

EMANUEL JOÃO FLORES GONÇALVES
Instituto Superior de Psicologia Aplicada

**Etologia, Ecologia e Biologia da Reprodução
de Blenióides (Teleostei, Blennioidei)**

Lisboa 1997

EMANUEL JOÃO FLORES GONÇALVES
Instituto Superior de Psicologia Aplicada

Etologia, Ecologia e Biologia da Reprodução de Blenióides (Teleostei, Blennioidei)

Ref. 10095
Instituto Superior de Psicologia Aplicada
BIBLIOTECA

**Dissertação apresentada à Faculdade de
Ciências da Universidade de Lisboa
para a obtenção do grau de Doutor**

Lisboa 1997

Aos meus Pais
À Elsa

ÍNDICE

	Página
AGRADECIMENTOS	1
NOTA PRÉVIA	5
RESUMO	7
ABSTRACT	9
1. INTRODUÇÃO	11
1.1. Biologia da reprodução de peixes de pequeno tamanho	11
1.2. Territorialidade e cuidados parentais	15
1.3. Particularidades dos peixes intertidais	18
1.4. Hipóteses de trabalho	24
2. MÉTODOS GERAIS	25
2.1. Espécies estudadas	25
2.2. Locais de estudo	28
2.3. Ecologia de ninhos	29
2.4. Épocas de reprodução	29
2.5. Padrões de comportamento e territorialidade	30
2.6. Parâmetros indicadores do esforço reprodutor	32
2.7. Tratamento estatístico dos resultados	33
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	34
3.1. Ecologia de ninhos e épocas de reprodução	34
3.1.1. Ecologia de ninhos	34
3.1.2. Épocas de reprodução	44
3.2. Padrões de comportamento	59
3.3. Territorialidade	64
3.3.1. Variação temporal na utilização de abrigos	64
3.3.2. Experiências de remoção	67
3.3.3. Distribuição espacial das actividades dos machos parentais	69
3.4. Histórias vitais e padrões de esforço reprodutor	79
4. CONCLUSÕES	111
BIBLIOGRAFIA	113
ANEXOS	143

AGRADECIMENTOS

Num trabalho desta natureza, são inúmeros os apoios, influências e estímulos de diversas pessoas e instituições. Por não ser possível lembrar-me de todos, gostaria de expressar desde já os meus sinceros agradecimentos a todos aqueles a que não me refiro nominalmente e pedir desculpa por esse facto. Gostaria de expressar a minha gratidão às seguintes pessoas e instituições:

Ao Prof. Dr. Vitor Almada (Instituto Superior de Psicologia Aplicada) devo toda a minha ainda curta carreira académica e científica. O seu constante empenho em lutar contra as mais diversas “forças do mal” que impedem o avanço da investigação científica em Portugal, foi para mim um estímulo decisivo na prossecução dos objectivos que tornaram realidade este trabalho. A sua influência ultrapassa em muito os aspectos científicos que se reflectem nas publicações conjuntas que realizámos. A amizade demonstrada ao longo destes anos aliada às suas excepcionais qualidades científicas e humanas foram sem dúvida determinantes para a realização do trabalho que se apresenta nesta dissertação.

Ao Prof. Dr. Pedro Ré (Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa), co-orientador deste trabalho, devo um agradecimento muito especial. Foi através da sua amizade, empenho e entusiasmo que o trabalho que desenvolvi no Laboratório Marítimo da Guia resultou numa experiência extremamente estimulante. A minha compreensão acerca do fascinante mundo dos estados larvares e dos fenómenos de recrutamento no meio marinho foi muito enriquecida pelos seus ensinamentos. Para além disso, fiquei a saber que era “fácil” fotografar nebulosas que ficam a milhares de anos-luz de distância e processar digitalmente essas imagens. Finalmente, as suas excelentes qualidades como fotógrafo submarino foram um estímulo decisivo para os passos ainda trémulos que iniciei recentemente nesta “arte”.

Ao Prof. Dr. Luiz Saldanha (Director do Laboratório Marítimo da Guia) gostaria de expressar o meu sincero agradecimento por ter aberto as portas do Laboratório Marítimo da Guia e por toda a amizade e interesse demonstrados ao longo destes anos.

Ao Doutor Ricardo Serrão Santos (Universidade dos Açores) fico a dever os seus ensinamentos acerca da etologia e biologia da reprodução de blenídeos. O trabalho que tem desenvolvido nos Açores serviu como ponto de partida para

aventuras científicas conjuntas que penso serem o princípio da continuação de uma longa jornada na etologia e biologia da reprodução de peixes marinhos em Portugal. A amizade e o interesse demonstrados ao longo destes anos foram para mim estímulos muito importantes.

Ao Prof. Dr. Armando Almeida (Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa) pelo constante apoio, amizade e interesse demonstrados ao longo deste trabalho e por toda a ajuda prestada no esclarecimento dos mistérios da vida dos blénios.

Ao Prof. Dr. Frederico Pereira (Director do Instituto Superior de Psicologia Aplicada) por ter proporcionado as condições que levaram ao estabelecimento da Unidade de Investigação em Eco-Etologia num Instituto de Ensino Superior Particular vocacionado para a Psicologia.

Ao Prof. Dr. António Bracinha Vieira (Presidente da Sociedade Portuguesa de Etologia) pela amizade demonstrada e pelo esforço decisivo realizado à frente da SPE, que tem sido fundamental para o desenvolvimento da Etologia em Portugal.

À Doutora Elisabet Forsgren (Kristineberg Marine Research Station - Suécia) pelas longas conversas acerca de selecção sexual e pelo seu interesse e colaboração no estudo da população de *Salaria pavo* da Ria Formosa. O pós-doutoramento que desenvolveu no ISPA permitiu uma frutuosa colaboração e o desenvolvimento de novas linhas de investigação.

Ao Prof. Dr. Lev Fishelson (Universidade de Tel-Aviv - Israel) e ao Prof. Dr. Robert Patzner (Universidade de Salzburgo - Austria) pela colaboração prestada na histologia de gónadas e pelos inúmeros conselhos e sugestões.

Aos meus colegas da Unidade de Investigação em Eco-Etologia (Instituto Superior de Psicologia Aplicada), Prof. Dr. Rui Oliveira, Prof. Dr. António José dos Santos, Dr. Manuel Eduardo dos Santos, Prof. Dra. Teresa Avelar e Dr. David Gonçalves, pela amizade e interesse constantes demonstrados por este trabalho. É em grande parte graças a essa amizade e interesse que existe na nossa unidade de investigação, que os resultados têm aparecido “naturalmente”. Num País em que a Etologia se encontra tão pouco divulgada e onde são enormes as dificuldades para quem tenta fazer investigação científica, a principal força de um grupo vem da sua coesão e da amizade existente entre os seus membros. Faço votos para que este espírito de grupo prevaleça quaisquer que sejam as dificuldades e desentendimentos

que possam ocorrer no futuro. Ao Tó Zé queria ainda agradecer toda a ajuda prestada no trabalho de campo, nomeadamente na modalidade de levantamento de pesos (tijolos que a espécie *Salaria pavo* utiliza como locais de nidificação na Ria Formosa). Ao meu irmão David fico a dever a ajuda prestada em todas as ocasiões e a disponibilização constante para aturar o chato do irmão mais velho. O incondicional apoio e amizade, lembraram-me constantemente o quão precioso é ter a família por perto. Finalmente ao Rui devo um agradecimento muito especial. Já é longa a jornada em que embarcámos em 1985 quando realizávamos observações de comportamento na Arrábida, tendo como material disponível uma garrafa de mergulho gentilmente emprestada pelo Centro Português de Actividades Subaquáticas e nos íamos revezando nas observações. Na altura, era completamente impensável que hoje teríamos as condições de que dispomos na nossa Unidade de Investigação. Não tenho qualquer dúvida que a sua amizade, entreaajuda e perseverança foram em grande parte responsáveis pelo caminho percorrido até aqui.

Um trabalho desta natureza, envolvendo inúmeros estudos realizados no terreno, requer o apoio desinteressado e altruísta de muitos colegas e amigos, bem como a utilização dos meios e infra-estruturas de inúmeras instituições. Assim, fico a dever uma grande parcela deste trabalho às seguintes pessoas e instituições: Mestre Miguel Henriques (Parque Natural da Arrábida) pela amizade demonstrada, pelos muitos mergulhos realizados em conjunto, pelo apoio incondicional às actividades que desenvolvemos na costa da Arrábida e pela ajuda na recolha de amostras destrutivas em marés realizadas muitas vezes ao raiar do sol no Inverno; Dr. Eduardo Barata com quem partimos à descoberta do estudo do comportamento dos peixes e que posteriormente fez uma migração para o grupo dos insectos; Mestre Cláudia Faria, Mestre Céu Baptista, Dra. Raquel Monteiro, Dr. Ricardo Matos, Dr. Frederico Almada e Dr. Henrique Cabral, pela ajuda prestada no trabalho de campo; Dra. Fátima Gil (Aquário Vasco da Gama) pelo auxílio e disponibilidade constantes na reprodução de peixes marinhos; Parque Natural da Ria Formosa na pessoa do Arq.^{to} Nuno Lecoq e Parque Natural da Arrábida na pessoa do Arq.^{to} Eduardo Carqueijeiro, que apoiaram incondicionalmente os trabalhos desenvolvidos nestas áreas protegidas e colocaram à nossa disposição os meios materiais e humanos necessários para a realização do trabalho de campo; um agradecimento muito especial aos guardas do PNRF e do PNA por todo o auxílio prestado; Aquário Vasco da Gama por ter

proporcionado o acesso a meios que de outro modo não teria sido possível utilizar; Centro Português de Actividades Subaquáticas pelo empréstimo de material de mergulho que foi fundamental para o arranque da investigação de campo em etologia de peixes marinhos.

Aos meus então colegas do Laboratório Marítimo da Guia gostaria de agradecer todo o apoio e amizade demonstrados durante o período em que os trabalhos aí decorreram: Dr. Pedro Fidalgo e Costa; Dra. Ana Maria Passos; Prof. Dr. Luís Narciso; Prof. Dr. José Guerreiro; Prof. Dr. José Paula; Prof. Dr. Luís Fonseca; Prof. Dr. Orlando Luís; Mestre Rita Borges; Mestre Diana Boaventura; Dra. Fátima Cairrão; Dra. Cláudia Matos; Dr. Marco Aurélio; Dr. Pedro Pereira; Dr. João Gil.

Ao Carlos Pratas e ao Rui Quelhas (Instituto Superior de Psicologia Aplicada) pela paciência demonstrada para com o “pessoal da Etologia” de quem tentam fugir a sete-pés. A instalação do laboratório de Etologia e a criação de condições para que o trabalho decorra da melhor maneira deve-se em grande parte ao seu esforço.

À Fundação Calouste Gulbenkian, à Fundação Luso-Americana para o Desenvolvimento e à Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB), gostaria de agradecer o apoio financeiro concedido para a apresentação de comunicações em diversos congressos internacionais, que proporcionaram a discussão de alguns dos resultados deste trabalho com especialistas.

Aos meus incontestáveis amigos José Pedro Gil e Carlos Silva por todas as experiências que passámos juntos desde o tempo do Liceu Pedro Nunes.

Aos meus Pais devo um reconhecimento muito especial. Os sacrifícios e privações que passaram para que os filhos tivessem acesso à melhor educação e para lhes proporcionarem tudo o que sempre necessitaram, merecem a minha gratidão e carinho eternos.

Finalmente, à Elsa queria expressar o meu amor e carinho por tudo aquilo pelo que vale a pena lutar. A sua paciência, compreensão e amor demonstrados nestes últimos anos, em que muitas vezes ficou para segundo plano por causa do trabalho, vão muito além de aquilo que eu possa expressar em palavras.

NOTA PRÉVIA

Parte do trabalho apresentado nesta Dissertação foi apoiado por uma bolsa da JNICT (BD/872/90-IG) e integrado no projecto "Biologia da reprodução de peixes residentes do litoral rochoso da costa portuguesa" (JNICT-PBIC/1313/MAR/92). Esta Dissertação baseia-se nos seguintes artigos que serão referidos no texto pelos respectivos números romanos:

- I. Almada, V. C.; Barata, E. N.; Gonçalves, E. J. & Oliveira, R. F. 1990. On the breeding season of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae) at Arrábida, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **70**, 913-916.
- II. Almada, V. C.; Oliveira, R. F.; Barata, E. N.; Gonçalves, E. J. & Rito, A. P. 1990. Field observations on the behaviour of the breeding males of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *Portugaliae Zoologica*, **1**, 27-36.
- III. Almada, V. C.; Gonçalves, E. J.; Oliveira, R. F. & Barata, E. N. 1992. Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **72**, 187-197.
- IV. Almada, V. C.; Gonçalves, E. J.; Santos, A. J. & Baptista, C. 1994. Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salarias pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. *Journal of Fish Biology*, **45**, 819-830.
- V. Almada, V. C.; Gonçalves, E. J.; Oliveira, R. F. & Santos, A. J. 1995. Courting females: ecological constraints affect sex-roles in a natural population of the blenniid fish *Salarias pavo*. *Animal Behaviour*, **49**, 1125-1127.
- VI. Almada, V. C.; Carreiro, H.; Faria, C. & Gonçalves, E. J. 1996. The breeding season of *Coryphoblennius galerita* in Portuguese waters. *Journal of Fish Biology*, **48**, 295-297.
- VII. Gonçalves, E. J.; Almada, V. C.; Oliveira, R. F. & Santos, A. J. 1996. Female mimicry as a mating tactic in males of the blenniid fish *Salarias pavo*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **76**, 529-538.
- VIII. Gonçalves, E. J.; Almada, V. C.; Almeida, S. P.; Gonçalves, D. M.; Repas, M. & Simões, N. 1996. Observations on the agonistic behaviour of *Lepadogaster lepadogaster purpurea* (Pisces: Gobiiesocidae). *Journal of Fish Biology*, **49**, 367-369.
- IX. Faria, C.; Almada, V. C. & Gonçalves, E. J. 1996. Juvenile recruitment, growth and maturation of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae), from the west coast of Portugal. *Journal of Fish Biology*, **49**, 727-730.
- X. Gil, M. F.; Gonçalves, E. J.; Faria, C.; Almada, V. C.; Baptista, C. & Carreiro, H. Embryonic and larval development of the giant goby *Gobius cobitis* (Pisces: Gobiidae). *Journal of Natural History* (In Press).
- XI. Gonçalves, E. J. & Almada, V. C. A comparative study of territoriality in intertidal and subtidal blennioids (Teleostei, Blennioidei). *Environmental Biology of Fishes* (In Press).
- XII. Gonçalves, E. J. & Almada, V. C. Sex differences in resource utilisation by the peacock blenny (*Salarias pavo*). *Journal of Fish Biology* (Submetido).

RESUMO

O presente trabalho pretendeu investigar alguns aspectos da ecologia, biologia da reprodução e comportamento de blenióides (Pisces: Blennioidei). Os machos de blenióides tipicamente guardam ovos em ninhos mais ou menos elaborados, onde as fêmeas vêm desovar. Defendem activamente o local de nidificação contra conspécíficos e outros intrusos, apresentando cuidados parentais para com as posturas.

Nesta dissertação foram focados os seguintes tópicos: i) caracterização dos locais de nidificação; ii) determinação das épocas de reprodução e dos factores que poderão estar envolvidos no seu controle; iii) comparação do comportamento das espécies intertidais e subtidais e estudo do papel da turbulência na modificação dos comportamentos das espécies intertidais; iv) padrões de territorialidade e papel dos cuidados parentais na protecção das posturas; v) histórias vitais e comparação dos padrões de esforço reprodutor entre machos e fêmeas. Escolhemos como objecto de estudo cinco espécies de blenióides da costa portuguesa: *Salaria pavo*, *Lipophrys pholis*, *Coryphoblennius galerita*, *Parablennius pilicornis* e *Tripterygion delaisi*.

Os locais de nidificação das espécies estudadas foram caracterizados, tendo-se determinado o tempo de submersão dos ninhos das espécies intertidais. No caso das espécies subtidais determinou-se o tempo de submersão diurno no pico da época de reprodução. Esses valores foram utilizados para calcular as taxas diárias de actividade de cada uma das espécies. Concluiu-se que o tempo disponível para todas as actividades realizadas pelos machos parentais das espécies intertidais é em média de 5h 34m por dia, contrastando com as 14h disponíveis para os machos das espécies subtidais.

As épocas de reprodução das espécies intertidais foram determinadas, através do acompanhamento regular dos ninhos dos machos, registando-se a presença de ovos e/ou machos parentais, bem como a presença de outro tipo de ocupantes (peixes não-parentais, caranguejos, etc.). No caso das espécies subtidais foram contabilizados, de uma forma não sistemática, os ninhos com ovos e a presença de machos em coloração parental ao longo do ano. Procedeu-se a uma comparação latitudinal das épocas de reprodução das espécies para as quais existiam dados suficientes e relacionou-se essa variação com a temperatura da água do mar. Foi demonstrado o papel decisivo que a temperatura tem no controle da reprodução de peixes costeiros de substrato rochoso da zona temperada quente. Apesar disso, outros factores influenciam a calendarização da reprodução, não sendo possível afirmar que um estímulo particular induz sempre uma resposta correspondente.

Um dos temas centrais deste estudo consistiu na investigação da influência da turbulência na estrutura dos territórios e no comportamento dos peixes litorais. Muitos dos resultados apresentados neste trabalho podem ser interpretados como

adaptações dos peixes intertidais a condições de turbulência elevada. Quando comparados com as espécies subtidais, os machos das espécies intertidais defendem territórios mais pequenos, apresentam uma redução geral de actividade permanecendo mais tempo dentro do ninho, sendo os comportamentos que envolvem perda de contacto com o substrato extremamente raros.

Um dos custos prováveis da reprodução na zona intertidal é a redução de oportunidades de alimentação, uma vez que os ninhos permanecem grande parte do dia fora de água. No entanto, isso não significa que os machos das espécies intertidais apresentem custos energéticos mais elevados associados com a defesa do território e os cuidados parentais. De facto, além dos machos destas espécies possuírem a capacidade de reduzir os níveis metabólicos quando fora de água, a defesa de um território menor e uma redução geral das actividades locomotoras, numa zona onde os níveis de intrusão no território são menores, podem também contribuir para uma redução dos custos energéticos. Os nossos resultados indicam ainda que as pressões de predação sobre as posturas são muito menores na zona intertidal. Assim, os benefícios de nidificar neste habitat poderão compensar os custos impostos pela redução do tempo disponível para a alimentação. De facto, não se detectaram diferenças entre espécies intertidais e subtidais, no que diz respeito ao modo como a energia é canalizada para a reprodução. Assim, apesar do reduzido tempo que os machos das espécies intertidais têm disponível para a alimentação, não se observa um agravamento geral da condição dos animais quando comparados com as espécies subtidais.

Os cuidados parentais e a defesa do território impõem aos machos parentais uma redução das oportunidades de alimentação. Estes apresentam taxas de alimentação e índices hepatossomáticos inferiores aos das fêmeas, sendo os índices alimentares também em geral inferiores. Além disso, na maioria dos casos os machos sofrem uma quebra significativa do índice hepatossomático assim que a época de reprodução se inicia. As fêmeas, pelo contrário, mantêm taxas de alimentação e índices hepatossomáticos elevados durante um período de reprodução longo, que são provavelmente responsáveis pelo elevado número de ovos que conseguem produzir. Ambos os sexos apresentam os valores mais baixos de condição somática no fim da época de reprodução.

As hipóteses apresentadas neste trabalho poderão ser mais aprofundadas procedendo-se a um estudo comparativo acerca do comportamento, estrutura dos territórios e parâmetros indicadores do esforço reprodutor noutros grupos de peixes marinhos de substrato rochoso que apresentem cuidados parentais. Além dos blenióides, os gobídeos, cotídeos e gobiesocídeos poderão constituir um bom material para este tipo de estudos.

ABSTRACT

In this thesis some aspects of the ecology, reproductive biology and behaviour of blennioids (Pisces: Blennioidei) were investigated. Blennioid males typically guard eggs in nests where the females come to spawn. They actively defend the nesting place against conspecifics and other intruders, and take care of the eggs.

This thesis focuses on the following aspects: i) characterization of the breeding places; ii) determination of each species breeding season and the factors involved in their control; iii) comparison of intertidal and subtidal species behaviour and determination of turbulence influence on behaviour; iv) analysis of the territory structure and the role of parental care on the survival of the eggs; v) life-histories and patterns of reproductive effort for males and females. The subjects of this study are five blennioid species that occur on the Portuguese coast: *Salaria pavo*, *Lipophrys pholis*, *Coryphoblennius galerita*, *Parablennius pilicornis* and *Tripterygion delaisi*.

The breeding places were characterized and the daily submersion time of the nests of the intertidal species was determined. For subtidal species, the daily submersion time corresponded to the daylight hour period in the peak of the breeding season. These values were used to calculate the daily rates of activity for each species. The mean time per day available for all activities was very short in intertidal species (mean= 5h 34min), opposing to the 14h available for the males of subtidal species.

The nests of the breeding males were followed for the determination of the intertidal species breeding season, and the presence of eggs and/or males or other occupants in the nests was registered. For subtidal species, the presence of eggs and males in their breeding colouration was noted throughout the year. The latitudinal variation of the breeding season in relation to sea water temperature was analysed for the cases in which enough information was available. It was shown that sea water temperature has a key role on the timing of reproduction of rocky shore coastal fishes that inhabit the temperate zone. Nevertheless, the timing of reproduction is also influenced by other environmental and endogenous factors. The same stimulus does not always produce the same answer.

One of the main subjects of this study was the influence of turbulence on territory structure and behaviour of littoral fishes. Many of the findings presented herein can be interpreted as representing adaptations of intertidal fishes to turbulent conditions. When compared with subtidal species, they defended smaller territories, presented a reduced total amount of activities, signalling and other behaviour patterns that involve movements in the water column were almost absent, and they stayed more time inside the nest.

One of the probable reproductive costs for breeding in the intertidal zone is

a reduction in the feeding opportunities, since nests are out of water for most of the day. However, this does not necessarily mean that the males of intertidal species have to cope with higher energetic costs associated with territorial defence and parental care. Indeed, they are able to reduce their metabolism when out of water, and the small territory size, low level of intrusions and reduced locomotor activities, may also contribute to save energy. Since the predation pressures were smaller in the intertidal, the benefits of breeding in this zone may further offset the costs imposed by the reduced time available for feeding. In fact, no differences in the ways intertidal and subtidal species allocate resources to reproduction were found. Despite the reduced time available for feeding, the males condition of intertidal species was not lower than that of the males of subtidal species.

There is a reduction in the feeding opportunities for the parental males due to parental care and territorial defence. Males presented lower hepatosomatic index values and lower feeding indices and feeding rates. In most cases, males also suffered a significant decline in the hepatosomatic index as soon as breeding starts. Females, on the contrary, presented high feeding rates and hepatosomatic indices during the breeding season, and this high level of feeding maybe responsible for the large numbers of eggs they can produce throughout the breeding season. Both sexes are at their poorest condition at the end of the breeding season.

The hypothesis presented in this thesis can be further investigated through a comparative study on the behaviour, territory structure and reproductive effort parameters on other rocky shore fish lineages that present parental care. Besides blennioids, gobiids, cottids and gobiesocids could provide good opportunities for this type of study.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Biologia da reprodução de peixes de pequeno tamanho

A subordem Blennioidei (Teleostei: Perciformes) engloba seis famílias de pequenos peixes costeiros marinhos (Tripterygiidae, Dactyloscopidae, Labrisomidae, Clinidae, Chaenopsidae e Blenniidae), com a exceção de algumas espécies que colonizaram secundariamente habitats de água doce (ex: *Salaria fluviatilis*, Wickler 1957). Possuem em geral um tamanho inferior a 15 cm e apresentam cuidados parentais pós-zigóticos (*sensu* Barlow 1981). Estes cuidados parentais são, na maioria dos casos, dirigidos a uma postura de ovos adesivos colocados num abrigo defendido pelo macho (Thresher 1984). Excepções a esta regra são os casos de gestação interna registados nalguns Labrisomidae (géneros *Starksia* e *Xenomedeia*) e em muitos Clinidae (Thresher 1984; Smith 1986; Gunn & Thresher 1991; Nelson 1994), e ainda o transporte de ovos sob as barbatanas peitorais efectuado pelos Dactyloscopidae (Barlow 1981).

A biologia destes animais encontra-se em grande parte relacionada com o seu pequeno tamanho e o tipo de habitat em que conseguem sobreviver. As pressões selectivas a que se encontram sujeitos incluem a predação por organismos maiores, recorrendo estes animais a mecanismos de protecção e mimetismo (Edmunds 1974). O seu diminuto tamanho permite-lhes a exploração de habitats restritos, em geral de fisionomia complexa, que possuem barreiras físicas que os separam dos seus predadores. São exemplo de habitats deste tipo os recifes de coral, as fácies de algas coralínáceas, e ainda a zona intertidal do litoral rochoso. Surgem muitas vezes casos de “liliputismo” e de pedogénese neste tipo de peixes (Fishelson 1989).

Existem inúmeros factores que podem concorrer para o aparecimento de peixes de tamanho diminuto, sendo que cerca de 10% dos peixes teleósteos apresentam menos de 10cm de comprimento (Lindsey 1966; Nelson 1976). Lindsey (1966) refere que a maioria dos teleósteos de tamanho reduzido ocorre em zonas tropicais ou temperadas quentes, particularmente em habitats de água doce tropicais. Parece existir um efeito da latitude correlacionado negativamente com o tamanho dos peixes. Este facto confirma-se para ambientes marinhos e de água doce e parece estar

relacionado com a maior subdivisão de recursos e proliferação de nichos existente nos trópicos, ocorrendo muitas vezes centros de especiação em latitudes baixas (Miller 1979). Nas latitudes mais altas, onde a flutuação dos factores ambientais é muito marcada, as épocas de reprodução e os períodos favoráveis para o desenvolvimento das larvas são muito mais reduzidos e observa-se, em geral, uma única postura por ano. Nestas circunstâncias, falhas no recrutamento podem condicionar todo o investimento parental de um ano e é de esperar que os animais invistam prioritariamente no crescimento. No caso do oceano profundo, é conhecida a “fauna liliputiana” que inclui diversas famílias de peixes das comunidades batipelágicas (ex: stomiiformes, myctophidae, melamphaidae e ceratioidea, Murray & Hjort 1912; Marshall 1984; Sulak & Ross 1996). Aqui, limitações na produtividade podem condicionar o tamanho corporal (Marshall 1960), ocorrendo estratégias reprodutoras de parasitismo masculino nos ceratioidea (Pietsch 1976). Outros factores que parecem concorrer para o aparecimento de peixes de pequeno tamanho são a competição interespecífica a nível de nichos alimentares (Page & Schemske 1978) e a acção dos predadores na diversificação de comunidades superpovoadas, exemplificadas pelos recifes de coral e os Grandes Lagos de África (Fryer 1959; Fryer & Iles 1972; Roughgarden & Feldman 1975; Sale 1978). O acesso a abrigos bem como a especialização na captura de presas de pequeno tamanho são favorecidos em peixes pequenos. Miller (1979) refere que o pequeno tamanho pode ser um indicador da sobre-especialização como estado último no desenvolvimento dos sistemas tropicais, e que leva a populações de dimensão menor.

No que diz respeito à biologia da reprodução, os blenióides são peixes em geral iteróparos e realizam posturas múltiplas numa mesma época de reprodução. Tal como muitos outros peixes de pequeno tamanho que vivem junto ao fundo (ex: Gobiidae, Eleotridae, Gobiesocidae, Plesiopidae, Pomacentridae), partilham um padrão de cuidados parentais exclusivamente masculinos prevalecente nos teleósteos (Almada 1990). Este padrão de investimento parental após a fertilização encontra-se praticamente limitado, em ambientes marinhos, a peixes pequenos com ovos demersais, por oposição a uma estratégia de dispersão das posturas na coluna de água adoptada por peixes de maior tamanho (Barlow 1981; Thresher 1984). Barlow

(1981) refere que, pelo menos para os recifes de coral, quanto mais pequena for uma espécie, maior é a probabilidade de ela ter desenvolvido uma qualquer forma de cuidado parental. Este padrão de ovos planctónicos em espécies grandes e ovos demersais em espécies de tamanho diminuto é também referido por Todd (1985) para os invertebrados das costas rochosas das regiões temperadas.

Um dos maiores problemas que se colocam aos peixes de pequeno tamanho é a limitação do número de ovos que podem produzir (ex: Elgar 1990). O aumento directo do volume dos ovários por parte da fêmea, coloca problemas a nível de hidrodinamismo e aumento da conspicuidade, existindo ainda limites intrínsecos para esse aumento. As espécies de peixes pequenos que dependem directamente do substrato apresentam o dilema de, por um lado, serem tão dependentes do fundo que se podem comparar a invertebrados sésseis (Tyler 1971; Lassig 1977) e por outro lado serem demasiado pequenas para produzirem um número suficiente de ovos que lhes possam conferir uma razoável probabilidade de dispersão. Estas espécies competem mantendo os ovos em locais seguros e produzindo descendentes grandes, capazes de melhor evitar os predadores e a dispersão para o oceano aberto (Gibson 1969, 1982). As formas larvares podem apresentar mecanismos comportamentais que lhes permitem manterem-se perto da costa (Marliave 1977, 1986). Este maior investimento por ovo ainda reduz mais a fecundidade destes peixes, existindo um compromisso entre o tamanho dos estados larvares e o número de ovos produzidos. Os dados de Russel (1976) indicam que os ovos demersais (que são usualmente guardados) tendem a ser maiores que os planctónicos em latitudes elevadas, o mesmo não acontecendo no entanto para os peixes de recife de coral (Thresher 1984). Existe uma tendência de aumento do tamanho dos ovos com a latitude nos peixes bentónicos de pequeno tamanho, não se verificando no entanto o mesmo para os peixes pelágicos grandes (Thresher 1988). Um outro factor que poderá reduzir ainda mais a fecundidade das fêmeas de peixes pequenos que produzem ovos aderentes ao substrato são as especializações a nível de estruturas coriónicas e mecanismos de trocas gasosas apresentadas por estes peixes (Balon 1975, 1977, 1978).

Desenvolveu-se assim, em muitos casos, iteroparidade durante um período longo de reprodução (Williams 1959). Este facto encontra-se relacionado com os

níveis constantes de produtividade observados em habitats marinhos e de água doce dos trópicos (Qasim 1956b; Lowe-McConnell 1979). Os grupos de peixes pequenos das regiões temperadas são derivados essencialmente de grupos tropicais ou subtropicais e apresentam em geral iteroparidade com várias posturas em cada ano, longevidade média a elevada, maturação mais ou menos tardia e um baixo esforço reprodutor (Schaffer 1974) (ex: *Gobius paganellus*, Miller 1961; *Lipophrys pholis*, Qasim 1957; *Halmablennius lineatus*, Lee & Chang 1977; *Thyphlogobius californiensis*, MacGinitie 1939). A fecundidade das fêmeas que utilizam este tipo de estratégia pode, no entanto, ser surpreendentemente alta ao longo de uma época de reprodução (Williams 1959; Hubbs *et al.* 1968; XII). Em latitudes mais elevadas, as limitações de produtividade a períodos mais curtos, bem como a variação dos factores ambientais que controlam a reprodução, provocam muitas vezes um encurtamento das épocas de reprodução (Miller 1979). Qasim (1956a) propõe, para as Ilhas Britânicas, uma divisão em espécies do Norte, que se caracterizam por uma época de reprodução invernal e uma só postura por ano (ex: Cottidae, Pholididae e Stichaeidae), e espécies do Sul, com uma época de reprodução que se estende pela Primavera e Verão em que as fêmeas realizam posturas sucessivas.

Em regiões temperadas quentes verifica-se assim que, nos peixes costeiros de pequeno tamanho, as fêmeas apresentam posturas múltiplas e, nalguns casos, produzem um peso total de ovos que pode exceder o seu próprio peso corporal (Wootton 1973; Barlow 1984; Miller 1984; XII). Espera-se assim que, para as fêmeas, a época de reprodução seja um período de alimentação máxima, no qual o alimento é convertido em ovos. No caso dos machos que guardam e cuidam dos ovos, o principal factor de investimento reprodutor deverá ser uma redução das oportunidades de alimentação durante a época de reprodução (Qasim 1957; Miller 1984; Sargent & Gross 1986; Santos & Almada 1988; Chellappa *et al.* 1989; Santos 1992; Almada & Santos 1995; Smith & Wootton 1995; Santos *et al.* 1996; III; XI; XII).

1.2. Territorialidade e cuidados parentais

A ocorrência de territorialidade nos machos de muitas espécies de peixes costeiros poderá estar relacionada com a defesa de determinados recursos, tal como acontece em muitos outros animais (Wilson 1975; Krebs & Davies 1981). Alternativamente, poderá funcionar em alguns casos como uma estratégia de redução de interferências por parte de outros machos (Almada 1990). De qualquer modo, a sua existência favorece a ocorrência de cuidados parentais, em especial de guarda de ovos pelo macho (Barlow 1964; Almada 1990). Elementos de carácter epigâmico como, por exemplo, a conspicuidade dos ninhos e a preferência das fêmeas por desovar em ninhos que já contêm ovos (ex: *Gasterosteus aculeatus*, Ridley & Retchen 1981; *Cottus gobio*, Marconatto & Bisazza 1986; *Pimephales promelas*, Unger & Sargent 1988; *Chrypsiptera cyanea*, Gronell 1989; *Ethiostoma flabellare*, Knapp & Sargent 1989; *Axoclinus carminalis*, Petersen 1989; *Hypsypops rubicundus*, Sikkell 1989; *Aidablennius sphynx*, Kraak & Videler 1991), podem ter também facilitado a existência de cuidados parentais (Almada 1990). As condições que conduzem à ocorrência de cuidados parentais masculinos nos peixes foram revistas por Barlow (1962, 1964), Baylis (1978, 1981), Loiselle (1978), Loiselle & Barlow (1978), Blumer (1979), Gross & Sargent (1985) e Almada (1990).

Tipicamente, a guarda de ovos pelo macho ocorre em espécies iteróparas, com épocas de reprodução longas e posturas múltiplas (ex: Blenniidae, Tripterygiidae, Chaenopsidae, Labridae, Gasterosteidae, alguns Centrarchidae, Gobiidae e Pomacentridae). Verifica-se uma maior incidência na ocorrência de cuidados parentais nos habitats costeiros e estuarinos do que nos restantes biótopos marinhos (Baylis 1981; Blumer 1982; Almada 1990). Particularmente em espécies residentes do intertidal rochoso predomina, nas nossas latitudes, a ocorrência de cuidados parentais, em geral guarda de ovos pelo macho (Gibson 1969, 1982, 1986; Almada 1990). Nos habitats litorais de substrato móvel são raros os casos de guarda de ovos (Gibson 1969, 1982; Dando 1984; Potts 1984).

Tanto os recifes de coral como as zonas costeiras das regiões temperadas apresentam uma elevada incidência de espécie com cuidados parentais (Thresher 1984; Potts 1984). Além disso, as famílias que têm espécies residentes no intertidal

rochoso apresentam quase todas guarda de ovos. Almada & Santos (1995) concluíram que esta elevada incidência de espécies com guarda de ovos no intertidal rochoso é uma exaptação (*sensu* Gould & Vrba 1982) e não uma adaptação às condições de vida neste biótopo. De facto, as famílias que têm espécies que guardam ovos no intertidal rochoso incluem espécies que o fazem igualmente noutros habitats. Os mesmos autores concluíram que as condições de vida do intertidal rochoso actuam como um filtro, excluindo assim as famílias que não apresentam cuidados parentais.

Segundo Almada (1990), a territorialidade terá surgido antes e independentemente dos cuidados parentais, da existência de ovos demersais e da defesa de substratos de postura, ao contrário do que defendia Baylis (1981). A ocorrência dos cuidados parentais é favorecida em espécies de peixes demersais de tamanho reduzido que efectuam posturas localizadas, cujos machos defendem pequenos territórios. A fertilização externa, o crescimento indeterminado, o aumento da fecundidade com o tamanho da fêmea e a possibilidade de realizar posturas múltiplas, são factores que se encontram directamente ligados à ocorrência de cuidados parentais nos peixes ósseos (Almada 1990).

Barlow (1981) e Thresher (1984) verificaram que a maioria dos peixes de recife com comprimento inferior a 10cm apresentam cuidados parentais. Possuindo a maioria das espécies residentes do intertidal um pequeno tamanho, a elevada incidência de cuidados parentais nestes peixes poderá ser apenas uma consequência directa desse facto (Almada 1990). Esta ideia é contrária às hipóteses defendidas por Gibson (1969, 1982) e Potts (1984), em que a elevada incidência da guarda de ovos estaria relacionada com os problemas que estes ambientes representariam para a sobrevivência dos ovos, e larvas, nomeadamente a acção mecânica das ondas, as variações de temperatura e salinidade, etc. De facto, a existência de espécies que abandonam os ovos sem qualquer tipo de cuidado parental na zona intertidal, em geral em tufos de algas (ex: *Clinocottus acuticeps*, Marliave 1981) e de outras que só defendem a postura na preia-mar, abandonando o intertidal na baixa-mar (ex: *Enophrys bison*, DeMartini 1978; *Menidia menidia*, Middaugh *et al.* 1981; *Symphodus melops*, Potts 1985), vem reforçar a hipótese de Almada (1990).

Em muitos teleósteos em que os machos são territoriais, o sucesso reprodutor depende muitas vezes da posse de recursos como, por exemplo, locais de nidificação e acesso a fêmeas. Ocorre assim competição por recursos associados à reprodução que pode assumir diversas formas: i) competição intrasexual pela obtenção de parceiros; ii) exclusão de competidores que podem interferir na reprodução; iii) competição por locais de desova; iv) competição pela monopolização de recursos essenciais para a sobrevivência da descendência (Taborsky 1994).

Sendo os recursos muitas vezes limitados, ocorrem frequentemente machos maduros que não conseguem estabelecer ninhos (“floaters” *sensu* Wilson 1975). Nestas circunstâncias, desenvolvem-se muitas vezes táticas alternativas de reprodução. A tentativa de monopolizar locais de nidificação e fêmeas para a obtenção de fertilizações (tática territorial), nem sempre é a única alternativa que um macho tem para se reproduzir. Por vezes, a adopção de uma tática alternativa pode trazer vantagens, quando o macho se encontra em inferioridade ou superioridade competitiva em relação aos machos que tentam monopolizar os recursos. Estas táticas alternativas podem assumir dois tipos básicos (Taborsky 1994): i) obter parceiros de outros machos que já investiram na sua aquisição; ii) tentar obter fertilizações parasitas. No primeiro caso, inclui-se o assalto a ninhos já ocupados por outros machos (ex: *Pseudocrenilabrus philander*, Chan 1987; *Lepomis macrochirus*, Dominey 1981), com uma variante de pirataria (“piracy”) de ninhos, onde os machos maiores expulsam outros machos dos seus ninhos, atraem fêmeas para desovas e, em seguida, abandonam os ninhos que são novamente guardados pelos anteriores ocupantes (ex: *Symphodus tinca*, Berghe 1988). No segundo caso, os machos não tentam monopolizar as fêmeas, mas emitem esperma quando o par se encontra a reproduzir (competição de esperma). Pode ser efectuado por machos territoriais vizinhos (ex: *Tripterygion* spp., Wirtz 1978; observações pessoais), machos satélites (ex: *Parablennius sanguinolentus*, Santos 1985b, 1992; Santos & Almada 1988; Santos *et al.* 1995, 1996; *Lepomis* spp., Gross & Charnov 1980; *Cyprinodon peconensis*, Kodric-Brown 1984; *Crenilabrus* spp., Taborsky *et al.* 1989), ou machos que morfológica e/ou comportamentalmente se assemelham a fêmeas (“female-mimicry”) (ex: *Pygosteus pungitius*, Morris 1952; *Lepomis*

megalotis, Keenleyside 1972; *Tripterygion* spp., Wirtz 1978; observações pessoais; *Lepomis macrochirus*, Dominey 1980; Gross 1982; *Symphodus ocellatus*, Berghe et al. 1989; *Porichthys notatus*, Bass & Andersen 1991; Brantley & Bass 1994; *Pomatoschistus microps*, Magnhagen 1994; *Oreochromis mossambicus*, Oliveira 1995; *Salaria pavo*, Ruchon et al. 1995; VII).

Revisões recentes indicam que estas táticas alternativas de reprodução são extremamente comuns nos peixes, particularmente em espécies territoriais onde existe competição por recursos como, por exemplo, ninhos e/ou fêmeas (Bruton 1990; Taborsky 1994). Nestes casos, os pequenos machos parasitas empregam uma tática de “the best of a bad job”, tentando fecundar alguns ovos enquanto não atingem a idade e/ou tamanho necessário para competir eficazmente por esses recursos. Por vezes existem mesmo estratégias alternativas de reprodução, em que numa determinada etapa da ontogenia, um macho investe no crescimento de modo a tornar-se dominante e a assegurar um território de reprodução, ou investe em esperma e mimetiza as fêmeas de modo a aproximar-se do par reprodutor, tentando fecundar ovos (ex: *Lepomis macrochirus*, Gross 1982, 1984; *Onchorynchus kisutch*, Gross 1984).

Nos blenióides, apesar do comportamento reprodutor de muitas espécies se encontrar bem documentado (para uma revisão ver Almada & Santos 1995), apenas são conhecidas táticas alternativas de reprodução em *Tripterygion tripteronotus* (Wirtz 1978; Jonge & Videler 1989), *Tripterygion delaisi* (Wirtz 1978; Jonge & Videler 1989; observações pessoais), *Tripterygion melanurus* (Wirtz 1978), *Axoclinus carminalis* (Thresher 1984), *Parablennius sanguinolentus* (Santos 1985b, 1992; Santos & Almada 1988; Santos et al. 1995, 1996) e *Salaria pavo* (Ruchon et al. 1995; VII).

1.3. Particularidades dos peixes intertidais

Os peixes que habitam a zona entre marés encontram-se sujeitos a grandes variações de salinidade, temperatura e oxigénio dissolvido, ao risco de dissecação, à exposição a predadores não aquáticos, e à acção da turbulência. Os peixes intertidais têm de lidar com as flutuações cíclicas das condições ambientais e

apresentam adaptações fisiológicas e comportamentais que lhes permitem sobreviver nestes ambientes (Gibson 1969, 1982, 1986, 1988). A acção destes factores pode ser minimizada através da adopção de um comportamento críptico, permanecendo em poças, fendas, ou debaixo de pedras na baixa-mar. Este modo de vida reflecte-se na forma do seu corpo que é usualmente comprimido lateralmente e mais ou menos alongado (Blenniidae, Pholididae), ou comprimido dorso-ventralmente (Cottiidae, Gobiesocidae) (Abel 1961).

Muitas das espécies que habitam o intertidal são eurihalinas (Gibson 1969). Davenport & Vahl (1979) investigaram o efeito de alterações de salinidade de 0-34‰ em *Lipophrys pholis* e verificaram que esta espécie conseguia manter uma elevada estabilidade fisiológica. Milton (1971) efectuou estudos com esta espécie em condições hipotónicas e verificou que o consumo de oxigénio também não apresentava alterações significativas, a não ser nos períodos de aclimação. Os blenióides *Salaria pavo* e *Aidablennius sphyinx* apresentam também uma tolerância grande a alterações de salinidade (Gibson 1982).

O efeito da temperatura na grande maioria dos processos metabólicos faz com que este factor controle a distribuição vertical, sazonal e latitudinal dos peixes costeiros. O blenióide *Hypsoblennius gentilis* e o cotídeo *Clinocottus analis* apresentam um habitat e distribuição latitudinal semelhante na Califórnia, mas *Clinocottus analis* tem uma origem boreal, enquanto que *Hypsoblennius gentilis* tem uma origem tropical. Ambas as espécies compensam as variações sazonais de temperatura ajustando as suas taxas metabólicas de diferentes modos, uma vez que *Clinocottus analis* se encontra adaptado primordialmente a águas mais frias e *Hypsoblennius gentilis* a temperaturas mais elevadas (Graham 1970). *Lipophrys pholis* também adapta o seu ritmo metabólico a alterações prolongadas de temperatura (Wallace 1973). É ainda conhecido o efeito de temperaturas anormalmente baixas de Inverno na ictiofauna intertidal de poças de maré, com mortalidades de comunidades inteiras que por vezes levam anos a recuperar (Thomsom & Lehner 1976; Jones & Clarke 1977).

Muitas espécies de peixes intertidais resistem à dessecação (ex: *Anoplarchus purpurescens*, *Cebidichthys violaceus*, *Lipophrys pholis*, *Mnierpes*

macrocephalus, *Periophthalmus cantonensis*, *Sicyases sanguineus*, *Xerorpes fucorum*, *Xiphister mucosus*, *Xiphister atropurpureus*, Gibson 1969, 1982; Gordon *et al.* 1970; Horn & Riegle 1981; Laming *et al.* 1982). Diversos estudos confirmam ainda a capacidade de respiração fora de água por muitas espécies intertidais (ex: *Boleophthalmus chinensis*, *Cebidichthys violaceus*, *Ciliata mustela*, *Lipophrys pholis*, *Periophthalmus cantonensis*, *Pholis gunnellus*, *Xiphister mucosus*, Gibson 1969, 1982; Nonotte & Kirsh 1978). Algumas espécies chegam mesmo a emergir das poças, quando estas apresentam níveis baixos de oxigénio dissolvido, o que acontece particularmente à noite (ex: *Ciliata mustela*, *Clinocottus analis*, *Clinocottus recalvus*, *Coryphoblennius galerita*, *Lipophrys pholis*, *Lipophrys trigloides*, *Paraclinus integripinnis*, *Taurulus bubalis*, *Tomicodon humeralis*, Gibson 1969, 1982; Davenport & Woolmington 1981; Heymer 1982; Zander 1983; Louisy 1987). Por vezes, os abrigos intertidais escolhidos por determinadas espécies apresentam condições de hipóxia (ex: *Periophthalmus cantonensis*, *Thyplogobius californiensis*, Gibson 1969, 1982). Estas combatem este facto reduzindo drasticamente o consumo de oxigénio e apresentando mesmo respiração anaeróbica. A sobrevivência fora de água na baixa-mar só é possível se os animais mantiverem a pele e as brânquias húmidas. Este facto é conhecido em muitas espécies de peixes litorais (ex: *Andamia heteroptera*, *Anoplarchus atropurpureus*, *Xiphidion mucosum*, *Coryphoblennius galerita*, *Salaria pavo*, *Salaria basilisca*, Gibson, 1969, 1982). A respiração aérea dos peixes intertidais permite-lhes explorar um habitat relativamente livre de predadores e competidores e evita migrações provavelmente energeticamente dispendiosas em cada ciclo tidal.

O modo de reprodução e de histórias vitais dos peixes intertidais é semelhante ao que se verifica em geral nos peixes bentónicos marinhos de substrato rochoso: tamanho diminuto, ovos demersais, cuidados parentais masculinos, territórios pequenos nos quais se encontra contido o local de nidificação (cavidade na rocha, debaixo de pedras, etc.), iteroparidade, posturas múltiplas, larvas planctónicas, maturidade sexual no primeiro ou segundo ano (Gibson 1969, 1982, 1986; Wirtz 1978). Em muitas espécies de blenióides tropicais e sub-tropicais, tanto os machos como as fêmeas defendem territórios individuais permanentes (Fishelson

1975; Losey 1976; Nursall 1977). Noutras espécies, os machos defendem territórios permanentes, enquanto que as fêmeas tendem a ter áreas vitais (“home ranges”) que se sobrepõem (Phillips 1977). Nas espécies das zonas temperadas a regra é a territorialidade ser restrita aos machos e apenas durante a época de reprodução (Gibson 1967b; Almada *et al.* 1983; Louisy 1983; I; III; IV; VI; XI).

Como já foi referido, os peixes do intertidal rochoso constituem um subconjunto dos peixes adaptados a viver em substratos duros (Almada & Santos 1995). Assim, é de esperar que muitas das características apresentadas pelos peixes intertidais se encontrem já presentes nos seus parentes subtidaais. Uma das maiores diferenças entre o ambiente intertidal e os restantes ambientes marinhos, é a influência da turbulência. Este facto implica que os peixes que aí habitam apresentem tamanho diminuto (raramente excedem 20-30cm) e capacidades de manobra elevadas. O seu pequeno tamanho, permite-lhes ainda ocupar pequenas cavidades e frestas que lhes oferecem elevada protecção. As escamas encontram-se muitas vezes ausentes (Blenniidae, Gobiesocidae), reduzidas (Pholididae), ou fortemente “agarradas” à pele (Gobiidae). O abundante muco que muitas destas espécies produzem poderá actuar como lubrificante quando o animal se move em espaços reduzidos (Gibson 1969, 1982). Muitas espécies apresentam ainda olhos geralmente grandes à frente e acima na cabeça, possuindo um extenso campo de visão. Nalgumas famílias, particularmente nos Gobiesocidae, o campo de visão é ainda mais alargado pela mobilidade da articulação da cabeça, uma característica pouco usual nos peixes (Fishelson 1966; VIII).

Os peixes intertidais são, em geral, fracos nadadores, e permanecem junto ao fundo. O seu modo de vida bentónico é auxiliado pela flutuabilidade negativa resultante da ausência ou redução da bexiga gasosa. Nalguns grupos (gobídeos, gobiesocídeos e liparídeos) existem órgãos de sucção que permitem a estes peixes aderirem ao substrato (Gibson 1969, 1982). Gibson (1982) refere que para descolar a ventosa de *Cyclopterus lumpus* é necessário aplicar uma força de 13.3Kg. Os blenióides, não possuem ventosa, utilizando a barbatana anal e as porções inferiores das barbatanas pares para aderirem ao substrato. No entanto, nos blenióides *Lophalticus kirkii* (Zander 1967) e *Alticus saliens* (Abel 1973) existe um

mecanismo equivalente a uma ventosa, que consiste na retenção de uma bolha de ar entre as barbatanas peitorais e pélvicas que, em conjunto com a boca funciona como uma ventosa de sucção.

Estes peixes apresentam outras modificações a nível das barbatanas, que evoluíram de modo a minimizar a perda de contacto com o substrato devido à acção da turbulência (Marshall 1971). As suas barbatanas peitorais são, em geral, grandes e utilizam-nas como pontos de apoio. Os raios das barbatanas anal, peitorais e pélvicas apresentam, muitas vezes, uma forma de gancho, permitindo que estes animais se agarrem a superfícies rugosas (Zander 1967; 1972, 1980; Smith 1973). Zander (1972) mostrou ainda que espécies que vivem em zonas de alta turbulência apresentam ganchos que são mais curtos, mais grossos e mais curvos (ex: *Lipophrys pholis*, Whitear 1970) que os de espécies de zonas menos expostas à acção directa da ondulação. Em contraste, Heymer & Zander (1975) referem que o blenídeo subtidal *Parablennius rouxi* apresenta barbatanas de estrutura delicada. Os *Periophthalmidae* utilizam as barbatanas peitorais para locomoção em terra (Harris 1959; Brillet 1975). Gibson (1982) sugere ainda que a epiderme espessa apresentada por alguns gobiesocídeos serviria de protecção contra a abrasão, tal como a epiderme fortemente cuticularizada de alguns blenídeos. Alguns peixes são capazes de viver em locais onde a turbulência é muito elevada. O blenídeo *Entomacrodus marmoratus*, habita zonas de grande rebentação no Hawaii (Gibson 1969), *Lipophrys pholis* e espécies do género *Andamia* são capazes de se alimentar com ondulação forte (Wilson 1951; Gibson 1969) e *Bathygobius sporator* pode inclusive sobreviver à turbulência extrema causada por furacões (Aronson 1951).

Algumas observações esporádicas do comportamento de peixes em zonas turbulentas indica que os animais tendem a minimizar a acção da ondulação de diferentes modos: saltando para fora de água (*Alticus saliens*, Abel 1973), saltando para poças fora da acção directa da ondulação ou entrando para dentro dos abrigos (*Istiblennius zebra*, Phillips 1977) ou reduzindo a sua actividade (*Parablennius sanguinolentus*, Taborsky & Limberger 1980; *Lipophrys canevae* e *Parablennius incognitus*, Koppel 1988; *Lipophrys pholis*, II). As consequências directas da acção da ondulação são difíceis de estimar. No entanto algumas observações indicam que

existem por vezes danos físicos ou mesmo mortalidade. Em *Parablennius sanguinolentus*, Taborsky & Limberger (1980) observaram peixes a ser arremessados contra o substrato. Nursall (1977) refere que *Ophioblennius atlanticus* apresenta muitas vezes cicatrizes no corpo devido a abrasão contra os corais e ainda feridas provocadas muito provavelmente pelos espinhos de *Diadema antillarum*.

Almada & Santos (1995) colocaram a hipótese de que a turbulência é a pressão prevalecente que afecta muitos aspectos do comportamento dos peixes intertidais. De facto, verifica-se que a nível comportamental, os blenióides intertidais apresentam uma redução dos comportamentos que implicam a perda de contacto com o substrato. Assim, os movimentos na coluna de água (por vezes efectuados a várias dezenas de centímetros do substrato) apresentados em diversos contextos por espécies subtidais (ex: *Parablennius incognitus*, Abel 1964; *Parablennius rouxi*, Heymer & Ferret 1976; *Parablennius pilicornis*, Almada et al. 1987; *Ophioblennius atlanticus*, Nursall 1977; *Tripterygion* spp., Wirtz 1978), são ausentes ou extremamente raros nas espécies intertidais (ex: *Salaria pavo*, Fishelson 1963; Patzner et al. 1986; IV; V; *Hypsoblennius* spp., Losey 1976; *Lipophrys canevae*, Abel 1964; *Coryphoblennius galerita*, Guitel 1893; Almada et al. 1983; *Lipophrys pholis*, Qasim 1956a; II; *Emblemaria* spp., Thresher 1984, *Aidablennius sphyinx*, Guitel 1893, Kraak 1994).

Excepções a este padrão são os blenióides *Istiblennius zebra* (Phillips 1977) e *Parablennius sanguinolentus* (Santos 1985a, 1992) que habitam poças intertidais e que apresentam padrões de comportamento na coluna de água. No entanto, *Istiblennius zebra* habita em poças que se encontram isoladas do mar por longos períodos de tempo (Phillips 1977), enquanto que *P. sanguinolentus* é uma espécie que no Mediterrâneo habita abaixo da zona intertidal (Abel 1962; Zander 1972; Gibson 1969b), mas nos Açores é residente das poças de maré que permanecem calmas por muitas horas (Santos 1985a, 1992). Esta redução dos padrões comportamentais que implicam a perda de contacto com o substrato é uma característica provavelmente adaptativa em ambientes de elevada turbulência (Almada & Santos 1995).

1.4. Hipóteses de trabalho

Problema 1A.

Este trabalho pretende testar a hipótese de que a turbulência é o principal factor que influencia o comportamento das espécies intertidais. Esta hipótese tem como predição que, a nível comportamental, as espécies intertidais apresentam uma redução dos comportamentos na coluna de água, em relação às espécies subtidais.

Problema 1B.

Adicionalmente, pretendemos testar a hipótese de que o ambiente subtidal apresenta custos mais elevados para os machos parentais em termos de patrulhamento e expulsão de intrusos, que são compensados por um maior tempo disponível para a alimentação. Esta hipótese tem como predições que os machos das espécies subtidais se alimentam mais e apresentam um nível de patrulhamento e de interações sociais superior aos machos das espécies intertidais.

Problema 2.

Finalmente, pretende-se com este trabalho comparar as estratégias de investimento reprodutor entre sexos, relacionadas com o tipo de estrutura social dos blenióides da zona temperada quente. Pretendemos testar a hipótese de que as fêmeas maximizam a alimentação durante a época de reprodução, convertendo alimento em ovos através de desovas sucessivas, enquanto que nos machos um dos principais componentes dos custos reprodutivos é uma redução significativa das oportunidades de alimentação. Esta hipótese tem como predições que as fêmeas apresentam taxas de alimentação significativamente superiores às dos machos.

2. MÉTODOS GERAIS

2.1. Espécies estudadas

Com o fim de se testar as hipóteses acima formuladas, escolhemos como objecto de estudo cinco espécies de blenióides da costa portuguesa. A nossa escolha incidiu sobre espécies aparentadas, no sentido de se tentar evitar possíveis efeitos de convergências filogenéticas na comparação entre habitats (Harvey & Pagel 1992). Três dessas espécies habitam a zona intertidal (*Salaria pavo*, *Coryphoblennius galerita* e *Lipophrys pholis*) e as outras duas ocorrem abaixo da zona de marés (*Parablennius pilicornis* e *Tripterygion delaisi*). Tal como é típico dos blenióides, os machos destas espécies guardam ovos adesivos numa cavidade onde as fêmeas vêm desovar (à excepção de *Tripterygion delaisi*, onde os ovos são colocados numa superfície exposta). Apresentam territorialidade pelo menos durante a época de reprodução, defendendo o ninho e a zona envolvente contra intrusos. Na época de reprodução, as fêmeas tornam-se muitas vezes conspícuas, apresentando o ventre dilatado devido ao volume dos ovários e realizam posturas múltiplas, acasalando com diversos machos. Os machos atraem várias fêmeas para os ninhos, apresentando comportamentos de corte e padrões de coloração particulares (Wirtz 1978; Almada *et al.* 1983; Thresher 1984).

Salaria pavo ocorre do sul de França a Marrocos estendendo-se pelo Mediterrâneo e Mar Negro (Zander 1986). Apresenta uma longevidade de dois a três anos, maturação logo no primeiro ano de vida (Ruchon *et al.* 1995, in press; IV) e atinge 13-14 cm de comprimento máximo (Westernhagen 1983; Zander 1986; IV). Esta espécie apresenta um marcado dimorfismo sexual, possuindo os machos uma crista cefálica e glândulas nos dois primeiros raios da barbatana anal (Papaconstantinou 1979; Zander 1975). Nidifica em cavidades das rochas na zona intertidal (podendo no entanto ocorrer um pouco abaixo da zona de marés no Mediterrâneo, Fishelson 1963; Patzner *et al.* 1986), ocorrendo quase exclusivamente em ambientes lagunares e estuarinos, utilizando os poucos substratos duros disponíveis. Apresenta um corpo achatado lateralmente e barbatanas de estrutura delicada (Illich & Kotrschal 1990) que são característicos de espécies subtidais ou

de espécies que se adaptaram a locais de fraca turbulência. É uma espécie eurihalina e euritêmica (Zander 1972; Moosleitner 1980; Patzner & Seiwald 1988). Na população por nós estudada na Ria Formosa, os locais de nidificação são extremamente escassos e agregados. Existe um excesso de machos maduros que não conseguem estabelecer ninho e os machos parentais são significativamente maiores que os machos não parentais. Os machos não parentais mais pequenos são idênticos às fêmeas tanto do ponto de vista morfológico como comportamental e tentam fertilizações parasitas nos ninhos dos machos parentais. Estes machos foram designados machos iniciais (Lejeune 1985), assumindo que é da transformação destes machos que se originam posteriormente os machos com crista (ver 3.4.). Os machos não parentais maiores (machos “floaters” *sensu* Wilson 1975) tentam desalojar os machos parentais dos seus ninhos. A razão operacional dos sexos (“operational sex-ratio”) encontra-se enviezada para as fêmeas, pertencendo a estas as iniciativas de corte (IV; V; VII).

Coryphoblennius galerita ocorre desde as Ilhas Britânicas até Marrocos, ilhas dos Açores, Madeira e Canárias, e ainda no Mediterrâneo e Mar Negro (Zander 1986; Bath 1990). Apresenta uma longevidade de até seis anos nas Ilhas Britânicas (Fives 1980a; Milton 1983), maturação no primeiro ou segundo ano de vida (Milton 1983) e atinge cerca de 8 cm de comprimento (Zander 1986). O dimorfismo sexual é pouco evidente, apresentando os machos um tentáculo cefálico triangular mais desenvolvido que o das fêmeas e uma coloração escura durante a época de reprodução. Nidifica em pequenas cavidades das rochas na zona intertidal, muitas vezes em buracos escavados pelo bivalve endolítico *Lithophaga lithophaga* (Kotrschal 1988), ocorrendo frequentemente na zona superior do andar litoral (Gibson 1972). O diâmetro das cavidades de nidificação é sensivelmente o mesmo que o do corpo do animal.

Lipophrys pholis ocorre da Noruega à Mauritânia, ilhas dos Açores e Madeira, e ainda no Mediterrâneo ocidental (Zander 1986; Bath & Wirtz 1992; Oliveira *et al.* 1992). Apresenta uma longevidade elevada (Qasim 1957; IX), podendo atingir dez ou mais anos de idade (Bowers *et al.* 1960; Dunne 1977; Milton 1983). A maturação sexual ocorre no primeiro ano de vida em Portugal (IX) e

maioritariamente no segundo ou terceiro ano nas Ilhas Britânicas (Qasim 1957; Dunne 1977; Milton 1983). Apresenta um tamanho máximo de cerca de 16 cm nas costas europeias (Bowers *et al.* 1960), existindo no entanto um fenómeno de gigantismo nas ilhas Atlânticas, podendo os indivíduos atingir cerca de 28 cm nos Açores (Santos *et al.* 1988) e 30 cm na Madeira (Zander 1986). O dimorfismo sexual é pouco evidente, com a excepção do padrão de coloração negro (III) e de uma pequena crista cefálica (Qasim 1956a), característicos dos machos parentais. Nidifica em cavidades e fendas do intertidal rochoso.

Parablennius pilicornis é uma espécie anti-atlântica ocorrendo do Golfo da Biscaia até à África do Sul, norte de África e ainda no Atlântico ocidental, da Florida até ao Brasil (Denoix 1984; Zander 1986). Denoix (1984) refere que esta espécie, em aquário, pode atingir uma longevidade de dois anos e meio. Atinge cerca de 11 cm de comprimento máximo (Zander 1986). O dimorfismo sexual é bem marcado, apresentando os machos um padrão de coloração negro, glândulas anais bem desenvolvidas e tentáculos cefálicos maiores que as fêmeas (Almada *et al.* 1987). Nidifica em cavidades e fendas do sublitoral rochoso até uma profundidade de pelo menos 18m (Almeida *et al.* 1980), aproveitando muitas vezes a complexidade estrutural dos povoamentos de coralináceas.

Tripterygion delaisi ocorre do sul das Ilhas Britânicas até ao Senegal, nas ilhas dos Açores, Madeira e Canárias, e ainda no Mediterrâneo (Zander 1986; Bath 1990; Oliveira *et al.* 1992). Pode atingir três anos de idade (Jonge & Videler 1989) e um comprimento máximo de 7-8 cm (Zander & Heymer 1970; Wirtz 1978; Jonge & Videler 1989). O dimorfismo sexual é muito marcado durante a época de reprodução, apresentando os machos a cabeça negra e o corpo amarelo/laranja. O primeiro raio da segunda barbatana dorsal encontra-se também particularmente desenvolvido nos machos (Jonge & Videler 1989). Nidificam em paredes rochosas sub-verticais, em locais de luminosidade reduzida. Os ninhos consistem numa zona de cerca de 20 cm de diâmetro coberta de algas, onde as fêmeas colocam as suas posturas (Wirtz 1978).

Além destas cinco espécies, os nossos estudos incidiram ainda, pontualmente, noutras espécies de peixes costeiros de substrato rochoso pertencentes

às famílias Gobiidae e Gobiesocidae. Sempre que for oportuno apresentam-se os resultados obtidos para estas espécies.

2.2. Locais de estudo

Os dados apresentados neste estudo foram recolhidos maioritariamente na costa da Arrábida (38°28'N, 8°59'W) e na Ria Formosa (36°59'N, 7°51'W). Sendo a ondulação em Portugal predominante de noroeste, a costa da Arrábida apresenta um hidrodinamismo muito reduzido uma vez que se encontra exposta a Sul. Esta costa consiste numa arriba calcária formada no período Jurássico, existindo nalguns locais uma zona de areia, calhaus e grandes rochas entre a arriba e o mar, que fica emersa na baixa-mar. As observações de comportamento das espécies *Lipophrys pholis* e *Coryphoblennius galerita* foram feitas na zona intertidal das paredes verticais dessas rochas. Na baía do Portinho da Arrábida, está situada a primeira Reserva Zoológica Marinha do nosso País: a Pedra da Anixa. Este local, reúne excelentes condições de trabalho para observações de comportamento de peixes. O subtidal rochoso apresenta uma profundidade máxima de cerca de 7m, e foi neste local que se realizaram a maioria das observações de comportamento de *Parablennius pilicornis* e *Tripterygion delaisi*.

Na Ria Formosa, o local de estudo situa-se em viveiros de amêijoas, onde os únicos substratos duros são constituídos por pedras, tijolos, telhas e materiais diversos que os viveiristas utilizam para delimitar as suas concessões. Os machos de *Salaria pavo* nidificam quase exclusivamente nas cavidades desses tijolos, encontrando-se os ninhos em geral agregados. Apenas as cavidades com um dos topos obstruído e com a outra entrada estreita eram utilizadas como ninhos. Verificou-se que só alguns tijolos reuniam estas condições, e que nesses tijolos varias cavidades apresentavam as condições acima descritas, daqui resultando a agregação dos ninhos desta espécie (IV).

Dados adicionais referentes à ecologia de ninhos, épocas de reprodução, parâmetros de esforço reprodutor e histórias vitais foram também recolhidos na plataforma de maré situada entre as praias de S. Pedro do Estoril e Avencas (38°41'N, 9°22'W), no Mexilhoeiro (Cascais) e no Cabo Raso (38°42'N, 9°29'W).

2.3. Ecologia de ninhos

Os locais de nidificação das espécies estudadas foram caracterizados durante as inspeções periódicas de ninhos (no caso das espécies intertidais) ou no fim de cada observação de comportamento (para todas as espécies). Registou-se a ocorrência dos principais povoamentos, bem como as dimensões da abertura dos ninhos (comprimento máximo e largura máxima), e a profundidade máxima dos mesmos.

Para os cálculos da duração do tempo de emersão a que cada ninho das espécies intertidais se encontrava sujeito determinou-se, durante a baixa-mar, a altura de 11 ninhos de *Lipophrys pholis* ao zero hidrográfico (III). Seguidamente, esses valores foram introduzidos no programa de computador “ÁBACO”, desenvolvido em conjunto com o Prof. Dr. Vitor Almada, que permite calcular, para cada ninho, os tempos de submersão e de emersão diários e também o tempo de submersão diurno. Os dados necessários para efectuar estes cálculos são: a amplitude da maré, a hora da preia-mar e da baixa-mar e a hora do nascer e do pôr do sol. As fórmulas usadas para a computação das ondas de maré assumem que estas são sinusoidais e são baseadas nas tabelas de maré do Instituto Hidrográfico. Utilizaram-se os ciclos de maré de 1 de Fevereiro a 30 de Abril, por ser o período que corresponde ao pico da época de reprodução desta espécie (I). Os intervalos entre o nascer e o pôr do sol foram baseados em médias mensais. Uma vez que os valores médios de altura ao zero hidrográfico dos ninhos das outras duas espécies intertidais (*Coryphoblennius galerita* e *Salaria pavo*) não diferiram dos de *L. pholis*, utilizaram-se os mesmos cálculos para as três espécies. Os valores obtidos foram utilizados para calcular as taxas diárias de actividade dos machos (ver Capítulo 3.3). No caso das espécies subtidais utilizou-se, para este cálculo, o período diário de luz no pico da época de reprodução (14h em Maio).

2.4. Épocas de reprodução

Para as espécies intertidais, a época de reprodução foi determinada através da inspecção directa de ninhos no intertidal rochoso. As áreas de estudo eram inspeccionadas mensalmente e apenas as cavidades que continham ou já tinham contido ovos eram classificadas como ninhos. Cada ninho foi mapeado de modo a

ser inspeccionado em visitas subsequentes. Em cada visita, registava-se a presença de ovos e/ou machos parentais, bem como a presença de outro tipo de ocupantes (peixes não-parentais, caranguejos, etc.). Os ninhos de *Lipophrys pholis* e de *Coryphoblennius galerita* encontravam-se localizados em cavidades de paredes rochosas verticais da zona intertidal (I; III; VI; IX). No caso de *Salaria pavo*, como já foi referido, os ninhos localizavam-se quase exclusivamente em cavidades de tijolos colocados em viveiros de amêijoas (IV; V; VII).

No que diz respeito às espécies subtidas (*Parablennius pilicornis* e *Tripterygion delaisi*), foram contabilizados, de uma forma não sistemática, os ninhos com ovos e a presença de machos em coloração parental ao longo do ano. As inspeções aos ninhos destas espécies decorreram principalmente durante os anos de 1992-1994.

2.5. Padrões de comportamento e territorialidade

As observações de comportamento foram efectuadas em apneia e com o auxílio de escafandro autónomo nas seguintes datas: *Salaria pavo*: Maio-Junho de 1994; *Coryphoblennius galerita*: Junho de 1993, Junho-Julho de 1994; *Lipophrys pholis*: Março-Abril de 1986, Abril de 1987, Março de 1993; *Parablennius pilicornis*: Junho-Agosto de 1993, Maio de 1994; *Tripterygion delaisi*: Abril-Maio de 1993, Maio de 1994. Realizaram-se observações animal-focal (Altman 1974; Martin & Bateson 1993) aos machos parentais durante a época de reprodução de cada espécie. A área envolvente de cada ninho foi arbitrariamente dividida em quatro quadrantes (superior, inferior, esquerdo e direito) e foram considerados uma série de círculos concêntricos a partir do ninho, com uma diferença de raio de 10 cm entre círculos consecutivos. Registava-se assim a posição do animal no seu território e o tipo de comportamento que ocorria em cada zona desse território. Os registos eram efectuados a lápis numa placa de acrílico. Utilizou-se como base de tempo o minuto.

Em cada observação eram registados os seguintes eventos: i) frequências de visitas ao ninho, a sua duração e as posturas adoptadas pelo peixe; ii) frequências de excursões fora do ninho, a sua duração, os locais visitados e as actividades efectuadas pelo peixe em cada saída; iii) ocorrência de intrusos (indivíduos que

penetraram na área máxima que o macho foi visto defender), a que espécie pertenciam, a localização dos seus movimentos no território e os comportamentos efectuados pelo intruso e pelo peixe residente; iv) distância total percorrida (somatório das diferentes deslocações) e distância máxima ao ponto de origem. Foi dada particular atenção aos comportamentos efectuados na coluna de água registando-se a sua ocorrência, duração, distância ao substrato e contexto em que ocorriam.

As actividades efectuadas fora do ninho foram agrupadas nas seguintes categorias: i) alimentação: cada acto alimentar foi considerado como uma unidade; ii) interações agonísticas: um peixe orientado para, ameaçando, atacando ou perseguindo outro indivíduo; iii) patrulhamento: quando o peixe se deslocou no seu território sem se alimentar e não se encontrava presente nenhum intruso quando deixou o ninho; iv) corte: quando o macho parental efectuou os comportamentos típicos da corte, na presença ou ausência de uma fêmea; v) outros comportamentos. A área defendida contra intrusos foi considerada como o território.

Foram também realizadas observações focais às fêmeas, sendo registadas de igual modo as categorias comportamentais acima referidas, bem como o número de actos alimentares, a distância total percorrida e a distância máxima ao ponto de origem.

As categorias comportamentais características de cada espécie basearam-se em etogramas por nós elaborados antes das observações sistematizadas, apoiados pelas descrições de Fishelson (1963), Gibson (1968), Wirtz (1978), Almada *et al.* (1983, 1987), Patzner *et al.* (1986), II, III, V, VII e VIII.

O tempo total de observação para os machos de cada espécie foi de: *Salaria pavo* = 31h 07min (n=65); *Coryphoblennius galerita* = 8h 13min (n=23); *Lipophrys pholis* = 17h 51min (n=22); *Parablennius pilicornis* = 7h 36min (n=23); *Tripterygion delaisi* = 7h 20min (n=22). As observações focais às fêmeas totalizaram: *Salaria pavo* = 4h 14min (n=16); *Coryphoblennius galerita* = 6h 22min (n=22); *Lipophrys pholis* = 8h 34min (n=29); *Parablennius pilicornis* = 7h 39min (n=23); *Tripterygion delaisi* = 6h 48min (n=22). Realizou-se assim um total de 105h 44min de observação.

