV = onívoro; INS = consumidor de invertebrados sésseis; INM = consumidor de invertebrados móveis; PLCT = planctívoro; HERT = herbívoro territorial. Fonte: FLOETER et al., 2007.

Família/Nome	Ninho 1		Ninho 2		Ninho 3		Ninho 4		Ninho 5		Guilda trófica
	Ag	NAg									
Acanthuridae											
<i>Acanthurus bahianus</i>	-	-	1	1	-	-	-	--	-	--	HERE
Blenniidae											
<i>Parablennius</i> spp.	--	--	--	--	--	--	4	--	-	--	ONV
Chaetodontidae											
<i>Chaetodon striatus</i>	1	-	1	-	-	-	2	--	-	--	INS
Dactylopteridae											
<i>Dactylopterus volitans</i>	1	-	-	4	-	-	-	--	-	--	INM
Gobiidae											
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	--	--	--	--	--	--	1	--	-	--	PLCT
<i>Elacatinus figaro</i>	1	-	-	-	-	-	-	--	-	--	INM
Haemulidae											
<i>Haemulon steindachneri</i>	-	7	-	2	-	-	-	--	-	--	INM/PLCT
Kyphosidae											
<i>Kyphosus</i> spp.	-	-	1	3	-	-	-	--	-	--	HERE
Labrisomidae											
<i>Malacoctenus</i> spp.	--	--	--	--	--	--	-	--	10	--	INM
Labridae (Scarini)											
<i>Sparisoma frondosum</i>	-	-	1	2	-	-	-	--	-	--	HERE
<i>Sparisoma tuiupiranga</i>	-	-	1	3	-	-	-	--	-	--	HERE
Pomacanthidae											
<i>Pomacanthus paru</i>	-	-	-	-	-	-	-	--	1	--	ONV
Pomacentridae											
<i>Abudefduf saxatilis</i>	29	-	58	-	29	-	21	--	26	--	ONV
<i>Stegastes fuscus</i>	2	63	3	3	2	16	2	--	-	--	HERT
Sciaenidae											
<i>Pareques acuminatus</i>	1	-	-	-	-	-	-	--	-	--	INM
Sparidae											
<i>Diplodus argenteus</i>	-	-	4	1	1	-	-	--	-	--	ONV

Dentre as 310 aproximações registradas envolvendo outros peixes, 205 causaram reação agonística do guardião. O maior número de encontros agonísticos foi com outros indivíduos de *A. saxatilis* (Figura III).

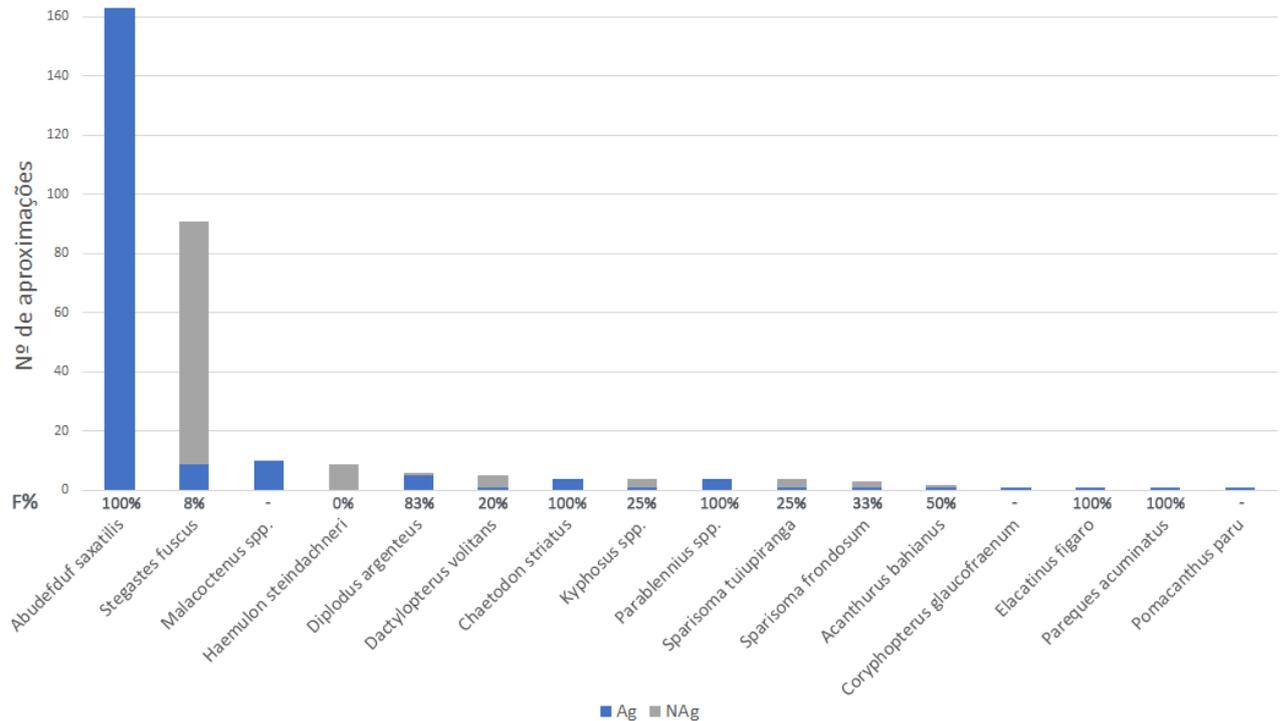


Figura III – Quantificação de aproximações aos ninhos e reações dos guardiões: Ag é o número de aproximações recebidas de forma agonística, NAg o número de aproximações que não causaram reação agonística e F% a frequência com a qual as aproximações de cada espécie de peixe foram recebidas agonisticamente (apenas para aproximações observadas nos ninhos 1, 2 e 3, “-” indica ausência do dado).

