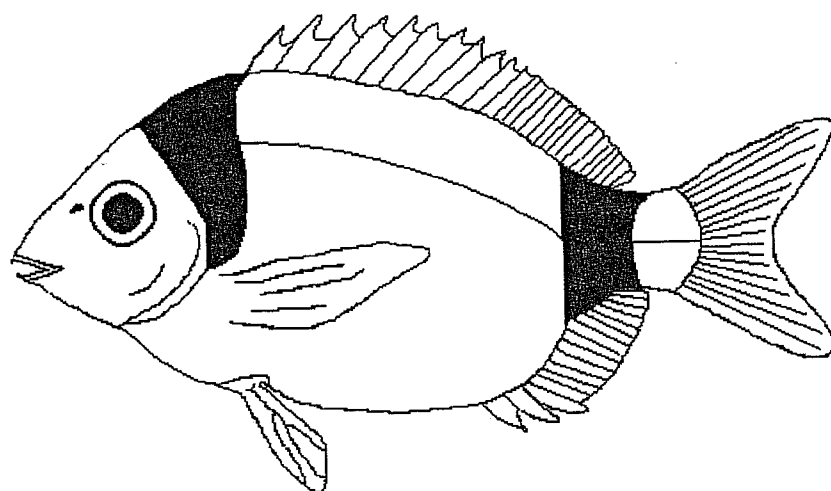



DM
HENR/P.1

PAULO JORGE CHAVES DOS SANTOS HENRIQUES

ESTUDO DA ECO - ETOLOGIA DE *Diplodus vulgaris*
(PISCES : SPARIDAE) -
PADRÕES AGONÍSTICOS E ESTRUTURAÇÃO SOCIAL



INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA
LISBOA, 1997

 ISPA | Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Centro de Documentação

Registo: 14531
Data: 20/11/2003

Tel.: 21 831 17 50 • bibispa@ispa.pt

Paulo Jorge Chaves dos Santos Henriques

Estudo da eco - etologia de *Diplodus vulgaris*
(Pisces: Sparidae) -
Padrões agonísticos e estruturação social

Dissertação de Mestrado em Etologia
Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Lisboa, 1997

Àqueles que tanto me ajudaram,
presentes ou ausentes,
mas sempre omnipresentes.



AGRADECIMENTOS

Ao Professor Doutor Vitor Almada, pelo aconselhamento e orientação das ideias expressas neste trabalho. Também pelo estímulo, sobretudo na difícil fase de arranque;

Ao Parque Natural da Arrábida, nomeadamente ao Arqt. Eduardo Carquejeiro, Director da Área Protegida, pela possibilidade de realização deste trabalho, nomeadamente na fase de recolha de dados, mediante a utilização de escafandro autónomo;

Ao Aquário Vasco da Gama, nomeadamente ao Comandante Maia, pela disponibilidade de utilização das instalações e equipamentos;

Ao Miguel Henriques, pelo companheirismo no mergulho, e pela preciosa ajuda que prestou;

À Dra. Fátima Gil, pela indispensável colaboração e ajuda prestada, bem como pelos conselhos, sobretudo na parte que concerne à montagem dos aquários e manutenção de espécimens em cativeiro;

Ao Jorge Martins, Guarda da Natureza, pela insubstituível colaboração e companheirismo prestado, sobretudo no que toca às questões de mergulho;

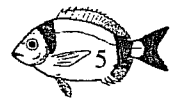
Aos meus Familiares, pela ajuda e paciência que tiveram;

Enfim, à Sandra, pelos comentários e ideias que expressou, pelo incentivo que sempre me deu, pelas inúmeras horas que perdeu, pelo cuidar dos "meus" peixes, pela ajuda na feitura da capa e paginação, pela revisão do trabalho, pelo que... sem ela não teria conseguido realizar este trabalho.



ÍNDICE

RESUMO	5
I - INTRODUÇÃO	6
II - METODOLOGIA	
2.1 - Recolha de dados	10
2.2 - Condições experimentais	10
2.3 - Testes	11
2.4 - Estabelecimento do etograma	12
2.5 - Análise dos dados	13
III - RESULTADOS	
3.1 - Dados ecológicos	16
3.2 - Etograma	16
3.3 - Frequência dos comportamentos agonísticos	26
3.4 - Duração dos comportamentos agonísticos	29
3.5 - Análise dos factores densidade e tamanho relativo na ocorrência dos comportamentos agonísticos	31
3.6 - Análise das transições de comportamento	33
IV - DISCUSSÃO	36
V - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44
ANEXO	



RESUMO:

Os principais desideratos deste trabalho baseiam-se no estabelecimento do repertório comportamental básico e organização social de *Diplodus vulgaris*, como forma de resposta às pressões ambientais, que podem favorecer ou inibir, em maior ou menor grau, as várias modalidades do comportamento agonístico.

O sistema agonístico de *D. vulgaris* é constituído por padrões comportamentais que envolvem sinais de intimidação, fuga e submissão. Alguns destes elementos implicam confrontação física directa, enquanto outros envolvem manobras no sentido de uma aparente redução do potencial atacante dos oponentes.

Salienta-se a grande plasticidade alimentar da espécie - diversos padrões alimentares e alimentação em cardume - como forma de adaptação às condições adversas do meio, no sentido de uma máxima rentabilização energética (associada à busca e procura de alimentos), com a redução dos riscos de predação.

Realizaram-se observações na natureza e em condições controladas, de juvenis em cativeiro, de modo a registar o efeito dos factores densidade e tamanho relativo dos indivíduos, na frequência e duração dos comportamentos agonísticos.

Os resultados evidenciam que uma diminuição da densidade, conduz a um aumento da frequência dos comportamentos agonísticos (embora apenas o padrão de mostra de dorsal apresente diferenças significativas), e das durações de investidas, perseguições e fugas. A permanência de um indivíduo de tamanho relativo superior, aos restantes elementos do grupo, conduz a um aumento significativo das investidas, perseguições, fugas e cargas, bem como uma maior duração de mostra de dorsal, investida, perseguição e fuga.

A análise de sequências de comportamentos agonísticos traduz uma certa padronização nas suas interações agonísticas, realçando o papel fulcral na avaliação entre os indivíduos, desempenhado pelo padrão comportamental de mostra de dorsal (que funciona como sinal ofensivo, mas não imediatamente agressivo). Quando se registam assimetrias de tamanho entre os peixes, verifica-se que os de maior porte tendem a evoluir para padrões agonísticos associados a uma superioridade crescente: investida → perseguição → carga ou mordida, enquanto que os indivíduos de menores dimensões executam comportamentos de fuga e de submissão.

A vivência em grupo indicia-se como o padrão geral de estruturação social da espécie, assente sobretudo na defesa de uma área (abrigo), associada a zona de protecção, repouso e reprodução, no interior da qual se observa uma diferente ocupação do espaço por parte dos indivíduos, expressa em termos agonísticos.

Destacam-se as estruturas biológicas envolvidas na coordenação dos actos agressivos, garantes da adaptação da espécie ao meio, mediante o desenvolvimento de mecanismos que permitem minimizar os confrontos físicos directos e/ou os danos subseqüentes.



INTRODUÇÃO

A família Sparidae possui grande importância comercial, quer a nível de pescas, quer na aquacultura (Saldanha, 1987; Dujakovic et Glamuzina, 1990). São Percoidei caracterizados pela presença de uma dorsal, em que os raios moles atingem o mesmo tamanho da porção espinhosa. Os opérculos não possuem dentes nem espinhos, o corpo é comprimido lateralmente, possuindo escamas ctenóides bem desenvolvidas. São peixes litorais, omnívoros, com dentes de configuração distinta. Engloba 9 géneros (Riedl, 1986).

O género *Diplodus*, é representado em águas portuguesas por 5 espécies: *D. vulgaris* (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), *D. sargus* (Lineu, 1758); *D. annularis* (Lineu, 1758); *D. cervinus* (Lowe, 1841) e *D. puntazzo* (Cetti, 1777). Do ponto de vista biogeográfico, estas 5 espécies são classificadas como indiferentes, dentro do limite de distribuição da família (Moussa, 1982). São espécies objecto de intenso estudo em termos sistemáticos, segundo critérios bioquímicos (Basaglia, 1989; 1991; 1992; Basaglia et Marchett, 1990; 1991), e morfológicos (De La Paz, 1981; Moussa, op.cit.; Sy, 1984; Vasil'eva et Salekova, 1992).

A comum Safia, *Diplodus vulgaris*, é objecto de intensa pesca comercial e desportiva ao longo da costa Atlântica e Mediterrânica (Pessoa, 1981). Distribuí-se por todo o Mar Mediterrâneo, Mar Negro, no Atlântico desde o Sul de Inglaterra (Golfo da Biscaia), Madeira, Açores e Canárias, até Cabo Verde (Bauchot et Hureau, 1986). É uma espécie característica do litoral rochoso, ou fundos móveis, não sendo rara a sua ocorrência em lagoas costeiras (Saldanha, 1995 ; Roscchi, 1987). Utiliza os estuários como "nursery" (Almeida et al., 1985). A repartição batimétrica é função da distribuição geográfica e do tamanho dos indivíduos (Moussa, op. cit.), sendo mais frequente entre os 10 e os 60 metros (Pessoa, op. cit.).

Diplodus vulgaris é uma espécie caracterizada pela existência de uma banda negra larga sobre a nuca e outra na região caudal, contínua entre a barbatana dorsal e a região anal (Luther et Fiedler, 1982). Pessoa (op. cit.), reporta o aparecimento das bandas nos indivíduos por volta dos 4 cm. As barbatanas ventrais são negras, com o bordo exterior esbranquiçado. O dorso é cinzento claro, com linhas longitudinais douradas sobre os flancos. Não apresenta bandas transversais escuras nos flancos e o ventre é esbranquiçado. Durante o período reprodutor a cabeça possui um tom azulado (Riedl, op. cit.).

Possui 8 incisivos largos, 3 a 5 fiadas de molares na maxila superior, e 2 a 4 na maxila inferior. A barbatana dorsal apresenta XI - XII raios duros e 13 - 16 moles, e a anal III + 12 - 15 (Bauchot et Hureau, op. cit.; Wassef, 1985). A linha lateral compreende 51 a 61 escamas, estendendo-se até à base da barbatana caudal.

Atinge um comprimento máximo de 45 cm, sendo frequentes os exemplares com 20 - 25 cm (Bauchot et Hureau, op. cit.), defendendo Wassef (op. cit.) o crescimento isométrico das diferentes partes do corpo, em relação ao comprimento, pelo menos até aos 30 cm, atingidos com a idade de 7 anos.



Em termos alimentares é uma espécie preferencialmente carnívora, sendo as suas preferências alimentares função do seu estado de desenvolvimento. As presas preferenciais de juvenis são os crustáceos, moluscos e peixes, verificando-se com o crescimento um enriquecimento da dieta em anelídeos, decápodes e equinodermes. A quantidade de algas consumida é considerada negligenciável (Rosecchi., op. cit.). Regista-se, em prados de *Posidonia sp.* a formação de grupos alimentares interespecíficos com *D. sargus* e *D. annularis* (Porcille et al., 1987).

O seu período de desova estende-se na Costa Portuguesa, entre Outubro e Novembro (Pessoa, op. cit.). Os ovos pelágicos, desenvolvimento embrionário e larvar, até ao 28º dia, são descritos pormenorizadamente por Dujakovic et Glamuzina (1988). Os ovos são esféricos, com superfície lisa, transparentes e não pigmentados. Imediatamente a seguir à eclosão, os alevins deslocam-se em formações densamente agregadas para perto da superfície.

O estilo reprodutor dos Sparídeos, é objecto de alguma controvérsia. Buxton et Garratt (1990), apresentam um estudo onde este tema é discutido de um modo pormenorizado. Pessoa (op. cit.), caracteriza *D. vulgaris* como hermafrodita potencial, em que os indivíduos apresentam no estado juvenil gónadas imaturas intersexuais, atingindo a maturação como fêmeas ou como machos, não existindo evidências de alteração posterior de sexo. Refere no entanto que os dois territórios da gónada (masculino / feminino), não atingem a maturação simultaneamente. Apresenta no mesmo estudo, a distribuição dos indivíduos por classes de tamanho, com base em espécimens capturados na Costa Portuguesa, por diversas artes de pesca, em que os maiores indivíduos são predominantemente fêmeas, sendo raros os machos com mais de 20 cm.

É importante sublinhar a importância dos esparídeos na aquacultura, nomeadamente de *Sparus aurata*, que em conjunto com *Dicentrarchus labrax*, são as espécies marinhas com maior importância económica (Abellán et al. 1994). Os estudos existentes sobre *D. vulgaris* apontam no sentido de ser uma espécie que não se preste para a aquacultura (Faranda et al., 1983; 1985), devido à sua baixa taxa de crescimento, comparativamente com *D. sargus* e *D. puntazzo*. Contudo, a fase larvar apresenta-se bem sucedida, com elevada taxa de crescimento e sobrevivência, sobretudo no período crítico de ajustamento à alimentação activa (Dujakovic et Glamuzina, op. cit.).

Um aspecto interessante, que as espécies que se distribuem em grupos apresentam, é a relação que se estabelece entre o comportamento social e o uso do espaço por parte dos indivíduos.

Os organismos lutam entre si sobretudo pelo acesso a melhores recursos, estritamente relacionado com o assegurar de melhores condições para se reproduzir e aumentar a sua aptidão, transmitindo deste modo mais genes à sua descendência. Muitos autores consideram deste modo, a agressão como uma característica adaptativa na evolução de qualquer espécie (Dawkins, 1989). Konrad Lorenz (1974), numa célebre obra da sua autoria, defendia a agressão como tratando-se de um fenómeno natural, ao serviço da adaptação e evolução das espécies, com “ regras de jogo ” filogeneticamente bem definidas e biologicamente determinadas.



O próprio conceito de agressão, de definição problemática, é motivo de alguma controvérsia. A ideia de agressão, apresenta-se geralmente com limites imprecisos, e pouco valor operacional, motivado frequentemente pela sua carga antropocêntrica. Daí a dificuldade em estender o conceito a comportamentos de animais de taxónes distantes do homem (Soczka, 1994). A forma mais frequente de referir agressão refere as consequências imediatas do comportamento, enquanto outros autores salientam a fisiologia de toda a acção correspondente, ou os estados que a motivaram (Eibl - Eibesfeldt, 1970).

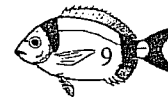
A agressão significa o envio de estímulos potencialmente nocivos, a outro(s) indivíduo(s), podendo assumir-se como sinais de ameaça acompanhados por acções físicas directas. Os efeitos da agressão podem não se manifestar a curto prazo, e só se verificarem a longo prazo (por exemplo, o retardamento do crescimento de um indivíduo, provocado pela agressão, pode afectar a posição social desse mesmo indivíduo no seio do grupo) (Hinde, 1970; Wrangham, 1987 in Smuts et al.).

As formas de agressão apresentam grandes dessemelhanças, quer na sua forma, quer a nível dos mecanismos motivacionais que lhe estão na origem. Cite-se o exemplo dos babuínos, que adoptam uma forma de agressão intra-específica, com influência no estabelecimento da hierarquia social do grupo, e a posição que adoptam na defesa contra predadores (Stambach, 1987 in Smuts et al.).

Em consequência da dificuldade de unificar o conceito de agressão, preferiu-se a adopção da expressão comportamento agonístico, para definir todo um conjunto de actividades relacionadas com o conflito entre indivíduos, que inclui toda uma série de acções, que vão desde comportamentos de exibição agressiva, a comportamentos de fuga e submissão, passando por combates e interacções físicas directas. O sistema agonístico engloba não apenas os comportamentos de agressão propriamente ditos (em que se verifica contacto físico directo), mas também toda a sinalização e movimentos expressivos que a passam a significar, prevenindo habitualmente a passagem ao acto agressivo (Soczka, op. cit.).

De salientar que o comportamento agonístico, pode não envolver contacto físico directo, verificando-se apenas troca de sinais. Exemplo deste facto, são as expressões corporais adoptadas por diversos grupos animais (lobos, peixes), a marcação do terreno por odores ou sinais (hienas, veados, javalis), ou a emissão de sinais sonoros (perús, esquilos, sapos e rãs). Estes sinais funcionam como sinais de advertência, podendo conduzir ao abandono do desafio por parte do potencial oponente, ou, caso não se verifique o seu afastamento, a outras formas de confrontação.