A fim de se determinar a importância da presença do macho parental para a sobrevivência das posturas, removeram-se 15 machos de *Salaria pavo*, 13 de *Coryphoblennius galerita*, 17 de *Lipophrys pholis*, 35 de *Parablennius pilicornis* e 35 de *Tripterygion delaisi*. Após a remoção dos machos parentais das espécies intertidais, as posturas eram inspeccionadas em visitas subsequentes a fim de se determinar se tinha ocorrido predação, infecção ou eclosão.

2.6. Parâmetros indicadores do esforço reprodutor

Foram recolhidas amostras destrutivas das diferentes espécies nas seguintes datas: *Salaria pavo*: 1988 (Agosto), 1990 (Maio), 1991 (Julho), 1993 (Abril, Julho, Setembro), 1994 (Janeiro); *Coryphoblennius galerita*: Fevereiro, Junho, Setembro e Dezembro de 1993; *Lipophrys pholis*: Outubro de 1992, Março, Maio, Agosto e Dezembro de 1993, Abril de 1994; *Parablennius pilicornis*: Março, Maio, Agosto e Novembro de 1993; *Tripterygion delaisi*: Março, Junho, Julho e Novembro/Dezembro de 1993. Analisou-se um total de 578 animais distribuídos da seguinte forma: *S. pavo*= 53 fêmeas, 55 machos parentais, 51 machos iniciais; *C. galerita*= 49 fêmeas, 49 machos; *L. pholis*= 69 fêmeas, 77 machos; *P. pilicornis*= 43 fêmeas, 46 machos; *T. delaisi*= 42 fêmeas, 44 machos. As amostras de *Salaria pavo* consistiram num número pequeno de indivíduos e foram recolhidas em diferentes anos, uma vez que esta espécie é dada como vulnerável para Portugal (ICN 1993) e a única população estável conhecida no país é a da Ria Formosa. Todos os animais foram mortos com uma dose letal do anestésico quinaldina. Durante as amostras recolhidas na época de reprodução de cada espécie, todos os machos capturados encontravam-se a guardar ovos.

Recolheram-se os seguintes dados: peso do corpo (P), peso eviscerado (Pev), peso das gónadas (Pg), peso do fígado (Pf), peso do tubo digestivo (Pt), altura da cabeça (Aca), altura do corpo (Aco) e comprimento standard (CS). Alguns dados adicionais foram recolhidos em animais vivos que eram imediatamente recolocados no local onde tinham sido capturados. Calcularam-se os seguintes índices:

$$\text{Índice gonadossomático: IGS} = 100 (Pg/P)$$

$$\text{Índice hepatossomático: IHS} = 100 (Pf/P)$$

Índice alimentar : IA = 100 (Pt/P)

Factor de condição eviscerado: Kev = 1000 (Pev/CS³)

No caso de *S. pavo*, dado que os machos desta espécie apresentam uma crista cefálica, calculou-se ainda o índice de altura da crista (Iac=Aca/Aco) que permite obter uma estimativa da altura da crista, independentemente do comprimento do macho. Durante o ano de 1988, procedeu-se ainda à marcação (através de cortes de raios da barbatana dorsal) e recaptura de machos parentais desta espécie, em 40m de transeptos seleccionados na área de estudo. Em cada visita mensal, todos os indivíduos eram inspeccionados (medidos, pesados e marcados) e, se já se encontravam marcados, anotava-se a sua identidade

Foi mantido um grupo de *S. pavo* em cativeiro com a finalidade de se determinar a fecundidade das fêmeas desta espécie (Gonçalves 1990). O grupo era constituído por quatro machos parentais, um macho não parental e cinco fêmeas e foi mantido num aquário de 78x40x35 cm. O fotoperíodo foi mantido constante (LD 16:8) através de uma luz fluorescente (18W), tendo a temperatura variado entre os 27-28°C. Os animais foram alimentados com berbigão (*Cerastoderma* spp.) e invertebrados marinhos vivos. Construíram-se ninhos de vidro em forma de paralelepípedo com aberturas estreitas (3x3x15 cm). Cada ninho foi envolvido em plástico preto. A área total ocupada pela postura era periodicamente medida, removendo-se a cobertura de plástico e aplicando uma grelha de 1 cm², contabilizando-se assim o número total de quadrados ocupados pela postura. Determinou-se ainda a densidade de ovos a fim de se estimar o número total de ovos presente em cada ninho. Estes ninhos foram acompanhados durante 30 dias (XII).

2.7. Tratamento estatístico dos resultados

A análise estatística dos resultados foi efectuada utilizando o programa de computador STATISTICA for Windows (versão 4.5) e o programa de simulação ACTUS (Estabrook & Estabrook 1989) para a análise de tabelas de contingência. Este programa simula ao acaso 1000 tabelas com os mesmos totais de coluna e de linha da tabela original. Seguidamente, compara cada tabela simulada com a tabela original. Os valores inferiores a 50 são significativos (p<0.05). A significância do

χ^2 é calculada através do número de vezes em que o valor de χ^2 das tabelas simuladas é maior ou igual ao da tabela original (para mais detalhes acerca deste método ver Estabrook & Estabrook 1989).

Efectuaram-se transformações aos dados sempre que os testes utilizados eram paramétricos e assim o exigiam e, nos casos em que não foi possível satisfazer os critérios dos testes, utilizou-se estatística não-paramétrica (Sokal & Rohlf 1981; Glantz 1992).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Ecologia de ninhos e épocas de reprodução

3.1.1. Ecologia de ninhos (I, III, IV, VI)

Como já foi referido, a sub-ordem Blennioidei é actualmente constituída pelas famílias Tripterygiidae, Dactyloscopidae, Labrisomidae, Clinidae, Chaenopsidae e Blenniidae (Springer 1993; Nelson 1994). Apresenta-se na Tabela I um levantamento do tipo de ninho utilizado por membros de cada uma das famílias referidas. Dividiram-se os tipos de ninhos nas seguintes categorias: i) superfícies expostas: sempre que o local de nidificação não possui nenhum tipo de protecção; ii) concavidades e grutas: ovos colocados em zonas que embora expostas se situam em concavidades que lhes podem conferir alguma protecção; iii) abrigos com protecção visual: as posturas são colocadas em locais onde ficam fora do alcance visual de outros peixes, locais esses que possuem entradas de dimensão apreciável (Abel 1959); iv) abrigos com protecção física: cavidades com entradas estreitas que permitem ao macho defender com grande eficácia a postura (Abel 1959). Excluíram-se os casos particulares da gestação interna que ocorre em muitos clinídeos e nalguns labrisomídeos (Thresher 1984; Smith 1986; Gunn & Thresher 1991; Nelson 1994), onde após a fecundação a fêmea transporta os embriões até à sua eclosão (não existindo cuidados parentais masculinos), e da protecção dos ovos sob as barbatanas peitorais, observado nos dactiloscopídeos (Barlow 1981).

Tabela I - Habitat de nidificação de diversas espécies da sub-ordem blennioidei. Registraram-se apenas os casos em que existia informação segura acerca do tipo de substrato de nidificação utilizado. T - Tripterygiidae; L - Labrisomidae; C - Clinidae; B - Blenniidae; Ch - Chaenopsidae. (* - observações pessoais).

Habitat de nidificação/espécie	Família	Referências
A - Superfícies Expostas		
<i>Axoclinus carminalis</i>	T	Thresher (1984)
<i>Enneapterygius corallicola</i>	T	Wirtz (1983)
<i>Forsterygion nigripenne</i>	T	Berger & Mayr (1992)
<i>Forsterygion varium</i>	T	Thompson (1986)
<i>Tripterygion delaisi</i> *	T	Wirtz (1978)
<i>Tripterygion etheostoma</i>	T	Shiogaki & Dotsu (1973)
<i>Tripterygion melanurus</i>	T	Zander (1986)
<i>Tripterygion tripteronotus</i>	T	Abel (1955), Wirtz (1978)
<i>Malacoctenus hubbsi</i>	L	Petersen (1988)
<i>Malacoctenus macropus</i>	L	Petersen (1988)
<i>Malacoctenus zonogaster</i>	L	Wirtz (1983)
<i>Clinitrachus argentatus</i>	C	Zander (1986)
<i>Clinus testudinalis</i>	C	Güitel (1892, 1893), Breder & Rosen (1966)
<i>Gibbonsia elegans</i>	C	Stepien <i>et al.</i> (1988)
<i>Heterosticus rostratus</i>	C	Stepien (1986, 1987), Coyer (1982)
<i>Andamia heteroptera</i>	B	Rao & Hora (1938)
B - Concavidades e Grutas		
<i>Gilloblennius decemdigitatus</i>	T	Ruck (1973)
<i>Tripterygion capito</i>	T	Ruck (1973)
<i>Tripterygion melanurus</i>	T	Wirtz (1978)
<i>Tripterygium robustum</i>	T	Ruck (1973)

Habitat de nidificação/espécie	Família	Referências
C - Abrigos com Protecção Visual		
<i>Tripterygion varium</i>	T	Graham (1939)
<i>Malacoctenus margaritae</i>	L	Thresher (1984)
<i>Acanthoclinus quadridactylus</i>	C	Jillett (1968)
<i>Paraclinus marmoratus</i>	C	Breder (1939)
<i>Blennius ocellaris</i>	B	Lebour (1927), Kotrschal (1988)
<i>Chasmodes bosquianus</i>	B	Phillips (1971)
<i>Dasson steadi</i>	B	Munro (1955)
<i>Istiblennius enosimae</i>	B	Mito (1954)
<i>Lipophrys pholis*</i>	B	Qasim (1956a), IX
<i>Meiachantus nigrolineatus</i>	B	Fishelson (1975)
<i>Omobranchus anolius</i>	B	Thomson & Bennett (1953)
<i>Ophioblennius atlanticus*</i>	B	Nursall (1977), Rylander & Köster (1982), Marraro & Nursall (1983)
<i>Parablennius cornutus</i>	B	Eyberg (1984)
<i>Parablennius gattorugine*</i>	B	Kotrschal (1988)
<i>Parablennius sanguinolentus</i>	B	Santos (1985a, 1992)
<i>Petroscirtes mitratus</i>	B	Lieske & Myers (1994)
<i>Petroscirtes xestus</i>	B	Lieske & Myers (1994)
<i>Salaria basiliscus</i>	B	Heymer (1985)
<i>Salaria fluviatilis</i>	B	Wickler (1957)
<i>Scartella emarginata</i>	B	Eyberg (1984)
D - Abrigos com Protecção Física		
<i>Neoclinus bryope</i>	L	Shiogaki & Dotsu (1972)
<i>Neoclinus stephensae</i>	L	Stephens <i>et al.</i> (1970)
<i>Acanthemblemaria aspera</i>	Ch	Clarke (1989)
<i>Acanthemblemaria balanorum</i>	Ch	Lindquist (1985)

Habitat de nidificação/espécie	Família	Referências
<i>Acanthemblemaria castroi</i>	Ch	Wirtz (1983)
<i>Acanthemblemaria crockeri</i>	Ch	Hastings (1988)
<i>Acanthemblemaria greenfieldi</i>	Ch	Buchheim & Hixon (1992)
<i>Acanthemblemaria macrospilus</i>	Ch	Stephens <i>et al.</i> (1966), Lindquist (1985)
<i>Acanthemblemaria palmata</i>	Ch	Buchheim & Hixon (1992)
<i>Acanthemblemaria spinosa</i>	Ch	Buchheim & Hixon (1992)
<i>Coralliozetus angelica</i>	Ch	Hastings (1986)
<i>Coralliozetus microps</i>	Ch	Lindquist (1985)
<i>Emblemaria hypacanthus</i>	Ch	Hastings (1992)
<i>Emblemariopsis diaphana</i>	Ch	Longley & Hildebrand (1940)
<i>Aidablennius sphynx</i>	B	Kraak & Videler (1991), Kraak (1996)
<i>Aspidontus taeniatus</i>	B	Myers (1991)
<i>Coryphoblennius galerita*</i>	B	Almada <i>et al.</i> (1983), VI
<i>Entomacrodus chiostictus</i>	B	Lindquist (1985)
<i>Exalias brevis</i>	B	Myers (1991)
<i>Halmablennius lineatus</i>	B	Lee & Chang (1977)
<i>Hypsoblennius brevipinis</i>	B	Lindquist (1985)
<i>Hypsoblennius gentilis</i>	B	Stephens <i>et al.</i> (1970)
<i>Hypsoblennius gilberti</i>	B	Stephens <i>et al.</i> (1970)
<i>Hypsoblennius jenkinsi</i>	B	Stephens <i>et al.</i> (1970)
<i>Istiblennius enosimae</i>	B	Mito (1954), Sunobe <i>et al.</i> (1995)
<i>Istiblennius zebra</i>	B	Phillips (1977)
<i>Lipophrys adriaticus</i>	B	Kotrschal (1988)
<i>Lipophrys caboverdensis</i>	B	Wirtz & Bath (1989)
<i>Lipophrys canevae*</i>	B	Abel (1964), Almada <i>et al.</i> (1993)

Habitat de nidificação/espécie	Família	Referências
<i>Lipophrys dalmatinus</i>	B	Kotrschal (1988)
<i>Lipophrys inaequalis</i>	B	Abel (1964)
<i>Lipophrys nigriceps</i>	B	Kotrschal (1988)
<i>Lipophrys pholis</i> *	B	Qasim (1956a), I, II, III, IX
<i>Lipophrys trigloides</i> *	B	Kotrschal (1988)
<i>Lipophrys velifer</i>	B	Wirtz (1980)
<i>Meiacanthus nigrolineatus</i>	B	Fishelson (1975)
<i>Omobranchus luxozonus</i>	B	Dotsu & Oota (1973)
<i>Ophioblennius atlanticus</i>	B	Marraro & Nursall (1983)
<i>Ophioblennius steindachneri</i>	B	Stephens <i>et al.</i> (1966)
<i>Parablennius gattorugine</i> *	B	Breder & Rosen (1966)
<i>Parablennius incognitus</i> *	B	Koppel (1988), Almada & Santos (1995)
<i>Parablennius pilicornis</i> *	B	Almada <i>et al.</i> (1987), Almeida <i>et al.</i> (1980)
<i>Parablennius rouxi</i>	B	Kotrschal (1988)
<i>Parablennius ruber</i>	B	Santos (1987)
<i>Parablennius sanguinolentus</i>	B	Santos (1985a, 1992)
<i>Parablennius tentacularis</i>	B	Kotrschal (1988)
<i>Parablennius zvonimiri</i>	B	Kotrschal (1988)
<i>Petroscirtes bhattacharyae</i>	B	Jones (1937)
<i>Petroscirtes bipunctatus</i>	B	Dutt & Rao (1960)
<i>Petroscirtes trossulus</i>	B	Gibson (1969)
<i>Salaria pavo</i> *	B	Fishelson (1963), Patzner <i>et al.</i> (1986), IV, V, VII
<i>Salaria fluviatilis</i>	B	Wickler (1957)
<i>Scartella cristata</i>	B	Smith (1973)

É interessante verificar que dentro da sub-ordem Blennioidei, o tipo de local de nidificação adoptado por espécies de diferentes famílias não é o mesmo. Assim, os tripterigídeos, labrisomídeos e clinídeos utilizam preferencialmente superfícies expostas, concavidades e grutas, enquanto que os blenídeos e chaenopsídeos se especializaram na utilização de abrigos que lhes conferem maior protecção (abrigos com protecção visual e abrigos com protecção física). Outro caso interessante é o facto da gestação interna ter evoluído em dois grupos diferentes (Clinidae e Labrisomidae). Almada (1990) refere a “facilidade” de ocorrência de gestação interna em peixes territoriais cujos ovos possuem filamentos adesivos e que apresentam comportamentos de corte que implicam uma proximidade grande entre as papilas genitais de machos e fêmeas. Uma hipótese de trabalho extremamente interessante seria verificar até que ponto é que estas diferenças no tipo de substrato de nidificação utilizado refletem relações filogenéticas ou são adaptações a condições ecológicas similares (Almada, comunicação pessoal). Para isso, era necessário conhecer as relações filogenéticas entre as diferentes famílias. No entanto, não existe ainda um cladograma do grupo, sendo que os Labrisomidae são provavelmente parafiléticos (Springer 1993; Stepien *et al.* 1993). Não se sabe, por isso, se as espécies de clinídeos e labrisomídeos que apresentam gestação interna evoluíram independentemente, podendo-se colocar a hipótese de terem derivado de um antepassado comum. Assim, este assunto fica a aguardar um melhor esclarecimento da filogenia dos Blennioidei.

Apresenta-se em seguida uma caracterização dos locais de nidificação adoptados pelas espécies por nós estudadas.

Lipophrys pholis ocorre em poças de maré e paredes rochosas, muitas vezes sujeitas a hidrodinamismo elevado. Gibson (1967b) baseado num método de captura/recaptura, mostrou que esta espécie tende a apresentar uma área vital que inclui diversas poças, embora cada indivíduo tenda a visitar algumas poças mais frequentemente que outras. Os ninhos localizam-se em fendas, buracos e pequenas grutas de paredes verticais rochosas (Qasim 1956a; I; III, IX). São ninhos com protecção visual ou protecção física, ou seja, que apresentam aberturas que podem ir de pouco mais que o diâmetro do animal, (comprimento máximo (cm):

média=3.65, d.p.=1.58, min=1.5, máx.=7.5, n=30; largura máxima (cm): média=2.53, d.p.=1.07, min=1.5, máx.=5.5, n=30), a fendas com algumas dezenas de centímetros (ex: comprimento máximo=26.2cm, largura máxima=2.6cm, profundidade=+ de 30 cm). Apresentam em geral uma profundidade considerável (média=9.59cm, d.p.=3.15, min=5.0cm, máx.=18.0cm, n=29). A distância média entre ninhos foi de 29.4cm (d.p.=14.3, min.=10.0cm, max.=57.0cm, n=30).

Os ninhos de *Coryphoblennius galerita*, encontram-se na zona dos de *L. pholis*, apresentando, por isso, características ecológicas similares. Esta espécie nidifica apenas em cavidades com protecção física (Almada *et al.* 1983; VI), em que o diâmetro da entrada é aproximadamente o mesmo que o do corpo do animal (comprimento máximo (cm): média=1.39, d.p.=0.71, min=0.6, máx.=4.0, n=22; largura máxima (cm): média=0.93, d.p.=0.29, min=0.4, máx.=1.5, n=22). Estes ninhos apresentam, em geral, uma profundidade reduzida (média=4.63cm, d.p.=1.96, min=2.0cm, máx.=9.0cm, n=20). Assim, embora esta espécie coexista com *L. pholis*, praticamente não existe sobreposição na dimensão das cavidades utilizadas como ninho, sendo a diferença do comprimento máximo observado estatisticamente significativa (Mann-Whitney U Test: $Z=-5.48$, $p<0.001$). A distância média entre ninhos foi de 19.3cm (d.p.=10.1, min.=10.0cm, max.=40.0cm, n=11). A distância entre ninhos de *C. galerita* é significativamente inferior à de *L. pholis* (Mann-Whitney U Test: $Z=-2.08$, $p<0.05$).

Como já foi referido, os ninhos de *S. pavo* têm a particularidade de se encontrarem situados em buracos de tijolos que os viveiristas de amêijoa utilizam para delimitar as suas explorações (IV; V; VII). Apenas os tijolos de abertura estreita e com um dos topos obstruído eram utilizados como ninho. Estes são abrigos com protecção física, que apresentam aberturas estreitas (comprimento máximo (cm): média=3.39, d.p.=0.98, min=1.0, máx.=6.5, n=70; largura máxima (cm): média=2.18, d.p.=0.60, min=0.7, máx.=4.0, n=70), e uma profundidade muito considerável devido ao tipo de substrato ocupado (média=20.13cm, d.p.=6.03, min=8.0cm, máx.=32.0cm, n=70). Kotschal (1988) refere que na natureza esta espécie nidifica também em cavidades de abertura estreita (média=1.96cm). Na população da Ria Formosa, os locais apropriados para a nidificação são escassos e

encontram-se localmente concentrados. Assim, os machos aparecem agregados em determinados tijolos, com ninhos muitas vezes lado a lado, encontrando-se os territórios desses machos reduzidos ao próprio ninho. Noutras populações desta espécie, verificou-se que os locais de nidificação observados consistiam também em cavidades com protecção física, podendo ocorrer inclusive em latas de cerveja vazias (Fishelson 1963; Patzner *et al.* 1986).

Comparando as dimensões da abertura dos ninhos destas três espécies de blenióides intertidais, obtiveram-se diferenças significativas para o comprimento máximo (Kruskal-Wallis test: $H(2, N=122)=43.25, p<0.001$), a largura máxima (Kruskal-Wallis test: $H(2, N=122)=48.58, p<0.001$) e a profundidade do ninho (Kruskal-Wallis test: $H(2, N=119)=80.06, p<0.001$). Verifica-se que, em relação à abertura do ninho, não existem diferenças significativas entre *L. pholis* e *S. pavo* (Dunn's test: comprimento máximo: $Q=0.10, p>0.05$; largura máxima: $Q=0.66, p>0.05$), apresentando ambas as espécies aberturas do ninho significativamente superiores às de *C. galerita* (Dunn's test: comprimento máximo: *L. pholis/C. galerita*: $Q=5.54, p<0.001$, *S. pavo/C. galerita*: $Q=6.27, p<0.001$; largura máxima: *L. pholis/C. galerita*: $Q=6.13, p<0.001$, *S. pavo/C. galerita*: $Q=6.45, p<0.001$). No que diz respeito à profundidade do ninho, as diferenças são todas significativas (Dunn's test: *L. pholis/C. galerita*: $Q=2.51, p<0.05$; *L. pholis/S. pavo*: $Q=5.89, p<0.001$; *S. pavo/C. galerita*: $Q=8.01, p<0.001$), apresentando *S. pavo* os ninhos mais profundos. Este facto está relacionado com a já referida particularidade desses ninhos.

As diferenças observadas entre *C. galerita* e as outras duas espécies, são diferenças esperadas uma vez que se encontram relacionadas directamente com o tamanho dos indivíduos. A não existência de diferenças na dimensão das aberturas dos ninhos de *L. pholis* e de *S. pavo*, coloca a hipótese de uma possível competição entre estas duas espécies pelo acesso a cavidades de nidificação. No entanto, o facto de *S. pavo* nunca ocorrer em zonas expostas, distribuindo-se preferencialmente em lagoas costeiras, estuários e locais abrigados (Fishelson 1963; Patzner *et al.* 1986; Moosleitner 1980; Illich & Kotschal 1990; Ruchon *et al.* 1995; IV; V; VII), sugere a hipótese de que esta espécie não se encontra adaptada a zonas de turbulência

elevada. De facto, contrariamente ao que acontece com outros bleniídeos que ocorrem em zonas expostas, *S. pavo* não possui muitas das adaptações morfológicas necessárias para a vida nestes habitats. Assim, o corpo com um perfil estreito e alto e a ausência de ganchos nas barbatanas, de uma pele espessa e de barbatanas peitorais largas, são indicadores de espécies adaptadas a viver em habitats que apresentam fraca turbulência (Zander 1972).

Os ninhos de *P. pilicornis* encontram-se localizados em abrigos com protecção física no sublitoral rochoso. Em geral, esta espécie nidifica em zonas de algas coralináceas, que possuem elevada complexidade estrutural. Os ninhos são muitas vezes constituídos por aberturas múltiplas (média=1.70, d.p.=0.95, min=1, máx.=4, n=27 ninhos) e verificou-se mesmo em dois casos a existência de dois ninhos guardados pelo mesmo macho parental a distâncias de 20 e 25cm. Este facto já tinha sido referido por Almada *et al.* (1987). Estes autores descrevem a ocorrência de três machos com dois ninhos separados entre si de 2/3cm (um) e de 10/20 cm (dois). Os ninhos observados eram predominantemente abrigos com protecção física e apresentavam aberturas de tamanho médio superior às dos ninhos das espécies intertidais (comprimento máximo (cm): média=6.01, d.p.=5.00, min=1.5, máx.=25.0, n=46; largura máxima (cm): média=3.09, d.p.=1.58, min=1.0, máx.=8.5, n=46). Apresentam uma profundidade média semelhante à dos ninhos de *L. pholis* (média=9.17cm, d.p.=2.82, min=5.0cm, máx.=12.0cm, n=12). Foram observados ninhos até uma profundidade de pelo menos 15m. O local por nós estudado era constituído por uma laje sub-horizontal onde os ninhos se encontravam distribuídos igualmente por zonas mais e menos sombrias. Não se encontrou uma preferência nesta espécie por locais mais sombrios, tal como descrito por Almada *et al.* (1987) e como acontece em muitos outros bleniídeos subtidais (Wirtz 1978).

Os machos de *Tripterygion delaisi* diferem em relação às restantes espécies estudadas, no tipo de ninho utilizado. Defendem uma área coberta de algas no substrato rochoso, no centro da qual estabelecem um ninho. Este consiste numa área com um diâmetro de cerca de 20 cm, que o macho limpa através da remoção de partículas com a boca (sedimento, restos de algas, etc.), onde as fêmeas vêm desovar. Os ovos ficam aderentes às algas e o macho cuida e defende a postura até à eclosão

das larvas. Trata-se assim de um ninho em superfície exposta, encontrando-se a maioria dos territórios em zonas verticais ou sub-verticais de iluminação reduzida. Todos os ninhos observados encontravam-se no sublitoral rochoso até uma profundidade de pelo menos 20m. Esta descrição corresponde à de outros autores que estudaram os locais de nidificação desta espécie (Abel 1955; Zander & Heymer 1970, 1976, 1977; Wirtz 1978).

A fim de se ter uma ideia precisa acerca da distribuição temporal das diferentes actividades apresentadas pelos machos parentais das espécies estudadas, desenvolvemos um método que nos permitisse calcular o tempo que as espécies intertidais têm disponível para realizar todas as actividades fora do ninho. Ou seja, que permitisse calcular o tempo médio de submersão diurna, uma vez que é conhecido que os blenióides são animais predominantemente diurnos (Wirtz 1978).

Calcularam-se assim os tempos médios de emersão e de submersão diurna entre duas preia-mar consecutivas, para 11 ninhos de *L. pholis*, utilizando o programa ÁBACO. Uma vez que a altura média ao zero hidrográfico dos ninhos de *C. galerita* e de *S. pavo* não diferiu dos de *L. pholis*, considerámos os valores obtidos para esta espécie representativos das espécies intertidais estudadas. Gibson (1972) refere também que *L. pholis* e *C. galerita* apresentam uma sobreposição total de nichos na Bretanha (Roscoff). Em média, entre duas preia-mar consecutivas, os ninhos permanecem fora de água cerca de 6h 32m e o tempo médio de submersão diurna é de 2h 53m no mesmo período. Para um dia obtemos os valores médios de 12h 38m de tempo de emersão e de 5h 34m de tempo de submersão diurna. Durante as marés mortas, alguns ninhos podem ficar fora de água até 72 horas, enquanto que outros permanecem permanentemente submersos por mais de 96 horas. Este cálculos assumem que a acção da ondulação é negligenciável, o que não é realista. No entanto, na área por nós estudada, a ondulação raramente excede 0.5m. A sua acção tem como consequência um encurtamento do tempo total de emersão e de submersão, criando um período de submersão intermitente. Verifica-se ainda que os ninhos estudados se encontram a uma altura média de 2.05m acima do zero hidrográfico, ou seja no médio-litoral.

Os resultados acima apresentados indicam que o tempo disponível para

todas as actividades realizadas pelos machos parentais das espécies intertidais é, em média, de 5h 34m. Este valor foi utilizado para calcular as taxas diárias de actividade dos machos (ver Capítulo3.3). Para as espécies subtidais, utilizou-se o período diário de luz no pico da época de reprodução (14h em Maio).

3.1.2. Épocas de reprodução (I, IV, VI, IX, X)

A reprodução nos peixes teleósteos de regiões temperadas é um fenómeno caracteristicamente cíclico. Este facto é imposto, em última análise, pela variação também cíclica das condições ambientais (Scott 1979). A maioria dos peixes marinhos apresentam um ciclo de vida onde se inclui uma fase larvar planctónica. A existência de consideráveis variações nas populações de peixes e de invertebrados marinhos que apresentam este tipo de ciclo de vida, levaram à hipótese que a dimensão da população adulta é controlada pela variação no recrutamento (ex: Thorson 1950; Todd 1985). Do mesmo modo, os padrões temporais de reprodução estariam sincronizados com as necessidades dos estados larvares e teriam sido seleccionados de modo a maximizar o recrutamento e a ultrapassar as variações previsíveis e imprevisíveis da mortalidade larvar (ex: Schwassmann 1971; Robertson 1991). Segundo esta hipótese, o período reprodutor deveria realizar-se na altura do ano onde a produção de descendentes seja maximizada (Wootton 1990).

À medida que as condições físicas do meio se alteram com as estações, também o meio adequado aos estados larvares varia. As larvas dos peixes devem eclodir num ambiente que possa providenciar, de um modo adequado, alimento, protecção dos predadores e factores abióticos favoráveis. Em latitudes elevadas, as variações sazonais mais significativas dão-se no que diz respeito à temperatura e ao fotoperíodo. Correlacionadas com as alterações nestes factores abióticos existem, em geral, variações na abundância e qualidade do alimento. Tais variações são claramente ilustradas pelo ciclo de produção existente no oceano (Cushing 1975).

Os estados larvares dos peixes devido ao seu pequeno tamanho e fracas capacidades locomotoras, apenas são capazes de capturar presas pouco activas e que apresentem um tamanho adequado (Frank & Leggett 1986). A época de reprodução deve assegurar que a eclosão das larvas se dê numa altura do ano em que o espectro

de tamanhos e a abundância das presas sejam apropriados, encontrando-se sincronizada com o ciclo de abundância de presas (Jobling 1995). Este facto revela-se também importante devido à susceptibilidade das larvas à predação, sendo vantajoso um rápido crescimento dos estados larvares (Wootton 1990).

Dado estes factos, tradicionalmente é usual dizer-se que a reprodução se encontra sincronizada de modo a assegurar condições do meio adequadas ao desenvolvimento dos estados larvares e dos juvenis (De Vlaming 1974). A hipótese de que a biologia larvar controla a calendarização da reprodução tem dominado a análise dos padrões sazonais de reprodução de peixes marinhos temperados (ex: Qasim 1956a; Parrish *et al.* 1981; Bakun *et al.* 1982; Lambert & Ware 1984; Sherman *et al.* 1984; Checkley *et al.* 1988) e também de peixes tropicais (ex: Johannes 1978; Thresher 1984; Walsh 1987; Gladstone & Westoby 1988). No entanto, a relação entre os ciclos biológicos e os seus determinantes ambientais é certamente subtil, sendo o ciclo reprodutor de uma espécie resultante de um compromisso envolvendo muitas considerações ambientais (Scott 1979) a actuar sobre histórias vitais particulares.

Em habitats onde a variação das condições ambientais é extrema, os ciclos reprodutores tendem a recorrer de uma forma regular e precisa de ano para ano, apresentando períodos de reprodução curtos e bem definidos. Tais habitats são exemplificados pelas zonas temperadas frias, que são dominadas pelos ciclos anuais de fotoperíodo, temperatura e disponibilidade de alimento (Scott 1979). O calendário dos ciclos reprodutores de espécies existentes nestes habitats é extremamente preciso: as datas do pico da desova em salmões, arenque, solha e bacalhau, apresentam um desvio padrão inferior a uma semana (Cushing 1969). Em habitats em que os ciclos ambientais são menos marcados, os ciclos reprodutores são organizados de uma forma menos rígida e os períodos de reprodução mais prolongados (Scott 1979). Em zonas em que não existem flutuações cíclicas significativas nas condições ambientais, a reprodução pode dar-se em qualquer altura do ano. É por exemplo o que se passa com alguns teleósteos do Oceano profundo (ex: Gordon 1979) e muitas espécies dos mares tropicais quentes (Thresher 1984).

Nos trópicos, as flutuações sazonais de temperatura e fotoperíodo

apresentam variações muito pequenas. Nestes habitats, existe uma grande variação nos padrões de reprodução de diferentes espécies de peixes marinhos, com espécies a reproduzirem-se ao longo do ano, e outras que apresentam épocas de reprodução bem definidas (Lowe-McConnell 1979, 1987; Longhurst & Pauly 1987; Thresher 1984). Mesmo nas espécies que se reproduzem todo o ano, existem muitas vezes variações sazonais claras em relação à proporção de animais da população que se encontram sexualmente activos (Wootton 1990).

As tentativas de relacionar a sazonalidade da reprodução com os ciclos de sobrevivência larval (ex: Munro *et al.* 1973; Russell *et al.* 1977; Johannes 1978; Kock 1982; Doherty 1983; Bakun 1986; Walsh 1987; Lobel 1989) são pouco informativas no que diz respeito aos factores que determinam essa sazonalidade. A complexidade dos padrões de variação geográfica inter e intraespecífica das épocas de reprodução e a complexidade da variação interespecífica das relações entre a reprodução e os gradientes ambientais num mesmo local, mostram que se a reprodução se encontra sincronizada com os ciclos de sobrevivência larvar, então os factores ambientais que determinam essa sobrevivência devem ser muito mais complexos, subtis, específicos para cada espécie na sua acção, e espacialmente variáveis em relação ao que tem sido geralmente aceite (Robertson 1991). Não é possível encontrar explicações simples que abarquem a variabilidade existente.

Nos últimos anos, encontraram-se desfazamentos significativos (“mismatches”) entre a época de reprodução e os ciclos de recrutamento larvar em muitas espécies (Russel *et al.* 1977; Williams 1979; Doherty 1980; Gladstone & Westoby 1988; Pitcher 1988; Robertson 1990). A acção conjunta de uma série de constrangimentos ambientais e intrínsecos a actuar sobre os adultos de algumas espécies, podem evitar a sincronização da postura com os padrões sazonais de sobrevivência larvar. Não existe razão para assumir que a melhor época para a reprodução seja também a melhor para a sobrevivência larvar, existindo mesmo evidência que aponta no sentido inverso nalguns casos (Robertson 1991). Por vezes, em espécies tropicais com reprodução contínua, a reprodução durante a estação menos favorável, pode representar uma estratégia de compensação de perdas no recrutamento devido a catástrofes ocasionais, como os ciclones que se verificam na

estação quente (Gladstone & Westoby 1988). Estes desfazamentos podem ser devidos ao facto de os adultos utilizarem uma estratégia de reprodução estocástica (“bet-hedging”) ao longo de um extenso período, de modo a ultrapassarem a imprevisível variação espacial no ciclo de sobrevivência larvar (Robertson 1991). As variações nos ciclos de reprodução em diferentes locais devem ser devidas a mecanismos que actuam sobre a biologia dos adultos uma vez que, muitas vezes, a não existência de “feedback” (as larvas são muitas vezes recrutadas para locais diferentes dos locais de produção e, portanto, para populações diferentes) não permite à selecção sincronizar o ciclo de reprodução de cada população com o ciclo de sobrevivência larvar específico desse local (Robertson 1991). Adicionalmente, as larvas dos peixes costeiros podem apresentar mecanismos comportamentais que lhes permitem manterem-se perto da costa, evitando a dispersão para o mar aberto (Marliave, 1977, 1986). Algumas espécies apresentam uma variabilidade acentuada na etapa do desenvolvimento em que a mudança de o modo de vida planctónico para bentónico se dá, que poderá ser de grande importância adaptativa em espécies benthónicas que têm de encontrar um substrato adequado para sobreviver (X).

Internamente, o processo de maturação das gónadas é regulado pela produção de hormonas pelo hipotálamo que controlam a síntese de gonadotropinas pela porção anterior da glândula pituitária (neurohipófise), que por sua vez estimulam o desenvolvimento das gónadas (Jobling 1995; Moyle & Cech 1996) (Figura 1).

Para assegurar que um peixe se encontre em condições de se reproduzir na altura apropriada, tem de existir um mecanismo fisiológico que controle o timing de maturação das gónadas. Este mecanismo tem provavelmente dois componentes: um ciclo endógeno de desenvolvimento das gónadas e um mecanismo que sincroniza esse ciclo com os estímulos externos (Wootton 1990). A temperatura e o fotoperíodo são provavelmente os estímulos externos críticos e a sua acção tem sido sujeita a diversos estudos experimentais (ex: Wootton 1982; Lam 1983; Bye 1984). As pistas utilizadas pelos peixes de latitudes mais baixas de modo a assegurarem um correcto “timing” em relação ao seu esforço reprodutivo são menos claras, mas incluem provavelmente variações na abundância de alimento, na composição química da

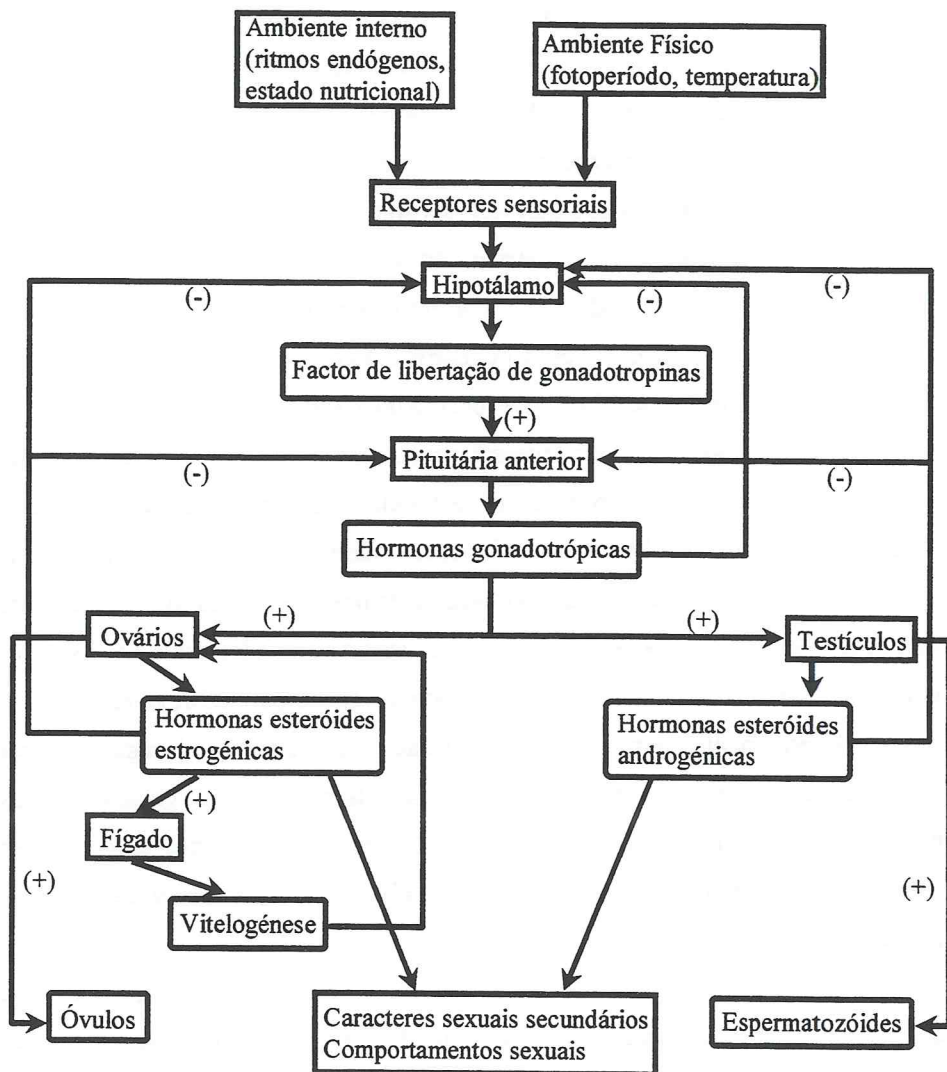


Figura 1 - Eixo hipotálamo-pituitária-gônadas representando as vias de estimulação (+) e de inibição (-) do ciclo reprodutor, consistindo em substâncias ou factores (caixas arredondadas) que regulam estruturas ou comportamentos (rectângulos) nos peixes [adaptado de Jobling (1995) e de Moyle & Cech (1996)].

água, e variações subtis da temperatura e do fotoperíodo (Lowe-McConnell 1979, 1987; Burns 1985).

Um problema adicional quando se consideram os factores que controlam a reprodução, advém do facto dos ciclos reprodutores serem adaptativos. Cada espécie desenvolveu o seu ciclo de reprodução dependendo do seu nicho evolutivo/ecológico (Scott 1979). O modo como cada ciclo reprodutor é sincronizado com os ciclos ambientais é provavelmente específico de cada espécie. Assim, embora o “timing” da reprodução de muitas espécies de teleósteos tenha sido estudado, não é correcto extrapolar os resultados obtidos numa espécie directamente para outra.

Os ciclos reprodutores, apesar do seu ritmo endógeno, são sincronizados temporalmente por factores ambientais regularmente recorrentes. Estes actuam estimulando ou inibindo estágios específicos da gametogénese ou de outros processos reprodutivos. O primeiro factor ambiental a ser identificado como sincronizador do ciclo reprodutivo foi o fotoperíodo, existindo actualmente um grande número de trabalhos acerca do controle que o fotoperíodo exerce na reprodução. Este factor é tido, tradicionalmente, como sendo o principal estímulo externo que afecta os ciclos reprodutores nos animais, sendo que a sua variação sazonal dentro de parâmetros precisos sincroniza o ciclo de maturação dos gâmetas (Lofts 1970). No entanto, os peixes das zonas temperadas encontram-se também sujeitos a regimes cíclicos de variação da temperatura. Para alguns teleósteos, a temperatura parece substituir o fotoperíodo como o principal factor ambiental que sintoniza temporalmente a reprodução. Para que o ciclo reprodutor decorra normalmente é, no entanto, necessário que estejam presentes uma série de estímulos diferentes (Scott 1979).

Os factores que desencadeiam o crescimento e desenvolvimento das gónadas encontram-se assim relacionados com os ciclos anuais de fotoperíodo e de temperatura. Estes dois factores parecem ser, em conjunto, responsáveis pela mediação do ciclo reprodutor de muitas espécies de peixes das regiões temperadas (Jobling 1995), actuando directamente, ou através dos órgãos dos sentidos, nas glândulas que produzem as respostas fisiológicas ou comportamentais adequadas (Moyle & Cech 1996). Na maioria das espécies de teleósteos a gametogénese

estende-se por grande parte do ciclo reprodutor, enquanto que a desova é em geral de duração relativamente curta. Embora a sincronização da desova seja de importância crítica, aberrações no “timing” da gametogénese podem ser também prejudiciais ao sucesso da reprodução (Scott 1979).

A maturação das gónadas nestes animais consiste, como já foi referido, numa série de fases relacionadas entre si (Figura 1), cada uma das quais requerendo uma coordenação precisa, de modo a que os animais se encontrem maduros na altura certa da reprodução. O processo de desenvolvimento dos gâmetas e de crescimento das gónadas inicia-se, de um modo geral, muito tempo antes do início da época de reprodução: por vezes vários meses antes (Jobling 1995). É o sistema neuro-endócrino que, em última instância controla directamente as diferentes fases de desenvolvimento das gónadas e de maturação dos gâmetas. Aqui, o eixo hipotálamo-pituitária-gónadas parece assumir importância determinante (Jobling 1995). Assim, têm de existir mecanismos que permitam que os animais possam “prever” qual a altura certa para que a maturação se dê.

Em *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae), a maturação das gónadas dá-se sob controle do fotoperíodo, mas os estádios finais de maturação ocorrem mais rapidamente em temperaturas mais elevadas (Baggerman 1980). Nesta espécie, o aumento do fotoperíodo é o factor mais importante na promoção do desenvolvimento das gónadas, embora sejam necessários uma temperatura e substrato apropriados para que a desova se efectue (Moyle & Cech 1996). Por contraste, em *Cyprinus carpio* (Ciprinidae), o fotoperíodo tem uma diminuta acção, comparado com o efeito da temperatura (Davies *et al.* 1986). A composição química da água pode também afectar a maturação das gónadas; uma diminuição do pH causado por chuvas ácidas, por exemplo, pode criar graves problemas de maturação das gónadas na truta arco-íris (Weiner *et al.* 1986).

É também conhecido que em *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae), o grau de maturação dos gâmetas e o “timing” da desova depende de um ritmo circanual endógeno, regulado pelo fotoperíodo. Não se conhecem bem qual a inter-relação entre os efeitos da temperatura na regulação do ciclo endógeno nos salmonídeos. No entanto, sabe-se que temperaturas baixas provocam uma redução da taxa de

desenvolvimento dos oócitos, tendo como consequência um atraso na desova (Jobling 1995).

Em *Parablennius zvonimiri* (Blenniidae), Louisy (1989) mostrou que, em condições controladas, esta espécie começa a reproduzir-se quando se aumenta progressivamente o fotoperíodo e a temperatura. A diminuição da temperatura da água provoca o fim da reprodução, mesmo mantendo-se um aumento regular do fotoperíodo. Assim, nesta espécie e nas condições acima descritas, a temperatura é o factor que tem uma acção determinante sobre a reprodução.

Na espécie *Repomucenus beniteguri* (Callionymidae) a época de reprodução apresenta dois períodos distintos durante o ano (Maio a Julho e Setembro a Novembro). A reprodução inicia-se na Primavera quando a temperatura da água atinge 18°C e termina quando a temperatura excede 28°C. É retomada quando a temperatura desce abaixo dos 27°C e continua até se verificarem temperaturas inferiores a 15°C (Jobling 1995). O desenvolvimento das gónadas e a maturação parecem assim ser inibidos por temperaturas abaixo de 15°C e acima de 27-28°C. Este facto sugere que a temperatura seja o principal factor exógeno que induza o início e o fim da época de reprodução nesta espécie.

Shackley & King (1977) concluíram que tanto o fotoperíodo como a temperatura influenciam o ciclo de maturação das gónadas em *Lipophrys pholis*. No entanto, Papitsch *et al.* (1981) referem que a temperatura parece ser mais importante do que o fotoperíodo na maturação de *Salaria pavo*, embora apenas uma combinação dos dois factores seja eficaz na maturação plena das gónadas.

A variação sazonal do fotoperíodo parece fornecer informação utilizada para a coordenação temporal do desenvolvimento das gónadas e maturação dos oócitos em muitas espécies de peixes temperados. A temperatura parece afectar essencialmente o grau de desenvolvimento de processos fisiológicos e actuar na maturação final dos gâmetas (Jobling 1995).

No sentido de se tentar avaliar quais as influências dos factores ambientais na reprodução das espécies por nós estudadas, determinaram-se as suas épocas de reprodução através da inspecção periódica de ninhos (I, IV, VI, IX) (Figura 2).

Épocas de reprodução

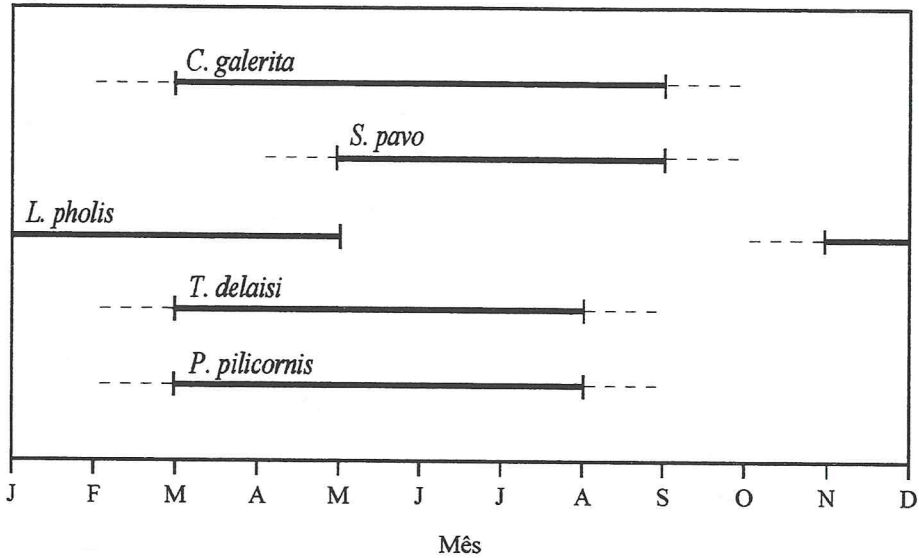


Figura 2 - Épocas de reprodução das espécies por nós estudadas (*Coryphoblennius galerita*, *Salaria pavo*, *Lipophrys pholis*, *Triptyerion delaisi* e *Parablennius pilicornis*), determinadas através do método de inspecção directa de ninhos (I, IV, VI, IX).

Posteriormente, os resultados obtidos foram comparados com as épocas de reprodução descritas na bibliografia para outras zonas da sua área de distribuição.

O método de observação directa de ovos nos ninhos de peixes costeiros por nós utilizado (I), permite uma determinação mais precisa das épocas de reprodução, quando comparado com os métodos tradicionais que se baseiam essencialmente na histologia de gónadas (ex: Hickling & Rutenberg 1936). De facto, verifica-se muitas vezes que a ocorrência de oócitos maduros e esperma não significa que a população se encontre a reproduzir, acontecendo por vezes uma regressão das gónadas se as condições ambientais se alterarem (ex: Aronson 1951, 1957). Por outro lado, uma vez que não é viável fazer uma análise histológica a um grande número de animais, a determinação das épocas de reprodução baseadas neste método são muitas vezes subestimadas, uma vez que no princípio e no fim da época de reprodução apenas uma pequena fracção dos indivíduos se encontra a reproduzir. Pensamos assim que

a monitorização regular de estações na costa através da observação directa dos ninhos é um método que permite uma determinação rigorosa das épocas de reprodução de peixes costeiros.

A espécie *Lipophrys pholis* reproduz-se de Outubro/Novembro a Maio em Portugal (I, IX) (Figura 2), enquanto que nas Ilhas Britânicas o período reprodutor é de Março/Abril a Agosto (Lebour 1927; Qasim 1957; Bowers *et al.* 1960; Dunne 1977; Shackley & King 1977; Milton 1983). Estes resultados são bastante dispares, com um desfazamento de vários meses entre o início e o fim da época de reprodução nas duas zonas. De salientar que, em Portugal, esta espécie começa a reproduzir-se perto do mínimo anual de fotoperíodo (cerca de 10 horas de luz), enquanto que nas Ilhas Britânicas, a reprodução inicia-se com um fotoperíodo de mais de 12 horas de luz (Shackley & King 1977). Assim, verifica-se que uma espécie que se reproduz na Primavera/Verão nas Ilhas Britânicas, reproduz-se entre o Outono e a Primavera em Portugal. Estes resultados estão de acordo com uma das predições da regra de Orton (1920): “southern fishes will spawn in the cooler months of the year at the southern limit of their range”.

Sendo *L. pholis* uma espécie que se distribui da Noruega à Mauritânia (Zander 1986; Bath & Wirtz 1992), o seu centro de distribuição encontra-se a uma latitude muito mais elevada que o da maioria dos outros blenióides europeus. Assim, estando Portugal perto do limite sul de distribuição desta espécie, é de supor que esta se encontre adaptada predominantemente a águas mais frias. Até que ponto é que as diferenças observadas nas épocas de reprodução entre as Ilhas Britânicas e Portugal se devem a diferenças genéticas entre as duas populações ou são um resultado de diferentes condições ambientais a actuar sobre um mesmo padrão de respostas fisiológicas, é um ponto em aberto. Existem, no entanto, duas semelhanças importantes entre a população de *L. pholis* por nós estudada e o caso relatado por Shackley & King (1977). Em ambas, a época de reprodução: (i) inicia-se perto ou após o mínimo anual de temperatura da água; (ii) termina quando a temperatura da água é sensivelmente a mesma. Estes factos sugerem a hipótese de que a temperatura da água do mar parece desempenhar um papel decisivo na determinação da época de reprodução desta espécie (I). Taylor (1986) observou também que a variação da

época de reprodução entre três populações de *Fundulus heteroclitus* (Ciprinodontidae) de diferentes latitudes resulta na concentração da actividade reprodutora entre limites de temperatura da água similares para as três populações, o que parece apoiar a hipótese acima referida..

Por outro lado, Conover (1992) analisando os padrões de reprodução sazonal de peixes costeiros a diferentes latitudes chegou à conclusão que em latitudes mais elevadas as épocas de reprodução tendem a começar mais tarde e a terminar mais cedo. Este autor propõe que nas latitudes mais elevadas, a época de reprodução deve iniciar-se quando as condições se tornam favoráveis para o crescimento das larvas e dos juvenis. O fim da reprodução ocorreria quando o tempo disponível for demasiado curto para os juvenis atingirem um tamanho que lhes permita sobreviver ao Inverno. Este padrão é compatível com o que se observa em *Fundulus heteroclitus*, que apresenta uma vasta distribuição latitudinal ao longo de toda a costa Atlântica dos Estados Unidos e Canadá, verificando-se um aumento na duração da época de reprodução nas latitudes mais baixas. Esta espécie reproduz-se de Janeiro a Setembro no extremo sul de distribuição (30°0'N) e apenas de Maio a Julho na região temperada norte (41°30'N) (Taylor 1990). Um outro exemplo diz respeito a *Gasterosteus aculeatus*, que se reproduz no princípio da Primavera no sul da sua distribuição e no Verão nas zonas mais a norte (Wootton 1984).

Em *L. pholis*, no entanto, o fim da época de reprodução ocorre mais cedo em Portugal, o que não é explicado pelo modelo de Conover (1992). Muitas das conclusões deste autor dizem respeito a ciprinodontídeos, grupo em que muitas espécies são anuais. No entanto, em espécies iteroparas, como *L. pholis*, é provavelmente importante limitar a duração de cada época de reprodução no sentido de armazenar reservas que permitam o crescimento do adulto (IX), uma vez que a fecundidade tende a aumentar com o tamanho do corpo (Wootton 1990). Miller (1961) refere também que a variação latitudinal deverá ser mais pronunciada no que diz respeito ao início da época de reprodução, uma vez que as larvas que eclodem para o fim da época devem estar sujeitas a condições desfavoráveis devido à reduzida disponibilidade alimentar e às baixas temperaturas. Este efeito foi demonstrado por diversos autores (ex: Dahlberg & Conyers (1973) para peixes da costa Atlântica dos

Estados Unidos, Miller (1961) para *Gobius paganellus* e Faria & Almada (1995) para *G. paganellus* e *G. cobitis*). Um outro argumento que pode apoiar a diferença observada tem a ver com o facto de existir por vezes um efeito inibitório da reprodução provocado por temperaturas elevadas. Em *Gillichthys mirabilis* (Gobiidae) a manutenção de temperaturas superiores a 22°C inibem a recrudescência ou iniciam a regressão das gónadas (DeVlaming 1972a,b,c). Em *Gasterosteus aculeatus*, temperaturas acima de 18°C provocam uma regressão dos ovários nas fêmeas e da actividade das células de Leydig nos machos (Borg 1982; Borg & Van Veen 1982). Wallace & Selman (1979) referem que temperaturas acima de 21°C inibem fortemente a maturação dos oócitos nesta espécie. Jobling (1995) refere também que as altas temperaturas verificadas no Verão têm um efeito inibitório na diferenciação e maturação das gónadas de *Cyprinus carpio* (Ciprinidae) e *Repomucenus beniteguri* (Callionymidae). Um outro exemplo diz respeito ao bleniídeo *Hypsoblennius jenkinsi* que se reproduz na costa oeste dos Estados Unidos de Agosto a Setembro em Marineland e de fim de Maio a Junho em Newport, sendo que Newport é em média 2 a 3°C mais quente que Marineland (Stephens *et al.* 1970). O facto do fim da época de reprodução ser cerca de três meses mais cedo na zona mais quente parece suportar a hipótese acima referida. Esta possível inibição da reprodução por temperaturas elevadas é também compatível com o que ocorre em *C. galerita* (VI), *Gobius paganellus* e *G. cobitis* (Faria & Almada 1995).

Este facto explicaria assim por que razão a época de reprodução de *L. pholis* termina mais cedo em Portugal do que nas Ilhas Britânicas. É possível que no limite sul da sua distribuição, devido às elevadas temperaturas que se fazem sentir no Verão, esta espécie se encontre em “stress” fisiológico.

A espécie *Coryphoblennius galerita* reproduz-se de Fevereiro/Março a Setembro/Outubro em Portugal (Almada *et al.* 1983; VI) (Figura 2). Tal como para *L. pholis*, a época de reprodução de *C. galerita* varia consideravelmente com a latitude: fim de Junho a princípio de Agosto na costa sul de Inglaterra (Milton 1983); Abril a Agosto na costa sudoeste da Irlanda (Fives 1980a); e Abril a Setembro na Bretanha, França (Fives 1970). Verifica-se também neste caso um aumento na duração da época de reprodução nas latitudes mais baixas, sendo esse aumento

devido principalmente a um recuar do início da época de reprodução, o que vem confirmar os padrões acima referidos para *L. pholis*.

Para *Salaria pavo*, a época de reprodução em Portugal estende-se de Abril/Maio a Setembro/Outubro (IV) (Figura 2). Ruchon *et al.* (1993, 1995) referem o período de Abril a Setembro para a época de reprodução desta espécie numa lagoa costeira em Mauguio (França). No entanto, não apresentam dados de temperatura da água. Patzner (1983) e Uiblein (1993) apresentam dados muito diferentes para populações da mesma zona geográfica (Trieste, Mar Adriático). Assim, enquanto que o primeiro autor refere o período de princípio de Julho a meio de Agosto, Uiblein (1993) refere o período de Maio a Setembro para a época de reprodução desta espécie. Esta discrepância pode ser devida ao facto de Patzner (1983) ter baseado as suas conclusões na existência de oócitos maduros nos ovários de fêmeas desta espécie. Se as amostras analisadas forem de pequena dimensão, e apenas um pequeno número de indivíduos da população se encontrar a reproduzir no princípio e no fim da época de reprodução, é possível que o período de reprodução referido por este autor se encontre subestimado (é de salientar que não é referido o número de indivíduos em que se baseia este estudo). No entanto, noutros pontos do Mediterrâneo a época de reprodução desta espécie estende-se de Maio a Julho (norte do Mediterrâneo, Eggert 1932) ou a Agosto (Israel, Fishelson 1963). Uma vez que não nos parece que os dados existentes acerca da época de reprodução de *S. pavo* ao longo da sua área de distribuição permitam uma análise rigorosa, fica em aberto qual a influência dos diferentes factores ambientais na reprodução desta espécie.

Para *Parablennius pilicornis* a época de reprodução estende-se de Fevereiro/Março a Agosto/Setembro (Almada *et al.* 1987) (Figura 2). Denoix (1984) refere para Biarritz e Hendaya que os machos defendem um território do fim de Março ao fim de Setembro. Não indica no entanto, qual é o período em que os machos guardam ovos. Não existem outras referências relativas à época de reprodução desta espécie, apesar da sua larga distribuição geográfica: Mediterrâneo (Bath 1977); Atlântico oriental: do Golfo da Biscaia ao Cabo da Boa Esperança (Motos & Ibañez 1977; Devesa *et al.* 1980; Almeida *et al.* 1980) e mesmo na costa sul africana do Oceano Índico (Penrith & Penrith 1972); e Atlântico ocidental: da

Flórida ao Rio de Janeiro (Briggs 1958).

Para *Tripterygion delaisi*, a época de reprodução estende-se de Fevereiro/Março a Agosto/Setembro (Figura 2). Jonge & Vidler (1989) referem o período de Março a Junho para a reprodução desta espécie na Córsega, Gordina *et al.* (1972) o período de Abril a Agosto para Banyuls, e Zander (1986) o período de Maio a Julho para o norte do Mediterrâneo. É de salientar que no Mediterrâneo a época de reprodução termina mais cedo, podendo este facto dever-se às temperaturas mais elevadas que aí se fazem sentir no Verão. Do mesmo modo, o início da reprodução mais tardio (Abril ou Maio) pode também estar relacionado com as baixas temperaturas de Inverno. No entanto, não existem dados de temperatura da água do mar disponíveis para se proceder a uma comparação mais detalhada entre as diferentes regiões.

Como já foi referido, uma das características comuns aos peixes bentónicos de pequeno tamanho das regiões temperada quente e tropical é a existência de cuidados parentais e de posturas sucessivas durante uma época de reprodução que dura vários meses. Este tipo de peixes ocorre ao longo de uma vasta distribuição latitudinal, existindo uma tendência para uma maior duração das épocas de reprodução nos trópicos (Breder & Rosen 1966). O controle dos ciclos anuais de reprodução por factores exógenos como o fotoperíodo e a temperatura tem sido demonstrado, mas os trabalhos existentes referem-se a um pequeno número de espécies, não sendo ainda possível determinar padrões gerais de controle do ciclo reprodutor (Bye 1984, 1990; Stacey 1984; Taylor 1990). É pois urgente prosseguir este tipo de estudos acerca da influência dos factores ambientais no controle da reprodução. Uma área particularmente frutuosa será a interrelação de estudos de ecologia e filogenia.

Um padrão que parece emergir do presente estudo é que, à excepção de *L. pholis* (que é a espécie cujo centro de distribuição se situa mais a norte), todas as outras espécies por nós estudadas apresentam uma época de reprodução que ocorre, com pequenas variações, entre Fevereiro/Março e Agosto/Setembro. Lejeune (1985) apresenta um caso semelhante para oito espécies de labrídeos cujas épocas de reprodução se situam entre Março/Abril e Julho/Agosto na Córsega. Por outro lado,

em ambos os casos, as convergências encontradas dizem respeito a espécies aparentadas (labrídeos, Lejeune 1985; blenióides, presente estudo) e cuja ecologia é muito semelhante. Interessante é o facto de as temperaturas da água do mar que se verificam no princípio e no fim da época de reprodução nos dois locais serem muito parecidas (13-13.5°C no início e 20°C no fim para a Córsega e 13.5-14°C no início e 18-20°C no fim para a nossa área de estudo). Esta observação parece reforçar, mais uma vez, o papel decisivo que a temperatura da água do mar tem no controle da reprodução de peixes costeiros da zona temperada. Robertson (1991) refere que, em recifes de coral de latitudes mais elevadas, a sazonalidade dos constrangimentos ambientais produz não só uma definição mais precisa das épocas de reprodução, como também uma tendência para a coincidência dos períodos reprodutores num grande número de espécies. As diferenças latitudinais nas épocas de reprodução de peixes marinhos temperados podem reflectir um gradiente latitudinal na intensidade desses constrangimentos.

Muitos dos trabalhos anteriormente referidos acerca do papel dos diferentes factores ambientais no controle do ciclo reprodutor em peixes são realizados em “condições controladas”, sendo muitas vezes difícil de separar o efeito dos factores a controlar, daqueles provocados pelas condições de cativeiro. O estudo da variabilidade natural permite obviar a muitos destes constrangimentos. Assim, observando o efeito dos diversos factores ambientais em diferentes populações de uma mesma espécie cuja distribuição latitudinal seja mais ou menos ampla, poderemos tentar determinar quais os efeitos desses factores no controle da reprodução neste tipo de peixes. Uma outra abordagem que pensamos ser frutuosa é a tentativa de relacionar as épocas de reprodução de peixes não aparentados, mas cujo habitat e ecologia da reprodução sejam semelhantes. Cruzando a informação latitudinal com a informação ecológica e filogenética, será possível aferir qual a participação dos diferentes factores ambientais no controle da reprodução. É evidente que, paralelamente, é fundamental aprofundar o conhecimento acerca da fisiologia da reprodução das espécies em causa e dos mecanismos internos de controle da reprodução.

Embora tenha sido demonstrado de um modo indiscutível que o fotoperíodo,

a temperatura, a disponibilidade de alimento e outros factores ambientais influenciam a reprodução destes animais, não é possível afirmar categoricamente que um estímulo particular induz sempre uma resposta correspondente. Para avaliar a importância relativa dos factores que influenciam a biologia das larvas, dos juvenis e dos adultos como determinantes dos padrões sazonais de reprodução, é assim necessária muito mais informação adicional acerca dos aspectos básicos das histórias vitais destes peixes (Robertson 1991). Qual o grau de variação espacial nos padrões sazonais de reprodução e recrutamento? Quais os factores que afectam o crescimento e maturação dos juvenis? De que modo é que os factores ambientais, tais como a disponibilidade de alimento e as características físicas do meio, afectam a capacidade reprodutora dos adultos? Como é que os efeitos desses factores variam sazonalmente e de que modo é que os adultos repartem os diferentes recursos entre a reprodução, o crescimento, e o acumular de reservas em diferentes alturas do ano? Quais as influências de limitações intrínsecas, tais como pequena longevidade e fraca capacidade de acumulação de reservas, na calendarização da reprodução?

Pensamos que investigações futuras deverão tomar em consideração uma visão menos simplista das interações entre o ambiente e os animais. Uma relação simples de causa efeito não deverá ser o objectivo deste tipo de estudos. Pelo contrário, os efeitos independentes de diferentes variáveis deverão ser relacionados com a condição fisiológica do animal e o estágio provável do ciclo endógeno em que ele se encontra. Paralelamente será necessário aprofundar o estudo dos mecanismos fisiológicos que regulam a reprodução nos peixes.

3.2. Padrões de comportamento (II, III, IV, V, VII, VIII, XI)

Como já foi referido, os peixes marinhos bentónicos de pequeno tamanho que ocorrem em substratos duros, tendem a apresentar territorialidade e cuidados parentais dirigidos a uma postura de ovos adesivos colocados, em geral, em cavidades no substrato. No caso dos peixes costeiros das zonas temperadas quentes e tropicais, os cuidados parentais são na maioria dos casos exclusivamente masculinos (Almada 1990). A defesa de um território é assegurada através de um patrulhamento activo da área defendida e de comportamentos agonísticos contra

intrusos. Os cuidados parentais são geralmente essenciais para a sobrevivência das posturas, apresentando os machos comportamentos de ventilação, remoção de ovos mortos e limpeza da massa de ovos (Gibson 1969).

O comportamento das espécies de blenióides Mediterrânicos e tropicais encontra-se extensamente documentado (para revisões ver Wirtz 1978; Thresher 1984; Heymer 1987). O mesmo não se passa com as espécies do Atlântico nordeste, onde os estudos comportamentais são ainda escassos (para uma revisão ver Almada & Santos 1995). Apesar disso, tem sido desenvolvido um esforço acentuado para inverter esta situação (Qasim 1956a; Gibson 1967a,b, 1968, 1970, 1971; Wirtz 1974, 1975, 1976; Wirtz & Davenport 1976; Fives 1980b; Laming *et al.* 1982; Almada *et al.* 1983, 1987; Denoix 1984; Santos 1985a,b, 1987, 1992; Santos & Almada 1988; Northcott 1991; II; III; IV; V; VII).

As espécies por nós estudadas apresentam diferenças no que diz respeito a detalhes do seu comportamento (XI). As espécies subtidais apresentam numerosos padrões de comportamento que envolvem movimentos na coluna de água, nomeadamente em contextos agonísticos e de corte, enquanto que estes padrões são extremamente raros nas espécies intertidais (Tabela II).

Tabela II - Padrões de comportamento efectuados na coluna de água por cada uma das espécies, em situações de corte ou noutros contextos.

Espécie	Corte		Total		Tempo de observação
	Machos	Fêmeas	Machos	Fêmeas	
<i>C. galerita</i>	0	0	0	2	14h 35min
<i>L. pholis</i>	0	0	1	0	26h 25min
<i>S. pavo</i>	0	0	0	0	35h 21min
<i>T. delaisi</i>	79	0	141	2	14h 08min
<i>P. pilicornis</i>	69	0	98	21	15h 15min

Outros comportamentos que impliquem a perda de contacto com o substrato como, por exemplo, comportamentos de ameaça (ex: “pairar” em *Parablennius*

pilicornis, Denoix 1984; Almada *et al.* 1987), natação a algumas dezenas de centímetros do substrato em diferentes contextos (perseguição, fuga, deslocação) e “alimentação de partículas” na coluna de água, ocorreram também quase exclusivamente nas espécies subtidais (Tabela II). Além disso, a sinalização de corte na ausência de uma fêmea é também um padrão praticamente exclusivo das espécies subtidais (Tabela III).

Tabela III - Percentagem de cortes efectuadas com ou sem a presença da fêmea. Em *Lipophrys pholis*, apenas se observou uma corte em 17h 51m de observações focais aos ninhos dos machos. No caso de *Salaria pavo*, a iniciativa de corte pertence às fêmeas, permanecendo os machos no interior do ninho, na maioria dos casos (V).

	Número de cortes	Fêmea presente (%)	Fêmea ausente (%)
<i>C. galerita</i>	19	84.2	15.8
<i>S. pavo</i>	524	100.0	0.0
<i>T. delaisi</i>	44	31.8	68.2
<i>P. pilicornis</i>	30	33.3	66.7

Os comportamentos sexuais nos blenióides possuem padrões convergentes com os de outras famílias de peixes costeiros que apresentam cuidados parentais masculinos (ex: Pomacentridae: Helfrich 1958; Emery 1968; Myrberg 1972; ver revisões de Gibson 1969, 1982; Wirtz 1978; Thresher 1984; Almada & Santos 1995). A fêmea aproxima-se do território do macho que realiza movimentos de sinalização estereotipados (para uma revisão ver Thresher 1984; Santos 1992; Almada & Santos 1995). Estes comportamentos implicam muitas vezes a perda de contacto com o substrato nas espécies subtidais, podendo ser realizados a várias dezenas de centímetros do fundo (ex: *Parablennius incognitus*, Abel 1964, Louisy 1983; *Ecsenius bicolor*, Wickler 1965; *Hypsoblennius gentilis*, Stephens *et al.* 1966; *Meiacanthus nigrolineatus*, Fishelson 1975; *Parablennius rouxi*, Heymer & Ferret 1976; *Tripterygion* spp., Wirtz 1978; *Parablennius zvonimiri*, Wirtz 1978;

Heterostichus rostratus, Coyer 1982; *Ophioblennius atlanticus*, Marraro & Nursall 1983; *Plagiotremus azaleus*, Thresher 1984; *Acanthemblemaria crockeri*, Lindquist 1985; *Parablennius pilicornis*, Denoix 1984; Almada *et al.* 1987). Os “comportamentos de coluna de água” são provavelmente padrões primitivos dos blenióides semelhantes aos padrões de sinalização de muitos pomacentrídeos que nidificam em superfícies de rocha (Helfrich 1958) e têm como função a sinalização do território para as fêmeas e para machos rivais. De facto, este tipo de padrões comportamentais ocorrem em tripterigídeos (Shiogaki & Dotsu 1973; Wirtz 1978), clinídeos (Coyer 1982), chaenopsídeos (Thresher 1984), e em muitos bleniídeos de diferentes subfamílias (Fishelson 1975; Wirtz 1978; Thresher 1984; Santos 1985a, 1992; Almada *et al.* 1987; Almada & Santos 1995).

Por oposição, verifica-se que nas espécies intertidais ou que habitam em locais de baixa profundidade, os comportamentos de corte são realizados sem perda de contacto com o substrato (ex: *Coryphoblennius galerita*, Guitel 1893; Almada *et al.* 1983; *Aidablennius sphynx*, Guitel 1893; Kraak 1994, 1996; *Lipophrys pholis*, Qasim 1956a, II; *Salaria pavo*, Fishelson 1963; Patzner *et al.* 1986; IV; V; VII; *Lipophrys caneavae*, Abel 1964; *Acanthemblemaria balanorum* e *A. macrospilus*, Stephens *et al.* 1966; Lindquist 1985; *Hypsoblennius gilberti*, Stephens *et al.* 1970; *Chasmodes bosquianus*, Phillips 1971). Assim, aparecem nestas espécies comportamentos como o “nodding” (movimento rítmico vertical da cabeça) e/ou o “estremecimento lateral da cabeça”, observados por exemplo em *Lipophrys caneavae* (Abel 1964), *L. dalmatinus* (Abel 1980), *L. adriaticus* (Wirtz 1978), *L. velifer* (Wirtz 1978, 1980), *L. pholis* (II), *Coryphoblennius galerita* (Guitel 1893; Almada *et al.* 1983), *Aidablennius sphynx* (Kraak 1994) e *Salaria pavo* (Fishelson 1963; Patzner *et al.* 1986). Estes comportamentos encontram-se muitas vezes associados a “máscaras faciais” conspícuas ou cristas na cabeça (Abel 1964; Zander 1975; Papaconstantinou 1979), que desempenham um papel fundamental nos sinais sociais. Estas características são exclusivas dos machos, ou especialmente desenvolvidas nestes, e tornam a cabeça destes muito conspícua, mesmo sem abandonar o ninho (Zander 1975; Papaconstantinou 1979). Em várias espécies os próprios movimentos de ameaça (primeiro passo na expulsão dos

intrusos) envolvem predominantemente movimentos da cabeça e podem ser efectuados com o animal dentro do abrigo (Abel 1964; Phillips 1977; Almada *et al.* 1983; II; VIII). Estes comportamentos que envolvem movimentos da cabeça e padrões de coloração conspícuos podem ser importantes em duas situações distintas: i) peixes que vivem em zonas de elevada turbulência; ii) peixes de tamanho diminuto e que nidificam em cavidades tubulares pouco maiores que a dimensão do seu corpo (ex: chaenopsídeos, Stephens *et al.* 1966).