Consumo de ovos

Os ovos foram consumidos por apenas quatro espécies de peixes, principalmente por outros *A. saxatilis* (canibalismo) (Tabela III). Todos os indivíduos destas espécies, exceto os *A. saxatilis* canibais, aproximam-se do ninho e investem contra os ovos de forma furtiva, usando rochas e outros obstáculos da paisagem (Figura IV). Desta forma, puderam se aproximar dos ninhos sem serem notados pelos guardiões. Durante os 163 minutos de gravação dos ninhos 4 e 5 os predadores furtivos atacaram 34 vezes os ovos enquanto os guardiões estavam distantes ou voltados em sentido oposto, sendo capazes de efetuar de 1-3 mordidas rapidamente antes de serem notados e expulsos. Apenas um único ataque com aproximação furtiva com o guardião presente e virado na direção do predador foi registrado, onde um indivíduo de *Malacoctenus spp.* efetuou uma única mordida antes de ser afugentado. Dos 26 ataques efetuados enquanto o guardião estava presente no ninho, em oito o predador deu uma única mordida nos ovos e imediatamente se escondeu sem ser

notado, esta tática foi observada para *Malacoctenus* spp. e *Parablennius* spp. Nas nove ocasiões em que predadores furtivos investiram quando o guardião estava ausente houve permanência dos predadores no ninho por até 90 segundos, efetuando até 30 mordidas nas desovas. Também observei que os peixes pequenos e crípticos passavam despercebidos se imóveis e estacionários, sendo que um *Coryphopterus glaucofraenum* de aproximadamente 3,5 cm permaneceu imóvel sobre os ovos com o guardião presente no ninho por 20 segundos, sendo notado e expulso apenas quando deu uma mordida na desova.

Tabela III - Lista das espécies observadas consumindo ovos (apenas peixes), juntamente com o número de vezes que foram capazes de invadir o ninho para consumir os ovos. Contabilizei apenas invasões que resultaram em ao menos uma mordida nos ovos (C), sendo finalizada quando o predador se ausentava dos ovos; e o total de mordidas/investidas nas desovas (M) (eventos que ocorreram apenas nos ninhos 4 e 5).

Família	Espécie	Ninho 4		Ninho 5	
		C	M	C	M
Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i>	0	0	27	234
Gobiidae	<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	2	40	0	0
Labrisomidae	<i>Malacoctenus</i> spp.	6	10	18	41
Blenniidae	<i>Parablennius</i> spp.	4	11	5	51

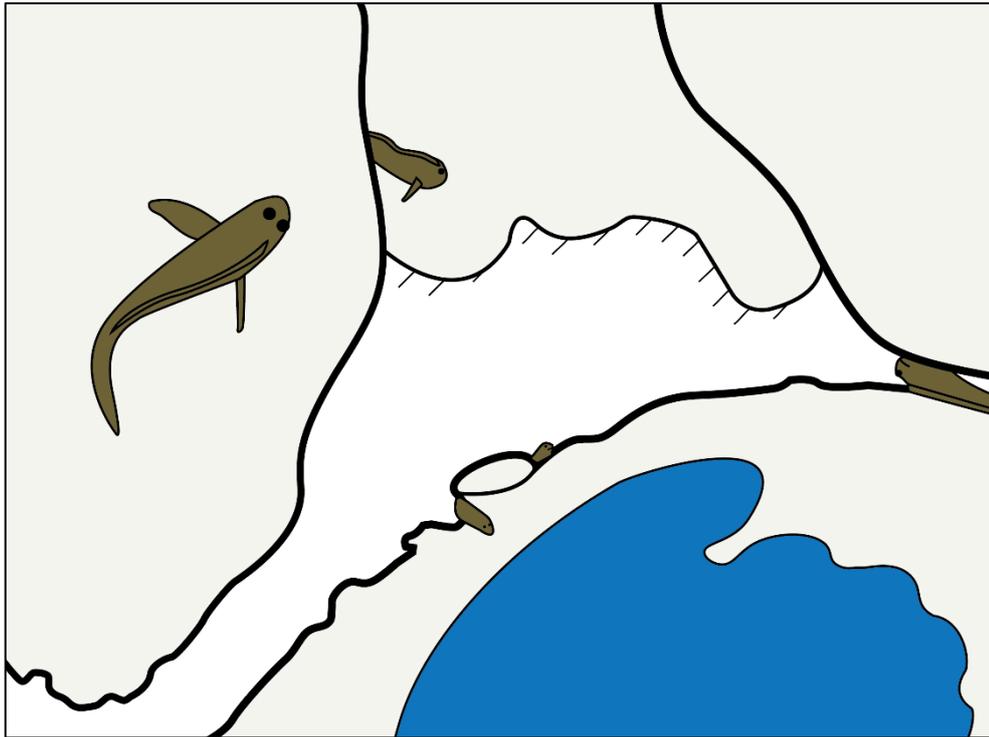


Figura IV – Ilustração representativa da posição de aproximação e esconderijos dos peixes predadores furtivos de ovos (no ninho 5), das famílias Blenniidae, Labrisomidae e Gobiidae (desova representada em azul).