Os comportamentos agonísticos no seu conjunto, formam uma rede de comunicação entre congéneres, cujo equilíbrio previne a violência inter-individual, intra-grupal e por vezes inter-grupal (Santos, 1988). A ruptura do equilíbrio dinâmico que, em cada unidade social, se estabelece entre os indivíduos por via do sistema agonístico, culmina na consumação agonística. Como factores de ruptura do equilíbrio estabelecido, apontam-se: o ambiente social, nomeadamente condições de grande densidade populacional ou isolamento, desaparecimento ou inclusão no grupo de indivíduos; o ambiente físico, por



exemplo mediante as condições de cativeiro, ou alterações drásticas das condições ecológicas; e alterações das condições fisiológicas do indivíduo.

Soczka (op. cit.), defende como regra geral na evolução dos comportamentos agonísticos, o desenvolvimento de mecanismos reguladores das interações agonísticas, que permitam o limitar das consequências nefastas do acto agressivo, através de um conjunto de regras específicas. O mesmo é dizer, que se verifica ao longo da evolução dos diferentes grupos, o aparecimento e integração de um conjunto de sinais de aviso ou torneios ritualizados, que potenciam o evitar, ou a diminuição da ocorrência de eventos violentos.

Para estudar este tipo de comportamentos, recorre-se à análise de sequências de comportamento. Este tipo de análise é utilizada para estudar dependências sequenciais entre vários actos em situação agonística (Martin et Bateson, 1993). O seu estudo permite obter um maior grau de concisão nos resultados e na interpretação das observações (Gama, 1989). Este estudo em conjunto com a análise de frequência e duração dos comportamentos agonísticos, permite avaliar o grau de padronização deste tipo de comportamento, ou das fases mais decisivas do processo. Permite uma maior aproximação acerca da estrutura e associação entre elementos.

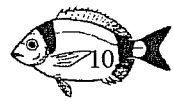
São numerosos os trabalhos realizados sobre as diversas espécies de *Diplodus* existentes em Portugal, e abordam temas tão diversos como morfologia e sistemática, fisiologia, genética, ecologia, aquacultura, criação de zonas de protecção, indicadores biológicos de poluição, pescas e parasitologia. No entanto, os estudos relativos a *D. vulgaris* são muito escassos, reportando-se a aspectos do crescimento, desenvolvimento sexual e avaliação de stock (Pessoa, 1981); Estudo de posturas artificiais, ovos, desenvolvimento embrionário e larvar (Dujakovic et Glamuzina, 1988); Estudo do crescimento tendo em vista a produção piscícola (Faranda et al., 1983); Estudo do comportamento alimentar e distribuição etária entre diferentes biotopos (Rosecchi, 1987); Estudos de hibridização (Dujakovic et Glamuzina, 1990); Estudos da génese dos comportamentos locomotores e tróficos (Kentouri et Divanach, 1982); Estudos de biometria (Wassef, 1985); Estudo do padrão lipoproteico (Santulli et al. 1991), de parasitas intestinais (Saad-Fares et Maillard, 1986) e ectodérmicos (Bartoli et al., 1989).

Em termos eco-etológicos, o único estudo realizado, é o de Porcille et al (op. cit.), que se reporta ao comportamento alimentar de juvenis em prados de *Posidonia sp.*

Os estudos referentes a características ecológicas e etológicas de *Diplodus vulgaris* são praticamente nulos, pelo que parece pertinente o desenvolvimento de um estudo orientado no sentido de colmatar esta lacuna.

Os objectivos do presente trabalho prendem-se em primeiro lugar com o estabelecimento do reportório comportamental básico da espécie, fundamental para a realização de qualquer estudo etológico posterior.

Pretende-se igualmente estabelecer uma tentativa de aproximação à organização social da espécie, com base no estudo dos comportamentos agonísticos, relacionando-a com aspectos inerentes à sua própria ecologia.



METODOLOGIA

2.1 - Recolha de dados

O trabalho decorreu a partir de observações efectuadas na natureza e em cativeiro. As observações na natureza decorreram entre Janeiro de 1994 e Setembro de 1996, através de mergulho em apneia e com escafandro autónomo, sendo os registos efectuados em placas de vidro acrílico. Decorreram em diversos locais da costa Portuguesa: na costa da Arrábida, entre o Calhau do Risco e a Pedra da Anixa; na costa Alentejana, entre Melides e Vila Nova de Mil Fontes. Durante este período obtiveram-se mais de 150 horas de observação livre em apneia, e 34 horas com escafandro autónomo (Altmann, 1974). Este período de observação visou o estudo de alguns aspectos ecológicos, o estabelecimento do etograma de *Diplodus vulgaris* , e a confirmação das observações realizadas com juvenis em cativeiro. Procedeu-se ao registo fotográfico de alguns comportamentos, utilizando-se uma Nikonos-V, com uma objectiva 35 mm/f.2.5, e aneis de extensão com relações compreendidas entre 1:3 e 1:1.

Realizaram-se mergulhos nocturnos e diurnos, em todas as condições de maré e lua, com variadas condições meteorológicas e do estado do mar, em diferentes tipos de substrato, a profundidades que oscilaram entre os 0.5 m e os 20 m, com o intuito de abranger o mais amplamente possível os diversos factores ambientais, de modo a obter um reportório comportamental mais completo.

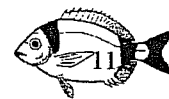
Para a observação de diversos padrões de interacção interespecífica, visualizaram-se exemplares adultos em exposição no Aquário Vasco da Gama, que se encontravam num aquário conjuntamente com *Diplodus sargus*, *Spondyllosoma cantharus*, *Oblada melanura*, *Sparus aurata* e *Dentex dentex*.

Para a observação de juvenis em condições controladas, foram capturados na natureza 136 animais, com redes de mão, em mergulhos com escafandro autónomo. As capturas processaram-se na costa da Arrábida, entre o Cabo Afonso e a Pedra da Anixa, no período compreendido entre Fevereiro e Abril de 1995. Este período corresponde sensivelmente ao período de maior abundância, nesta área, de juvenis de *D. vulgaris* com 1.5 a 2.5 cm (ob. pess.), cerca de 4 meses após o período de reprodução da espécie em Portugal, na costa centro-sul (Pessoa, 1981).

Os animais foram colocados em recipientes com 30 l de capacidade, com água do mar, e algas, com aeração constante, assegurada por uma bomba de aeração portátil. Em seguida foram transportados para o Aquário Vasco da Gama, e colocados num aquário com 70 l de capacidade, durante 2-3 dias para aclimação às condições de cativeiro.

2.2 - Condições experimentais

Os animais em cativeiro foram mantidos em 6 aquários de 70 l de capacidade, montados em circuito aberto, e com aeração constante assegurada por bomba de aeração com capacidade de 250 l/hora. Os aquários possuíam filtro de fundo, sobre o qual foi colocada uma esponja, convista a uma diminuição dos riscos de contaminação das águas, e para



uma filtração mais fina (Gil, com. pess.). O substrato era constituído por areão grosso, existindo três grupos de abrigo, dois laterais e um central, constituídos por fragmentos de rocha sobrepostos, provenientes do mesmo local onde os peixes foram capturados. Os abrigos eram tanto quanto possível, semelhantes entre si, podendo abrigar no seu interior vários indivíduos. Estavam igualmente presentes nos aquários mexilhões *Mytilus galloprovincialis*, anémonas *Actinia equina*, cracas *Chthamalus stellatus*, *C. montagui* e *Nassarius sp.*, que permitem uma aproximação ao ambiente natural, e que se alimentavam dos restos de comida.

A temperatura e salinidade foram controladas diariamente, até à sua estabilização, e posteriormente com periodicidade semanal. Os valores de temperatura oscilaram entre 17 e 23° C, com valores de salinidade compreendidos entre 28 e 34 ‰. A concentração de amónia e nitratos foi controlada semanalmente. Os animais estavam submetidos a um fotoperíodo natural.

A alimentação era constituída por mexilhão ou berbigão moído, camarinha e artémia congeladas, e fragmentos de nereídeos frescos. Este tipo de alimentação obrigou à limpeza dos aquários, mediante o emprego de camaroeiros de malha fina e à sua aspiração periódica.

2.3 - Testes

Para o estudo da influência dos factores densidade e tamanho relativo dos indivíduos, na frequência e duração dos comportamentos agonísticos, foram estabelecidas em cativeiro, três situações experimentais.

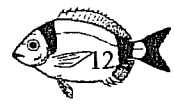
Numa primeira fase colocaram-se 6 indivíduos semelhantes entre si, nomeadamente no que concerne ao tamanho (as diferenças eram praticamente nulas, na ordem dos 2-3 mm no máximo). Posteriormente, foram colocados 3 indivíduos do mesmo tamanho, considerando as condições acima descritas. Na terceira fase foi colocado um indivíduo de tamanho marcadamente superior (5 a 10 mm), aos restantes 5, que possuíam entre si um tamanho semelhante.

Em qualquer das situações descritas, existiam 6 replicados, e os indivíduos eram mantidos por um período mínimo de 3 semanas. Os animais, nas diferentes situações experimentais eram sempre diferentes, tentando deste modo ultrapassar o óbice da influência de anteriores experiências.

No texto subsequente utilizarei as expressões 6 =; 3 = e 5 + 1 respectivamente, para definir as diferentes condições experimentais, de modo a não o sobrecarregar demasiado.

As observações processaram-se em duas etapas:

Na primeira etapa, e como referido por Martin et Bateson (1993), procedeu-se a um período preliminar de 21 horas de observação *ad libitum*, afim de estabelecer o etograma desta espécie. Este tipo de amostragem, para além do seu valor heurístico, permite o



registo de comportamentos raros, mas significativos. Pretende-se, nesta fase, apreender as linhas gerais do comportamento, e fazer o levantamento dos respectivos padrões comportamentais. A junção das observações realizadas na natureza, com as observações de cativeiro, permitem a inserção de aspectos relativos a determinadas relações ecológicas, que de outro modo seriam impossíveis de estabelecer.

Nesta fase do trabalho recorreu-se também ao registo de vídeo, dadas as condições oferecidas pelo Aquário Vasco da Gama, e às vantagens deste método de registo. Estas vantagens reportam-se à possibilidade de analisar repetidamente e de diferentes modos os vários comportamentos, assim como da utilidade na análise de sequências comportamentais muito rápidas ou complexas (Wratten, 1994). A visualização das imagens foi feita num vídeo, em que o recurso à observação imagem a imagem era possível, tornando a análise muito mais fina.

Numa segunda etapa, realizaram-se observações sistemáticas e cronometradas (Altmann, op. cit.). Os indivíduos foram filmados com luz natural, durante um período de 10 minutos, após 5 minutos de habituação ao material de filmagem. As imagens ostentavam todo o aquário, obtendo deste modo um registo de todas as actividades, de todos os animais. As filmagens foram efectuadas com uma câmara dotada de zoom 12x e AF, com sensibilidade mínima de 4 lux, o que permitiu a sua efectivação sem a presença, e consequente perturbação induzida pelo observador. Nos dias em que decorreram filmagens, todos os aquários eram filmados, após pelo menos 30 min decorridos de se ter procedido à alimentação dos grupos experimentais, de modo a padronizar as condições experimentais.

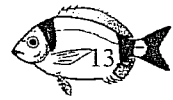
Para o estudo das sequências de comportamento, realizaram-se filmagens animal-focal, durante 10 minutos, nos diferentes indivíduos de cada aquário (Altmann, op. cit.). As condições eram semelhantes às acima descritas, exceptuando a filmagem ser assegurada pelo próprio investigador.

2.4 - Estabelecimento do etograma

A definição das unidades comportamentais depende do tipo de questão colocada, sendo em último caso, o reflexo das preocupações e objectivos do investigador.

Deste modo, foi tomado em consideração o enunciado por Martin et Bateson (op. cit) e Slater (1973), de que as unidades comportamentais devem ser discretas e definidas com precisão, de modo a que se possa distinguir o fim e o começo de cada uma, e homogéneas, ou seja, todos os actos incluídos na mesma categoria comportamental, devem possuir as mesmas características. Deve igualmente ser utilizado um número suficiente de categorias para a descrição do comportamento com detalhe suficiente, mas um número elevado de categorias comportamentais conduz a problemas de análise, uma vez que provoca ocorrências e transições entre categorias, muito pouco frequentes.

Tendo em consideração estes factores, elaborou-se o etograma para *Diplodus vulgaris*, a partir dos dados recolhidos na natureza e em cativeiro, e da visualização das filmagens ad



libitum realizadas com juvenis em aquário.. Este etograma serviu de base para todo o estudo ulterior, que se centrou exclusivamente nos comportamentos agonísticos.

2.5 - Análise dos dados

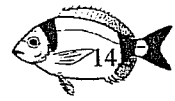
Para o registo dos dados, optou-se pela amostragem em registo contínuo dos comportamentos, uma vez que permite a observação de todo o grupo, com registo de ocorrência focalizado apenas nos comportamentos agonísticos, o que permite detalhar sobre as condições individuais dos contendentes, e assinalar a ocorrência simultânea de comportamentos (Altmann, op. cit.). Este tipo de amostragem permite obter informações do tipo taxa de ocorrência, duração dos comportamentos, informação sequencial, como proposto no presente estudo.

Na generalidade dos casos os registos foram realizados por dois observadores, verificando-se periodicamente a fiabilidade intra e inter-observador, utilizando-se para tal o Índice de Concordância definido em Martin et Bateson (op. cit.). Este índice indica a proporção de ocorrências em que houve acordo na observação, considerando o total de ocorrências. Eram registados os padrões agonísticos, e não apenas a ocorrência de interação agonística, o que permite a diferenciação individual dos comportamentos agonísticos realizados por cada peixe.

Para cada situação experimental foram registados os dados relativos à frequência e duração dos diferentes comportamentos agonísticos ocorridos no espaço de 10 minutos. Neste registo, não foi feita a distinção individual das acções, exceptuando a situação 5+1, em que os actos do individuo de tamanho superior eram considerados separadamente dos restantes cinco peixes.

Os dados foram condensados para a totalidade dos replicados. A hipótese do estabelecimento de possíveis hierarquias de dominância existentes dentro de cada grupo, não foi possível de testar, uma vez que se optou por não marcar os indivíduos. Deste modo o seu reconhecimento era assaz difícil, mesmo através do registo video, pelo que não se considerou este tipo de estudo no presente trabalho.

Para a análise do factor densidade, foram comparados os resultados da frequência média e duração dos comportamentos agonísticos, obtidos nas situações experimentais de 6 = e 3 =. O factor tamanho relativo, foi estudado comparando as frequências médias e durações, obtidas nas situações experimentais de 6 = e de 5 + 1. Neste caso, comparou-se separadamente os resultados médios obtidos pelos 5 indivíduos do mesmo tamanho, e pelo indivíduo maior, com os resultados dos peixes do mesmo tamanho, obtidos a partir da condição experimental de 6 =. Este procedimento permite evitar um possível mascarar dos resultados, pelos indivíduos mais pequenos, permitindo pôr em destaque o factor tamanho relativo. Na análise foi necessário ter em consideração o aumento do número de graus de liberdade, em virtude da comparação dupla dos resultados obtidos na condição experimental de 6 = (Sokal et Rohlf, 1981; Zar, 1984).



A análise em qualquer das situações foi feita mediante a aplicação de um teste não paramétrico de Mann-Whitney U-test, dado o reduzido número de casos que existiam em determinadas situações experimentais.

Toda a análise estatística foi elaborada com o software Statistica v. 4.5 (Saftsoft Inc., 1993).

A análise específica de cada uma das unidades comportamentais, restringiu-se às unidades que apresentavam maiores frequências, de modo a obter resultados que se possam considerar consistentes.

Para a análise das sequências de comportamento, foram retirados dados provenientes das filmagens animal-focal em conjugação com as filmagens efectuadas para o estudo anterior. Neste último caso os registos foram efectuados para dois indivíduos simultaneamente, em que as suas sequências foram anotadas separadamente. É um procedimento que traz vantagens, porque permite a utilização de métodos mais eficazes de amostragem (Gama, 1988; 1989), além da dificuldade em integrar separadamente os registos continuados de ambos os indivíduos, nomeadamente sob as condições experimentais do presente trabalho. Tem no entanto a desvantagem de não se poder estudar a inter-influência de comportamentos entre os vários indivíduos.

Para este tipo de análise, estabelece-se uma matriz de transição, em que as linhas correspondem aos actos precedentes dos actos assinalados em coluna. Deste modo cada célula assinala o número de vezes que cada comportamento antecede outro. No caso da presente matriz, não se considerou a possibilidade de um comportamento se suceder a si próprio, visto as unidades comportamentais serem mutuamente exclusivas. A diagonal da matriz fica por consequência vazia.

Esta matriz de transição pode ser analisada, verificando se o número de associações entre células é resultado do acaso ou tem uma base qualquer, utilizando-se um teste de G. A aplicação do teste de G, para verificar a possível existência de dependências de 3ª ou 4ª ordem, torna-se menos fiável à medida que a ordem aumenta, acrescido do facto do número de tripletos ou quartetos com frequência nula também aumentar (Siegel, 1975). A existência de dependência reflecte-se num valor de G elevado. Deste modo, uma sequência de comportamento pode ser descrita como sendo uma cadeia de Markov de 1ª ordem, se a probabilidade da ocorrência dos actos, estiver apenas dependente do acto imediatamente anterior, e não de quaisquer outros anteriores.