Os resultados apresentados para as espécies intertidais estudadas sugerem que estas reduzem ao mínimo os movimentos efectuados na coluna de água (XI). As condições de turbulência do intertidal rochoso fazem com que os animais que aí habitam tenham de apresentar adaptações que contrariem as elevadas possibilidades de serem deslocados por movimentos da água, e mesmo de se ferirem contra as rochas. Nursall (1977) refere que o habitat turbulento em que *Ophioblennius atlanticus* ocorre coloca a esta espécie algumas dificuldades físicas. É comum ocorrerem indivíduos que apresentam marcas no corpo decorrentes de abrasão contra as rochas, bem como feridas provocadas pelos espinhos de *Diadema antillarum*.

Esta redução dos comportamentos na coluna de água foi também por nós observada em gobiesocídeos. A espécie *Lepadogaster lepadogaster purpurea*, que ocorre no intertidal ou a baixa profundidade, apresenta uma redução extrema dos comportamentos realizados na coluna de água, sendo a maioria das interacções entre indivíduos realizadas no interior dos abrigos (VIII). Por oposição, *Lepadogaster candollei*, que ocorre a maiores profundidades, apresenta inúmeros comportamentos na coluna de água como, por exemplo, natação, alimentação a meia-água e pairar (D. Gonçalves *et al.* em prep.). Verifica-se ainda que *L. l. purpurea* permanece a maioria do tempo no interior dos abrigos, enquanto que em *L. candollei* uma significativa proporção do tempo é passada no exterior dos mesmos.

No entanto, é interessante verificar que em blenióides que nidificam em poças de maré, que pelas suas características permanecem longos períodos sem agitação, estes padrões de comportamento na coluna de água são frequentes (ex: *Istiblennius zebra*, Phillips 1977; *Parablennius sanguinolentus*, Santos 1985a, 1992). Parece existir assim uma modificação evolutiva dos comportamentos nas

espécies intertidais devida à acção da turbulência. A natação a meia água é substituída por reptação junto ao fundo, sendo afectado um conjunto de comportamentos que dependiam de exhibições a meia água (para uma discussão ver Almada 1990).

3.3. Territorialidade

3.3.1. Variação temporal na utilização de abrigos (I, III, IV, VI)

Nas Figuras 3, 4 e 5 apresentam-se o número de ninhos que continham peixes e ovos nas inspecções realizadas na baixa-mar para, respectivamente, *Lipophrys pholis*, *Coryphoblennius galerita* e *Salaria pavo*.

Observa-se, em todos os casos, uma correlação significativa entre o número de ninhos ocupados por peixes e o número de ninhos que contêm ovos: *L. pholis* (Spearman Rank Correlation: 1986/88: $r_s = 0.951$, $p < 0.01$, $n = 12$ inspecções; 1992/94: $r_s = 0.810$, $p < 0.001$, $n = 16$ inspecções), *C. galerita* (1992 a 1994: $r_s = 0.801$, $p < 0.001$, $n = 23$ inspecções) e *S. pavo* (1988/90: $r_s = 0.801$, $p < 0.01$, $n = 11$ inspecções;

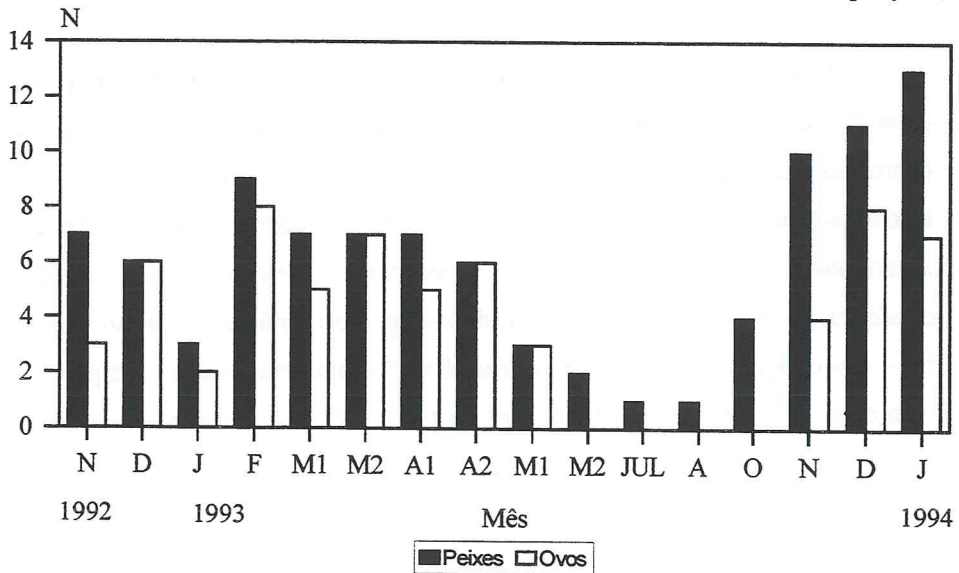


Figura 3 - Número de ninhos que continham peixes e ovos nas inspecções realizadas aos locais de nidificação de *Lipophrys pholis*. Quando se realizou mais do que uma inspecção no mesmo mês, os dados são referidos por ordem cronológica.

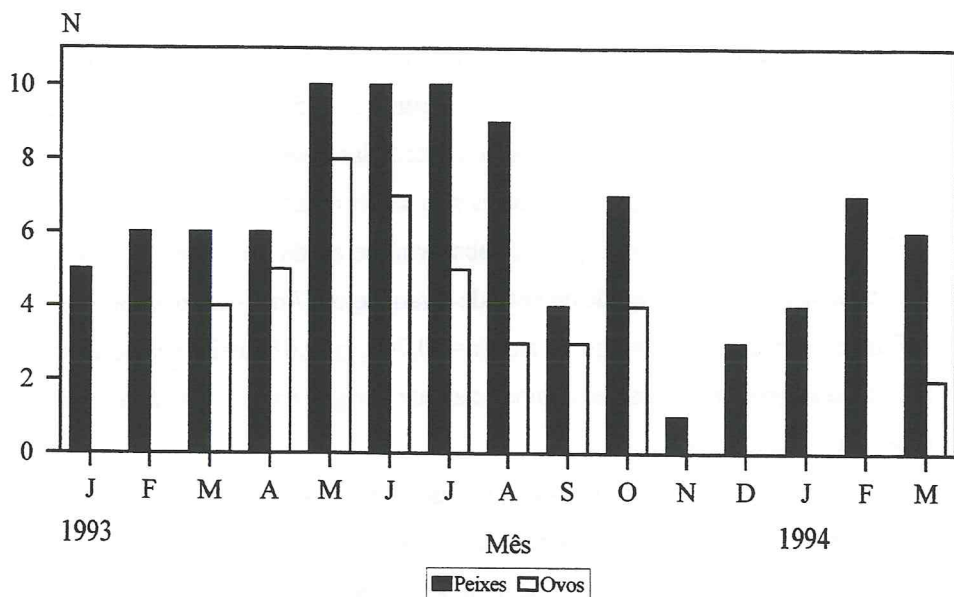


Figura 4 - Número de ninhos que continham peixes e ovos nas inspeções realizadas aos locais de nidificação de *Coryphoblennius galerita*.

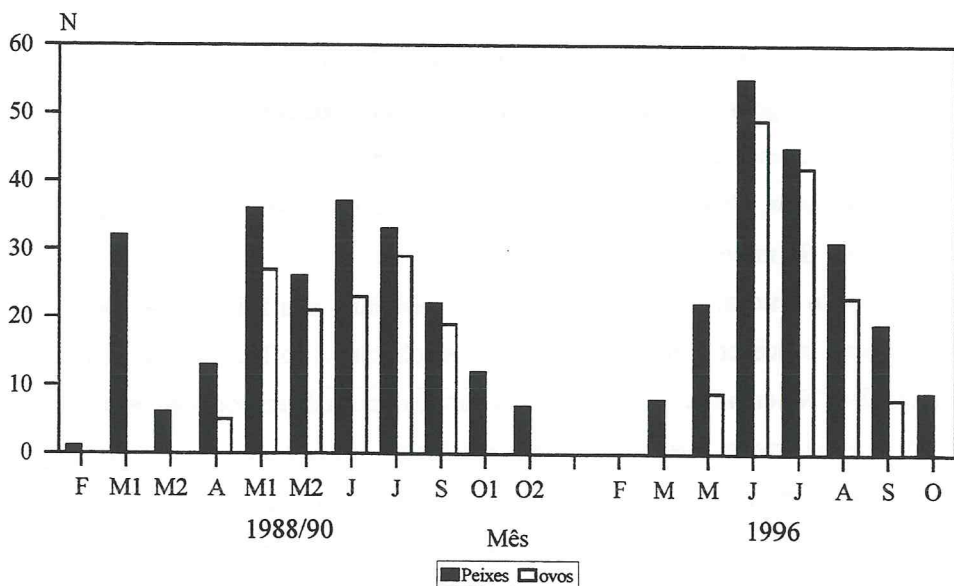


Figura 5 - Número de ninhos que continham peixes e ovos nas inspeções realizadas aos locais de nidificação de *Salaria pavo*. Quando se realizou mais do que uma inspeção no mesmo mês, os dados são referidos por ordem cronológica.

1996: $r_s = 0.976$, $p < 0.001$, $n = 8$ inspeções). Em todas as espécies, o número de machos presentes nos locais de nidificação aumenta no início da época de reprodução e diminui quando esta termina (Figuras 3, 4, 5). Estes dados indicam que os machos das espécies intertidais por nós estudadas apenas são territoriais durante a época de reprodução e que estes locais não são utilizados como abrigo fora desta (III; IV; VI). No caso de *L. pholis*, observou-se ainda uma correlação negativa significativa entre a presença de peixes e de caranguejos (*Pachygrapsus marmoratus* e *Eriphia verrucosa*) ao longo do ano ($r_s = -0.769$, $p < 0.05$, $n = 12$ inspeções). Este resultado sugere uma possível competição por abrigos entre *L. pholis* e estas duas espécies de caranguejos.

Adicionalmente, verificou-se que nas espécies intertidais por nós estudadas os ninhos eram utilizados por períodos muito mais curtos que a época de reprodução no seu todo. A duração da ocorrência de ovos e peixes em cada ninho apresentou uma variação elevada em *L. pholis* (ovos: média=1.66 meses, d.p.=0.94, min.=1, máx.=4, $n=22$ ninhos; peixes: média=2.24 meses, d.p.=1.56, min.=1, máx.=6, $n=19$ ninhos) e *C. galerita* (ovos: média=1.88 meses, d.p.=1.36, min.=1, máx.=6, $n=20$ ninhos; peixes: média=2.14 meses, d.p.=1.47, min.=1, máx.=7, $n=20$ ninhos). Em *S. pavo*, foi possível seguir 18 machos marcados através de cortes de raios da barbatana dorsal e verificou-se que cada macho apresentava períodos em que guardava ovos, alternados com períodos em que não possuía ovos no ninho (IV) (média= 1.94 meses, d.p.=1.16, min.=1, máx.=4).

No que diz respeito às espécies subtidais, não foi possível por razões logísticas proceder a uma comparação semelhante à utilizada para as espécies intertidais. No entanto, observou-se que fora da época de reprodução os machos de ambas as espécies permaneciam no mesmos locais utilizados como ninhos. Nalguns casos foi mesmo possível reconhecer os indivíduos por marcas naturais, verificando-se que continuavam nos abrigos que tinham utilizado como ninho durante a época de reprodução. Os machos de *T. delaisi*, deixam de limpar os ninhos, apresentando-se estes indistinguíveis das zonas que os envolvem. O facto de os machos destas duas espécies permanecerem, fora da época de reprodução, nos mesmos locais utilizados como ninhos, sugere a hipótese de os machos destas espécies apresentarem

territorialidade permanente, tal como acontece em muitos blenióides tropicais (ex: Fishelson 1975; Losey 1976; Nursall 1977; Phillips 1977). Em muitos destes casos, as fêmeas também apresentam territórios individuais permanentes, enquanto que noutros as fêmeas tendem a ter áreas vitais que se sobrepõem (Nursall 1977, 1981; Phillips 1977; Williams 1978; Hastings 1986). Observações preliminares sugerem que, em *P. pilicornis*, as fêmeas apresentam “postos de vigia” onde se imobilizam durante vários minutos e de onde podem controlar uma área apreciável à sua volta. Verificou-se que, muitas vezes, a aproximação de um outro peixe, conspécífico ou não, no campo visual da fêmea, originava uma resposta agonística por parte desta. Este facto levanta a hipótese das fêmeas desta espécie defenderem uma determinada área, pelo menos durante a época de reprodução. No entanto, a distância máxima ao ponto de origem foi sempre significativamente superior nas fêmeas para todas as espécies estudadas (Mann-Whitney U-test: *C. galerita*: $Z= 4.51$, $p<0.001$; *L. pholis*: $Z= 4.25$, $p<0.001$; *S. pavo*: $Z= 6.23$, $p<0.001$; *T. delaisi*: $Z= 2.40$, $p<0.05$; *P. pilicornis*: $Z= 4.66$, $p<0.001$). Este resultado indica que, se as fêmeas defenderem uma determinada área, o seu território deverá ser muito superior ao defendido pelos machos.

Para comprovar a existência de territorialidade permanente nos machos das espécies subtidais por nós estudadas e a eventual defesa de um território por parte das fêmeas de *P. pilicornis*, terá de se proceder a um acompanhamento regular de indivíduos marcados destas espécies ao longo do ano através de observações animal-focal (Martin & Bateson 1993), e através da inspecção directa de ninhos utilizando o método por nós desenvolvido (I; III; IV; VI; IX).

3.3.2. Experiências de remoção (III)

Na sequência das amostras destrutivas recolhidas para a determinação dos parâmetros do esforço reprodutivo das diferentes espécies estudadas, procedeu-se sempre que possível ao controle subsequente dos ninhos dos machos parentais removidos. A área ocupada pela massa de ovos era medida e mapeada de modo a servir como referência nas visitas posteriores.

Para *C. galerita*, a remoção de 13 machos (Junho de 1993) resultou na

reocupação de cinco ninhos 24h depois, o que corresponde a uma taxa de reocupação de 38.5%. Dos oito ninhos não reocupados, cinco apresentavam ao fim desse tempo mais de 80% da postura intacta. Para *L. pholis*, a remoção de 17 machos (seis em Março de 1986 e onze em Março de 1993) resultou numa taxa de reocupação nula 24h depois, possuindo 11 dos ninhos mais de 80% da postura intacta. Verificou-se ainda que as massas de ovos podem sobreviver até cinco dias após a remoção do macho parental nesta espécie e que os ninhos não voltam a ser utilizados por nenhum outro peixe na mesma época de reprodução (III). No caso de *S. pavo*, a remoção de 15 machos (sete em Julho de 1991 e oito em Maio de 1994) resultou na reocupação de 10 ninhos 24h depois, o que corresponde a uma taxa de reocupação de 66.7%. Dos cinco ninhos não reocupados, três apresentavam mais de 70% da postura intacta. Esta elevada taxa de reocupação em *S. pavo*, encontra-se directamente relacionada com a competição por locais de nidificação que se verifica na população por nós estudada, devido à escassez dos mesmos (IV; V; VII). No entanto, se considerarmos apenas os ninhos não reocupados para o conjunto das espécies intertidais, 63.3% apresentam mais de 70% da postura intacta 24h após a remoção do macho parental.

Por oposição, a remoção dos machos das espécies subtidais (*P. pilicornis* e *T. delaisi*) leva à predação quase imediata das posturas. De facto, apesar de não ter sido possível, por razões logísticas, acompanhar os ninhos destas espécies, verificou-se uma predação muito elevada das posturas imediatamente após a remoção do macho parental. As espécies que foram vistas a consumir ovos foram: *Centrolabrus exoletus*, *Ctenolabrus rupestris*, *Symphodus melops*, juvenis de *Diplodus vulgaris* e ainda conspécíficos de ambas as espécies. Este padrão já tinha sido observado por Wirtz (1978) para *Tripterygion* spp. Este autor refere que ao remover um macho do seu território, todos os ovos eram predados em menos de meia hora. Os predadores de ovos mais comuns eram *Crenilabrus*, juvenis de sparídeos, blenídeos e caranguejos. Uma maior predação das posturas no subtidal é também referida por DeMartini (1978) para *Enophrys bison* e por Norton (1991) para várias espécies de cotídeos .

Em blenídeos que nidificam em poças de maré, verifica-se uma situação

semelhante à das espécies subtidais. As poças de maré “recriam” de algum modo as condições subtidais, ocorrendo nessas poças muitas espécies típicas da zona subtidal. Santos & Almada (1988) referem que, em *Parablennius sanguinolentus*, a remoção do macho parental e a exposição da postura, virando a rocha onde ela se encontra, leva à sua predação em poucos minutos por juvenis de tainhas e sargos.

Conclui-se que os cuidados parentais são importantes para a sobrevivência dos ovos. No entanto, em contraste com o que se passa com as espécies subtidais, em que a remoção do macho parental leva à destruição quase imediata da postura, nas espécies intertidais os ovos podem sobreviver vários dias sem serem predados (excluindo-se o caso particular das poças de maré). Este facto apoia a hipótese de que as pressões de predação sobre as posturas dos peixes que nidificam no intertidal são muito inferiores às que ocorrem na zona subtidal. Uma outra evidência que reforça esta hipótese é o facto de várias espécies de peixes não residentes efectuarem as suas posturas nesta zona, abandonando a massa de ovos (ex: *Enophrys bison*, DeMartini 1978; *Menidia menidia*, Middaugh et al. 1981; *Crenilabrus melops*, Potts 1985). Gibson (1988) e Horn & Gibson (1988) sugeriram de igual modo que os peixes residentes do intertidal rochoso se encontram sujeitos a pressões de predação menos severas, pelo menos no que diz respeito a predadores aquáticos.

Se esta hipótese for verdadeira, então os custos impostos pela nidificação numa zona onde o tempo disponível para a alimentação é extremamente reduzido (ver 3.1.1.), poderão ser compensados através de uma redução das actividades de patrulhamento e de um menor esforço de defesa do território, resultante de uma menor taxa de intrusões (ver 3.3.3.), nomeadamente por potenciais predadores das presas.

3.3.3. Distribuição espacial das actividades dos machos parentais (III, IV, VII, XI)

A distribuição espacial da alimentação, do patrulhamento e das interacções inter e intraespecíficas nos territórios dos machos parentais das espécies estudadas encontra-se representada nas Figuras 6 a 10.

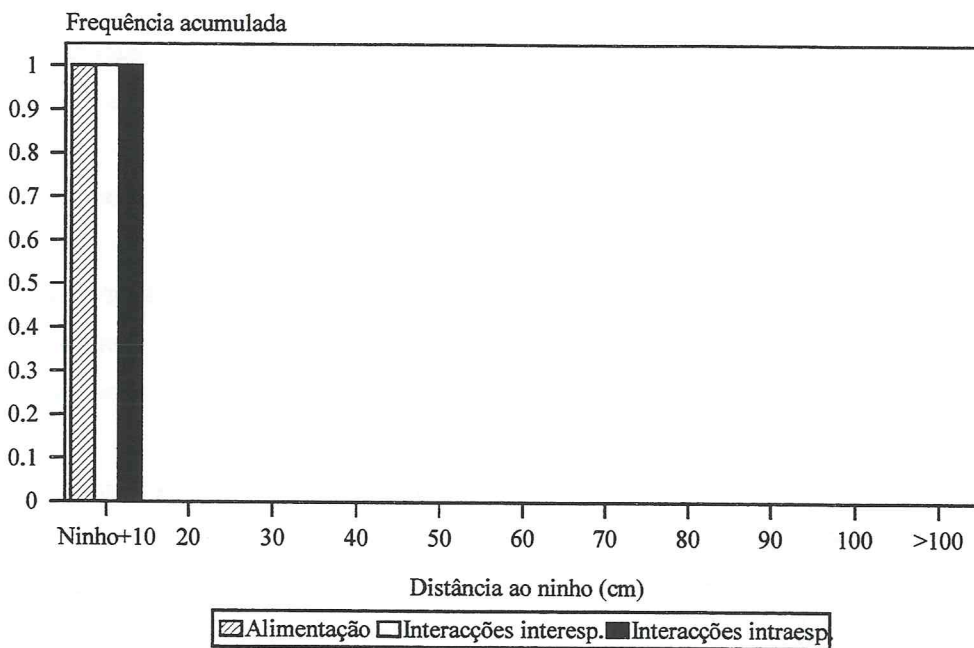


Figura 6 - Distribuição espacial das principais actividades realizadas pelos machos parentais de *Salaria pavo* fora do ninho.

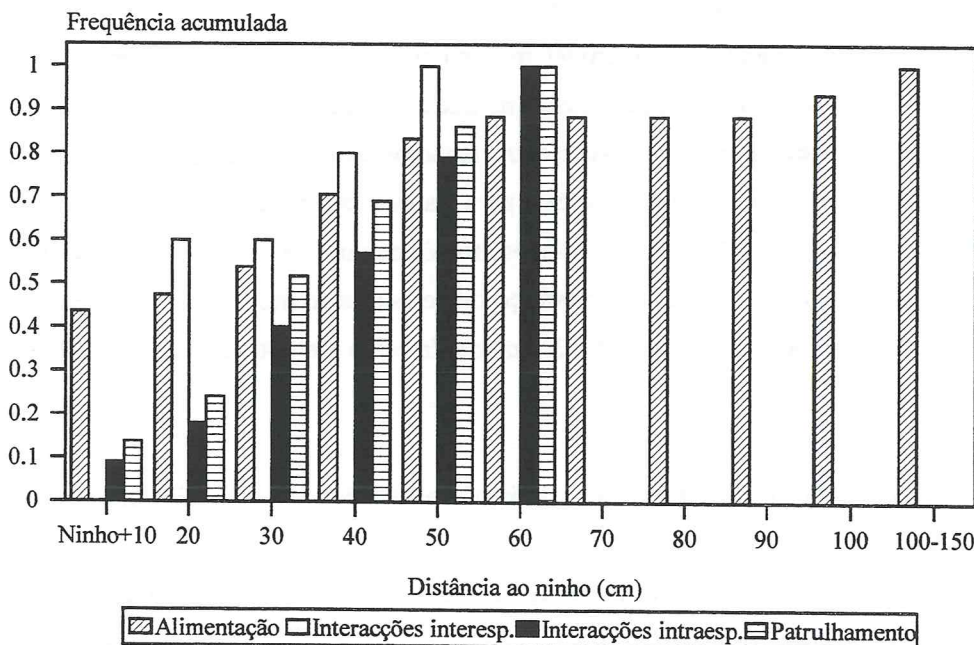


Figura 7 - Distribuição espacial das principais actividades realizadas pelos machos parentais de *Lipophrys pholis* fora do ninho.

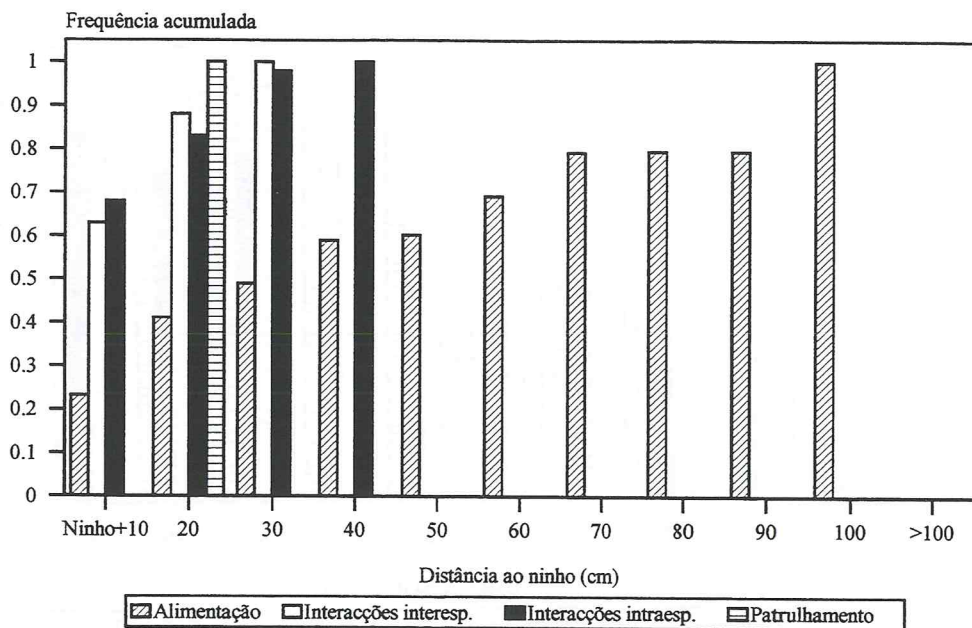


Figura 8 - Distribuição espacial das principais actividades realizadas pelos machos parentais de *Coryphoblennius galerita* fora do ninho.

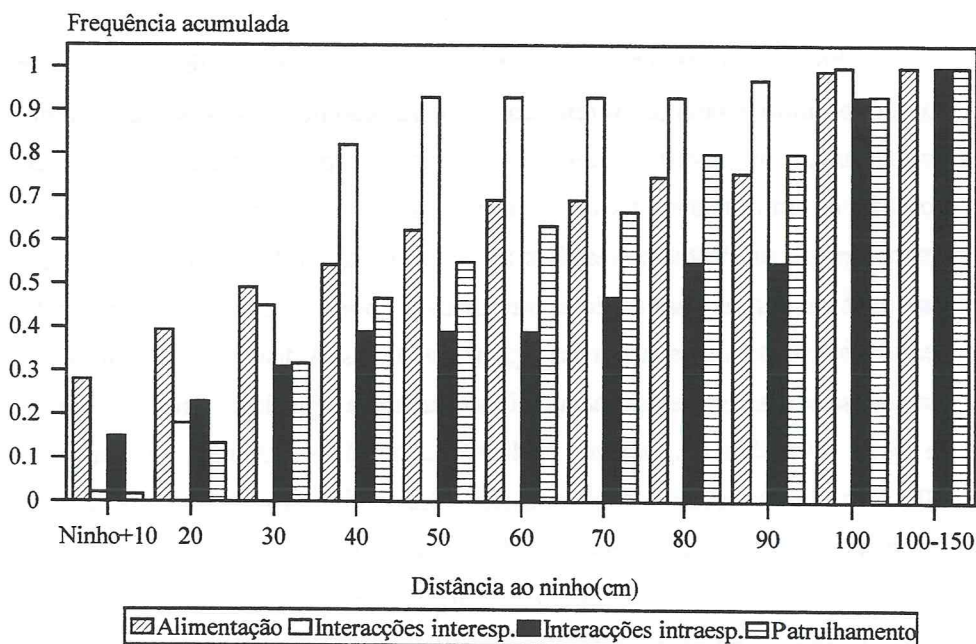


Figura 9 - Distribuição espacial das principais actividades realizadas pelos machos parentais de *Parablennius pilicornis* fora do ninho.

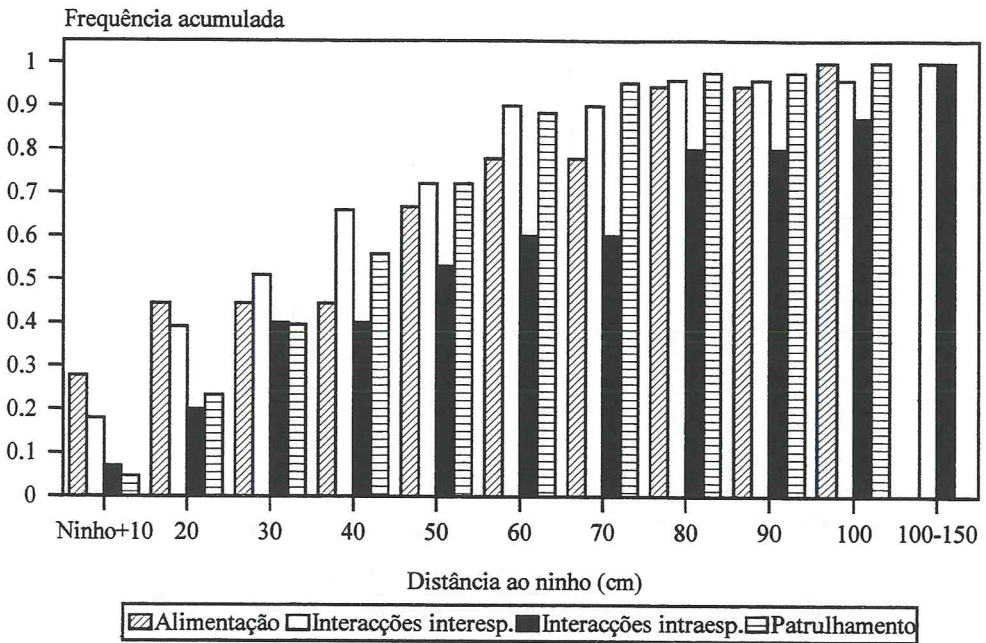


Figura 10 - Distribuição espacial das principais actividades realizadas pelos machos parentais de *Tripterygion delaisi* fora do ninho.

Em *S. pavo*, as actividades concentram-se todas a uma distância inferior a 10cm do ninho. Como já foi referido, na população por nós estudada, os ninhos encontram-se densamente agregados em tijolos e podem estar completamente rodeados de outros ninhos. Assim, os territórios dos machos parentais desta espécie encontram-se praticamente restritos ao próprio ninho (IV; V; VII). Os machos parentais das outras duas espécies intertidais (*L. pholis* e *C. galerita*) apresentam territórios mais pequenos que os das espécies subtidais. A distância mais curta a que um intruso se consegue aproximar do ninho é também significativamente menor nas espécies intertidais (*C.galerita*: média= 15.2cm, d.p.= 8.3, min.= 10cm, máx.= 40cm, n= 42 interações; *L. pholis*: média= 38.2cm, d.p.= 15.9, min.= 10cm, máx.= 60cm, n= 28 interações; *T. delaisi*: média= 42.6cm, d.p.= 27.3, min.= 10cm, máx.= 100cm, n= 47 interações; *P. pilicornis*: média= 43.4cm, d.p.= 25.3, min.= 10cm, máx.= 100cm, n= 64 interações; Kruskal-Wallis: H (3, n=181)= 57.27, p<0.001). A área defendida pelos machos parentais das cinco espécies foi de: *S. pavo*= 10cm; *L. pholis*= 60cm; *C. galerita*= 40cm; *P. pilicornis*= 100-150cm; *T. delaisi*= 100-

150cm (Figuras 6 a 10). Além disso, as espécies subtidais apresentam significativamente mais patrulhamentos que as intertidais, sendo que os patrulhamentos foram ausentes em *S. pavo* e extremamente raros em *C. galerita*. As taxas de patrulhamento médio diário foram: *L. pholis*= 20.6 (d.p.= 13.3, min.= 2.9, máx.= 44.5, n= 7), *T. delaisi*= 164.2 (d.p.= 159.9, min.= 42.0, máx.= 630.0, n= 11), e *P. pilicornis*= 144.7 (d.p.= 83.4, min.= 33.6, máx.= 336.0, n= 17) (Kruskal-Wallis: $H(2, n=35)= 15.29, p<0.001$).

A distribuição espacial dos actos alimentares foi também diferente entre as espécies intertidais e subtidais. Enquanto que nas primeiras uma proporção substancial dos actos alimentares ocorre fora da área defendida pelo macho (*C. galerita*= 51%, *L. pholis*= 13%), nas espécies subtidais o território corresponde à área vital (Figuras 6 a 10).

Observa-se ainda uma proporção significativamente superior de intrusões interespecíficas em relação às intraespecíficas nas espécies subtidais (Tabela IV). Além disso, as taxas estimadas de intrusões interespecíficas e de intrusões totais nos territórios dos machos das espécies subtidais foram também significativamente superiores (Figura 11). A taxa diária média de intrusões interespecíficas foi de: *C. galerita*= 34.4 (d.p.= 15.5, min.= 16.7, máx.= 50.1, n= 16), *L. pholis*= 22.6 (d.p.= 24.0, min.= 2.8, máx.= 83.5, n= 13), *T. delaisi*= 136.5 (d.p.= 81.9, min.= 42.0, máx.= 336.0, n= 16), e *P. pilicornis*= 210.2 (d.p.= 128.1, min.= 42.0, máx.= 462.0, n= 20) (Kruskal-Wallis: $H(3, n=65)= 42.77, p<0.001$); e a taxa diária média do total de intrusões no território dos machos parentais foi de: *C. galerita*= 72.8 (d.p.= 31.1, min.= 16.7, máx.= 133.6, n= 21), *L. pholis*= 46.7 (d.p.= 51.1, min.= 5.6, máx.= 200.4, n= 17), *T. delaisi*= 224.8 (d.p.= 221.2, min.= 42.0, máx.= 1008.0, n= 17), e *P. pilicornis*= 263.2 (d.p.= 135.1, min.= 67.2, máx.= 504.0, n= 20) (Kruskal-Wallis: $H(3, n=75)= 45.30, p<0.001$). Nas espécies subtidais, ocorrem também intrusões de algumas espécies de peixes que são potenciais predadores das posturas dos machos parentais, tais como o gobiesocídeo *Lepadogaster candollei* (Almada *et al.* 1987; observações pessoais) e muitos labrídeos (Tabela V).

Tabela IVa - Número de intrusões interespecíficas e intraespecíficas que ocorreram nos territórios dos machos de cada espécie. Não se quantificaram as intrusões nos territórios de *S. pavo*, uma vez que os ninhos dos machos desta espécie se apresentam agregados, não sendo possível individualizar as intrusões. Além disso, em muitos casos o território encontra-se restrito ao próprio ninho, pelo que não se pode falar de intrusão.

Espécie	Intrusões interespecíficas	Intrusões intraespecíficas
<i>C. galerita</i> (n=23)	34	64
<i>L. pholis</i> (n=22)	34	50
<i>T. delaisi</i> (n=22)	72	19
<i>P. pilicornis</i> (n=23)	99	25

Tabela IVb - Análise estatística utilizando o programa ACTUS (Estabrook & Estabrook 1989).

Espécie	(i) Intrusões Interesp.	(i) Intrusões intraesp.	(ii) Intrusões Interesp.	(ii) Intrusões intraesp.
<i>C. galerita</i> (n=23)	0*	1000	1000	0*
<i>L. pholis</i> (n=22)	4*	1000	996	0*
<i>T. delaisi</i> (n=22)	991	1*	12*	1000
<i>P. pilicornis</i> (n=23)	999	0*	3*	1000

(i) casos cujos valores simulados não excedem os observados; (ii) casos cujos valores observados não excedem os simulados. $\chi^2=73.81$, g.l.= 3, $p<0.001$. * $p<0.05$ (one-tailed).

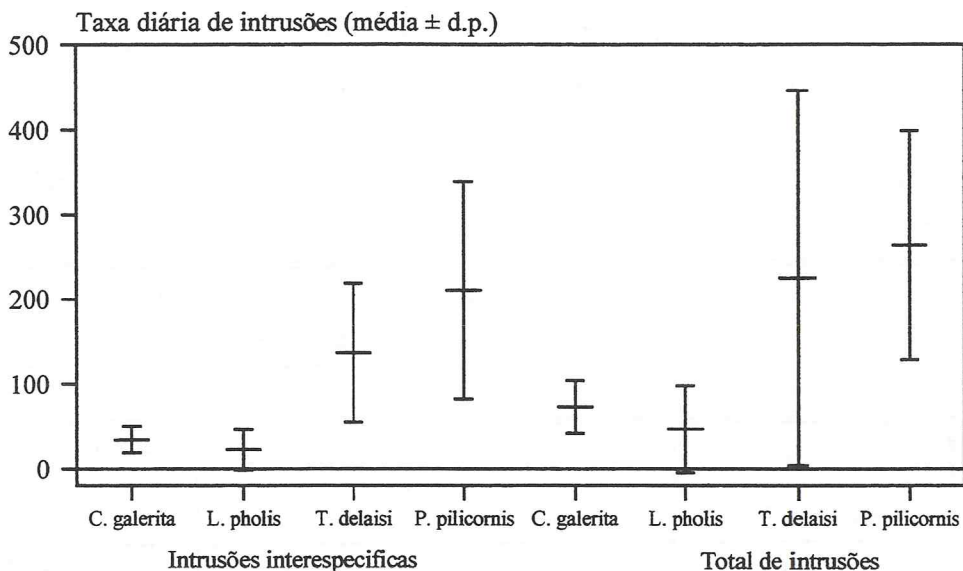


Figura 11 - Taxas diárias de intrusões interespecíficas e do total de intrusões nos territórios dos machos parentais de *Coryphoblennius galerita*, *Lipophrys pholis*, *Tripterygion delaisi* e *Parablennius pilicornis*).

Tabela V - Número total de intrusões nos territórios dos machos parentais.

Intrusos	<i>C. galerita</i>	<i>L. pholis</i>	<i>T. delaisi</i>	<i>P. pilicornis</i>
<i>C. galerita</i>	64	33	--	--
<i>L. pholis</i>	19	50	--	--
<i>T. delaisi</i>	--	--	19	3
<i>P. pilicornis</i>	--	--	8	25
Outros blenióides	3	--	9	2
Labrídeos	--	--	32	29
Gobídeos	--	--	15	3
Sparídeos	9	--	--	60
Gobiesocídeos	--	--	8	--
<i>Atherina</i> sp.	--	--	--	2
Caranguejos	3	1	--	--

Os machos parentais das espécies subtidais passam mais tempo fora do ninho do que os machos das espécies intertidais (Tabela VI).

Tabela VIa - Número de minutos inteiros passados dentro e fora do ninho pelos machos parentais das diferentes espécies estudadas.

Espécie	Tempo total de observação (min)	Tempo dentro do ninho		Tempo fora do ninho	
		(min)	(%)	(min)	(%)
<i>C. galerita</i> (n=23)	493	366	74.2	7	25.8
<i>L. pholis</i> (n=22)	1071	949	88.6	14	11.4
<i>S. pavo</i> (n=65)	1867	1801	96.5	6	3.5
<i>T. delaisi</i> (n=22)	440	153	34.8	129	65.2
<i>P. pilicornis</i> (n=23)	456	97	21.3	90	78.7

Tabela VIb - Análise estatística utilizando o programa ACTUS (Estabrook & Estabrook 1989).

Espécie	(i) Tempo dentro	(i) Tempo fora	(ii) Tempo dentro	(ii) Tempo fora
<i>C. galerita</i> (n=23)	168	1000	850	0*
<i>L. pholis</i> (n=22)	27*	1000	976	0*
<i>S. pavo</i> (n=65)	0*	1000	1000	0*
<i>T. delaisi</i> (n=22)	1000	0*	0*	1000
<i>P. pilicornis</i> (n=23)	1000	0*	0*	1000

(i) casos cujos valores simulados não excedem os observados; (ii) casos cujos valores observados não excedem os simulados. $\chi^2 = 1353.86$, g.l.= 4, $p < 0.001$. * $p < 0.05$ (one-tailed).

Além disso, apresentam também distâncias totais percorridas significativamente superiores. A média do total de deslocações diárias foi de: *C.galerita*= 43.42 m (d.p.= 43.90, min.= 3.34m, máx. =133.60m, n= 16), *L. pholis*= 33.66 m (d.p.= 35.18, min.=0.56m, máx.= 101.87m, n= 12), *S. pavo*= 21.10m (d.p.= 25.04, min.= 1.67m, máx.= 70.14m, n= 11), *T. delaisi*= 113.77m (d.p.= 152.18, min.= 8.35m, máx.= 705.60m, n= 20), e *P. pilicornis*= 152.10m (d.p.= 85.68, min.= 30.06m, máx.= 374.08m, n= 23) (Kruskal-Wallis: $H(4, n=82)= 38.14, p<0.001$). Do mesmo modo, a distância máxima ao ninho a que os machos parentais foram observados é significativamente superior nas espécies subtidais. A média da distância máxima ao ninho observada foi de: *C.galerita*= 38.7cm (d.p.= 34.8, min.= 10cm, máx.= 100cm, n= 23), *L. pholis*= 32.3cm (d.p.= 35.2, min.= 0cm, máx.= 100cm, n= 22), *S. pavo*= 12.9cm (d.p.= 37.2, min.= 0cm, máx.= 200cm, n= 65), *T. delaisi*= 66.0cm (d.p.= 27.4, min.= 30cm, máx.= 100cm, n= 20), e *P. pilicornis*= 97.0cm (d.p.= 36.9, min.= 40cm, máx.= 200cm, n= 23) (Kruskal-Wallis: $H(4, n=153)= 82.53, p<0.001$).

Uma característica interessante comum aos dois grupos de espécies é que todos os machos efectuam mais movimentos radiais do que tangenciais, isto é, os machos apresentam mais movimentos do ninho para a periferia e vice-versa, do que movimentos entre locais periféricos (Mann-Whitney U-test: *C. galerita* $Z= 4.69, p<0.001$; *L. pholis* $Z= 3.47, p<0.001$; *T. delaisi* $Z= 3.67, p<0.001$; *P. pilicornis* $Z= 4.69, p<0.001$). Quando comparados com os movimentos tangenciais, os movimentos radiais minimizam o tempo total que o macho passa fora do ninho (XI).

Os padrões de utilização de território apresentados pelas espécies intertidais e subtidais reforçam os resultados referidos no capítulo anterior acerca da redução de comportamentos na coluna de água apresentada pelos peixes intertidais. De facto, a estrutura territorial destes animais revelou que as espécies intertidais defendem territórios menores, apresentam uma redução da actividade geral e permanecem mais tempo dentro do ninho. Estes dados reforçam a hipótese de que a turbulência é a pressão predominante que afecta o comportamento das espécies intertidais. Ficou demonstrado que o tempo médio disponível para a alimentação nas espécies intertidais era extremamente reduzido (5h34min por dia, ver 3.1.1.). Se considerarmos que os machos dessas espécies passam, em média, 86.4% do tempo

dentro do ninho (Tabela VIa), conclui-se que o tempo disponível para todas as actividades realizadas fora do ninho nas espécies intertidais, incluindo a alimentação, é de cerca de 45 minutos por dia. As espécies subtidais, pelo contrário, podem alimentar-se durante todo o período diurno (cerca de 14h no pico da época de reprodução), e passam uma percentagem muito inferior de tempo dentro do ninho (Tabela VIa). Aplicando os mesmos cálculos a estas espécies, conclui-se que o tempo disponível para as actividades fora do ninho é de cerca de 10h 05min. No entanto, isto não significa necessariamente que os machos parentais das espécies intertidais se encontrem sujeitos a custos energéticos mais elevados. De facto, sabe-se que eles podem reduzir o seu metabolismo quando fora de água (ex: Laming *et al.* 1982). Além disso, uma vez que estes machos apresentam territórios menores, um nível significativamente inferior de intrusões interespecíficas e uma redução das actividades locomotoras, estes factos podem também contribuir para uma redução dos gastos energéticos.

Como ficou demonstrado com as experiências de remoção (capítulo 3.3.2.), as pressões de predação sobre as posturas são menores no intertidal e assim, os custos impostos pela redução do tempo de alimentação aos machos parentais destas espécies, podem ser compensados em termos de um nível significativamente inferior de actividade relacionada com a defesa das posturas e o patrulhamento do território. O facto das massas de ovos das espécies intertidais poderem subsistir alguns dias após a remoção do macho parental e de não se terem verificado tentativas de predação durante as observações comportamentais destas espécies (com a excepção de um ninho de *C. galerita* que foi assaltado por um macho de *Lipophrys canevae*), sugere que a reprodução na zona intertidal, apesar de ter custos em termos do tempo disponível para a alimentação, pode efectivamente significar uma redução da pressão de predação sobre as posturas e dos custos energéticos de defesa do território contra potenciais predadores. A existência de espécies que abandonam os ovos sem qualquer tipo de cuidado parental na zona intertidal, em geral em tufos de algas (ex: *Clinocottus acuticeps*, Marliave 1981) e de outras que só defendem a postura na preia-mar, abandonando o intertidal na baixa-mar (ex: *Enophrys bison*, DeMartini 1978; *Menidia menidia*, Middaugh *et al.* 1981; *Symphodus melops*, Potts 1985),

vem reforçar este raciocínio.

Sugerimos que esta hipótese possa ser testada a uma escala mais ampla utilizando outros grupos de peixes, além dos blenióides, que contenham espécies sujeitas a diferentes graus de turbulência. Pensamos que os gobídeos, cotídeos e gobiesocídeos podem oferecer boas oportunidades para desenvolver este tipo de estudos.

3.4. Histórias vitais e padrões de esforço reprodutor (IV, VII, XII)

Apresentam-se de seguida os resultados relativos aos parâmetros do esforço reprodutor para as espécies por nós estudadas. Os resultados são apresentados por espécie, sendo integrados no final do capítulo.

Salaria pavo

O índice gonadosomático (IGS) das fêmeas apresenta o valor mais elevado em Maio (média = 6.93, d.p. = 1.84, min. = 5.16, máx. = 9.30, n = 6), enquanto que os machos parentais e iniciais apresentam os valores mais elevados em Julho (média = 1.36, d.p. = 0.29, min. = 0.90, máx. = 1.75, n = 10; e média = 1.73, d.p. = 1.49, min. = 0.17, máx. = 3.59, n = 9, respectivamente) (Figura 12). A variação dos valores de IGS corresponde à época de reprodução descrita para esta população (ver 3.1.2.). Os machos iniciais apresentam uma época de reprodução mais curta do que a dos machos parentais e fêmeas.

Na Figura 13 apresentam-se os valores de IGS e a sua variação com o tamanho nos machos parentais e iniciais durante a época de reprodução. Verifica-se que existe uma clara bimodalidade nos valores de IGS dos machos iniciais. Observa-se que 54.2% apresentam valores de IGS iguais ou inferiores aos dos machos parentais, enquanto que 45.8% apresentam valores muito superiores aos dos machos parentais, existindo uma lacuna entre 0.975 e 2.392 (VII). Patzner & Seiwald (1987), estudaram o ciclo testicular desta espécie para o Mediterrâneo e apresentam valores de IGS de 2.26 ± 0.26 no início da época de reprodução e de cerca de 0.4 perto do fim. Os machos parentais estudados apresentam valores da mesma ordem

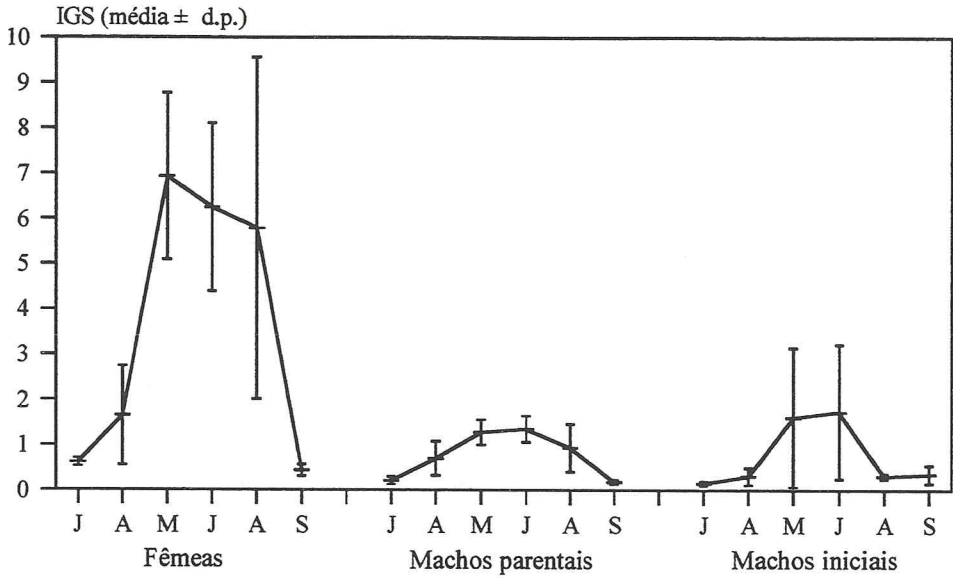


Figura 12 - Variação dos valores do índice gonadosomático (IGS) nas fêmeas, machos parentais e machos iniciais de *Salaria pavo* ao longo do ano.

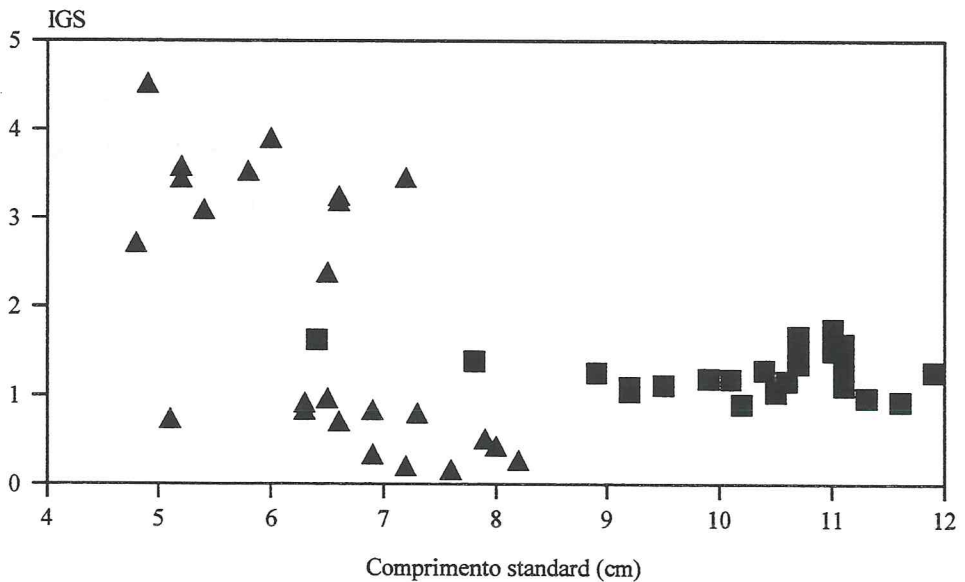


Figura 13 - Variação dos valores do índice gonadosomático (IGS) dos (■) machos parentais (n=24) e dos (▲) machos iniciais (n=24) de *Salaria pavo* com o comprimento standard, nas amostras de Maio de 1990, Julho de 1991 e Julho de 1993.

de grandeza, mas alguns machos iniciais têm índices muito mais elevados (máx.= 4.53). Esta situação foi também referida por Ruchon *et al.* (1995) para uma população desta espécie que habita uma lagoa costeira em França, e encontra-se documentada para muitas outras espécies que apresentam táticas alternativas de reprodução (ex: *Lepomis macrochirus*, Dominey 1981; Gross 1982; *Symphodus ocellatus*, Warner & Lejeune 1985; *Tripterygion tripteronotus* Jonge & Videler 1989; *Porichthys notatus*, Bass & Andersen 1991; *Parablennius sanguinolentus*, Santos 1992; Santos *et al.* 1996; para uma revisão ver Taborsky 1994).

Com base nestes valores de IGS, os machos iniciais foram classificados em dois grupos: grupo 1= valores de IGS<1.0; grupo 2= valores de IGS>2.3. Estes grupos diferem também no comprimento standard (CS) (grupo 1: média= 6.98cm, d.p.= 0.85, min.= 5.1, máx.= 8.2, n= 13; grupo 2: média= 5.84cm, d.p.= 0.80, min.= 4.8, máx.= 7.2, n= 11; Mann-Whitney: Z= -2.670, p<0.01) e no índice de altura da crista (Iac) (grupo 1: média= 0.996, d.p.= 0.092, min.= 0.83, máx.= 1.15, n= 13; grupo 2: média= 0.909, d.p.= 0.046, min.= 0.83, máx.= 1.00, n=11; Mann-Whitney: Z= -2.216, p<0.05). Assim, o grupo 2 dos machos iniciais contém indivíduos mais pequenos, com cristas menos desenvolvidas e testículos maiores. Os indivíduos do grupo 1 são provavelmente animais em transição para o fenótipo dos machos parentais. No entanto, estes dois grupos não diferem na idade (grupo 1: média= 0.92 anos, d.p.= 0.40, min.= 0.5, máx.= 2.0, n=13; grupo 2: média= 0.91 anos, d.p.= 0.20, min.= 0.5, máx.= 1.0, n=11; Mann-Whitney: Z= 0.292, p>0.05), apresentando a maioria dos machos iniciais um ano de idade (Figura 14). Estes resultados sugerem fortemente que os machos iniciais incluem indivíduos funcionalmente diferentes, os mais pequenos e com cristas menores actuando como parasitas de fertilização e os maiores investindo maioritariamente em crescimento. Estes dois tipos de machos iniciais foram, no entanto, analisados em conjunto por razões de tamanho de amostra. Assim, os resultados obtidos para os machos iniciais no que diz respeito aos parâmetros do esforço reprodutor, devem ser encarados com cautela, uma vez que estamos a analisar indivíduos que são funcionalmente diferentes. Este padrão parece ser compatível com a existência de táticas alternativas de reprodução adoptadas em diferentes fases da ontogenia, transformando-se os pequenos machos iniciais em

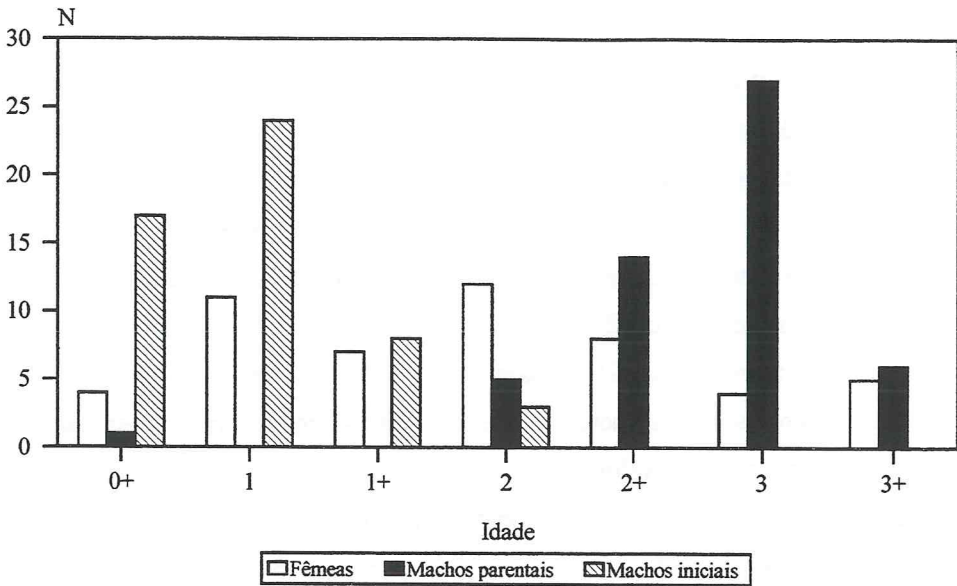


Figura 14 - Distribuição etária das fêmeas (n=51), machos iniciais (n=52) e machos parentais (n=53) de *Salaria pavo* nas amostras de Agosto de 1988, Maio de 1990, Julho de 1991, Abril, Julho e Setembro de 1993 e Janeiro de 1994.

machos parentais, tal como se encontra descrito, por exemplo, para *Pomatoschistus microps* (Magnhagen 1992). No entanto, não se pode excluir a hipótese de pelo menos alguns machos iniciais adoptarem de facto uma estratégia alternativa de reprodução, semelhante à que ocorre, por exemplo, em Salmonidae e Centrarchidae (ver Gross & Charnov 1980; Gross 1984, 1985). Neste caso, alguns machos iniciais teriam uma longevidade inferior, e actuariam como parasitas de fertilização durante toda a sua vida, enquanto que outros poderiam adiar a maturação sexual, continuando a crescer e transformando-se em machos parentais. Este assunto merecerá uma atenção particular nos nossos próximos trabalhos.

Os valores mais elevados do índice hepatossomático (IHS) são atingidos antes de se iniciar a época de reprodução (fêmeas: média= 3.88, d.p.= 1.07, min.= 2.28, máx.= 5.92, n= 8, em Abril; machos parentais: média= 3.44, d.p.= 1.09, min.= 1.06, máx.= 4.45, n= 8, em Abril; machos iniciais: média= 3.32, d.p.= 0.64, min.= 2.30, máx.= 4.30, n= 8, em Janeiro) (Figura 15).

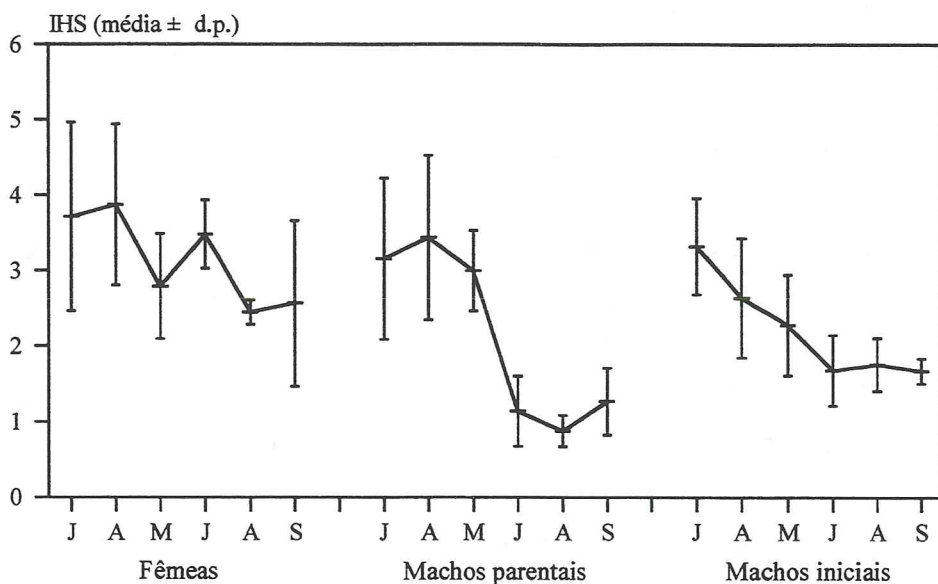


Figura 15 - Variação dos valores do índice hepatossomático (IHS) nas fêmeas, machos parentais e machos iniciais de *Salaria pavo* ao longo do ano.

Existe uma diferença significativa entre categorias sexuais (Kruskal-Wallis: $H(2, n=135) = 25.99, p < 0.001$). As fêmeas apresentam valores significativamente superiores ($p < 0.001$) aos dois tipos de machos (teste de Dunn: fêmeas/machos parentais: $Q = 4.89$; fêmeas/machos iniciais: $Q = 3.65$). A variação mensal dos valores de IHS é também significativa para cada categoria sexual (Kruskal-Wallis: fêmeas: $H(5, n=46) = 15.49, p < 0.05$; machos parentais: $H(5, n=47) = 32.17, p < 0.001$; machos iniciais: $H(5, n=42), p < 0.001$). No entanto, no caso das fêmeas, as diferenças entre os vários meses não se revelaram significativas (teste de Dunn).

Os machos parentais apresentam um decréscimo acentuado dos valores de IHS para Julho (teste de Dunn: Jan/Jul: $Q = 3.24, p < 0.05$; Abr/Jul: $Q = 3.66, p < 0.01$), ou seja logo no início da época de reprodução, e só recuperam após esta terminar (Set/Abr: $Q = 3.16, p < 0.05$). Podroschko *et al.* (1985) referem uma situação oposta para uma população do Adriático, apresentando os machos um incremento dos valores de IHS durante a época de reprodução. No entanto, a colheita dos animais utilizados para este estudo foi feita através de armadilhas com isco. Este facto pode

ter distorcido as amostras no sentido de se estarem a analisar machos não parentais, uma vez que os machos parentais desta população defendem um território onde permanecem durante a época de reprodução (Patzner *et al.* 1986). Assim sendo, não se pode concluir que as diferenças encontradas expressem diferenças reais entre as duas populações. Pela mesma razão, não se procedeu à comparação da nossa população com a estudada por Ruchon *et al.* (1995). As fêmeas apresentam alguma variação no IHS, mas os valores permanecem altos durante a época de reprodução. Estes resultados são compatíveis com o que foi descrito por Podroschko *et al.* (1985). Os machos iniciais apresentam um padrão intermédio, com um decréscimo mais suave à medida que a época de reprodução avança (teste de Dunn: Jan/Set: $Q=4.03$, $p<0.001$).

Os valores mais elevados do factor de condição eviscerado (Kev) ocorrem antes da reprodução (Abril) nas fêmeas (média= 13.00, d.p.= 0.98, min.= 11.73, máx.= 14.17, n= 8) e nos machos parentais (média= 15.69, d.p.= 1.37, min.= 13.78, máx.= 15.06, n= 8). Os machos iniciais apresentam os valores mais elevados em Setembro (média= 13.06, d.p.= 0.91, min.= 12.37, máx.= 14.97, n= 8) (Figura 16).

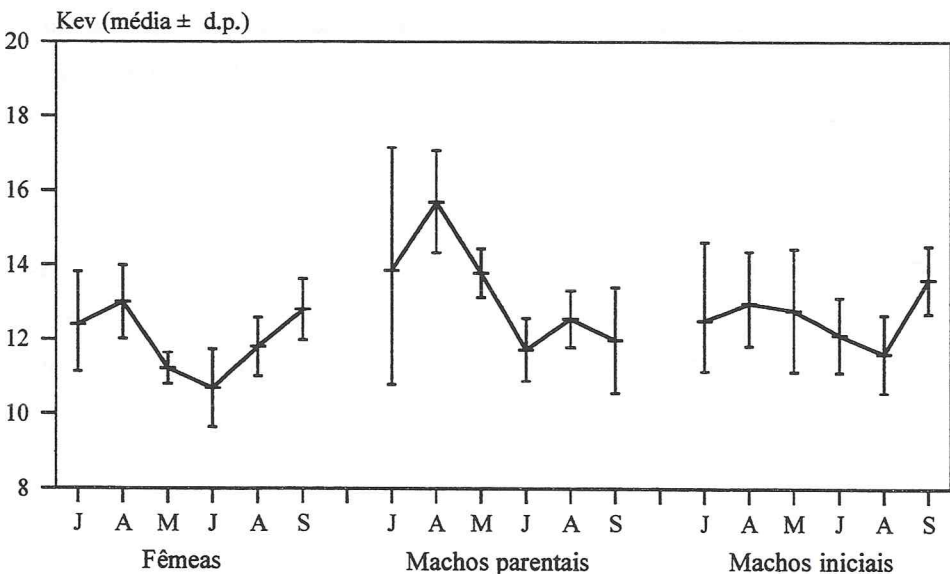


Figura 16 - Variação dos valores do factor de condição eviscerado (Kev) nas fêmeas, machos parentais e machos iniciais de *Salaria pavo* ao longo do ano.

Existe uma diferença altamente significativa tanto entre meses, como entre categorias sexuais (Tabela VII).

Tabela VII - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do factor de condição eviscerado (Kev) entre meses e entre categorias sexuais.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	5	0.302	12.13	0.000001
Categorias sexuais	2	0.346	13.91	0.000004
Interacção	10	0.116	4.66	0.000014

Nas fêmeas, o Kev decresce significativamente de Abril a Julho (Tukey HSD: $p < 0.01$) e recupera de Julho para Setembro (Tukey HSD: $p < 0.05$). Existe assim uma quebra de condição somática das fêmeas até ao pico da época de reprodução. Em Julho, o Kev das fêmeas é significativamente inferior ao dos machos parentais (Tukey HSD: $p < 0.05$). Estes, apresentam valores de Kev significativamente superiores aos das fêmeas (Tukey HSD: $p < 0.01$) e aos dos machos iniciais (Tukey HSD: $p < 0.01$) em Abril. O Kev dos machos parentais decresce em seguida significativamente para Julho (Tukey HSD: $p < 0.001$), Agosto (Tukey HSD: $p < 0.01$) e Setembro (Tukey HSD: $p < 0.001$). Assim, os machos parentais partem de valores mais elevados e decrescem quase ao nível das fêmeas em Julho. Só recuperam após o fim da reprodução. A variação do Kev nos machos iniciais revelou-se não significativa, embora decresça ligeiramente para o fim da época de reprodução. Assim, todas as categorias sexuais apresentam os valores inferiores de condição somática próximo do fim da época de reprodução, sendo no entanto afectadas de diferentes modos.

Através do método de marcação e recaptura foi possível seguir, de Março a Setembro, os machos que se encontravam nos transeptos. Estes dados revelaram que os machos parentais perderam peso significativamente entre Junho e Julho (Wilcoxon: $Z = 2.67$, $p < 0.01$, $n = 10$) e entre Julho e Setembro (Wilcoxon: $Z = 2.20$, $p < 0.05$, $n = 6$). Não foi possível proceder ao mesmo tipo de estudo para as fêmeas e machos iniciais, uma vez que ambos apresentam uma elevada mobilidade (IV). Esta

perda de peso nos machos parentais encontra-se também descrita para *Cottus gobio*, onde os machos podem perder até 18% do seu peso durante a época de reprodução (Marconato *et al.* 1993).

Os valores mais elevados do índice alimentar (IA) ocorrem antes da época de reprodução nos machos parentais (média= 4.55, d.p.= 1.22, min.= 3.35, máx.= 6.65, n=7, em Janeiro) e nos machos iniciais (média= 5.06, d.p.= 1.50, min.= 3.40, máx.= 7.61, n=7, em Abril), e no início da época de reprodução nas fêmeas (média= 4.54, d.p.= 1.74, min.= 2.92, máx.= 7.15, n=6, em Maio) (Figura 17). Existe uma diferença significativa tanto entre meses, como entre categorias sexuais (Tabela VIII).

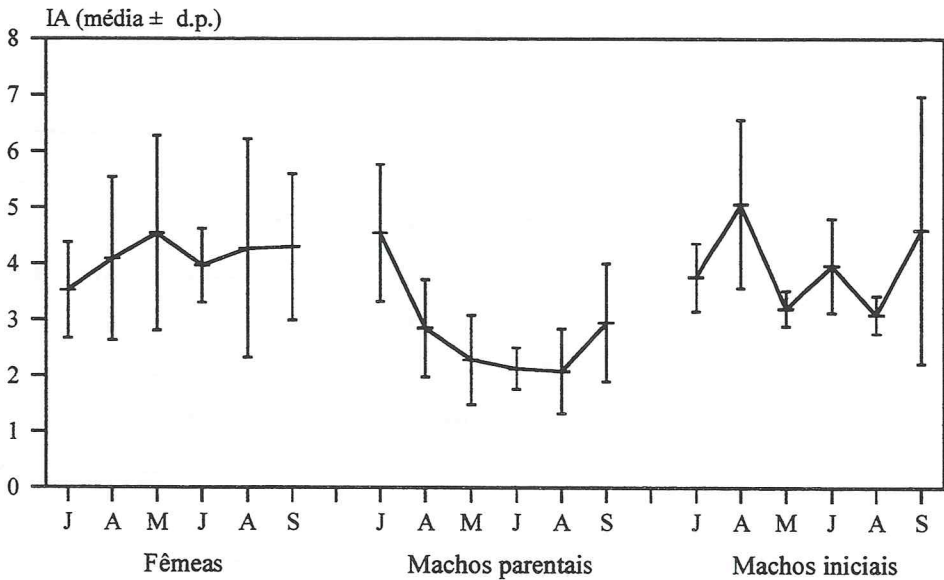


Figura 17 - Variação dos valores do índice alimentar (IA) nas fêmeas, machos parentais e machos iniciais de *Salaria pavo* ao longo do ano.

As fêmeas apresentam um ligeiro incremento dos valores de IA de Janeiro para Maio, permanecendo estes elevados durante toda a época de reprodução. Os machos parentais, por seu lado, apresentam um decréscimo dos valores de IA de Janeiro a Agosto (Tukey HSD: Jan/Mai: $p < 0.05$; Jan/Jul: $p < 0.001$; Jan/Ag: $p < 0.01$). O seu IA é significativamente inferior ao dos machos iniciais em Abril

(Tukey HSD: $p < 0.05$), e ao das fêmeas (Tukey HSD: $p < 0.05$) e machos iniciais (Tukey HSD: $p < 0.05$) em Julho. A variação dos valores do IA nas fêmeas e nos machos iniciais não revelou diferenças significativas.

Tabela VIII - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do índice alimentar (IA) entre meses e entre categorias sexuais.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	5	2859	3.33	0.007686
Categorias sexuais	2	19449	22.66	0.000001
Interação	10	3206	3.73	0.000242

Adicionalmente, a análise da quantidade de alimento presente nos tubos digestivos das diferentes categorias sexuais, revelou que as fêmeas apresentam tubos digestivos significativamente menos vazios do que seria de esperar ao acaso, ocorrendo o inverso no caso dos machos parentais (Tabela IX).

Um outro dado interessante é que 65% dos machos parentais apresentam ovos de blenídeos nos seus tubos digestivos ($n=26$), enquanto isso ocorre em apenas uma fêmea ($n=27$). Sendo *S. pavo* a única espécie de blenídeo a nidificar na zona, e dado que os machos parentais raramente abandonam o ninho, estes ovos são provavelmente oriundos do próprio ninho do macho parental. Muitos desses ovos continham embriões aparentemente intactos. Este comportamento de canibalismo filial encontra-se descrito para muitas espécies de peixes que apresentam cuidados parentais masculinos (ex: *Oxylebius pictus*, DeMartini 1987; *Gasterosteus aculeatus*, FitzGerald 1991; *Cottus gobio*, Marconato *et al.* 1993; *Hypsypops rubicundus*, Sikkell 1994; ver ainda FitzGerald 1992). Além disso, as fêmeas apresentam também um maior número de actos alimentares por minuto (fêmeas: média= 0.319, d.p.= 0.283, min.= 0, máx.= 0.846, $n= 16$; machos parentais: média= 0.017, d.p.= 0.077, min.= 0, máx.= 0.533, $n= 65$; Mann-Whitney: $Z=-6.28$, $p < 0.001$).

Tabela IXa - Ocorrência de estômagos vazios nas diferentes categorias sexuais nas amostras recolhidas durante a época de reprodução (Maio, Julho e Agosto).

Tubos digestivos	Machos parentais	Machos iniciais	Fêmeas
Vazios	18	6	2
Parcial ou completamente cheios	8	25	25

Tabela IXb - Análise estatística utilizando o programa ACTUS (Estabrook & Estabrook 1989).

Tubos digestivos	Machos parentais	Machos iniciais	Fêmeas
i) Vazios	996	165	11*
i) Parcial ou completamente cheios	3*	843	962
ii) Vazios	4*	906	998
ii) Parcial ou completamente cheios	999	212	68

(i) casos cujos valores simulados não excedem os observados; (ii) casos cujos valores observados não excedem os simulados. $\chi^2=73.81$, g.l.= 3, $p<0.001$. * $p<0.05$ (one-tailed).

Na Tabela X apresentam-se os valores cumulativos de ovos presentes nos ninhos de cada macho do grupo mantido em aquário.

O número de ovos que eclodiram foi estimado utilizando-se o tempo de desenvolvimento de 15 dias referido por Patzner & Brandstätter (1988) para esta espécie. Este número foi adicionado ao número total de ovos presentes nessa inspeção, resultando no número cumulativo de ovos postos no intervalo considerado. Assumimos que a maioria dos ovos foram fertilizados e que a mortalidade antes da eclosão era negligenciável. A taxa diária de ovos postos por fêmea foi calculada subtraindo o número de ovos da primeira contagem ao número total de ovos postos e dividindo pelo número de dias (30) e de fêmeas (5). Obteve-se

assim uma taxa diária de 162 ovos por fêmea. Sabendo que o peso médio de cada ovo é de 0.75mg (n=20), multiplicando este valor pela taxa diária de ovos postos por fêmea e pelos quatro meses de época de reprodução, obtém-se uma média de 14.6g de ovos postos por fêmea numa época de reprodução. O peso médio das fêmeas presentes nos transeptos no mês de Julho (pico da época de reprodução) foi de 8.8g (n=20). Assim, cada fêmea deverá pôr, em média, um peso em ovos superior ao seu próprio peso. Este facto mostra que, apesar do pequeno tamanho e da reduzida fecundidade por postura, as fêmeas desta espécie apresentam uma fecundidade anual surpreendentemente elevada quando consideramos a época de reprodução no seu todo. Estes cálculos devem ser considerados no entanto, com cautela, uma vez que as fêmeas em aquário podem encontrar-se mais bem alimentadas do que estariam na natureza, produzindo por isso um número superior de ovos (ver Wootton 1979).