Dieta das espécies que mais se aproximaram dos ninhos

As espécies com as quais os guardiões interagiram agonisticamente têm, em sua maioria, dieta invertívora (i.e., são consumidores de invertebrados bentônicos) ou onívora (i.e., alimentam-se tanto de algas quanto de outros animais), somando 93% do número total de interações agonísticas (Figura V).

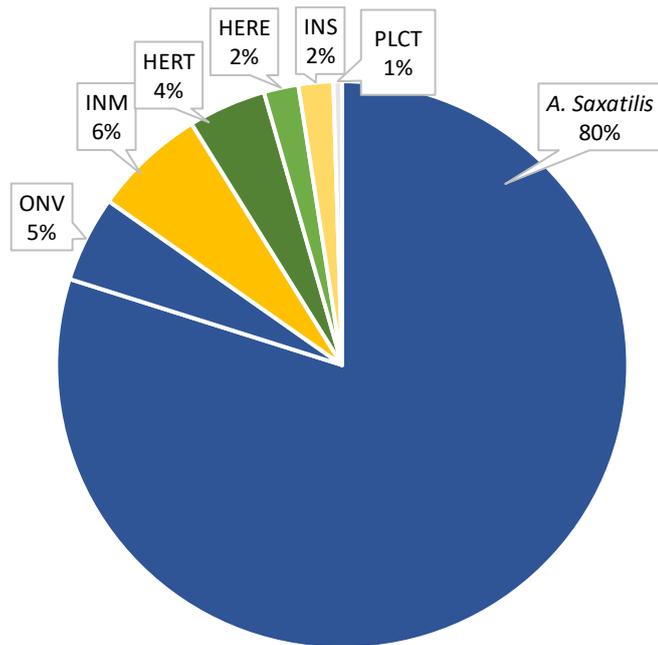


Figura V – Guildas tróficas das espécies que se envolveram em interações agonísticas com *Abudedefduf saxatilis* guardiões por porcentagem de interações. *Abudedefduf saxatilis* está separado dos outros onívoros para evidenciar o quão dominante foram tais interações com coespecíficos. INM = consumidor de invertebrados móveis; ONV = onívoro; HERT = herbívoro territorial; HERE = herbívoro errante; INS = consumidor de invertebrados sésseis; PLCT = planctívoro.

Impacto do distanciamento prolongado dos guardiões

Durante as gravações os guardiões se ausentaram dos ninhos diversas vezes (Tabela IV), sendo que majoritariamente (64%) este comportamento ocorreu por influência humana, devido ao tráfego de embarcações motorizadas e à presença de mergulhadores/nadadores (audíveis e, por vezes, visíveis nas gravações), inclusive durante a colocação das câmeras.

Tabela IV – Quantidade de vezes que o guardião se ausentou do ninho por mais de 10 segundos e a soma total dos segundos nestes afastamentos. Em todos os ninhos (exceto o ninho 3) o guardião estava ausente no início das gravações, nestes casos foram considerados apenas os segundos de ausência registrados nas gravações.

Ninho	<i>n</i> de afastamentos maiores que 10 segundos	Segundos afastado do ninho nas gravações
Ninho 1	4	57
Ninho 2	8	474
Ninho 3	0	0
Ninho 4	14	506
Ninho 5	1	900

Quando o guardião não estava presente ocorreram comparativamente mais invasões bem sucedidas, tanto de predadores conspícuos quanto de furtivos, e a diferença na quantidade de mordidas nas desovas foi maior (Figura VI). No entanto, a presença do guardião inibiu mais ataques e consumo de ovos por predadores conspícuos do que por predadores furtivos (Figura VI).

Para verificar se os predadores seriam mais atraídos a um ninho após este permanecer desprotegido verifiquei a frequência de interações agonísticas do guardião (um indicativo de frequência de tentativas de invasão ao ninho) durante os 60 segundos após seu retorno ao ninho após um distanciamento de ao menos 10 segundos, e comparei com a frequência de interações agonísticas no restante do tempo em que o guardião esteve presente (Figura VII). No ninho 1 observei que a frequência de interações agonísticas após o distanciamento prolongado do guardião mais que dobrou. No entanto, este fenômeno não foi observado no ninho 2, onde ocorreu o oposto. O guardião do ninho 3 nunca se distanciou pelo tempo mínimo de 10 segundos, portanto não é possível fazer esta comparação neste ninho. Comparativamente, a diferença entre as frequências de interações agonísticas entre períodos de permanência e após distanciamentos do guardião foi menor que 7%, porém seriam necessárias mais réplicas para compará-las estatisticamente (Figura VII).