Este tipo de teste de independência requer que poucas células se apresentem vazias, não tenham frequências esperadas nulas, e nunca se verifiquem mais de 20 % de células com valores inferiores a 5 (Siegel, op. cit.). Contudo, outros autores (Iman et Conover, 1983) consideram que para tabelas grandes a aproximação continua a ser válida se a maior parte das células tiver valores esperados superiores a 1.

Para obviar a este problema, procedeu-se à condensação das matrizes individuais, numa única matriz total, e na junção ou supressão de categorias comportamentais com baixa ocorrência, de forma a aumentar a representatividade das células. Este método, apesar de desaconselhado por alguns autores (discutido pormenorizadamente por Gama, 1989), é o único possível quando o etograma é vasto, ou quando existem unidades comportamentais



raras, como no presente caso. Acresce-se ainda que o objectivo deste trabalho centra-se no estudo dos comportamentos agonísticos.

Segundo Martin et Bateson (op. cit), o tamanho de amostra ideal para este tipo de análise é de $10 R^n$, sendo R o tamanho do reportório e n o número de elementos agrupados. Este número foi largamente ultrapassado, registando-se no presente trabalho 2098 transições agonísticas (640 era o valor mínimo requerido).

Para a aplicação de cadeias de Markov a dados comportamentais um requisito fundamental é a existência de estacionaridade, em que a possibilidade da ocorrência de um acto ao longo do tempo é constante (Martin et Bateson, op. cit.; Slater, op. cit.). A ausência de estacionaridade conduz a matrizes de transição muito complexas, onde se somam vários processos que se confundem entre si, limitando fortemente as ilações obtidas. Para ultrapassar esta condicionante, existe uma grande variedade de métodos descritos e aplicáveis à análise de sequências comportamentais (para um trabalho de síntese ver Gama, 1989). Contudo as limitações impostas pelos diferentes métodos, acrescido das dificuldades de interpretação, conduzem frequentemente à opção por métodos mais simples, tal como o proposto por Slater (op. cit.).

Para uma análise mais pormenorizada das transições, é relevante detectar quais as transições que são significativamente mais comuns que os seus valores esperados. Este procedimento permite verificar a existência de pontos de ligação entre os diferentes comportamentos, o que resulta muito mais interessante etologicamente do que analisar apenas a informação obtida a partir da análise da matriz de transição total, que apenas indica a existência ou ausência de dependência entre os actos de um modo geral (Gama, 1989).

Face à obtenção de um valor de G elevado, a matriz foi analisada utilizando-se software específico desenvolvido por Gama (1988). O teste incide sobre as transições mais frequentes, ou que se desviam mais da média, através da análise dos resíduos das diferenças entre frequências observadas e esperadas de cada célula, permitindo pontes de associação não aleatória entre pares de elementos.

O cálculo do desvio ajustado (d), é realizado a partir do resíduo standardizado e da sua variância. Como d tem uma distribuição normal, permite que os seus valores possam ser analisados numa tabela de probabilidades de Z. Como os níveis de significância para as probabilidades são conhecidos, é possível rejeitar se o valor de d para cada uma das células for significativo, o que permite identificar quais as células que mais contribuem para o valor de G.

Posteriormente, e em face dos resultados, procedeu-se à análise dos dados brutos das matrizes de transição que compilavam os resultados dos indivíduos maiores, com a dos restantes, permitindo confrontar as assimetrias patentes nas sequências comportamentais.



RESULTADOS

3.1 - Dados ecológicos

As observações que se seguem, quando se referem a juvenis, reportam-se a peixes com menos de 10 cm e menos de 1 ano de idade (Wassef, 1985).

O padrão de distribuição é diferenciado para juvenis e adultos. Os juvenis de 1 a 4 cm de comprimento, apresentam-se preferencialmente em agregações numerosas, frequentemente com mais de 200 peixes na coluna de água. Com o seu desenvolvimento, tendem a aproximar-se do fundo, desenvolvendo uma dependência mais directa com o substrato, e os grupos tendem a ser menos numerosos. Os adultos são observados em cardumes que raramente ultrapassam os 15-20 indivíduos, muitas vezes interespecíficos, em associação com *D. sargus*, *Sarpa salpa* e *D. labrax*. Estas associações são mais frequentes aquando da actividade alimentar na preia-mar. Durante a baixa-mar, encontram-se preferencialmente em agregações intraespecíficas de 3-8 peixes, nas proximidades ou dentro de abrigos, raramente na coluna de água.

Os abrigos são muito diferenciados entre si, registando-se desde abrigos sob fragmentos rochosos sobrepostos, que não ultrapassam os 50 cm de diâmetro, até abrigos (como furnas), que atingem mais de 10 metros de profundidade. Como padrão geral, pode definir-se o abrigo como situado junto ao substrato, com uma ou mais aberturas, de dimensões e orientações muito diversas, algumas das quais permitem a entrada/saída dos peixes e outras não. Não apresentam algas, de grande porte no seu interior, com um substrato que pode ser rochoso compacto ou móvel, sendo frequente encontrarem-se calhaus ou fragmentos de rocha que permitem ao peixe esconder-se do observador. Muitas vezes as entradas estão cobertas por algas, nomeadamente *Saccorhiza polyschides*, o que dificulta a sua localização. Encontram-se a profundidades variáveis, desde os 0.5 m até pelo menos aos 20 m (profundidade máxima prospectada).

De salientar que os peixes de maiores dimensões, para além de serem raramente observados fora dos abrigos, se exceptuarmos o contexto alimentar, permanecem sempre no interior do abrigo, aquando da presença do observador. Em situações de potencial perigo são os primeiros a esconder-se, geralmente nos locais mais recôndidos e afastados da entrada onde o observador se encontra.

3.2 - Etograma

A partir de 178 horas de observação *ad libitum*, na natureza e em cativeiro, foi estabelecido o etograma de *Diplodus vulgaris*. Corresponde a um relatório comportamental básico da espécie, englobando padrões comportamentais observados em adultos e em juvenis. Os padrões relacionados com o comportamento sexual e reprodutor não são descritos, em virtude das dificuldades inerentes à sua observação na natureza.



3. 2. 1 - ETOGRAMA DE *Diplodus vulgaris*

PADRÕES DE LOCOMOÇÃO E ASSOCIADOS

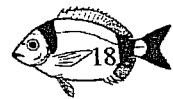
NATAÇÃO - Movimento de deslocação, efectuado na coluna de água, executado fundamentalmente com a metade posterior do corpo. A amplitude e frequência, do movimento lateral do pedúnculo caudal e da barbatana caudal, determinam a velocidade de deslocamento. Aquando do deslocamento rápido, a elevada amplitude de movimento da parte posterior do corpo, implica um movimento de compensação da parte anterior em sentido contrário. A direcção da natação é determinada pela posição do corpo, e pela barbatana caudal (funcionando à semelhança de um leme), que se encontra sempre distendida. Na barbatana dorsal e na anal, a porção rígida está recolhida (e inclinada para trás), ficando sensivelmente ao mesmo nível da porção mole que se encontra distendida. As barbatanas peitorais permanecem geralmente encostadas ao corpo, enquanto as pélvicas formam um ângulo de 30-45° com o corpo. Consta-se que as barbatanas tendem a distender-se com a diminuição de velocidade e a aproximarem-se do corpo com o aumento da mesma. Quando se deslocam entre as algas, nomeadamente *Saccorhiza polyschides*, fazem-no lentamente, e frequentemente em zig-zag por entre os caules.

NATAÇÃO OBLÍQUA - O peixe desloca-se em posição oblíqua a uma velocidade lenta. O corpo apresenta sucessivamente diferentes ângulos relativamente ao substrato, mas sempre com a cabeça orientada para a superfície (mais elevada que o resto do corpo). A direcção do deslocamento pode ser na vertical ou oblíqua, mediante o batimento sincronizado das barbatanas peitorais, com movimentos laterais do pedúnculo e barbatana caudal, e flexão do corpo a partir da região anal. A região anterior desloca-se em sentido contrário. Quando se desloca em sentido horizontal, as barbatanas peitorais permanecem encostadas ao corpo, apenas se realizando os movimentos do pedúnculo e barbatana caudal.

É um padrão de locomoção muito raro em peixes de maiores dimensões, embora frequente nos juvenis.

SOLAVANCOS - Deslocamentos de curta distância, com um movimento síncrono de forte amplitude das barbatanas peitorais, simultaneamente com movimentos do pedúnculo e barbatana caudal de grande amplitude e muito rápidos (2-3 movimentos), após o que se deixa deslizar imóvel na coluna de água 10-15 cm. Pode ser repetido 2-3 vezes. A curva ascensional descrita, depende da orientação do corpo no espaço. É frequentemente antecedido por pairar.

PAIRAR - O peixe permanece imóvel na coluna de água, em posição horizontal ou oblíqua (cabeça direccionada para a superfície ou para o substrato), através de movimentos alternos ou simultâneos, de baixa frequência e amplitude das barbatanas peitorais. Verificam-se igualmente movimentos laterais de fraca amplitude da porção mole das barbatanas dorsal e anal, e da caudal que ondula (toda ou só a sua extremidade posterior). As barbatanas pélvicas estão afastadas do corpo 30-45°, podendo nalguns casos atingir os 90°, e juntas ao corpo quando o peixe adquire uma posição oblíqua. Pode



afastar 4-5 vezes seguidas, mais de 90°, uma ou ambas as pélvicas muito rapidamente (menos de 1 segundo).

MUDANÇA DE DIRECÇÃO - O indivíduo, em movimento, flecte a parte do corpo posterior à zona anal, para o lado da nova direcção, de forma mais ou menos acentuada consoante o ângulo de viragem. Simultaneamente, ergue as barbatanas dorsal e anal, e verifica-se um afastamento em relação ao corpo das barbatanas peitorais e pélvicas, sobretudo do lado externo, enquanto prossegue o seu deslocamento. Por vezes só se afasta do corpo a peitoral do lado de fora da curva efectuada.

ARRANQUE - Movimento de forte amplitude das barbatanas peitorais (1 ou 2 vezes), do pedúnculo e da barbatana caudal. A posição do corpo depende da direcção da natação.

TRAVAGEM - O indivíduo pára, ou abranda a velocidade do seu deslocamento, através da distensão das barbatanas pélvicas e peitorais, que se afastam do corpo, assim como das barbatanas dorsal e anal que se erguem.

POSTURA DE DESCANSO - Os peixes, sobretudo de grande porte (mais de 20 cm), colocam-se a curta distância (2-3 cm) do substrato, junto de pedras, muitas vezes em substrato rochoso móvel, com as barbatanas dorsal, anal e pélvicas erectas, e a barbatana caudal aberta e com o seu bordo posterior a ondular. Frequentemente os indivíduos permanecem imóveis, mesmo quando o observador se desloca por cima, e só após a sua passagem, arrancam em natação rápida.

Estas posturas são mais frequentes ao fim do dia e início da noite, podendo corresponder ao local de repouso do indivíduo durante a noite.

O seu corpo mantém-se direito, ao contrário do observado por exemplo em Labrideos, que optam por inclinar e flectir o corpo, adaptando-o aos contornos do substrato.

DORMIR - Durante a noite, os indivíduos isolados, ou em pequenos grupos no caso de juvenis, que raramente excedem 10 *D. vulgaris*, frequentemente interespecíficos (conjuntamente com *D. sargus* de tamanho semelhante). Adoptam uma postura erecta, ou com o dorso ligeiramente inclinado lateralmente (máximo 30 °), com todas as barbatanas retraídas. Permanecem perto do substrato, geralmente rochoso, ou na interface rocha-areia, em locais de hidrodinamismo mais atenuado. Os adultos são encontrados frequentemente dentro de abrigos. Os movimentos opérculares apresentam uma frequência bastante reduzida.

Quando se incide um foco luminoso, verifica-se de imediato a erecção das barbatanas dorsal, anal e pélvicas, com movimentos horizontais das barbatanas peitorais, a ritmo reduzido. O bordo exterior da barbatana caudal ondula lateralmente com pouca amplitude. Apenas a curta distância do observador, ou de um objecto é que os indivíduos começam a nadar. Frequentemente, o peixe encadeado, embate sucessivamente com obstáculos que encontre no seu deslocamento, tentando entretanto, insistentes mudanças de direcção.



PADRÕES RELATIVOS A ABRIGOS :

Os peixes optam por diferentes padrões comportamentais, relativamente aos abrigos, dependendo da localização e tipo de abrigo, condições do indivíduo e estado do mar.

ENTRADA - 1 - Os peixes podem entrar a velocidade média/rápida, em grupo ou individualmente, lado a lado se a abertura for larga, ou mais frequentemente, sequencialmente, uns a seguir aos outros.

2 - O indivíduo sai do abrigo 2-3 comprimentos, entrando lentamente, e com a parte posterior primeiro, através de movimentos laterais da barbatana caudal e oblíquos das barbatanas peitorais.

3 - Juvenis de pequenas dimensões, efectuam sucessivas entradas e saídas, nas imediações do abrigo, entrando lentamente, individualmente ou em conjunto. Este comportamento é muito raro em peixes de maior porte, e geralmente com indivíduos de tamanho superior no interior.

4 - Em situações de fuga, indivíduos de grande porte procuram abrigar-se em fendas estreitas, através de uma rápida inclinação do corpo. A entrada é feita primeiramente com a parte anterior ou dorsal do corpo, através de rápidos movimentos alternos das barbatanas peitorais e laterais da barbatana caudal. Nestas situações, os peixes apresentam-se bastante tigmotáticos, assemelhando-se a calhaus negros colocados em fendas. Estes indivíduos quando manipulados, muito raramente fogem, permanecendo imóveis ou procurando entrar mais para o interior da fenda, através de movimentos ondulatórios de todo o corpo.

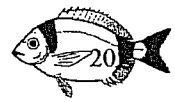
SAIDA - 1 - Os peixes saem a velocidade elevada, geralmente pela zona mais afastada ao observador. Podem sair isoladamente, embora frequentemente o façam em conjunto. De salientar que muitos abrigos possuem mais de uma saída, optando os indivíduos por saírem por outra que não aquela onde se encontra o observador.

2 - saída lenta, por indivíduos mais pequenos, frequentemente em conjunto, que entram em outro abrigo situado nas proximidades, ou quando se afastam para as redondezas, saindo e entrando sucessivamente em vários abrigos. Este último caso, ocorre geralmente após certa habituação à presença do observador.

POSTURA NO INTERIOR - Geralmente após a entrada, o peixe efectua uma mudança de direcção com rotação de 180°, de modo a ficar com a cabeça dirigida para a entrada do abrigo.

Os peixes podem permanecer a pairar, em várias direcções, próximos do substrato, geralmente com as barbatanas dorsal, anal e pélvicas distendidas. Deslocam-se lentamente, com as barbatanas distendidas, e as pélvicas afastadas 45-60° do corpo. Raramente os indivíduos de maior porte saem dos abrigos na presença de um observador, deslocando-se mais para o interior numa primeira fase, podendo aproximar-se da saída posteriormente, mas nunca de um modo muito acentuado.

Aquando de momentos de maior tensão, como seja um movimento brusco do observador, observa-se um aumento na velocidade de deslocamento, com sucessivos inter-cruzamentos entre os indivíduos, que nadam em variadas direcções, e procuram abrigar-se em locais mais afastados, ou por detrás de obstáculos presentes no interior do abrigo.



Nesta situação observa-se um aumento da frequência dos batimentos opérculares, e grande distensão de todas as barbatanas.

Os primeiros indivíduos a esconderem-se são sempre os de maior porte, e fazem-no para os locais mais recôndidos e escuros.

PADRÕES DE ALIMENTAÇÃO:

Os animais em aquário deslocam-se frequentemente para a superfície, em natação oblíqua, sempre que se apercebem da presença de qualquer pessoa. Estes comportamentos desaparecem logo que se procede à sua alimentação. De salientar que durante esta fase os comportamentos agonísticos são reduzidos, observando-se apenas o padrão de mostra de dorsal.

PASTAR - O indivíduo em posição de pairar, oblíquo a cerca de 3-5 cm do substrato, com um movimento de impulso simultâneo das barbatanas peitorais e da caudal, avança na direcção do substrato, abre a boca e abocanha qualquer ente, após o que retorna à posição original através de movimentos das peitorais. O movimento pode ser repetido várias vezes (mais de 10). A cabeça pode mover-se lateralmente no momento de abocanhar (arrancar de partículas). As barbatanas pélvicas afastam-se e juntam ao corpo consoante a sua posição. O substrato pode ser de areia ou rocha compacta. Na natureza o comportamento pode ser realizado isoladamente, com outros conspecificos, ou com indivíduos de outras espécies, nomeadamente *D. sargus*, independentemente do seu tamanho.