Tabela X - Número cumulativo de ovos presentes nos ninhos dos machos do grupo mantido em aquário: quatro machos parentais, um macho não parental e cinco fêmeas. (?) - Não foi possível determinar se existiam ovos no ninho. (*) - Os ovos foram destruídos pelo macho não parental.

Dia	Macho 1	Macho 2	Macho 3 Ninho A	Macho 3 Ninho B	Macho 4	Total
1	2118	219	?	----	----	2337
2	2426	490	?	----	----	2916
7	3966	2541	?	----	----	6507
12	5236	3773	4543	----	----	13552
17	7431	4225	1155	----	----	12811
23	9587	7123	*	130	693	17533
30	13861	9345	*	616	2888	26710

Os resultados apresentados acima confirmam que um dos principais custos associados à reprodução para os machos parentais é a redução de oportunidades de alimentação. De facto, os machos parentais apresentam, durante a época de

reprodução, valores de índice alimentar e de número de actos alimentares significativamente menores do que as fêmeas, e uma proporção significativamente maior de estômagos vazios. Além disso, perdem peso, e os valores do índice hepatossomático e do factor de condição eviscerado decrescem acentuadamente. Verificou-se ainda que alguns machos parentais apresentam ovos de Blenniidae nos seus tubos digestivos. Este facto representa provavelmente um caso de canibalismo filial, sendo estes ovos um meio do macho parental atenuar o défice energético em que se encontra (XII).

As fêmeas, pelo contrário, apresentam níveis elevados de índice alimentar e de taxas de alimentação, que são provavelmente responsáveis pelo grande número de ovos que podem produzir. Apesar deste esforço reprodutor elevado, o índice hepatossomático mantém-se alto e o factor de condição eviscerado, apesar de sofrer uma diminuição no início da época de reprodução, recupera mais depressa que o dos machos.

Os machos iniciais têm custos menores e apresentam uma época de reprodução mais curta do que a dos machos terminais. A sua biologia da reprodução reflecte provavelmente um compromisso entre tentar fertilizar alguns ovos e investir no crescimento.

Sugerimos que esta redução marcada nas oportunidades de alimentação dos machos parentais é devida à densa agregação de ninhos existente nesta população com a consequente pressão exercida pelos machos iniciais e pelos machos não parentais (Figura 18). De facto, os machos parentais não defendem reservas alimentares, uma vez que o seu território se encontra restrito ao próprio ninho, permanecendo quase sempre dentro do mesmo. Quando existem saídas, elas são em geral efectuadas a uma curta distância (ver 3.3.3.). Abandonar o ninho nem que seja por breves instantes por parte do macho parental, pode significar a perda do “precioso” local de nidificação para outro macho que entretanto lá tenha entrado. Apresentando os ninhos desta espécie na Ria Formosa aberturas muito estreitas (ver 3.3.1.), é de facto muito fácil para um macho defender um ninho do seu interior, mas muito difícil tomar um ninho que já seja pertença de outro macho. A escassez de locais de nidificação na população por nós estudada, estaria assim directamente

relacionada com o aparecimento de uma tática alternativa de reprodução nos machos e com uma modificação do comportamento de ambos os sexos, invertendo-se os papéis sexuais (Figura 18).

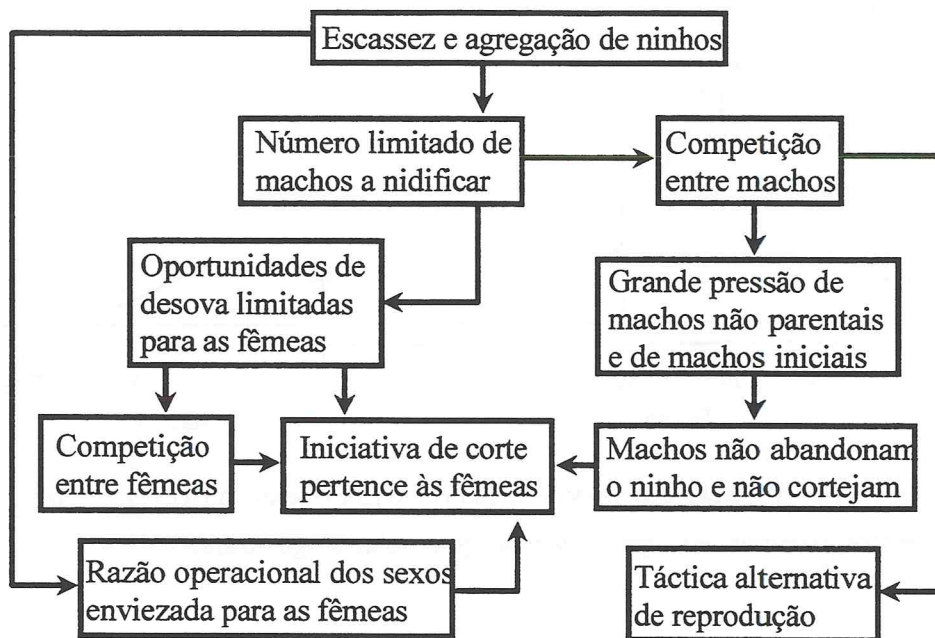


Figura 18 - Relações prováveis entre os diferentes factores que influenciam os parâmetros do esforço reprodutor e o comportamento sexual da população de *Salaria pavo* da Ria Formosa.

Coryphoblennius galerita

O índice gonadossomático (IGS) apresenta os valores mais elevados em Junho (fêmeas: média = 6.45, d.p.= 3.03, min.= 1.00, máx.= 13.26, n= 12; machos: média= 1.60, d.p.= 0.38, min.= 0.81, máx.= 2.27, n= 12), estando a evolução dos valores de IGS de acordo com a época de reprodução determinada para esta espécie (ver 3.1.2.) (Figura 19).

Os valores mais elevados do índice hepatossomático (IHS) são atingidos em Fevereiro, no início da época de reprodução (fêmeas: média= 3.18, d.p.= 1.04, min.= 1.43, máx.= 5.11, n= 12; machos: média= 2.02, d.p.= 0.50, min.= 1.29, máx.= 2.95, n= 12) (Figura 20). Existe uma diferença altamente significativa entre sexos,

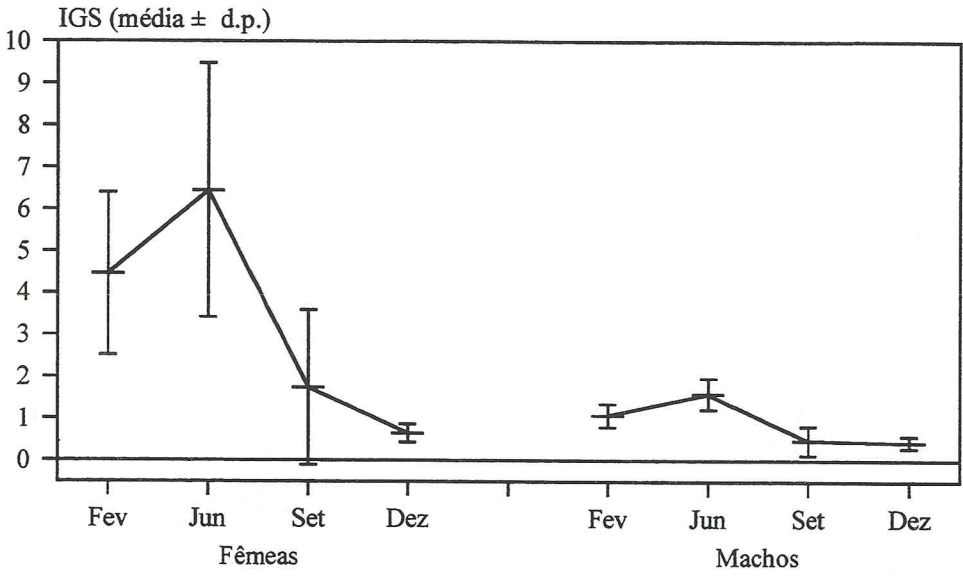


Figura 19 - Variação dos valores do índice gonadosomático (IGS) nas fêmeas e machos parentais de *Coryphoblennius galerita* ao longo do ano.

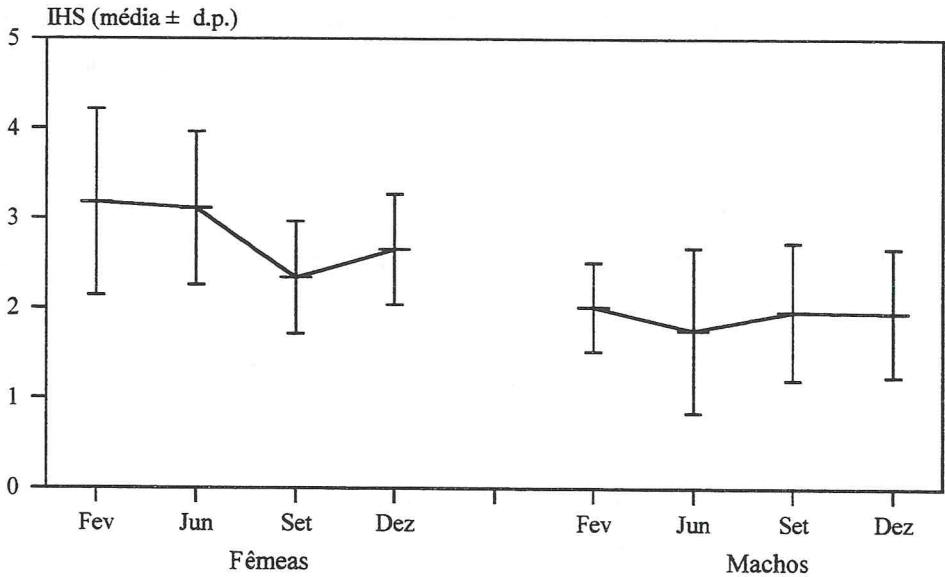


Figura 20 - Variação dos valores do índice hepatossomático (IHS) nas fêmeas e machos parentais de *Coryphoblennius galerita* ao longo do ano.

apresentando as fêmeas os valores mais elevados de IHS. Os valores globais de IHS não variam significativamente entre datas (Tabela XI).

Tabela XI - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do índice hepatossomático (IHS) entre meses e entre sexos.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	3	0.885	1.50	0.220821
Sexos	1	19.693	33.30	0.000001
Interacção	3	1.221	2.06	0.110557

As fêmeas apresentam valores de IHS significativamente superiores aos dos machos durante a época de reprodução (Tukey HSD: Fevereiro: $p < 0.01$; Junho: $p < 0.01$). O IHS das fêmeas decresce para o fim da reprodução, mas essa diferença não é significativa, enquanto que nos machos os valores de IHS permanecem constantes ao longo da época de reprodução, sendo no entanto sempre inferiores aos das fêmeas.

Os valores mais elevados do factor de condição eviscerado (Kev) ocorrem antes da reprodução (Dezembro) em ambos os sexos (fêmeas: média= 18.57, d.p.= 1.71, min.= 16.11, máx.= 22.08, n= 12; machos: média= 18.43, d.p.= 1.38, min.= 15.56, máx.= 20.41, n= 12) (Figura 21). Não existem diferenças significativas entre sexos (Kruskal-Wallis: $H(1, n=98) = 0.45, p > 0.05$), mas ambos os sexos apresentam variações significativas do Kev ao longo do ano (Kruskal-Wallis: fêmeas: $H(3, n=49) = 27.35, p < 0.001$; machos: $H(3, n=49) = 15.95, p < 0.05$). As fêmeas apresentam um decréscimo dos valores de Kev durante a época de reprodução (teste de Dunn: Fev/Jun: $Q=3.51, p < 0.01$), enquanto que os machos quebram mais cedo (teste de Dunn: Dez/Fev: $Q=2.79, p < 0.05$). Ambos os sexos recuperam entre Junho e Setembro, ou seja, para o fim da época de reprodução (Jun/Set: fêmeas: $Q=-3.76, p < 0.01$; machos: $Q=-2.75, p < 0.05$).

Os valores mais elevados do índice alimentar (IA) ocorreram no pico da época de reprodução para as fêmeas (média= 9.62, d.p.= 2.59, min.= 6.08, máx.= 14.35, n=12, em Junho) e fora da época de reprodução para os machos (média= 7.35,

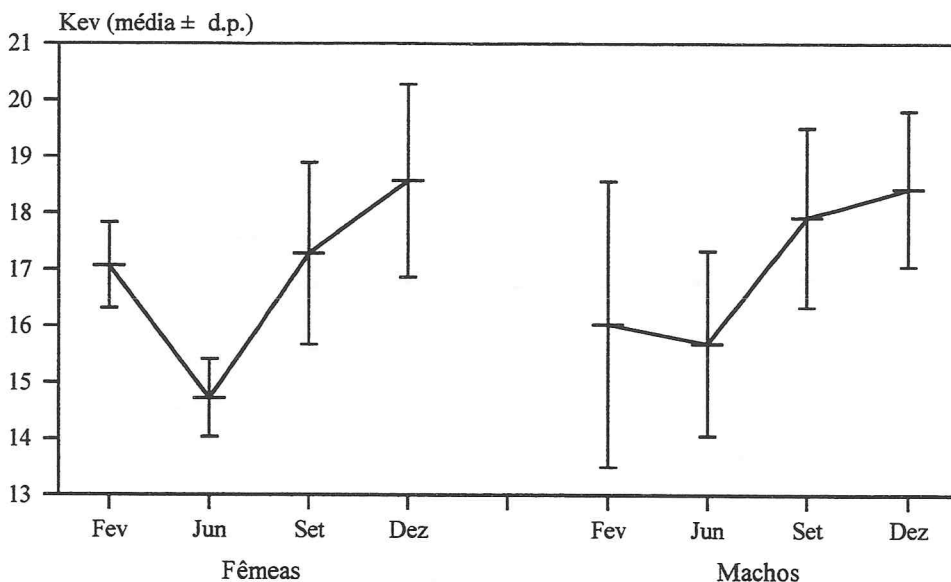


Figura 21 - Variação dos valores do factor de condição eviscerado (Kev) nas fêmeas e machos parentais de *Coryphoblennius galerita* ao longo do ano.

d.p.= 2.23, min.= 3.57, máx.= 10.03, n= 12, em Dezembro) (Figura 22). Existe uma diferença significativa entre sexos (Kruskal-Wallis: $H(1, n=98)= 11.46, p<0.001$). Ambos os sexos apresentam diferenças significativas na variação dos valores de IA ao longo do ano (Kruskal-Wallis: fêmeas: $H(3, n=49)= 10.71, p>0.05$; machos: ($H3, n=49)= 18.05, p<0.001$). No entanto, o sentido dessa variação é oposto em ambos os sexos. Assim, as fêmeas apresentam um aumento significativo do IA para o pico da época de reprodução (Teste de Dunn: Dez/Jun: $Q= 2.86, p<0.05$), enquanto que os machos apresentam os valores mais baixos em Junho, recuperando significativamente para Setembro (Teste de Dunn: Jun/Set: $Q= 3.57, p<0.01$). De notar que em Julho, as fêmeas apresentam os valores de IA mais elevados, enquanto que os machos atingem os valores mais baixos. Este resultado está de acordo com o número de actos alimentares por minuto contabilizados para cada sexo durante as observações de comportamento (fêmeas: média= 7.90, d.p.= 4.43, min.= 1.4, máx.= 18.0, n= 22; machos: média= 0.77, d.p.= 1.25, min.= 0, máx.= 5.65, n= 23; Mann-Whitney: $Z=-5.53, p<0.001$).

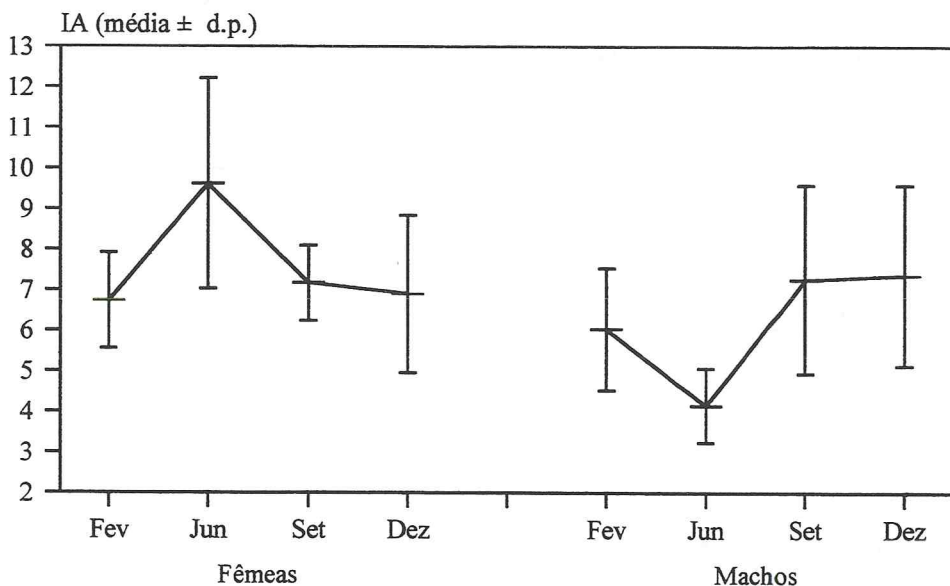


Figura 22 - Variação dos valores do índice alimentar (IA) nas fêmeas e machos parentais de *Coryphoblennius galerita* ao longo do ano.

Em *C. galerita*, os resultados apresentados acima apoiam a nossa hipótese da redução das oportunidades de alimentação nos machos durante a época de reprodução, apresentando estes valores significativamente inferiores de índice alimentar e de taxas de alimentação. Além disso, ocorre também uma quebra da condição somática durante a época de reprodução. No entanto, contrariamente ao que acontecia em *S. pavo*, os valores de IHS dos machos permanecem constantes ao longo do ano, o que poderá ser indicativo de menores custos associados à reprodução para os machos desta espécie. As fêmeas apresentam mais uma vez valores de IHS mais altos que os dos machos e valores elevados de IA e de taxas de alimentação durante a reprodução.

Lipohrys pholis

O índice gonadossomático (IGS) das fêmeas apresenta os valores mais elevados em Março (média = 5.01, d.p.= 1.76, min.= 2.18, máx.= 7.89, n= 12) enquanto que o dos machos atinge o pico em Dezembro (média= 1.29, d.p.= 0.29, min.= 0.81, máx.=

1.87, $n=11$), estando a evolução dos valores de IGS de acordo com a época de reprodução determinada para esta espécie (ver 3.1.2.) (Figura 23).

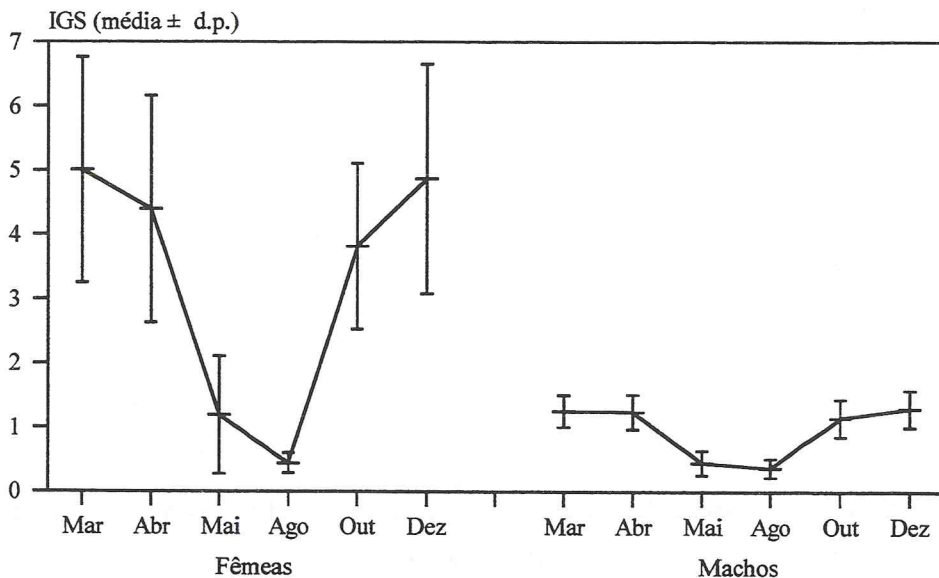


Figura 23 - Variação dos valores do índice gonadossomático (IGS) nas fêmeas e machos parentais de *Lipophrys pholis* ao longo do ano.

Os valores mais elevados do índice hepatossomático (IHS) são atingidos em Outubro, no início da época de reprodução (fêmeas: média= 2.50, d.p.= 0.55, min.= 1.65, máx.= 3.60, $n=13$; machos: média= 2.15, d.p.= 0.57, min.= 1.37, máx.= 2.97, $n=13$) (Figura 24). Existe uma diferença significativa entre sexos (Kruskal-Wallis: $H(1, n=146)=30.52, p<0.001$), apresentando as fêmeas valores superiores. A variação dos valores de IHS das fêmeas ao longo do ano não apresenta diferenças significativas (Kruskal-Wallis: $H(5, n=69)=11.23, p>0.05$). Por oposição, os machos apresentam uma variação significativa dos valores de IHS ao longo do ano (Kruskal-Wallis: $H(5, n=77)=29.74, p<0.001$). Os valores de IHS quebram significativamente de Outubro a Abril, ou seja, durante a reprodução (teste de Dunn: Out/Mar: $Q=3.29, p<0.05$; Out/Abr: $Q=4.08, p<0.001$), e só recuperam após o fim da época de reprodução (teste de Dunn: Mai/Out: $Q=-2.97, p<0.05$).

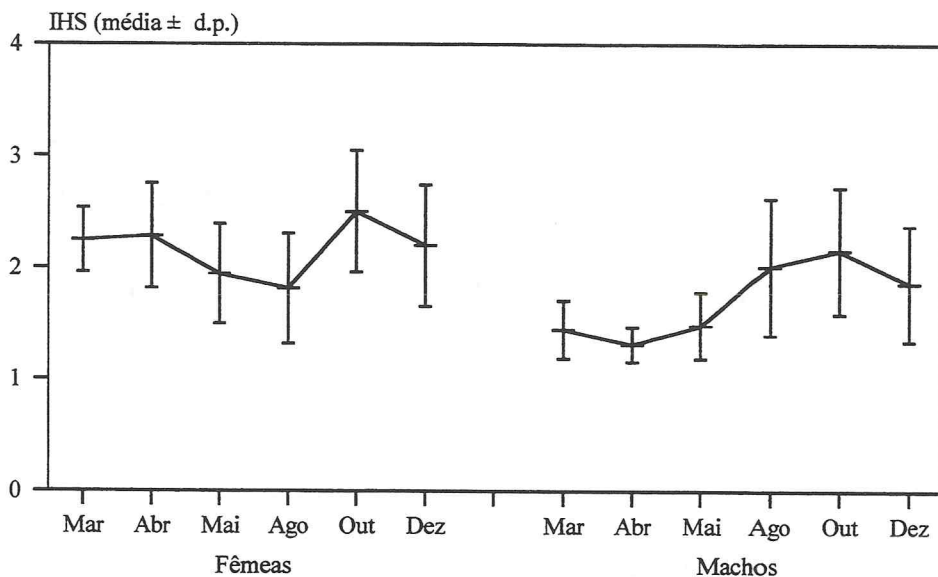


Figura 24 - Variação dos valores do índice hepatossomático (IHS) nas fêmeas e machos parentais de *Lipophrys pholis* ao longo do ano.

Os valores mais elevados do factor de condição eviscerado (Kev) ocorrem antes da reprodução (Outubro) nos machos (média= 18.75, d.p.= 0.87, min.= 17.53, máx.= 20.16, n= 11) e em Maio nas fêmeas (média= 18.37, d.p.= 1.09, min.= 16.19, máx.= 19.96, n= 12) (Figura 25). Existe uma diferença significativa tanto entre meses, como entre sexos (Tabela XII). No entanto, a variação do Kev de cada sexo não revelou diferenças significativas entre meses (Tukey HSD).

Os valores mais elevados do índice alimentar (IA) ocorreram em Abril para as fêmeas (média= 9.87, d.p.= 2.30, min.= 5.67, máx.= 13.30, n=8) e em Maio para os machos (média= 9.18 d.p.= 1.42, min.= 7.11, máx.= 11.58, n=14) (Figura 26). Existe uma diferença significativa entre meses, mas não entre sexos (Tabela XIII).

As fêmeas apresentam um incremento dos valores do IA de Outubro para Dezembro, mantendo valores elevados até Abril, que decrescem novamente até Outubro. Estas variações não se revelaram no entanto significativas. Nos machos, os valores do IA diminuem significativamente de Maio para Agosto (Tukey HSD: $p < 0.05$), mantendo-se elevados durante a época de reprodução. Este resultado

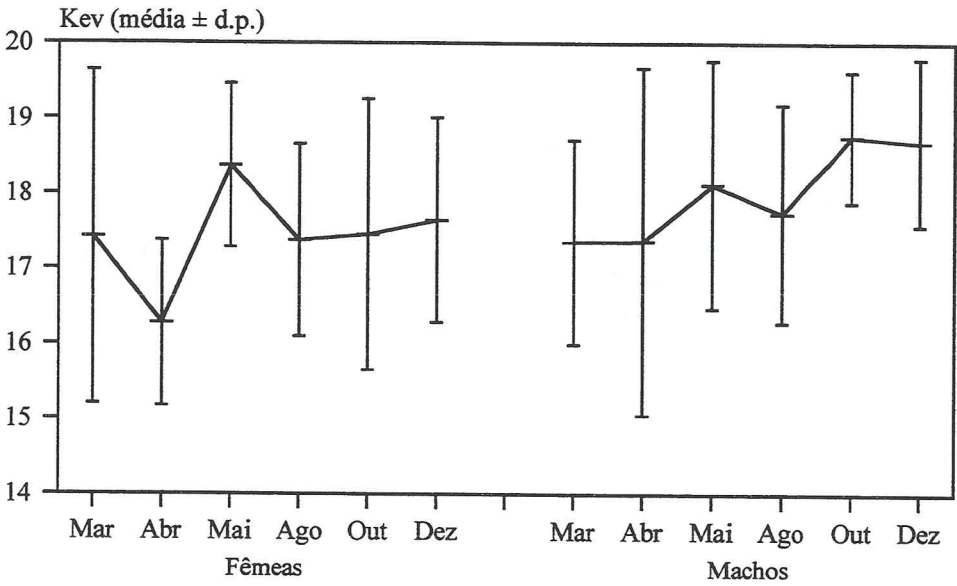


Figura 25 - Variação dos valores do factor de condição eviscerado (Kev) nas fêmeas e machos parentais de *Lipophrys pholis* ao longo do ano.

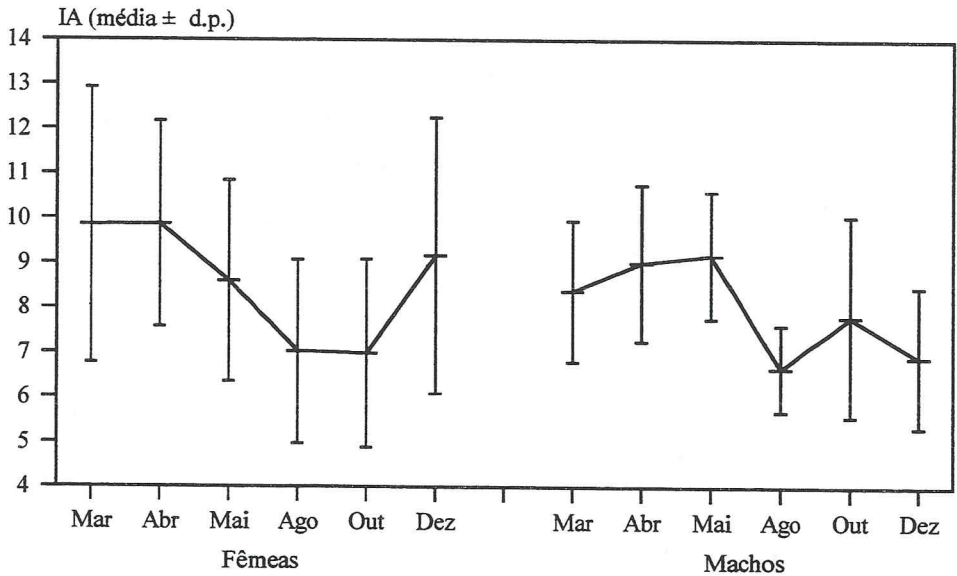


Figura 26 - Variação dos valores do índice alimentar (IA) nas fêmeas e machos parentais de *Lipophrys pholis* ao longo do ano.

Tabela XII - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do factor de condição eviscerado (Kev) entre meses e entre sexos.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	5	7650	4.90	0.000375
Sexos	1	6924	4.44	0.036994
Interação	5	1879	1.20	0.310423

Tabela XIII - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do índice alimentar (IA) entre meses e entre sexos.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	5	9820	6.71	0.000013
Categorias sexuais	1	2882	1.97	0.162859
Interação	5	2368	1.62	0.159294

contradiz o padrão até agora observado tanto em *S. pavo*, como em *C. galerita*, e não está de acordo com a descida que se verifica no IHS dos machos durante a época de reprodução. Além disso, tal como já foi descrito para as outras duas espécies intertidais, os machos apresentam valores de actos alimentares por minuto significativamente inferiores aos das fêmeas (fêmeas: média= 0.703, d.p.= 0.501, min.= 0, máx.= 1.888, n= 29; machos: média= 0.197, d.p.= 0.420, min.= 0, máx.= 1.250, n= 22; Mann-Whitney: Z=-4.05, p<0.001). Uma explicação possível para estes valores discrepantes de IA observados é o facto de se ter verificado que grande parte dos conteúdos digestivos destes machos consiste em conchas inteiras de cracas e lapas (por vezes de dimensão muito apreciável, ex: 1.6x1.3cm) (ver também Qasim 1957; Dunne 1977; O'Farrell & Fives 1990; e ainda Stobbs 1980 para o gobiesocídeo gigante *Chorisochismus dentex*), com muito pouca matéria orgânica (dados não publicados). Assim, é possível que os elevados valores de IA não correspondam de facto a níveis elevados de alimentação (o que é apoiado pelos valores de IHS e pelas taxas de alimentação), mas apenas a matéria inorgânica cujo tempo de passagem pelo tubo digestivo dos machos seja elevado. Horn & Gibson

(1990) referem que os tempos de passagem de *Ulva lactuca* pelo tubo digestivo de *L. pholis* variam entre 18.4h a 26°C e 47.4h a 11°C. A nossa hipótese é que os restos inorgânicos tenham tempos de passagem ainda maiores, “acumulando-se” nos tubos digestivos dos machos.

Parablennius pilicornis

O índice gonadossomático (IGS) atinge os valores mais elevados em Maio (fêmeas: média= 4.46, d.p.= 0.85, min.= 3.27, máx.= 5.54, n= 13; machos: média= 1.11, d.p.= 0.25, min.= 0.71, máx.= 1.69, n= 14), estando a evolução dos valores de IGS de acordo com a época de reprodução determinada para esta espécie (ver 3.1.2.) (Figura 27).

Os valores mais elevados do índice hepatossomático (IHS) são atingidos em Novembro, fora da época de reprodução (fêmeas: média= 3.91, d.p.= 1.09, min.= 2.62, máx.= 5.81, n= 10; machos: média= 2.92, d.p.= 0.55, min.= 2.15, máx.= 4.09, n= 11) (Figura 28). Existe uma diferença altamente significativa tanto entre meses como entre sexos (Tabela XIV).

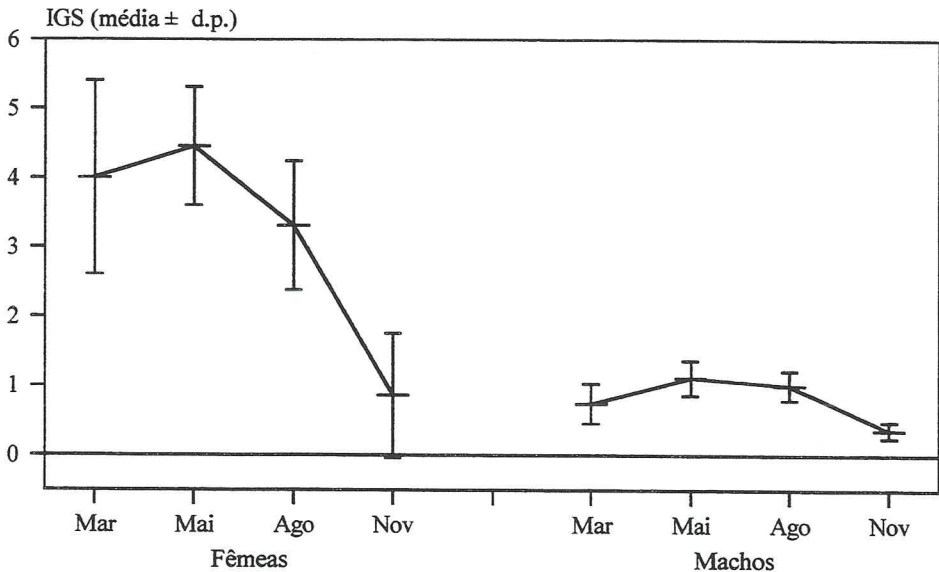


Figura 27 - Variação dos valores do índice gonadossomático (IGS) nas fêmeas e machos parentais de *Parablennius pilicornis* ao longo do ano.

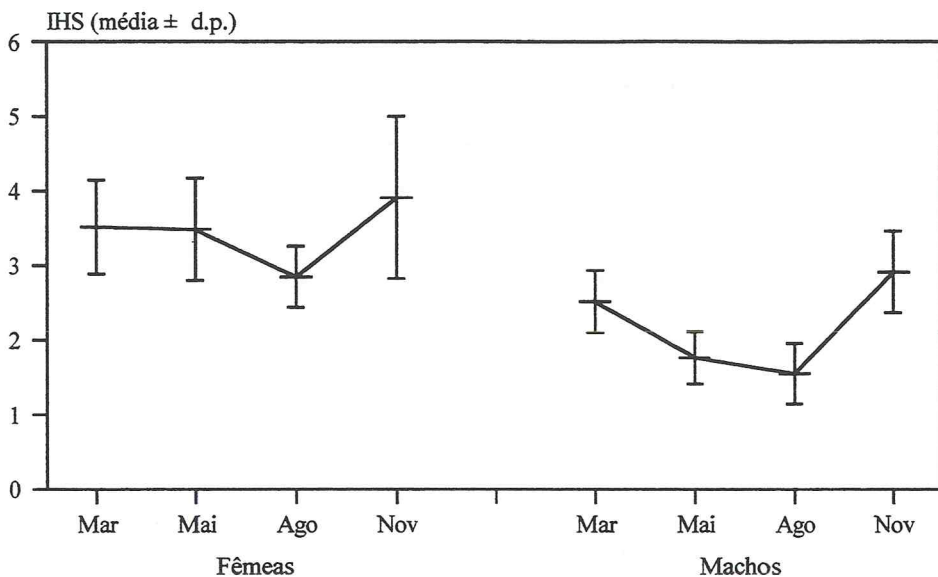


Figura 28 - Variação dos valores do índice hepatossomático (IHS) nas fêmeas e machos parentais de *Parablennius pilicornis* ao longo do ano.

Tabela XIV - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do índice hepatossomático (IHS) entre meses e entre sexos.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	3	3692	20.00	0.000001
Sexos	1	25157	136.25	0.000001
Interacção	3	779	4.22	0.008030

As fêmeas apresentam valores de IHS significativamente superiores aos dos machos durante todo o ano (Tukey HSD: Março: $p < 0.001$; Maio: $p < 0.001$; Agosto: $p < 0.001$; Novembro: $p < 0.05$). O IHS das fêmeas decresce significativamente para o fim da reprodução (Tukey HSD: Mai/Ago: $p < 0.05$), recuperando imediatamente após esta terminar (Tukey HSD: Ago/Nov: $p < 0.01$). Nos machos parentais a quebra de IHS ocorre mais cedo (Tukey HSD: Mar/Mai: $p < 0.05$), recuperando também após a época de reprodução terminar (Tukey HSD: Ago/Nov: $p < 0.001$). Mais uma vez se confirma o padrão geral de valores de IHS superiores nas fêmeas, apresentando os

machos uma quebra significativa do IHS após o início da época de reprodução.

Os valores mais elevados do factor de condição eviscerado (Kev) ocorrem em Agosto nas fêmeas (média= 17.53, d.p.= 2.96, min.= 13.01, máx.= 23.77, n= 11) e em Maio nos machos (média= 16.37, d.p.= 1.23, min.= 14.30, máx.= 18.75, n= 14) (Figura 29). A variação dos valores do Kev ao longo do ano não revelou quaisquer diferenças significativas (Tabela XV).

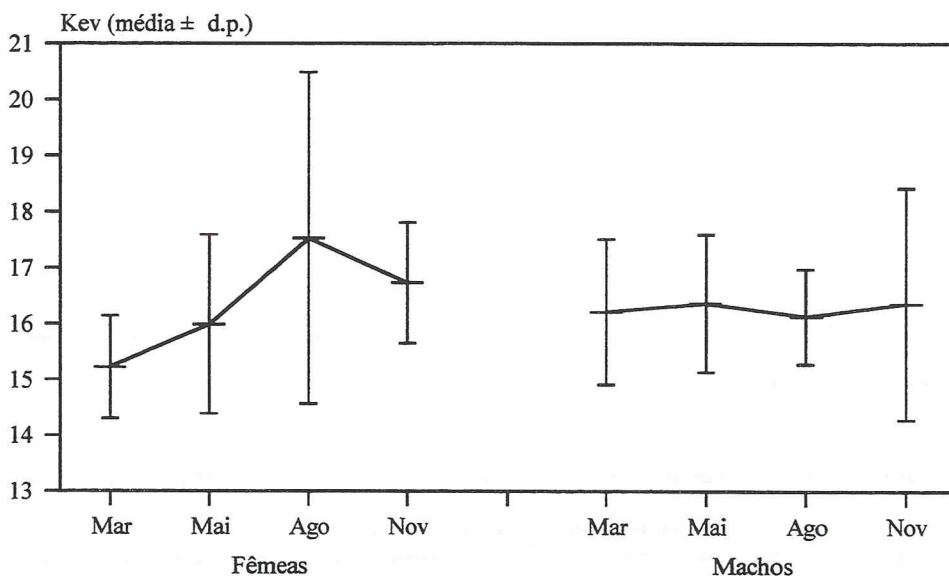


Figura 29 - Variação dos valores do factor de condição eviscerado (Kev) nas fêmeas e machos parentais de *Parablennius pilicornis* ao longo do ano.

Tabela XV - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do factor de condição eviscerado (Kev) entre meses e entre sexos.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	3	1204	1.97	0.125780
Sexos	1	97	0.16	0.691566
Interacção	3	971	1.59	0.199212

Os machos apresentam valores de Kev constantes durante a época de reprodução, enquanto que as fêmeas apresentam inclusivamente uma subida do Kev,

que no entanto não se revelou significativa. Ambos os sexos apresentam assim valores elevados de condição somática durante a época de reprodução.

Os valores mais elevados do índice alimentar (IA) ocorreram em Agosto para as fêmeas (média= 9.31, d.p.= 1.10, min.= 7.40, máx.= 11.36, n=11) e no início da época de reprodução para os machos (média= 8.66, d.p.= 1.46, min.= 5.89, máx.= 9.95, n= 9, em Março) (Figura 30).

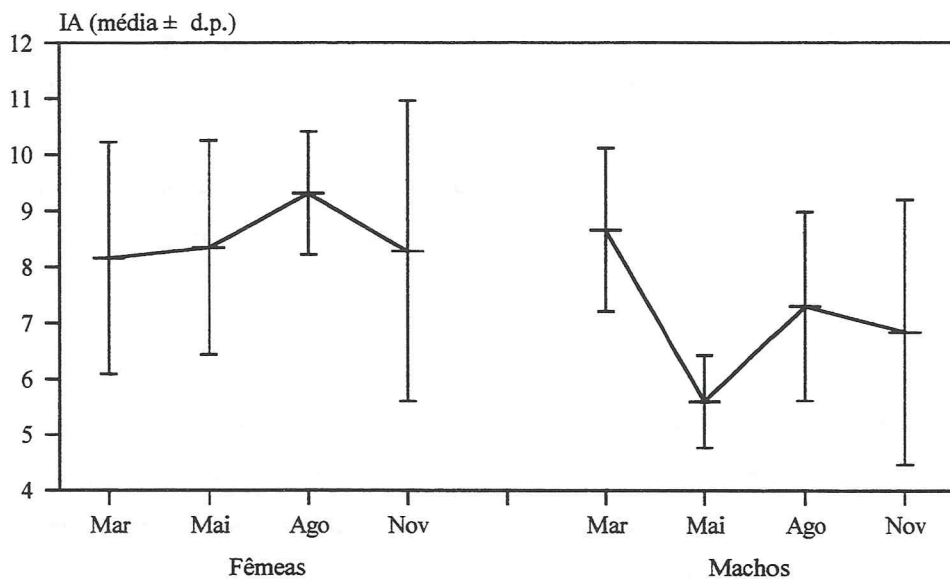


Figura 30 - Variação dos valores do índice alimentar (IA) nas fêmeas e machos parentais de *Parablennius pilicornis* ao longo do ano.

Existe uma diferença significativa entre sexos (Kruskal-Wallis: $H(1, n=87) = 12.32, p < 0.001$), apresentando as fêmeas os valores mais elevados de IA. A variação mensal dos valores de IA nas fêmeas não apresenta diferenças significativas (Kruskal-Wallis: $H(3, n=43) = 3.71, p > 0.05$). Nos machos, pelo contrário, essa variação revela-se significativa (Kruskal-Wallis: $H(3, n=44) = 14.35, p < 0.05$). Mais uma vez, os machos apresentam uma diminuição dos valores de IA durante a época de reprodução (Teste de Dunn: Mar/Mai: $Q=3.64, p < 0.01$), atingindo o mínimo em Maio (média= 5.60, d.p.= 0.83, min.= 4.46, máx.= 7.85, n= 14), enquanto que as fêmeas mantêm o IA elevado durante todo o ano. Este resultado é mais uma vez

apoiado pelo número de actos alimentares por minuto contabilizados para cada sexo durante as observações de comportamento (fêmeas: média= 0.92, d.p.= 0.92, min.= 0, máx.= 3.35, n= 23; machos: média= 0.27, d.p.= 0.23, min.= 0, máx.= 0.8, n= 23; Mann-Whitney: $Z=-3.37$, $p<0.001$).

Confirmam-se os padrões obtidos para as espécies intertidais, apresentando os machos uma redução da actividade alimentar, expressa pelos valores significativamente inferiores de índice alimentar e de taxas de alimentação e pela quebra do IHS ao longo da época de reprodução. As fêmeas apresentam mais uma vez valores de IHS, de IA e de taxas de alimentação mais altos que os dos machos durante a reprodução. No entanto, contrariamente o que ocorre nas outras espécies, os valores de IA das fêmeas não diminuem após a reprodução terminar. Este facto poderá estar relacionado com a eventual existência de territorialidade nas fêmeas desta espécie (ver 3.3.1.).

Tripterygion delaisi

O índice gonadossomático (IGS) atinge os valores mais elevados em Março (fêmeas: média= 6.73, d.p.= 2.64, min.= 3.54, máx.= 11.16, n= 10; machos: média= 1.83, d.p.= 0.36, min.= 1.23, máx.= 2.35, n= 12), estando a evolução dos valores de IGS de acordo com a época de reprodução determinada para esta espécie (ver 3.1.2.) (Figura 31). A variação dos valores de IGS é semelhante à descrita por Jonge & Videler (1989) para a Córsega.

Os valores mais elevados do índice hepatossomático (IHS) são atingidos antes do início da época de reprodução (Novembro) por ambos os sexos (fêmeas: média= 4.28, d.p.= 1.04, min.= 2.20, máx.= 5.83, n= 8; machos: média= 3.62, d.p.= 0.89, min.= 2.40, máx.= 5.01, n= 10) (Figura 32). Existe uma diferença altamente significativa tanto entre meses como entre sexos (Tabela XVI).

As fêmeas apresentam valores de IHS significativamente superiores aos dos machos durante a época de reprodução (Tukey HSD: Março: $p<0.001$; Junho: $p<0.001$; Julho: $p<0.001$). O IHS das fêmeas decresce suavemente ao longo da época de reprodução, recuperando significativamente após esta terminar (Tukey HSD test: Jul/Nov: $p<0.01$). Nos machos parentais a quebra de IHS é muito acentuada e ocorre

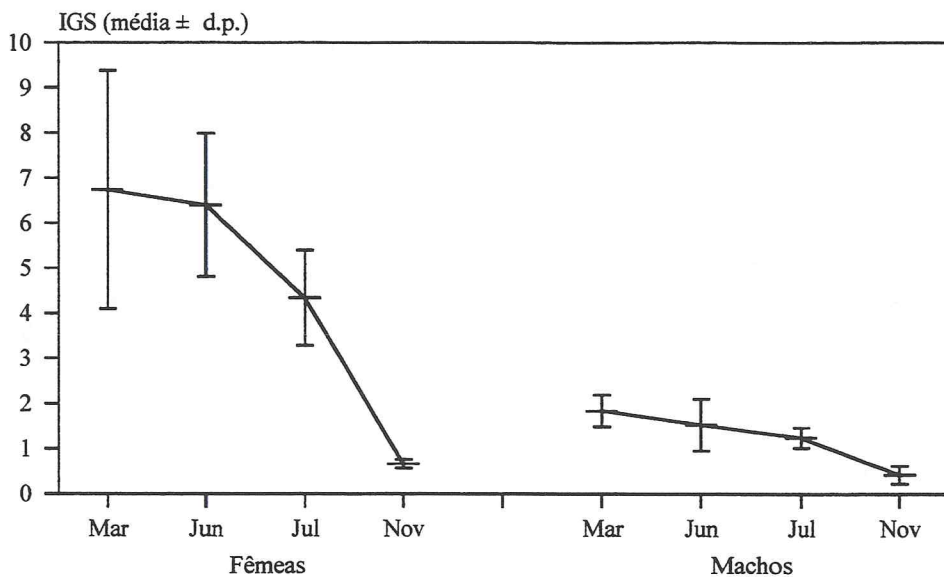


Figura 31 - Variação dos valores do índice gonadosomático (IGS) nas fêmeas e machos parentais de *Tripterygion delaisi* ao longo do ano.

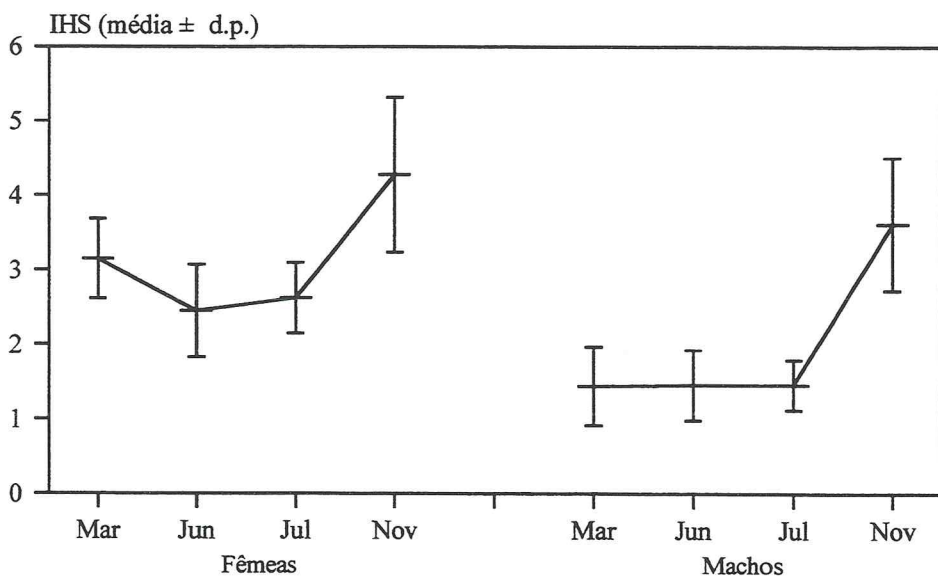


Figura 32 - Variação dos valores do índice hepatossomático (IHS) nas fêmeas e machos parentais de *Tripterygion delaisi* ao longo do ano.

Tabela XVI - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do índice hepatossomático (IHS) entre meses e entre sexos.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	3	6397	37.25	0.000001
Sexos	1	15555	90.58	0.000001
Interacção	3	1238	7.21	0.000247

logo no início da época de reprodução (Tukey HSD test: Nov/Mar: $p < 0.001$). Mais uma vez se confirma o padrão geral de valores de IHS superiores nas fêmeas, apresentando os machos uma quebra significativa do IHS após o início da época de reprodução.

Os valores mais elevados do factor de condição eviscerado (Kev) ocorrem antes do início da época de reprodução (Novembro) para ambos os sexos (fêmeas: média= 18.20, d.p.= 1.62, min.= 16.85, máx.= 21.74, n= 8; machos: média= 16.26, d.p.= 1.63, min.= 14.03, máx.= 19.51, n= 10) (Figura 33). Observa-se uma diferença significativa dos valores de Kev entre meses, mas não entre sexos (Tabela XVII).

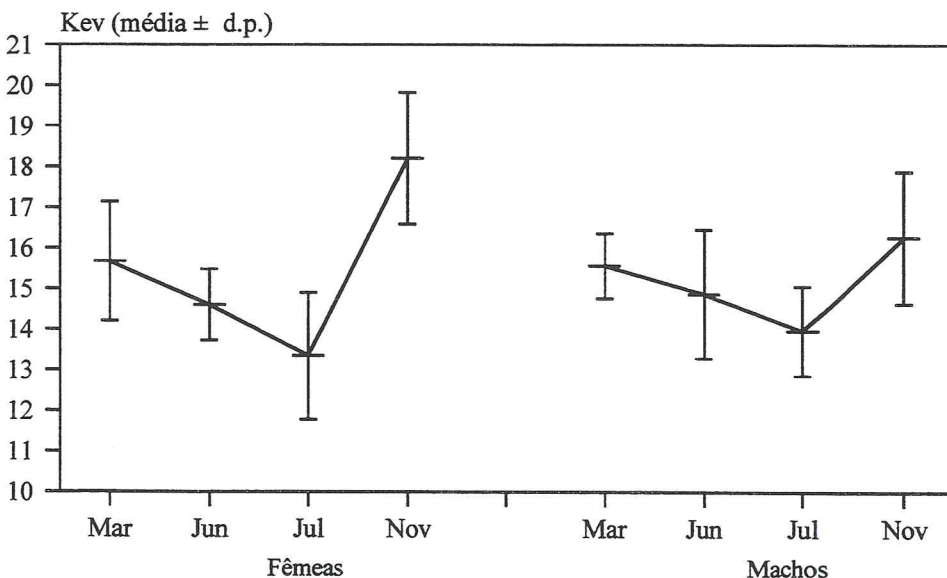


Figura 33 - Variação dos valores do factor de condição eviscerado (Kev) nas fêmeas e machos parentais de *Tripterygion delaisi* ao longo do ano.

Tabela XVII - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do factor de condição eviscerado (Kev) entre meses e entre sexos.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	3	45.68	25.60	0.000001
Sexos	1	1.17	0.65	0.420833
Interacção	3	6.72	3.77	0.013973

As fêmeas apresentam um decréscimo significativo dos valores do Kev ao longo da época de reprodução (Tukey HSD test: Nov/Mar: $p < 0.01$; Mar/Jul: $p < 0.01$), recuperando significativamente após esta terminar (Tukey HSD test: Jul/Nov: $p < 0.001$). Por seu lado os machos apresentam uma quebra mais suave dos valores do Kev ao longo da época de reprodução, recuperando também de um modo significativo após o seu término (Tukey HSD test: Jul/Nov: $p < 0.01$). Ambos os sexos atingem os valores mínimos de condição somática no fim da época de reprodução.

Os valores mais elevados do índice alimentar (IA) ocorreram perto do fim da época de reprodução (Julho) para ambos os sexos (fêmeas: média= 4.61, d.p.= 0.88, min.= 3.46, máx.= 6.53, n= 13; machos: média= 2.92, d.p.= 0.58, min.= 2.14, máx.= 3.78, n= 11) (Figura 34). Existe uma diferença altamente significativa tanto entre meses, como entre categorias sexuais (Tabela XVIII).

Os machos, por seu lado, apresentam valores de IA inferiores aos das fêmeas durante a época de reprodução (Tukey HSD test: Jun: $p < 0.001$; Jul: $p < 0.001$), não apresentando a variação anual deste índice diferenças significativas. Este resultado é mais uma vez confirmado pelo número de actos alimentares por minuto contabilizados para cada sexo durante a época de reprodução (fêmeas: média= 0.44, d.p.= 0.83, min.= 0, máx.= 4.00, n= 22; machos: média= 0.05, d.p.= 0.08, min.= 0, máx.= 0.30, n= 22; Mann-Whitney: $Z = -4.04$, $p < 0.001$).

As fêmeas apresentam um ligeiro incremento dos valores de IA ao longo da época de reprodução, decrescendo para o fim (Tukey HSD test: Jul/Nov: $p < 0.001$).

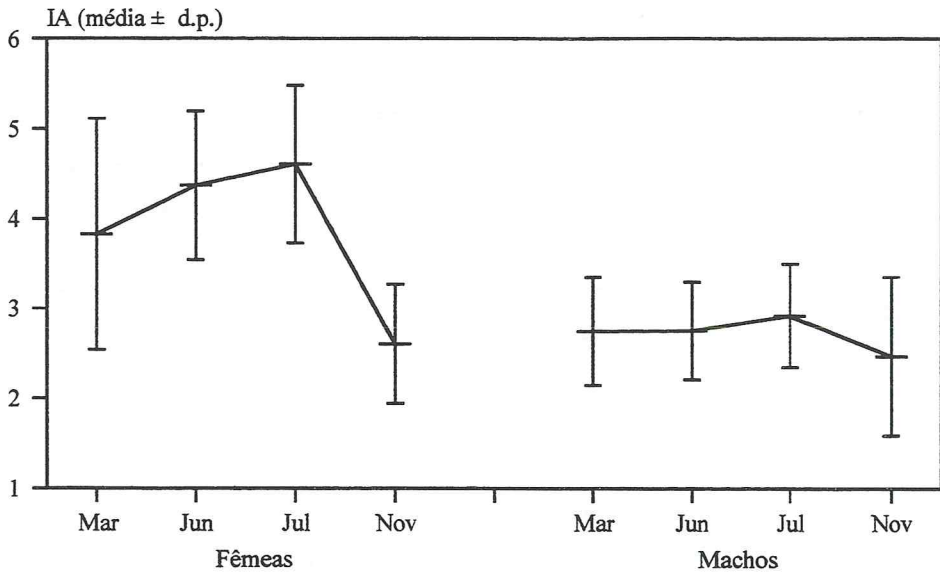


Figura 34 - Variação dos valores do índice alimentar (IA) nas fêmeas e machos parentais de *Tripterygion delaisi* ao longo do ano.

Tabela XVIII - Resultados da ANOVA (two-way) à variação do índice alimentar (IA) entre meses e entre categorias sexuais.

Efeitos	g.l.	MS	F	p
Meses	3	5.61	8.54	0.000057
Categorias sexuais	1	26.92	40.98	0.000001
Interacção	3	2.49	3.80	0.013472

Mais uma vez, confirma-se o padrão geral de redução da actividade alimentar para os machos, expressa pelos valores significativamente inferiores de índice alimentar e de taxas de alimentação. As fêmeas apresentam valores de IHS mais altos que os dos machos e valores elevados de IA e de taxas de alimentação durante a época de reprodução.

Os resultados apresentados acima para as cinco espécies estudadas, apoiam a nossa hipótese de trabalho de que existe uma redução da actividade alimentar nos machos parentais. De facto, estes apresentam taxas de alimentação e índices hepatossomáticos inferiores aos das fêmeas, sendo os índices alimentares também em geral inferiores. Além disso, na maioria dos casos os machos sofrem uma quebra significativa do IHS assim que a época de reprodução se inicia, ou seja, no período em que o macho se encontra a defender um território e ocupado com cuidados parentais para com as posturas. Pode inclusivamente ocorrer canibalismo filial como modo de compensar os custos inerentes aos cuidados parentais (XII). Esta diminuição da actividade alimentar associada aos cuidados parentais encontra-se documentada para alguns Gobiidae e Blennidae (Qasim 1956a, 1957; Miller 1984; Hastings 1986; Magnhagen 1986; Santos & Almada 1988; Zander 1990 a,b; Marconato *et al.* 1993). Por seu lado, as fêmeas possuem uma fecundidade considerável que é mantida à custa de taxas de alimentação elevadas. Este padrão encontra-se descrito para outros blenióides e pomacentrídeos (ex: *Coralliozetus angelica*, Hastings 1986; *Parablennius zvonimiri*, Louisy 1989; *Stegastes leucosticus*, Horne & Itzkowitz 1995; *Parablennius sanguinolentus*, Santos *et al.* 1996). Além disso, apresentam valores de IHS elevados durante a época de reprodução, tal como está descrito para muitos outros peixes (ex: Miller 1984; Chellappa *et al.* 1995). Este facto está provavelmente relacionado com o acumular de energia no fígado, que será canalizada para o processo de vitelogenese (Jobling 1995; Moyle & Cech 1996). Isto significa que as fêmeas convertem alimento em ovos. Verifica-se uma quebra geral da condição dos animais no fim da época da época de reprodução (ver também Qasim 1957; Unger 1983; Hastings 1986; Crivelli & Britton 1987; Santos & Almada 1988; Santos 1992; Santos *et al.* 1996; XII).

Não se detectaram diferenças entre espécies intertidais e subtidais, no que diz respeito ao modo como a energia é canalizada para a reprodução. Assim, apesar do reduzido tempo que os machos das espécies intertidais têm disponível para a alimentação, não existe em geral um agravamento da condição dos animais quando comparados com as espécies subtidais. Existirão provavelmente mecanismos compensatórios como a já referida redução da pressão de predação sobre as posturas

e dos custos energéticos de defesa do território contra potenciais predadores (ver 3.3.3.). Além disso, as espécies intertidais apresentam muitas vezes uma redução da taxa metabólica e conseqüentemente dos gastos energéticos quando emersas (ex: Laming *et al.* 1982).

Um trabalho comparativo mais detalhado acerca dos parâmetros indicadores do esforço reprodutor nos machos de blenióides que nidificam em diferentes habitats permitirá compreender melhor aspectos da ecologia comportamental dos peixes bentônicos das costas rochosas.

4. CONCLUSÕES

O presente trabalho pretendeu investigar alguns aspectos da ecologia, biologia da reprodução e comportamento de blenióides. Foram focados os seguintes aspectos: i) caracterização dos locais de nidificação; ii) determinação das épocas de reprodução e dos factores que poderão estar envolvidos no seu controle; iii) comparação do comportamento das espécies intertidais e subtidais e estudo do papel da turbulência na modificação dos comportamentos das espécies intertidais; iv) padrões de territorialidade e papel dos cuidados parentais na protecção das posturas; v) histórias vitais e comparação dos padrões de esforço reprodutor entre machos e fêmeas.

Procedeu-se a uma comparação latitudinal das épocas de reprodução das espécies para as quais existiam dados suficientes e relacionou-se essa variação com a temperatura da água do mar. Foi demonstrado o papel decisivo que a temperatura tem no controle da reprodução de peixes costeiros de substrato rochoso da zona temperada quente. Apesar disso, outros factores influenciam a calendarização da reprodução, factores esses que actuam em janelas temporais diferentes. Como perspectivas futuras deste tipo de estudos, a comparação dos efeitos dos diversos factores ambientais em diferentes populações de uma mesma espécie, cuja distribuição latitudinal seja mais ou menos ampla, poderá permitir determinar quais os efeitos desses factores no controle da reprodução. Uma outra abordagem que pensamos ser frutuosa é a tentativa de relacionar as épocas de reprodução de peixes não aparentados, mas cujo habitat e ecologia da reprodução sejam semelhantes. O cruzamento da informação latitudinal com a informação ecológica e filogenética, será um modo de aferir qual a participação dos diferentes factores ambientais no controle da reprodução.

Um dos temas centrais deste estudo consistiu na investigação da influência da turbulência na estrutura dos territórios e no comportamento dos peixes litorais. Muitos dos resultados apresentados neste trabalho podem ser interpretados como adaptações dos peixes intertidais a condições de turbulência elevada. Quando comparados com as espécies subtidais, os machos das espécies intertidais defendem territórios mais pequenos, apresentam uma redução geral de actividade permanecendo mais tempo dentro do ninho, e os comportamentos que envolvem perda de contacto com o substrato são extremamente raros. Um dos custos prováveis da reprodução na zona intertidal é a redução de oportunidades de alimentação, uma

vez que os ninhos permanecem grande parte do dia fora de água. No entanto, isso não significa que os machos das espécies intertidais apresentem custos energéticos mais elevados associados com a defesa do território e os cuidados parentais. De facto, além dos machos destas espécies possuem a capacidade de reduzir os níveis metabólicos quando fora de água, a defesa de um território menor e uma redução geral das actividades locomotoras, numa zona onde os níveis de intrusão no território são menores, podem também contribuir para uma redução dos custos energéticos. Os nossos resultados indicam ainda que as pressões de predação sobre as posturas são muito menores na zona intertidal. Assim, os benefícios de nidificar neste habitat poderão compensar os custos impostos pela redução do tempo disponível para a alimentação. Esta hipótese poderá ser mais aprofundada investigando outros grupos de peixes que contenham espécies sujeitas a diferentes graus de turbulência. Os gobídeos, cotídeos e gobiesocídeos poderão constituir um bom material para este tipo de estudos.

Os cuidados parentais e a defesa do território impõem ao macho parental uma redução das oportunidades de alimentação. De facto, estes apresentam taxas de alimentação e índices hepatossomáticos inferiores aos das fêmeas, sendo os índices alimentares também em geral inferiores. Além disso, na maioria dos casos os machos sofrem uma quebra significativa do índice hepatossomático assim que a época de reprodução se inicia. As fêmeas, pelo contrário, mantêm taxas de alimentação e índices hepatossomáticos elevados durante um período de reprodução longo, que são provavelmente responsáveis pelo elevado número de ovos que conseguem produzir. Ambos os sexos apresentam os valores mais baixos de condição somática no fim da época de reprodução.

É interessante verificar que não se detectaram diferenças entre espécies intertidais e subtidais, no que diz respeito ao modo como a energia é canalizada para a reprodução. Assim, apesar do reduzido tempo que os machos das espécies intertidais têm disponível para a alimentação, não se observa um agravamento geral da condição dos animais quando comparados com as espécies subtidais. Um trabalho comparativo mais detalhado acerca dos parâmetros indicadores do esforço reprodutor nos machos de blenióides que nidificam em diferentes habitats permitirá aprofundar melhor aspectos da ecologia comportamental dos peixes bentónicos das costas rochosas.

BIBLIOGRAFIA

- Abel, E.F. 1955. Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* Pall. und *Tripterygion tripteronotus* Risso, zwei Mittelmeerfische, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. *Österreichische Akademie der Wissenschaften*, **164**, 817-854.
- Abel, E.F. 1959. Zur Kenntnis der Beziehungen der Fische zu Höhlen im Mittelmeer. *Pubblicazioni della Stazioni Zoologica di Napoli*, **30 suppl.**, 519-528.
- Abel, E.F. 1961. Über die Beziehungen mariner Fische zu Hartbodenstrukturen, Sitzungsber. *Österreichische Akademie der Wissenschaften*, **170**, 223-263.
- Abel, E.F. 1962. Freiwasserbeobachtungen an Fischen im Golf von Neapel als Beitrag zur Kenntnis ihrer Ökologie und ihres Verhaltens. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **47**, 219-90.
- Abel, E.F. 1964. Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canevae* Vinc. und *Blennius inaequalis* C.V. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **21**, 205-222.
- Abel, E.F. 1973. Zur Öko-ethologie des amphibisch lebenden Fisches *Alticus saliens* und von *Entomacrodus vermiculatus* unter Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. *Österreichische Akademie der Wissenschaften*, **181**, 137-153.
- Abel, E.F. 1980. Zur Fortpflanzungs-Ethologie des Mittelmeerschleimfisches *Lipophrys dalmatinus* (= *Blennius dalmatinus* Steind. et Kolomb.) im natürlichen Biotop. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Osterreich*, **118/119**, 113-122.
- Almada, V.C. 1990. *Etologia da Reprodução e Cuidados Parentais nos Peixes Ósseos - Contributos para uma Análise Filogenética e Ecológica*. Tese de Doutoramento, Universidade de Lisboa.
- Almada, V.C.; Dores, J.; Pinheiro, A.; Pinheiro, M. & Santos, R.S. 1983. Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar - série Zoológica*, **2**, 1-166.
- Almada, V.; Garcia, G. & Santos, R.S. 1987. Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* Cuvier (Pisces: Blenniidae) da costa portuguesa. *Análise Psicológica*, **2**, 261-280.

- Almada, V.C.; Oliveira, R.F.; Gonçalves E.J. & Barata E.N. 1993. A new northern limit for the distribution range of *Lipophrys canevae* (Pisces: Blenniidae) in the Atlantic Ocean. *Arquivos do Museu Bocage, Nova Série*, **2**, 403-408.
- Almada, V.C. & Santos, R.S. 1995. Parental care in the rocky littoral: adaptation and exaptation in Atlantic and Mediterranean blennies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **5**, 23-37.
- Almeida, A.J.; Gomes, J.A. & Ré, P. 1980. Trois Blenniidae nouveaux pour la faune du Portugal (Pisces: Perciformes). *Tethys*, **9**, 235-241.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227-267.
- Aronson, L.R. 1951. Orientation and jumping behaviour in the gobiid fish *Bathygobius sporator*. *American Museum Novitates*, **1486**, 1-22.
- Aronson, L.R. 1957. Reproductive and parental behavior. In *The Physiology of Fishes* (ed. Brown, M.E.), vol. 2, pp. 271-304. New York: Academic Press.
- Baggerman, B. 1980. Photoperiodic and endogenous control of the annual reproductive cycle in teleost fishes. In *Environmental Physiology of Fishes* (ed. Ali, M.A.), pp.533-567. New York: Plenum.
- Bakun, A. 1986. Local retention of planktonic early life stages in tropical reef/bank demersal systems: The role of vertically-structured hydrodynamic processes. In *IOC/FAO Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities*, IOC Workshop Report 44 (suppl.) (ed. Pauly, D. & Yanez-Arancibia, A.), pp 15-32. Paris: UNESCO.
- Bakun, A.; Beyer, J.; Pauly, D.; Pope, J.G. & Sharp, G.D. 1982. Oceanic sciences in relation to living resources. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**, 1059-1070.
- Balon, E.K. 1975. Terminology of intervals in fish development. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**, 1663-1670.
- Balon, E.K. 1977. Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl. 1927 (mbuna, Cichlidae, Lake Malawi), with a discussion on advanced protective styles in fish reproduction and development. *Environmental Biology of Fishes*, **2**, 147-176.
- Balon, E.K. 1978. Reproductive guilds and the ultimate structure of fish taxocenes: amended contribution to the discussion presented at the mini-symposium.

Environmental Biology of Fishes, **3**, 149-152.

Barlow, G.W. 1962. Evolution of parental behaviour in teleost fishes. *American Zoologist*, **2**, 504.

Barlow, G.W. 1964. Ethology of the asian teleost, *Badis badis*. V. Dynamics of fanning and other parental activities, with comments on the behaviour of the larvae and postlarvae. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **21**, 99-123.

Barlow, G.W. 1981. Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **6**, 65-85.

Barlow, G.W. 1984. Patterns of monogamy among teleost fishes. *Archiv für Fischerei Wissenschaft*, **35**, 75-123.

Bass, A.H. & Andersen, K. 1991. Inter- and intrasexual dimorphisms in vocal control system of a teleost fish: motor axon number and site. *Brain, Behaviour and Evolution*, **37**, 204-214.

Bath, H. 1977. Revision der Blenniini (Pisces: Blenniidae). *Senckenbergiana Biologica*, **57**, 167-234.

Bath, H. 1990. Blenniidae. In *Check-List of the Fishes of the Eastern Tropical Atlantic*, vol.2 (ed. Quéro, J.C.; Hureau, J.C.; Karrer, C; Post, A. & Saldanha, L.), pp.905-915. Lisboa: UNESCO.

Bath, H. & Wirtz, P. 1992. On a collection of blenniid fishes from Mauritania, with a redescription of *Spaniblennius rioudourensis* (Metzelaar, 1919). *Zoologische Mededelingen*, **66**, 265-276.

Baylis, J.R. 1978. Paternal behaviour in fishes: a question of investment, timing or rate? *Nature*, **276**, 738.

Baylis, J.R. 1981. The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. *Environmental Biology of Fishes*, **6**, 223-251.

Berger, A. & Mayr, M. 1992. Ecological studies on two intertidal New Zealand fishes, *Acanthoclinus fuscus* and *Forsterygion nigripenne robustum*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **26**, 359-370.

Berghe, E.P. van den 1988. Piracy as an alternative reproductive tactic for males. *Nature*, **334**, 697-698.

Berghe, E.P. van den; Wernerus, F. & Warner, R.R. 1989. Female choice and the mating cost of peripheral males. *Animal Behaviour*, **38**, 875-884.

Blumer, L.S. 1979. Male parental care in the bony fishes. *Quarterly Review in Biology*, **54**, 149-161.

Blumer, L.S. 1982. A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **75**, 1-22.

Borg, B. 1982. Seasonal effects of photoperiod and temperature on spermatogenesis and male secondary sexual characters in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Canadian Journal of Zoology*, **60**, 3377.

Borg, B. & Van Veen, Th. 1982. Seasonal effects of photoperiod and temperature on the ovary of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Canadian Journal of Zoology*, **60**, 3387-3393.

Bowers, A.B.; Eggleston, D. & Rice, A.L. 1960. Growth of the shanny (*Blennius pholis* L.) in the Isle of Man. *Report of the Marine Biological Station, Port Erin*, **72**, 40-43.

Brantley, R.K. & Bass, A.H. 1994. Alternative male spawning tactics and acoustic signals in the plainfin midshipman fish *Porichthys notatus* Girard (Teleostei, Batrachoididae). *Ethology*, **96**, 213-232.

Breder, C.M., Jr. 1939. On the life history and development of the sponge blenny, *Paraclinus marmoratus* (Steindachner). *Zoologica*, **24**, 487-496.

Breder, C.M., Jr. & Rosen, D.E. 1966. *Modes of Reproduction in Fishes*. TFH Publications: Jersey City.

Briggs, J.C. 1958. A list of Florida fishes and their distribution. *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Sciences*, **57**, 167-234.

Brillet, C. 1975. Relations entre territoire et comportement agressif chez *Periophthalmus sobrinus* Eggert (Pisces, Periophthalmidae) au laboratoire et en milieu naturel. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **39**, 283-331.

Bruton, M.N. (ed.) 1990. Alternative life-history styles of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **28**, 1-321.

Buchheim, J.R. & Hixon, M.A. 1992. Competition for shelter holes in the coral-reef fish *Acanthemblemaria spinosa* Metzelaar. *Journal of Experimental Marine*

Biology and Ecology, 164, 45-54.

Burns, J.R. 1985. The effect of low-latitude fotoperiods on the reproduction of female and male *Poeciliopsis gracilis* and *Poecilia sphenops*. *Copeia*, 1985, 961-965.

Bye, V.J. 1984. The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (ed. Potts, G.W. & Wootton, R.J.), pp. 187-205. London: Academic Press.

Bye, V.J. 1990. Temperate marine teleosts. In *Reproductive Seasonality in Teleosts: Environmental Influences* (ed. Munro, A.D.; Scott, A.P. & Lam, T.J.), pp. 109-124. Boca Raton, Florida: CRC Press.

Chan, T.Y. 1987. *The Role of Male Competition and Female Choice in the Mating Success of a Lek-Breeding Southern Africa Cichlid Fish Pseudocrenilabrus philander (Pisces: Cichlidae)*. PhD. Thesis, Rhodes University, South Africa.

Checkley, D.M., Jr.; Raman, S.; Maillet, G.L. & Mason, K.M. 1988. Winter storm effects on the spawning and larval drift of a pelagic fish. *Nature (London)*, 335, 346-348.