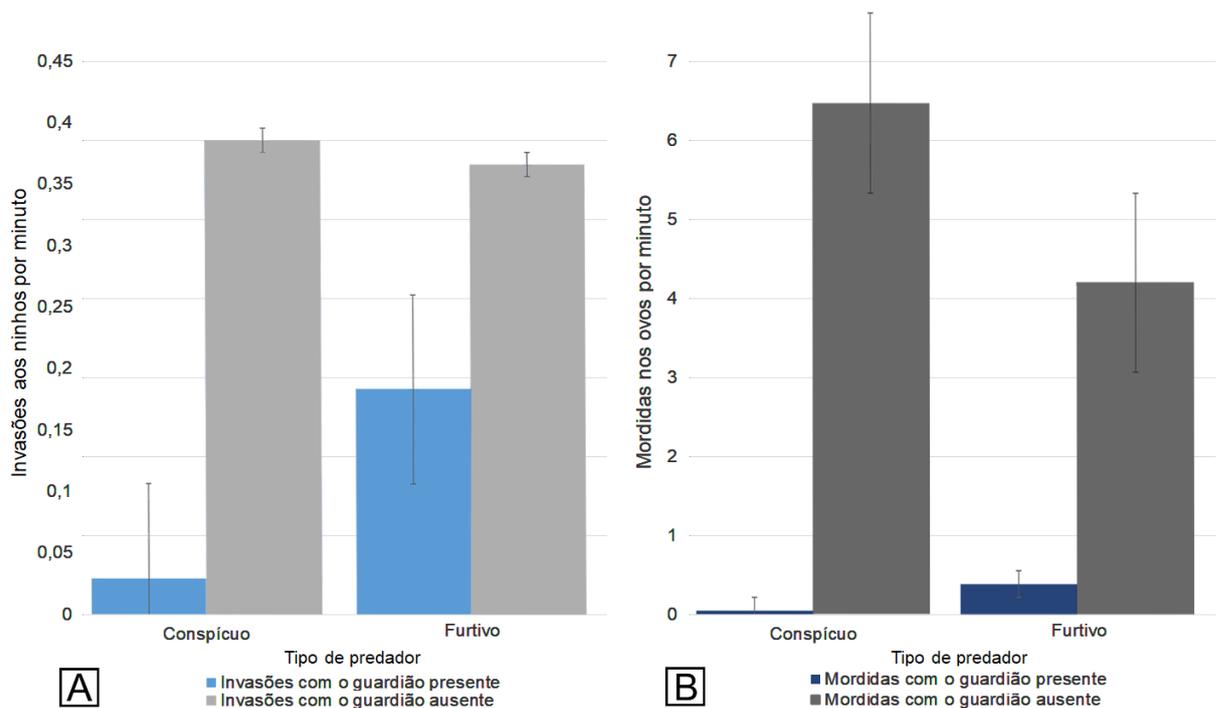


Figura VI – A: Frequência de invasões aos ninhos na presença e na ausência do guardião, separadas por tipo de predador. Apenas invasões que resultaram em consumo de ovos foram contabilizadas, considerando uma invasão finalizada quando o predador se afastou dos ovos; B: Frequência de mordidas nos ovos na presença e na ausência do guardião. Em ambos os gráficos, para os predadores furtivos apenas os ninhos 4 e 5 foram considerados, já que apenas nestes ninhos foi possível visualizá-los.

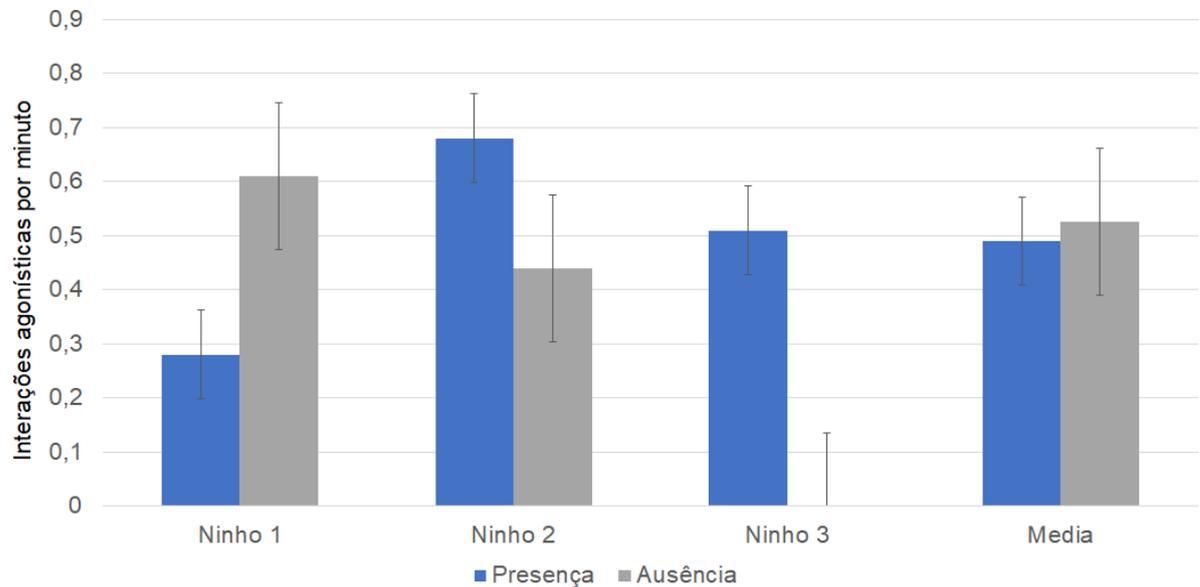


Figura VII – Frequência de interações agonísticas dos invasores de ninhos com o guardião nos 60 segundos após retornar de um distanciamento de ao menos 10 segundos de duração (Ausência) e no restante do tempo presente no ninho (Presença). Apenas os ninhos 1, 2 e 3 foram contabilizados, pois o menor campo de visão nos ninhos 4 e 5 prejudicou a quantificação de aproximações vindas da coluna d’água. O ninho 3 não foi utilizado para calcular a média na ausência, uma vez que o guardião deste ninho nunca se ausentou pelo período mínimo de 10 segundos.