CAÇAR - Na coluna de água o peixe dirige-se em natação rápida na direcção do alimento, abranda na sua proximidade (- de 1 comprimento), avança e abocanha o alimento. Em seguida, muda de direcção, ergue a barbatana dorsal de um modo conspicuo e volta à posição inicial, ou desloca-se nadando. Geralmente, quando se desloca, fá-lo com a barbatana dorsal erguida

CUSPIR - Quando se tratam de partículas de grande dimensão, o peixe ingere-as, expelas para a sua frente, e torna novamente a ingeri-las. Pode ser realizado várias vezes seguidas. Em aquário, frequentemente levam a partícula na boca até um abrigo e só aí a cospem, mais frequente em peixes de maiores dimensões. Na natureza este comportamento foi observado com anelídeos, *Codium sp.* e fragmentos de ouriço-do-mar (*Paracentrotus lividus*).

MARISCAR - Essencialmente os adultos, frequentemente em cardumes de mais de 10 indivíduos, pairando em posição oblíqua, partem mediante sucessivas dentadas e ingerem mexilhões, ouriços-do-mar e outros mariscos em locais expostos à ondulação. Os indivíduos de maiores dimensões procuram alvéolos (depressões cilíndrico-cónicas que podem atingir 1,5-2m de diâmetro e 2-2.5m de profundidade), para se alimentarem. Foram encontrados fragmentos de mexilhões e de ouriços, e camarões inteiros, no interior do tubo digestivo de indivíduos, sobretudo de grande porte.



SACAR - O item alimentar é abocanhado, e o peixe executa rápidos movimentos laterais da região anterior do corpo, compensados por movimentos em sentido contrário da região posterior. Durante estes movimentos as barbatanas dorsal, anal e pélvicas, elevam-se e baixam sucessivamente. A caudal aberta movimentam-se lateralmente, e as peitorais efectuam movimentos horizontais de forte amplitude.

EXPLORAÇÃO DE SUBSTRATO - Juvenis com tamanhos entre 5-8 cm, formando grupos de 3 a 11 elementos, pairam na coluna de água, nas imediações de uma *Liza aurata*, com mais de 15 cm, a 1-2 metros do substrato rochoso compacto. A tainha permanece em posição de pairar, com a cabeça orientada para a superfície (chegando a formar ângulos de 70° com o substrato). A barbatana dorsal permanece rebatida, com as barbatanas ventrais e anal erectas.

Os juvenis dirigem-se lentamente para a tainha e mordiscam-na repetidamente, sobretudo no ventre, flancos, pedúnculo e barbatana caudal. É uma interacção que se pode estender por mais de 3 minutos, terminando quando a tainha se afasta, dirigindo-se os juvenis para o substrato.

De salientar que são comportamentos muito raros (apenas foram observadas 4 ocorrências ao longo de todo o período de investigação), nunca se conseguindo observar o início desta interacção. A sua observação restringe-se aos meses de Julho a Setembro, sempre com águas quentes, lusas e calmas, e ocorrendo em locais abrigados.

MOVIMENTOS DE SIGNIFICADO INCERTO:

Nesta rúbrica estão incluídos movimentos que vários autores classificaram para outras espécies como “ movimentos de conforto “, e cujo determinismo e significado funcional não é claro. O seu agrupamento obedece apenas a critérios de conveniência, não subentendendo qualquer relação particular, causal ou funcional entre eles.

ESPREGUIÇAR: O peixe pairando em posição horizontal, raramente oblíqua, distende máximamente todas as barbatanas, bem como abre a boca de um modo muito conspicuo. Em seguida baixa as barbatanas, e fecha a boca, podendo abri-la novamente 2-3 vezes seguidas de um modo menos pronunciado. É um comportamento que dura 0.5-2 segundos, durante os quais não se notam movimentos opérculares, que no entanto, logo após a sua execução surgem a um ritmo superior ao normal.

MOVIMENTO DE PÉLVICAS - Em posição de pairar, afasta do corpo muito rapidamente, e com grande amplitude (90°), simultaneamente ambas as barbatanas pélvicas, 4-5 vezes seguidas.

COÇAR - O peixe executa um movimento de forte amplitude de ambas as barbatanas peitorais, pedúnculo e barbatana caudal, e adorna o corpo para um dos lados ($45-60^{\circ}$), podendo mesmo ficar paralelo ao substrato (adultos). Movimenta-se de modo a raspar a parte inferior do focinho, a região ventral abdominal ou a região dorsal no substrato, seja rochoso compacto ou móvel. Frequentemente, é um movimento executado com a barbatana dorsal distendida, e repetido em séries de até 4-5 vezes.



CHICOTEAR - É um comportamento executado na coluna de água, sem deslocamento do peixe, que permanece no mesmo local. Inicialmente a barbatana dorsal e a anal ficam erectas, enquanto a caudal aberta executa movimentos laterais muito rápidos, mais ou menos acentuados e ritmicos para ambos os lados, ou só para um dos lados do corpo. Pode-se estender a toda a região posterior do corpo, com movimentos da cabeça em sentido oposto. A distância a que se encontra de outro indivíduo é variável, não se observando qualquer tipo de resposta objectivamente relacionada. Dura menos de 1 segundo. A amplitude e frequência são em geral menores que no coçar, podendo estar reduzido a um só movimento. Os contextos em que ocorrem parecem ser semelhantes, pelo que poderá ser considerada como um coçar incompleto.

COMPORTAMENTOS DE LIMPEZA :

INTERACÇÃO DE LIMPEZA - *D. vulgaris* com comprimento superior a 10 cm, permanece a pairar ou desloca-se lentamente na coluna de água, em posição horizontal ou oblíqua, com o focinho direccionado para a superfície (nunca excedendo os 30°). A posição é mantida através de movimentos das barbatanas peitorais, permanecendo as barbatanas ímpares erectas. Labrídeos da espécie *Centrolabrus exoletus*, após nadarem alguns segundos nas proximidades, isoladamente, ou em grupos que atingem 4 indivíduos, picam sucessivamente várias regiões do corpo das safias, nomeadamente no ventre, flancos e focinho. A interacção termina normalmente com o afastamento de *D. vulgaris*.

COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS :

Posições relativas entre indivíduos no decurso de comportamentos agonísticos:
As posições não são absolutas, existindo variabilidade e "continuidade" entre elas, embora se observe uma certa regularidade de cada uma delas nos diferentes comportamentos agonísticos, com frequências próprias. Qualquer das posições são definidas na coluna de água.

II - Peixes paralelos, cabeça com cabeça.

Anti-II - Peixes paralelos, cabeça com cauda.

T - Um peixe marca a barra horizontal e outro a vertical. A cabeça do peixe da barra vertical aponta para a barra horizontal. A inserção pode não ser no meio do corpo.

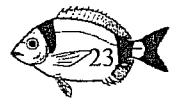
T invertido - Semelhante ao anterior, em que o peixe que forma a barra vertical aponta a cauda na direcção do outro peixe.

Frente a frente - Peixes mais ou menos em linha recta, com as cabeças viradas um para o outro.

Seguimento - Semelhante ao anterior, em que a cabeça se segue a cauda.

Diagonal - Intermédio entre o T e II, sempre com a cabeça virada para o oponente.

MOSTRA DORSAL (MD) - Comportamento bastante frequente, caracteriza-se por um grande aumento da silhueta, através da erecção bastante nítida da barbatana dorsal, acompanhado por distensão da barbatana anal, pélvicas ($45-60^{\circ}$) e caudal. Simultaneamente pode abrir a boca. Pode ser realizado a diversas distâncias de outro(s)

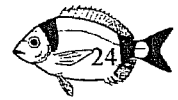


indivíduo(s), mas sempre inferiores a 1-1,5 m, pairando ou em natação lenta. Pode ser realizado em várias posições relativamente ao oponente: paralelo, anti-paralelo, em T, em T invertido, frente a frente, em seguimento, ou em diagonal. Pode evoluir de uma posição para qualquer uma das outras. O corpo encontra-se erecto ou flectido na direcção do oponente. É um comportamento que pode durar mais de 5 segundos. Pode ser um comportamento realizado de um modo interespecifico. Geralmente, antecede qualquer outro comportamento agonístico de maior intensidade, como investidas e perseguições. Muitas vezes a mostra de dorsal é suficiente para provocar o afastamento ou fuga de outro peixe, independentemente do tamanho do oponente.

INVESTIDA (INV) - Natação média-rápida dirigida a um indivíduo. O indivíduo tende a nadar com a barbatana dorsal erguida, se em investida rápida ou a curta distância. A boca geralmente encontra-se entreaberta. As restantes barbatanas permanecem em posição semelhante à natação. As barbatanas pélvicas tendem a afastar-se do corpo na fase final da investida. Termina, porque se aproxima de outro indivíduo, porque o oponente fugiu, ou porque entra em perseguição. Pode o investido tornar-se, após uma mudança de direcção em investidor e vice-versa. O peixe pode investir sequencialmente em vários indivíduos, e existirem investidas em vários indivíduos simultaneamente. A investida pode estender-se por vários metros, com sucessivas mudanças de direcção (quando a curta distância, geralmente a investida é direccionada à região anterior do outro indivíduo). Pode realizar-se entre indivíduos de tamanho assimétrico, do maior para o menor, ou do menor para o maior. Normalmente antecede a perseguição ou a carga. Por vezes é difícil distinguir entre investida e mostra de dorsal, pois existe uma série de gradações entre elas, resultante da heterogeneidade de comportamentos agrupados sob a designação MD, dado a investida ser um padrão bem individualizado.

PERSEGUIÇÃO (PERS) - Natação rápida de um peixe atrás de outro. O perseguidor pode ou não erguer a barbatana dorsal e a anal. As barbatanas pélvicas estão a sensivelmente 30 ° do corpo. Geralmente quando pára, verifica-se mudança de direcção, distendendo também as pélvicas (60°) e as peitorais (que ficam oblíquas). Por vezes o perseguidor torna-se perseguido e vice-versa. Um peixe pode deixar de perseguir um indivíduo e começar a perseguir outro. O indivíduo pode fazer duas a três perseguições sucessivas a diferentes indivíduos. Pode o peixe maior perseguir o menor, ou o peixe menor perseguir o maior. Na perseguição podem ocorrer mudanças de velocidade, inclusivamente com paragens muito breves (menos de 1 segundo), recomeçando de imediato. É um comportamento semelhante à investida, constituindo-se como uma variante mais prolongada. Só há perseguição quando há fuga, mas nem sempre se verifica perseguição após fuga.

FUGA (FG) - Afastamento de um peixe em natação rápida, no direcção oposta à do oponente. Pode fazê-lo com a barbatana dorsal erguida. É frequente como resposta a uma investida ou perseguição, existindo neste último caso, aquando de longas perseguições, rápidas mudanças de direcção. Não se distingue, pela sua forma, a fuga de um conspecifico, da fuga a um predador.



FUGA EM CARDUME (FGC) - Os peixes fogem todos na mesma direcção, deslocando-se rapidamente, geralmente na direcção de um aumento de profundidade, e em sentido contrário ao da linha de costa. São fugas extensas, executadas frequentemente em conjunto com *D. sargus* e mais raramente com *Sparus aurata*, e juvenis de *Dicentrarchus labrax*.

Estas fugas são iniciadas muitas vezes por um indivíduo, que é de imediato seguido por todos os outros peixes. Por vezes, verifica-se que 2-3 indivíduos se separam do grupo e fogem para um abrigo próximo. A tendência é de o abandonarem rapidamente, independentemente da aproximação do observador, seguindo a direcção dos outros indivíduos. São abrigos que inspeccionados mais tarde, raramente possuem peixes, que quando estão presentes são de pequenas dimensões.

Este tipo de comportamento é mais frequente aquando da actividade de mariscar na praia-mar, geralmente em locais onde ficam muito expostos a possíveis predadores.

EMPURRÃO (EMP) - Na coluna de água, ou no interior do abrigo, dois peixes colocam-se paralelamente, a curta distância entre si (2 - 5 cm), e flectem lateralmente, de um modo notório, a parte posterior do corpo. É um movimento muito rápido, em que os peixes exercem contacto com a região caudal, fazendo deslocar o adversário. As barbatanas ímpares permanecem erectas. O contacto pode manter-se por mais de 2 segundos.

Pode ser realizado mutuamente por ambos os peixes, ou apenas por um em relação ao outro. Surge em situações de grande proximidade dos peixes e normalmente após exhibições de ameaça. Sugere uma situação intermédia entre ameaça e carga.

CARGA (CARG) - Pancada com a parte anterior do corpo (focinho), no corpo de outro peixe. As barbatanas dorsal e anais permanecem erectas e a caudal aberta. A abertura da boca pode acentuar-se. Os indivíduos atingem geralmente a cabeça, barriga, flanco ou dorso do oponente. Pode integrar-se em sequências complexas com MD, INV, FG, PERS, ect.

Registou-se a morte de indivíduos com derrames localizados especialmente no focinho, parte superior da cabeça, base da dorsal, e abdómen, confirmando serem os locais mais visados. De salientar que as mortes ocorriam sobretudo no início/fim da noite, e em situações onde a assimetria de tamanhos entre peixes era evidente.

MORDIDA (MORD) - Um dos peixes morde o outro na boca, dorso, barbatana dorsal ou caudal. Pode seguir-se a investida, perseguição, ou incluir-se numa sequência mais complexa com MD; INV, PERS, com os peixes a variadas distâncias. É um comportamento executado muito rapidamente, geralmente com as barbatanas ímpares erectas.

COMBATE DE BOCAS (CB) - Os indivíduos frente a frente, de barbatanas dorsal e anal erguidas, mordem-se com prensão mútua da boca, e com movimentos laterais da parte posterior do corpo, compensados por movimentos em sentido contrário da região anterior, puxam o adversário, com a ajuda das peitorais, através de movimentos horizontais. Grande amplitude de movimentos da caudal, com as barbatanas a distenderem-se e a retraírem alternadamente. A sua duração pode ser superior a 1



segundo. No final, a frequência dos movimentos opérculares aumentam de forma notória. Os peixes não apresentam mais que feridas superficiais. Podem suceder-se vários combates, em que os peixes, após se afastarem, executam círculos de 360° de raio variável, na coluna de água, de modo a reiterarem este comportamento.

AMEAÇA DE BOCA (AM) - O indivíduo nada ou paira, na direção de outro, com a barbatana dorsal e anal erguidas, e com a boca conspicuamente aberta. Geralmente executado a pequenas distâncias do adversário (máx de 10 cm).

SUBMISSÃO (SUB) - Comportamento que inibe claramente o ataque, caracterizando-se pelo facto de ser geralmente efectuada por um peixe de menores dimensões em relação a um conspecifico:

* Após sofrer ameaça, o peixe parado, baixa a barbatana dorsal e a anal, em posição de frente a frente, e inclina o dorso lateralmente (menos de 10°). A posição é assegurada através de movimentos horizontais das barbatanas peitorais e laterais da caudal. Pode após encontrar-se em posição de frente a frente, deslocar-se de modo a ficar em T e continuar a submissão

* Após sofrer ameaça, e com os indivíduos em T, mais raramente anti-paralelos ou paralelos, o peixe baixa as barbatanas, e inclina o dorso ou o ventre na direção do oponente, podendo ficar praticamente paralelo ao substrato. Pode fazê-lo a pairar ou a nadar lentamente (deste modo passa à frente do oponente ou do abrigo de outro peixe). É um comportamento nitidamente orientado. Quando o atacante muda de posição, o peixe nada de modo a manter-se geralmente com o dorso virado para aquele. Normalmente o peixe está em deslocação antes da submissão, e movimenta-se enquanto a executa, afastando-se lentamente do outro. Só retoma a posição "normal", após o afastamento do outro peixe. O efeito deste comportamento sobre a agressão é nítido. Quando a submissão é desfeita, se a curta distância, o peixe volta a ser atacado.

AFASTAMENTO (AFT) - O peixe afasta-se lentamente à aproximação de outros, como consequência de um comportamento agressivo deste ou de outro peixe (geralmente MD), apresentando-se com ou sem as dorsais erectas. O afastamento dá-se geralmente para a frente, e mais raramente para o lado ou para trás. Este comportamento parece sugerir uma grande tendência para a manutenção do contacto entre os indivíduos, e surge geralmente associada a contextos alimentares. De salientar que esta espécie apresenta-se mais gregária precisamente em situações de alimentação.

Este comportamento não foi contabilizado na análise de dados, em virtude da dificuldade de determinação do início/fim do comportamento, e em relação a que indivíduo(s), devido à exiguidade do espaço.