Chellappa, S.; Huntingford, F.A.; Strang, R.H.C. & Thomson, R.Y. 1989. Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae). *Journal of Fish Biology*, 35, 275-286.

Chellappa, S.; Huntingford, F.A.; Strang, R.H.C. & Thomson, R.Y. 1995. Condition factor and hepatossomatic index as estimates of energy status in male three-spined stickleback. *Journal of Fish Biology*, 47, 775-787.

Clarke, R.D. 1989. Population fluctuation, competition and microhabitat distribution of two species of tube blennies, *Acanthemblemaria* (Teleostei: Chaenopsidae). *Bulletin of Marine Sciences*, 44, 1174-1185.

Conover, D.O. 1992. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *Journal of Fish Biology*, 41 (Supplement B), 161-178.

Coyer, J.A. 1982. Observations on the reproductive behavior of the giant kelpfish, *Heterostichus rostratus* (Pisces: Clinidae). *Copeia*, 1982, 344-350.

Crivelli, A.J. & Britton, R.H. 1987. Life history adaptations of *Gasterosteus aculeatus* in a Mediterranean wetland. *Environmental Biology of Fishes*, 18, 109-

125.

Cushing, D.H. 1969. The regularity of the spawning season in some fishes. *Journal du Conseil*, 33, 81-87.

Cushing, D.H. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge: Cambridge University Press.

Dahlberg, M.D. & Conyers, J.C. 1973. An ecological study of *Gobiosoma bosci* and *Gobiosoma ginsburgi* (Pisces: Gobiidae) on the Georgia coast. *Fisheries Bulletin U.S.*, 71, 279-287.

Dando, P.R. 1984. Reproduction in estuarine fish. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (e.d. Potts, G.W. & Wootton, R.J.), pp. 155-170. London: Academic Press.

Davenport, J. & Vahl, O. 1979. Responses of the fish *Blennius pholis* to fluctuating salinities. *Marine Ecology Progress Series*, 1, 101-107.

Davenport, J. & Woolmington, A.D. 1981. Behavioural responses of some rocky shore fish exposed to adverse environmental conditions. *Marine Behaviour and Physiology*, 8, 1-12.

Davies, P.R.; Hanyu, I; Furukawa, K. & Nomura, M. 1986. Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. III. Induction of spawning by manipulating photoperiod and temperature. *Aquaculture*, 52, 137-144.

DeMartini, E.E. 1978. Spatial aspects of reproduction in buffalo sculpin, *Enophrys bison*. *Environmental Biology of Fishes*, 3: 331-336.

DeMartini, E.E. 1987. Paternal defence, cannibalism and polygamy: factors influencing the reproductive success of painted greenling (Pisces, Hexagrammidae). *Animal Behaviour*, 35, 1145-1158.

Denoix, M. 1984. *Zur biologie des Schleimfisches Parablennius pilicornis Cuvier, 1829 (Blenniidae, Perciformes) unter besonderer Berücksichtigung der sekundären Geschlechtsmerkmale des Mannchens nach Hormonbehandlung*. PhD. Thesis, University Eberhard Karls, Tübingen.

Devesa, S.; Pena, J.C. & Rodriguez, M. 1980. Contribuicion al estudio de los Blenidos del litoral gallego (Pisces: Blenniidae). *Braña*, 1, 55-74.

- De Vlaming, V.L. 1972a. Reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Copeia*, 1972, 278-291.
- De Vlaming, V.L. 1972b. The effects of photoperiod and temperature on reproductive cycling in the estuarine gobiid fish, *Gillichthys mirabilis*. *Fisheries Bulletin*, 70, 1137-1152.
- De Vlaming, V.L. 1972c. The role of the endocrine system in temperature-controlled reproductive cycling in the estuarine gobiid fish *Gillichthys mirabilis*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 41 A, 697-712.
- De Vlaming, V.L. 1974. Environmental and endocrine control of teleost reproduction. In *Control of Sex in Fishes* (ed. Schreck, C.B.), pp.13-83. Blacksburg, Virginia: Department of Fisheries and Wildlife Sciences, Virginia Polytechnic Institute and State University.
- Doherty, P.J. 1980. *Biological and Physical Constraints on the Populations of two Sympatric Territorial Damsel Fishes on the Southern Great Barrier Reef*. PhD. Thesis, University of Sydney, Sydney.
- Doherty, P.J. 1983. Dial, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi*. *Marine Biology*, 75, 215-224.
- Dominey, W.J. 1980. Female mimicry in male bluegill sunfish - A genetic polymorphism? *Nature (London)*, 284, 546-548.
- Dominey, W.J. 1981. Maintenance of female mimicry as a reproductive strategy in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Environmental Biology of Fishes*, 6, 59-64.
- Dotsu, Y. & Oota, T. 1973. The life history of the blennioid fish, *Omobranchus loxozonus*. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Nagasaki University*, 36, 13-22.
- Dunne, J. 1977. Littoral and benthic investigations on the West coast of Ireland - VII. (Section A: faunistic and ecological studies). The biology of the shanny, *Blennius pholis* L. (Pisces) at Carna, Connemara. *Proceedings of the Royal Irish Academy (B)*, 77, 207-226.
- Dutt, S. & Rao V.V., 1960. On the breeding habits and early developmental stages of *Petroscirtes bipunctatus* Day. *Journal of the Zoological Society of India*, 12, 158-161.

- Edmunds, M. 1974. *Defense in Animals*. Harlow: Longman Group.
- Eggert, B. 1932. Zur Kenntnis der Biologie, der sekundären Geschlechtsmerkmale und des Eies von *Blennius pavo* Risso. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **24**, 682-703.
- Elgar, M.A. 1990. Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. *Oikos*, **59**, 283-287.
- Emery, A.R. 1968. *Comparative Ecology of Damselfishes (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys*. PhD. Thesis, University of Miami.
- Estabrook, C.B. & Estabrook, G.F. 1989. ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Historical Methods*, **22**, 5-8.
- Eyberg, I. 1984. The biology of *Parablennius cornutus* (L.) and *Scartella emarginata* (Günther) (Teleostei: Blenniidae) on a Natal reef. *Investigational Report of the Oceanographic Research Institute*, **54**, 1-16.
- Faria, C. & Almada, V.C. 1995. Some aspects of the breeding ecology of *Gobius cobitis* Pallas and *Gobius paganellus* L. in the West coast of Portugal. *Arquivos do Museu Bocage - Nova Série*, **29**, 463-471.
- Fishelson, L. 1963. Observations on littoral fishes of Israel. I. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae). *Israel Journal of Zoology*, **12**, 67-80.
- Fishelson, L. 1966. Preliminary observations on *Lepadichthys lineatus* Briggs, a clingfish associated with crinoids. *Bulletin of the Sea Fish Research Station, Haifa Israel*, **42**, 41-48.
- Fishelson, L. 1975. Observations on the behaviour of the fish *Meiacanthus nigrolineatus* Smith-Vaniz (Blenniidae) in nature (Red Sea) and in captivity. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **26**, 329-341.
- Fishelson, L. 1989. Bisexuality and pedogenesis in gobies (Gobiidae: Teleostei) and other fish, or, why so many little fish in tropical seas? *Senckenbergiana Maritima*, **20**, 147-169.
- FitzGerald, G.J. 1991. The role of cannibalism in the reproductive ecology of the threespine stickleback. *Ethology*, **89**, 177-194.
- FitzGerald, G.J. 1992. Filial cannibalism in fishes: why do parents eat their offspring? *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 7-10.

Fives, J.M. 1970. Investigations of the plankton of the west coast of Ireland. IV. Larval and post-larval stages of fishes taken from the plankton of the west coast in surveys during the years 1958-1966. *Proceedings of the Royal Irish Academy* (B), **70**, 15-93.

Fives, J.M. 1980a. Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. XI. The biology of montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* L. (Pisces), on the Connemara coast. *Proceedings of the Royal Irish Academy* (B), **80**, 63-79.

Fives, J.M. 1980b. An account of the eggs and developmental stages of montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* (L.), with notes on the reproductive behaviour of the adults. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**, 749-757.

Frank, K.T. & Leggett, W.C. 1986. Effect of prey abundance and size on the growth and survival of larval fish: an experimental study employing large volume enclosures. *Marine Ecology Progress Series*, **34**, 11-22.

Fryer, G. 1959. The trophic interrelationship and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with special reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **132**, 153-281.

Fryer, G. & Iles, T.D. 1972. *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa*. Edinburgh: Oliver & Boyd.

Gibson, R.N. 1967a. Experiments on the tidal rhythm of *Blennius pholis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **47**, 97-111.

Gibson, R.N. 1967b. Studies on the movements of littoral fish. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 215-234.

Gibson, R.N. 1968. The agonistic behaviour of juvenile *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Behaviour*, **30**, 192-217.

Gibson, R.N. 1969. The biology and behaviour of littoral fish. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **7**, 367-410.

Gibson, R.N. 1970. The tidal rhythm of activity of *Coryphoblennius galerita* (L.) (Teleostei, Blenniidae). *Animal Behaviour*, **18**, 539-543.

Gibson, R.N. 1971. Factors affecting the rhythmic activity of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Animal Behaviour*, **19**, 336-343.

- Gibson, R.N. 1972. The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *Journal of Animal Ecology*, **41**, 189-207.
- Gibson, R.N. 1982. Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **20**, 363-414.
- Gibson, R.N. 1986. Intertidal teleosts: life in a fluctuating environment. In *The Behaviour of Teleost Fishes* (ed. Pitcher, T.J.), pp. 388-408. London: Croom Helm.
- Gibson, R.N. 1988. Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **20**, 363-414.
- Gladstone, W. & Westoby, M. 1988. Growth and reproduction in *Canthigaster valentini* (Pisces, Tetraodontidae): a comparison of a toxic reef fish with other reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **21**, 207-221.
- Glantz, S.A. 1992. *Primer of Bio-Statistics*. Third Edition, New York: McGraw-Hill.
- Gonçalves, E.J. 1990. *Eco-Etologia da Reprodução de Salaria pavo (Pisces: Blenniidae) na Ria Formosa*. Relatório de Estágio. Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- Gordina, A.D.; Duka, L.A. & Oven, L.S. 1972. Sexual dimorphism, feeding and spawning in the black-headed blenny (*Tripterygion tripteronotus* Risso) of the Black Sea. *Journal of Ichthyology*, **12**, 401-407.
- Gordon, J.D.M. 1979. Life-style and phenology in deep-sea anacanthine teleosts. In *Fish Phenology: Anabolic Adaptiveness in Teleost Fishes* (ed. Miller, P.J.), pp. 327-359. London: Academic Press.
- Gordon, M.S.; Fisher, S. & Tarifeño, E. 1970. Aspects of the physiology of terrestrial life in amphibious fishes. II. The Chilean clingfish, *Scyases sanguineus*. *Journal of Experimental Biology*, **53**, 559-572.
- Gould, S.J. & Vrba, E. 1982. Exaptation - missing term in the science of form. *Paleobiology*, **8**, 4-15.
- Graham, D.H. 1939. Breeding habits of the fishes of Otago harbour and adjacent seas. *Transactions Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, **69**, 361-372.
- Graham, J.B. 1970. Temperature sensitivity of two species of intertidal fishes.

Copeia, 1970, 49-56.

Gronell, A.M. 1989. Visiting behaviour by females of the sexually dichromatic damselfish, *Chrysiptera cyanea* (Teleostei: Pomacentridae): a probable method of assessing male quality. *Ethology*, **81**, 89-122.

Gross, M.R. 1982. Sneakers, satellites and parentals - Polymorphic mating strategies in North-American sunfishes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **60**, 1-26.

Gross, M.R. 1984. Sunfish, salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (ed. Potts, G.W. & Wootton, R.J.), pp. 55-75. New York: Academic Press.

Gross, M.R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*, **313**, 47-48.

Gross, M.R. & Charnov, E.L. 1980. Alternative male life histories in bluegill sunfish. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, **77**, 6937-6940.

Gross, M.R. & Sargent, R.C. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist*, **25**, 807-822.

Guitel, F. 1892. Sur les moeurs du *Clinus argentatus* Cuv. et Val. *Compte Rendu Académie des Sciences Paris*, **115**, 295-298.

Guitel, F. 1893. Observations sur les moeurs de trois Blennidés *Clinus argentatus*, *Blennius montagui* et *Blennius sphynx*. *Archives de Zoologie Expérimentale et Général* (3éme série), **1**, 325-384.

Gunn, J.S. & Thresher, R.E. 1991. Viviparity and the reproductive ecology of clinid fishes (Clinidae) from temperate Australian waters. *Environmental Biology of Fishes*, **31**, 323-344.

Harris, V.A. 1959. On the locomotion of the Mudskipper *Periophtalmus koelreuteri* Pallas: Gobiidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **134**, 107-135.

Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1992. *The Comparative Method in the Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press.

Hastings, P.A. 1986. Habitat selection, sex ratio and sexual selection in *Coralliozetus angelica* (Blennioidei: Chaenopsidae). In *Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes* (ed. Uyeno, T.; Arai, R.; Taniuchi, T. & Matsuura, K.), pp. 785-793. Ichthyological

Society of Japan: Tokyo.

Hastings, P.A. 1988. Correlates of male reproductive success in the browncheek blenny, *Acanthemblemaria crockeri* (Blennioidea: Chaenopsidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **22**, 95-102.

Hastings, P.A. 1992. Nest site size as a short-term constraint on the reproductive success of a paternal fish. *Environmental Biology of Fishes*, **34**, 213-218.

Helfrich, P. 1958. *The Early Life History and Reproductive Behaviour of the Maomao Abudedefduf abdominalis (Quoy and Gaimard)*. PhD. Thesis, University of Hawaii.

Heymer, A. 1982. Le comportement pseudo-amphibie de *Coryphoblennius galerita* et *Blennius trigloides*. *Revue Française d'Aquariologie*, **9**, 91-96.

Heymer, A. 1985. Morphologie, coloration, intersexualité et anatomie des organes reproducteurs chez *Blennius basiliscus* (Teleostei, Blenniidae). *Revue Française d'Aquariologie*, **12**, 39-52.

Heymer, A. 1987. Comportement agonistique, stratégies reproductrices et investissement parental chez *Blennius basiliscus* (Teleostei, Blenniidae). *Revue Française d'Aquariologie*, **14**, 89-108.

Heymer, A. & Ferret, C.A. de 1976. Zur Ethologie des Mittelmeer-schleimfisches *Blennius rouxi* Cocco, 1833. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **41**, 121-141.

Heymer, A. & Zander, C.D. 1975. Morphologische und ökologische Untersuchungen an *Blennius rouxi*, Cocco 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae). *Vie Milieu*, **25A**, 311-333.

Hickling, C.F. & Ruteberg, E. 1936. The ovary as an indicator of the spawning period in fishes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **29**, 311-317.

Horn, M.H. & Gibson, R.N. 1988. Intertidal fishes. *Scientific American*, **258**, 54-60.

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. & Riegler, K.C. 1981. Evaporative water loss and intertidal vertical

- distribution in relation to body size and morphology of stichaeoid fishes from California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **50**, 273-288.
- Horne, E.A. & Itzkowitz, M. 1995. Behaviour of the female beaugregory damselfish (*Stegastes leucosticus*). *Journal of Fish Biology*, **46**, 457-461.
- Hubbs, C.; Stevenson, M.M. & Peden, A.E. 1968. Fecundity and egg size in two central Texas darter populations. *Southwest Naturalist*, **13**, 301-324.
- ICN (ed.) 1993. *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal, Vol. III - Peixes Marinhos e Estuarinos*. Lisboa: Instituto de Conservação da Natureza.
- Illich, I.P. & Kotrschal, K. 1990. Depth distribution and abundance of northern Adriatic littoral rocky reef blennioid fishes (Blenniidae and *Tripterygion*). *Marine Ecology (PSZNI)*, **11**, 277-289.
- Jillett, J.B. 1968. The biology of *Acanthoclinus quadridactylus* (Bloch & Schneider) (Teleostei-Blennioidea). I. Age, growth and food. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **19**, 9-18.
- Jobling, M. 1995. *Environmental Biology of Fishes*. London: Chapman & Hall.
- Johannes, R.E. 1978. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Environmental Biology of Fishes*, **3**, 65-84.
- Jones, D. & Clarke, J. 1977. Annual and long-term fluctuations in the abundance of fish species inhabiting an intertidal mussel bed in Morecambe Bay, Lancashire. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **60**, 117-172.
- Jones, S. 1937. Observations on the breeding habits and development of certain brackish water fishes of Adyr, Madras. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*, **5**, 261-289.
- Jonge, J. de & Videler, J.J. 1989. Differences between the reproductive biologies of *Tripterygion tripteronotus* and *T. delaisi* (Pisces, Perciformes, Tripterygiidae): the adaptive significance of an alternative mating strategy and a red instead of a yellow nuptial colour. *Marine Biology*, **100**, 431-437.
- Keenleyside, M.H.A. 1972. Intraspecific intrusion into nests of spawning longear sunfish (Pisces: Centrarchidae). *Copeia*, **1972**, 272-278.
- Knapp, R.A. & Sargent, R.C. 1989. Egg mimicry as a mating strategy in the fantail darter, *Ethiostoma flabellare*, females prefer males with eggs. *Behavioural Ecology*

and *Sociobiology*, **25**, 321-326.

Kraak, S.B.M. 1994. *Female Mate Choice in Aidablennius sphynx a Fish with Paternal Care for Eggs in a Nest*. PhD. Thesis, University of Groningen.

Kraak, S.B.M. 1996. A quantitative description of the reproductive behaviour of the Mediterranean blenny *Aidablennius sphynx* (Teleostei, Blenniidae) in its natural habitat. *Environmental Biology of Fishes*, **46**, 329-342.

Kraak, S.B.M. & Videler, J.J. 1991. Mate choice in *Aidablennius sphynx* (Teleostei, Blenniidae): females prefer nests containing more eggs. *Behaviour*, **119**, 243-266.

Krebs, J.R. & Davies, N.B. 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Kock, R.L. 1982. The pattern of abundance variation in reef fishes near an artificial reef in Guam. *Environmental Biology of Fishes*, **7**, 121-136.

Kodric-Brown, A. 1984. Satellites and sneakers: oportunistic male breeding tactics in pupfish (*Cyprinodon peconensis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **19**, 425-432.

Koppel, V.H. 1988. Habitat selection and space partitioning among two Mediterranean blenniid species. *Marine Ecology (PSZNI)*, **9**, 329-346.

Kotschal, K. 1988. Blennies and endolithic bivalves: differential utilization of shelter in Adriatic Blenniidae (Pisces: Teleostei). *Marine Ecology (PSZNI)*, **9**, 253-269.

Lam, T.J. 1983. Environmental influences on gonadal activity in fish. In *Fish Physiology. Vol. IX B* (ed. Hoar, W.S.; Randall, D.J. & Donaldson, E.M.), pp. 65-116. London: Academic Press.

Lambert, T.C. & Ware, D.M. 1984. Reproductive strategies of demersal and pelagic spawning fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**, 1565-1569.

Laming, P.R.; Funston C.W.; Roberts, D. & Armstrong, M.J. 1982. Behavioural, physiological and morphological adaptations of the shanny (*Blennius pholis*) to the intertidal habitat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **62**, 329-338.

Lassig, B.R. 1977. Socioecological strategies adopted by obligate coral-dwelling

- fishes. *Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium*, 1, 565-570.
- Lebour, M.V. 1927. The eggs and newly hatched young of the common blennies from the Plymouth neighbourhood. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 14, 647-650.
- Lee, S.C. & Chang, K.-H. 1977. Food and reproduction of the blenny *Halmablennius lineatus* (Valenciennes). *Bulletin Instituto Zoologico Academia Sinica*, 16, 1-7.
- Lejeune, P. 1985. Le comportement social des labridés Méditerranéens. *Cahiers d'Etologie Appliquée*, 5, 1-208.
- Lieske, E. & Myers, R.F. 1994. *Coral Reef Fishes: Indo-Pacific & Caribbean*. London: Harper Collins Publishers.
- Lindquist, D.G. 1985. Depth zonation, microhabitat and morphology of three species of *Acanthemblemaria* (Pisces: Blennioidea) in the Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology (PSZNI)*, 6, 329-344.
- Lindsey, C.C. 1966. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution*, 20, 456-465.
- Lobel, P.S. 1989. Ocean current variability and the spawning season of Hawaiian reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 24, 161-171.
- Lofts, B. 1970. *Animal Photoperiodism*. London: Edward Arnold.
- Loiselle, P.V. 1978. Prevalence of male brood care in teleosts. *Nature*, 276, 98.
- Loiselle, P.V. & Barlow, G.W. 1978. Do fishes lek like birds? In *Contrasts in Behaviour* (ed. Reese, E.S. & Lighter, F.J.), pp. 31-76. New York: Wiley and Sons.
- Longhurst, A.R. & Pauly, D. 1987. *Ecology of Tropical Oceans*. London: Academic Press.
- Longley, W.H. & Hildebrand, S.F. 1940. New genera and species of fishes from Tortugas, Florida. *Publications of the Carnegie Institute of Washington*, 517, 225-285.
- Losey, G.S. 1976. The significance of coloration in fishes of the genus *Hypsoblennius*, Gill. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*,

75, 183-198.

Louisy, P. 1983. *Eco-ethologie comparée de Parablennius zvonimiri (Kolombatovic, 1892) et Parablennius incognitus (Bath, 1968) (Pisces, Blenniidae)*. Thèse de Doctorat. Université Pierre et Marie Curie.

Louisy, P. 1987. Observations sur l'émersion nocturne de deux blennies méditerranéennes: *Coryphoblennius galerita* et *Blennius trigloides* (Pisces: Perciformes). *Cybium*, **11**, 55-73.

Louisy, P. 1989. Variations du comportement avec la période de reproduction chez *Parablennius zvonimiri* (Pisces: Blenniidae): étude quantitative en aquarium. *Bulletin de l'Institut Océanographique du Monaco*, n° spécial **5**, 155-162.

Lowe-McConnell, R.H. 1979. Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. In *Fish Phenology: Anabolic and Adaptiveness in Teleost Fishes* (ed. Miller, P.J.), pp. 219-241. London: Academic Press.

Lowe-McConnell, R.M. 1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge: Cambridge University Press.

MacGinitie, G.E. 1939. The natural history of the blind goby, *Thyphlogobius californiensis* Steindachner. *American Midland Naturalist*, **21**, 489-505.

Magnhagen, C. 1986. Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**, 223-227.

Magnhagen, C. 1992. Alternative reproductive behaviour in the common goby, *Pomatoschistus microps*: an ontogenetic gradient?. *Animal Behaviour*, **44**, 182-184.

Magnhagen, C. 1994. Sneak or challenge: alternative spawning tactics in non-territorial male common gobies. *Animal Behaviour*, **47**, 1212-1215.

Marconato, A. & Bisazza, A. 1986. Males whose nests contain eggs are preferred by females *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). *Animal Behaviour*, **34**, 1580-1582.

Marconato, A.; Bisazza, A. & Fabris, M. 1993. The costs of parental care and egg cannibalism in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **32**, 229-237.

Marliave, J.B. 1977. Substratum preference of settling larvae of marine fishes in the

- laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **27**, 47-60.
- Marliave, J.B. 1981. High intertidal spawning under rockweed, *Fucus distichus*, by the sharpnose sculpin, *Clinocottus acuticeps*. *Canadian Journal of Zoology*, **59**, 1122-1125.
- Marliave, J.B. 1986. Lack of planktonic dispersal of rocky intertidal fish larvae. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**, 149-154.
- Marraro, C.H. & Nursall, J.R. 1983. The reproductive periodicity and behaviour of *Ophioblennius atlanticus* (Pisces: Blenniidae) at Barbados. *Canadian Journal of Zoology*, **61**, 317-325.
- Marshall, N.B. 1960. Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. *Discovery Report*, **31**, 1-122.
- Marshall, N.B. 1971. *Explorations in the Life of Fishes*. Cambridge: Harvard University Press.
- Marshall, N.B. 1984. Progenetic tendencies in deep-sea fishes. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (ed. Potts, G.W. & Wootton, R.J.), pp. 91-101. London: Academic Press.
- Martin, P. & Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour - an Introductory Guide*. 2nd Edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Middaugh, D.P.; Scott, G.I. & Dean, J.M. 1981. Reproductive behavior of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* (Pisces, Atherinidae). *Environmental Biology of Fishes*, **6**, 269-276.
- Miller, P.J. 1961. Age, growth, and reproduction of the rock goby, *Gobius paganellus* L., in the Isle of Man. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **41**, 737-769.
- Miller, P.J. 1979. Adaptiveness and implications of small size in teleosts. In *Fish Phenology: Anabolic and Adaptiveness in Teleost Fishes* (ed. Miller, P.J.), pp. 263-306. London: Academic Press.
- Miller, P.J. 1984. The tokology of gobioid fishes. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (ed. Potts, G.W. & Wootton, R.J.), pp. 119-154. London: Academic Press.
- Milton, P. 1971. Oxygen consumption and osmoregulation in the shanny, *Blennius*

- pholis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **51**, 247-265.
- Milton, P. 1983. Biology of littoral blennioid fishes on the coast of South-West England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **63**, 223-237.
- Mito, S. 1954. Breeding habits of a blennioid fish, *Salarias enosimae*. *Japanese Journal of Ichthyology*, **3**, 144-152.
- Moosleitner, H. 1980. Zentrale Laichstelle ermöglicht *Blennius pavo*, Risso 1810 (Blenniidae, Perciformes, Teleostei) die Besiedlung von Sandgrund. *Zoologischer Anzeiger*, **204**, 82-88.
- Morris, D. 1952. Homosexuality in the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). *Behaviour*, **4**, 233-261.
- Motos, L. & Ibañez, M. 1977. Notas ictiológicas. 5. *Blennius pilicornis* (Cuvier, 1829) sp. nov. *euskalherriensis*, especie nueva para el litoral de la Costa Vasca y descripción de una subespecie. *Munibe*, **29**, 231-236.
- Moyle, P.B. & Cech, J.J., Jr. 1996. *Fishes: an Introduction to Ichthyology*. 3rd edition. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.
- Munro, I.S.R. 1955. Eggs and larvae of the sabre-toothed oyster blenny, *Dasson steadi* (Whitley) (Blenniidae). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **6**, 30-34.
- Munro, J.L.; Gaut, V.C.; Thompson, R. & Reeson, P.H. 1973. The spawning season of Caribbean reef fishes. *Journal of Fish Biology*, **5**, 69-84.
- Murray, J. & Hjort, J. 1912. *The Depths of the Ocean*. London: Macmillan.
- Myers, R.F. 1991. *Micronesian Reef Fishes - A Practical Guide to the Identification of the Coral Reef Fishes of the Tropical Central and Western Pacific*. Guam: Coral Graphics.
- Myrberg, A.A. Jr. 1972. Ethology of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Pisces: Pomacentridae): a comparative analysis of laboratory and field behaviour. *Animal Behaviour Monographs*, **5**, 199-283.
- Nelson, J.S. 1976. *Fishes of the World*. Wiley-Interscience. New York.

- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World* (3rd edition). John Wiley & Sons. New York.
- Nonotte, G. & Kirsch, R. 1978. Cutaneous respiration in seven sea-water teleosts. *Respiration Physiology*, **35**, 111-118.
- Northcott, S.J. 1991. A comparison of circatidal rhythmicity and entrainment by hydrostatic pressure cycles in the rock goby, *Gobius paganellus* L. and the shanny, *Lipophrys pholis* (L.). *Journal of Fish Biology*, **39**, 25-33.
- Norton, S.F. 1991. Habitat use and community structure in an assemblage of cottid fishes. *Ecology*, **72**, 2181-2192.
- Nursall, J.R. 1977. Territoriality in redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus* - Pisces: Blenniidae). *Journal of Zoology*, **182**, 205-223.
- Nursall, J.R. 1981. The activity budget and use of territory by a tropical blenniid fish. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **72**, 69-92.
- O'Farrell, M.M. & Fives, J.M. 1990. The feeding relationships of the shanny, *Lipophrys pholis* (L.) and Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* (L.) (Teleostei: Blenniidae). *Irish Fisheries Investigations, series B*, **36**, 3-16.
- Oliveira, R.F. 1995. *Etologia Social e Endocrinologia Comportamental da Tilápia Oreochromis mossambicus (Teleostei, Cichlidae)*. Tese de Doutoramento, Universidade de Lisboa.
- Oliveira, R.F.; Almada, V.C.; Almeida, A.J.; Santos, R.S. & Gonçalves, E.J. 1992. A checklist of the blennioid fishes (Teleostei, Blennioidei) occurring in Portuguese waters. *Arquipélago. Life and Earth Sciences*, **10**, 23-37.
- Orton, J.H. 1920. Sea temperature, breeding and distribution of marine animals. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **12**, 339-366.
- Page, L.M. & Schemske, D.W. 1978. The effect of interspecific competition on the distribution and size of darters of the subgenus *Catonotus* (Percidae: *Etheostoma*). *Copeia*, **1978**, 406-412.
- Papaconstantinou, C.A. 1979. Secondary sex characters of Blennioid fishes (Pisces: Blenniidae). *Thalassographica*, **1**, 57-75.
- Papitsch, M.; Patzner, R.A. & Adam, H. 1981. Effects of photoperiod and

temperature on gonadal maturation of *Blennius* (= *Salaria*) *pavo* (Teleostei, Blenniidae). *Vie et Milieu*, **31**, 215-219.

Parrish, R.H.; Nelson, C.S. & Bakun, A. 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biology and Oceanography*, **1**, 175-203.

Patzner, R.A. 1983. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). I. Ovarial cycle, environmental factors and feeding. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **36**, 105-114.

Patzner, R.A. & Brandstätter, R. 1988. Rearing of *Blennius pavo* Risso, 1810. *Bulletin de l'Institut Océanographique du Monaco*, n° spécial **5**, 223-226.

Patzner, R.A. & Seiwald, M. 1987. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). VI. Testicular cycle. *Zoologischer Anzeiger*, **216**, 338-350.

Partzner, R.A. & Seiwald, M. 1988. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). IX. Influence of low salinities on testis, spermatozoa, fertilization and behaviour. *Zeitschrift für Mikroskopische-Anatomische Forschung*, **102**, 324-331.

Patzner, R.A.; Seiwald, M.; Adlgasser, M. & Kaurin, G. 1986. The reproduction of *Blennius pavo*. V. Reproductive behaviour in natural environment. *Zoologischer Anzeiger*, **216**, 338-350.

Penrith, M.J. & Penrith, M.-L. 1972. The Blenniidae of western southern Africa. *Cimbebasia* (A), **2**, 65-90.

Petersen, C.W. 1988. Male mating success, sexual size dimorphism, and site fidelity in two species of *Malacoctenus* (Labrisomidae). *Environmental Biology of Fishes*, **3**, 173-183.

Petersen, C.W. 1989. Females prefer mating males in the carmine triplefin, *Axoclinus carminalis*, a paternal brood guarder. *Environmental Biology of Fishes*, **26**, 213-221.

Phillips, R.R. 1971. The relationship between social behaviour and the use of space in the benthic fish *Chasmodes bosquianus* Lacépède (Teleostei, Blenniidae) I. Ethogram. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **29**, 11-27.

Phillips, R.R. 1977. Behavioral field study of the Hawaiian rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blenniidae). I. Ethogram. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **43**,

1-22.

Pietsch, T.W. 1976. Dimorphism, parasitism and sex: reproductive strategies among deepsea ceratioid angler fishes. *Copeia*, 1976, 781-793.

Pitcher, C.R. 1988. Validation of a technique for reconstructing daily patterns in the recruitment of coral reef damselfish. *Coral Reefs*, 7, 105-111.

Podroschko, S.; Patzner, R.A. & Adam, H. 1985. The reproduction of *Blennius pavo*. IV. Seasonal variation in HSI, the liver glycogen value and histological aspects of the liver. *Zoologischer Anzeiger*, 215, 265-273.

Potts, G.W. 1984. Parental behaviour in temperate marine teleosts with special reference to the development of nest structures. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (e.d. Potts, G.W. & Wootton, R.J.), pp. 223-244. London: Academic Press.

Potts, G.W. 1985. The nest structure of the corkwing wrasse, *Crenilabrus melops* (Labridae: Teleostei). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65, 531-546.

Qasim, S.Z. 1956a. The spawning habits and embryonic development of the shanny (*Blennius pholis* L.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 127, 79-93.

Qasim, S.Z. 1956b. Time and duration of the spawning season in some marine teleosts in relation to their distribution. *Journal du Conseil International pour L'Exploration de la Mer*, 21, 144-155.

Qasim, S.Z. 1957. The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 128, 161-208.

Rao, H.S. & Hora, S.L. 1938. On the ecology, bionomics and systematics of the blennioid fishes of the genus *Andamia* Blyth. *Records of the Indian Museum*, 10, 377-401.

Ridley, M. & Retchen, C. 1981. Females sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. *Behaviour*, 76, 152-161.

Robertson, D.R. 1990. Differences in the seasonalities of spawning and recruitment of some small neotropical reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 144, 49-62.

Robertson, D.R. 1991. The role of adult biology in the timing of spawning of tropical reef fishes. In *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* (ed. Sale, P.F.), pp. 356-386. San Diego: Academic Press.

Roughgarden, J. & Feldman, M. 1975. Species packing and predation pressure. *Ecology*, **56**, 489-492.

Ruchon, F.; Laugier, T. & Quignard, J.P. 1993. Variation saisonnière de la taille des oeufs et de la fécondité par acte de ponte de *Lipophrys pavo* (Teleostei, Blenniidae) dans une lagune nord-Méditerranéenne (France, Mauguio). *Cybium*, **17**, 197-214.

Ruchon, F.; Laugier, T. & Quignard, J.P. 1995. Alternative male reproductive strategies in the peacock blenny. *Journal of Fish Biology*, **47**, 826-840.

Ruchon, F.; Laugier, T. & Quignard, J.P. in press. Recruitment and demographic variability in a lagoonal population of the blenniid fish *Lipophrys pavo*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.

Ruck, J.G. 1973. Development of *Tripterygion capito* and *T. robustum* (Pisces: Tripterygiidae). *Zoological Publications of the Victoria University Wellington*, **63**, 1-10.

Russel, B.C.; Anderson, G.R.V. & Talbot, F.H. 1977. Seasonality and recruitment of coral reef fishes. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **28**, 521-528.

Russel, F.S. 1976. *The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes*. New York: Academic Press.

Rylander, M.K. & Köster, F. 1982. Observations on the biology of the redlip blenny, *Ophioblennius atlanticus* (Pisces: Blenniidae) on the Colombian coast of the Caribbean. *Annales del Instituto de Investigacion Maritima*, **12**, 105-115.

Sale, P.F. 1978. Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes*, **3**, 85-102.

Santos, R.S. 1985a. Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar - série Zoológica*, **3**, 1-46.

Santos, R.S. 1985b. Parentais e satélites: tácticas alternativas de acasalamento nos machos de *Blennius sanguinolentus*. *Arquipélago - Série de Ciências Naturais*, **4**, 119-146.

Santos, R.S. 1987. Aspectos da ecologia e comportamento da fauna litoral dos Açores: I - Primeiras observações sobre o comportamento territorial e parental de *Parablennius ruber* (Valenciennes) (Pisces: Blenniidae), com uma pequena nota sobre os embriões. *Açoreana*, 6, 352-376.

Santos, R.S. 1992. *Behavioural Ecology, Phenology and Ethology of an Intertidal Blenny, Parablennius sanguinolentus parvicornis (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes 1836) (Pisces: Blenniidae), from the Azores*. PhD. Thesis, University of Liverpool.

Santos, R.S. & Almada, V.C. 1988. Intraspecific variations in reproductive tactics in males of the rocky intertidal fish *Blennius sanguinolentus* in the Azores. In *Behavioral Adaptation to Intertidal Life*. NATO ASI. Series A: Life Sciences, vol. 151. (ed. Chelazzi, G. & Vannini, M.), pp. 421-447. New York: Plenum

Santos, R.S.; Almada, V.C. & Santos, A.I. 1988. A morphometric comparison of the giant race of *Lipophrys pholis* from the Azores with a population from Portugal. *Communication presented at the 6th European Ichthyological Congress*, Budapest, 1988.

Santos, R.S.; Hawkins, S.J. & Nash, R.D.M. 1996. Reproductive phenology of the Azorean rock pool blenny a fish with alternative mating tactics. *Journal of Fish Biology*, 48, 842-858.

Santos, R.S.; Nash, R.D.M. & Hawkins, S.J. 1995. Age, growth and sex ratio of the Azorean rock-pool blenny, *Parablennius sanguinolentus parvicornis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 75, 751-754.

Sargent, R.C. & Gross, M.R. 1986. Williams principle: an explanation of parental care in teleost fishes. In *The Behaviour of Teleost Fishes* (ed. Pitcher, T.J.), pp. 275-293. London: Croom Helm.

Schaffer, W.M. 1974. Optimum reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist*, 108, 783-790.

Schwassmann, H.O. 1971. Biological rhythms. In *Fish Physiology. Vol. VI. Environmental Relations and Behavior* (ed. Hoar, W.S. & Randall, D.J.), pp. 371-428. New York: Academic Press.

Scott, D.B.C. 1979. Environmental timing and the control of reproduction in teleost fish. In *Fish Phenology: Anabolic Adaptiveness in Teleost Fishes* (ed. Miller, P.J.), pp. 105-132. London: Academic Press.

Shackley, S.E. & King, P.E. 1977. The reproductive cycle and its control; frequency of spawning and fecundity in *Blennius pholis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **30**, 73-83.

Sherman, K.M.; Smith, W.; Morse, W.; Benua, M.; Green, J. & Ejsymant, J. 1984. Spawning strategies of fishes in relation to circulation, phytoplakton products, and pulses in zooplankton off the northeastern United States. *Marine Ecology Progress Series*, **18**, 1-19.

Shiogaki, M. & Dotsu, Y. 1972. The life history of the blenniid fish, *Neoclinus bryope*. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Nagasaki University*, **34**, 1-8.

Shiogaki, M. & Dotsu, Y. 1973. The spawning behavior of the tripterygiid blenny, *Tripterygion etheostoma*. *Japanese Journal of Ichthyology*, **20**, 36-41.

Sikkel, P.C. 1989. Egg presence and developmental stage influence spawning-site choice by female garibaldi. *Animal Behaviour*, **38**, 447-456.

Sikkel, P.C. 1994. Filial cannibalism in a parent-caring marine fish: the influence of egg developmental stage and position in the nest. *Animal Behaviour*, **47**, 1149-1158.

Smith, C. & Wootton, R.J. 1995. The costs of parental care in teleost fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **5**, 7-22.

Smith, M.M. 1986. Family n° 237: Clinidae. In *Smiths' Sea Fishes*, (ed. Smith, M.M. & Heemstra, P.C.), pp. 758-769. Berlin: Springer-Verlag.

Smith, R.L. 1973. On the biology of *Blennius cristatus* with special reference to anal fin morphology. *Bulletin of Marine Science*, **24**, 595-605.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1981. *Biometry - The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 2nd edition. New York: W.H. Freeman and Company.

Springer, V.G. 1993. Definition of the suborder blennioidei and its included families (Pisces: Perciformes). *Bulletin of Marine Science*, **52**, 472-495.

Stacey, N.E. 1984. Control of the timing of ovulation by exogenous and endogenous factors. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (ed. Potts, G.W. & Wootton, R.J.), pp. 207-222. London: Academic Press.

Stephens, J.S.; Hobson, E.S. & Johnson, R.K. 1966. Notes on distribution, behavior

and morphological variation in some Chaenopsid fishes from the tropical eastern Pacific, with descriptions of two new species, *Acanthemblemaria castroi* and *Coralliozetus springer*. *Copeia*, **3**, 424-438.

Stephens, J.S.; Johnson, R.K.; Key, G.S. & McCosker, J.E. 1970. The comparative ecology of three sympatric species of California blennies of the genus *Hypsoblennius* Gill (Teleostomi, Blenniidae). *Ecological Monographs*, **40**, 213-233.

Stepien, C.A. 1986. Life history and larval development of the giant kelpfish, *Heterostichus rostratus* Girard, 1854. *Fishery Bulletin*, **84**, 809-826.

Stepien, C.A. 1987. Color pattern and habitat differences between male, female and juvenile giant kelpfish (Blennioidei: Clinidae). *Bulletin of Marine Science*, **41**, 45-58.

Stepien, C.A.; Dixon, M.T. & Hillis, D.M. 1993. Evolutionary relationships of the blennioid fish families Clinidae, Labrisomidae and Chaenopsidae: congruence between DNA sequence and allozyme data. *Bulletin of Marine Science*, **52**, 496-515.

Stepien, C.A.; Glatke, M. & Fink, K.M. 1988. Regulation and significance of color patterns of the spotted kelpfish, *Gibbonsia elegans* Cooper, 1864 (Blennioidei: Clinidae). *Copeia*, **1988**, 7-15.

Stobbs, R.E. 1980. Feeding habits of the giant clingfish *Chorisochismus dentex* (Pisces: Gobiesocidae). *South African Journal of Zoology*, **15**, 146-149.

Sulak, K.J. & Ross, S.W. 1996. Lilliputian bottom fish fauna of the Hatteras upper middle continental slope. *Journal of Fish Biology*, **49** (Supplement A), 91-113.

Sunobe, T.; Ohta, T. & Nakazono, A. 1995. Mating system and spawning cycle in the blenny, *Istiblennius enosimae*, at Kagoshima, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, **43**, 195-199.

Taborsky, M. 1994. Sneakers, satellites and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Advances in the Study of Behavior*, **23**, 1-100.

Taborsky, M.; Hudde, B. & Wirtz, P. 1989. Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus (Crenilabrus) ocellatus*, a European wrasse with four types of male behaviour. *Behaviour*, **102**, 82-118.

Taborsky, M. & Limberger, D. 1980. The activity rhythm of *Blennius sanguinolentus* Pallas, an adaptation to its food source? *Marine Ecology (PSZNI)*,

1, 143-153.

Taylor, M.H. 1986. Environmental and endocrine influences on reproduction of *Fundulus heteroclitus*. *American Zoologist*, **26**, 159.

Taylor, M.H. 1990. Estuarine and intertidal teleosts. In *Reproductive Seasonality in Teleosts: Environmental Influences* (ed. Munro, A.D.; Scott, A.P. & Lam, T.J.), pp. 109-124. Boca Raton, Florida: CRC Press.

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

Thomson, D.A. & Lehner, C.E. 1976. Resilience of a rocky intertidal fish community in a physical unstable environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **22**, 1-29.

Thomson, J.M. & Bennett, A.E. 1953. The oyster blenny, *Omobranchus anolius* (Valenciennes) (Blenniidae). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **4**, 227-233.

Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, **25**, 1-45.

Thresher, R.E. 1984. *Reproduction in Reef Fishes*. Neptune City, New Jersey: T.F.H. Publications.

Thresher, R.E. 1988. Latitudinal variation in egg sizes of tropical and sub-tropical North Atlantic shore fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **21**, 17-25.

Todd, C.D. 1985. Reproductive strategies of north temperate rocky shore invertebrates. In *Ecology of Rocky Coasts* (ed. P.G. Moore & R. Seed), pp. 203-222. London: Hodder and Stoughton.

Tyler, J.C. 1971. Habitat preferences of the fishes that dwell in shrub corals of the Great Barrier Reef. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **123**, 1-26.

Uiblein, F. 1993. Diurnal foraging periodicity in male peacock blennies, *Salarias pavo* (Blenniidae), during reproduction: a consequence of economical timing? *Zeitschrift für Fischk*, **2**, 57-63.

Unger, L.M. 1983. Nest defense by deceit in the fathead minnow, *Pimephales*

promelas. Behavioural Ecology and Sociobiology, **13**, 125-130.

Unger, L.M. & Sargent, R.C. 1988. Allopaternal care in the fathead minnow, *Pimephales promelas*: females prefer males with eggs. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **23**, 27-32.

Wallace, J.C. 1973. Observations on the relationship between food consumption and metabolic rate of *Blennius pholis* L. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **45A**, 293-306.

Wallace, R.A. & Selman, K. 1979. Physiological aspects of oogenesis in two species of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. and *Apeltes quadracus* (Mitchill). *Journal of Fish Biology*, **14**, 551.

Walsh, W.J. 1987. Patterns of recruitment and spawning in Hawaiian reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **18**, 257-276.

Warner, R.R. & Lejeune, P. 1985. Sex change limited by parental care: a test using four Mediterranean labrid fishes, genus *Symphodus*. *Marine Biology*, **87**, 89-99.

Weiner, G.S.; Schreck, C.R. & Li, H.W. 1986. Effects of low pH on reproduction in rainbow trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**, 75-82.

Westernhagen, H.V. 1983. Observations on the reproduction and larval biology of *Blennius pavo* (Pisces: Teleostei). *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresunters*, **36**, 323-335.

Whitear, M. 1970. The skin surface of bony fishes. *Journal of Zoology*, **160**, 437-454.

Wickler, W. 1957. Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen I. Beiträge zur Biologie, besonders zur Ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso in Vergleich zu anderen Bodenfischen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **14**, 393-428.

Wickler, W. 1965. Zur Biologie und Ethologie von *Ecsenius bicolor* (Pisces, Teleostei, Blenniidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **22**, 36-49.

Williams, A.H. 1978. Ecology of threespot damselfish: social organization, age structure, and population stability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **34**, 197-213.

Williams, D. McB. 1979. *Factors Influencing the Distribution and Abundance of Pomacentrids (Pisces: Pomacentridae) on Small Patch Reefs in the One Tree*

Lagoon (Great Barrier Reef). PhD. Thesis, University of Sydney, Sydney.

Williams, G.C. 1959. Ovary weights of darters: a test of the alleged association of parental care with reduced fecundity in fishes. *Copeia*, 1959, 18-24.

Wilson, D.P. 1951. *Life on the Shore and Shallow Sea*. London: Nicholson and Watson.

Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology - The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Wirtz, P. 1974. The influence of the sight of a conspecific on the growth of *Blennius pholis* (Pisces, Teleostei). *Journal of Comparative Physiology*, 91, 161-165.

Wirtz, P. 1975. Physiological effects of visual contact to a conspecific in *Blennius pholis* (Pisces, Teleostei). *Journal of Comparative Physiology*, 101, 237-242.

Wirtz, P. 1976. Physiological effects of a simulated high population density in *Blennius pholis* L. *Revue Travaux de L'Institut de Pêches Maritimes*, 40, 792.

Wirtz, P. 1978. The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces, Blennioidei). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48, 142-174.

Wirtz, P. 1980. A revision of the Eastern-Atlantic Tripterygiidae (Pisces, Blennioidei) and notes on some West African Blennioid fish. *Cybium* (3e serie), 11, 83-101.

Wirtz, P. 1983. The reproductive behaviour of three blennioid fish endemic to the Galapagos islands. *Noticias de Galápagos*, 37, 26-27.

Wirtz, P. & Bath, H. 1989. *Lipophrys caboverdensis* n. sp. from the Cape Verde Islands (Pisces: Blenniidae). *Senckenbergiana biologica*, 69, 15-27.

Wirtz, P. & Davenport, J. 1976. Increased oxygen consumption in blennies (*Blennius pholis* L.) exposed to their mirror images. *Journal of Fish Biology*, 9, 67-74.

Wootton, R.J. 1973. Effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Journal of Fish Biology*, 5, 683-688.

Wootton, R.J. 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. In *Fish Phenology: Anabolic Adaptiveness in Teleost*

Fishes (ed. Miller, P.J.), pp. 133-159. London: Academic Press.

Wootton, R.J. 1982. Environmental factors in fish reproduction. In *Reproductive Physiology of Fishes* (ed. Richter, C.J.J. & Goss, H.J.Th.), pp.210-219. Wageningen, Holand: Pudoc.

Wootton, R.J. 1984. *A Functional Biology of Sticklebacks*. London: Croom Helm.

Wootton, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. London: Chapman & Hall.

Zander, C.D. 1967. Beitrage zur Ökologie und Biologie litoralbewohnender Salariaidae und Gobiidae (Pisces) aus dem Roten Meer. *Meteor-Forschung Ergebnisse*, **2**, 69-84.

Zander, C.D. 1972. Beitrage zur Ökologie und Biologie von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresunters*, **23**, 193-231.

Zander, C.D. 1975. Secondary sex characteristics of Blennioid fishes (Perciformes). *Pubblicazioni della Stazioni Zoologica di Napoli*, **39**, 717-727.

Zander, C.D. 1980. Morphological and ecological investigations on sympatric *Lipophrys* species (Blenniidae, Pisces). *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresunters*, **34**, 91-110.

Zander, C.D. 1983. Terrestrial sojourns of two Mediterranean blennioid fishes (Pisces, Blennioidei, Blenniidae). *Senckenbergiana Maritima*, **15**, 19-26.

Zander, C.D. 1986. Blenniidae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, vol.3 (ed. Whitehead, P.J.P.; Bauchot, M.-L.; Hureau, J.-C.; Nielsen, J. & Tortonese, E.), pp. 1096-1112. Paris: UNESCO.

Zander, C.D. 1990a. Habitat and prey dependant distribution of sand gobies, *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae, Teleostei), in the SW Baltic. *Zoologischer Anzeiger*, **5/6**, 328-341.

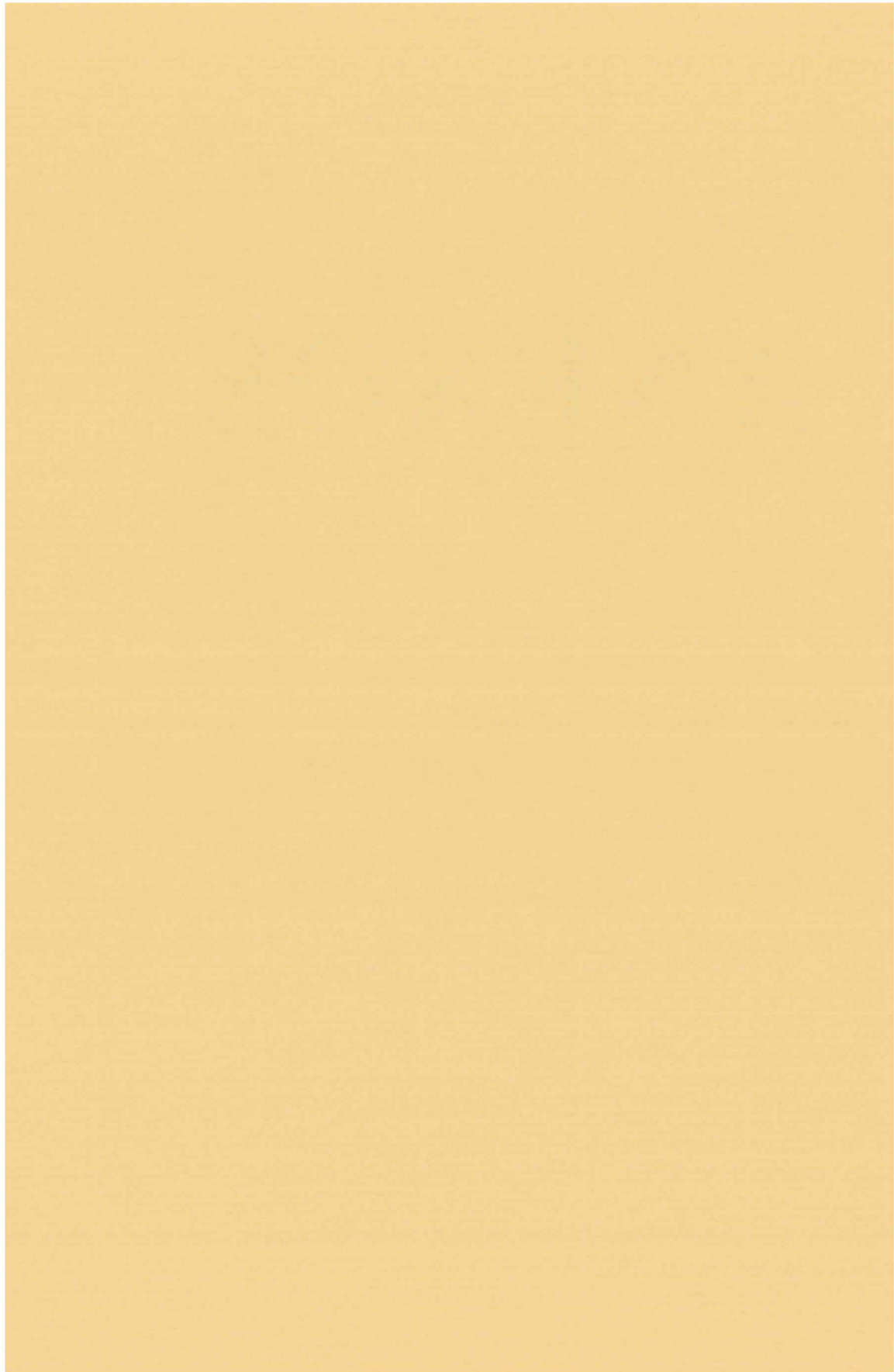
Zander, C.D. 1990b. Prey selection of the shallow water fish *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae, Teleostei) in the SW Baltic. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresunters*, **44**, 147-157.

Zander, C.D. & Heymer, A. 1970. *Tripterygion tripteronotus* Risso 1810 und *Tripterygion xanthossoma* n. sp., eine ökologische Speziation. *Vie et Milieu*, **21**, 363-394.

Zander, C.D. & Heymer, A. 1976. Morphologische und ökologische Untersuchungen an den speleophilen Schleimfischartigen *Tripterygion melanurus* Guichenot 1850 und *T. minor* Kolombatović 1892. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 14, 41-59.

Zander, C.D. & Heymer, A. 1977. Analysis of ecological equivalents among littoral fish. In *Biology of Benthic Organisms* (ed. Keegan, B.F.; Ceidigh, P.O. & Boaden, P.J.S.), pp. 621-630. Oxford: Pergamon Press.

ANEXOS



I

SHORT COMMUNICATIONS

ON THE BREEDING SEASON OF *LIPOPHRYS PHOLIS* (PISCES: BLENNIIDAE) AT ARRÁBIDA, PORTUGAL

VITOR C. ALMADA, EDUARDO N. BARATA, EMANUEL J. GONÇALVES AND
RUI F. DE OLIVEIRA

Grupo de Estudos Eco-Etológicos, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Rua Jardim do Tabaco, 44,
1100 Lisboa, Portugal

Direct observations of egg masses on the shore indicates that *Lipophrys pholis* is a winter and spring spawner in Portuguese waters. The results are compared with those published for the British Isles.

Lipophrys pholis, Linnaeus, 1758, is a very common intertidal fish in the north-eastern Atlantic and in the North Sea. Considerable work has been published concerning its breeding season in British waters (Lebour, 1927; Qasim, 1957; Shackley & King, 1977). The breeding season of the species at the southern limit of its range is almost unknown, and Zander (1986) mentions the period from April to August for the whole species. Based on dates of first appearance of larvae in plankton collected in the Bay of Biscay, Villegas (1981) concluded that breeding should have begun as early as the end of December.

In this report we present data on the spawning season of this blenny based on direct observation of the presence of eggs and/or parental guarding males on the shore.

Data were collected at a site located at Arrábida (38°28'N, 8°59'W), near Setúbal, 50 km south of Lisbon, Portugal. In the course of behavioural observations on the breeding males of *L. pholis*, the area was visited at various intervals during the period 1986 to 1989. The nests were located intertidally in holes in vertical walls. On each visit, the presence of eggs and/or black males inside the nests was registered. Each nest was mapped for inspection in subsequent visits. The results are summarized in Figure 1.

It is clear that in our study area breeding begins as early as December, and has virtually ended in June. These results contrast sharply with those reported for Great Britain, and give support to one of the predictions of Orton's rule that "southern fishes will spawn in the cooler months of the year at the southern limit of their range" (Qasim, 1956). A species that in Great Britain breeds during spring and early summer, breeds in Portuguese waters from early winter to mid-spring.

Blennids are most numerous in the tropics, and most European species breed during spring and early summer (Zander, 1986). The majority of them, either extend their ranges to west Africa or are specially abundant in the Mediterranean Sea. In contrast to this pattern, *L. pholis* is virtually absent from the Mediterranean, and ranges from Norway to north Morocco (Zander, 1986). The centre of its range is located at a much higher latitude than that of all other European blennids, and it is probably a species adapted to cooler waters. Santos, R.S., Almada, V.C. & Santos, A.I., (communication presented at the Sixth European Ichthyological Congress, Budapest, 1988) also found that the breeding season of a population at Faial, Azores, is from December to February/March.

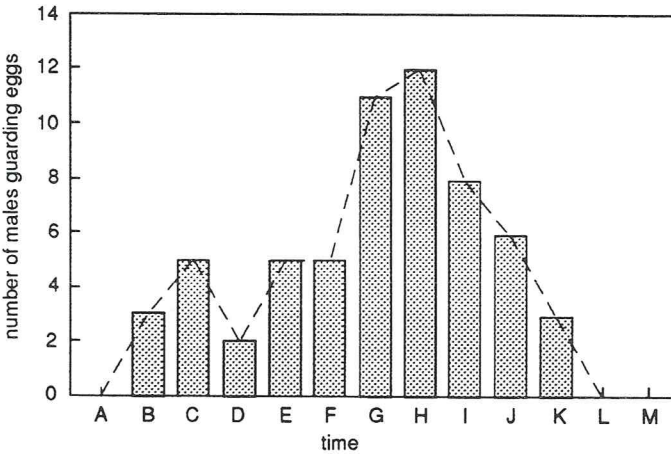


Figure 1. Number of males of *L. pholis* found guarding eggs. Data were collected from 1986 to 1989. The observations are sequenced by months; letters stand for dates as listed below. Vertical bars represent the absolute number of guarding males found at each visit. The number of holes checked at each visit (N) is provided after each date. A: 29.11.88 (N=28); B: 23.12.87 (N=19); C: 7.1.89 (N=10); D: 2.2.87 (N=19); E: 15.2.87 (N=19); F: 5.3.88 (N=19); G: 14.3.87 (N=19); H: 30.3.86 (N=12); I: 23.4.87 (N=19); J: 26.4.86 (N=12); K: 17.5.86 (N=12); L: 11.6.87 (N=19); M: 27.9.88 (N=19).

To what extent the difference in spawning seasons between Britain and Portugal reflects genetic differences between populations or are the result of different environmental conditions acting upon the same basic pattern of physiological responses is unknown.

Shackley & King (1977), investigated the possible roles of photoperiod, air and sea temperatures in the control of reproduction in *L. pholis*. They concluded that both photoperiod and temperature seem to affect the course of the annual cycle of gonadal maturation. Our results suggest that, either the population in our study area is adapted to different thresholds of these environmental parameters, or that temperature is a more effective factor than photoperiod in timing the onset of reproduction in this species.

In Figure 2, we present data on photoperiod, air and sea temperatures taken at the nearest meteorological stations (Forte do Cavallo and Setúbal, for sea and air temperatures, respectively). It is interesting to find that in Portugal, this blenny starts to breed when daylength, air and sea temperatures reach their lowest points, while in Britain breeding begins after several months of increasing daylength, with twelve or more hours of daylight.

In experiments with varying temperature and light regimes Papitsch *et al.* (1981) using *Salaria pavo* Risso, 1810, concluded that the temperature is slightly more effective than photoperiod in promoting the maturation of the gonads although only a combination of these two factors was effective in producing a substantial progress of maturation.

Two features are apparently similar in our population and those studied by Shackley & King (1977): (i) in both cases breeding begins after or at the minimum annual sea temperature; (ii) breeding ends at roughly the same sea temperature in the two areas. These findings suggest the hypothesis that temperature may play a role as a factor controlling the termination of the breeding season when it rises above a certain threshold value.

The abundance of *L. pholis* in the rocky coasts of western Europe and the ease with which nests can be checked, make these fishes an ideal species for comparative studies on the latitudinal variation in the effects of environmental factors on the control of reproduction.

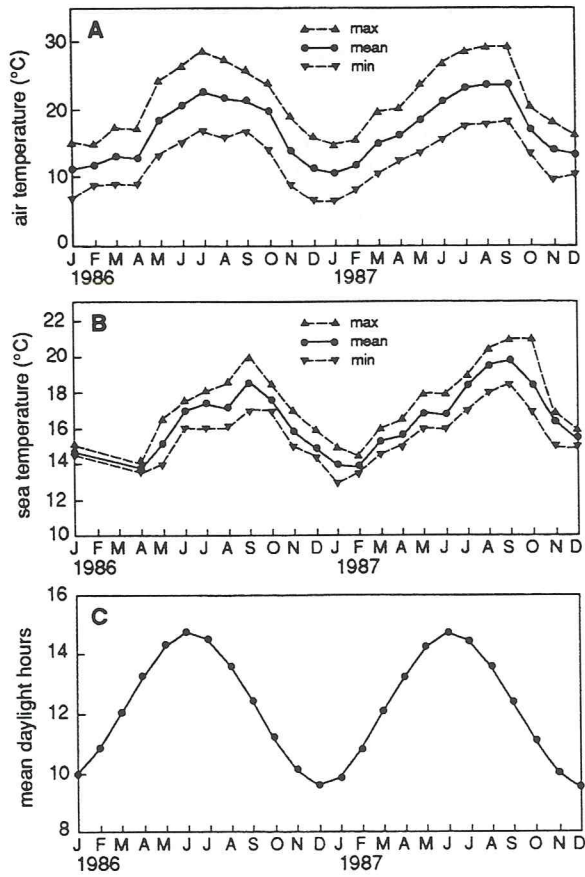


Figure 2. Annual variation of air (A) and sea (B) temperatures, and of photoperiod (C) from January 1986 to December 1987. Sea and air temperatures are given in °C, and photoperiod is expressed in mean daylight hours.

The authors gratefully acknowledge the following people and institutions: Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica (Departamento de Climatologia and Departamento de Meteorologia Marinha) that provided the meteorological data; Dr. Octávio Paulo (Faculdade de Ciências de Lisboa) for the help in the preparation of the figures; and finally Cristina Saraiva and Julia Berkkan who kindly reviewed the English.

REFERENCES

- Lebour, M.V., 1927. The eggs and newly hatched young of the common blennies from the Plymouth neighbourhood. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **14**, 647-650.
- Papitsch, M., Patzner, R.A. & Adam, H., 1981. Effects of photoperiod and temperature on gonadal maturation of *Blennius (=Salaria) pavo* (Teleostei, Blenniidae). *Vie et Milieu*, **31**, 215-219.

- Qasim, S.Z., 1956. Time and duration of the spawning season in some marine teleosts in relation to their distribution. *Journal du Conseil*, **21**, 144-155.
- Qasim, S.Z., 1957. The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **128**, 161-208.
- Shackley, S.E. & King, P.E., 1977. The reproductive cycle and its control; frequency of spawning and fecundity in *Blennius pholis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **30**, 73-83.
- Villegas, M.L., 1981. Postlarvas de blénnidos del Mar Cantábrico. *Bolétim del Instituto Español de Oceanografía*, **6**(2), 69-93.
- Zander, C.D., 1986. Blenniidae. In *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*, vol. 3 (ed. P.J.P. Whitehead *et al.*), pp. 1096-1112. Paris: UNESCO.

III

FIELD OBSERVATIONS ON THE BEHAVIOUR OF THE BREEDING MALES OF
LIPOPHRYS PHOLIS (PISCES: BLENNIIDAE)

VITOR C. ALMADA ⁽¹⁾
RUI F. DE OLIVEIRA ⁽¹⁾
EDUARDO N. BARATA ⁽¹⁾
EMANUEL J. GONÇALVES ⁽¹⁾
ANA P. RITO ⁽²⁾

⁽¹⁾ *Grupo de Estudos Eco-Etológicos, Instituto Superior de Psicologia Aplicada
R. Jardim do Tabaco, 44, P-1100 Lisboa, Portugal*

⁽²⁾ *Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza
R. da Lapa, 73, P-1200 Lisboa, Portugal*

RESUMO: Apresenta-se neste trabalho um etograma dos machos parentais de *Lipophrys pholis* baseado em observações subaquáticas durante duas épocas de reprodução sucessivas. Os comportamentos locomotores e alimentares são descritos. Os padrões de comportamento agonístico observados confirmam as descrições anteriormente publicadas para os juvenis. Como novas descrições assinalam-se: "virar a cabeça na direcção do oponente", "abrir e fechar a boca" e "oscilações verticais da cabeça". Este último elemento só foi encontrado em machos reprodutores parecendo ter um papel importante na corte. Os comportamentos parentais incluem: "rotação sobre o eixo do corpo", "roçar o ventre sobre os ovos", "ventilação caudal" e "remoção de bolhas de ar do interior do ninho". Na baixa-mar os machos parentais permanecem emersos nos ninhos junto dos ovos. Quando perturbados apresentam um conjunto de reacções defensivas e produzem um som característico. Os resultados são discutidos numa perspectiva ecológica e evolutiva.

ABSTRACT: This paper presents an ethogram of the breeding males of *Lipophrys pholis* based on underwater observations during two consecutive breeding seasons. Locomotory and feeding behaviour patterns are described. Agonistic behaviour patterns confirm previous work on captive juvenile fishes. New patterns include: "head turning", "opening and closing the mouth" and "nodding". "Nodding" was only performed by nesting males and seems to be an important element of courtship. Parental behaviour includes: "rotation along the body axis", "skimming", "tail fanning" and "removal of air bubbles from the nest". During low tide the nesting males stay out of water inside the nests. When disturbed they show a number of defensive responses and produce a characteristic sound. The results are discussed in an ecological and evolutionary context.

INTRODUCTION

This paper presents an ethogram of the breeding males of *Lipophrys pholis* (Linnaeus, 1758) in natural waters.

Few data are available on the ethology of this blenniid. Qasim (1956) described spawning and parental behaviour in captivity. Gibson (1967a, 1968) presented a detailed ethogram of the agonistic behaviour of juvenile captive fishes and showed experimentally that this species shows an endogenous tidal rhythm of activity, displaying peaks and lows at high and low tide respectively. Gibson (1971) also showed that this activity rhythm may be kept synchronized with tide if the fish is subjected to cyclical fluctuations in the water pressure. Based on successive recaptures of marked fishes, Gibson (1967b) showed that *L. pholis* has an home range that includes several pools, although individuals seem to visit some pools more frequently than others. Finally, Wirtz (1974, 1975, 1976) and Wirtz & Davenport (1976) studied the physiological effects of social contact in this species.

As data on blenniids living in areas where strong tides prevail are still scarce, it seems of interest to get more information on the natural behaviour of *L. pholis*.

MATERIAL AND METHODS

Observations were conducted both by skin- and scuba-diving at Praia dos Pilotos (Arrábida coast, Portugal: 38° 28' N, 8° 59' W) during the breeding seasons of 1986 and 1987.

The total observation time was about 54 hours (13h 38m of focal observations on 12 nests and 40 hours of *ad libitum* observations). The duration of each observation session varied from 12 to 45 minutes. Observations were distributed in time from mid morning to sunset.

The males of this blenniid establish small breeding territories intertidally, around a hole or a crevice where spawning takes place from

December to May. The male guards and cares for the developing eggs. In our study area, we identified 30 nests on the vertical walls of rocks, and it was around such nests that observations were centered.

Nests were also visited during low tide at various times of the year and were checked for the presence of eggs and/or fishes. During diving observations notes were taken with a pencil on plastic sheets.

This study was divided in two phases: (i) in the first one we tried to describe the behavioural repertoire of the breeding males. Thus, observations were randomly distributed on as many nests as possible. The short hand notes taken *in situ* by each of four observers were later confronted in order to provide more objective descriptions. For each description only the elements for which a good agreement between observers could be reached were retained; (ii) in the second phase only the behaviour patterns that had been formally described were recorded, using a predetermined code. Before each dive a sketch of the nest and its surroundings was drawn on a plastic sheet to allow easy coding of the position relative to the nest of the different behavioural acts. The aim of this phase was to get contextual information on the behaviour patterns previous described. Twelve nests, containing eggs, were selected for systematic observations.

RESULTS

1. Non-social behaviour

1.1. Locomotion and associated behaviour

a) Hopping - When moving for short distances the fish "hops". It takes off the substratum with a quick stroke of the pectoral fins and settles after moving for about a body length. It may perform one or few undulations of the body and tail while in motion.

b) **Swimming** - For longer distances, after taking off with a movement of the pectorals, the fish swims in an anguilliform way.

c) **Hovering** - A pattern as yet undescribed for *L. pholis*. In mid water, the fish keeps position for a few seconds at an oblique angle, with the head up. This position is maintained by the combined action of undulations of the body and tail with rotatory movements of the pectorals. Afterwards, the fish dives quickly to the substrate. This pattern was of short duration. This action was rarely observed and its meaning is unclear.

d) **Raising in mid water** - A pattern as yet undescribed for *L. pholis*. At an oblique angle and with the head up, as described above, the fish undulates the entire body ascending in the water column. The movement is intermittent.

Between two bouts the fish goes down slightly, while the angle of the body with the horizontal decreases. This pattern was rarely observed and always with the fish oriented to the observer.

e) **Creeping** - This behaviour occurs when the fish moves in the nest, both when it is underwater or exposed to air, or out of the nest when the water layer is too thin to allow "hopping" or swimming. In this type of locomotion the fish is in close contact with the substratum and moves backwards or forwards propelled by the pectoral fins and body undulations. The anal fin probably helps in exerting pressure against the irregularities of the substratum.

1.2. Postures outside the nest

We include in this section different kinds of postures that the fish adopts outside the nest.

a) The fish remains still on the substratum with its body closely adjusted to the contours of the substratum surface.

b) The fish remains still with the body forming an "U" or "S" curve that does not fit the topography of the substratum.

1.3. Postures inside the nest

The terminology used for these postures follows that of Phillips (1977) for *Istiblennius zebra*.

a) **Head out** - The fish remains still inside the nest with its head out.

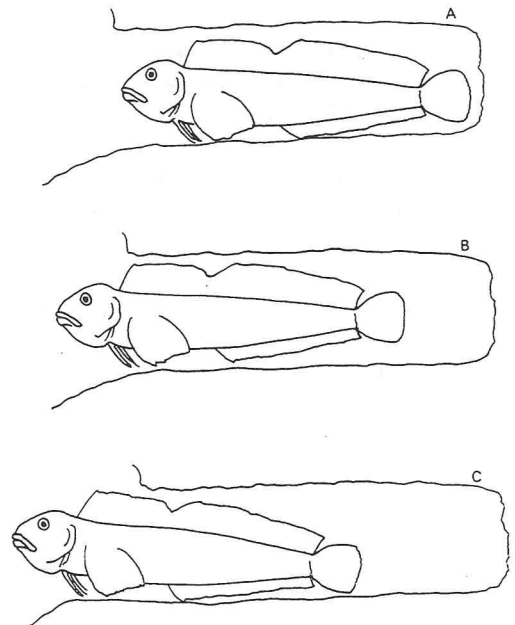
b) **Part out** - Similar to "head out" with more than half of the body out.

c) **In** - Only the head is visible just at the nest entrance. It differs from "Head out" in that the head does not protrude from the nest (see Fig. 1).

d) **All in** - The fish is inside the nest but not visible.

The postures "head out", "part out" and "in", may be adopted with the fish standing on the bottom of the nest or at varying angles, with the abdomen turned to the nest walls. These three postures may be combined with other behaviou-

Figure 1. Schematic illustration of the different postures adopted by the breeding males of *L. pholis* when inside the nest. (A) "In"; (B) "Head out"; (C) "Part out".



ral patterns. When the fish is "all in" (posture d) it cannot be observed.

1.4. Nest entry

There has been considerable discussion about the meaning of the way parental male blenniids enter their nests (Abel, 1964; Wirtz, 1978).

The frequency with which males entered tail first (TF) or head first (HF) was noted ($n = 70$, $HF = 66$, $TF = 4$). It is clear that the males enter predominantly head first (G-test: $n = 70$, $G = 63.64$, $d.f. = 1$, $p < 0.01$). This probably reflects the fact that the nests are not tubelike structures which fit tightly the size of the animal as described for other blenniids (Abel, 1964, 1980).

1.5. Behaviour of the breeding males during low tide

During low tide, the breeding males of *L. pholis* remain inside the nests with the eggs. There is a highly significant correlation between the presence of eggs in holes and the presence of males (data collected during low tide inspections of holes - Spearman rank correlation: $R.S. = 0.961$, $p < 0.01$, number of inspections = 11).

In diving observations during the ebbing tide, it was noted that the activities outside the nest of the parental males decreased sharply when the nests began to be exposed to air between consecutive waves. After some minutes they ceased to leave the nests entirely.