DISCUSSÃO

Um número elevado de interações agonísticas está relacionado à menor taxa de sobrevivência das desovas (ROGRIGUES, 2013). O maior número de interações envolvendo comportamentos agonísticos (163 interações, 79,5% do total) foi com outros indivíduos de *Abudefduf saxatilis*. Também não observei aproximações não agonísticas de outros *A. saxatilis* nos ninhos estudados. Este resultado não é surpreendente, já que os indivíduos desta espécie nidificam próximos uns dos outros e competem por espaço (FOSTER, 1989), além de serem onívoros oportunistas (AGUILAR-MEDRANO & BARBER, 2015; ADELIR-ALVES et al., 2016). Indivíduos de *A. saxatilis* também foram observados nos comportamentos agonísticos mais frequentes de *Stegastes rocasensis* (um pomacentrídeo territorial) (SOUZA & ILARRI, 2013), sendo estas interações mais comuns enquanto os indivíduos de *S. rocasensis* nidificavam. Pela alta frequência de ocorrência e abundância (GIBRAN & MOURA, 2012), *A. saxatilis* pode ser considerado um importante predador de ovos bentônicos nos ambientes recifais costeiros do sudeste do Brasil.

Outras espécies de peixes com as quais observei o maior número de interações agonísticas foram: *Malacoctenus* spp. (10 interações), invertívoro associado a substratos rochosos e frestas (PEREIRA & JACOBUCCI, 2008) já observado como invasor de ninhos de *S. rocasensis*; *Stegastes fuscus* (nove interações), um pomacentrídeo classificado como herbívoro territorial, mas com tendência à onivoria (DUBIASKI-SILVA & MASUNARI, 2008) observado nas proximidades de quase todos os ninhos de *A. saxatilis* (com exceção do ninho 5 que possuía menor campo de visão) – também já foi observado consumindo ovos de *A. saxatilis* à noite (CERVIGÓN, 1993 *apud* FROESE & PAULY, 2021); *Diplodus argenteus* (cinco interações), onívoro (DUBIASKI-SILVA & MASUNARI, 2008), já observado consumindo ovos de *A. saxatilis* (MARQUES & BARREIROS, 2015; Netto & KROHLING, 2012); *Parablennius* spp. (cinco interações), onívoro associado a substratos rochosos e fendas (NIEDER, 1997;) e consumidor de ovos de moluscos (MARTINS et al., 2018); e *Chaetodon striatus* (quatro interações), um invertívoro conhecido por consumir ovos de crustáceos (LIEDKE et al., 2016). A expulsão de *Elacatinus figaro* a princípio pode parecer inesperada, uma vez que a presença de um peixe-limpador deveria ser

positiva, porém indivíduos de *E. figaro* já foram observados predando ovos de *A. saxatilis* (ARAÚJO et al., 2004).

Contra espécies predominantemente herbívoras a prevalência de comportamento agonístico foi menor. Peixes herbívoros como budiões do gênero *Sparisoma*, *S. frondosum* e *S. tuiupiranga*, se aproximaram dos ninhos sem desencadear uma resposta agonística dos guardiões 67% e 75% das vezes, respectivamente, nos ninhos 1, 2 e 3. Outras espécies que desencadearam pouca ou nenhuma interação agonística ao se aproximar dos ninhos contabilizados foram *Haemulon steindachneri* (nenhuma), um invertívoro que forrageia à noite e já foi observado com ovas de peixes no estômago (ESTRADA-R, 1986); *Dactylopterus volitans* (20%), invertívoro (SEGADILHA et al., 2017); *Kyphosus* spp. (25%), classificado como herbívoro errante, com tendência à onivoria (SILVANO & GÜTH, 2006); e *Stegastes fuscus* (8%). A menor proporção de interações agonísticas com *H. steindachneri* e *S. fuscus*, conhecidos predadores de ovos, pode ser explicada também pelas gravações terem sido realizadas durante o dia, sendo que *H. steindachneri* se alimenta durante a noite e que o registro de consumo de ovos de *A. saxatilis* por *S. fuscus* na literatura foi também durante à noite. É possível que este tipo de predação seja noturno e oportunístico, pois ambas as espécies costumam estar ativas também durante o dia (GIBRAN, observações pessoais). Estudos feitos com *Stegastes fasciolatus* e *Abudefduf vaigiensis* no Oceano Pacífico também mostraram poucas interações agonísticas entre estas espécies quando *A. vaigiensis* nidificava no território de *S. fasciolatus*, no entanto *S. fasciolatus* frequentemente consumia ovos do ninho de *A. vaigiensis* quando este se ausentava (JAN, 1995).

Dentre os ninhos com maior campo de visão (1, 2 e 3) registrei no ninho 1 a presença mais significativa de *S. fuscus* que, em quatro ocasiões, foi observada defendendo o território de outros peixes próximo ao ninho de *A. saxatilis*, muito raramente se envolvendo em interações agonísticas com o guardião (apenas 2 de 65 passagens próximas desencadearam uma reação), condizendo com as observações feitas por JAN (1995). O ninho 1 teve também a menor quantidade de interações agonísticas por hora (aproximadamente 17,35), contra 36,1 do ninho 2 e 24,6 do ninho 3. Isso indica que a presença de um *S. fuscus* territoriais nas proximidades dos ninhos de *A. saxatilis* pode reduzir o número de potenciais predadores de ovos na área, sendo outra possível justificativa para a maior tolerância de *A. saxatilis* para com *Stegastes*.