3.3 - Frequências dos eventos agonísticos

O número total de comportamentos agonísticos analisado foi de 17872, a partir de 22h e 30 minutos de registo vídeo. Os resultados apresentados, no que concerne a frequências de comportamentos, são expressos em média por indivíduo, por 10 minutos.

O número total médio de comportamentos agonísticos realizados é superior quando o número de indivíduos é mais reduzido ($n=3$), comparativamente a 6 indivíduos (6 = ou 5 + 1), independentemente do seu tamanho relativo, respectivamente 58,6; 45,3 e 44,5 (Gráfico 1).

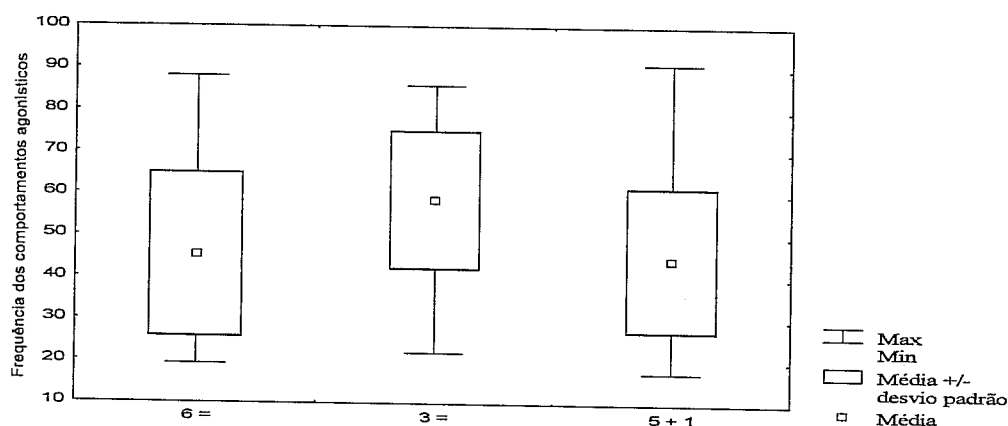


Gráfico 1 - Comparação do número total médio de comportamentos agonísticos realizados nas condições experimentais de 6 =; 3 = e 5 + 1.

Analisando individualmente os padrões agonísticos mais frequentes, em cada uma das situações experimentais, verifica-se que na condição de 6 =, as MD são o padrão agonístico mais frequente (média de 26,9), seguido por FG (8,6) e INV (6,5) (Anexo - Tabela 1).

Em termos relativos, as MD atingem em alguns casos 83 % do total dos comportamentos agonísticos, com um mínimo de 35 % e um valor médio de 60 %. Os comportamentos de FG e INV apresentam valores médios de, respectivamente 19 % e 15 %, nitidamente menos frequentes que MD (gráfico 2). Os restantes padrões agonísticos, não ultrapassam em média 5 % do total dos comportamentos observados.

Com uma menor densidade de indivíduos ($n=3$), verifica-se sensivelmente o mesmo padrão, com predominio de MD (36,2), seguido de FG (10,6) e INV (8,6). Verifica-se um aumento geral na frequência média da generalidade dos comportamentos (Anexo - Tabela 1), comparativamente com a situação de 6 =.

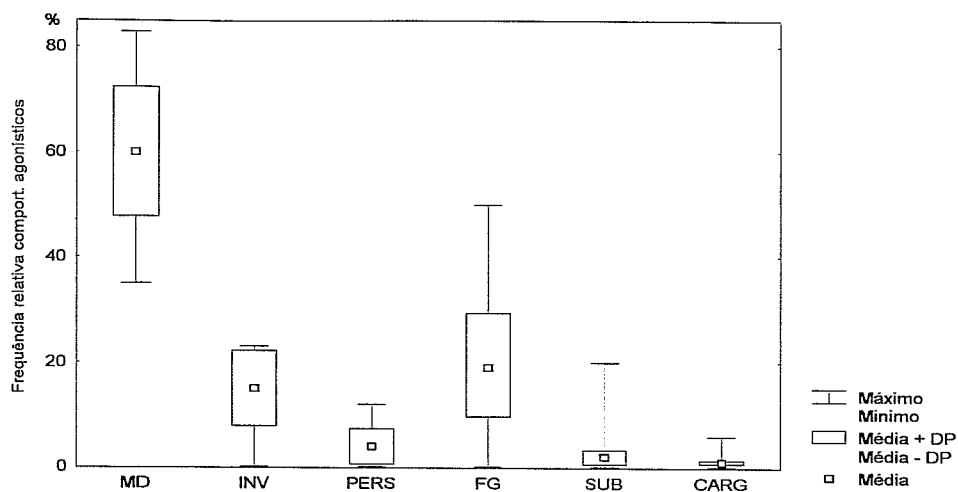


Gráfico 2 - Frequência relativa dos comportamentos agonísticos mais frequentes na situação experimental de 6 =.

Em termos relativos (Gráfico 3), as MD correspondem em média a 62 % dos comportamentos registados, seguido por FG e INV, com 17 % e 15 % respectivamente. Como verificado na situação precedente, os restantes padrões agonísticos não ultrapassam os 5 % de média.

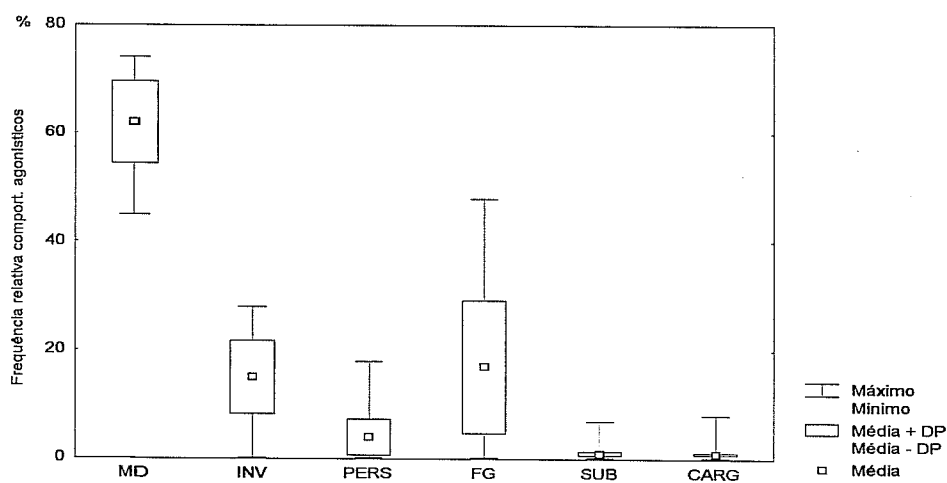


Gráfico 3 - Frequência relativa dos comportamentos agonísticos mais frequentes na situação experimental de 3 =.

Na situação experimental, em que se procurou avaliar o efeito das diferenças de tamanhos relativos (5 + 1), verifica-se que a MD continua a ser o padrão agonístico mais comum (média de 26,1). Seguem-se aos comportamentos de FG (7,2) e INV (7,0), verificando-se um aumento notório do número médio de PERS (3,5) (Anexo - Tabela 1).

Em termos relativos (Gráfico 4), o padrão observado anteriormente mostra-se constante (MD > FG > INV), sendo contudo de assinalar o aumento das PERS, que atingem os 7 %



do total dos comportamentos agonísticos, aumento este da ordem dos 100 %, em relação às restantes condições experimentais (em 6 = e 3 =, é de 4 %). Este aumento é fundamentalmente devido aos resultados patenteados pelos peixes de tamanho superior (média de 20,1), já que a média dos restantes peixes é mais reduzida (0,7), mesmo se comparada com as restantes situações experimentais (Gráfico 5).

De igual modo, observa-se que o número médio de eventos é superior nos peixes maiores, na generalidade dos padrões agonísticos, com excepção das MD, o que permite desde já indiciar diferenças relacionadas com o tamanho dos indivíduos.

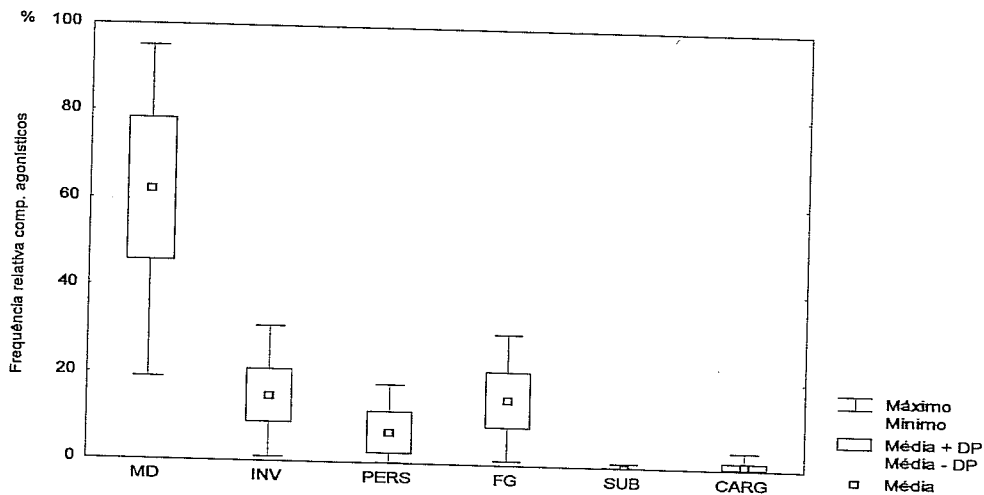


Gráfico 4 - Frequência relativa dos comportamentos agonísticos mais frequentes na situação experimental de 5 + 1.

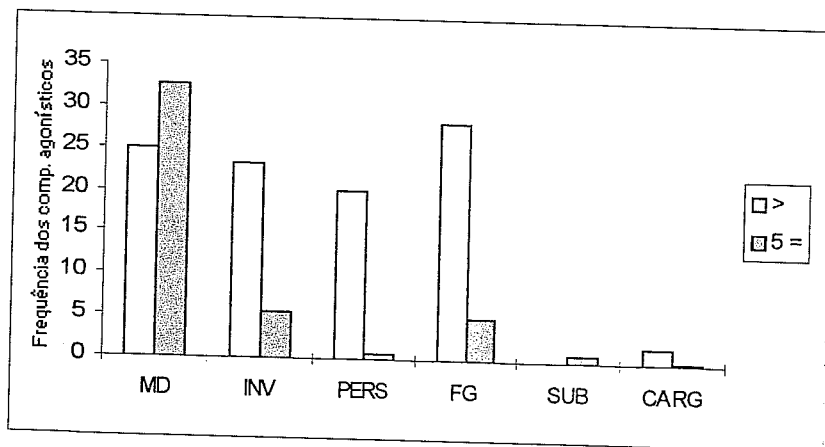


Gráfico 5 - Representação dos elementos agonísticos mais frequentes na situação experimental de 5 + 1, comparando o indivíduo de maiores dimensões (>), com os restantes 5 indivíduos de tamanho semelhante (5=).



3.4 - Durações dos eventos agonísticos

Os resultados obtidos para as durações, restringem-se a MD, INV, PERS, FG, em virtude das baixas frequências patenteadas pelos restantes padrões agonísticos.

Na condição de 6 peixes iguais, a duração média das PERS (5.56 seg), é superior à de FG e MD (4,20 e 4,18 seg, respectivamente). A INV (3,45 seg.), apresenta valores médios mais reduzidos (Gráfico 6).

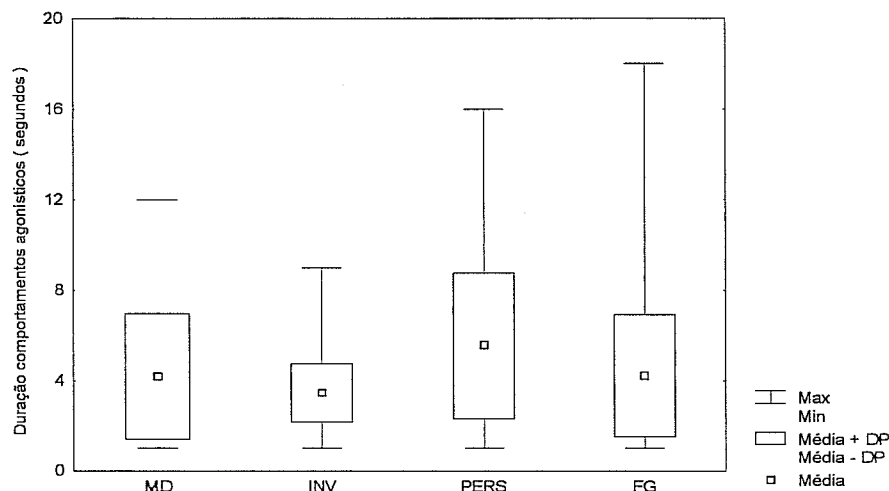


Gráfico 6 - Duração dos comportamentos agonísticos mais frequentes na situação experimental de 6 =.

Com a diminuição da densidade (3 =), observa-se um aumento da duração média de cada um dos padrões agonísticos, mantendo-se o padrão de PERS > MD > FG > INV (Gráfico 7). As PERS atingem valores médios de 11,8 seg., o que se traduz por longas perseguições, correspondentes a distâncias de vários metros, na maioria das situações.

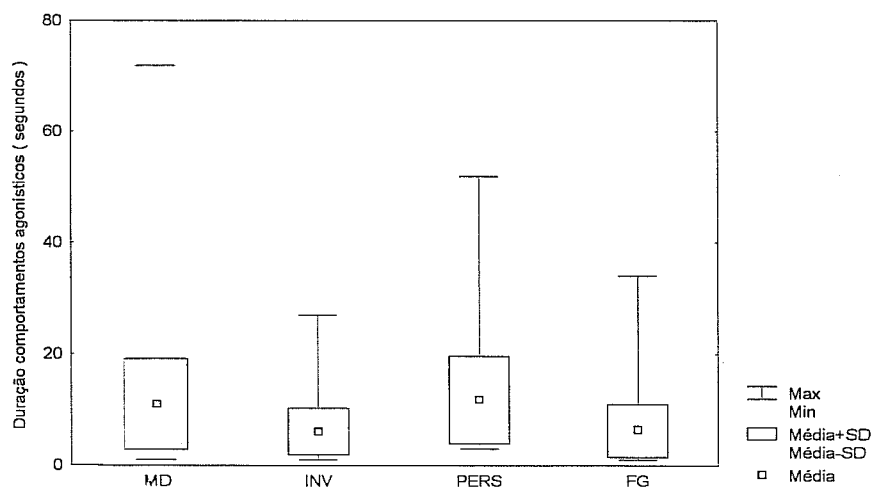


Gráfico 7 - Duração dos comportamentos agonísticos mais frequentes na situação experimental de 3 =



Na situação de 5 + 1, observa-se um aumento da duração média das MD (16,4 seg), que suplantam as PERS (15,5 seg). FG e INV apresentam valores médios mais reduzidos, respectivamente 8,4 e 5,1 segundos (Gráfico 8).

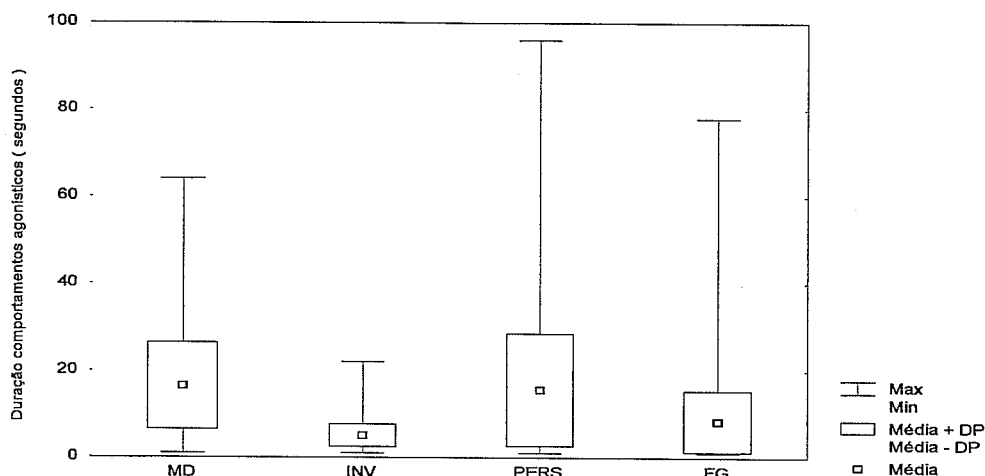


Gráfico 8 - Duração dos comportamentos agonísticos mais frequentes na situação experimental de 5 + 1.