When the nests were inspected during low tide, the breeding males were always in "in" and "all in" postures. If undisturbed, the opercular movements were absent or too weak to be noticed, and the fishes were motionless. This inactivity does not mean, however, that the fishes were not able to respond to environmental stimuli. When the observer's face approached close to the nest entrance, the fish moved backwards, re-

maining deeper inside the nest.

In seven instances we prodded the fishes with a piece of wire. In this situation, the fishes reacted quite wildly. The body curved with violent and sudden lateral flexions, remaining curved to one side for several seconds, then flexing suddenly to the opposite side. During these movements, the head was raised and the mouth opened, and the body seemed to be in great muscular tension. Together with these pronounced movements, the fishes bit the wire, produced a clacking sound and showed a high frequency of opercular movements. The direction of the described movements seemed to be independent of the wire position. Although these behaviour patterns were induced by the action of the observer, they may represent a more general pattern of response to intrusions during low tide, for example by crabs.

1.6. Feeding

The feeding acts that were observed typically involved the following sequence: i) the fish settles motionless on the substratum; ii) it performs a quick forward dash, simultaneously lowering the head; iii) it grips a food item that is attached to the substratum; iv) the food item is pulled by raising the head together with a quick vigorous backward movement of the body. The whole sequence lasts a second or less. The feeding acts occur in bouts of a few acts. Between bouts, the fish usually moves to another place.

When food items are too big to be taken whole, the fish may try to detach a fragment by vigorous lateral shaking movements of the head, while the mouth firmly grips the food item.

1.7. Chafing

The fish swims to a hard surface, tilts the body while moving and presses the head, flank or tail against the substratum, after which it resumes normal swimming. In other teleosts it is supposed to be a response to the presence of ec-

toparasites. In *L. pholis* "chafing" is however very frequently performed during agonistic interactions, suggesting that it has signal value in this context. Gibson (1968) already commented on the similarity of form between "chafing" and "submission" in *L. pholis* and on the possibility that "submission" evolved from "chafing" as a "derived activity".

1.8 Defecation

One fish was observed to defecate outside the nest. After taking off the substratum the fish turned 180° along the body axis and while in a "belly-up" position it quivered and a compact mass of faeces was expelled.

2. Social behaviour

2.1. Agonistic behaviour

As the agonistic behaviour repertoire of this species was previously described by Gibson (1968), we will only mention some additional behavioural patterns that emerged from our observations.

2.1.1. Behavioural patterns: new descriptions

a) Head turning - Turning the head towards an intruder was frequently followed by retreat of the intruding fish. So it seems that this behavioural element is a part of the agonistic repertoire of this species. It was always observed with the breeding males in "part out" posture (see Fig. 2a).

b) Nodding - "Nodding" was performed when the fish was in the nest, and consisted of repeated vertical head movements in bouts of 4 to 7. It was often preceded or followed by opening and closing the mouth. This action was performed as the intruding fish was at distances from 20 to 60 centimeters. "Nodding" was usually followed by the retreat of the intruder. In many of the instances that we observed it seemed

to be directed to females. On some occasions however, it was performed by a breeding male towards a neighbouring male whose nest was 13 centimeters away (see Fig. 2b).

c) Opening and closing the mouth - This pattern consists of the fish opening and closing the mouth in rapid succession. It may occur as single acts or bouts. In two cases we recorded bouts of 10 and 15 acts in 30 and 60 seconds respectively. In 33% (n=83) of the cases recorded an intruder was present. This behaviour was often associated with other acts such as "nodding", head turning and colour changes. Its association with other agonistic behavioural patterns, its repetition in bouts and the frequent presence of an intruder, suggests that it may be functional as a low intensity display in agonistic interactions.

d) Colour change - The colour patterns of *L. pholis* may vary with background, light intensity and social context (Gibson, 1968), and with the reproductive state (Qasim, 1956). The breeding males are very dark, uniformly coloured, and this makes their whitish lips very conspicuous (Qasim, 1956). Our observations confirm that fishes found guarding eggs consistently showed the dark coloration pattern (Almada *et al.*, in preparation). During high tide the breeding males tend to remain in this dark colour pattern both inside and outside the nest. In 76 instances in which the fishes left the nests, only in 9 cases they changed coloration assuming the mottled pattern common to females and non-parental males. Only once a male changed from black to mottled being inside the nest. These colour changes could be rather sudden but, in other cases, the dark colouration faded away only gradually. Upon returning to the nest the fish regained the dark colour pattern. The process of colour change took about 2 seconds. In all agonistic interactions observed the parental males remained black, so it is possible that the cases of colour change were induced by the presence of the observer.

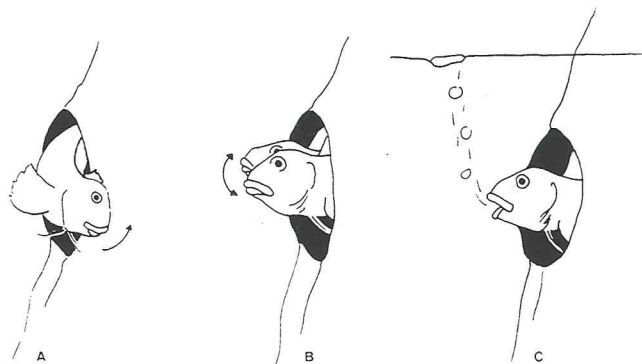


Figure 2. Some behaviour patterns of the breeding males of *L. pholis*. (A) "Head turning"; (B) "Nodding"; (C) "Releasing of air bubbles from the nest".

2.1.2. Organization of agonistic interactions

The summary that follows must be considered with caution because it was based on a low number of agonistic interactions ($n = 13$):

i) The majority of interactions involve only a small number of behavioural elements (up to 3 different acts).

ii) Overt attack was infrequent occurring only 3 times in 13 interactions.

iii) The majority of interactions (9 in 13) begun with the parental male in "head out" posture.

iv) An important proportion of interactions were decided with approach, or approach and charge only (4 in 10).

v) Two interactions were resolved without the parental male leaving the nest.

vi) We never observed a parental male being attacked by an intruder or any prolonged fight.

vii) The parental male generally returns to the nest soon after the intruder left (8 in 10).

viii) Concerning the identity of the intruder, the majority of interactions involved conspecifics ($n = 13$; *Coryphoblennius galerita* = 1; *L. pholis* = 12).

Intrusions by neighbour parental males of *Coryphoblennius galerita* released a significant-

ly lower proportion of agonistic responses in males of *L. pholis*, and were frequently ignored (Almada *et al.*, in preparation).

Crabs (i.e. *Pachygrapsus marmoratus* and *Eriphia verrucosa*) were also attacked by vigorous biting and were driven away by this action. It is unclear however, to what extent these attacks are best classified as agonistic rather than predation attempts by the fish.

2.2. Sexual behaviour

In about 54 hours of observation during the breeding season we never observed a complete courtship sequence. This may have been caused either by low frequency of spawning and courtship or by courtship being restricted to very specific periods, for example at dawn or at a particular moon phase, that we may have missed.

On one occasion a black male was in "part out" posture, when a female entered the nest and remained there while the male maintained the "part out" posture. No obvious specialized courtship display were noted. Lack of oxygen forced us to interrupt this observation.

In another instance we observed what ap-

pears to be an unsuccessful courtship attempt. A male was in "head out" when a female, recognizable by its swollen abdomen, approached the nest. When the female was about 20 centimeters away from the nest, the male begun to "nod" in a bout of 5 "nods". The female came closer to the nest (about 10 cm) when the male backed to an "in" posture.

The female, then moved to the nest opening, stopping with the body lying across the entrance and pectorals fully open. After a few seconds the female moved away and stopped at about 30 centimeters from the nest, staying parallel with a neighbour territorial male that had moved into the area. This male performed quick lateral flexions of the body upon which the female moved back to the nest of the first male. The resident male "nodded" 4 times, and the female moved away about 60 centimeters from the nest where it stood still.

Our observations suggest that "nodding" may be involved in the process of courtship as in many other blenniids (see discussion).

2.3. Parental behaviour

a) Rotation along the body axis - The fish may rotate along the body axis remaining still again at an angle of up to 90° or 180° with the standing position. In this case it stays attached to the walls or to the ceiling of the nest.

b) Skimming - Inside the nest in one of the postures mentioned above the fish may move with pronounced lateral flexions of the body, rubbing its ventral part against the inner nest surface, where the eggs are attached. This behaviour is supposed to be related to the care of eggs. Mechanical cleaning of eggs is one of its possible functions (Qasim, 1956).

c) Tail fanning - Like many other blenniids (see Almada *et al.*, 1983 for references), the breeding males perform tail fanning, a behaviour in which the fish stays in "part out" posture while the tail moves regularly from side to side.

This behaviour may cause an increase of water circulation in the nest, facilitating oxygenation of the eggs and removal of silt and debris.

d) Removal of air from the nest - This behaviour is probably similar to the removal of debris and small objects (including dead eggs) with the mouth that many blenniids often perform (Wirtz, 1978). In our observations we found that males of *L. pholis* can remove air from inside the nest using this same behaviour. Air removal was observed in two nests. The males disappeared inside the nest, and after emerging released an air bubble. One of the fishes released the bubbles in "head out" posture (see Fig. 2c), while the other male was observed to leave the nest releasing the bubbles at distances that ranged from 20 to 60 centimeters. The first male removed bubbles in bouts of 4 to 6 acts, releasing a single bubble in each movement. The other male performed repeated excursions to release the bubbles (also one at a time). In a period of 4 minutes this male came out 9 times to release bubbles.

This behaviour is particularly interesting. Since the nests of *L. pholis* stay out of water at low tide and the topography of the inner nest surface is irregular, it is probable that air pockets may represent a significant problem for the development of the eggs. These are spawned predominantly on the ceiling and walls of the nest, and if air pockets are retained inside it during high tide, they may prevent many eggs from direct contact with sea water. We also found this behaviour in *Salarias pavo* (Almada *et al.*, in preparation), another intertidal blenniid.

DISCUSSION

Despite considerable disagreement among authors on the limits of the genera and their affinities (see Louisy, 1983), there is a consensus that the species placed in the genus *Lipophrys* are closely related to *Parablennius* and *Salarias* (Louisy, 1983). Generally species of *Parablen-*

nius tend to occur subtidally, while those of *Lipophrys* are predominantly intertidal (Zander, 1972). The species of *Parablennius* that have been studied ethologically, tend to show behavioural elements such as "signal jumping" of *P. rouxi* (Heymer & De Ferret, 1976), *P. pilicornis* (Denoix, 1984; Almada *et al.*, 1987), and *P. incognitus* (Abel, 1964; Louisy, 1983); "loop swimming" of *P. sanguinolentus* (Santos, 1985); "nod-swimming" of *P. zvonimiri* (Wirtz, 1978) and *P. pilicornis* (Denoix, 1984) and "hovering" of *P. pilicornis* (Denoix, 1984; Almada *et al.*, 1987), that involve loss of contact with the substratum and some degree of movement in the water column during the displays. These "water column displays" are probably primitive blennioid patterns that are important in signalling the territories of males to females, and probably to potential rivals. Indeed, this type of behavioural patterns occur in tripterygiids (Shiogaki & Dotsu, 1973; Wirtz, 1978), chaenopsids (Stephens *et al.*, 1966), and in blenniids only weakly related to Parablenniini, like *Meiacanthus* (Nemophini) (Fishelson, 1975) and *Istiblennius* (Salariini) (Phillips, 1977). In contrast, in the genus *Lipophrys* these displays are uncommon or absent. On the other hand, head movements, like "nodding" and "lateral head shaking" observed in *L. canevae* (Abel, 1964), *L. dalmatinus* (Abel, 1980), *L. adriaticus* (Wirtz, 1978) and *L. velifer* (Wirtz, 1978, 1980), often associated with conspicuous head masks (Abel, 1964; Zander, 1975; Papaconstantinou, 1979), tend to play the major role as social signals. Our results in *L. pholis* fall within the general *Lipophrys* behaviour repertoire. We suggest that, reduction of movements in the water column and its compensation by an increase in colour markings, may be associated with the evolution of an intertidal mode of life in this genus. In the intertidal zone, water movement and turbulence may be quite intense, and may have acted strongly in evolution against displays that involve active swim-

ming and loss of contact with the substratum.

Another intertidal blenny common on exposed rocky shores in Europe (*C. galerita*), also lacks "water column displays". In this species the male courts females by "nodding" and threatens conspecifics by wide amplitude head movements (Guitel, 1893; Almada *et al.*, 1983). These kind of displays also have the advantage of allowing the signalling fish to stay in the security of the nest, with only the head and part of the body protruding. In several *Lipophrys* species the fishes are quite small and nest in narrow tubular holes as for example *L. canevae* (Abel, 1964), *L. dalmatinus* (Abel, 1980) and *L. velifer* (Wirtz, 1980). The emphasis on head movements and colour patterns may thus be important in two distinct situations: i) blenniids that live in turbulent waters; ii) blenniids that are very small and nest in narrow tubes that tightly fit their bodies. These are the two conditions where we find species of the genus *Lipophrys*.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors want to express their gratitude to the following persons and institutions, that made this work possible in various ways: Dra. Raquel Freudenthal, Dr. António Luís, Dr. Manuel E. dos Santos, Dr. José Paula, Teresa Bento, Paula Dias, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Centro Português de Actividades Subaquáticas (CPAS) and Laboratório Marítimo da Guia (Faculdade de Ciências de Lisboa).

REFERENCES

- Abel, E.F. (1964). Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canevae* Vinc. und *Blennius inaequalis* C.V. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 21: 205-222.
- Abel, E.F. (1980). Zur Fortpflanzungs-Ethologie des Mittelmeerschleimfisches *Lipophrys dalmatinus* (= *Blennius dalmatinus* Steind. et Kolomb.) im natürlichen Biotop. *Verhan-*

- dlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Osterreich, 118/119: 113-122.
- Almada, V., Dores, J., Pinheiro, A., Pinheiro, M. & Santos, R.S. (1983). Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar - série Zoológica*, 2 (24): 1-166.
- Almada, V., Garcia, G. & Santos, R.S. (1987). Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* Cuvier (Pisces: Blenniidae) da costa portuguesa. *Análise Psicológica*, 2 (5): 261-280.
- Denoix, M. (1984) - Zur biologie des Schleimfisches *Parablennius pilicornis* Cuvier, 1829 (Blenniidae, Perciformes) unter besonderer Berücksichtigung der sekundären Geschlechtsmerkmale des Mannchens nach Hormonbehandlung. Thesis. Univ. Eberhard Karls, Tübingen. 115 pp.
- Fishelson, L. (1975). Observations on the behaviour of the fish *Meiacanthus nigrolineatus* Smith-Vaniz (Blenniidae) in nature (Red Sea) and in captivity. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 26: 329-341.
- Gibson, R.N. (1967a). Experiments on the tidal rhythm of *Blennius pholis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 47: 97-111.
- Gibson, R.N. (1967b). Studies on the movements of littoral fish. *Journal of Animal Ecology*, 36: 215-234.
- Gibson, R.N. (1968). The agonistic behaviour of juvenile *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Behaviour*, 30: 192-217.
- Gibson, R.N. (1971). Factors affecting the rhythmic activity of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Animal Behaviour*, 19: 336-343.
- Guitel, F. (1893). Observations sur les moeurs de trois Blennidés *Clinus argentatus*, *Blennius montagui* et *Blennius sphynx*. *Archives de Zoologie Expérimentale et Général (3ème série)*, 1: 325-384.
- Heymer, A. & De Ferret, C.A. (1976). Zur Ethologie des Mittelmeer-schleimfisches *Blennius rouxi* Cocco, 1833. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 41: 121-141.
- Louisy, P. (1983). *Eco-Ethologie comparée de Parablennius zvonimiri* (Kolombatovic, 1892) et *Parablennius incognitus* (Bath, 1968) (Pisces, Blenniidae). Thèse de Doctorat. Université Pierre et Marie Curie. 108 pp.
- Papaconstantinou, C.A. (1979). Secondary sex characters of Blennioid fishes (Pisces: Blenniidae). *Thalassographica*, 1 (3): 57-75.
- Phillips, R.R. (1977). Behavioral field study of the Hawaiian rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blenniidae). I. Ethogram. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 43: 1-22.
- Qasim, S. Z. (1956) - The spawning habits and embryonic development of the shanny (*Blennius pholis* L.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 127: 79-93.
- Santos, R. S. (1985) - Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar - série Zoológica*, 3 (29): 1-46.
- Shiogaki, M. & Dotsu, Y. (1973) - The spawning behavior of the tripterygiid blenny, *Tripterygion etheostoma*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 20: 36-41.
- Stephens, J.S., Hobson, E.S. & Johnson (1966) - Notes on distribution, behavioural morphological variation in some Clariid fishes from the tropical eastern Pacific with descriptions of two new species *themblemaria castroi* and *Coralliozetus* gen. *Copeia*, 3: 424-438.
- Wirtz, P. (1974) - The influence of the conspecific on the growth of *Blennius* (Pisces, Teleostei). *Journal of Comparative Physiology*, 91: 161-165.
- Wirtz, P. (1975) - Physiological effects

- contact to a conspecific in *Blennius pholis* (Pisces, Teleostei). *Journal of Comparative Physiology*, 101: 237-242.
- Wirtz, P. (1978) - The behaviour of the Mediterranean Tripterygion species (Pisces, Blennioidei). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48: 142-174.
- Wirtz, P. (1980) - A revision of the Eastern-Atlantic Tripterygiidae (Pisces, Blennioidei) and notes on some West African Blennioid fish. *Cybium (3ème série)*, 11: 83-101.
- Wirtz, P. & Davenport, J. (1976) - Increased oxygen consumption in blennies (*Blennius pholis* L.) exposed to their mirror images. *Journal of Fish Biology*, 9: 67-74.
- Zander, C. D. (1972) - Beiträge zur ökologie und biologie von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres. *Helgolander wiss Meeresunters*, 23: 193-231.
- Zander, C.D. (1975) - Secondary sex characteristics of Blennioid fishes (Perciformes). *Pubblcazioni della Stazioni Zoologica di Napoli*, 39: 717-727.

III

SOME FEATURES OF THE TERRITORIES IN THE BREEDING MALES OF THE INTERTIDAL BLENNY *LIPOPHRYS PHOLIS* (PISCES: BLENNIIDAE)

VITOR C. ALMADA, EMANUEL J. GONÇALVES, RUI F. DE OLIVEIRA AND
EDUARDO N. BARATA

Grupo de Estudos Eco-Etológicos, Instituto Superior de Psicologia Aplicada,
Rua Jardim do Tabaco, 44, 1100 Lisboa, Portugal

In this paper we present data on the organization of the territories in males of *Lipophrys pholis* during the breeding season. Data were collected during high tides by skin- and scuba-diving and during low tides by direct inspection of nests. Our study area was located at Arrábida, Portugal. The main results are: (i) The territories of the breeding males of this species are temporary, being established each breeding season. (ii) The guarding males stay in the nest holes with the egg masses while the tide is low and are subjected to several hours of emersion in each tidal cycle. (iii) Even when the nests are submerged the fishes stay inside the nest for an average of 92% of the time. All the activities performed outside the nest correspond to an average of 27 minutes per day. (iv) There was a low frequency of territorial intrusions. Conspecific intruders released a significantly higher frequency of agonistic responses than did *Coryphoblennius galerita*. (v) Removal experiments showed that vacated territories are not occupied by other males during the same breeding season. (vi) Without the presence of the guarding male the eggs are slowly destroyed by predation and infection, but some eggs can still survive and hatch up to five days after the removal of the parental male. The results are discussed in terms of the probable costs and benefits of breeding intertidally.

INTRODUCTION

In contrast to the rich literature on the ethology of tropical and Mediterranean blenniids (for references see Wirtz, 1978 and Thresher, 1984), data on the behaviour of the intertidal species of the north-eastern Atlantic are still scarce (Qasim, 1956; Gibson, 1967, 1968; Fives, 1980; Almada *et al.*, 1983; Santos, 1985a,b).

Direct field observations of the social behaviour of these intertidal fishes are important for a better understanding of the behavioural peculiarities associated with the colonization of intertidal biotopes.

In several tropical and subtropical blenniids both males and females defend permanent individual territories (Fishelson, 1975; Losey, 1976; Nursall, 1977). In other species the males defend permanent territories while the females tend to have home ranges that broadly overlap (Phillips, 1977).

The data available for temperate species suggest that in many cases only the males are territorial and that territoriality is restricted to the breeding season (Gibson, 1967; Almada *et al.*, 1983; Louisy, 1983).

In this report we present preliminary data on the territoriality of the parental males of *Lipophrys pholis* (Linnaeus, 1758). This is an intertidal species found in the north-eastern Atlantic and North Sea, from Morocco to Norway (Zander, 1986). It occurs in tide pools and rocky walls often subjected to strong wave action. Its reproductive behaviour in captivity was described by Qasim (1956). Gibson (1967), based on a capture/recapture method, showed that the fishes have a home range that may include several pools, although they tend to visit some pools more often than others. Gibson (1968) studied the social behaviour of the juveniles in captivity. Almada *et al.* (1990b) provided an ethogram of the breeding males of this species in natural waters.

In this paper we addressed the following questions: (i) To what extent are the territories seasonal or permanent? (ii) In what way is the time budget of the parental males affected by the tidal cycle? (iii) How important are the actions of the parental males for the survival of the eggs? (iv) Are there any non-territorial fishes that can occupy vacated territories?

MATERIAL AND METHODS

Study Area

Data were collected at Arrábida coast Portugal (38°28'N 8°59'W) between the beaches of Alpertuche and Pilotos.

On the western Portuguese coast the predominant direction of the waves is north-west; as the Arrábida coast faces south-east it is subjected to low wave action, except when south winds blow. This coast consists of a Jurassic calcareous cliff. At low tide, between the cliff and the sea, an area of sand, boulders and large rocks becomes uncovered. These rocks present crevices, holes and small caves, that the males of *Lipophrys pholis* use as nests during a long breeding season that begins at least as early as December and is virtually ended in June (Almada *et al.*, 1990a). The observations were made on the vertical walls of these rocks.

Apart from *L. pholis* we found only two other fish species on the rock walls: the blenniids *Coryphoblennius galerita* (Linnaeus, 1758) and *Lipophrys canevae* (Vinciguerra, 1880).

Behavioural Observations

Data were collected by skin- and scuba-diving. The total amount of observation time was about 54 hours.

From a sample of identified nests (30) we selected 12 for focal-animal observations (Altmann, 1974). Each observation lasted from 12 to 20 minutes. The amount of focal observation time was 13h 38m. The distribution of the observations during the day ranged from 10h 15m to 18h 15m. They were made in March and April 1986 and April 1987.

The area around each nest was arbitrarily divided as follows: (i) taking the nest as centre, a series of concentric circles was drawn. The difference of radius between consecutive circles was 10 cm; (ii) this diagram was divided into four quadrants (up, down, left and right).

The successive locations that a fish visited during each observation period were recorded on a plastic sheet. We also recorded the different behavioural categories performed by the fish in each location with a predetermined code.

In these observations we used one minute as the time unit. During each observation the following data were recorded: (i) frequency of visits to the nest, their duration and the postures adopted by the fish; (ii) frequency of excursions out of the nest, their duration, locations visited and the activities performed by the fish during each excursion; (iii) appearance of intruders, their species, the location of their closest approach to the nest and whether they withdrew without apparent reaction by the resident male or left after agonistic action of the territorial fish.

The activities performed out of the nest were recorded as follows: feeding - a single act or a bout of them were treated as one unit; agonistic interactions - a fish oriented to, threatened, attacked or chased an intruder (no reciprocal fights were observed); patrolling - if during an excursion a fish visited its territory without feeding and no intruder was present when the fish went out of the nest, the excursion was classified as patrolling; courtship was too rarely observed to be quantified.

The Use of Time

To find the duration of emersion of each nest, we have determined, during low tide, the height of eleven nests to the hydrographic zero. Data were then fed into a computer programme ('Ábaco' developed by the authors) which calculates for any set of given points the submersion and emersion times, and the fraction of submersion time that falls within daylight hours. The data needed are: tidal amplitude, the time of day at which high and low tide occur, and the time of sunrise and sunset.

The formulae used for computations of tidal waves assume that they are sinusoidal and are based on the tide tables provided by the Hydrographic Institute (Portugal).

The programme was run with the tidal cycles from 1 February to 30 April 1986. It is within this period of time that the peak of the breeding season occurs. The intervals between sunrise and sunset were based on monthly means.

Removal Experiments

In order to determine to what extent the presence of the parental male is important to the survival of the eggs, we removed six males from their nests during low tide.

After removal of the parental males, the egg masses inside the nests were observed during low tide. This was done with the help of a flashlight and natural light reflected by a mirror. The relative positions of distinct egg masses and the approximate area that they occupied were drawn on sketches. These sketches were used in subsequent visits as a reference from which the effects of infection, predation and hatching on the different egg masses were qualitatively estimated. The nests were also visited during high tide to check the possible occurrence of new occupants.

All the statistical methods used in this work followed Conover (1980) and Sokal & Rohlf (1981).

RESULTS

Occupation of Holes

Holes that were used at any time by males as nests were subsequently inspected during low tides at frequent intervals.

At each visit the following data were recorded: presence of eggs, presence of a black male, presence of a non-parental fish, presence of a crab and absence of any occupant.

Table 1. *Relative frequencies of the presence of eggs, black males, non-parental fish, crabs and absence of any occupant, in holes at various intervals*

Date	N	Eggs	Occupation by <i>Lipophrys pholis</i>			Crabs	Empty
			Black males	Non-parental fish	Total		
23.12.87	19	0.158	0.211	0.158	0.369	0.158	0.474
02.02.87	19	0.158	0.158	0.368	0.526	0.105	0.368
15.02.87	19	0.421	0.421	0.158	0.579	0.053	0.368
05.03.87	19	0.263	0.316	0.053	0.369	0.105	0.526
14.03.87	19	0.895	0.895	0.000	0.895	0.105	0.000
30.03.86	12	1.000	0.917	0.000	0.917	0.000	0.083
23.04.87	19	0.789	0.737	0.000	0.737	0.053	0.210
26.04.86	12	0.500	0.500	0.083	0.583	0.000	0.417
17.05.86	12	0.250	0.250	0.167	0.417	0.167	0.416
11.06.87	19	0.000	0.105	0.053	0.158	0.474	0.368
27.09.88	19	0.000	0.000	0.158	0.158	0.105	0.737
29.11.88	19	0.000	0.000	0.157	0.157	0.211	0.632

Data are listed by months independently of the year, starting at the beginning of the breeding season. In each sample only holes that had been used as nests on previous dates were included.

The results are presented in Table 1 and show that:

(i) The presence of *Lipophrys pholis* in holes is higher in the breeding season than at other times of the year (Fisher Exact Probability Test: $P(\text{one tailed}) < 0.01$; number of nests=19; means of occupation pooled for breeding and non-breeding dates in 1987 and 1988; non-occupation includes holes that were empty and holes that were occupied by crabs). The rate of occupation reached a maximum of 0.917 at the peak of the breeding season (March) and declined sharply after the breeding season, reaching a minimum of 0.157 in November. For each year the occupation rate rose again as the breeding season began. This trend is also confirmed by a significant correlation between the number of holes containing eggs and the number of holes occupied by fishes, parental or non-parental (Spearman Rank Correlation: $r_s = 0.951$, $P < 0.01$, number of visits=12). These results indicate that only a low proportion of fishes used the nests as shelter out of the breeding season and a high proportion of new territories was established in the nesting area each year. Thus we conclude that the territories of the males of *L. pholis* are restricted to the breeding season and are not the preferred shelter sites of females and non-breeding males.

(ii) There is a significant correlation between the presence of eggs in holes and the black coloration of occupants ($r_s = 0.993$, $P < 0.01$, $N = 12$). There were almost no black fishes out

of the breeding season; thus our results confirm that black coloration is 'typical' of breeding males. In November (1988) two to four weeks before the beginning of the breeding season, we found occupying holes four fishes that exhibited an intermediate colour pattern, uniformly brown but not as dark as during the breeding season. This finding, and the fact that during the breeding season some males are black although their holes contain no egg masses, indicates that black coloration must depend on the social status of the fish or on its maturational condition, or both. Since dominant males in aquaria do not show the black coloration except during the breeding season (personal observations) we conclude that this depends on physiological factors associated with sexual maturation.

(iii) Some holes that served as nests may be used by crabs (*i.e.* *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius, 1787) and *Eriphia verrucosa* (Forskall, 1775)). There is a significant negative correlation between the presence of fishes and crabs ($r_s=0.769$, $P<0.05$, $N=12$). This suggests the possible existence of competition between *L. pholis* and crabs for the occupation of holes.

Table 2. Mean emersion time and mean daylight submersion time of 11 nests between two consecutive high tides

Nest	Height to the Hydrographic zero (m)	Mean emersion time	Standard deviation	Mean daylight submersion time	Standard deviation
1	1.39	3h 19m	1h 33m	4h 35m	2h 34m
2	1.69	4h 56m	38m	3h 43m	1h 43m
3	1.93	6h 00m	16m	3h 09m	1h 16m
4	2.02	6h 23m	18m	2h 57m	1h 08m
5	2.06	6h 34m	21m	2h 52m	1h 05m
6	2.07	6h 36m	21m	2h 50m	1h 04m
7	2.10	6h 44m	24m	2h 46m	1h 02m
8	2.15	6h 58m	29m	2h 39m	59m
9	2.17	7h 03m	32m	2h 36m	57m
10	2.24	7h 22m	41m	2h 26m	54m
11	2.74	9h 54m	1h 39m	1h 07m	49m
Overall means		6h 32m		2h 53m	

Data based on 172 tidal cycles, 1 February to 30 April 1986.

The Use of Time

In Table 2, we present data on the mean emersion time and the mean submersion time occurring during daylight hours, between two consecutive high tides, for 11 nests.

In Table 3, we present the percentage of time spent in the nest by individual males when they are immersed. Although there is a considerable variation among males, all of them spend most of the time inside the nest.

Inspection of Table 2 shows that, on average, between two consecutive high tides, the nests stay out of water about 6h 32m and that the mean diurnal submersion time is about 2h 53m. For one day, we have on average for the eleven nests 12h 38m of emersion time

Table 3. *Percentage of time spent outside and inside the nests and the number of excursions of parental males during high tide observations*

Nest	Total observation time (min)	Time in (min)*	Time out (min)*	Time in (%)	Time out (%)
A	115	114.5	0.5	99.6	0.4
B	115	101.0	14.0	87.8	12.2
C	108	98.5	9.5	91.2	8.8
D	120	94.5	25.5	78.8	21.2
E	55	55.0	0.0	100	0.0
F	60	60.0	0.0	100	0.0
G	120	119.5	0.5	99.6	0.4
H	55	51.5	3.5	93.6	6.4
I	13	13.0	0.0	100	0.0
J	20	18.0	2.0	90.0	10.0
K	20	14.0	6.0	70.0	30.0
L	17	17.0	0.0	100	0.0
Total	818	756.5	61.5	92.5 [†]	7.5 [†]

*Total amount of time spent inside/outside the nest. [†]Mean percentage.

and 5h 34m of diurnal submersion time. This is the mean amount of time for which the nests are submerged during day time. Since blenniids tend to be diurnal fishes (Wirtz, 1978), this is probably the maximum amount of time in which feeding and all other activities performed outside the nest are possible. Since, on average, 92% of this time is spent inside the nest (Table 3), we can conclude that all activities performed out of the nest, including feeding, are restricted to about 27 minutes per day (10 minutes for the highest nest and 43 minutes for the lowest nest). These values will vary with the location of the nest, tidal amplitude and sea conditions. During neap tides some nests may even stay unsubmerged for 72 hours while others remain submerged for more than 96 hours.

These calculations assume that wave action is negligible, which is unrealistic. However, except when south winds blow, changes of water level caused by wave action near the rock walls hardly exceed 0.5 m. Wave action will thus shorten the total emersion and submersion time and create a period of intermittent submersion. Our observations suggest that males become more and more inactive as the tide ebbs and cease to leave the nest when it starts to be exposed to air.

Activities Outside the Nest

In Figure 1 we present the relative frequencies of the main activities performed outside the nest, namely feeding, agonistic interactions and patrolling.

Inspection of Figure 1 indicates that for the parental males of this species the defended area around the nest corresponds broadly to the area where feeding occurs. Thus, for the parental males, territory and home range have the same area. Due to the scarcity of data, estimates of territory size must be taken with caution. Our observations suggest that an area having the nest as focal point and extending as far as 60 cm, entails the space where most activities are performed (feeding, 88.9%; patrolling, 88.1%; agonistic interactions, 91.7%). This does not mean that territories are circles with a 60-cm radius. In several

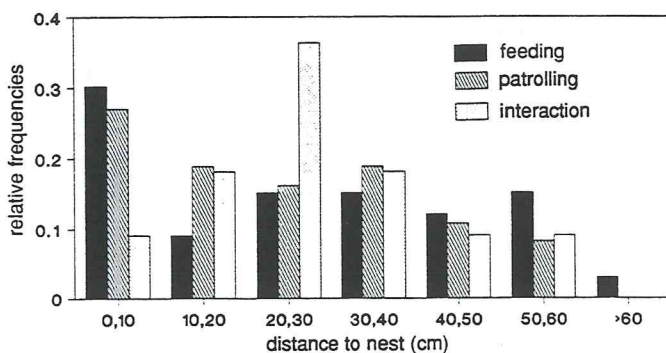


Figure 1. Spatial distribution of the main activities performed by the parental males outside the nest. Data were collected from eight nests. The total number of activities recorded was 81.

instances we found inter-nest distances smaller than 60 cm ($N=9$; mean=40.3 cm; $SD=14.97$ cm; range 13-59 cm) with no apparent inter-male aggression. Rather, the territories probably have an irregular shape being more spread in the directions where the nearest neighbour is further away. Thus, the nest is the focal point of the territory but in many cases will not be its geometric centre.

Territorial Intrusions and Agonistic Behaviour

Taking the arbitrary distance of 60 cm from the nest as the territorial limit we observed 22 intrusions by conspecifics and 12 by *Coryphoblennius galerita*, yielding on average 2.49 intrusions per hour (13h 38m of focal observation time).

In Table 4, we present data on the minimum distance to the nest to which intruders were able to get.

It seems that, for many intruders, the presence of the resident fish is in itself sufficient to induce them to retreat. It is also probable that the dark coloration of the fish and the 'part out' posture may have signal value in themselves. It can be seen that conspecifics elicited a higher proportion of agonistic responses than did *C. galerita* (respectively 54.5% and 8.3%; $G=5.738$, $df=1$, $P<0.01$). The effective exclusion of all conspecifics from the territory indicates that the females do not reside inside the territories of the males.

Table 4. Behavioural responses of parental males to territorial intrusions by conspecifics and *Coryphoblennius galerita*

Intruder	Behavioural response	Distance to the nest (cm) *							Total
		0	10	20	30	40	50	60	
<i>L. pholis</i>	Agonistic response	1	1	2	3	2	1	2	12
	No reaction	0	1	3	2	1	0	3	10
<i>C. galerita</i>	Agonistic response	0	0	1	0	0	0	0	1
	No reaction	2	0	0	6	0	2	1	11

*Each value of distance represents the nearest point to the nest that an intruder could reach before retreating.

Table 5. Results of removal experiments

Nest	Changes in egg masses and occupation of holes	Days after removal of the parental fish					
		1	2	3	4	5	6
1	Predation	-	-	-	+	+	
	Infection	-	-	-	+	+	ALL
	Hatching	-	-	-	+	-	
	LT	-	-	-	-	-	-
	Occupation HT	BM	BM	-	-	-	-
2	Predation	+	-	-			
	Infection	-	+	+	ALL		
	Hatching	-	-	-			
	LT	-	-	-	-	-	-
	Occupation HT	-	-	-	-	-	-
3	Predation	-					
	Infection	-					
	Hatching	+	ALL				
	LT	-	-	-	-	-	-
	Occupation HT	-	-	-	-	-	-
4	Predation	+	-				
	Infection	-	+	ALL			
	Hatching	-	-				
	LT	-	-	-	-	-	-
	Occupation HT	GAL	-	-	-	-	-
5	Predation	-	+				
	Infection	-	-				
	Hatching	+	+	ALL			
	LT	-	-	-	-	-	-
	Occupation HT	NPL	-	-	-	-	-
6	Predation	-	-	-	-	-	
	Infection	-	-	-	-	+	ALL
	Hatching	-	-	-	+	-	
	LT	-	-	-	-	-	-
	Occupation HT	GAL	-	-	-	-	-

Data were collected during the six consecutive days after the removal of the parental fish.

LT, low tide. HT, high tide. BM, occupation by *Lipophrys pholis* showing black coloration. NPL, occupation by a non-parental *Liophrys pholis*. GAL, occupation by *Coryphoblennius galerita*. ALL, all eggs of the nest suffered the indicate change.

Removal Experiments

In six nests the parental male was removed during low tide and the egg masses were described as mentioned in Material and Methods. These nests were visited on subsequent days. The disappearance of eggs was taken as indicating predation. The occurrence of a white milky appearance was taken as indicating that the eggs were infected or dead. If advanced embryos (with pigmented eyes) disappeared leaving empty egg capsules, we assumed that hatching had probably taken place. The results of this experiment are summarized in Table 5 and suggest the following conclusions:

(i) Predation does not occur immediately after the removal of the parental male and some egg masses can survive for some days without being harmed. From a sample of six

nests observed one day after the removal of the guarding male only two showed signs of predation. On the fifth day one nest had not suffered predation.

(ii) The first signs of infection were detected on the second day.

(iii) Apparently some eggs can still hatch several days after the removal of the male.

(iv) In no case was one of the nests used by a new parental male during the same breeding season nor was it occupied consistently by another conspecific as shelter.

We can conclude that parental care plays a definite role in promoting egg survival. However, in contrast to what happens in other biotopes in which the removal of a parental fish leads to an almost immediate destruction of the egg mass (Wirtz, 1978), in the case of *L. pholis* the conditions that cause egg mortality are apparently less severe.

DISCUSSION

The active defence of the area around the nest by the males of *Lipophrys pholis* probably serves at least two functions: (i) to keep potential egg predators and other intruders away from the nest; (ii) to minimize feeding activities of conspecifics in the area surrounding it.

Qasim (1956) notes that in the males of this species little feeding occurs during the breeding season. Such a feeding restriction associated with parental care has been documented for the males of some gobiids (Miller, 1984; Magnhagen, 1986). Miller (1984) and Santos & Almada (1988) also refer to a decrease in the condition factor of the parental males in several gobiids and *Parablennius sanguinolentus* (Pallas, 1811), respectively, which is probably due to reduced feeding and/or high energetic demands. Zander (1990a,b) showed that the breeding males of the gobiid *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) nest in areas that are not the most favourable for feeding while females exploit the most productive zones. This finding also indicates that the needs related to parental care (namely the need for adequate nest sites) may force the guarding males to restrict their feeding opportunities.

The defence of food resources may be essential for the survival and breeding success of the parental males of *L. pholis* in a period when parental care restricts their movements to a very small area. It is interesting to note that intrusions by conspecifics elicited a higher proportion of agonistic responses than the intrusions by *Coryphoblennius galerita*, whose adults have distinct feeding habits (Gibson, 1972).

In the case of the parental males of *Lipophrys pholis* the location of the nests in the intertidal zone must further restrict feeding opportunities since the nests remain out of water for a substantial proportion of the time.

From the present study it was estimated that all activities performed outside the nest, including feeding, took on average 27 minutes per day.

The fact that in our population the egg masses were not quickly preyed upon after the removal of the parental males and the absence of any predation attempt during the behavioural observations suggest that breeding in the intertidal zone, although costly in terms of time available for feeding, may effectively reduce both predation pressure upon the eggs and the energetic demands required to chase egg predators away.

In contrast, blenniids and tripterygiids nesting on lower levels of the shore face frequent attempts at egg predation (Wirtz, 1978; Almada *et al.*, 1987).

Finally, Laming *et al.* (1982) demonstrated that, when out of water, *L. pholis* shows a reduced metabolic rate. This means that the low tide time must be a period of reduced energy expenditure by the fish, which probably also helps to compensate for reduced feeding opportunities.

More detailed comparative work on the bioenergetics of the breeding male blenniids nesting in different habitats may prove to be a fruitful ground for a better understanding of the behavioural ecology of benthic fishes of rocky shores.

The authors want to express their gratitude to the following persons and Institutions that made this work possible in various ways: Instituto Superior de Psicologia Aplicada; Laboratório Marítimo da Guia; Centro Português de Actividades Subaquáticas; Dra Paula Rito; Dra Raquel Freudenthal; Dr António Luís; Dr Manuel Eduardo dos Santos; Prof. Pedro Ré; Cristina Hunter and Halder Hunter.

REFERENCES

- Almada, V.C., Barata, E.N., Gonçalves, E.J. & Oliveira, R.F. de, 1990a. On the breeding season of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae) at Arrábida, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **70**, 913-916.
- Almada, V., Dores, J., Pinheiro, A., Pinheiro, M. & Santos, R.S., 1983. Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar. Série Zoológica*, **2**, 1-166.
- Almada, V., Garcia, G. & Santos, R.S., 1987. Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* Cuvier (Pisces: Blenniidae) da costa portuguesa. *Análise Psicológica*, **2**, 261-280.
- Almada, V.C., Oliveira R.F. de, Barata E.N., Gonçalves E.J. & Rito A.P., 1990b. Field observations on the behaviour of the breeding males of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *Portugaliae Zoologica*, **1**(4), 27-36.
- Altmann, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, **49**, 227-267.
- Conover, W.J., 1980. *Practical Nonparametric Statistics*. New York: John Wiley & Sons.
- Fishelson, L., 1975. Observations on the behaviour of the fish *Meiacanthus nigrolineatus* Smith-Vaniz (Blenniidae) in nature (Red Sea) and in captivity. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **26**, 329-341.
- Fives, J.M., 1980. An account of the eggs and developmental stages of Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* (L.), with notes on the reproductive behaviour of the adults. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**, 749-757.
- Gibson, R.N., 1967. Studies on the movements of littoral fish. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 215-234.
- Gibson, R.N., 1968. The agonistic behaviour of juvenile *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Behaviour*, **30**, 192-217.
- Gibson, R.N., 1972. The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *Journal of Animal Ecology*, **41**, 189-207.
- Laming, P.R., Funston, C.W., Roberts, D. & Armstrong, M.J., 1982. Behavioural, physiological and morphological adaptations of the shanny (*Blennius pholis*) to the intertidal habitat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **62**, 329-338.
- Losey, G.S., 1976. The significance of coloration in fishes of the genus *Hypsoblennius*, Gill. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, **75**, 183-198.
- Louisy, P., 1983. *Eco-ethologie comparée de Parablennius zvonimiri (Kolombatovic, 1892) et Parablennius incognitus (Bath, 1968) (Pisces, Blenniidae)*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie.

TERRITORIALITY IN THE MALES OF LIPOPHRYS PHOLIS

- Magnhagen, C., 1986. Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**, 223-227.
- Miller, P.J., 1984. The tokology of gobioid fishes. In *Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (ed. G.W. Potts and R.J. Wootton), pp. 119-153. London: Academic Press.
- Nursall, J.R., 1977. Territoriality in redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus* - Pisces: Blenniidae). *Journal of Zoology*, **182**, 205-223.
- Phillips, R.R., 1977. Behavioural field study of the Hawaiian rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blenniidae). I. Ethogram. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **43**, 1-22.
- Qasim, S.Z., 1956. The spawning habits and embryonic development of the shanny (*Blennius pholis* L.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **127**, 79-93.
- Santos, R.S., 1985a. Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar. Série Zoológica*, **3** (29), 1-46.
- Santos, R.S., 1985b. Parentais e satélites: tácticas alternativas de acasalamento nos machos de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Arquipélago. Série Ciências da Natureza*, **6**, 119-146.
- Santos, R.S. & Almada, V.C., 1988. Intraspecific variations in reproductive tactics in males of the rocky intertidal fish *Blennius sanguinolentus* in the Azores. In *Behavioral Adaptation to Intertidal Life* (ed. G. Chelazzi and M. Vannini), pp. 421-447. New York: Plenum. [NATO ASI. Series A: Life Sciences, vol. 151.]
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1981. *Biometry*. New York: W.H. Freeman and Company.
- Thresher, R.E., 1984. *Reproduction in Reef Fishes*. Neptune City: TFH Publications.
- Wirtz, P., 1978. The behaviour of the Mediterranean Tripterygion species (Pisces, Blennioidei). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **48**, 142-174.
- Zander, C.D., 1986. Blenniidae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, vol. 3 (ed. P.J.P. Whitehead et al.), pp. 1096-1112. Paris: Unesco.
- Zander, C.D., 1990a. Habitat and prey dependent distribution of sand gobies, *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae, Teleostei), in the SW Baltic. *Zoologischer Anzeiger*, **5/6**, 328-341.
- Zander, C.D., 1990b. Prey selection of the shallow water fish *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae, Teleostei) in the SW Baltic. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **44**, 147-157.

Submitted 7 February 1991. Accepted 21 May 1991.

IV

Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce

VITOR C. ALMADA*, EMANUEL J. GONÇALVES*†, ANTÓNIO J. SANTOS* AND CÉU BAPTISTA*

*Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Rua Jardim do Tabaco 44, 1100 Lisboa, Portugal, and †Laboratório Marítimo da Guia, Faculdade de Ciências de Lisboa, Estrada do Guincho, 2750 Cascais, Portugal

(Received 25 June 1993, Accepted 19 December 1993)

In this paper we present data on the breeding ecology and patterns of nest aggregation in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae), in an area where hard substrates are very scarce. The study site was at Ria Formosa, an extensive littoral lagoon on the south coast of Portugal. The only hard materials available are bricks, tiles, stones and debris that clam culturists use to delimit their fields. The males of *S. pavo* establish nests intertidally in the holes of the bricks where they guard the eggs. Data were collected at low tide inspections of these artificial ridges and underwater behavioural observations during high tide. The main results are: (i) the same male can establish sequentially more than one nest in the same breeding season; the number of males that stay within the bricks increases before the start of the breeding season and declines towards its end; (ii) there is a large excess of mature males that do not establish nests and they are significantly smaller than the nesting males, suggesting very strong competition for nest sites; (iii) the nests of several males occur in adjacent holes of the same brick, sometimes being entirely surrounded by other nests. Thus, in this population, there is virtually no defended territory around the nest, a situation not known for other blenniid species. This pattern of nest aggregation implies both strong competition among males and reduction of aggression between neighbour parental fishes. This can be explained by the extreme scarcity and spatial distribution of available nest sites.

Key words: nest site competition; intertidal fishes; territoriality; reproductive ecology; nest aggregations; *Salaria pavo*.

INTRODUCTION

The males of blenniid fishes typically guard eggs in holes or crevices where females come to spawn. The males actively defend the nest hole and the surrounding area against conspecifics and other intruders (see reviews in Wirtz, 1978; Almada *et al.*, 1983; Thresher, 1984; Heymer, 1987). These territories may extend several tens of centimetres from the nest hole. In some tropical species, territorial behaviour is not restricted to the breeding season and fishes of both sexes may live permanently in individual territories (Fishelson, 1975; Nursall, 1977), a phenomenon never documented for any temperate species.

The behaviour of *Salaria pavo* (Risso) was studied in the Mediterranean by Fishelson (1963) and Patzner *et al.* (1986). Fishelson (1963) observed nests of *S. pavo* in Israel, in crevices of rocks, and found that 'the adult males live in permanent individual territories'. This author suggested that this species could

†Author to whom correspondence should be addressed.

form stable social groups ('reproductive units') since, on different occasions, several fishes appearing to be the same could be found in the same area. Patzner *et al.* (1986) studied a population of *S. pavo* in the Adriatic Sea and also found nests in rock crevices but noted that the fishes can use other cavities, including beer cans. They also found that the shortest inter-nest distance was 10 cm, although the males were not in direct visual contact. Moosleitner (1980) mentioned that on a sandy beach in Greece, where hard substrates were scarce, many males congregated under the same boulder during the breeding season, but he provided few details on the breeding ecology of this population. However, this finding suggests that, in conditions where nest sites are scarce and aggregated, the territories of the breeding males can be very small.

A population of *S. pavo* that breeds in a lagoon was found at Ria Formosa (Portugal) where the only hard substrates available are bricks and other debris that form the boundaries of clam cultures. The available nest sites are scarce and locally concentrated. Thus, this population provides an excellent opportunity to study the behaviour of this species under such extreme conditions. In this paper we describe the breeding ecology of this population with special reference to the patterns of nest aggregation.

MATERIAL AND METHODS

The study area was located at Ria Formosa (36°59' N, 7°51' W) on the south coast of Portugal. The study site was a lagoon formed by a succession of sand barrier islands and banks that run roughly 50 km along the coast. Although it is a very sheltered area, several channels ensure that tidal currents keep it in permanent contact with the open sea. The littoral zone of these islands, facing the lagoon, is dominated by sand and mud flats, and dense eelgrass beds are found in the subtidal zone. Almost no rocky substrate is present. The mud flats are used for clam culture, which covers the substrate artificially with a few centimetres of sand and gravel. The boundaries of adjacent clam cultures are delimited by bricks, tiles, stones, and many kinds of hard debris that form little ridges 10–20 cm high. Alongside the 'clam fields' runs a network of artificial channels consolidated with stones, tiles and sand sacks that establish a permanent connection with the lagoon. Although during low tide, the clam fields stay exposed, the water keeps flowing in and the channels never dry out. The fauna and flora of the clam fields is characteristic of a soft bottom substrate. However, along the ridges it is replaced by a heterogenous community with several species commonly found in rocky intertidal habitats (e.g. *Fucus* sp., *Ulva lactuca*, *Enteromorpha* sp., *Chthamalus* sp., *Gibbula* spp., *Mytilus galloprovincialis*, *Patella* sp.). It is in this particular habitat that *S. pavo* are found, being absent from the seaward coast of the sand islands.

All the nests found occurred intertidally in these ridges. Although many individuals move to the channels and adjacent eelgrass beds when the tide ebbs, a substantial number of fishes can also be found out of water during low tide, in the ridges, under stones and tiles and inside bricks.

Field observations were made both during high and low tide in the years 1987, 1988 and 1990. A region, 40 m in length, of ridges was selected for regular inspection during low tide. Each nest or shelter site was described and its location mapped. The presence of egg masses was also recorded. All the fishes found were captured by a hand net, measured to the nearest mm, sexed by observation of the genital papillae and secondary sexual characters, weighed and marked. Marking was performed by cutting two or three rays of the dorsal fin, according to a predetermined code so that each fish could be recognized individually. At each visit all individuals were inspected for marks and their identity recorded. This procedure took only a few minutes. The fishes were left for a while in clear water and subsequently they were placed exactly where they were found

TABLE I. Percentage of nesting males, non-nesting males, females and juveniles in bricks and other materials (tiles, stones, etc.) during low tide. Data pooled for all inspections made during the breeding seasons of 1988 and 1990

	Bricks (%)	Other materials (%)	Total (n)
Males with eggs	97.6	2.4	124
Males without eggs	45.7	54.3	70
Females	58.1	41.9	86
Juveniles	0	100	2

together with their nests or other shelter objects. No casualties or egg mass destruction were observed and the males continued to guard their nests.

During high tide, focal observations were made by skin-diving, focusing on specific nests or groups of nests. The number of fishes found in each location and their sex (whenever possible) were noted. A total of 13 h 6 min of observation was made.

Statistical analysis of the data was performed using the PC computer program Statgraphics (version 4.0) (Copyright 1985–1989 STSC, Inc. and Statistical Graphics Corporation) and the simulation statistical program Actus (Estabrook & Estabrook, 1989) designed for the analysis of contingency tables. This program is specially useful to analyse tables with small values that yield very low expected frequencies not meeting the assumptions of standard χ^2 tests. It uses random numbers to simulate 1000 tables, each with the same row and column total of the original table. Each simulated table is compared with the original data table. The numbers of cases out of 1000 simulations in which the simulated count for each cell does not exceed the observed count for that cell and the cases in which the observed counts do not exceed the simulated counts, are presented separately. In both situations, values smaller than 50 are one-tailed significant ($P < 0.05$). The significance of χ^2 is assessed by the number of times out of 1000 that the value of χ^2 for the simulated tables is equal to or greater than that for the original table (Estabrook & Estabrook, 1989).

RESULTS

NEST SITE SELECTION

The nesting males were found almost exclusively in the cavities of the bricks, most of which remain out of water during low tide (Table I). Not all the bricks were used as nests. Only those having one of the ends obstructed and the other opening narrowed, usually by remnants of concrete, were used. Juveniles, females and non-nesting males, on the contrary, were rather less selective concerning the kind of materials under which they sheltered.

There was an excess of nesting males in the bricks and of non-nesting males and females in other materials (Table II). The difference in the use of bricks by nesting males, non-nesting males and females may have been due either to differential substrate preferences or to active exclusion of the other fishes by the nesting males. If so, we would expect that, when the number of nesting males decreased, the number of non-nesting males and females would increase and vice versa, yielding a negative correlation. This was not the case (Spearman rank correlation: $r_s = 0.086$, $P = \text{n.s.}$, $n = 6$ monthly inspections during the breeding season).

TABLE II. Statistical analysis of the data shown in Table I using ACTUS. (a) Cases in which the simulated values did not exceed the observed values. (b) Cases in which the observed values did not exceed the simulated values. $\chi^2=59.372$, d.f.=3, $P<0.001$. For details see Material and Methods

	Males with eggs	Males without eggs	Females	Juveniles
(a) Bricks	999	62	27	225
Other materials	0*	994	1000	977
(b) Bricks	2*	945	981	1000
Other materials	1000	11*	2*	122

* $P<0.05$ (one tailed).

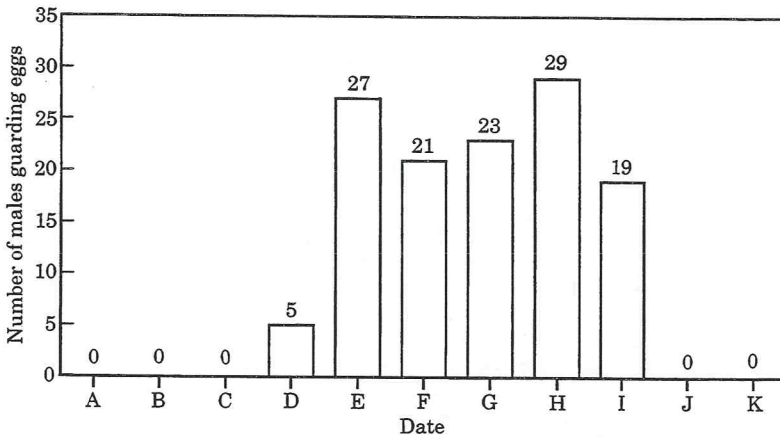


FIG. 1. Numbers of males found guarding eggs at low tide inspections in the years of 1988 and 1990. The observations are sequenced by months; letters stand for the following dates: A, 12 February 1990; B, 18–20 March 1988; C, 30 March 1990; D, 27 April 1990; E, 20–21 May 1988; F, 25 May 1990; G, 28–29 June 1988; H, 30–31 July 1988; I, 2–3 September 1988; J, 3 October 1988; K, 30 October 1988.

BREEDING SEASON

The breeding season of this population was studied by monthly inspections of holes used as nests during the years 1988 and 1990 (Fig. 1). Data for the 2 years are presented together since there were not enough monthly observations in each year. This population had a very extended breeding season, starting by the end of April and ending in September. On 27 September 1987 three males were still found guarding eggs (not included in Fig. 1 because data were collected in a different set of ridges). This contrasts sharply with the 2.5 months breeding season (early June to the middle of August) of the Adriatic population studied by Patzner (1983).

TEMPORAL PATTERNS OF NEST OCCUPATION

The males were not permanent occupants of the nests (Fig. 2). Their number increased with the approach of the breeding season and declined as it ended. Since in 1988 the observations started only in March, this increase before the

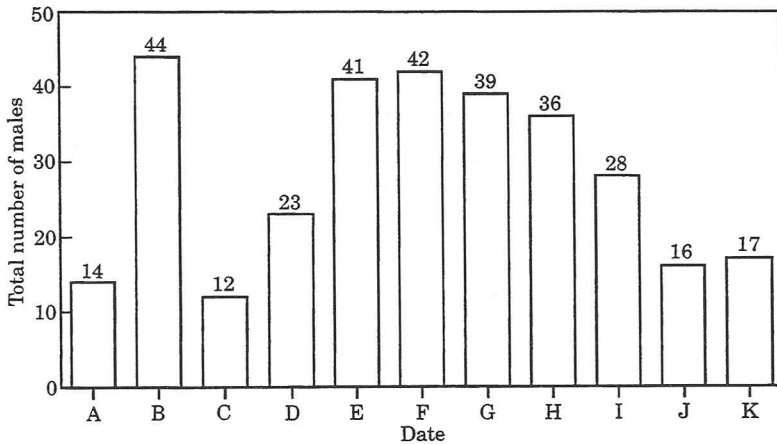


FIG. 2. Total number of males found in the study area at low tide inspections in the years of 1988 and 1990. The observations are sequenced by months; letters stand for the following dates: A, 12 February 1990; B, 18–20 March 1988; C, 30 March 1990; D, 27 April 1990; E, 20–21 May 1988; F, 25 May 1990; G, 28–29 June 1988; H, 30–31 July 1988; I, 2–3 September 1988; J, 3 October 1988; K, 30 October 1988.

onset of the breeding season was not visible. For reasons that are unclear, there were also differences between the temporal pattern of variation of the number of males between the 2 years studied. While in 1988 the number of males reached its maximum in March, some weeks before breeding had started, in 1990 the number of males continued to increase until May, some weeks after breeding had started.

During the entire breeding season there was always an excess of males that did not guard eggs (compare Figs 1 and 2). The proportion of males guarding eggs ranged from 21.7% in April to 80.6% in July.

SIZE DIFFERENCES BETWEEN NESTING AND NON-NESTING MALES

The size of the nesting males was significantly greater than that of the non-nesting males (standard length (cm): mean=11.3, s.d.=1.11, range=8.9–13.4, $n=29$, for nesting males; and mean=9.4, s.d.=1.41, range=6.8–12.9, $n=20$, for non-nesting males) (Mann–Whitney test: $Z = -4.104$, $P < 0.001$). Active sperm was collected from the vas deferens of the non-nesting males and their gonado-somatic index (GSI) was equal to or greater than that of the nesting males (Almada *et al.*, unpublished), indicating that they were mature. Thus, they represent an excess of mature fishes that did not establish nests.

SEX-RELATED DIFFERENCES IN THE PRESENCE OF FISHES IN THE NESTING AREA

A total of 151 fishes, 85 males (56%) and 66 females (44%), were marked individually (Table III). These numbers were used to generate expected frequencies of males and females to test the hypothesis that, at the low tides of the breeding season (May to September), the number of fishes inspected (83 males and 43 females) was a random sample of the total number of fishes that visited the area. A goodness of fit test showed that, during the breeding season there

TABLE III. Total numbers of males and females inspected, marked and recaptured during low tide observations of the ridges in 1988. The recapture rate (recaptured fishes/inspected fishes) is also provided. October 1—inspection at 3 October 1988; October 2—inspection at 30 October 1988

Month	Inspected		Marked		Recaptured		Recapture rate	
	Males	Females	Males	Females	Males	Females	Males	Females
March	23	9	23	9	—	—	—	—
May	22	16	13	15	9	1	0.40	0.06
June	23	11	14	11	9	0	0.39	0.00
July	26	9	12	5	14	4	0.54	0.44
September	12	7	10	7	2	0	0.17	0.00
October 1	10	12	8	11	2	1	0.20	0.08
October 2	11	11	5	8	6	3	0.55	0.27
Total	127	75	85	66	42	9	0.33	0.12

was a higher percentage of males (65.9%) than expected ($\chi^2=4.985$, d.f.=1, $P<0.05$, data pooled for the total number of low tide inspections). The same comparison for the inspections outside the breeding season did not reveal any significant difference between observed and expected values ($\chi^2=0.111$, d.f.=1, $P=n.s.$).

The recapture rate of males was higher than that of females at each visit (Wilcoxon signed ranks test: $Z=2.041$, $P<0.05$, $n=6$). Thus, during low tide, in the breeding season, males tended to stay more consistently than females in the nesting area.

The proportion of the total number of marked females that could be recaptured was significantly lower than that of males (Fisher's exact probability test: $Z=3.321$, $P<0.001$).

Taken together, the results of low tide inspections indicate that the proportion of males that stayed in the nesting area during the breeding season was much higher than that of females, and each individual female tended to stay less frequently in the nesting area than each individual male.

During diving observations, shortly after the tide began to rise, many females and non-nesting males could be seen approaching the nests, moving along the channels and the ridges, indicating that an important fraction of females as well as non-nesting males moved from the adjacent eelgrass beds to the breeding area. To test this hypothesis we compared the numbers of males and females observed in each brick or set of bricks during high tide with the numbers observed in the same sites at low tides of the same month. Since each site was inspected monthly, once at low tide and observed several times during high tides, the counts for all high tide observations of each site were averaged. Data for this analysis were collected at eight sites. Three of them were inspected again in a subsequent month, yielding a total of 11 comparisons. There were significantly more males and more females at high tide observations (males: mean=6.3, s.d.=3.20, range=2.3–11.3, $n=69.2$; females: mean=1.9, s.d.=1.21, range=0–4.5, $n=21.0$) than at low tide inspections (males: mean=3.5, s.d.=2.06, range=1–7, $n=38$; females: mean=0.36, s.d.=0.48, range=0–1, $n=4$) (Wilcoxon signed ranks test:

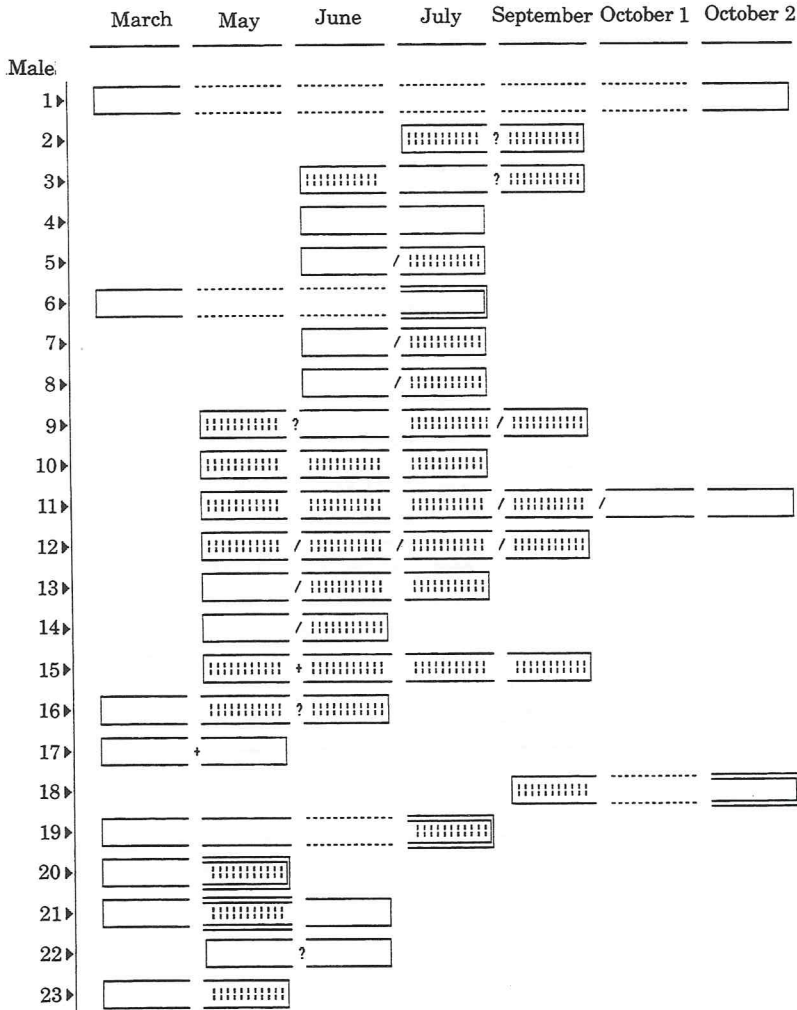


FIG. 3. Data for 23 individually identified males that were followed during low tide inspections in 1988. Symbols are as follows: |||||, eggs present in the nest; /, change of hole in the same brick; ?, change of hole uncertain; +, change of hole to another brick; =, change of hole to another ridge, ----, information missing. October 1, inspection at 3 October 1988; October 2, inspection at 30 October 1988.

$Z=2.412$, $P<0.05$, $n=11$, for males, and $Z=2.214$, $P<0.05$, $n=11$, for females). Note that the numbers of fishes counted at high tide were very conservative, as only those fishes that could be seen simultaneously were considered.

These results confirm that many females and non-nesting males visited the nesting area during high tide, and that the nest sites were not commonly used as shelter by females and non-nesting males during low tide, at least during the breeding season.

Nesting males tended to stay in the breeding area during most of the breeding season, many of them being found in the same nest for 2 or more months (Fig. 3).

TABLE IV. Numbers of fishes found in group and in isolation during low tide inspections in the breeding season of 1988. For a definition of group see text

	Males with eggs		Males without eggs		Females	
	Group	Isolation	Group	Isolation	Group	Isolation
May	22	5	6	5	9	9
June	17	6	4	3	7	4
July	23	6	0	4	5	4
September	9	10	4	3	4	6
Total	71	27	14	15	25	23

TABLE V. Statistical analysis of the data shown in Table IV using ACTUS. (a) Cases in which the simulated values did not exceed the observed values. (b) Cases in which the observed values did not exceed the simulated values. $\chi^2=8.889$, d.f.=2, $P<0.05$. For details see Material and Methods

	Males with eggs	Males without eggs	Females
(a) Groups	936	191	179
Isolation	42*	925	930
(b) Groups	80	878	865
Isolation	972	121	109

* $P<0.05$ (one tailed).

Some males could establish more than one nest during the breeding season, sometimes being found guarding eggs many metres away from the previous nest.

These results were based on data for males that could be recognized individually by their marks.

PATTERNS OF SPATIAL DISTRIBUTION OF NESTS

One remarkable feature of this population was the fact that nesting males could occur in adjacent cavities of the same brick. Thus, when they were 'head out' as blenniids typically are, the males were in visual contact, with the nest entrances separated only by the thin brick walls. In some bricks, we found nesting males in cavities almost entirely surrounded by other nests. A fish was classified as being in a group if other fishes were collected from the same brick on the same occasion. The great majority of nests was found in groups with other nesting males (Tables IV and V).

The mean number of nesting males per group was 2.95 (range=2-6, $n=21$). Most groups included two or three nesting males, although two groups with six nesting males were found. Moreover, the majority of the nests (65 of 81) was separated from one or more neighbouring nests only by a thin brick wall. Thus we conclude that, for the nesting males of this population, there was no defended area surrounding the nest, contrary to what is typical for blenniid breeding males.

Another indication of an extreme reduction of territoriality was the fact that, in five nests inspected during low tide, one other individual was collected from the cavity where the guarding male stayed with the eggs (a female in four cases and an unsexed individual in the fifth).

DISCUSSION

The present population of *S. pavo* differed in several aspects from other Mediterranean populations of the same species. While in the populations studied by Fishelson (1963) and Patzner *et al.* (1986) the males defended territories around their nest hole, as typical for blenniids (e.g., Wirtz, 1978; Almada *et al.*, 1983; Thresher, 1984; Heymer, 1987), in our population, the majority of males occupied contiguous brick holes and, for many males, there was virtually no defended area except the nest itself. While Fishelson (1963) suggested that females could form stable social groups with males, in our population the majority of females did not stay in the spawning area during low tide, approaching the nests as the tide rose. The differences in the recapture rate between sexes and the changes of the composition of groups from month to month show that, on each visit, different females joined each group. Thus, there is strong evidence against the stable association hypothesis for this population. Our results also differ from those of Moosleitner (1980), who studied another Mediterranean population on a sandy beach where hard substrate was very scarce, as in the present study. In both cases dense nest aggregations were found. In Moosleitner's population, however, the females stayed in the nesting area during the breeding season and the males continued to occupy the same substrate outside the spawning season. In our study, the nest sites were not the preferred shelter sites. Indeed, not only were most females tidal visitors to the nesting area, but also most males moved to the nest sites shortly before breeding started. Their number declined at the end of the breeding season, so they did not occupy permanent territories contrary to what was observed in a population in Israel (Fishelson, 1963), and in many tropical blenniids (Fishelson, 1975; Nursall, 1977). It could be argued that the females were excluded from the nesting area by the males. Although the available data did not support this hypothesis, as the number of females did not increase in the months when the number of males decreased, this subject deserves further investigation in the future.

Except for the extreme reduction of the territories, the data conform to the pattern found in other intertidal blenniids of the temperate eastern Atlantic. Both in *Lipophrys pholis* (L.) (Gibson, 1967; Almada *et al.*, 1992) and *Coryphoblennius galerita* (L.) (Almada *et al.*, 1983), the males move to the nesting area only as the breeding season approaches and territoriality ceases at the end of the breeding season. Females are non-territorial throughout the year and no stable groups are known. A similar situation was found in a population of *Lipophrys canevae* (Vinciguerra) breeding intertidally in the Atlantic coast of Portugal (unpublished data). The same pattern was also found in *Parablennius sanguinolentus* (Pallas) at the Azores (Santos *et al.*, 1989). In reviewing the biology and behaviour of littoral fishes, Gibson (1969, 1982) found that permanent territories are not widespread in intertidal fishes, although in many species home ranges are commonly found.

We suggest that in conditions where strong tides and seasonality prevail, the ecological factors must exert a strong pressure against permanent territoriality in intertidal fishes with male parental care. Indeed, for a fish to live on a permanent territory centred on a nest site, the defended area must also provide adequate shelter and, if it is to be economically defensible, a consistent availability of food resources throughout the year (Brown, 1964). This is unlikely if food abundance, degree of cover, temperature and other factors vary strongly in their spatio-temporal patterns, as is the case for temperate shores. In these circumstances, it is likely that the best nest site and feeding site do not coincide, as reported for temperate gobies by Magnhagen (1986) and Zander (1990).

The most striking features of our population are the extreme reduction of male breeding territories and the formation of nest aggregations, not yet reported for any other blenniid species. Colonial nesting was reported by many authors (Fishelson, 1970; Bietz, 1981; Gross & MacMillan, 1981; Ribbink *et al.*, 1981), and its possible functions discussed by Wilson (1975), Loiselle & Barlow (1978), Krebs & Davies (1987). Keenleyside (1979) and Turner (1986) discuss teleost breeding systems generally. Gross & MacMillan (1981) restrict the use of the term coloniality to cases 'when proximity is a result of social attraction rather than habitat shortages . . .'. The data presented in this paper do not exclude the possibility of active attraction by conspecifics and this issue needs to be resolved in the future by experimental work. However, the nest aggregations that we found seem to be explained easily by the shortage of adequate nest sites and their patterns of spatial distribution, as reported by Moosleitner (1980). As mentioned above, only brick holes with one of the openings obstructed, and the other opening usually narrowed by remains of concrete, were used as nests. These structures were very scarce and concentrated locally in some bricks. Indeed, while most bricks did not satisfy these requirements, some had several adjacent cavities that fulfil them, depending on the circumstances under which they were taken from demolished buildings. The fact that a large proportion of mature males did not establish nests and that those that did were larger than average, suggested strong competition for a limited supply of adequate holes. This hypothesis predicts that nests vacated during the breeding season should be occupied quickly by floater males. Preliminary evidence supports this prediction. In seven nests in which we removed the parental male, four were occupied by another male within 24 h. In contrast to this situation, in a study of *L. pholis* nesting on an area where nest holes were in large supply, vacated nests were never reoccupied during the same breeding season (Almada *et al.*, 1992).

For these male aggregations to be possible, a strong reduction of aggression among neighbouring males must occur. Preliminary observations indicate that, while prior to the start of the breeding season males fight intensely for nest sites, after the males occupy nests, agonistic interactions among neighbouring males are very uncommon. It would be of great interest to perform comparative work in order to determine if this reduction of inter-male aggression represents a genetic trait of this population or if it is an expression of phenotypical behavioural plasticity of this species, in given ecological situations.