Isto poderia estar relacionado ao efeito “dear-enemy”, já observado em pomacentrídeos (MYBERG, JR & RIGGIO, 1985), onde um animal territorial apresenta maior tolerância a seus vizinhos. Neste caso, a territorialidade e o patrulhamento de *S. fuscus* parece beneficiar a guarda dos ovos por *A. saxatilis*.

Os resultados indicam que o comportamento de defesa dos ovos é de fato mais direcionado contra espécies que costumam consumir, ou que são consumidores potenciais de ovos, durante o dia (i.e. outros *A. saxatilis*, *Coryphopterus glaucofraenum*, *Malacoctenus* spp., *Parablennius* spp.), corroborando também a ideia de que um defensor territorial (ou de desovas) irá atacar intrusos baseado no potencial dos intrusos em tomar recursos ou ovos de seu território (ITZKOTITZ, 1990). *Coryphopterus glaucofraenum*, *Malacoctenus* spp. e *Parablennius* spp. são peixes criptobênticos, geralmente com 5 cm ou menos de comprimento total, que ocorrem frequentemente sobre as rochas e no interior de frestas, todas espécies com coloração de camuflagem comuns nas proximidades dos locais de nidificação, o que facilita a aproximação dos ninhos (GIBRAN, observações pessoais; GIBRAN & MOURA, 2012).

Dentre as espécies que consumiram ovos, apenas indivíduos de *A. saxatilis* não utilizaram de aproximação furtiva para predação, sendo que o sucesso do consumo ocorreu apenas enquanto os ninhos estavam temporariamente desprotegidos (geralmente quando os guardiões se refugiavam ou se ausentavam em função de distúrbios causados por tráfego de embarcações ou de nadadores/mergulhadores). Predação de ovos bentônicos de peixes quando o guardião se ausentou devido à presença de mergulhadores já foi reportada para outros sargentinhos (CHENEY, 2008) e para *Diplodus argenteus* (NETTO & KROHLING, 2012), por exemplo, sendo que em ambos estes estudos os predadores aprenderam a seguir mergulhadores para se aproveitarem dos ninhos desprotegidos. Assim, espera-se que as taxas de predação de ovos bentônicos de peixes por outros peixes devem ser elevadas em locais com maiores atividades náuticas humanas.

Uma exceção ao padrão descrito anteriormente ocorreu no ninho 5, quando, após ficar ausente durante os primeiros 15 minutos de gravação, o respectivo guardião tolerou a presença de outro indivíduo de *A. saxatilis* (que consumia ovos) de tamanho corpóreo inferior por aproximadamente 20 minutos.

Coryphopterus glaucofraenum, *Malacoctenus* spp. e *Parablennius* spp. foram capazes de se aproximar dos ninhos por diversas vezes sem serem notados, conseguindo com frequência predação dos ovos e se afastarem ainda antes de serem percebidos, porém permanecendo por mais tempo quando o guardião não estava próximo. Também observei que os peixes pequenos e crípticos são capazes de passar despercebidos pelo guardião se permanecerem imóveis, mesmo quando localizados diretamente sobre os ovos (neste contexto podem ir se aproximando aos poucos, quando o guardião não os está observando, usando a tática de espreita, SAZIMA, 1986). O sucesso em aproximações furtivas e por espreita aos ninhos por espécies associadas a frestas indica um risco maior de predação aos ovos quando o ninho possui um número maior de frestas próximas, ou seja, quando a complexidade e rugosidade do substrato recifal for maior. Devido à parte das desovas do ninho 5 estar fora de enquadramento, a ocorrência de ataques furtivos nesse ninho pode ter sido subestimada.

No ninho 1, após o guardião se afastar da desova observei maior frequência de interações agonísticas (0,61 por minuto contra 0,28). Contudo, o efeito oposto foi observado no ninho 2 (0,68 por minuto contra 0,44) e, em média, a frequência de interações agonísticas foi semelhante. Isto indica que não há elevação no número de investidas contra os ovos após o guardião se ausentar, ou que este fenômeno ocorre apenas em condições específicas. Contudo, este estudo é limitado pelo baixo número de ninhos considerados, pelos ninhos sem campo visual suficiente e também pela quantidade dos eventos registrados e réplicas no tempo e espaço.

Duas estratégias principais foram utilizadas na aproximação aos ninhos e aos ovos: aproximação direta, usada por peixes conspícuos associados à coluna d'água (e.g. *A. saxatilis*); e aproximação furtiva, empregada por espécies crípticas e associadas às frestas e ao substrato rochoso (e.g. *Malacoctenus* spp.). Aproximações diretas não obtiveram sucesso nenhuma vez quando o guardião estava presente (com exceção do ninho 5, onde o guardião demonstrou maior tolerância a outro *A. saxatilis*). Portanto, espécies conspícuas apresentam um risco pequeno para os ovos quando o guardião está presente (exceto quando investem em grupo, GIBRAN, observações pessoais). Já as aproximações furtivas foram frequentemente bem sucedidas, sendo os predadores capazes de realizar ao menos uma investida contra os ovos mesmo na presença do guardião (e, um número maior em sua ausência). Assim, predadores

crípticos são um risco constante para os ovos, em qualquer condição, porém menor na presença do guardião.