Os comportamentos de MD, INV, PERS e FG, estendem-se por um período de tempo superior, nos peixes de maiores dimensões, comparativamente com os restantes (Gráfico 9). As diferenças são mais notórias a nível das PERS, MD e FG, com durações médias de 17,2; 16,9 e 11,7 segundos, para os peixes maiores, e 4,3; 7,1 e 4,5 segundos para os peixes mais pequenos, respectivamente.

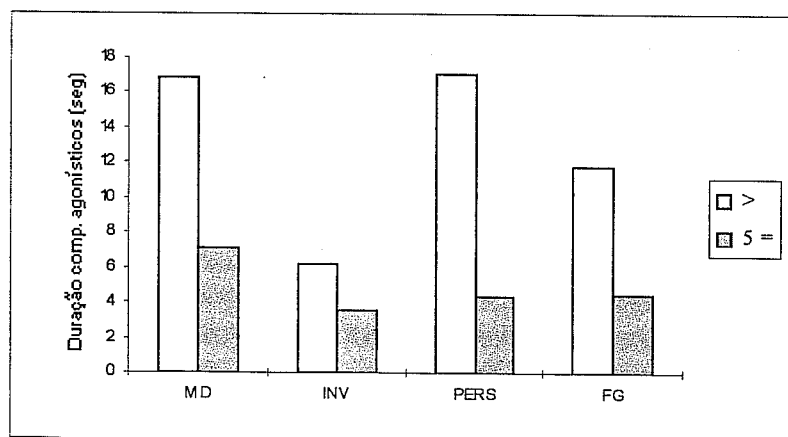
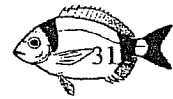


Gráfico 9 - Comparação das durações dos comportamentos agonísticos mais frequentes, entre o indivíduo maior (>) e os restantes 5 peixes iguais (5=), na situação experimental de 5 + 1.



3.5 - Análise dos factores densidade e tamanho relativo na ocorrência dos comportamentos agonísticos

Foi testado o efeito da densidade e tamanho relativo, na frequência de ocorrência e duração dos eventos mais frequentes do reportório agonístico, utilizando-se o teste de Mann-Whitney U-test.

A densidade é um factor que afecta de um modo significativo o número médio total de comportamentos agonísticos ($U = 115$, $p < 0.05$), não se verificando o mesmo em relação ao efeito do tamanho relativo (Tabela 1).

	n1	n2	U - Test	Nível de significância
$6 = / 3 =$	45.3	58.6	115.0	$p < 0.05$
$6 = / 5 + 1$	45.3	44.5	238.5	n. s.

Tabela 1 - Comparação da frequência total de comportamentos agonísticos, nas situações experimentais de peixes de tamanho igual (efeito da densidade - $6 = / 3 =$) e de peixes com diferenças de tamanho relativo ($6 = / 5 + 1$). Os resultados expressos correspondem aos valores, e níveis de significância obtidos com o teste de Mann-Whitney.

A um menor número de indivíduos está associado um aumento do número de comportamentos agonísticos, embora apenas as diferenças relativas ao padrão de MD ($U = 105$, $p < 0.05$), sejam consideradas significativas (Anexo - Tabela 2).

Este resultados indicam que provavelmente um menor número de indivíduos, proporciona um aumento do número de interações agonísticas, sobretudo de menor intensidade. Os peixes não possuíam diferenças entre si, pelo menos a nível da corpulência, não transitando para padrões que pudessem envolver maior risco de ferimento e / ou maiores gastos energéticos.

Interessante notar, que o número de abrigos era o mesmo em todos os aquários, pelo que seria de esperar que, caso as interações agonísticas estivessem de algum modo relacionadas com a conquista de um abrigo, o número de interações deveria de ser superior aquando de 6 peixes e não de 3 peixes, justificado pela inexistência de abrigos individuais para a totalidade dos peixes.

A duração dos padrões agonísticos revela diferenças significativas nos comportamentos de INV, PERS e FG , com uma probabilidade menor que $p < 0.001$ (Tabela 2). As MD, ao contrário do verificado para a frequência, não apresentam diferenças significativas. Este aumento de duração, está provavelmente relacionado com o aumento da distância inter-individual. Todos os padrões que envolvem deslocação podem processar-se durante um período de tempo superior, sem se verificar a interferência com outro indivíduo, que não o



oponente. A MD, é o padrão onde a componente deslocamento se encontra ausente ou reduzida, comparativamente com os restantes padrões.

duração 6 = / 3 =	n1	n2	U-test	Nível de significância
MD	4.2	10.9	336.0	n.s.
INV	3.5	6.0	12408.0	.001
PERS	5.6	11.7	542.5	.001
FG	4.2	6.4	19208.0	.001

Tabela 2 - Comparação da duração dos elementos agonísticos mais frequentes nas condições experimentais de peixes do mesmo tamanho (factor densidade). Os resultados expressos correspondem a valores obtidos com o teste de Mann-Whitney.

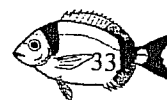
Relativamente ao factor tamanho relativo, e como referido anteriormente, a comparação foi realizada separadamente para com os peixes maiores e com os restantes do mesmo tamanho.

Não se verificam diferenças significativas em relação aos indivíduos de tamanho semelhante, quer em termos de frequência, quer na duração dos eventos (Anexo - Tabela 3 e 4).

Em relação aos peixes de tamanho relativo superior, as diferenças são significativas nas frequências de INV, PERS, FG e CARG, patenteando estes peixes resultados médios superiores. Os valores registados para MD não apresentam diferenças significativas (Tabela 3). De notar, que em relação às fugas, os resultados reportam-se a fugas em que os peixes maiores participam, independentemente de serem delas causadores (na generalidade dos casos), ou executantes.

frequência 6 = / >	n1	n2	U-test	Nível de significância
MD	26.9	24.9	57.6	n.s.
INV	6.5	23.2	4.5	.001
PERS	1.6	20.1	2.5	.001
FG	8.6	28.2	4.5	.001
SUB	0.7	0	58.5	n.s.
CARG	0.2	1.9	14.5	.01

Tabela 3 - Comparação da frequência dos elementos agonísticos mais frequentes considerando o factor tamanho relativo. O > representam o peixe de tamanho superior na condição experimental de 5 + 1. Os resultados expressos correspondem a valores obtidos com o teste de Mann-Whitney.



A duração das MD, INV, PERS e FG, também se revelam significativamente superiores (Tabela 4), em relação aos peixes de igual tamanho.

duração 6 = / >	n1	n2	U-test	Nível de significância
MD	4.2	6.9	891.5	.001
INV	3.5	6.2	6608.0	.001
PERS	5.6	17.1	930.5	.001
FG	4.2	11.7	5111.5	.001

Tabela 4 - Comparação da duração dos elementos agonísticos mais frequentes, considerando o factor de tamanho relativo. O > representam o peixe de tamanho superior na condição experimental de 5 + 1. Os resultados expressos correspondem a valores obtidos com o teste de Mann-Whitney.

Estes resultados põem em evidência a influência do tamanho relativo no desenrolar das interacções agonísticas, em que um peixe de tamanho superior denota uma certa "superioridade", no sentido de efectuar um maior número de padrões agonísticos, mais duradouros e de maior intensidade.

3. 6 - Análise das transições de comportamento

Das 6 h e 40 minutos realizadas de observação animal-focal, resultaram 2098 comportamentos. Em virtude do elevado número de células vazias ou com baixa frequência, a análise das matrizes de transição individuais, sobretudo separando a dos peixes de maior corpulência, relativamente à dos restantes peixes, não foi realizada. Tal como o patenteado na análise de frequência, determinados padrões que denotam assimetrias entre os oponentes (INV, PERS, CARG, MORD) eram frequentes, enquanto as células de SUB, FG e CB, apresentavam valores muito baixos ou nulos.

O teste G realizado sobre a matriz de transições condensada, e após a eliminação dos elementos com frequência demasiado baixa ou nula, relevou-se significativo $G = 692, 8$ (49 g. l.), denunciando uma elevada dependência entre comportamentos antecedentes e consequentes.

Em seguida procedeu-se à análise célula a célula da matriz de transição, através da análise dos resíduos (Desvio Normal), para registar as transições que denotam um maior grau de dependência positiva (Anexo - Tabela 5). Os valores negativos de d não foram considerados, porque factores complexos e difíceis de interpretar podem estar envolvidos na não associação entre elementos (Gama, 1988).

Os resultados referentes ao Desvio Normal para as células da matriz, com valores de d significativos a menos de 5 % estão representados na tabela 5.



MD	→ INV	13.47	MD	→ FG	13.29	MD	→ SUB	2.42
INV	→ PERS	14.21	INV	→ CARG	2.06			
PERS	→ MD	2.45	PERS	→ CARG	2.44	PERS	→ MORD	2.08
FG	→ MD	5.76	FG	→ SUB	2.49			
CARG	→ MORD	2.11	CARG	→ CB	2.86			
SUB	→ FG	2.12						
CB	→ CARG	2.51						

Tabela 5 - Representação das transições com valor de *d* significativo, para $p < 0.05$, para a matriz de transições, indicando-se o valor de *d* de cada transição.

Os resultados expressos revelam de imediato, que as transições mais frequentes cingem-se a um pequeno conjunto de padrões agonísticos, confirmando os resultados obtidos nas análises anteriores.

Verificam-se importantes dependências nas transições entre MD e INV, FG e SUB. A INV, frequentemente resulta em PERS, mais raramente em CARG. À PERS, tendem a seguir-se MD, CARG ou MORD. A FG é regularmente seguida por MD ou SUB, podendo a partir da SUB reiterar-se novamente a FG.

As situações de inflexão do comportamento agonístico dos indivíduos, no sentido de mudança de comportamentos que aparentam superioridade (mesmo que momentânea), para comportamentos que indiquem inferioridade, ou vice-versa, são extremamente raros.

As interações agonísticas em que o possível desenlace não é imediatamente óbvio, como em situações de CB, são pouco frequentes. Restringem-se somente às transições CARG↔CB, denotando corresponder a situações de indefinição de elevada intensidade agonística.

A partir da observação da figura 1, constata-se imediatamente a existência de dois blocos. Um de interações conotadas a situações de inferioridade ou derrota, em que o peixe apresenta preferencialmente a sequência MD → FG → SUB. Outra situação resulta num aumento progressivo na marcação da posição de vitória ou superioridade, com sequência preferencial de MD → INV → PERS → CARG → MORD.

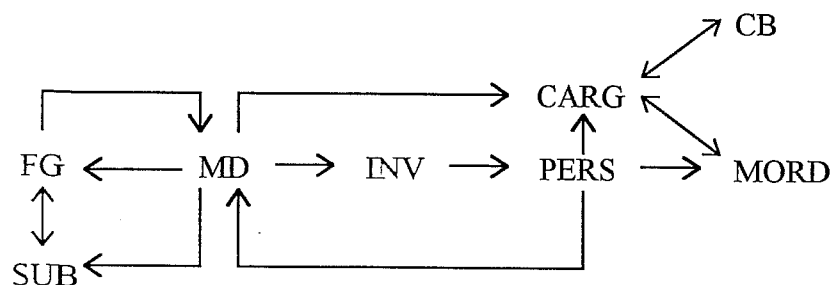
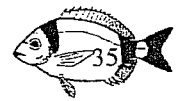


Figura 1 - Fluxograma das transições mais frequentes observadas em *D. vulgaris*



O padrão de MD, surge como cerne no desenrolar das interações agonísticas. É um padrão de exibição nitidamente visual, que se traduz por um aumento da corpulência dos peixes. É geralmente executado a pequena distância e em estado de imobilidade, ou a velocidade lenta, permitindo deste modo a avaliação mútua dos oponentes.

No entanto é um comportamento que denota uma certa ambiguidade: corresponde geralmente a um estado de "imobilidade", podendo contribuir deste modo para uma diminuição da estimulação e intensidade agressiva do oponente, como também corresponde a um padrão em que a rigidez muscular do peixe aumenta de forma clara, bem como a sua corpulência aparente.

Surge assim como padrão de aviso e simultaneamente de avaliação entre os peixes. Funciona como sinal ofensivo, mas não imediatamente agressivo (em numerosos encontros agonísticos verificaram-se MD, sem evolução para qualquer outro padrão agonístico).

A PERS surge como um ponto de término de interação (mesmo que momentânea), ou de evolução para situações de contacto físico marcado, como CARG e MORD, e como tal de maior risco de ferimento para os intervenientes.

O CB surge em situações de conflito marcado, em que o peixe atacado procura defender-se, e o atacante marcar a sua posição de "superioridade". Verificou-se que, na maior parte das situações, os CB surgiam no confronto de peixes de tamanho semelhante, e geralmente o peixe que executava a carga saía vitorioso, enquanto o seu oponente adoptava uma postura de FG ou SUB.

Estes resultados vêm apoiar os resultados obtidos anteriormente, nomeadamente em relação ao predomínio relativo da frequência de padrões de MD sobre os restantes padrões agonísticos, sobretudo se os indivíduos possuem tamanhos relativos aproximados. Os comportamentos de INV, PERS, FG e CARG estão consequentemente correlacionados com a existência de diferenças de tamanho entre os peixes, susceptíveis de conduzirem a condições que permitam uma certa superioridade em relação aos outros peixes.



DISCUSSÃO

O repertório locomotor de *Diplodus vulgaris* está directamente relacionado com a sua morfologia, com uma tipificação clara como peixes pelágicos, com grande associação ao substrato. Foram classificados por Moussa (1982) e Harmelin (1987), como peixes sublitorais de fundo rochoso. Os padrões comportamentais tendem a ser realizados a poucos metros de distância do substrato, com um tipo de movimentações que denotam grande manobrabilidade, baixa velocidade, e executadas fundamentalmente por curtas distâncias.

Os comportamentos locomotores aparecem precocemente nesta espécie, directamente associados à sobrevivência dos indivíduos. A natação oblíqua surge no 3º dia, simultaneamente com o aparecimento das barbatanas peitorais e os primeiros movimentos orientados da parte posterior do corpo. No 4º dia regista-se o aparecimento das primeiras natações horizontais, com movimentos activos das barbatanas peitorais e extremidade posterior do corpo, associados ao deslizar passivo (Kentouri et Divanach, 1982).

O comportamento de coçar, indicia uma possível tentativa de libertação de parasitas ectodérmicos ou de qualquer perturbação cutânea, frequente nesta espécie (Bartoli et al., 1989). O sucessivo roçar do corpo no substrato, em zonas onde se encontram isopodes parasitas (*Anilocra physodes*), reforça esta opinião. O comportamento de limpeza que *D. vulgaris*, recebe de Labrideos da espécie *Centrolabrus exoletus* (comportamento já referido por Santos, 1996), parece possuir o mesmo significado funcional. Santos (op. cit.), refere que o comportamento de limpeza pode servir para remoção de escamas, pedaços de pele, muco ou ectoparasitas do corpo do hospedeiro. Sublinha igualmente a importância dos comportamentos de limpeza em certas áreas, nomeadamente o focinho, que é uma zona inacessível ao processo de coçar. Interessante verificar que o comportamento de limpeza pode ser iniciado por qualquer dos intervenientes.

Relativamente ao padrão descrito como exploração de substrato, a não observação do período preleminar de nenhuma das interacções, condiciona de certa forma as ilações a retirar. Interessava nomeadamente verificar quem e como se inicia este tipo de interacção. É importante determinar se as tainhas adoptam a posição oblíqua descrita, quando observam juvenis de *D. vulgaris*, ou se pairam e os juvenis se aproximam e iniciam este tipo de comportamento. Apesar da sua semelhança, na forma e tipo de interacção, com os comportamentos de limpeza, descritos para outras espécies, não parecem integrar-se neste quadro. É um comportamento efectuado muito raramente, pelo que o período de ontogenia necessário para ser reconhecida como espécie limpadora, é insuficiente. A espécie não apresenta características consideradas como pré-adaptações, nomeadamente a nível da dentição e morfologia maxilar, e o seu tamanho máximo é superior ou igual a muitas espécies de peixes com que convive, nomeadamente *Liza aurata*. Este facto, é considerado como uma característica impeditiva (tamanho do limpador maior que o do cliente), para este tipo de comportamento se estabelecer, por possível risco de predação (para um revisão, consultar Santos, op. cit.).



O facto de as tainhas adoptarem a posição oblíqua, e não se retirarem, pode ser consequência do tipo de relação estabelecida com *C. exoletus* (Santos, op. cit), em toda a área de estudo (ob. pess.). O reforço positivo que se estabelece neste tipo de relação, como consequência do estímulo táctil parece ser importante, e poderá ser fornecido pelos juvenis de *D. vulgaris*, justificando deste modo a posição mantida pela tainha. A confusão com *C. exoletus*, não é muito plausível, dadas as diferenças notórias existentes a nível morfológico, de coloração, no padrão de locomoção e a nível etológico. De notar, que nunca foram observados indivíduos desta espécie nas imediações, aquando da ocorrência deste padrão comportamental. Sendo as tainhas interactuantes de maior porte que os juvenis de safia, facilmente poderiam rescindir a uma aproximação exagerada, atacando ou afastando-se em natação rápida.