Almada *et al.* (1992) hypothesized that one of the functions of the breeding territories of male blenniids was the defence of a food reserve upon which the parental male can rely. Since, in this population, the territories of the parental

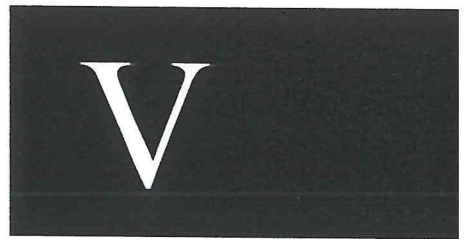
males were reduced to a minimum (the nest hole), there was no feeding area defended around the nest. Thus, the hypothesis predicts that parental males of this population must rely upon body reserves accumulated before the establishment of the nests, showing a sharper decline in their condition factor throughout the breeding season, when compared with breeding males of populations that control larger territories. Nest aggregations as those described in this paper, should provide an opportunity to test this hypothesis in the future (Almada *et al.*, in preparation).

The present study was supported financially by Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza. The authors are grateful to the following persons and institutions: administration and staff of Parque Natural da Ria Formosa, specially its director Arq.^{to} Nuno Lecoq; Paula Rito, Carlindo Xavier, Miguel Wallenstein, João Pedro da Conceição, who helped in the field work; Instituto Superior de Psicologia Aplicada and Laboratório Marítimo da Guia; Dra. Teresa Avelar and Teresa Guedes who reviewed the English; Professor Lev Fishelson for his careful review of the manuscript and many helpful suggestions; and two anonymous referees for their useful suggestions and criticisms.

References

- Almada, V., Dores, J., Pinheiro, A., Pinheiro, M. & Santos, R. S. (1983). Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar—Série Zoológica* 2, 1–166.
- Almada, V., Gonçalves, E. J., de Oliveira, R. F. & Barata, E. N. (1992). Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 72, 187–197.
- Bietz, B. F. (1981). Habitat availability, social attraction and nest distribution patterns in longear sunfish (*Lepomis megalotis peltastes*). *Environmental Biology of Fishes* 6, 193–200.
- Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* 76, 160–169.
- Estabrook, C. B. & Estabrook, G. F. (1989). ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Historical Methods* 22, 5–8.
- Fishelson, L. (1963). Observations on littoral fishes of Israel. I. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei: Blenniidae). *Israel Journal of Zoology* 12, 67–80.
- Fishelson, L. (1970). Behaviour and ecology of a population of *Abudefduf saxatilis* (Pomacentridae, Teleostei). *Animal Behaviour* 18, 225–237.
- Fishelson, L. (1975). Observations on the behaviour of the fish *Meiacanthus nigrolineatus* Smith-Vaniz (Blenniidae) in nature (Red Sea) and in captivity. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 26, 329–341.
- Gibson, R. N. (1967). Studies on the movements of littoral fish. *Journal of Animal Ecology* 36, 215–234.
- Gibson, R. N. (1969). The biology and behaviour of littoral fish. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 7, 367–410.
- Gibson, R. N. (1982). Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 20, 363–414.
- Gross, M. R. & MacMillan, A. M. (1981). Predation and the evolution of colonial nesting in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8, 163–174.
- Heymer, A. (1987). Comportement agonistique, stratégies reproductrices et investissement parental chez *Blennius basiliscus* (Teleostei, Blenniidae). *Revue Française d'Aquariologie* 14, 89–108.

- Keenleyside, M. H. A. (1979). *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Berlin: Springer-Verlag.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1987). *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Loiselle, P. V. & Barlow, G. W. (1978). In *Contrasts in Behaviour* (Reese, E. S. & Lighter, F. J., eds), pp. 31–76. New York: John Wiley & Sons.
- Magnhagen, C. (1986). Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**, 223–227.
- Moosleitner, H. (1980). Zentrale Laichstelle ermöglicht *Blennius pavo*, Risso 1810 (Blenniidae, Perciformes, Teleostei) die Besiedlung von Sandgrund. *Zoologischer Anzeiger* **204**, 82–88.
- Nursall, J. R. (1977). Territoriality in redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus*—Pisces: Blenniidae). *Journal of Zoology* **182**, 205–223.
- Patzner, R. A. (1983). The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). I. Ovarian cycle, environmental factors and feeding. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **36**, 105–114.
- Patzner, R. A., Seiwald, M., Adlgasser, M. & Kaurin, G. (1986). The reproduction of *Blennius pavo*. V. Reproductive behaviour in natural environment. *Zoologischer Anzeiger* **216**, 338–350.
- Ribbink, A. J., Marsh, A. C. & Marsh, B. A. (1981). Nest-building and communal care of young by *Tilapia rendalli* Dumeril (Pisces: Cichlidae) in Lake Malawi. *Environmental Biology of Fishes* **6**, 219–222.
- Santos, R. S., Almada, V. C. & Santos, A. J. F. (1989). Field experiments and observations on homing and territoriality in intertidal blennies. In *Ethoexperimental Approaches to the Study of Behaviour* (Blanchard, R. J., Brain, P. F., Blanchard, D. C. & Parmigiani, S., eds), pp. 623–632. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Thresher, R. E. (1984). *Reproduction in Reef Fishes*. Neptune City: T.F.H. Publications.
- Turner, G. (1986). Teleost mating systems and strategies. In *The Behaviour of Teleost Fishes* (Pitcher, T. J., ed.), pp. 253–274. London: Croom Helm.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wirtz, P. (1978). The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces, Blennioidei). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **48**, 142–174.
- Zander, C. D. (1990). Habitat and prey dependent distribution of sand gobies, *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae, Teleostei), in the SW Baltic. *Zoologischer Anzeiger* **516**, 328–341.



Courting females: ecological constraints affect sex roles in a natural population of the blenniid fish *Salaria pavo*

VITOR C. ALMADA, EMANUEL J. GONÇALVES, RUI F. OLIVEIRA & ANTÓNIO J. SANTOS

Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Rua Jardim do Tabaco 44, P-1100 Lisboa, Portugal

(Received 2 August 1994; initial acceptance 20 September 1994; final acceptance 22 November 1994; MS. number: sc-1034)

In most animal species females are the sex with the limiting reproductive rate, which promotes the predominance of male intra-sexual competition, active courtship and more developed epigamic characters in males (Trivers 1985). In some species, however, sex-role reversal occurs, and the females actively court and compete for mates (insects: Gwynne 1981; Svensson & Petersson 1987; stomatopods: Hatzilios & Caldwell 1983; poison-arrow frog: Wells 1978; birds: Petrie 1983; Reynolds et al. 1986; Colwell & Oring 1988; pipefish: Berglund et al. 1989; Berglund & Rosenqvist 1990, 1993; Rosenqvist 1990). In these cases the operational sex ratio is biased towards females so that the reproductive rate is higher in females, often because of special features of male reproductive biology (e.g. pipefish; Berglund et al. 1989). In this paper we present evidence for ecological modulation of sex roles in a natural population of the blenniid fish *Salaria pavo* (Risso).

While in other known populations of this species parental males defend nesting territories where they actively court females (Fishelson 1963; Patzner et al. 1986), in the population studied, where nest sites are very scarce, courtship is almost entirely initiated by females, and both male and female intra-sexual competition occurs.

Males of *S. pavo* establish nests in natural cavities where they guard the eggs. Several females may visit a single nest and each female may spawn successively with different males during the breeding season (Patzner et al. 1986). The courtship in this species is usually initiated by the male (lateral jerking, zig-zag swimming and figure-8 swimming) and receptive females respond with a specific display (nuptial coloration, rapid respiratory movements, pectoral fin fanning and exposure of the ventral region to the male; Patzner et al. 1986).

The population we studied occurs in a lagoon (Ria Formosa, southern Portugal), where the only available cavities are in bricks used by clam-culturists to delimit their fields. Only those brick holes that have one of the openings obstructed serve as potential nest sites, and some bricks have several such holes. In such bricks guarding males form dense nest aggregations and do not defend a territory around the nest site. There is an excess of mature males that cannot establish nests and nesting males are significantly larger than non-nesting males. A detailed description of this population and its ecology is provided in Almada et al. (1994).

Behavioural observations on 97 nests were conducted by snorkelling in the breeding seasons of 1989 and 1994 (total observation time=28 h, 54 min; each observation lasted from 15 to 90 min with an average of 25 min). In each observation we recorded the following variables: number of nests in the brick; number of visits and sex of the visitor; number of agonistic interactions and the identity (parental, floater or female) of the participants, and number of courtship episodes and the sex of the initiator.

There was a high level of competition for nest sites among the males. Intruding males were often observed to threaten and sometimes bite the protruding head of the guarding males, and most agonistic interactions between guarding and intruding males were initiated by the latter (chi-squared goodness-of-fit test assuming equal frequencies: $\chi^2=20.6$, $df=1$, $P<0.001$). Removal experiments confirmed the intense male competition for nests. In 15 nests in which the parental male was removed, 10 had been reoccupied by another male by the following day. This re-occupation rate is much higher than that found in a natural population of another intertidal blenny

(*Lipophrys pholis* (L.)) nesting in a rocky shore habitat with no nest site limitations (Almada et al. 1992).

Courtship was initiated almost exclusively by females which often actively displayed to a succession of neighbouring males without the latter showing any courtship. In 598 courtship episodes observed the male actively courted in only one case. This is not due to a lack of courtship repertoire in the males since in aquaria males from this population actively courted females (unpublished data), exhibiting the behavioural patterns described by Fishelson (1963) and Patzner et al. (1986) for the males of other populations of this species.

The males were highly selective in which females they admitted to their nests (success of female courtship=3.69%, $N=597$) and were aggressive towards courting females (partial correlation between agonistic interactions directed by the guarding males towards visiting females and female courtship, controlling for the number of female visits: $r=0.77$, $df=63$, $P<0.001$). The observed nests had on average 89.1% of their inner surface covered by eggs ($SD=17.5\%$, maximum 100%, minimum 40%, $N=53$).

Females preferentially attacked other females rather than guarding males and floaters (frequency of agonistic interactions (number of interactions/number of visits by the sex that initiated the interaction): females-females: $\bar{X} \pm SD=0.127 \pm 0.259$, $N=62$; females-males: 0.06 ± 0.152 , $N=56$; Mann-Whitney U -test: $z=-2.12$, $P<0.05$) but male-male aggression was more frequent than female-female aggression (frequency of agonistic interactions (number of interactions/number of visits by the sex that initiated the interaction): males-males: $\bar{X} \pm SD=0.786 \pm 1.08$, $N=40$; females-females: 0.127 ± 0.259 , $N=62$; Mann-Whitney U -test: $z=-5.30$, $P<0.001$; only aggression between floaters and between floaters and guarding males was included in the test as there were only two interactions between guarding males in 63 focal observations). There is a significant partial correlation between the frequency of courtship episodes by females and the frequency of agonistic interactions between females in each nest, after controlling for the number of visiting females ($r=0.74$, $df=63$, $P<0.001$). This finding, together with the qualitative observations on active interference by females in courtship episodes, suggest

the existence of female-female competition for males in this population.

When considering cases of sex-role reversal in species with male parental care it is assumed that females are both the most active sex in courtship and the sex in which competition is strongest (Rosenqvist 1990; Berglund 1991). This link is logical when the number of offspring that may be cared for by a male is limited by physical constraints (e.g. size of ventral brooding area in male syngnathids), although it may not be true in all cases (e.g. *Hippocampus fuscus*; Vincent 1994). However, the operational sex ratio may be biased not only by physical limitations of one sex but, among other factors, also by the availability of nest sites in species in which males guard the offspring in a nest. In this case there is no theoretical reason for a link between a more active sex role and greater inter-sexual competition in females, since the males must also compete for nest sites. The present data indicate that in this population nest site availability is an ecological factor that limits the number of males that can guard eggs, which in turn limits spawning opportunities for the females. In this context female courtship is associated with high levels of both inter-male and inter-female competition. It is interesting to note that in aquarium studies of a closely related species, *Salaria basilisca* (Valenciennes), Heymer (1987) found that courtship is also initiated only by females. This species lives in *Posidonia oceanica* (L.) beds in which hard substrates for nests are probably very scarce.

Suppression of male courtship behaviour may be explained by acute competition for nest sites among males, associated with the females' high levels of readiness to spawn. If a male left a nest to court, there would be a high risk that an intruding male would take over the nest or enter the nest to ejaculate (in this species the sperm must be released in the water before the female spawns; Patzner 1984). This may also explain the suppression of territorial behaviour in this population. The females' role in courtship is possible because of the pre-existence of a female display in the species' behavioural repertoire, and because of the strong pressure on females to find spawning opportunities.

This study is part of a project financed by JNICT (PBIC/1313/MAR/92). We thank the staff of Parque Natural da Ria Formosa for valuable help during the field work, and especially its

director Arq. Nuno Lecoq whose institutional support made this study possible. We also thank Teresa Avelar, Angela Turner and two anonymous referees for their valuable comments on the manuscript.

REFERENCES

- Almada, V. C., Gonçalves, E. J., de Oliveira, R. F. & Barata, E. N. 1992. Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **72**, 187–197.
- Almada, V. C., Gonçalves, E. J., Santos, A. J. & Baptista, M. C. 1994. Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. *J. Fish Biol.*, **45**, 819–830.
- Berglund, A. 1991. Egg competition in a sex-role reversed pipefish: subordinate females trade reproduction for growth. *Evolution*, **45**, 770–774.
- Berglund, A. & Rosenqvist, G. 1990. Male limitation of female reproductive success in a pipefish: effects of body size differences. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **27**, 129–133.
- Berglund, A. & Rosenqvist, G. 1993. Selective males and ardent females in pipefishes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **32**, 331–336.
- Berglund, A., Rosenqvist, G. & Svensson, I. 1989. Reproductive success of females limited by males in two pipefish species. *Am. Nat.*, **133**, 506–516.
- Colwell, M. A. & Oring, L. W. 1988. Sex ratios and intrasexual competition for mates in a sex-role reversed shorebird, Wilson's phalarope (*Phalaropus tricolor*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **22**, 165–173.
- Fishelson, L. 1963. Observations on littoral fishes of Israel. I. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae). *Israel J. Zool.*, **12**, 67–80.
- Gwynne, D. T. 1981. Sexual difference theory: Mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science*, **213**, 779–780.
- Hatzios, M. E. & Caldwell, R. L. 1983. Role reversal in courtship in the stomatopod *Pseudoguilja ciliate* (Crustacea). *Anim. Behav.*, **31**, 1077–1087.
- Heymer, A. 1987. Comportment agonistique, stratégies reproductrices et investissement parental chez *Blennius basiliiscus* (Teleostei, Blenniidae). *Revue fr. Aquariol.*, **14**, 89–108.
- Patzner, R. A. 1984. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae) II. Surface structures of the ripe egg. *Zool. Anz.*, **213**, 44–50.
- Patzner, R. A., Seiwald, M., Adlgasser, M. & Kaurin, G. 1986. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae) V. Reproductive behavior in natural environment. *Zool. Anz.*, **216**, 338–350.
- Petrie, M. 1983. Female moorhens compete for small fat males. *Science*, **220**, 413–415.
- Reynolds, J. D., Colwell, M. A. & Cooke, F. 1986. Sexual selection and spring arrival times of red-necked and Wilson's phalaropes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18**, 303–310.
- Rosenqvist, G. 1990. Male mate choice and female-female competition for mates in the pipefish *Nerophis ophidion*. *Anim. Behav.*, **39**, 1110–1115.
- Svensson, B. G. & Petersson, E. 1987. Sex-role reversal courtship behaviour, sexual dimorphism and nuptial gifts in the dance fly *Empis borealis* (L.). *Ann. Zool. Fenn.*, **24**, 323–334.
- Trivers, R. 1985. *Social Evolution*. Menlo Park, California: Benjamin Cummings.
- Vincent, A. C. J. 1994. Seahorses exhibit conventional sex roles in mating competition, despite male pregnancy. *Behaviour*, **128**, 135–151.
- Wells, K. D. 1978. Courtship and parental behavior in a panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). *Herpetologica*, **34**, 148–155.

VI

FEMALE MIMICRY AS A MATING TACTIC IN MALES OF THE BLENNIID FISH *SALARIA PAVO*

EMANUEL J. GONÇALVES, VITOR C. ALMADA, RUI F. OLIVEIRA AND
ANTÓNIO J. SANTOS

Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, R. Jardim do Tabaco
44, 1100 Lisboa, Portugal

In this paper we present evidence for female mimicry in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae). Parental males differ markedly from females by the presence of a large crest on the head and anal glands on the two spiny rays of the anal fin. We found a proportion of smaller and younger males that are almost identical to females both in morphology and behaviour. These 'female-like' males lack secondary sexual characters and actively court parental males, displaying the female's colour pattern and courting behaviour. These males are sexually mature and their gonadosomatic indices are higher than those of parental males. Female mimicry is considered to be a functional way to achieve sneak fertilizations.

INTRODUCTION

In many teleost species in which males compete aggressively for females, some males (typically small ones) adopt behaviours and colour patterns that mimic those of the receptive females as a means of approaching spawning fish and sneaking fertilizations (for a recent review on the occurrence of these alternative reproductive tactics see Taborsky, 1994).

In blenniids, spawning takes place in cavities defended by males which guard the eggs until hatching (e.g. Gibson, 1969, 1982; Thresher, 1984; Almada & Santos, 1995). In this family, although the reproductive behaviour of several species has been studied in detail (for a review see Almada & Santos, 1995), alternative mating tactics have only been found in *Parablennius sanguinolentus* (Pallas, 1811) (Santos, 1985; Santos & Almada, 1988; Santos, 1992; Santos et al., 1995). In this species, small mature males lacking secondary sexual characters, act as sneakers, seeking opportunities to intrude into the nests of parental males during spawning, whereas somewhat larger males behave as satellites (*sensu* Wirtz, 1982) of specific nests. Both types of parasitic males are younger and smaller than parental males. In other blennioids, nest intrusions and sneaking by smaller and younger males were described for several tripterygiid species (Wirtz, 1978; Thresher, 1984; de Jonge & Videler, 1989).

Although in the previously-mentioned cases parasitic males differ from territorial males presenting colour patterns and/or morphological characteristics similar to females, no female mimicry was found. Sneakers get access to spawning females by quick intrusions into the nests.

In this paper, we present evidence for female mimicry in sneaking males of the blennioid *Salaria pavo* (Risso, 1810). Although large males and females differ markedly in morphology and colour patterns (Fishelson, 1963; Patzner et al., 1986), we found small 'female-like' males that display the female's spawning colour pattern and courtship behaviour to sneak fertilizations. The large males with fully developed crests and anal glands were either parentals (defending a nest) or floaters (that move around the nests and often behave aggressively to the nesting males). The breeding ecology and behaviour of this population have been described by Almada et al. (1994) and Almada et al. (1995). Parental males form dense nest aggregations and females are the courting sex, actively displaying to males and competing intensely for access to nests, which are very scarce in the study area.

MATERIAL AND METHODS

Behavioural observations were conducted by snorkelling on 97 nests in the breeding seasons of 1988 and 1994 (total observation time was 24 h 54 min). In each observation we recorded: (a) the number of nests in each aggregation; (b) the number of visits and identity of the visitor (floater, large males with developed secondary sexual characters i.e. a large crest on the head and glands on the two spiny rays of the anal fin; sneaker, small males without secondary sexual characters; or female); (c) the number of agonistic interactions and the identity of the participants; and (d) the number of courtship episodes and the identity of the initiator. In the field, sneakers were distinguished from females by the lack of a swollen abdomen and less marked courtship colour patterns. When courting, females and sneakers display a pattern of dark stripes on a light background on the head and anterior part of the body. This pattern is less marked in sneakers and is almost restricted to the head. It is likely that the observed number of courtship episodes by these males may have been underestimated since all fish that upon collection were classified as female-like males, proved to be males after gonad inspection, and some fish classified as females proved to be males.

Fish samples for gonadal inspection and age determination were collected during the breeding seasons of 1990, 1991 and 1993. Fish were caught with a hand net and killed with an overdose of quinaldine. The following measurements were taken: body weight; gonad weight; standard length (SL); head height (HH) (maximal height of the head); body height (BH) (at the level of the pectoral fin); and development of anal fin glands coded as: 0, not visible; 1, intermediate (the typical folds and circumvolutions of a fully developed gland were not visible); 2, fully developed. The otoliths were removed for subsequent reading. Additional samples were taken (August 1988, April–September 1993, and January 1994) to determine the timing of annual ring formation in the otoliths. All samples were kept to a minimum and were collected during several years, since this species is vulnerable in Portugal (ICN, 1993). Additional morphometric measurements were taken from live fish that were immediately returned to their habitat. The development of the testicular gland in relation to the testis was assessed using the testicular gland index: $TGI, \sqrt{ab} / \sqrt{cd}$; where a is the length of the testicular gland; b , the width of

the testicular gland; *c*, the length of the testis and *d*, the width of the testis. Gonads were fixed in Bouin's fluid and afterwards processed for histological sections. Testes sections were dehydrated, embedded in paraffin and stained with haematoxylin-eosin.

Statistical analysis was performed using the PC computer programmes STATISTICA for Windows 4.0 (Copyright Statsoft 1993) and BIOM (Copyright F. James Rohlf, 1984).

RESULTS

Morphological variation among males

Males attain larger size than females (SL: mean=10.0 cm, SD=1.90, range=5.3–13.4 cm, N=89, for males; and mean=7.2 cm, SD=1.48, range=4.5–10.2, N=73, for females; Mann-Whitney test: $Z=4.313$, $P<0.001$). The contrast between females and males with fully developed secondary sexual characters is very striking (Fishelson, 1963; Zander, 1975; Papaconstantinou, 1979; Patzner et al., 1986) and there is a large variation with size in the expression of these characters in males (Almada et al., 1994). The males in which these traits are less developed are hardly distinguishable from females, except on close inspection of the genital papilla. These female-like males are specially interesting, since histology of their gonads and gonadosomatic index values revealed that a large proportion of them are fully mature fish (see below).

One way to express the relative development of the crest is the ratio head height (HH):body height (BH). Since males attain larger sizes than females, the observed difference in profile could merely reflect the effects of a common allometric pattern of growth. To answer this question an analysis of covariance (ANCOVA) was done, using the regressions between log SL and log HH and between log SL and log BH for males and females (Table 1). For HH, the regression equations for males and females differ both in slope and intercept, while for BH only the intercepts are significantly different. In small males the ratio HH:BH is similar to that of females, but it increases progressively as males attain larger sizes. Thus there is a wide spectrum of variation from female-like to fully crested males. The development of the anal glands also increases with size, and is strongly associated with crest development, when the effect of size is removed (partial correlation $r=0.677$, $P<0.01$, $N=31$). The larger males also display a very distinct and conspicuous colour pattern (Fishelson, 1963; Patzner et al., 1986).

Table 1. ANCOVA based on fish measured in May 1990 using the regressions between log SL/log HH and between log SL/log BH for males and females.

	Regression equations		ANCOVA			
	Males (N=31)	Females (N=28)	Intercepts		Slopes	
			$F_{1,56}$	<i>P</i>	$F_{1,55}$	<i>P</i>
logSL/logHH	$y=-1.07+1.47x$	$y=-0.95+1.24x$	55.470	<0.001	4.802	<0.05
logSL/logBH	$y=-0.91+1.25x$	$y=-0.82+1.12x$	4.868	<0.05	3.458	n.s.

Development of male reproductive system

It could be argued that small female-like males without crest and anal fin glands are immature juveniles. However, this is not true for at least a substantial proportion of these males. In Figure 1 we present histological testicular sections of female-like males, compared with those of parental males.

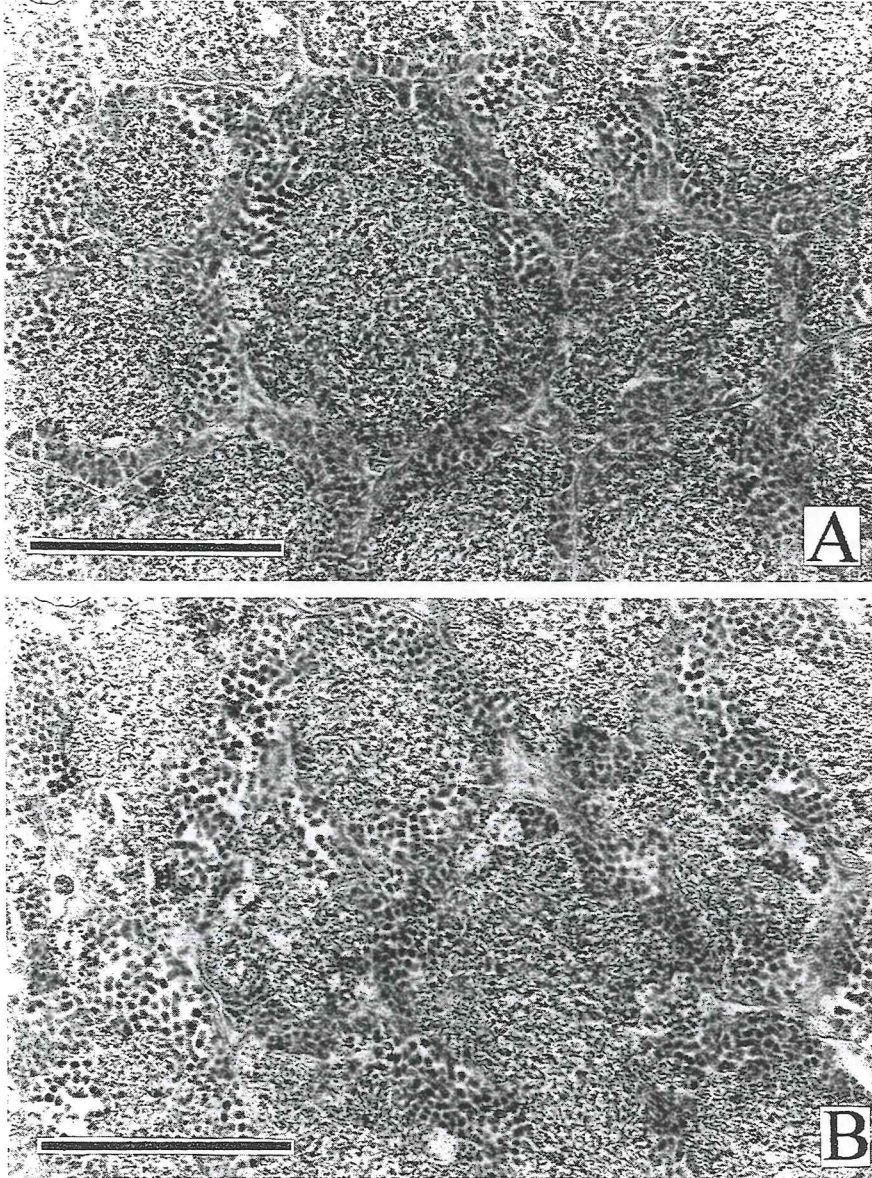


Figure 1. Histological testicular sections of (A) female-like male and (B) parental male. Note the testicular tubules full of spermatids in both cases. Scale bar: 100 μm .

In both cases the testicular tubules were full of spermatids with no apparent difference in structure between them. Histochemical investigations of both types of males confirmed these results as they failed to reveal any differences in enzymatic activity related to steroid production in their gonads (R.A. Patzner et al., unpublished data). Moreover, sperm could be collected from the vas deferens of female-like males, and its mobility was confirmed by observation of the seminal fluid under the microscope ($\times 1000$).

The gonadosomatic index (gonad weight $\times 100$ /body weight) of parental and female-like males and its variation with standard length during the breeding season is presented in Figure 2. The most striking pattern is the clear bimodality in the gonadosomatic index values (GSIs) of female-like males. While 54.2% have GSIs equal or lower than those of parental males, the remaining 45.8% have GSIs well above those of parental males, and there is a gap between 0.975 and 2.392 GSI values. Patzner & Seiwald (1987) studied the testicular cycle of this species in the Mediterranean and showed that the GSI of males ranges from 2.26 ± 0.26 at the onset of the breeding season, to ~ 0.4 near its end. Our results lie within this range of variation for parental fish, while some female-like males have much higher values (the maximum value was 4.528).

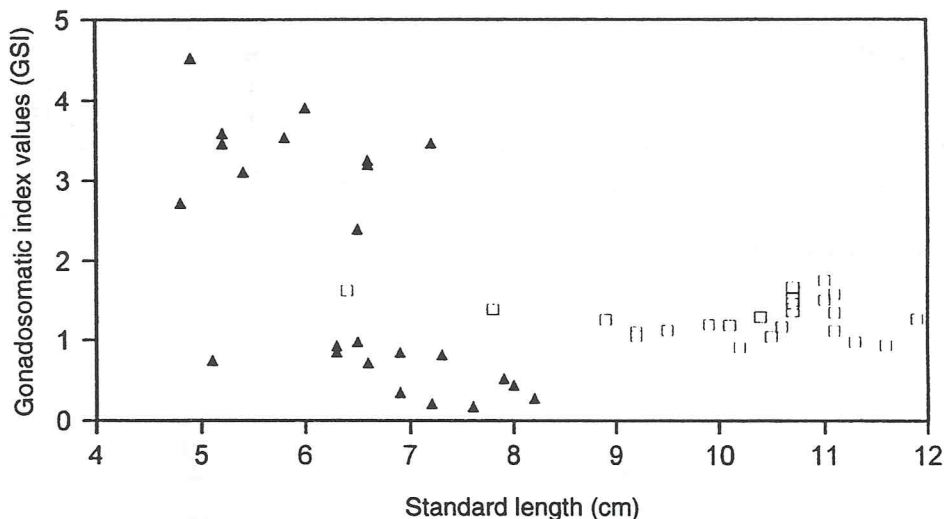


Figure 2. Gonadosomatic index values (GSI) of \square , parental males (N=24); \blacktriangle , female-like males (N=24) and its variation with standard length for samples taken in May 1990, July 1991 and July 1993.

Based on the results presented in Figure 2, we classified the female-like males in two groups according to their GSI values: < 1.0 (group 1—54%), and > 2.3 (group 2—46%). They differ both in SL (group 1: mean=6.98 cm, SD=0.85, range=5.1–8.2 cm, N=13; group 2: mean=5.84 cm, SD=0.80, range=4.8–7.2 cm, N=11. Mann-Whitney $Z = -2.670$, $P < 0.01$), and in the HH:BH ratio (group 1: mean=0.996 cm, SD=0.092, range=0.83–1.15 cm, N=13; group 2: mean=0.909 cm, SD=0.046, range=0.83–1.00, N=11. Mann-Whitney $Z = -2.216$, $P < 0.05$). Thus, the latter group contains fish of smaller sizes, less developed crests and bigger testes. The fact that group 1 fishes are larger, show a more developed

crest, and have low GSI values, raises the possibility that they may be in the transition to the large male's phenotype.

A comparison of the testicular gland index (TGI) between parental males and group 1 and group 2 of female-like males revealed that there is a significant difference among groups (parental males: mean=0.430 cm, SD=0.052, range=0.323–0.540 cm, N=14. Group 1: mean=0.530 cm, SD=0.069, range=0.419–0.648 cm, N=9 and group 2: mean=0.367 cm, SD=0.020, range=0.339–0.393 cm, N=7. ANCOVA: $F_{2,27} = 19.81$, $P < 0.001$). Group 2 female-like males (those with the highest GSIs) have significantly lower TGIs than either group 1 fishes or parental males (Tukey HSD test: group 2–parental males, $P < 0.05$ and group 2–group 1, $P < 0.001$). Parental males and group 1 fishes also have significantly different TGI values (Tukey HSD test, $P < 0.001$), being higher in group 1. Since the group 1 female-like males have the lowest GSI values and are possibly in the transition to the large male's phenotype, their higher TGIs suggests that the testicular gland may develop at a faster rate than the testes during the differentiation process.

Age determination

Observations of otoliths in seasonal samples revealed that an opaque zone was formed during summer and a transparent zone was formed during winter. Thus we counted one year for each sequence of an opaque and a transparent ring. The otolith nucleus was not counted since it was probably formed during the larval and juvenile phase, as it happens in other blenniids (e.g. Qasim, 1957; Milton, 1983; Santos, 1992). Crested males were older than female-like males (crested males: mean=2.78 y, SD=0.51, range=0.5–3.5 y, N=53. Female-like males: mean=0.97 y, SD=0.42, range=0.5–2.0 y, N=52. Mann-Whitney $Z = -5.581$, $P < 0.001$), and females were distributed in all year classes (Figure 3).

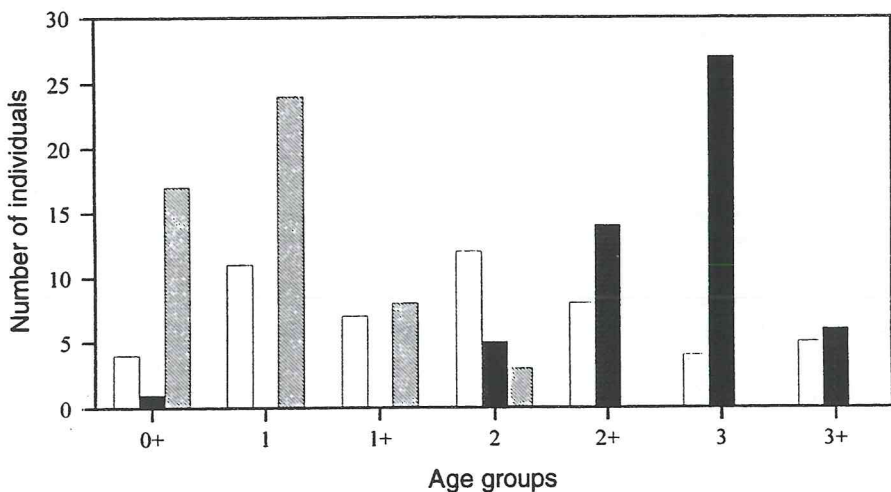


Figure 3. Age group distribution of females (hollow bars, N=51); female-like males (striped bars, N=52) and crested males (black bars, N=53) for samples taken in August 1988, May 1990, July 1991, April, July and September 1993 and January 1994.

Most female-like males were fish born in the previous year and most crested males were ~3 y-old. The only crested male from the year class 0+ was found in a very small isolated nest, far from the nest aggregations. For both sexes, age and size were well correlated (Spearman rank correlation: $r_s=0.824$, $P<0.001$, $N=105$ for males and $r_s=0.872$, $P<0.001$, $N=51$ for females). Group 1 and group 2 of female-like males did not differ in age (group 1: mean=0.92 y, SD=0.40, range=0.5–2.0 y, $N=13$ and group 2: mean=0.91 y, SD=0.20, range=0.5–1.0 y, $N=11$. Mann-Whitney: $Z=0.292$, $P>0.05$).

Behavioural observations

In this population, the females are the courting sex (Almada et al., 1995). When a receptive female approaches a nest, it assumes a specific conspicuous colour pattern while performing exaggerated pectoral fin and opercular movements (Fishelson, 1963; Patzner et al., 1986). Some female-like males were observed approaching and courting parental males, with the female's characteristic colour patterns and movements. We observed 29 courtship episodes of female-like males, with three of them being performed when a female was already inside the nest, and four occurring simultaneously with a display of a courting female. Additionally, on six different occasions female-like males were observed trying to enter a nest without courting. In one of these cases a female-like male tried to enter together with a female. In the remaining five cases, we could not be sure if there was any female already in the nest, since spawning in this species may last for several tenths of minutes. One or more of these males were consistently found in the proximity of the nests in 31% of the observations (mean=0.5 female-like males, SD=0.8, range=0–4, $N=42$).

DISCUSSION

The results presented in this paper show that: (i) some small males, lacking secondary sexual characters, are mature fish; (ii) these males mimic the female's behaviour in courtship and actively try to enter the nests; (iii) they are younger than parental males. Although we could not provide direct evidence that these female-like males fertilize some of the eggs of the parental males, the data presented herein strongly suggests that in this population female mimicry represents an alternative mating tactic adopted by some small males as a means to sneak fertilizations. As stated in Material and Methods, the frequency of courtship by female-like males is probably underestimated since some of them could not be distinguished from females in the field. The presence of females in the nests when female-like males tried to enter them is probably also underestimated, since they could be already inside the nest when the observation started. In addition, Patzner (1984) showed that the micropile of the eggs of *Salaria pavo* is in the centre of the attachment disk, suggesting that sperm must be released before spawning. Thus, it is possible that female-like males gain access to fertilizations even if they enter a nest and release sperm when a female is absent. Since it is not known how fertilization actually occurs this issue deserves further attention. The intrusions of small males into the nests could also represent attempts at egg predation. Although the behavioural data presented does not exclude this possibility, it would not explain why these small males

have large mature testes. Moreover, eggs were absent from the gut contents of females and female-like males and were found only in small numbers in the parental males (E.J. Gonçalves & V.C. Almada, unpublished data).

The fact that the female-like males with larger testes have smaller testicular glands than parental males agrees with the available data for other blennioids in which parasitic male tactics are known (de Jonge et al., 1989 for *Tripterygion tripteronotus* (Risso, 1810) and *T. delaisi* (Cadenát & Blache, 1970); Santos, 1992 for *Parablennius sanguinolentus*). Apart from a probable role in sperm maturation (Lahnsteiner & Patzner, 1990; Lahnsteiner et al., 1990), Reinboth & Becker (1986) found that in the males of *S. pavo* the testes and testicular gland differ in their enzymatic activity, in what concerns steroid metabolism. They conclude that testosterone is mainly synthesized in the testes, while the testicular gland is the main source of 11-oxygenated steroids. Brantley et al. (1993) reviewing the available data on the levels of testosterone and 11-ketotestosterone in territorial and parasitic teleost fish males, found that testosterone did not show a consistent pattern of variation between the two types of males across species. In contrast, levels of 11-ketotestosterone were consistently higher in territorial males. One of the known functions of 11-ketotestosterone is related with the expression of male secondary sexual characters (Liley & Stacey, 1983). This evidence raises the possibility that the physiological basis for the difference in the expression of secondary sexual characters between female-like and parental males, may be a low level of production of 11-ketotestosterone by the reduced testicular gland of female-like fish.

The data presented for *S. pavo* are consistent with an ontogenetic sequence in male reproductive tactics, as found in *P. sanguinolentus* (Santos, 1992; Santos et al., 1995). The breeding season of this population extends from April to September (Almada et al., 1994). Thus fish born in the previous year may differ in age by many months so it may happen that only males born at the beginning of the breeding season became fully mature during the following year. Nevertheless, both high and low GSI female-like males may later become parentals. Circumstantial evidence points in this direction. A female-like fish kept for two years in captivity was observed to repeatedly court nesting males in the aquarium, develop a crest in the second year, and genital inspection showed that it was a male (E.J. Gonçalves & V.C. Almada, unpublished data). Examination of histological sections of male testes in this population failed to reveal any trace of sex change (L. Fishelson, personal communication).

In discussing the occurrence of multiple male reproductive tactics in fish, Taborsky (1994) argued that, when there is great variation in resource-holding potential among males, parasitic reproductive behaviour is more likely to represent tactics in which males are making 'the best of a bad job', rather than strategies with equal payoffs. In this population, nest sites are scarce, leading to strong competition between females for access to the available nests. Thus, only the largest males can secure territories, with floater crested males ready to take over vacated nests (Almada et al., 1994; Almada et al., 1995). We suggest that, for small males, female mimicry represents a compromise that enables some small fish to sneak fertilizations at a size in which they could not establish and defend a nest. The intense competition between females leads to the frequent occurrence of several females displaying simultaneously to the same male,

frequent aggressive interactions between females, and attempts by females to follow other females as they enter the nests. Parental males are very selective and reject most courtship attempts (Almada et al., 1995). In these conditions (intense courtship by females and high rates of rejection by males), a small male whose behaviour and colour pattern mimics those of the females and tries to follow them into the nests, is much more likely to achieve sneaking than a male that lacks the female display and courtship colour patterns.

The authors would like to express their gratitude to the staff of Parque Natural da Ria Formosa for their valuable help during the field work, and especially to its Director Arq^{to}. Nuno Lecoq. We would also like to thank Professor Lev Fishelson for valuable help in the histological procedures, Elsa Rodrigues who reviewed the English, and two anonymous referees. This study is part of a project supported financially by Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica (JNICT-PBIC/1313/MAR/92).

REFERENCES

- Almada, V.C., Gonçalves, E.J., Oliveira, R.F. & Santos, A.J., 1995. Courting females: ecological constraints affect sex roles in a natural population of the blennioid fish *Salaria pavo*. *Animal Behaviour*, **49**, 1125–1127.
- Almada, V.C., Gonçalves, E.J., Santos, A.J. & Baptista, M.C., 1994. Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. *Journal of Fish Biology*, **45**, 819–830.
- Almada, V.C. & Santos, R.S., 1995. Parental care in the rocky littoral: adaptation and exaptation in Atlantic and Mediterranean blennies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **5**, 23–37.
- Brantley, R.K., Wingfield, J.C. & Bass, A.H., 1993. Sex steroid levels in *Porichthys notatus*, a fish with alternative reproductive tactics, and a review of the hormonal bases for male dimorphism among teleost fishes. *Hormones and Behavior*, **27**, 332–347.
- Fishelson, L., 1963. Observations on littoral fishes of Israel. I. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei: Blenniidae). *Israel Journal of Zoology*, **12**, 67–80.
- Gibson, R.N., 1969. The biology and behaviour of littoral fish. *Oceanography and Marine Biology. Annual Review. London*, **7**, 367–410.
- Gibson, R.N., 1982. Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology. Annual Review. London*, **20**, 363–414.
- ICN, 1993. *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*, vol. III. *Peixes Marinhos e Estuarinos*. Lisboa: ICN.
- Jonge, J. de, Ruiters, A.J.H. de & Hurk, R. van den, 1989. Testis-testicular gland complex of two *Tripterygion* species (Blennioidei, Teleostei): differences between territorial and non-territorial males. *Journal of Fish Biology*, **35**, 497–508.
- Jonge, J. de & Videler, J.J., 1989. Differences between the reproductive biologies of *Tripterygion tripteronotus* and *T. delaisi* (Pisces, Perciformes, Tripterygiidae): the adaptive significance of an alternative mating strategy and a red instead of a yellow nuptial colour. *Marine Biology*, **100**, 431–437.
- Lahnsteiner, F. & Patzner, R.A., 1990. Functions of the testicular gland of blennioid fish: structural and histochemical investigations. *Experientia*, **46**, 1005–1007.
- Lahnsteiner, F., Richtarski, U. & Patzner, R.A., 1990. Functions of the testicular gland in two blennioid fishes, *Salaria* (= *Blennius*) *pavo* and *Lipophrys* (= *Blennius*) *dalmatinus* (Blenniidae, Teleostei) as revealed by electron microscopy and enzyme histochemistry. *Journal of Fish Biology*, **37**, 85–97.
- Liley, N.R. & Stacey, N.E., 1983. Hormones, pheromones and reproductive behavior in fish. In *Fish physiology*, vol. IX. *Reproduction*. Part B. *Behavior and fertility control* (ed. W.S. Hoar et al.), pp. 1–63. New York: Academic Press.

- Milton, P., 1983. Biology of littoral blennioid fishes on the coast of south-west England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **63**, 223–237.
- Papaconstantinou, C.A., 1979. Secondary sex characters of Blennioid fishes (Pisces: Blenniidae). *Thalassographica*, **1**, 57–75.
- Patzner, R.A., 1984. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). II. Surface structures of the ripe egg. *Zoologischer Anzeiger*, **213**, 44–50.
- Patzner, R.A. & Seiwald, M., 1987. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). VI. Testicular cycle. *Zoologischer Anzeiger*, **219**, 265–273.
- Patzner, R.A., Seiwald, M., Adlgasser, M. & Kaurin, G., 1986. The reproduction of *Blennius pavo*. V. Reproductive behaviour in natural environment. *Zoologischer Anzeiger*, **216**, 338–350.
- Qasim, S.Z., 1957. The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **128**, 161–208.
- Reinboth, R. & Becker, B., 1986. In vitro-metabolization of [¹⁴C] testosterone by spermatogenic tissue and accessory gland of *Blennius pavo* (Blenniiformes, Teleostei). *General Endocrinology*, **5**, 11–16.
- Santos, R.S., 1985. Parentais e satélites: tácticas alternativas de acasalamento nos machos de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Arquipélago - Série Ciências da Natureza*, **6**, 119–146.
- Santos, R.S., 1992. *Behavioural ecology, phenology and ethology of an intertidal blenny, Parablennius sanguinolentus parvicornis (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes 1836) (Pisces: Blenniidae), from the Azores*. PhD thesis, University of Liverpool.
- Santos, R.S. & Almada, V.C., 1988. Intraspecific variations in reproductive tactics in males of the rocky intertidal fish *Blennius sanguinolentus*, in Azores. In *Behavioral adaptation to intertidal life* (ed. G. Chellazi and M. Vannini), pp. 421–447. New York: Plenum Press.
- Santos, R.S., Nash, R.D.M. & Hawkins, S.J., 1995. Age, growth and sex ratio of the Azorean rock-pool blenny, *Parablennius sanguinolentus parvicornis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **75**, 751–754.
- Taborsky, M., 1994. Sneakers, satellites and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Advances in the Study of Behavior*, **23**, 1–100.
- Thresher, R.E., 1984. *Reproduction in reef fishes*. Neptune City: T.F.H. Publications.
- Wirtz, P., 1978. The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces, Blennioidei). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **48**, 142–174.
- Wirtz, P., 1982. Territory holders, satellite males and bachelor males in a high density population of waterbuck (*Kobus ellipsiprymnus*) and their associations with conspecifics. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **58**, 277–300.
- Zander, C.D., 1975. Secondary sex characteristics of Blennioid fishes (Perciformes). *Pubblicazioni della Stazioni Zoologica di Napoli*, **39**, 717–727.

VII



The breeding season of *Coryphoblennius galerita* in Portuguese waters

V. C. ALMADA, H. CARREIRO, C. FARIA AND E. J. GONÇALVES

Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada,
Rua Jardim do Tabaco, 44, P-1100 Lisbon, Portugal

(Received 30 July 1994, Accepted 31 March 1995)

Coryphoblennius galerita at three sites on the Portuguese coast breeds from February/March to September/October.

© 1996 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: Blenniidae; breeding season; latitudinal variation; littoral fish.

Coryphoblennius galerita (L.) is a widely distributed, rocky intertidal fish (Zander, 1986). It spawns demersal eggs that are cared for by the male until hatching (Milton, 1983). The breeding season of this species varies substantially with latitude: late June to early August on the south coast of the U.K. (Milton, 1983); April to August on the southwest coast of Ireland (Fives, 1980a); and April to September in Brittany, France (Fives, 1970). Observations of nests indicated that breeding lasts from March to September along the coast of mainland Portugal (Almada *et al.*, 1983), but there are no reliable quantitative data for this part of the species range. In this paper we present data on the breeding season of *C. galerita* in Portuguese waters, and compare the results with the information available for other parts of the species range.

Most data were collected near the mouth of the R. Tagus (Lisbon) (38°41' N, 9°22' W), between June 1991 and November 1994. The area surveyed comprises about 1 km of rocky shore. Additional data were collected between February and September 1993 at Cabo Raso (38°42' N, 9°29' W) and at Arrábida coast (38°28' N, 8°59' W).

Nests were located at low tide by inspecting small holes and crevices on exposed intertidal rocks. Only holes that contained, or had contained eggs, were classified as nests. The location of each nest was mapped for subsequent visits. All known nests were visited at approximately monthly intervals, and the presence of fish and/or eggs was recorded. From June 1993, 21 nests were inspected regularly, allowing a standardization of the observational effort. Since the eggs and nest are guarded by males (Fives, 1980b; Almada *et al.*, 1983), we assumed that males found together with eggs were breeding individuals.

Males of *C. galerita* were found guarding eggs in small holes or crevices in rocks at different levels in the intertidal zone. Visual observation of the nests indicate that they usually contained eggs in different stages of development, showing that males guard eggs spawned at different times. Regular monthly inspections of all known nests recorded eggs up to September in 1991, from March to September in 1992 and 1994, and from March to October in 1993 (Fig. 1).

Females with a red genital papilla, which in the related species *Salaria pavo* (Risso) indicates spawning (Patzner *et al.*, 1986), were found in tide pools only between March and September.

Six nests were found with eggs on 26/27 February 1993 at Cabo Raso. Thus, we conclude that breeding starts at the end of February/beginning of March and ends at the end of September/beginning of October along the Portuguese coast.

Few fish were found in the holes used as nests outside the breeding season. There was a significant positive correlation between the number of holes occupied by fish and the

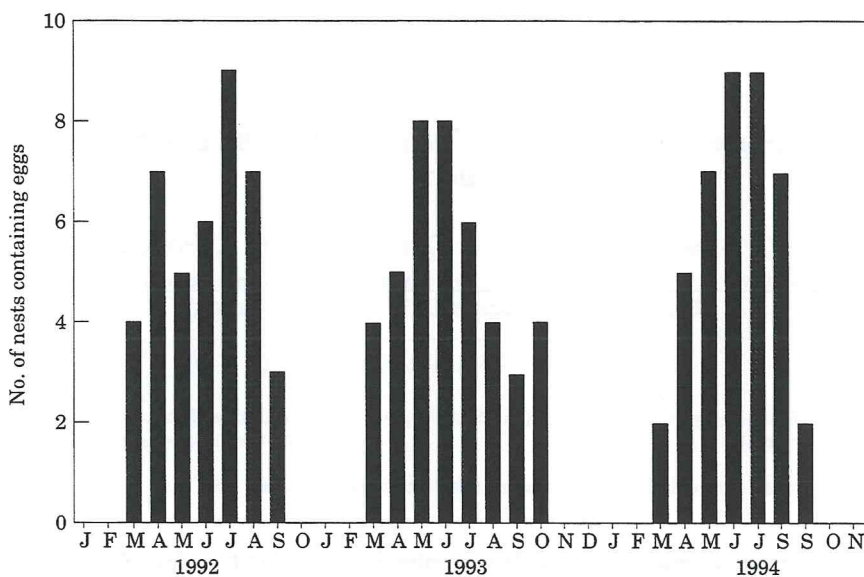


Fig. 1. Number of nests containing eggs during the years 1992, 1993 and 1994. The exact date for each month and the number of nests checked at each visit (n) was as follows: 1992: 22 Jan. (7); 21 Feb. (7); 19 Mar. (10); 17 Apr. (14); 16 May (14); 15 Jun. (15); 15 Jul. (18); 4 Aug. (18); 12 Sep. (18); 10 Oct. (18). 1993: 21 Jan. (20); 9 Feb. (20); 26 Mar. (20); 12 Apr. (20); 3 May (20); 2 Jun. (21); 4 Jul. (21); 1 Aug. (21); 4 Sep. (21); 2 Oct. (21); 28 Nov. (21); 30 Dec. (21). 1994: 26 Jan. (21); 24 Feb. (21); 15 Mar. (21); 24 Apr. (21); 24 May (21); 22 Jun. (21); 21 Jul. (21); 4 Sep. (21); 20 Sep. (21); 3 Oct. (21); 17 Nov. (21).

number of holes containing eggs (Spearman Rank Correlation: $r_s=0.801$, $P<0.001$, number of monthly visits=23). These results suggest strongly that territorial defence of the nests is restricted to the breeding season, a situation that contrasts with the pattern of permanent territoriality of some tropical blenniids (Fishelson, 1975; Losey, 1976; Nursall, 1977; Phillips, 1977).

In this population most nests were used for periods that were much shorter than the breeding season as a whole. The duration of occupancy of both eggs and males in each nest varied (eggs: mean=1.88 months, s.d.=1.36, range 1–6 months; males: mean=2.14 months, s.d.=1.47, range 1–7 months) (data for 20 nests followed during 1993). Occupancy in six nests was intermittent, and in one nest a male was present even in months when there were no eggs in the nest.

The breeding season of *C. galerita* in different locations increases in duration from cooler to warmer waters. In Portugal, where temperatures are higher, breeding not only starts earlier (February/March) but it also ends later (September/October) than in the northern part of the species range. This difference is not due to methodological differences. Indeed, while for instance Milton (1983) based his results on the inspection of fish, our data are based on the occurrence of eggs in the nests. This method is likely to underestimate the onset and the end of the breeding season, when very few nests contained eggs. This means that, if anything, the breeding season in Portugal may be somewhat longer than reported here.

An increasing duration of the breeding season with decreasing latitude was found by several authors [e.g. Dahlberg & Conyers (1973) for fish of the Atlantic coast of the United States and Miller (1961) for west European species]. Conover (1992) argued that at high latitudes natural selection would favour fish that start to breed as soon as environmental conditions are favourable in order to maximize the size attained by juveniles when they reach their first winter. The onset and the end of the breeding season

of several western Atlantic species tend to occur at similar temperatures at different latitudes, leading to a marked reduction in the duration of the breeding season at higher latitudes (Conover, 1992). Miller (1961) also argued that latitudinal variation should be more pronounced for the beginning of the breeding season, since larvae that hatch late in the year should be subjected to unfavourable conditions in terms of reduced food availability and low temperature. This pattern was confirmed in *C. galerita*. Indeed, latitudinal variation is more pronounced at the onset than at the end of the breeding season.

These results stress the need for a more comprehensive comparative work on the breeding season of inshore fish along their geographical ranges.

Part of this study was supported by Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica as part of the project PBIC/1313/MAR/92. C.F. and E.G. were also supported by grants from JNICT, respectively (C/BIC/797/93) and (BD/872/90-IG). We thank Miguel Henriques, Elsa Rodrigues and David Gonçalves for help in the field work; Clara Amorim for review of the English; and two anonymous referees for suggestions.

References

- Almada, V., Dores, J., Pinheiro, A., Pinheiro, M. & Santos, R. S. (1983). Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar—série Zoológica* **2**, 1–166.
- Conover, D. O. (1992). Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *Journal of Fish Biology* **41** (suppl. B), 161–178.
- Dahlberg, M. D. & Conyers, J. C. (1973). An ecological study of *Gobiosoma bosci* and *Gobiosoma ginsburgi* (Pisces: Gobiidae) on the Georgia coast. *Fisheries Bulletin U.S.* **71**, 279–287.
- Fishelson, L. (1975). Observations on the behaviour of the fish *Meiacanthus nigrolineatus* Smith-Vaniz (Blenniidae) in nature (Red Sea) and in captivity. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **26**, 329–341.
- Fives, J. M. (1970). Investigations of the plankton of the west coast of Ireland. IV. Larval and post-larval stages of fishes taken from the plankton of the west coast in surveys during the years 1958–1966. *Proceedings of the Royal Irish Academy* **B 70**, 15–93.
- Fives, J. M. (1980a). Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. XI. The biology of Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* L. (Pisces), on the Connemara coast. *Proceedings of the Royal Irish Academy* **B 80**, 63–79.
- Fives, J. M. (1980b). An account of the eggs and developmental stages of Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* (L.), with notes on the reproductive behaviour of the adults. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **60**, 749–757.
- Losey, G. S. (1976). The significance of coloration in fishes of the genus *Hypsoblennius*, Gill. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* **75**, 183–198.
- Miller, P. J. (1961). Age, growth and reproduction of the rock goby, *Gobius paganellus* L., in the Isle of Man. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **41**, 737–769.
- Milton, P. (1983). Biology of littoral blennioid fishes on the coast of south-west England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **63**, 223–237.
- Nursall, J. R. (1977). Territoriality in redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus*—Pisces: Blenniidae). *Journal of Zoology* **182**, 205–223.
- Patzner, R. A., Seiwald, M., Adlgasser, M. & Kaurin, G. (1986). The reproduction of *Blennius pavo*. V. Reproductive behaviour in natural environment. *Zoologischer Anzeiger* **216**, 338–350.
- Phillips, R. R. (1977). Behavioral field study of the Hawaiian rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blenniidae). I. Ethogram. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **43**, 1–22.
- Zander, C. D. (1986). Blenniidae. In *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean* (Whitehead, P. J. P., Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J. & Tortonese, E., eds), pp. 1096–1112. Paris: UNESCO.

VIII



Observations on the agonistic behaviour of *Lepadogaster lepadogaster purpurea* (Pisces: Gobiesocidae)

E. J. GONÇALVES, V. C. ALMADA, S. P. ALMEIDA, D. M. GONÇALVES,
M. REPAS AND N. SIMÕES

Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada,
R. Jardim do Tabaco 44, P-1100 Lisboa, Portugal

(Received 28 July 1995, Accepted 8 December 1995)

Agonistic behaviour of captive *Lepadogaster lepadogaster purpurea* was described, forming the first record of such behaviour in the family Gobiesocidae. Both male and female engaged in similar behaviours. The agonistic interactions were related mainly to the control of shelter sites and larger fish tended to chase away and take over the shelter of smaller fish.

© 1996 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: agonistic behaviour; *Lepadogaster lepadogaster purpurea*; clingfish.

Clingfishes are widely distributed on rocky coasts (Briggs, 1986, 1990), but knowledge of their social behaviour is extremely scarce. This is probably because most species are very small and cryptic and occupy microhabitats, such as among algae (*Diplecogaster* spp., *Eckloiaichthys* spp.: Breder & Rosen, 1966), under boulders (*Lepadogaster* spp., *Chorisochismus* spp.: Breder & Rosen, 1966), inside cavities (*Lepadogaster* spp.: personal observations), and even among the spines of sea urchins (*Diplecogaster* spp.: Patzner *et al.*, 1992) and associated with crinoids (*Lepadichthys* spp.: Fishelson, 1966). Available data refer mainly to the spawning habitat, descriptions of egg masses, parental care and sexual dimorphism (Breder & Rosen, 1966; Gibson, 1969, 1982; Thresher, 1984). As far as we know, no descriptions of agonistic behaviour are available for the family.

Lepadogaster lepadogaster purpurea (Bonnaterre) is a common clingfish in the intertidal zone of the Eastern Atlantic and the Mediterranean (Briggs, 1986, 1990). In this paper, the agonistic behaviour of *L. l. purpurea* in captivity is described.

Fish were collected in December 1992 (group 1), March 1993 (group 2), August 1994 (group 3) and October 1994 (group 4) under boulders during low tide with a hand net at Arrábida, on the Atlantic coast of Portugal (38°28' N, 8°59' W), and kept in 63 × 32 × 31 cm and 80 × 40 × 38 cm aquaria with gravel and boulders to provide shelter. Natural photoperiod was maintained by a fluorescent light (15 W), and temperature varied from 14–17.5° C (group 1), 18–24° C (group 2) and 21–24° C (groups 3 and 4). They were fed with shrimp (*Palaemon* spp.), common cockles (*Cerastoderma* spp.), and other live marine invertebrates. A total of 24 fishes (total length: males: mean 6.95 cm, s.d. 0.48, range 6.3–7.8 cm, $n=12$; females: mean 5.45 cm, s.d. 0.69, range 4.5–6.8 cm, $n=12$) was observed for 190 h, including 110 h of focal and scanning sampling (*sensu* Martin & Bateson, 1993). Each group was composed of three males and three females. Males were larger and more colourful than females with reddish unpaired fins and more conspicuous blue eye spots. Details of behaviour patterns were based on frame-by-frame and slow motion analysis of videotape recordings. Statistical analysis was performed using the PC computer program Statgraphics (version 4.0) and the simulation statistical program ACTUS (Estabrook & Estabrook, 1989) designed for the analysis of contingency tables. This program uses random numbers to simulate 1000 tables, each with the same row and column total of the original table. Each simulated table is compared with the original data table and values smaller than 50 are considered to be

Tel.: +351.1.8863184; fax: +351.1.8860954; email: emanuel@do.ispa.mailpac.pt

TABLE I(a). Outcomes of agonistic interactions between resident and intruder fish of contrasting body sizes

	Larger resident	Larger intruder
Wins outcome	42	19
Loses outcome	3	13

TABLE I(b). Statistical analysis using ACTUS

	Larger resident	Larger intruder
(i)		
Wins outcome	942	86
Loses outcome	19*	995
(ii)		
Wins outcome	96	950
Loses outcome	994	12*

(i) Cases in which simulated values did not exceed observed values; (ii) cases in which observed values did not exceed simulated values. $\chi^2=13.10$, d.f.=1, $P<0.001$. For details of ACTUS see Estabrook & Estabrook (1989).

* $P<0.05$ (one tailed).

one-tailed significant ($P<0.05$). The significance of χ^2 is assessed by the number of times out of 1000 that the value of χ^2 for the simulated tables is equal to or greater than that for the original table (Estabrook & Estabrook, 1989).

Fishes spent most of their time resting upside-down and attached by their sucker to the underside of boulders. However, when two individuals met, the first stage of agonistic interaction involved the fish turning its head towards the opponent and erecting all its unpaired fins. When they got closer, assuming a parallel or anti-parallel position, this display sometimes changed to a rhythmic undulation of the body in which the fully erected unpaired fins were presented to the opponent with the tail often beating the other fish. They also occasionally performed lateral head jerking of about 10° at a frequency of two to three movements per second with the head turning towards one or both sides of the body. Sometimes, the body was tilted laterally with the sucker attached to the substratum, turning the dorsal region towards the other fish. In these displays, the mouth was sometimes opened for periods of up to 5–6 s. If the opponent did not retreat or flee, one fish often charged the other by rapid swimming and butting, or they engaged in mouth fighting. These fights were common among fishes of similar size. The opponents opened their mouths up to an angle of 170° , and they pushed against each other using the pectoral fins and tail movements. The longest mouth fighting observed lasted 6 s. Agonistic interactions ended suddenly when one fish fled. Sometimes the winner chased the opponent.

The agonistic repertoire described above was common to both sexes. The frequency of intra- and intersexual interactions did not differ significantly from a random distribution (goodness of fit χ^2 test=4.0, d.f.=2, $P>0.05$). The agonistic interactions seemed to be disputes over the control of shelter sites. Not only did the fish spend most of their time in shelters (mean 89.7%, s.d. 11.7, range 59.3–100%, for 12 fishes and 66 h focal observation time; Wilcoxon signed ranks test: $Z=3.059$, $P<0.01$), but in addition most interactions occurred when one fish attempted to enter an already occupied shelter site (mean 85.8%, $n=127$ interactions). Larger fish tended to succeed in driving away the smaller intruders and were sometimes able to dislodge smaller fish and take over their shelter [Table I(a)]. However, there was an effect of residence since larger intruders lost significantly more contests than expected by chance [Table I(b)]. Furthermore, each shelter tended to be occupied by only one fish (in 132 scanning observations in which the

location of each fish was recorded, only in four cases were two fishes in the same shelter).

In rocky intertidal fishes of other families, both sexes may exhibit agonistic behaviour (Gibson, 1969, 1982) and, in at least some species, agonistic interactions are closely related to the control of shelter sites (Gibson, 1968; Almada *et al.*, 1983). *L. l. purpurea* is a very small fish that must rely on the use of shelter sites and crypsis to avoid predators. Thus, it is likely that the agonistic behaviour observed is directly connected with the access to shelter. Whether or not this leads to a fully territorial system or to a more diffuse form of territoriality, as described by Gibson (1968) for the juveniles of *Lipophrys pholis* (L.), is not yet clear and needs further investigation.

This study was supported financially by Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica (JNICT-PBIC/1313/MAR/92), Instituto Calouste Gulbenkian and Instituto da Juventude. We also thank Dr Teresa Avelar who reviewed the English, and Dr Ian Winfield and two anonymous referees for their valuable comments on the manuscript.

References

- Almada, V., Dores, J., Pinheiro, A., Pinheiro, M. & Santos, R. S. (1983). Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar—Série Zoológica* **2**, 1–166.
- Breder, C. M. & Rosen, E. (1966). *Modes of Reproduction in Fishes*. New York: Natural History Press.
- Briggs, J. C. (1986). Gobiesocidae. In *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean* (Whitehead, P. J. P., Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J. & Tortonese, E., eds), pp. 1351–1359. Paris: UNESCO.
- Briggs, J. C. (1990). Gobiesocidae. In *Check-List of the Fishes of the Eastern Tropical Atlantic* (Quéro, J. C., Hureau, J. C., Karrer, C., Post, A. & Saldanha, L., eds), pp. 474–480. Lisbon: UNESCO, Societas Europaea Ichthyologorum and JNICT—Portugal.
- Estabrook, C. B. & Estabrook, G. F. (1989). ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Historical Methods* **22**, 5–8.
- Fishelson, L. (1966). Contributions to the knowledge of the Red Sea. No. 36. Preliminary observations on *Lepadichthys lineatus* Briggs, a clingfish associated with crinoids. *Bulletin Sea Fisheries Research Station, Haifa* **42**, 41–48.
- Gibson, R. N. (1968). The agonistic behaviour of juvenile *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Behaviour* **30**, 192–217.
- Gibson, R. N. (1969). The biology and behaviour of littoral fish. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **7**, 367–410.
- Gibson, R. N. (1982). Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **20**, 363–414.
- Martin, P. & Bateson, P. (1993). *Measuring Behaviour—An Introductory Guide*, 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press.
- Patzner, R. A., Santos, R. S., Ré, P. & Nash, R. D. M. (1992). Littoral fishes of the Azores: an annotated checklist of fishes observed during the “Expedition Azores 1989”. *Arquipélago. Life and Earth Sciences* **10**, 101–111.
- Thresher, R. E. (1984). *Reproduction in Reef Fishes*. Neptune City, NJ: TFH Publications.

IX



BRIEF COMMUNICATIONS

Juvenile recruitment, growth and maturation of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae), from the west coast of Portugal

C. FARIA, V. C. ALMADA AND E. J. GONÇALVES*

Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada,
Rua Jardim do Tabaco 44, P-1100 Lisboa, Portugal

(Received 17 November 1995, Accepted 2 February 1996)

Data on the juvenile recruitment, growth and size at maturation of *Lipophrys pholis* in Portuguese waters are compared with the information available on the biology of this species at higher latitudes. In Portugal, recruitment extends for a much longer period, young fish grow faster and sexual maturation is earlier than at higher latitudes. There is a delay of 2–3 months between the appearance of the first eggs on the shore and the recruitment of the first juveniles to the pools.

© 1996 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: recruitment; growth; size at maturation; breeding season; *Lipophrys pholis*; Blenniidae.

The biology of *Lipophrys pholis* (Linnaeus, 1758) has been studied intensively in the northern part of its range, especially around the British Isles (Qasim, 1957; Bowers *et al.*, 1961; Dunne, 1977; Shackley & King, 1977; Milton, 1983), where it breeds from March/April to August. *L. pholis* is a winter and spring spawner in Portugal (Almada *et al.*, 1990), in sharp contrast to the situation found around the British Isles. In this paper, we present data on the growth, size and age at maturity, and timing of juvenile recruitment of *L. pholis*, from the west coast of Portugal.

From January 1993 to June 1995, non-destructive samples were taken quarterly from 16 tide-pools at St Cruz (38°56' N, 9°27' W), and monthly from 27 tide-pools at Parede and São Pedro do Estoril (38°41' N, 9°22' W). During each inspection, all the fishes that could be collected with a 20-cm hand-net were taken from the tide-pool. For each fish, total length (TL), sex (when possible), and presence of ripe eggs in females, were recorded. The presence of ripe eggs in a female was assessed by a swollen abdomen, and the release of eggs when a gentle pressure was applied to the sides of the abdomen. After inspection, all fishes were returned to their original pool. The presence of nests and eggs on crevices and holes on the shore was also monitored during low tide. We used 31 nests that were mapped and visually inspected on a monthly basis, using the method described in Almada *et al.* (1990).

Additional sites were selected for destructive samples: Cabo Raso (38°42' N, 9°29' W) and Arrábida (38°28' N, 8°59' W). A total of 146 fishes (69 females and 77 males) was collected in November 1992, March, August, October and December 1993, and April 1994. An additional sample of 28 juveniles (fishes of the size classes 1–2 and 2–3 cm was collected in October 1993, at Parede. After collection, fishes were killed with an overdose of quinaldine and measured to the nearest mm. They were dissected immediately. Gonadal maturation assessment and otolith readings followed the methods described by Qasim (1957).

The breeding season lasted from October/November to May (Fig. 1). The first juveniles appeared in the pools in January/February, 2–3 months after the first eggs were

*Author to whom correspondence should be addressed.

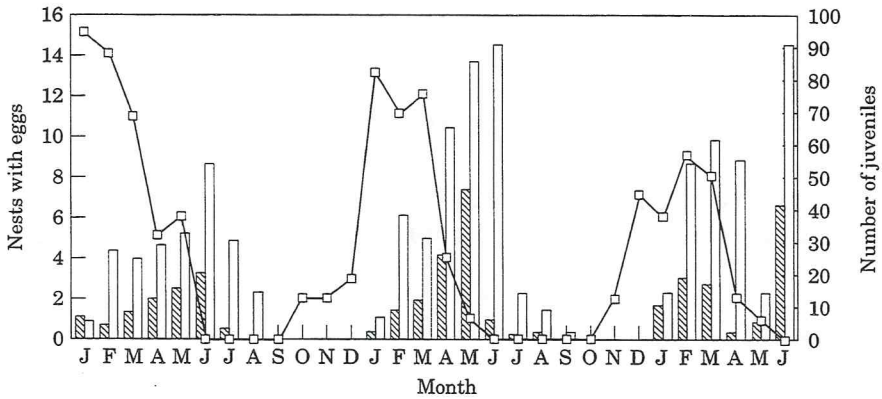


FIG. 1. Number of nests containing eggs (—) and number of juveniles of size classes 1–2 cm (▨) and 2–3 cm (□) observed in pools, from January 1993 to June 1995.

Table I. Size distribution (total length classes in cm) of fishes collected monthly in tide-pools, during 1993

	1–2	2–3	3–4	4–5	5–6	6–7	7–8	8–9
January	7	5	6	13	29	36	24	2
February	4	27	15	17	19	24	10	5
March	8	25	28	18	9	19	12	3
April	12	29	31	24	15	16	12	4
May	15	32	35	34	18	12	9	9
June	20	54	58	55	40	16	6	2
July	3	30	107	64	49	7	3	0
August	0	14	54	53	43	14	4	1
September	0	0	16	64	65	21	9	2
October	0	0	1	28	53	54	15	15
November	0	0	2	7	39	40	11	5
December	0	0	4	4	22	35	13	5

found. Their mean length was 2.27 cm (s.d.=0.332; range 1.6–2.9 cm; $n=188$). These fishes were still undergoing the transformation in colour pattern from larvae to juveniles, but were already benthic. Recruitment of fish <2 cm long ceased 3 months after the end of the breeding season. Fishes of 2–3 cm were absent after August/September.

The monthly size–frequency distributions did not differ significantly between years [Kolmogorov–Smirnov two sample test: (1993/1994) $DN=0.214$, $P>0.05$, $n_{1993}=1943$, $n_{1994}=2540$; (1993/1995) $DN=0.231$, $P>0.05$, $n_{1993}=919$, $n_{1995}=1114$], nor between sites (Kolmogorov–Smirnov two sample test: $DN=0.444$, $P>0.05$, $n_{S. Pedro}=820$, $n_{S. Cruz}=413$). Fishes that recruited to the pools in January could reach 7 cm by October (Table I). Some fishes, however, were still only 3–4 cm long in January, when the next recruitment started.

These results are consistent with the findings on otolith readings that showed that 0+ class fishes could reach 7.8 cm (mean=4.21 cm; s.d.=1.62; range=2.0–7.8 cm; $n=31$). The analysis of frequency distribution could not be extended to other year classes, since fishes >7 cm began to leave the pools (particularly after September), seeking other microhabitat types as shelter (e.g. crevices), where sampling is very difficult (unpublished data).

Qasim (1957) reports a mean size of 4.54 cm for 0+ fishes 6 months after recruitment. In our study area, 6 months after the months of strongest recruitment (April to June), the modal class was 5–6 cm long, which suggests that growth of 0+ fishes is faster than

in Britain. The mean sizes of fishes in our study area were also significantly higher for year-classes 1+ (mean_{this study} = 8.73 cm, $n=30$; mean_{Qasim} = 7.46 cm, $n=118$; t -test: $t=7.084$, $P<0.001$), 2+ (mean_{this study} = 10.61 cm, $n=60$; mean_{Qasim} = 9.47 cm, $n=122$, t -test: $t=8.709$, $P<0.001$) and 3+ (mean_{this study} = 12.53 cm, $n=26$; mean_{Qasim} = 11.46 cm, $n=89$; t -test: $t=6.504$, $P<0.001$) (sample sizes of older classes were too small to allow statistical comparison).

The previous studies of *L. pholis* at higher latitudes report that both sexes mature when they are 2–3 years old (Qasim, 1957; Dunne, 1977; Milton, 1983). All fishes of year class 1+ collected during the spawning season (three males and six females), proved to be mature upon gonadal inspection, and two of the males were found guarding eggs. Furthermore, we collected a total of 16 females of <8 cm (mean = 7.09 cm; S.D. = 1.71; range 6.2–7.8 cm), being presumably about 1 year old, containing ripe eggs.