Os resultados deste estudo sobre cuidado paternal de *A. saxatilis* enfatizam maior risco de predação de desovas bentônicas por predadores bentônicos furtivos, o que pode se estender para outras espécies de animais marinhos que apresentam desova e comportamento semelhantes ao de *A. saxatilis* na defesa do ninho. Também indica que predadores criptobênticos de ovos devem ter maiores taxas de sucesso em ambientes mais heterogêneos devido à maior quantidade de refúgios e obstáculos próximos aos ovos. A importância da permanência do guardião para a segurança dos ovos também sugere que locais com maiores impactos da ação humana terão guardiões deixando os ovos expostos à predação com maior frequência, sendo que o monitoramento do comportamento parental de *A. saxatilis* pode ser um importante indicador do grau de perturbações antrópicas nos ambientes recifais sujeitos a atividades náuticas – menor quantidade e tamanho de ninhos de sargentinhos associados à atividades de turismo náutico foram evidenciados no Mar Mediterrâneo (YOSEF & ABERGIL & MORELLI, 2019). Uma vez que *A. saxatilis* é uma espécie comum e abundante em ambientes costeiros (GIBRAN & MOURA, 2012), a redução na quantidade e tamanho de suas desovas pode ter significativo impacto na rede trófica, já que os ovos são alimento de peixes criptobênticos, cuja biomassa afeta a ciclagem de matéria e energia recifal (DEPCZYNSKI & BELLWOOD, 2003; BRANDL et al., 2019).

REFERÊNCIAS

- ADELIR-ALVES et al. Foraging behavior of the sergeant major (*Abudefduf saxatilis*) in a subtropical rocky reef, Brazil. **Não publicado (painel em congresso internacional)**, 2016. DOI:10.3389/conf.FMARS.2016.05.00111
- AGUILAR-MEDRANO, R.; BARBER, P. H. Ecomorphological diversification in reef fish of the genus *Abudefduf* (Perciformes, Pomacentridae). **Zoomorphology**, v. 135, p. 103-114, 2015.
- ALTMANN, J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, v. 49, p. 227-265, 1974.
- ARAÚJO, M. E.; PAIVA, A. C. G.; MATTOS, R. M. G. Predação de ovos de *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae) por *Elacatinus figaro* (Gobiidae) em poças de maré, Serrambi, Pernambuco. **Tropical Oceanography**, v. 32, p. 135-142, 2004.
- BESSA, E.; DIAS, J. F.; SOUZA, A. M. de. Rare data on a rocky shore fish reproductive biology: sex ratio, length of first maturation and spawning period of *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758) with notes on *Stegastes variabilis* spawning period (Perciformes: Pomacentridae) in São Paulo, Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 55, p.199-206, 2007.
- BRANDL, S. J. et al. Demographic dynamics of the smallest marine vertebrates fuel coral-reef ecosystem functioning. **Science**, 10.1126/science.aav3384, 2019.
- CERVIGÓN, F. Los peces marinos de Venezuela. 2. **Fundación Científica Los Roques**, v. 2, p. 497, 1993.
- CHENEY, K. L. Non-kin egg cannibalism and group nest-raiding by Caribbean sergeant major damselfish (*Abudefduf saxatilis*). **Coral Reefs**, v. 27, p. 115-115, 2008.
- DEPCZYNSKI, M.; BELLWOOD, D. R. The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. **Marine Ecology Progress Series**, v. 256, p.183-191, 2003.
- DUBIASKI-SILVA, J.; MASUNARI, S. Natural diet of fish and crabs associated with the phytal community of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta, Fucales) at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina State, Brazil. **Journal of Natural History**, v. 42, p. 1907-1922, 2008.

- EMERY, A. R. Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (pisces: pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. **Bulletin of Marine Science**, v. 23, p. 649-770, 1973.
- ESTRADA-R., M. Hábitos alimentarios de los peces del genero Haemulon (Pisces: Haemulidae) de los arrecifes de la region de Santa Marta, Colombia. **An. Inst. Investnes Mar.**, v. 15-16, p. 49-66, 1986.
- FISHELSON, L. Behaviour and ecology of a population of *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae, Teleostei) at Eilat (Red Sea). **Animal Behaviour**, v. 18, p. 225-237, 1970.
- FLOETER, S. R. et al. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, p. 147-160, 2007.
- FOSTER, S. A. Diel and lunar patterns of reproduction in the Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes *Abudefduf saxatilis* and *A. troschellii*. **Marine Biology**, v. 95, p. 333-343, 1987.
- FOSTER, S. A. The implications of divergence in spatial nesting patterns in the geminate Caribbean and Pacific sergeant major damselfishes. **Animal Behaviour**, v. 37, p. 465-476, 1989.
- FRANCINI-FILHO, R. B. et al. Group nest clearing behavior by the sergeant major *Abudefduf saxatilis* (Pisces: Pomacentridae). **Bulletin Of Marine Science**, v. 88(2), p. 195-196, 2012.
- FROESE, R.; PAULY, D. **FishBase (Editors)**. World Wide Web electronic publication. <https://fishbase.mnhn.fr/summary/Stegastes-fuscus.html>, version (07/2021), 2021.
- FRÉDÉRICH, B.; PARMENTIER, E. Biology of damselfishes. **CRC Press**, 1: Meet the Damselfish, 2016.
- GIBRAN, F. Z.; MOURA, R. L. The structure of rocky reef fish assemblages across a nearshore to coastal islands' gradient in Southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 10(2), p. 369-382, 2012.
- ITZKOTITZ, M. Heterospecific intruders, territorial defense and reproductive success in the beaugregory damselfish. **J. Ego. Mar. Biol. Ecol.**, v. 140, p. 49-59, 1990.