Este tipo de comportamento dos juvenis de *D. vulgaris*, indicia tratar-se de um comportamento de exploração de substrato, sobretudo porque é efectuado exclusivamente por juvenis e muito esporadicamente. É considerado como um epifenómeno da actividade normal de alimentação, salientando a grande plasticidade alimentar patenteada pela espécie.

O espreguiçar surge em contextos muito diversos, pelo que se torna algo confusa a sua interpretação, não estando fora de causa a sua associação a um possível alívio de tensão.

Os comportamentos alimentares da espécie, vêm confirmar a sua preferência por organismos sésseis ou com deslocamentos lentos (Rosecchi, 1987; Porcille et al., 1987; obs. pess.). O vasto reportório de comportamentos alimentares que possuem, está directamente associado com a classificação atribuída por Rosecchi (op. cit.) de predadores oportunistas, com largo espectro alimentar e grande maleabilidade trófica (Kentouri et Divanach, op. cit.). O consumo de grande variabilidade de grupos alimentares, inclusivé com a ingestão, logo no primeiro dia de permanência em cativeiro, de itens alimentares não vivos, vem corroborar estas conclusões.

Quando os juvenis de safia se deparam com alimentos de grandes dimensões, frequentemente maiores que os próprios peixes, vários indivíduos colocam-se à sua volta a poucos centímetros de distância. Simultâneamente ou alternadamente, abocanham o item alimentar, conduzindo à sua rápida fragmentação. Nesta fase os indivíduos executam padrões comportamentais de caçar e sacar, ingerindo em seguida os itens alimentares presentes na coluna de água. É um comportamento efectuado apenas por estádios juvenis de *D. vulgaris*, sendo frequentemente observado em conjunto com *D. sargus* e *Atherina sp.*. Sempre que aparece novo item alimentar este comportamento é reiterado. Trata-se de um comportamento executado em grupo, podendo traduzir-se por um carácter cooperativo, uma vez que permite uma mais rápida fragmentação do alimento.

Esta grande variabilidade de estratégias predatórias, permite rentabilizar a energia correspondente à busca e captura de alimentos (caça à vista; perseguição; exploração dos sedimentos e substrato), com uma melhor adaptação às características ambientais, presas e predadores.



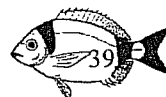
O comportamento desta espécie é influenciado pela alternância de marés (ob. pess.), obrigando ao desenvolvimento de um padrão de movimentação vertical ritmico, com excursões para alimentação na preia-mar, e aglomerações em refúgios durante a baixa-mar.

O facto de a alimentação, sobretudo em situações de maior vulnerabilidade a predadores, se processar em grupo, permite um maior estado de alerta e vigilância, com mimetismo imediato dos restantes elementos do grupo, à fuga de um indivíduo. O desvio momentâneo da atenção para a procura de alimentos, conduz a um aumento dos riscos de predação. Moyle et Lech (1996), propõem que a optimização do “foraging”, considerando o balanço entre gastos energéticos / probabilidades de sobrevivência, é alcançado mediante a minimização do tempo de busca, com a consequente diminuição do período de exposição a possíveis predadores. De acordo com estes factos, e como defendido por Milinsky (1986, in Pitiger), a alimentação em grupo é o melhor compromisso estabelecido entre alimentação e fuga, com a vigilância contra predadores. Aparentemente, a forma de comunicação utilizada é visual, estritamente associada às condições ecológicas adversas (turbulência das águas, traduzida por correntes e ondulação; grande exposição a potenciais predadores; distânciamento a possíveis abrigos).

O comportamento de fuga organizada em cardume, só aparece em *D. vulgaris* por volta dos 25 - 30 mm, no Mar Mediterrâneo (Rosecchi, op. cit.). Surge directamente relacionado com o desenvolvimento do comportamento de perseguição da presa alimentar. É um comportamento relacionado com a vivência em grupo, sobretudo em contexto alimentar (Lagler et al., 1977). Implica uma grande dependência entre os elementos em fuga, observado aquando do mariscar na preia-mar, situação natural em que os peixes adultos denotam um estado de maior agregação, inclusivamente a nível inter-específico. Este padrão comportamental é observado nos juvenis aquando do seu deslocamento na coluna de água.

Este tipo de fuga em água livre apresenta vantagens notórias, uma vez que não permite ao predador focalizar a atenção num só indivíduo, mas em todo o grupo (Lagler et al., op. cit.). Do mesmo modo, os comportamentos de medo de um peixe, podem ser mais facilmente detectados e contagiar os restantes elementos do grupo. As fugas não se realizam para abrigos nas proximidades, exceptuando situações muito raras de 1 ou 2 peixes isoladamente, o que só contribuiria para despertar a atenção do predador sobre o refúgio (Milinsky, op. cit.).

Não foram observados na natureza, comportamentos agonísticos directa e objectivamente relacionados com a actividade alimentar, em contradição com o registado para *Liza sp.* e *Dicentrarchus labrax*, que defendem territórios alimentares durante a preia-mar (Chauvet et al., 1992). A inexistência, ou diminuição da frequência dos comportamentos agonísticos, parece confirmar uma “estratégia” adoptada no sentido de aumentar as hipóteses de defesa em relação a um predador. À reduzida frequência de comportamentos agonístico, não é alheia a existência de obstáculos, algas ou protuberâncias rochosas, que por vezes impedem uma visualização directa dos peixes de maior porte. Este resultado, carece no entanto de confirmação, mediante observação focalizada neste aspecto.



O sistema agonístico de *D. vulgaris* é constituído por padrões comportamentais que envolvem sinais de intimidação, fuga e submissão. Alguns destes elementos implicam confrontação física directa, enquanto outros envolvem manobras no sentido de uma aparente redução do potencial atacante dos oponentes.

A exibição da dorsal surge em todas as situações como o elemento agonístico mais frequente. O seu carácter funcional, devido às diferentes causas motivacionais, surge como um elemento algo controverso, simultâneamente sinal de presença e ameaça. Funciona muitas vezes como sinal de apaziguamento ou de interrupção de uma interacção agonística, ou como ponto de partida para padrões agonísticos de maior intensidade.

É um comportamento de exibição ("display") nitidamente visual, realizado a curta distância de outro peixe (oponente), num estado de imobilidade, ou a baixa velocidade de deslocamento. Surge como sinal ritualizado, que os peixes trocam entre si, antes da ocorrência de um conflito mais directo. Numerosas espécies de peixes, apresentam este comportamento de exibição da dorsal, como forma de sublinhar a sua presença a outros peixes (Moyle et Lech, op. cit.).

Os resultados sugerem que os indivíduos avaliam a assimetria tamanho, directamente relacionado com o peso (Wassef, 1985), à distância, pelo menos no caso da existência de diferenças nitidas. Nesta situação os indivíduos de maior porte tendem a realizar comportamentos que denotam uma certa superioridade, em contraponto aos indivíduos mais pequenos. Nas situações em que os indivíduos possuem tamanhos semelhantes, verifica-se o aumento das exibições de dorsal, e uma diminuição significativa da frequência de comportamentos de maior intensidade agonística e de confronto físico.

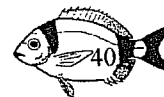
A inexistência de assimetrias notórias, contribui para um aumento do número de situações de avaliação mútua, não evoluindo para formas de confrontação potencialmente mais perigosas, e cujo desfecho aparentemente é muito incerto para qualquer dos contendores. Parece pois evidente, que situações que impliquem interacção vincada, que se possam traduzir pela possibilidade de ferimentos graves, tendam a ser evitadas mediante o desenvolvimento de formas de ritualização, minimizando as possíveis consequências nefastas para os indivíduos.

A investida surge como um comportamento que origina padrões agonísticos de maior intensidade, e que normalmente estão associados a estratégias utilizadas regularmente perante indivíduos mais fracos.

As perseguições foram observadas, na natureza e em cativeiro, em contexto semelhante, em situações correspondentes a uma relação de forças muito desigual (teóricamente) entre os peixes, causadas pela diferença de tamanho ou estado motivacional.

A carga, pode levar à morte dos indivíduos, como observado nos aquários às primeiras horas da noite e da manhã, e em situações onde eram evidentes as assimetrias de tamanho.

A submissão, executada frequentemente em imobilidade, permite ser definida como um estado de estimulação mínima, já que da diminuição da movimentação, resulta uma diminuição dos estímulos identificáveis. A posição de submissão é muito semelhante à



patenteada pelos indivíduos moribundos em aquário, o que no entanto não impedia, frequentemente, sucessivas cargas de outros peixes.

O comportamento agonístico em espécies gregárias, está intimamente relacionado com a distância inter-individual, variável de indivíduo para indivíduo (Barbault, 1981). Segundo Hediger (1953), trata-se de um espaço tridimensional de extensão específica, que envolve o peixe e não pode ser invadido sem reacção imediata. É um espaço que o indivíduo defende ao seu redor, um território particular, onde não é permitida a permanência de outro indivíduo. É variável de acordo com o ambiente e o estado motivacional do próprio indivíduo (exemplo flagrante é a diminuição do espaço territorial que ocorre aquando da reprodução, em que é permitida uma maior proximidade de outros indivíduos, sobretudo do sexo oposto).

Este facto justifica o aumento da frequência dos comportamentos agonísticos com uma menor densidade. O aumento de densidade, traduz-se por menores espaços inter-individuais, pelo que qualquer violação do espaço de outro indivíduo, acarreta resposta desse mesmo indivíduo, que a envolver deslocamento pode implicar o ultrapassar da fronteira de outro(s) peixe(s), com a(s) conseqüente resposta. Poderia mesmo gerar-se uma situação de múltiplas respostas e contra-respostas, com o conseqüente estado de "caos" que se geraria. O aumento de densidade indicia provocar um aumento de tolerância e/ou diminuição dos territórios individuais. Esta hipótese encontra-se em concordância com o facto de apenas as MD serem significativamente mais frequentes com a diminuição da densidade, visto que os indivíduos apresentam sensivelmente o mesmo tamanho, e que se registem diferenças significativas a nível das durações superiores de investidas, perseguições e fugas. O aumento da possibilidade de realizar deslocamentos sem violar o espaço de outro peixe, justifica-as.

Esta diminuição do espaço individual dentro do cardume com o aumento da densidade, é análoga à diminuição do tamanho dos territórios individuais, que se registam para várias espécies de peixes pelágicos que se distribuem em cardume (Lagler et al., op. cit.), ou de peixes bentónicos (Nursall, 1981; Pereira, 1996). Tratam-se de territórios elásticos, adaptáveis às condições ambientais (distribuição - densidade neste caso).

A diminuição da agressividade em grupos, pode ser interpretada como conseqüência da necessidade de uma estruturação social, condicionada pela aprendizagem, em contraponto com o aumento de agressividade registado em isolamento, interpretado como conseqüência do desenvolvimento do comportamento territorial (Gama, 1988). Esta estruturação social é mais notória quando as diferenças entre os indivíduos são objectivamente patentes, com um predomínio de comportamentos conotados a situações de superioridade por parte de indivíduos de maior porte em comparação com os restantes.

A estruturação social indicia uma tendência para evoluir para a existência de hierarquia social de dominância, expressa em termos agonísticos e patente na ocupação do espaço por parte dos indivíduos, que parece tornar-se mais cristalina com a diminuição da densidade e aumento das assimetrias de tamanho. Este facto é justificado pela presença de 2 peixes, nitidamente mais pequenos que um outro, na parte superior do aquário, por detrás da chaminé, com deslocamentos extremamente reduzidos (máximo 7 - 8 cm), e



nunca se afastando da chaminé. Qualquer situação em que se verificava um maior deslocamento, implicava imediata perseguição e carga por parte do peixe maior. Regista-se deste modo, um certo reconhecimento pela superioridade do peixe de maior porte, adoptando os restantes, comportamentos no sentido de minimizarem o seu potencial atacante.

No caso da situação experimental de 5 + 1, verifica-se que os peixes menores tendem a alterar a trajectória do seu deslocamento, minimizando as proximidades com o peixe maior, sobretudo se este se encontra na proximidade de um abrigo. Estas alterações de trajectória não se verificam, ou são muito menos notórias, entre os restantes peixes, e com o peixe maior em relação aos mais pequenos.

A estruturação social apresenta uma tendência para se estabilizar no tempo, diminuindo o número de interacções agonísticas, e padronizando-se o comportamento dos peixes, nomeadamente na situação em que existem diferenças notórias de tamanho.

O peixe de posição hierárquica mais elevada, teria vantagens em relação a um predador, com uma maior facilidade de acesso aos melhores abrigos. As observações na natureza confirmam-no, com os maiores peixes do grupo a esconderem-se primeiro e sempre nos locais que conferem maior protecção (locais mais escuros e recôndidos). Os peixes de menores dimensões permanecem na zona mais externa, possivelmente associado a uma função de vigilância ou patrulhamento. Este facto pode ser justificável, por serem os primeiros a fugirem do abrigo (muitas vezes os únicos), aquando da aproximação do observador.

A coesão do grupo é mantida pelo indivíduo de maior porte, uma vez que retirado do abrigo, se verifica a fuga dos restantes membros. O peixe maior identifica-se como o líder, capaz de manter a união do grupo. Esta afirmação é justificada pelo estado de maior agitação que os peixes patenteiam aquando de uma fuga rápida, para um abrigo próximo. Nesta situação o peixe tende a abandonar rapidamente o abrigo, mesmo que no seu interior permaneçam outros peixes de maior porte. Esta situação, parece também indiciar o estabelecimento de grupos com uma certa estabilidade no tempo, e característicos de um determinado abrigo (vários indivíduos foram observados no mesmo abrigo por períodos que se estenderam por mais de três meses). Interessante notar que este tipo de relação se mantém com outras espécies, nomeadamente *Diplodus sargus* e *Dicentrarchus labrax*, em que a presença de um indivíduo de maior porte mantém o mesmo tipo de coesão, com a presença de *D. vulgaris* mais pequenos no interior do abrigo.

A maior parte dos Sparídeos não se reproduzem na coluna de água (Scott et al., 1993). Particularmente *Diplodus sargus* reproduz-se em fendas e abrigos (Ob. pess.). O maior acesso aos abrigos, ou a determinadas áreas dentro dos abrigos, pode conferir vantagens aos peixes em termos de oportunidades de repouso, e de controlo de áreas potenciais de reprodução. Estas considerações estão em consonância com a permanência dos indivíduos maiores dentro dos refúgios e dos mais pequenos nas suas imediações, aquando da proximidade do observador. Este facto resulta de grande importância para a estrutura do grupo, uma vez que permite manter a sua estabilidade. No estado adulto, *D. vulgaris* distribui-se sobretudo em grupos de poucos indivíduos, raramente excedendo 10 peixes



por abrigo. Os grupos são formados por um ou dois peixes de maior porte, que por ocuparem uma posição hierárquica superior tem acesso aos melhores locais dentro do abrigo, e como tal mais condições de se reproduzirem e manter ao abrigo de predadores.

Os juvenis distribuem-se em cardumes numerosos na coluna de água, frequentemente com mais de 200 indivíduos, de tamanho compreendido entre 1 e 2,5 cm. A frequência de comportamentos agonísticos é reduzida, devido à existência de cardumes numerosos, assim como a defesa de um abrigo, ou áreas no seu interior não tem razão de ser, inerente à sua própria ecologia. Com o seu desenvolvimento verifica-se uma diminuição do tamanho dos grupos, e uma maior dependência directa em relação ao substrato rochoso. Em cativeiro foram muito reduzidas as interacções agonísticas objectivamente centradas na defesa de um abrigo.

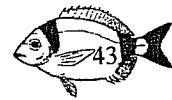
A rápida variação de coloração do peixe quando entra num abrigo, revela-se como uma estratégia adaptativa, aumentando o efeito da sua camuflagem. Os peixes de grande porte, sobretudo com mais de 20-25 cm, denotam uma coloração negra em todo o corpo, chegando inclusivamente a dificultar a diferenciação das bandas verticais características da espécie. Surge a hipótese, de que a coloração negra não apresente apenas vantagens em termos tigmotáticos (superfície escura, em zonas de penumbra no interior de abrigos), mas possa também funcionar como sinal intraespecífico. Eventualmente poderá fornecer indicações sobre a posição de cada indivíduo no seio de um grupo.

Este tipo de relação está presente nos juvenis em aquário, em que os peixes de maior porte, simultaneamente os que se encontram mais tempo junto ao abrigo, e os que apresentam maior número de comportamentos associados a situações de superioridade, são os únicos que denotam algum escurecimento, sobretudo na região ventral.