Conover (1992) analysed the seasonal spawning patterns of inshore fishes at varying latitudes, and found that at higher latitudes breeding tends to start later and to end sooner. He proposed that at higher latitudes breeding should start when conditions become favourable for larval and juvenile growth. The end of the breeding season should come when the time available is too short for late-born juveniles to reach a size that ensures sufficiently high probabilities of survival during winter.

In *L. pholis*, a decrease in latitude is related to a lengthening of the breeding season and of the period of juvenile recruitment. This lengthening is due mainly to a very marked advance in the onset of breeding. Similar results were obtained for *Coryphoblennius galerita* (Linnaeus, 1758), *Gobius paganellus* (Linnaeus, 1758) and *Gobius cobitis* (Pallas, 1814) (Almada *et al.*, 1996; Faria & Almada, 1995). These results agree with the model. In *L. pholis*, however, the end of the breeding season occurs earlier in Portugal, which is not explained by the model.

Many of Conover's findings are concerned with Cyprinodontiform fishes that often die after 1 year of adult life. However, for species with a longer reproductive life, like *L. pholis*, it is probably important to limit the duration of each breeding season in order to restore reserves and to allow growth of the adult itself, since fecundity tends to increase with body size (Wootton, 1990). In many fishes, the attainment of sexual maturity does not occur at a fixed age, but rather when the fishes reach a minimum critical size (Miller, 1979; Wootton, 1990). The juveniles of *L. pholis* that are born in the summer in Britain only have a few months of fast growth before the winter comes, and it is likely that they are too small to respond to the eventual environmental cues that initiate gonadal maturation. Juveniles recruited in early winter in Portugal, are probably able to reach the minimum size necessary to respond to those stimuli, since they could grow almost without interruption for many months.

Part of this study was supported by Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica (JNICT) as part of the project PBIC/1313/MAR/92. C.F. and E.G. were also supported by grants from JNICT, respectively (C/BIC/797/93) and (BD/872/90-IG). We also thank M. do Carmo Nunes who helped in the field work, and D. Gonçalves who helped in laboratory procedures.

References

- Almada, V. C., Barata, E. N., Gonçalves, E. J. & Oliveira, R. F. (1990). On the breeding season of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae) at Arrábida, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **70**, 913–916.
- Almada, V. C., Carreiro, H., Faria, C. & Gonçalves, E. J. (1996). The breeding season of *Coryphoblennius galerita* (Pisces: Blenniidae) in Portuguese waters. *Journal of Fish Biology* **48**, 295–297.
- Bowers, A. B., Eggleston, D. & Rice, A. L. (1960). Growth of the shanny (*Blennius pholis* L.) in the Isle of Man. *Report of the Marine Biological Station, Port Erin* **72**, 40–43.
- Conover, D. O. (1992). Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *Journal of Fish Biology* **41** (Suppl. B), 161–178.
- Dunne, J. (1977). Littoral and benthic investigations on the West coast of Ireland—VII. (Section A: faunistic and ecological studies). The biology of the shanny, *Blennius pholis* L. (Pisces) at Carna, Connemara. *Proceedings of the Royal Irish Academy* (B) **77**, 207–226.
- Faria, C. & Almada, V. C. (1995). Some aspects of the breeding ecology of *Gobius cobitis* Pallas and *Gobius paganellus* L. in the West coast of Portugal. *Arquivos do Museu Bocage, Nova Série* **29**, 463–471.

Embryonic and larval development of the giant goby *Gobius cobitis* (Pisces: Gobiidae)

M. F. GIL†, E. J. GONÇALVES‡*, C. FARIA‡, V. C. ALMADA‡,
C. BAPTISTA‡ and H. CARREIRO‡

†Aquário Vasco da Gama, R. Direita, Dafundo, P-1495 Lisboa, Portugal

‡Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, R. Jardim do Tabaco 44, P-1100 Lisboa, Portugal

(Accepted 16 September 1996)

Data are presented on the embryonic and larval development of *Gobius cobitis* (Pisces: Gobiidae). Embryonic development lasts from 15 days at 15°C to 17 days at 18°C. Larval development takes 37–44 days. Larvae begin to settle on the bottom at 1.3–1.4 cm total length. After five and a half months juveniles are about 5.5 cm total length.

KEYWORDS: *Gobius cobitis*, Pisces, early ontogeny.

Introduction

Gobius cobitis Pallas, 1811 is a very common inshore fish in the north-eastern Atlantic and in the Mediterranean (Miller, 1986). This giant goby has been the subject of several studies concerning its ecology, growth and feeding (Gibson, 1969; Wheeler, 1969; Gibson, 1970, 1972). Despite its abundance, reproduction of this species is poorly known. A description of the eggs was provided by Le Danois (1913) and Spartà (1950), who also described the early larvae. Gibson (1970) described the breeding habitat of this species in Brittany (West coast of France) and studied the relationship between fecundity and body size in females. Based on oocyte diameters he concluded that each female probably spawns at least twice in each breeding season. Faria and Almada (1995) described the breeding season and habitat of this species in Portugal, and provided notes on the total number of eggs guarded by each male.

In this paper, we present data on the embryonic and larval development of *G. cobitis*.

Materials and methods

Eggs and larvae were obtained from a captive pair of *G. cobitis* (male: 25 cm total length (TL); female: 18 cm TL) maintained for several years at a public aquarium (Aquário Vasco da Gama, Lisbon). Fishes were fed with fish meat and shrimp. The tank was illuminated with fluorescent light (60 W) from 09:00 h to 19:00 h, throughout the year. The bottom of the tank was covered with a layer of sand and several large stones were provided.

The sequence of embryonic development is based on a spawning that occurred on 15

*Author to whom correspondence should be addressed

February 1993 (temperature range: 12–16°C) on a vertical stone. A sample of eggs was removed daily from the stone by aspiration with a long pipette. They were observed under a Nikon stereomicroscope, photographed by a Nikon Fx-35DX camera and preserved in buffered 4% formalin.

Upon hatching, larvae were collected by aspiration and were reared in glass 17 l tanks. These tanks were subjected to a natural photoperiod with a supplement of fluorescent light (15 W) 24 h day⁻¹, and a constant flow of sea water was maintained. Larvae were fed twice a day with cultured *Brachionus* sp., which were mixed and subsequently replaced by *Artemia* sp. nauplii eight days after hatching.

The descriptions of larval development are based on eggs hatched at 10 February 1993 (temperature range: 13.5–17.5°C). Larvae were collected daily, and were subjected to the same procedure described for the eggs. Larval and juvenile survival was good, and several fishes reached sexual maturity and spawned in the aquarium.

Results

Embryonic development

The eggs correspond to the descriptions of Spartà (1950) and Gibson (1970). They are fusiform (length: mean = 3.59 mm, standard deviation (s.d.) = 0.07, range = 3.44–3.74 mm; width: mean = 1.18 mm, s.d. = 0.03, range = 1.11–1.26 mm; *n* = 50), pointed and yellowish, and are attached to the substratum by filaments.

Figure 1 presents the ontogenetic events of embryonic development. In Fig. 2 embryos collected at different developmental stages are shown.

Hatching occurred through a three day period (22–24 days after spawning) at 12–16°C. Another egg mass incubated between 14 and 31 March 1993 at a higher temperature (15–18°C), took only between 15 and 17 days to hatch. Hatching took about eight seconds (Fig. 2E). After sideways movements of the head, the egg capsules was ruptured at its apex. The larva adopted an 'S' posture and, with movements of the trunk, pushed itself out. When only the tail was left inside the egg, was this process assisted by pectoral fin movements.

Larval development

The newly hatched larvae measured *ca* 5.5 mm. The mouth and anus were open, the eyes were fully pigmented, the gas bladder was formed but was not full and the yolk was

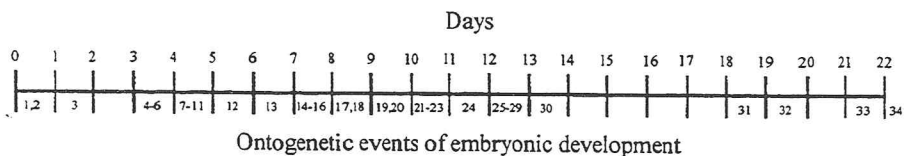


FIG. 1. Ontogenetic events of embryonic development of *Gobius cobitis* in order of first appearance: (1) cleavage process completed; (2) embryo recognizable; (3) cephalic and caudal dilatation; (4) embryo reaches the margin of the yolk; (5) optic vesicles; (6) brain; (7) eye lens; (8) tail bud free of the yolk; (9) gut; (10) somites; (11) notochord; (12) anus visible but closed; (13) embryo movements; (14) pigmented eyes; (15) heart beating; (16) anus open; (17) auditory vesicles and otholitis; (18) median finfold; (19) median finfold constriction near the tail; (20) pectoral fin buds; (21) embryo as long as egg major axis; (22) mouth differentiation; (23) gas bladder; (24) embryo longer than egg major axis (25) opercular differentiation; (26) mouth open; (27) jaws; (28) hatching glands; (29) liver; (30) opercular aperture open; (31) peristalsis; (32) eye movements; (33) hypurals rudiments; (34) hatching.

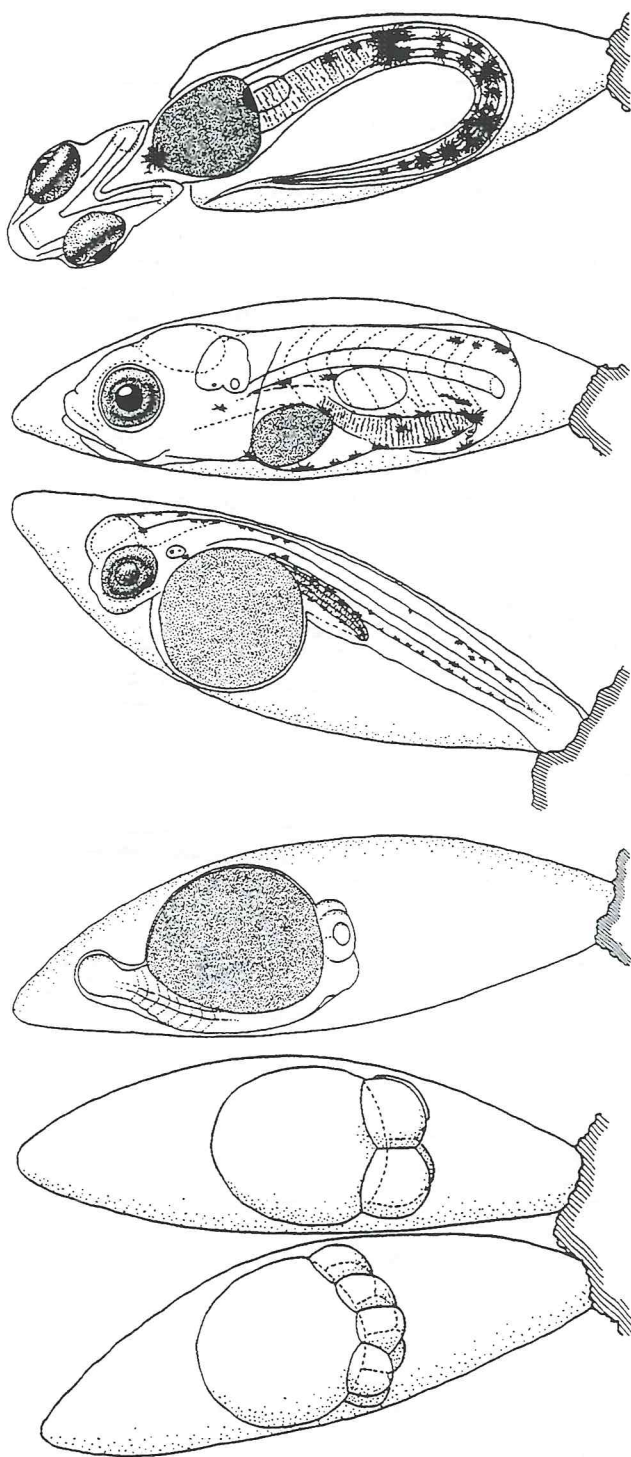


FIG 2. Eggs collected at different developmental stages: (A) four and eight cell stages (day 0); (B) embryo with tail bud free of the yolk (day 4); (C) embryo as long as major axis (day 10); (D) embryo prior to hatching (day 21); (E) hatching process (day 22).

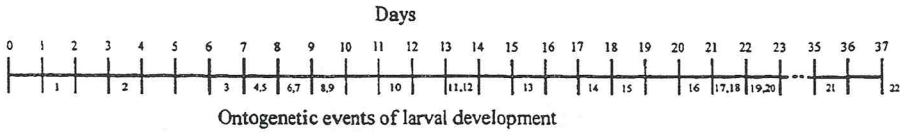


FIG. 3. Ontogenetic events of larval development of *Gobius cobitis* in order of first appearance: (1) filled gas bladder; (2) exogenous feeding; (3) hypurals; (4) notochord starts to flex; (5) gill arches; (6) anal fin rays; (7) second dorsal fin rays; (8) yolk completely resorbed; (9) notochord flexion completed; (10) vertebrae; (11) median finfold resorption; (12) segmented caudal fin rays; (13) ventral fin buds; (14) first dorsal fin; (15) ventral fin rays; (16) segmented second dorsal fin rays; (17) pectoral fin rays; (18) jaw teeth; (19) first dorsal fin rays; (20) larvae begun to contact the aquarium bottom; (21) most larvae settled on the bottom; (22) pelvic disc.

reduced. A ventral row of melanophores extended from behind the anus to the caudal peduncle. Two large melanophores were present above the anus and three others at the dorsal midline, near the caudal peduncle. A yellow chromatophore was visible posterior to the yolk. The gas bladder was pigmented with black chromatophores that also occurred scattered over the yolk.

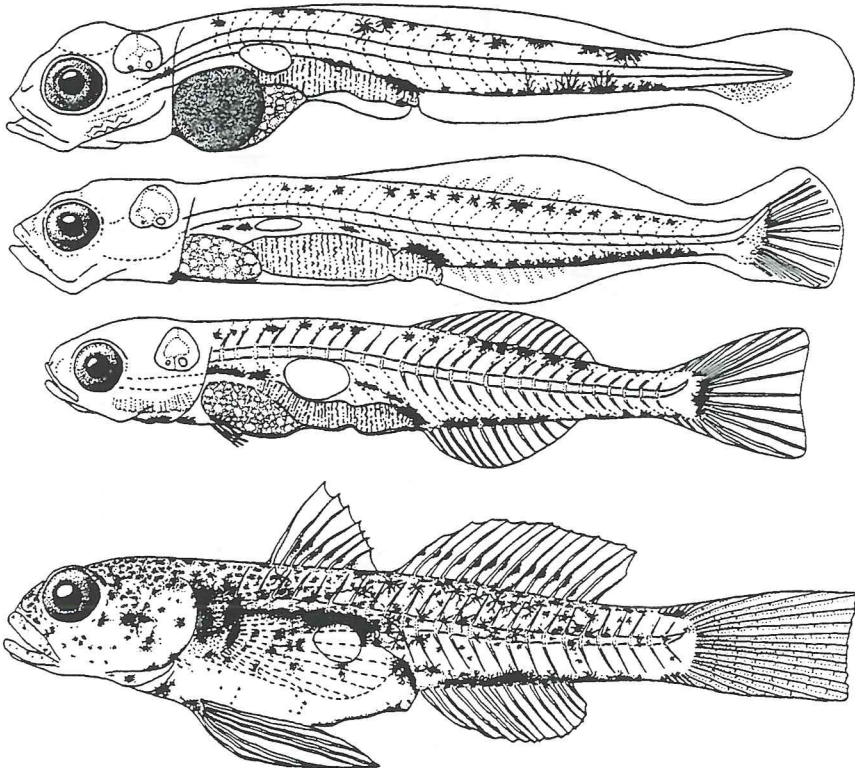


FIG. 4. Larvae collected at different developmental stages: (A) yolk-sac larva (day 0–5.5 mm TL); (B) notochord flexion completed (day 9–7.5 mm TL); (C) second dorsal, caudal and anal fin rays formed (day 20–11.0 mm TL); (D) juvenile (day 44–13.9 mm TL).

Figure 3 presents the ontogenetic events of larval development. In Fig. 4 larvae collected at different developmental stages are shown.

Larvae began to settle on the bottom 22 days after hatching at 1.3–1.4 cm TL. The change to a benthic mode of life was gradual, with larvae spending an increasing proportion of time on the substratum. Although there was considerable individual variation in the timing of metamorphosis, which occurred 37–44 days after hatching at *ca* 1.8 cm TL, most individuals became benthic 35 days after hatching. It is interesting to note that the smallest fishes collected in tidepools were about 1.7 cm (mean = 1.68 cm, s.d. = 0.17, range = 1.3–1.9 cm, $n = 64$), with some fish still lacking the juvenile general body shape and pigmentation. At metamorphosis the fish became heavily pigmented with the body and head shape quickly changing to the juvenile pattern (Fig. 4D). At 108 and 169 days after hatching, the fishes measured *ca* 4.0 cm and 5.5 cm, respectively (108 days: mean = 3.98 cm, s.d. = 0.78, range = 2.9–6.0 cm; $n = 37$; 169 days: mean = 5.45 cm, s.d. = 1.16, range = 3.2–8.1 cm, $n = 31$).

Discussion

The embryonic development described here contrasts markedly with the data of Spartà (1950). The very short developmental line reported by Spartà (10 days) could be explained by a higher incubation temperature. This effect is well known for many fish species (Blaxter, 1969). Here, we also observed a decrease in development time of seven days with an increase of 2.5°C. Unfortunately, Spartà (1950) did not indicate incubation temperature.

The basic sequence of embryonic developmental events agreed largely with that provided by Ballard (1969) for *Gobius niger* Linnaeus, 1758. However, the timing of events was different due to the larger eggs and longer developmental times of *G. cobitis*. Variability in the timing of the shift from a planktonic to a benthic way of life has been reported for many marine invertebrates (e.g. Todd, 1985), and some benthic fishes (e.g. *Ophioblennius atlanticus*, Nursall and Turner, 1985) and could be of great adaptive significance for benthic species like *G. cobitis* that must find an adequate substratum on which to settle.

Acknowledgements

This study was supported by Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica (JNICT) as part of the project PBIC/1313/MAR/92. C.F. was also supported by a grant from JNICT (C/BIC/797/93). We also would like to thank Dr Teresa Avelar who reviewed the English, and one anonymous referee and Professor P. G. Moore for valuable suggestions on the manuscript.

References

- BALLARD, W. W., 1969, Normal embryonic stages of *Gobius niger* jozo, *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, **37**, 1–17.
- BLAXTER, J. H. S., 1969, Development: eggs and larvae, in W. S. Hoar and D. J. Randall (eds), *Fish Physiology*, Volume III: *Reproduction and growth. Bioluminescence, pigments and poisons* (New York: Academic Press), pp. 178–252.
- FARIA, C. and ALMADA, V. C., 1995, Some aspects of the breeding ecology of *Gobius cobitis* Pallas and *Gobius paganellus* L. in the west coast of Portugal, *Arquivos do Museu Bocage—Nova Série*, Volume II, **29**, 463–471.
- GIBSON, R. N., 1969, The biology and behaviour of littoral fish, *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **7**, 367–410.

- GIBSON, R. N., 1970, Observations on the biology of the giant goby *Gobius cobitis* Pallas, *Journal of Fish Biology*, 2, 281–288.
- GIBSON, R. N., 1972, The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France, *Journal of Animal Ecology*, 41, 189–207.
- LE DANNOS, E., 1913, Contribution à l'étude systématique et biologique des poissons de la Manche Occidentale, *Annales de l'Institut Océanographique*, 5, 1–214.
- MILLER, P. J., 1986, Gobiidae, in P. J. P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (eds), *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*, (Paris: UNESCO), pp. 1019–1085.
- NURSALL, J. R. and TURNER, L. J., 1985, The liver supports metamorphosis in the Caribbean reef blennioid (*Ophioblennius atlanticus*, in M. Harmelin Vivien and B. Balvat (eds), *Fifth International Coral Reef Congress*, Volume 5 (Moorea, French Polynesia: Antenne du Museum National d'Histoire Naturelle et de l'Escole Pratique des Hautes Etudes en Polynesie Francaise, Antenne Museum—EPHE), pp. 457–462.
- SPARTA, A., 1950, Uova e larve di Gobiidae V, *Gobius capito* C. V. *Bolletino di Pesca Piscicoltura e Idrobiologia*, 5, 99–104.
- TODD, C. D., 1985, Reproductive strategies of North-temperate rocky shore invertebrates, in P. G. Moore and R. Seed (eds), *The Ecology of Rocky Coasts* (London: Hodder and Stoughton), pp. 203–219.
- WHEELER, A. C., 1969, *The Fishes of the British Isles and North West Europe* (London: MacMillan), 613 pp.

XI

A comparative study of territoriality in intertidal and subtidal blennioids (Teleostei, Blennioidei)

Emanuel J. Gonçalves & Vitor C. Almada

Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, R. Jardim do Tabaco 44, P-1100 Lisboa, Portugal

Key words: littoral fishes, territory structure, behaviour, turbulence

Synopsis

This paper presents a comparative analysis of territoriality in three intertidal (*Lipophrys pholis*, *Coryphoblennius galerita*, *Salaria pavo*) and two subtidal (*Tripterygion delaisi*, *Parablennius pilicornis*) blennioid fishes. Focal-animal observations of males guarding eggs showed that: (i) intertidal species had smaller territories that were less frequently patrolled; (ii) in subtidal species feeding was limited to the territory, while in intertidal fishes a substantial proportion of the feeding acts occurred outside the defended area; (iii) intertidal species spent less time out of the nest and showed a lower level of locomotory activity; (iv) subtidal species were subjected to a higher number of territorial intrusions with more species intruding their territory, some of them potential egg predators; (v) subtidal species performed several water column displays that played a significant role in courtship, while in intertidal fishes these displays are almost absent. Signalling without the presence of a female was only observed in subtidal species. It is argued that intertidal fishes minimize the time spent out of the nest and the loss of contact with the substrate, features that may be of high survival value in conditions of strong turbulence. Although intertidal species have a reduced time available for feeding, this may be compensated by lower levels of locomotory activity, territorial defense and risk of egg predation.

Introduction

Blennioid fishes are among the most abundant fish groups in tropical and warm temperate rocky coasts, occurring both in intertidal and subtidal habitats. Therefore, they provide an excellent opportunity to investigate the ways in which intertidal conditions affect the behaviour of fishes that occupy such habitats (Almada & Santos 1995). Their suitability for this type of study is further emphasized by their small size and ease of observation and by the fact that, the males at least, are territorial during the breeding season, which allows detailed observations of individual fishes for long periods. There is a considerable body of literature concerning the territorial behaviour of blennioid fishes (Fishelson 1963, 1975, Stephens et al. 1970, Nursall 1977, 1981, Wirtz 1978, Almada et al. 1983, 1987, 1992, 1994, Lindquist 1985, Santos 1985, 1992, Hastings 1986, Patzner et al. 1986, Koppel 1988, Santos et al. 1989).

There are, however, few detailed comparative studies on the differences in territorial structure between intertidal and subtidal species. Almada & Santos (1995) showed that the basic features of reproductive behaviour, namely male breeding territoriality and parental care, are common to both intertidal and subtidal blennioid fishes. They suggest that intertidal fishes tend to differ from their subtidal relatives by having courtship and agonistic behaviour patterns that minimize the loss of contact with the substrate, a feature that is probably adaptive in conditions of marked turbulence. Almada et al. (1992) suggested that intertidal blennies may experience reduced egg predation and less territorial intrusions by potential egg eaters, compared to subtidal equivalents. This situation may offset the costs due to the limited time available to feed, imposed by the tidal cycle. This view is in accordance with the more general hypothesis of Gibson (1988) and Horn & Gibson (1988) that rocky intertidal resident fishes are subjected to less severe predation pressure, at least by aquatic predators.

Almada et al. (1992) showed that unguarded egg masses of *Lipophrys pholis* may survive for up to 5 days without predation. Moreover, it is known that subtidal species may visit the intertidal to spawn, leaving the egg masses unguarded during low tide (e.g. DeMartini 1978, Middaugh et al. 1981, Potts 1985). These findings also suggest a reduction of egg predation in intertidal habitats.

In this paper, we present comparative data on the territoriality of the breeding males of five blennioid species, three intertidal (*Lipophrys pholis*, *Salaria pavo* and *Coryphoblennius galerita*) and two subtidal (*Parablennius pilicornis* and *Tripterygion delaisi*).

Material and methods

Data were collected at Arrábida coast (38°28'N, 8°59'W) and Ria Formosa (36°59'N, 7°51'W), in Portugal, during the years 1986, 1987, 1993 and 1994. At Arrábida, the study site consists of vertical cliffs with boulders and large rocks that become exposed at low tide. At Ria Formosa, the study site is situated inside a lagoon, and the only hard substrates available are bricks in which the males of *S. pavo* establish nests. In both sites wave action is very reduced. Both study areas were previously characterized by Almada et al. (1992, 1994).

Behavioural observations were conducted by skin- and scuba-diving. We performed focal-animal observations (Altmann 1974) of territorial males guarding eggs, during the breeding season of each species: *C. galerita* - February/March to September/October (Almada et al. 1996); *L. pholis* - October/November to March (Almada et al. 1990a, Faria et al. 1996); *S. pavo* - April/May to September/October (Almada et al. 1994); *T. delaisi* - January/March to August/September; and *P. pilicornis* - February/March to August/September. The amount of focal observation time was: *C. galerita*= 8 h 13 min (n=23); *L. pholis*= 17 h 51 min (n=22); *S. pavo*= 31 h 7 min (n=65); *T. delaisi*= 7 h 20 min (n=22); and *P. pilicornis*= 7 h 36 min (n=23).

The area around each nest was arbitrarily divided in four quadrants (upper, lower, left and right), and taking the nest as centre, a series of concentric circles with 10 cm distance between each radius was drawn. The successive locations that a fish visited during each observation period were recorded on a plastic sheet. We also recorded the different behavioural categories performed by the fish in each location, based on the descriptions provided by Fishelson (1963), Wirtz (1978), Almada et al. (1983, 1987, 1992) and Patzner et al. (1986). The area defended against intruders was considered as the territory.

In these observations the time unit used was one minute and the following data were recorded: i) frequency of excursions out of the nest, their duration, locations visited and the activities performed by the fish during each excursion; ii) appearance of intruders, their species, the location of their closest approach to the nest and whether they withdrew without apparent reaction by the resident male or left after agonistic action of the territorial fish. For more details on the behavioural observations see Almada et al. (1990b, 1992, 1994, 1995).

The nests mean height to the hydrographic zero were similar in the intertidal species studied (*C. galerita*, *L. pholis* and *S. pavo*). Almada et al. (1992) determined that the average diurnal submersion time obtained for *L. pholis* was 5h 34min. This value was used to calculate the daily rates of patrolling, intrusions and total movement in the intertidal species (for details

on this method see Almada et al. 1992). For subtidal species (*T. delaisi* and *P. pilicornis*), these rates were calculated based on the daylight hour period in the peak of the breeding season (14 h in May).

Statistical analysis was performed using the PC computer program STATISTICA for Windows 4.0 (Copyright Statsoft 1993) and the simulation statistical program ACTUS (Estabrook & Estabrook 1989) designed for the analysis of contingency tables. This program uses random numbers to simulate 1000 tables, each with the same row and column totals of the original table. Each simulated table is compared with the original data table. Values smaller than 50 are one-tailed significant ($p < 0.05$). The significance of χ^2 is assessed by the number of times out of 1000 that the value of χ^2 for the simulated table is equal to or greater than that for the original table (Estabrook & Estabrook 1989).

Results

The spatial distribution of feeding, patrolling, intra and interspecific intrusions as a function of the distance to the nest for each species, is shown in Figure 1.

In *S. pavo*, all activities (including feeding) are concentrated in an area of less than 10 cm from the nest. In this species, nests are densely aggregated in bricks and each nest may be surrounded by several others in the same brick. Territoriality is restricted to the nest itself (Almada et al. 1994, 1995, Gonçalves et al. 1996). The breeding males of the two other intertidal species (*L. pholis* and *C. galerita*) have territories smaller than those of *P. pilicornis* and *T. delaisi*. Indeed, the shortest distance to the nest at which intruders could penetrate is smaller in intertidal fishes (*C. galerita*: mean=15.2 cm, s.d.= 8.3, range= 10-40 cm, n= 42 interactions; *L. pholis*: mean=38.2 cm, s.d.= 15.9, range= 10-60 cm, n= 28 interactions; *T. delaisi*: mean= 42.6 cm, s.d.= 27.3, range= 10-100 cm, n= 47 interactions; *P. pilicornis*: mean= 43.4 cm, s.d.= 25.3, range= 10-100 cm, n= 64 interactions; Kruskal-Wallis: $H(3, n=181)= 57.27, p < 0.001$). The radius of the defended area was: *C. galerita*= 40 cm; *L. pholis*= 60 cm; *S. pavo*= 10 cm; *T. delaisi*= 100-150 cm; *P. pilicornis*= 100-150 cm. In addition, patrolling is significantly more frequent in subtidal species, being absent in *S. pavo* and extremely rare in *C. galerita*. The mean individual patrolling rates per day were: *L. pholis*=20.6 (s.d.= 13.3, range= 2.9-44.5, n= 7), *T. delaisi*= 164.2 (s.d.= 159.9, range= 42-630, n= 11), and *P. pilicornis*= 144.7 (s.d.= 83.4, range= 33.6-336, n= 17) (Kruskal-Wallis: $H(2, n=35)= 15.29, p < 0.001$).

The spatial distribution of the feeding acts is another feature that distinguishes intertidal and subtidal species. In intertidal species, a substantial proportion of the feeding acts occurred out of the defended area

(*C. galerita*= 51%, *L. pholis*= 13%), while in subtidal species territories and home range coincide (Figure 1).

The proportion of interspecific in relation to intraspecific intrusions was significantly higher in subtidal species (Table 1). In addition, the estimated numbers of interspecific and total intrusions occurring per day were also higher in subtidal species. The mean interspecific intrusion rates per day were: *C. galerita*=34.4 (s.d.= 15.5, range= 16.7-50.1, n= 16), *L. pholis*=22.6 (s.d.= 24.0, range= 2.8-83.5, n= 13), *T. delaisi*= 136.5 (s.d.= 81.9, range= 42-336, n= 16), and *P. pilicornis*= 210.2 (s.d.= 128.1, range= 42-462, n= 20) (Kruskal-Wallis: H (3, n=65)= 42.77, p<0.001); and the mean total intrusion rates per day were: *C. galerita*=72.8 (s.d.= 31.1, range= 16.7-133.6, n= 21), *L. pholis*=46.7 (s.d.= 51.1, range= 5.6-200.4, n= 17), *T. delaisi*= 224.8, s.d.= 221.2, range= 42-1008, n= 17), and *P. pilicornis*= 263.2 (s.d.= 135.1, range= 67.2-504, n= 20) (Kruskal-Wallis: H (3, n=75)= 45.30, p<0.001). Subtidal species also suffered intrusions by many non-blennioid fishes. Among them were potential egg predators like the clingfish *Lepadogaster candollei* (see Almada et al. 1987) and several wrasses (Table 2).

The nesting males of subtidal species spent a greater proportion of time out of the nest, when compared with intertidal ones (Table 3). In addition, the daily total amount of movement was also significantly higher in subtidal species. The mean individual total amount of movement per day was: *C. galerita*= 43.42 m (s.d.= 43.90, range= 3.34-133.60 m, n= 16), *L. pholis*= 33.66 m (s.d.= 35.18, range= 0.56-101.87 m, n= 12), *S. pavo*= 21.10 m (s.d.= 25.04, range= 1.67-70.14 m, n= 11), *T. delaisi*= 113.77 m (s.d.= 152.18, range= 8.35-705.60 m, n= 20), and *P. pilicornis*= 152.10 m (s.d.= 85.68, range= 30.06-374.08 m, n= 23) (Kruskal-Wallis: H (4, n=82)= 38.14, p<0.001). Similarly, the maximum distance to the nest at which the fishes could be observed was significantly higher in subtidal species. The mean maximum distance from the nest was: *C. galerita*= 38.7 cm (s.d.= 34.8, range= 10-100 cm, n= 23), *L. pholis*= 32.3 cm (s.d.= 35.2, range= 0-100 cm, n= 22), *S. pavo*= 12.9 cm (s.d.= 37.2, range= 0-200 cm, n= 65), *T. delaisi*= 66.0 cm (s.d.= 27.4, range= 30-100 cm, n= 20), and *P. pilicornis*= 97.0 cm (s.d.= 36.9, range= 40-200 cm, n= 23) (Kruskal-Wallis: H (4, n=153)= 82.53, p<0.001).

The two groups also differ in some details of their behaviour patterns. Subtidal species performed numerous behaviour patterns that involved movements in the water column, namely in courtship and agonistic displays, while these elements were extremely rare in intertidal fishes (Table 4). In addition, courtship signalling in the absence of a nearby female was common in subtidal species and almost absent in intertidal ones (Table 5). In *L. pholis*, courtship was too rarely observed to be quantified.

One interesting feature shared by the two groups, is that all species performed more radial than tangential displacements, that is, they performed more displacements involving the nest and the peripheral locations, than movements between peripheral locations (Mann-Whitney U-test: *C. galerita* $Z= 4.69$, $p<0.001$; *L. pholis* $Z= 3.47$, $p<0.001$; *T. delaisi* $Z= 3.67$, $p<0.001$; *P. pilicornis* $Z= 4.69$, $p<0.001$). When compared with tangential movements, radial displacements minimize the amount of time spent away from the nest.

Discussion

The intertidal habitats of rocky coasts tend to experience much greater turbulence than habitats located well below the tidal influence. Many of the findings presented in this paper can be interpreted as representing adaptations of intertidal fishes to turbulent conditions. When compared to subtidal species, they defend smaller territories, present a reduced total amount of activities, signalling and other behaviour patterns that involve movements in the water column are almost absent, and they stay more time inside the nest. These findings are in accordance with the hypothesis of Almada & Santos (1995) that turbulence is a prevailing pressure that affects many aspects of intertidal fish behaviour.

For a fish living in turbulent conditions, the risk of being dislodged by water movements and even wounded is likely to be high. Nursall (1977) stated that '*Ophioblennius atlanticus*, in its turbulent habitat, faces physical difficulties. Individuals bearing minor abrasions on the body are not uncommon. It is common for Redlip blennies to bear puncture wounds from the spines of *Diadema antillarum*'. Some behavioural features of the intertidal species studied in this paper, suggest that they are minimizing the time spent out of the nest and the loss of contact with the substrate. Nevertheless, it is interesting to note that Phillips (1977) noted that *Istiblennius zebra*, a fish that lives in high intertidal pools that remain quiet for long periods, performs several behaviour patterns that involve loss of contact with the substrate. A similar situation occurs in *Parablennius sanguinolentus* at Azores (Santos 1985, 1992). These water column displays play a significant role in courtship and other social interactions in other blennioids living in low turbulence areas (e.g. Fishelson 1975).

Almada et al. (1992) showed that, for *L. pholis*, the mean time available for feeding was very short (5 h 34 min per day). This corresponds to the period when territories are underwater during daylight hours. The same applies to *C. galerita* and *S. pavo*, since their nests are located in similar heights on the shore. Subtidal species are likely to be able to feed during all daylight time (about 14h in the peak of the breeding season). However, this does not necessarily mean that the males of intertidal species

have to cope with higher energetic costs associated with territorial defense and parental care. Indeed, they may reduce their metabolism when out of water (e.g. Laming et al. 1982), and the small territory size, lower level of intrusions and reduced locomotor activities, may also contribute to save energy.

If the predation pressures are smaller in the intertidal, the benefits of breeding in this zone may further offset the costs imposed by the reduced time available for feeding. Our data show that, unlike intertidal species, subtidal fishes suffer territorial intrusions by several potential egg predators. Moreover, the fact that several fish species visit the intertidal to spawn, leaving their egg masses unguarded (e.g. *Enophrys bison*, DeMartini 1978, *Menidia menidia*, Middaugh et al. 1981, *Crenilabrus melops*, Potts 1985), is also in agreement with this hypothesis. It was also observed that when a parental male is removed from his nest, subtidal species suffered almost immediate egg predation (unpublished data), while in intertidal species, egg masses can survive several days unharmed (Almada et al. 1992). We suggest that this hypothesis can be further investigated using other fish lineages, besides blennioids, that contain species subjected to different degrees of turbulence. Gobiids, cottids and gobiesocids could provide good opportunities for this type of studies.

Acknowledgements

Part of this study was supported by Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica (JNICT) as part of the project PBIC/1313/MAR/92. E.G. was supported by a grant from JNICT (BD/872/90-IG). We thank the staff of Parque Natural da Ria Formosa and Parque Natural da Arrábida for valuable help during the field work, and especially Arq. Nuno Le Coq and Arq. Eduardo Carqueijeiro whose institutional support made this work possible. We also would like to thank Rui Oliveira, António José dos Santos, Miguel Henriques, Elsa Rodrigues and David Gonçalves for help in the field work.

References cited

- Almada, V.C., E.N. Barata, E.J. Gonçalves & R.F. Oliveira. 1990a. On the breeding season of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae) at Arrábida, Portugal. J. mar. biol. Ass. U.K. 70: 913-916.
- Almada, V.C., H. Carreiro, C. Faria & E.J. Gonçalves. 1996. The breeding season of *Coryphoblennius galerita* in Portuguese waters. J. Fish Biol. 48: 295-297.

Almada, V.C., J. Dores, A. Pinheiro, M. Pinheiro & R.S. Santos. 1983. Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). Memórias do Museu do Mar - série Zoológica 2: 1-166.

Almada, V.C., G. Garcia & R.S. Santos. 1987. Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* Cuvier (Pisces: Blenniidae) da costa portuguesa. *Análise Psicológica* 2: 261-280.

Almada, V.C., E.J. Gonçalves, R.F. Oliveira & E.N. Barata. 1992. Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 72: 187-197.

Almada, V.C., E.J. Gonçalves, R.F. Oliveira & A.J. Santos. 1995. Courting females: ecological constraints affect sex-roles in a natural population of the blenniid fish *Salaria pavo*. *Anim. Behav.* 49: 1125-1127.

Almada, V.C., E.J. Gonçalves, A.J. Santos & M.C. Baptista. 1994. Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. *J. Fish Biol.* 45: 819-830.

Almada, V.C., R.F. Oliveira, E.N. Barata, E.J. Gonçalves & A.P. Rito. 1990b. Field observations on the behaviour of the breeding males of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *Portugaliae Zoologica* 1: 27-36.

Almada, V.C. & R.S. Santos. 1995. Parental care in the rocky littoral: adaptation and exaptation in Atlantic and Mediterranean blennies. *Rev. Fish Biol. Fish.* 5: 23-37.

Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

DeMartini, E.E. 1978. Spatial aspects of reproduction in buffalo sculpin, *Enophrys bison*. *Env. Biol. Fish.* 3: 331-336.

Estabrook, C.B. & G.F. Estabrook. 1989. ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Historical Methods* 22: 5-8.

Faria, C., V.C. Almada & E.J. Gonçalves. 1996. Juvenile recruitment,

growth and maturation of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae), from the west coast of Portugal. J. Fish Biol. 49: 727-730.

Fishelson, L. 1963. Observations on littoral fishes of Israel. I. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae). Israel Journal of Zoology 12: 67-80.

Fishelson, L. 1975. Observations on the behaviour of the fish *Meiacanthus nigrolineatus* Smith-Vaniz (Blenniidae) in nature (Red Sea) and in captivity. Aust. J. Mar. Freshwat. Res. 26: 329-341.

Gibson, R.N. 1988. Patterns of movement in intertidal fishes. pp. 55-63. In: G. Chelazzi & M. Vannini (ed.) Behavioural Adaptations to Intertidal Life, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Gonçalves, E.J., V.C. Almada, R.F. Oliveira & A.J. Santos. 1996. Female mimicry as a mating tactic in males of the blenniid fish *Salaria pavo*. J. mar. biol. Ass. U.K. 76: 529-538.

Hastings, P.A. 1986. Habitat selection, sex ratio and sexual selection in *Coralliozetus angelica* (Blennioidei: Chaenopsidae). pp. 785-793. In: T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi. & K. Matsuura (ed.) Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes, Ichthyological Society of Japan, Tokyo.

Horn, M.H. & R.N. Gibson. 1988. Intertidal fishes. Scient. Amer. 258: 54-60.

Koppel, V.H. 1988. Habitat selection and space partitioning among two Mediterranean blenniid species. P.S.Z.N.I., Marine Ecology 9: 329-346.

Laming, P.R., C.W. Funston, D. Roberts & M.J. Armstrong. 1982. Behavioural, physiological and morphological adaptations of the shanny (*Blennius pholis*) to the intertidal habitat. J. mar. biol. Ass. U.K. 62: 329-338.

Lindquist, D.G. 1985. Depth zonation, microhabitat, and morphology of three species of *Acanthemblemaria* (Pisces: Blennioidea) in the Gulf of California, Mexico. P.S.Z.N.I.: Marine Ecology 6: 329-344.

Middaugh, D.P., G.I. Scott & J.M. Dean. 1981. Reproductive behavior of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* (Pisces, Atherinidae). Env. Biol.

Nursall, J.R. 1977. Territoriality in redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus* - Pisces: Blenniidae). J. Zool. 182: 205-223.

Nursall, J.R. 1981. The activity budget and use of territory by a tropical blenniid fish. Zool. J. Linn. Soc. 72: 69-92.

Patzner, R.A., M. Seiwald, M. Adlgasser & G. Kaurin. 1986. The reproduction of *Blennius pavo*. V. Reproductive behaviour in natural environment. Zool. Anz. 216: 338-350.

Philips, R.R. 1977. Behavioural field study of the Hawaiian rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blenniidae). I. Ethogram. Z. Tierpsychol. 43: 1-22.

Potts, G.W. 1985. The nest structure of the corkwing wrasse, *Crenilabrus melops* (Labridae: Teleostei). J. mar. biol. Ass. U.K. 65: 531-546.

Santos, R.S. 1985. Estrutura e função dos territórios em machos de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). Memórias do Museu do Mar - Série Zoológica 3: 1-45.

Santos, R.S. 1992. Behavioural ecology, phenology and ethology of an intertidal blenny, *Parablennius sanguinolentus parvicornis* (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes 1836) (Pisces: Blenniidae), from the Azores. PhD Thesis, University of Liverpool, Liverpool. 293 pp.

Santos, R.S., V.C. Almada & A.J. Santos. 1989. Field experiments and observations on homing and territoriality in intertidal fishes. pp. 622-632. In: R.J. Blanchard, P.J. Brain, D.C. Blanchard & S. Parmigiani (ed.) Ethoexperimental Analysis of Behavior, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Stephens, J.S., R.K. Johnson, G.S. Key & J.E. McCosker. 1970. The comparative ecology of three sympatric species of California blennies of the genus *Hypsoblennius* Gill (Teleostomi, Blenniidae). Ecol. Monogr. 40: 213-233.

Wirtz, P. 1978. The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces, Blennioidei). Z. Tierpsychol. 48: 142-174.

Table 1. a - Number of interspecific and intraspecific intrusions that occurred in the male's territory of each species. b - Statistical analysis using ACTUS.

a		Interspecific intrusions	Intraspecific intrusions
<i>C. galerita</i> (n=23)		34	64
<i>L. pholis</i> (n=22)		34	50
<i>T. delaisi</i> (n=22)		72	19
<i>P. pilicornis</i> (n=23)		99	25

b	(i)Interspecific intrusions	Intraspecific intrusions	(ii)Interspecific intrusions	Intraspecific intrusions
<i>C. galerita</i> (n=23)	0*	1000	1000	0*
<i>L. pholis</i> (n=22)	4*	1000	996	0*
<i>T. delaisi</i> (n=22)	991	1*	12*	1000
<i>P. pilicornis</i> (n=23)	999	0*	3*	1000

(i) cases in which simulated values did not exceed observed values; (ii) cases in which observed values did not exceed simulated values. $\chi^2=73.81$, d.f.=3, $p<0.001$. For details of ACTUS see Estabrook & Estabrook (1989).

* $p<0.05$ (one-tailed).

Table 2. Total number of intrusions in the male's territory of each species.

Intruders	<i>C. galerita</i> (n=21)	<i>L. pholis</i> (n=17)	<i>T. delaisi</i> (n=17)	<i>P. pilicornis</i> (n=20)
<i>C. galerita</i>	64	33	--	--
<i>L. pholis</i>	19	50	--	--
<i>T. delaisi</i>	--	--	19	3
<i>P. pilicornis</i>	--	--	8	25
Other blennioids	3	--	9	2
Wrasses	--	--	32	29
Gobies	--	--	15	3
Sea breams	9	--	--	60
Clingfishes	--	--	8	--
<i>Atherina</i> sp.	--	--	--	2
Crabs	3	1	--	--

Table 3. a - Number of minutes spent inside and outside the nest by the parental male of each species. b - Statistical analysis using ACTUS.

a	Total observation time (min)	Inside the nest (min)	Outside the nest (min)
<i>C. galerita</i> (n=23)	493	366	7
<i>L. pholis</i> (n=22)	1071	949	14
<i>S. pavo</i> (n=65)	1867	1801	6
<i>T. delaisi</i> (n=22)	440	153	129
<i>P. pilicornis</i> (n=23)	456	97	90

b	(i)	Inside	Outside	(ii)	Inside	Outside
<i>C. galerita</i> (n=23)	168	1000	850	0*		
<i>L. pholis</i> (n=22)	27*	1000	976	0*		
<i>S. pavo</i> (n=65)	0*	1000	1000	0*		
<i>T. delaisi</i> (n=22)	1000	0*	0*	1000		
<i>P. pilicornis</i> (n=23)	1000	0*	0*	1000		

(i) cases in which simulated values did not exceed observed values; (ii) cases in which observed values did not exceed simulated values. $\chi^2 = 1353.86$, d.f. = 4, $p < 0.001$. For details of ACTUS see Estabrook & Estabrook (1989). * $p < 0.05$ (one-tailed).

Table 4. Water column movements performed by each species in courtship or other contexts.

	Courtship		Total	
	Male	Female	Male	Female
<i>C. galerita</i>	0	0	0	2
<i>L. pholis</i>	0	0	1	0
<i>S. pavo</i>	0	0	0	0
<i>T. delaisi</i>	79	0	141	2
<i>P. pilicornis</i>	69	0	98	21

Table 5. Percentage of courtship acts performed with or without the presence of a female.

	Number of courtship acts	Female present	Female not present
		(%)	(%)
<i>C. galerita</i>	19	84.2	15.8
<i>S. pavo</i>	524	100	0
<i>T. delaisi</i>	44	31.8	68.2
<i>P. pilicornis</i>	30	33.3	66.7

Figure legends

Figure 1. Spatial distribution of feeding, patrolling, interspecific and intraspecific interactions, in the male's territory of each species. a - *C. galerita* (n= 23); b - *L. pholis* (n= 22); c- *S. pavo* (n= 65); d - *T. delaisi* (n=22); e - *P. pilicornis* (n=23).

XIII

**Sex differences in resource utilisation by the peacock blenny
(*Salaria pavo*)**

E. J. GONÇALVES AND V. C. ALMADA

Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Rua Jardim do Tabaco, 44, P-1100 Lisboa, Portugal

ABSTRACT

In this paper we present data on the seasonal variation of gonadosomatic, hepatosomatic and feeding indices in nesting males, females and female-like males of the blenniid fish *Salaria pavo*. Eviscerated condition factors, female fecundity and feeding rates are also presented. The results are consistent with the hypothesis that females maximize their feeding rates during reproduction, converting food into eggs through repeated spawning. Nesting males feed at a very low rate during the breeding season. It is argued that one major component of the reproductive costs in these males is the reduction of feeding opportunities. Female-like males present lower reproductive costs, which probably reflects the compromise between fertilizing some eggs and growing.

Key words: *Salaria pavo*; Blenniidae; reproductive costs; parental care; body condition; alternative reproductive tactics.

INTRODUCTION

The costs of parental care in teleost fishes, and the ways in which males and females invest resources in reproduction have been studied in several fish species (e.g., Miller, 1984; Sargent & Gross, 1986; Almada, 1990). At low to moderate latitudes, which allow a long breeding season, it is commonly found that females spawn repeatedly and, in some cases, produce a total weight of eggs that may exceed their own weight (Wootton, 1973; Barlow, 1984; Miller, 1984). In these situations, it is expected that, for females, the breeding season is a period of maximal feeding, in which food is steadily converted into eggs. This feature has been considered by several authors as one of the factors that has contributed to the repeated evolution of male parental care in bony fishes (Blumer, 1979; Baylis, 1981; Guitleman, 1981; Barlow, 1984; Almada, 1990). For males that care and guard the eggs, one of the likely features of male reproductive investment is a reduction of feeding opportunities during the breeding season (e.g., Qasim, 1957; Miller, 1984; Sargent & Gross, 1986; Santos & Almada, 1988; Chellappa *et al.*, 1989; Almada *et al.*, 1992; Santos, 1992; Almada &

Santos, 1995; Smith & Wootton, 1995; Santos *et al.*, 1996).

Salaria pavo (Risso, 1810) is an excellent material to test this hypothesis. Like all other blenniids, the male guards and cares for the eggs, and there is no defined parental cycle. The male may guard the nest for many weeks, and a succession of females may spawn in the same nest, increasing significantly the duration of continuous parental care. In addition, in the population studied by us, the nests are densely aggregated and the nesting males minimize their excursions out of the nest and occupy breeding territories that are virtually limited to the nest hole, therefore with no food resources. There is an excess of mature males that cannot establish nests and nesting males are significantly larger than non-nesting males. The smaller non-nesting males are almost identical to females both in morphology and behaviour and act as sneakers (female-like males), while the larger ones act as floaters and try to take over the nests of parental males. Several aspects of the biology and behaviour of this population have been described in previous papers (Almada *et al.*, 1994, 1995; Gonçalves *et al.*, 1996). In this paper, we present data on the patterns of resource utilisation by males and females *S. pavo*.

MATERIAL AND METHODS

The population studied is found in a lagoon environment at Ria Formosa, southern Portugal (36° 59' N, 7° 51' W), where the only available cavities are bricks used by clam-culturists to delimit their fields. The boundaries of adjacent clam cultures are delimited by several kinds of hard debris (bricks, tiles, stones) that form ridges 10 to 20 cm high. All the nests found occurred intertidally along these ridges. When the tide ebbs, nesting males stay inside the bricks, while most females and non-nesting males move to the channels and adjacent eelgrass beds.

Fish samples were collected during the breeding seasons of 1988 (August), 1990 (May), 1991 (July), 1993 (April, September) and 1994 (January). Fish were caught with the help of a hand net and killed with an overdose of quinaldine. The following measurements were taken: body weight (W), eviscerated weight (W_{ev}), gonad weight (W_g), liver weight (W_l), gut weight (W_a), and standard length (SL). The guts were inspected for the amount of food present and were classified as: empty or with few items, and partially or completely full. The presence of blenniid eggs was also recorded. All samples were kept to a minimum and were collected during several years, since this species has been listed as vulnerable in Portugal (ICN, 1993), and this is the only stable population known in the country. Additional measurements were taken from live fish that were immediately returned to their habitat. The following indices were calculated:

Gonadosomatic index: $GSI=100 (W_g/W)$

Hepatosomatic index: HSI= 100 (Wl/W)

Feeding index: FI= 100 (Wa/W)

Eviscerated condition factor: $K_{ev} = 1000 (W_{ev}/SL^3)$

Low tide field inspections were made during the 1988 breeding season. A total of 40 m of ridges was selected for regular inspection. All nesting males found were captured with the help of a hand net, measured to the nearest millimetre, weighed and marked. Marking was performed by fin clipping. In each monthly visit, all caught individuals were inspected and if they were already marked, their identity was recorded.

Focal behavioural observations were conducted by snorkelling on 65 nesting males and 16 females in the breeding season of 1994 (total observation time = 35h 21min). In each observation we recorded the number of feeding acts performed by the fish, and the net distance moved (the linear distance from the starting point to the finishing position).

We kept one group of fishes (four nesting males, one floater male and five females) in a 78x40x35cm aquarium with gravel and boulders to provide shelter. Photoperiod was kept constant (LD 16:8) by a fluorescent light (18 W), and temperature varied from 27-28°C. They were feed with common cockles (*Cerastoderma* spp.) and live marine invertebrates. Glass parallelepiped nests (3x3x15cm) with narrow apertures were constructed. Each nest was wrapped with a black plastic sheet. The total area covered by the egg layer was measured by removing the black plastic sheet and applying a one square centimeter grid, counting the number of squares occupied by the spawn. We also determined the density of eggs to estimate the total number of eggs present in each nest. The egg masses were followed during 30 days.

Statistical analysis of the data was performed using the PC computer program STATISTICA for Windows 4.5 (Copyright StatSoft, Inc. 1993) and the simulation statistical program Actus (Estabrook & Estabrook, 1989) designed for the analysis of contingency tables.

This program uses random numbers to simulate 1000 tables, each with the same row and column total of the original table. Each simulated table is compared with the original data table. Values smaller than 50 are one-tailed significant ($p < 0.05$). The significance of χ^2 is assessed by the number of times out of 1000 that the value of χ^2 for the simulated tables is equal to or greater than that for the original table (Estabrook & Estabrook, 1989).

Data transformations were applied to comply with the assumptions of ANOVA (Sokal & Rohlf, 1981), and non-parametric tests were used when those assumptions could not be satisfied.

RESULTS

GONADOSOMATIC INDEX

The mean (\pm s.d.) female gonadosomatic indices (GSI) reached a peak in May (6.93 ± 1.84 , range= 5.16-9.30, $n= 6$), while the nesting males and female-like males reached the highest GSI values in July (1.36 ± 0.29 , range= 0.90-1.75, $n= 10$, and 1.73 ± 1.49 , range= 0.17-3.59, $n= 9$, respectively) (Fig. 1). The GSI values are in accordance with the breeding season previously described for this population: end of April to September (Almada *et al.*, 1994). Female-like males presented high GSI values for a shorter period (May-July).

HEPATOSOMATIC INDEX

The highest values of the hepatosomatic index (HSI) were reached prior to reproduction (females: 3.88 ± 1.07 , range= 2.28-5.92, $n= 8$, in April; nesting males: 3.44 ± 1.09 , range= 1.06-4.45, $n= 8$, in April; female-like males: 3.32 ± 0.64 , range= 2.30-4.30, $n= 8$, in January) (Fig. 2). There is a highly significant difference both between months (Kruskal-Wallis test: $H(5, n=135) = 51.36$, $p < 0.001$) and sexual categories (Kruskal-Wallis test: $H(2, n=135) = 25.99$, $p < 0.001$). HSI values in July, August and September were significantly lower ($p < 0.001$) than January and April (Dunn's test - Jan/Jul: $Q=4.37$; Jan/Aug: $Q=4.49$; Jan/Sep: $Q=5.16$; and Apr/Jul: $Q=4.02$; Apr/Aug: $Q=4.20$; Apr/Sep: $Q=4.78$). Females presented overall HSI values significantly higher ($p < 0.001$) than both types of males (Dunn's test - females/nesting males: $Q=4.89$; females/female-like males: $Q= 3.65$).

Nesting males presented a sharp decline in the HSI from May to July, which was only recovered after the breeding season (between October and January). Females presented some variation in the HSI, but the values stayed high during the breeding season. Female-like males presented an intermediate pattern with a smoother decline as breeding progresses.

EVISCERATED CONDITION FACTOR AND WEIGHTS

The highest values of the eviscerated condition factor (Kev) were reached prior to reproduction (April) by females (13.00 ± 0.98 , range= 11.73-14.17, $n= 8$) and nesting males (15.69 ± 1.37 , range= 13.78-15.06, $n= 8$). Female-like males reached their highest Kev values in September (13.06 ± 0.91 , range= 12.37-14.97, $n= 8$) (Fig. 3). There is a highly significant difference both between months and sexual categories (Table I). In females, the Kev dropped significantly from April to July (Tukey HSD test: $p < 0.01$) and recovered from July to September (Tukey HSD test: $p < 0.05$). In July, Kev of females is significantly lower than that of nesting males (Tukey HSD test: $p < 0.05$). Nesting males presented Kev values in April that were significantly higher than those presented by females (Tukey

HSD test: $p < 0.01$) and female-like males (Tukey HSD test: $p < 0.01$). Their Kev values then decreased significantly to July (Tukey HSD test: $p < 0.001$), August (Tukey HSD test: $p < 0.01$) and September (Tukey HSD test: $p < 0.001$). Kev variation in female-like males was not significant.

From the marking/recapture procedure, we were able to follow individual nesting males from March to September. This data revealed that nesting males significantly lose weight from June to July (Wilcoxon signed ranks test: $Z = 2.67$, $p < 0.01$, $n = 10$) and July to September (Wilcoxon signed ranks test: $Z = 2.20$, $p < 0.05$, $n = 6$). This method failed in following females and female-like males since they presented a high mobility (Almada *et al.*, 1994).

FEEDING

The highest values of the feeding index (FI) were reached prior to reproduction by nesting males (4.55 ± 1.22 , range = 3.35-6.65, $n = 7$, in January) and by female-like males (5.06 ± 1.50 , range = 3.40-7.61, $n = 7$, in April), and in the beginning of the breeding season by females (4.54 ± 1.74 , range = 2.92-7.15, $n = 6$, in May) (Figure 4). There is a highly significant difference both between months and sexual categories (Table II). The females presented a slightly increase in the FI from January to May and the values stayed high during the breeding season. Nesting males presented a decrease in FI values from January to August. Their FI was significantly lower than that presented by female-like males in April (Tukey HSD test: $p < 0.05$) and by females (Tukey HSD test: $p < 0.05$) and female-like males (Tukey HSD test: $p < 0.05$) in July. Nesting males presented a significantly decrease of the FI from January to May (Tukey HSD test: $p < 0.05$), July (Tukey HSD test: $p < 0.001$) and August (Tukey HSD test: $p < 0.01$). FI variation in females and female-like males was not significant.

Females also presented significantly less empty guts while nesting males had more empty guts than expect by chance (Table III). Another interesting feature is that 65% of the nesting males presented blenniid eggs in their guts ($n = 26$), while only one female presented eggs in the gut ($n = 27$). In addition, females performed significantly more feeding acts per min (females: mean = 0.319, s.d. = 0.283, range = 0-0.846, $n = 16$; nesting males: mean = 0.017, s.d. = 0.077, range = 0-0.533, $n = 65$; Mann-Whitney U-test: $Z = -6.28$, $p < 0.001$), and significantly higher maximal displacements (females: mean = 564.3cm, s.d. = 503.6, range = 50-2000cm, $n = 14$; males: mean = 12.9cm, s.d. = 37.2, range = 0-200cm, $n = 65$; Mann-Whitney U-test: $Z = 6.23$, $p < 0.001$) than nesting males.

FEMALE FECUNDITY

In Table IV the cumulative numbers of eggs present in each nest

from the aquarium group are shown. We used the developmental time of 15 days given by Patzner & Brandstätter (1988) to estimate the number of hatched eggs. This number was added to the total number of eggs in that inspection, resulting in the cumulative number of eggs laid in the interval considered. We assumed that most eggs were fertilized and that mortality prior to hatching could be ignored. The rate of eggs laid per female was calculated by subtracting the number of eggs from the first count to the total number of eggs laid and dividing by the number of days (30) and by the number of females (5). We obtained a mean daily rate of 162 eggs laid per female. The mean weight of each egg was 0.75mg (n=20). Using the mean daily rate of 162 eggs and multiplying by four months (the duration of the breeding season), each female would lay an average of 14.6g of eggs in each breeding season. The mean weight of the females present in the low tide inspections in June and July (the peak of the breeding season) was 8.8g (n=20). If these calculations are realistic, total ovarian expenditure over the four months breeding season could be higher than somatic weight.

Patzner (1985) based on the frequency distribution of oocyte stages determined that, in an Adriatic population of this species, fecundity shows a rectilinear relationship with body length expressed by the equation: $F=125L-5125$ (where L is the standard length in mm). Applying this formula to our data, the daily rate of eggs laid per female would be 82. This value is half the one we determined with direct egg counts. Our method may have overestimated the number of eggs if the females are overfed, or the method used by Patzner (1985) could have underestimated the number of eggs laid, if stage I and stage II oocytes would both develop in that breeding season. A third hypothesis is that female fecundity is much higher in our population. Either way, the weight in eggs laid by a female during the breeding season would be equal to or greater than her own body weight.

DISCUSSION

The evidence presented in this paper shows that one major component of the costs of reproduction in nesting males is a reduction of feeding opportunities. Indeed, during the breeding season, nesting males presented a lower feeding index and feeding rate and, a higher proportion of empty stomachs than females. Nesting males also lose weight, their HSI decline, and their Kev decrease significantly during the breeding season. In addition, they did not grow during this period. Such a deterioration in the condition of parental males had previously been reported in *Lipophrys pholis* (Linnaeus, 1758) (Qasim, 1957), *Parablennius sanguinolentus* (Valenciennes, 1836) (Santos & Almada, 1988; Santos, 1992; Santos *et al.*, 1996), and other fish taxa with male parental care (e.g., Miller, 1984, Crivelli & Britton, 1987). For *S. pavo*, this reduced feeding is not a

consequence of a suppression of the feeding motivation. Indeed, nesting males kept in aquaria will readily take food if it passes near the nest entrance (personal observations).

It seems likely that the nesting males engage in filial cannibalism as a means of diminishing their energy intake deficit. This behaviour had been described for several fish species with male parental care [e.g., *Oxylebius pictus* Gill by (DeMartini, 1987); *Gasterosteus aculeatus* L. by (FitzGerald, 1991); *Hypsypops rubicundus* (Girard) by (Sikkel, 1994); see also FitzGerald, 1992)]. Although the eggs found in the guts of nesting males might represent dead embryos removed by the nesting males as part of their parental activities, we noted that some embryos showed no sign of damage.

We suggest that this reduced feeding is caused or enhanced by the dense nest aggregations found in this population, and by the constant pressure exerted by non-nesting males, both floaters and sneakers (Almada *et al.*, 1994, 1995; Gonçalves *et al.*, 1996). In fact, nesting males do not defend food reserves, and leave their nests infrequently (Gonçalves & Almada, in prep.) and for short distances (as shown by the small maximal displacements). This behaviour makes sense if one considers that the nests are cavities with narrow entrances that are much easier to defend for a male that is inside. With the high pressure of floaters and sneakers, a male that leaves the nest frequently, would face the risk of having to dislodge an intruder, that would have the advantage of being inside the nest.

The presence of dense nest aggregations and the excess of males without nests may also explain the differences between our results and those of Podroschko *et al.* (1985). These authors found that HSI did not deteriorate during the breeding season in males of an Adriatic population of *S. pavo*, who defended small territories around the nest (Patzner *et al.*, 1986). Such a comparison is however made more difficult by the fact that these authors collected their fishes with baited traps, which could have biased the samples in favour of males that were feeding actively.

It is also important to note that this reduction of feeding by the nesting males is not a mere consequence of a shortage of food in the area. Non-nesting males and specially females keep feeding actively during the breeding season, and the available evidence suggests that this high level of feeding is responsible for the large number of eggs produced by the females throughout the season. Despite their high level of egg production, the HSI of females is not reduced during the breeding season, and their Kev, although depressed in the peak of the breeding season, has a quicker recover than that of males.

Finally, the data suggest that the female-like males incur in lower reproductive costs, at least in terms of energy. The GSI values also suggest that, for these males, the breeding season maybe shorter, but more data are

needed to test this hypothesis. These males are smaller and younger than the nesting males (Gonçalves *et al.*, 1996) and it is likely that their reproductive biology reflects a compromise between the need to try to fertilize some eggs, and the need to grow, becoming able to secure nests and act as parental males.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study is part of a project supported financially by Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica (JNICT - PBIC/1313/MAR/92). E.G. was also supported by a grant from JNICT (BD/872/90-IG). The authors would like to express their gratitude to the staff of Parque Natural da Ria Formosa for their valuable help during the field work, and especially to its Director Arq^{to}. Nuno Lecoq. We would also like to thank Prof. Pedro Ré and Laboratório Marítimo da Guia, and Dr. António José dos Santos, Dr. Rui Oliveira and Elsa Rodrigues, who helped in the field work.

REFERENCES

- Almada, V. C. (1990). Etologia da Reprodução e Cuidados Parentais nos Peixes Ósseos - Contributos para uma Análise Filogenética e Ecológica. PhD. Thesis, University of Lisbon.
- Almada, V. C. & Santos, R. S. (1995). Parental care in the rocky littoral: adaptation and exaptation in Atlantic and Mediterranean blennies. Reviews in Fish Biology and Fisheries **5**, 23-37.
- Almada, V. C., Gonçalves, E. J., Oliveira, R. F. & Barata, E. N. (1992). Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny Lipophrys pholis (Pisces: Blenniidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **72**, 187-197.
- Almada, V. C., Gonçalves, E. J., Santos, A. J. & Baptista, M. C. (1994). Breeding ecology and nest aggregations in a population of Salaria pavo (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. Journal of Fish Biology **45**, 819-830.
- Almada, V. C., Gonçalves, E. J., Oliveira, R. F. & Santos, A. J. (1995). Courting females: ecological constraints affect sex roles in a natural population of the blenniid fish Salaria pavo. Animal Behaviour **49**, 1125-1127.
- Barlow, G. W. (1984). Patterns of monogamy among teleost fishes. Archiv für Fischerei Wissenschaft **35**, 75-123.

- Baylis, J. R. (1981). The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. Environmental Biology of Fishes **6**, 223-251.
- Blumer, L. S. (1979). Male parental care in the bony fishes. Quarterly Review of Biology **54**, 149- 161.
- Chellappa, S., Huntingford, F. A., Strang, R. H. C. & Thomson, R. Y. (1989). Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, Gasterosteus aculeatus L. (Pisces, Gasterosteidae). Journal of Fish Biology **35**, 275-286.
- Crivelli, A. J. & Britton, R. H. (1987). Life history adaptations of Gasterosteus aculeatus in a Mediterranean wetland. Environmental Biology of Fishes **18**, 109-125.
- DeMartini, E. E. (1987). Paternal defence, cannibalism and polygamy: factors influencing the reproductive success of painted greenling (Pisces, Hexagrammidae). Animal Behaviour **35**, 1145-1158.
- Estabrook, C. B. & Estabrook, G. F. (1989). ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. Historical Methods **22**, 5-8.
- FitzGerald, G. J. (1991). The role of cannibalism in the reproductive ecology of the threespine stickleback. Ethology **89**, 177-194.
- FitzGerald, G. J. (1992). Filial cannibalism in fishes: why do parents eat their offspring? Trends in Ecology and Evolution **7**, 7-10.
- Gittleman, J. L. (1981). The phylogeny of parental care in fishes. Animal Behaviour **29**, 936-941.
- Gonçalves, E. J., Almada, V. C., Oliveira, R. F. & Santos, A. J. (1996). Female mimicry as a mating tactic in males of the blennioid fish Salaria pavo. Journal of the Marine Biological Association of the U.K. **76**, 529-538.
- ICN (ed.) (1993). Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal, Vol. III - Peixes Marinhos e Estuarinos. Lisboa: ICN.
- Miller, P. J. (1984). The tokology of gobioid fishes. In Fish Reproduction:

Strategies and Tactics (Potts, G. W. & Wootton, R. J., ed.), pp. 119-154. London: Academic Press.

Patzner, R. A. (1985). The reproduction of Blennius pavo (Teleostei, Blenniidae). III. Fecundity. Zoologischer Anzeiger **214**, 1-6.

Patzner, R. A. & Brandstätter, R. (1988). Rearing of Blennius pavo Risso, 1810. Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco n° spécial **5**, 223-226.

Patzner, R. A., Seiwald, M., Adlgasser, M. & Kaurin, G. (1986). The reproduction of Blennius pavo. V. Reproductive behaviour in natural environment. Zoologischer Anzeiger **216**, 338-350.

Podroschko, S., Patzner, R. A. & Adam, H. (1985). The reproduction of Blennius pavo (Teleostei, Blenniidae). IV. Seasonal variation in HSI, the liver glycogen value and histological aspects of the liver. Zoologischer Anzeiger **215**, 265-273.

Qasim, S. Z. (1957). The biology of Blennius pholis L. (Teleostei). Proceedings of the Zoological Society of London **128**, 161-206.

Santos, R. S. (1992). Behavioural Ecology, Phenology and Ethology of an Intertidal Blenny, *Parablennius sanguinolentus parvicornis* (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes 1836) (Pisces: Blenniidae), from the Azores. PhD. thesis, University of Liverpool.

Santos, R. S. & Almada, V. C. (1988). Intraspecific variations in reproductive tactics in males of the rocky intertidal fish Blennius sanguinolentus in the Azores. In Behavioral Adaptation to Intertidal Life (Chelazzi, G. & Vannini, M., ed.), pp. 421-447. New York: Plenum Press.

Santos, R. S., Hawkins, S. J. & Nash, R. D. M. (1996). Reproductive phenology of the Azorean rock pool blenny a fish with alternative mating tactics. Journal of Fish Biology **48**, 842-858.

Sargent, R. C. & Gross, M. R. (1986). William's principle: an explanation of parental care in teleost fishes. In The Behaviour of Teleost Fishes (Pitcher, T. J., ed.), pp. 275-293. London: Croom Helm.

Sikkel, P. C. (1994). Filial cannibalism in a parent-caring marine fish: the influence of egg developmental stage and position in the nest. Animal Behaviour **47**, 1149-1158.

Smith, C. & Wootton, R. J. (1995). The costs of parental care in teleost fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries 5, 7-22.

Sokal, R. R & Rohlf, F. J. (1981). Biometry - The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 2nd edition. New York: W.H. Freeman and Company.

Wootton, G. G. (1973). The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback Gasterosteus aculeatus L. Journal of Fish Biology 5, 89-96.

Table I - Two-Way ANOVA results for the effects of month and sexual categories on the eviscerated condition factor (Kev).

Effects	d.f.	MS	F	p
Month	5	0.302	12.13	0.000001
Sexual categories	2	0.346	13.91	0.000004
Interaction	10	0.116	4.66	0.000014

Table II - Two-Way ANOVA results for the effects of month and sexual categories on the feeding index (FI).

Effects	d.f.	MS	F	p
Month	5	2859	3.33	0.007686
Sexual categories	2	19449	22.66	0.000001
Interaction	10	3206	3.73	0.000242

Table III. A. Occurrence of empty guts on the different sexual categories on samples taken during the breeding season (May, July and August). B. Statistical analysis using ACTUS: i) cases in which simulated values did not exceed observed values; ii) cases in which observed values did not exceed simulated values. $\chi^2=26.78$, d.f.=2, $P<0.001$. For details of ACTUS see Estabrook & Estabrook (1989).

A.	Nesting males	Female-like males	Females
Empty guts	18	6	2
Partially or completely full guts	8	25	25

B.	Nesting males	Female-like males	Females
i)			
Empty guts	996	165	11*
Partially or completely full guts	3*	843	962
ii)			
Empty guts	4*	906	998
Partially or completely full guts	999	212	68

* $P<0.05$ (one tailed)

Table IV - Cumulative numbers of eggs present in each nest from the aquarium group: four nesting males, one floater male and five females. (?) - The presence of eggs could not be determined. (*) - The eggs were destroyed by the floater male.

Day	Male 1	Male 2	Male 3 Nest A	Male 3 Nest B	Male 4	Total
1	2118	219	?			2337
2	2426	490	?			2916
7	3966	2541	?			6507
12	5236	3773	4543			13552
17	7431	4225	1155			12811
23	9587	7123	*	130	693	17533
30	13861	9345	*	616	2888	26710

FIGURE LEGENDS

Figure 1 - Variation of mean (\pm s.d.) gonadosomatic indices (GSI) in females (a), nesting males (b) and female-like males (c) throughout the year.

Figure 2 - Variation of mean (\pm s.d.) hepatosomatic indices (HSI) in females (a), nesting males (b) and female-like males (c) throughout the year.

Figure 3 - Variation of mean (\pm s.d.) eviscerated condition factors (Kev) in females (a), nesting males (b) and female-like males (c) throughout the year.

Figure 4 - Variation of mean (\pm s.d.) feeding indices (FI) in females (a), nesting males (b) and female-like males (c) throughout the year.