- JAN, R. What Do the Sergeant Major *Abudefduf vaigiensis* Lose from Nesting in the Territories of Pacific Gregory *Stegastes fasciolatus*? **Zoological Studies**, v. 34(2), p. 131-135, 1995.
- LIEDKE et al. Abundance, diet, foraging and nutritional condition of the banded butterflyfish (*Chaetodon striatus*) along the western Atlantic. **Marine Biology**, v. 163, artigo número 6, 2016.
- MARQUES, S.; BARREIROS, J. P. Opportunistic feeding behavior of *Diplodus argenteus* (Perciformes, Sparidae): human-fish interaction in two rocky reefs from SE and S Brazil. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 10(1), p. 80-83, 2015.
- MARTINS, C. P. P.; FERNÁNDEZ-ÁLVAREZ, F. Á. VILLANUEVA, R. Invertebrate predation on egg masses of the European cuttlefish, *Sepia officinalis*: An experimental approach. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 200, p. 437-448, 2018.
- MCALARY, F. A.; MCFARLAND, W, N. The effect of light and darkness on hatching in the pomacentrid *Abudefduf saxatilis*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 37, p. 237-244, 1993.
- MENEZES, N. A. et al. Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. São Paulo: **Museu de Zoologia USP**, 2003.
- MYBERG, JR, A. A.; RIGGIO, J. R. Acoustically mediated individual recognition by a coral reef fish (*Pomacentrus partitus*). **Animal Behaviour**, v. 33, p. 411-416, 1985.
- NETTO, R. de F.; KROHLING, W. *Diplodus argenteus* behaviour as eavesdroppers: an interaction with scuba diving. **Natureza on line**, v.10 (1), p. 1-4, 2012.
- NIEDER, J. Seasonal Variation in Feeding Patterns and Food Niche Overlap in the Mediterranean Blennies *Scartella cristata*, *Parablennius pilicornis* and *Lipophrys trigloides* (Pisces: Blenniidae). **Marine Ecology**, v. 18(3), p. 227-237, 1997.
- PAJUELO, J. G. et al. On the population ecology of the zebra seabream *Diplodus cervinus cervinus* (Lowe 1838) from the coasts of the Canarian archipelago, North West Africa. **Environmental Biology of Fishes**, v. 67, p. 407-416, 2003.
- PEREIRA, P. H. C.; Leal, I. C. S.; Araújo, M. E. de. Observer presence may alter the behaviour of reef fishes associated with coral colonies. **Marine Ecology**, v. 37, p.

760-769, 2016.

- PEREIRA, P. H. C.; JACOBUCCI, G. B. Dieta e comportamento alimentar de *Malacoctenus delalandii* (Perciformes: Labrisomidae). **Biota Neotropica**, v. 8, no. 3, 2008.
- PINHEIRO, H. T. et al. South-western Atlantic reef fishes: Zoogeographical patterns and ecological drivers reveal a secondary biodiversity centre in the Atlantic Ocean. **Diversity and Distributions**, v. 24, p. 951-965, 2018.
- PRAPPAS, J. M.; GREENE, L. E.; WHITE, R. Reproductive behavior of the sergeant major, *Abudefduf saxatilis*, within a closed system aquarium. **Environmental Biology of Fishes**, v. 31, p. 33-40, 1991.
- PRIVITERA, L. A. Reproductive biology of the coral-reef goby, *Asterropteryx semipunctata*, in Kaneohe Bay, Hawaii. **Environmental Biology of Fishes**, v. 65, p. 289-310, 2002.
- ROGRIGUES, L. S. Abundância e ecologia reprodutiva de *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes: Pomacentridae) no arquipélago de São Pedro e São Paulo, Brasil. **Universidade Federal da Paraíba**, 2013.
- SAZIMA, I. Similarities in feeding behavior between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. **Journal of Fish Biology**, v. 29, p. 53-65, 1986.
- SEGADILHA, J. L. et al. The carcinofauna found in stomach contents of the flying gurnard (*Dactylopterus volitans*) on the continental shelf of the Campos Basin, Brazil. **Journal of Natural History**, publicado online, DOI: 10.1080/00222933.2017.1401138, 2017.
- SILVANO, R. A. M.; GÜTH, A. Z. Diet and Feeding Behavior of *Kyphosus* spp. (Kyphosidae) in a Brazilian Subtropical Reef. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49(4), p. 623-629, 2006.
- SOUZA, A. T.; ILARRI, M. I. Behavioral changes of a Brazilian endemic damselfish *Stegastes rocasensis* when guarding egg clutches. **Environmental Biology of Fishes**, publicado online, DOI: 10.1007/s10641-013-0215-6, 2013.
- TSADOK, R. et al. On the occurrence and identification of *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758) in the easternmost Mediterranean Sea. **Aquatic Invasions**, v. 10(1), p. 101-105, 2015.

TYLER III, W. A. The adaptive significance of colonial nesting in a coral-reef fish. **Animal Behaviour**, v. 49, p. 949-966, 1995.

WALKER, P.; WOOD, E. Life in the sea: the coral reef. **Facts on File, Inc**, p. 83, 2005.

YOSEF, R.; ABERGIL, Y.; MORELLI, F. Ecotourism affects breeding in sergeant major damselfish (*Abudefduf saxatilis*). **Journal of Environmental Management**, V. 237, p. 1-4, 2019.