Da análise dos resultados realizada através do estudo das transições de comportamento, no sentido de uma aproximação à estrutura e desenvolvimento das interacções, resulta um padrão geral de certo modo objectivo, e concordante com os resultados obtidos pelos restantes procedimentos.

Os juvenis de *D. vulgaris* denotam uma certa padronização nas suas interacções agonísticas, em que a mostra de dorsal surge como sinal de aviso e simultaneamente de avaliação entre os peixes. Quando as diferenças de porte entre os indivíduos não são notórias, existe uma opção clara por exibição frequente da dorsal, podendo nalguns casos evoluir para o combate de boca. É um padrão agonístico que denota uma certa indefinição quanto ao resultado final da interacção. Quando as assimetrias de tamanho entre os peixes são notórias, os indivíduos de maior porte evoluem para comportamentos directamente associados a superioridade crescente: investida, perseguição e mordida ou carga. Os indivíduos mais pequenos, optam por comportamentos de fuga ou submissão. São padrões comportamentais vinculados a tentativas de diminuição da agressividade do atacante. Este conjunto de manobras defensivas, sugerem a existência de um conjunto de manobras que tentam minimizar o impacto e as consequências dos ataques.

Em síntese, os resultados obtidos apontam para a vivência em grupo como o tipo geral de estruturação social, assente sobretudo na defesa de determinadas área (abrigos), que



correspondem a zonas de repouso, protecção e reprodução. Estes dados parecem claramente interpretáveis em termos de adaptação a condições que obrigam ao estabelecimento de padrões de organização social, e consequentemente ao desenvolvimento de mecanismos que permitam minimizar os confrontos directos, e/ou os danos subseqüentes. É um tipo de estrutura que está relacionada com o desenvolvimento dos indivíduos, sendo de realçar a importância do peixe de maior porte, na manutenção da coesão do grupo, e consequentemente da sua estrutura. Registam-se assim, dentro do grupo, comportamentos agonísticos diferenciados entre os diferentes elementos. Contrariamente, os estados juvenis, pelo menos na fase inicial (1º ano de vida), e directamente relacionado com a sua ecologia, não apresentam este tipo de estruturação.

Saliente-se a alimentação em cardume, e os diferentes padrões alimentares, como formas de adaptação a condições adversas do meio, permitindo maior protecção e um máximo aproveitamento das condições fornecidas pelo meio.

Pertinente, será a comparação dos resultados obtidos, com o das restantes espécies de sargos existentes nas águas portuguesas, já que possuem uma distribuição bem diferenciada entre si. *Diplodus sargus*, é a espécie indubitavelmente mais abundante, formando grupos mais numerosos. *D. vulgaris*, *D. annularis* e *D. puntazo*, podem ser agrupados numa situação intermédia, com *D. cervinus* demonstrando uma vivência mais solitária (Mann & Buxton, 1992; ob. pess.).



REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abellán, E.; García-Alcázar, A.; Ortega, A.; García-Alcázar, S. e Martín, P. 1994. Cultivo de nuevas especies de espáridos Mediterráneos: experiencias de preengorde y engorde del sargo común (*Diplodus sargus sargus*, Linnaeus, 1758) y del sargo picudo (*Diplodus puntazzo*, Cetti, 1777). Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr., 148: 1 - 11.
- Almeida, A.; Andrade, F.; Bernardo, J.; Fonseca, L.; Costa, A.; Paula, J.; Ré, P. e Saldanha, L. 1985. Estrutura, Dinâmica e produção de ecossistemas estuarinos e lagunares costeiros - Estuário do Rio Mira e Lagoa de Santo André. P. S. Z. N. I. Marine Ecology, 6 (2): 117 - 121.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour, 49: 227 - 267.
- Barbault, R. 1981. Écologie des populations et des peuplements - des théories aux faits. Ed. Masson. Paris.
- Bartoli, P.; Gibson, D.; Bray, R.; Maillard, C.; e Lambert, M., 1989. The opecoelidae (Digenea) of sparid fishes of the western Mediterranean. 2. *Pycnadenoides* Yamaguti, 1938 and *Pseudopycnadena* Saad-Fares and Maillard, 1986. Syst. Parasitol., (13), 1: 35 - 51.
- Basaglia, F. 1989. Study of soluble lens proteins from fifteen Sparidae species. Comparative Biochemistry and Physiology, 94B: 625 - 629.
- Basaglia, F. 1991. Lactate dehydrogenase isozymes and their genetic variation in fifteen Sparidae species (Perciformes, Teleostei). Comparative Biochemistry and Physiology. 98B, 1: 1 - 8.
- Basaglia, F. 1992. Comparative examination of soluble red muscle proteins of fifteen Sparidae species. Journal of fish Biology, 40: 557 - 566.
- Basaglia, F. e Marchetti, M. 1990. A comparative study of some soluble proteins of the genus *Diplodus* (Sparidae, Teleostei). Comparative Biochemistry and Physiology, 95B (4): 653 - 656.
- Basaglia, F. e Marchetti, M. 1991. Study of the soluble white muscle tissue proteins from fifteen Sparidae species. Journal of fish biology, 38: 763 - 772.
- Bauchot, M. e Hureau, J. 1986. Sparidae in: Whitehead, P.; Bauchot, M.; Hureau, J.; Nielsen, J. e Tortonese, E. (Editors). Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, II. Unesco, Paris: 883 - 907.
- Buxton, C. e Garratt, A. 1990. Alternative reproductive styles in seabreams (Pisces: Sparidae). Environmental Biology of fishes, 28: 113 - 124.



Chauvet, C.; Lasserre, G.; Bach, P. e Besseau, L. 1992. Résultats d'une expérience de marquage de trois espèces de poissons côtières du Golfe du Lion: *Dicentrarchus labrax*, *Sparus aurata* et *Liza aurata*. *Cybium*, 16 (1): 3 - 11.

Dawkins, R. 1989. O gene egoísta. Ed. Gradiva. Lisboa.

De La Paz, R. 1981. Note critique sur la nomenclature des *Diplodus* du groupe *sargus* (Pisces, Sparidae). *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. (4A)*, 3: 931 - 934.

Dujakovic, J. e Glamuzina, B. 1988. Preliminary studies of reproduction and early life history of *Diplodus vulgaris* (E. Geoffroy Saint-Hilaire 1817) in captivity. *Aquaculture*, 69: 367 - 377.

Dujakovic, J. e Glamuzina, B. 1990. Intergeneric hibridization in Sparidae 1. *Sparus aurata* ♀ x *Diplodus puntazzo* ♂ and *Sparus aurata* ♀ x *Diplodus vulgaris* ♂. *Aquaculture*, 86: 369 - 378.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1970. *Ethology: the biology of behavior*. Holt, Rinehart and Wiston. New York.

Faranda, F.; Cavaliere, A.; Lo Paro, G. e Manganaro, A. 1983. Accrescimento di *Puntazzo puntazzo* e *Diplodus vulgaris*. Comparazione di due diverse diete. *Mem. Biol. Mar. Ocean. XIII*: 37 - 53.

Faranda, F.; Cavaliere, A.; Lo Paro, G.; Manganaro, A. e Mazzola, A. 1985. Preliminary studies on reproduction of *Puntazzo puntazzo* (Gmelin 1789) (Pisces, Sparidae) under controlled conditions. *Aquaculture*, 49: 111 - 123.

Gama, P. 1988. Estudo comparativo dos comportamentos agonísticos em duas espécies de roedores. Provas de acesso à categoria de assistente de investigação. Universidade de Coimbra.

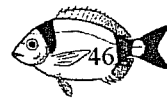
Gama, P. 1989. Discussão de alguns métodos de análise de sequências comportamentais. *Análise Psicológica*, 1-2-3 (VII): 121 - 132.

Harmelin, J. 1987. Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc Nationale de Port-Cros, France). *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, 8 (3): 263 - 284.

Hediger, H. 1953. *Les animaux sauvages en captivité*. Payot. Paris

Hinde, R. 1970. *Animal behaviour. A synthesis of ethology and comparative psychology*. 2nd Edition. Mc. Graw-Hill. New York.

Iman, R. e Conover, W. 1983. *A modern approach to statistics*. John Willey, New York.



- Kentouri, M. e Divanach, P. 1982. Differences and similitudes dans la genese des comportements locomoteur et trophique des stades prelarvaires de *Sparus aurata*, *Diplodus vulgaris* et *Diplodus sargus*. *Aquaculture*, 27: 355 - 376.
- Lagler, K.; Bardach, J.; Miller, R. e Passino, D. 1977. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, Inc., 2nd edition, USA.
- Lorenz, K. 1974. *A agressão - Uma história natural do mal*. Moraes editores. Lisboa.
- Luther, W. e Fiedler, K. 1982. *Guide de la faune sous-marine des côtes méditerranéenes*. 2nd Edition. Ed. Delachaux et Niestlé. Paris.
- Mann, B. e Buxton, C. 1992. Diets of *Diplodus sargus capensis* and *Diplodus cervinus hottentotus* (Pisces: Sparidae) on the Tsitsikamma coast, South Africa. *Koedoe*, 35 (2): 27 - 36.
- Martin, P. e Bateson, P. 1993. *Measuring behaviour. An introductory guide*. 2nd Edition Cambridge University Press, Cambridge.
- Milinsky, M. 1986. Predation risk and feeding behaviour. *in* : Pitinger, T. *The behaviour of teleost fishes*. Croom Helm Ltd. London.
- Moyle, P. e Lech, J. 1996. *Fishes. An introduction to ichthyology*. Library of congress cataloging in publication data. 3rd edition. New jersey. USA.
- Moussa, B. 1982. Indentification et classification des Sparides de la côte Mauritaneeense. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit*. 27 (3) : 198 - 206.
- Nursall, J. 1981. The activity budget and use of territory by a tropical blennid fish. *Zool. J. Limn. Soc.*, 721: 69 - 92.
- Pereira, P. 1996. Tácticas reprodutoras numa população de *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) na Ria Formosa. *Dissertação de Mestrado em etologia*. ISPA. Lisboa.
- Pessoa, M. 1981. Contribuição para o estudo do stock de sparideos da Costa Portuguesa. *Relatório de estágio*. Instituto Nacional de Investigação das Pescas, Lisboa.
- Porcille, P.; Repetto, N. e Wurtz, M. 1987. Comportamento alimentare di giovani Sparidi in una prateria di *Posidonia oceanica* del Mar Ligure. *Oebalia*: 311 - 314.
- Riedl, R. 1986. *Fauna y Flora del Mar Mediterraneo*. Ed. Omega. Barcelona.
- Rohlf, F. e Sokal, R. 1981. *Statistical tables*. W. H. Freeman and company. 2nd edition. Usa.



Rosecchi, E. 1987. L'alimentation de *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris* et *Sparus aurata* (Pisces: Sparidae) dans le Golfe du Lion et des lagunes littorales. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. 49 (3 et 4): 125 - 141.

Saad-Fares, A. e Maillard, S. 1986. Trematodes des poissons des cotes du Liban. 1: *Pseudopycnadena fischthali* n.g. n. sp. (Trematoda Opistholebetidae) parasite des *Diplodus* (Teleostei) des cotes du Liban. Ann. Parasitol. Hum. Comp. (61), 3: 303 - 309.

Saldanha, L. 1987. Recursos vivos marinhos portugueses - Estado dos conhecimentos e estratégias de conservação. I.N.I.P. Lisboa.

Saldanha, L. 1995 . Fauna submarina atlântica. Portugal Continental, Açores e Madeira. Ed. Europa - América. Lisboa.

Santos, R. 1988. Comportamento e evolução. Análise Psicológica. 1 (VI): 47 - 76.

Santos, F. 1996. Interações de limpeza em peixes com especial referência para *Centrolabrus exoletus* (Pisces: Labridae). Dissertação de Mestrado em etologia. ISPA. Lisboa.

Santulli, A.; Cuzenza, L.; Modica, A.; Curatolo, A. e D'Amelio, V. 1991. Fish plasma lipoproteins - comparative observations in serranides and sparides. Comp. Biochem. Physiol. (99B), 2: 251 - 255.

Scott, S.; Zeldis, J. e Pankhurst, N. 1993. Evidence of daily spawning in natural populations of the New Zeland snapper *Pagrus auratus* (Sparidae). Environmental Biology of Fishes, 36: 149 - 156.

Siegel, S. 1975. Estatística não - paramétrica para as ciências do comportamento. Ed. Mc.Graw-Hill. Brasil

Slater, P. 1973. Describing sequences of behaviour. In Bateson & Klopfer (eds) Perspectives in ethology. Plenum press, New York.

Soczka, L. 1994. Ensaio de etologia social. Ed. Fim de Século. Lisboa.

Sokal, R. e Rohlf, F. 1981. Biometry. W. H. Freeman and company. 2nd edition. Usa.

Sy, M. 1984. Identification et classification des Sparides de la côte mauritanienne. Bull. Cent. Natl. Rech. Oceanogr. Peches Maurit. (12), 1: 198 - 206.

Stammbach, E. 1987. Desert, forest and montane baboons: multilevel societies in Smuts, B.; Cheny, D.; Wrangham, R. e Truhsaker, T. Primate societies. University of Chicago Press, Chicago.



Vasil'eva, E. e Salakhova, L. 1992. Morphological variability and systematics of the annular bream *Diplodus annularis* (Sparidae, Pisces). Byull. Moip. Biol. Bull. Mosc. Soc. Nat. Biol. (967), 2: 45 - 52.

Zar, J. 1984. Bioestatistical Analysis. Prentice-Hall International.

Wassef, E. 1985. Comparative biological studies of four *Diplodus* species (Pisces, Sparidae). *Cybium*, 9 (2): 203 - 215.

Wrangham, R. 1987. Evolution of social structure *in* Smuts, B.; Cheny, D.; Wrangham, R. e Truhsaker, T. Primate societies. University of Chicago Press, Chicago.

Wratten, S. 1994. Video techniques in animal ecology and behaviour. Ed. Chapman & Hall. London.



ANEXO

Freq.comp. agonísticos	MD			INV			PERS			FG			SUB			CARG		
	6=	3=	5+1	6=	3=	5+1	6=	3=	5+1	6=	3=	5+1	6=	3=	5+1	6=	3=	5+1
Máximo	58.0	60.0	52.0	14.0	18.0	15.3	6.0	8.0	10.5	26.0	40.0	16.0	8.0	4.0	0.5	3.0	4.0	1.2
Média	26.9	36.2	26.1	6.5	8.6	7.0	1.6	1.9	3.5	8.6	10.6	7.2	0.7	0.7	0	0.2	0.4	0.4
Mínimo	12.3	14.0	6.0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0
D. Padrão	10.4	11.4	8.9	4.3	4.6	3.9	0.7	0.6	2.4	4.3	6.2	4.1	0.4	0.2	0	0	0.1	0

MD - mostra de dorsal; INV - investida; PERS - perseguição; FG - fuga; SUB - submissão; CARG - carga

Tabela 1 - Frequência dos padrões agonísticos mais frequentes, em média por indivíduo, em 10 minutos, nas situações experimentais de 6 =, 3 = e 5 + 1.

frequência 6 = / 3 =	n1	n2	U-test	Nível de significância
MD	26.9	36.2	105.0	.05
INV	6.5	8.6	153.5	n.s.
PERS	1.6	1.9	212.0	n.s.
FG	8.6	10.6	147.0	n.s.
SUB	0.7	0.7	147.0	n.s.
CARG	0.2	0.4	214.0	n.s.

Tabela 2 - Comparação dos elementos agonísticos mais frequentes, nas situações experimentais de peixes de tamanhos iguais (factor densidade). Os resultados expressos correspondem a valores obtidos com o teste de Mann-Whitney

frequência 6 = / 5 =	n1	n2	U-test	Nível de significância
MD	26.9	32.6	61.6	n.s.
INV	6.5	5.5	64.0	n.s.
PERS	1.6	0.7	68.0	n.s.
FG	8.6	5.1	66.5	n.s.
SUB	0.7	0.9	77.5	n.s.
CARG	0.2	0.3	42.0	n.s.

Tabela 3 - Comparação da frequência dos elementos agonísticos mais frequentes na situação experimental de diferenças de tamanho relativo. Os 5 =, representam os 5 peixes do mesmo tamanho na condição experimental de 5 + 1. Os resultados expressos correspondem a valores obtidos com o teste de Mann-Whitney.

duração 6 = / 5 =	n1	n2	U-test	Nível de significância
MD	4.20	17.1	8641.5	n.s.
INV	3.50	3.58	14018.5	n.s.
PERS	5.60	4.33	425.5	n.s.
FG	4.20	4.46	15905.5	n.s.

Tabela 4 - Comparação da duração dos elementos agonísticos mais frequente na situação experimental de diferenças de tamanho relativo. Os 5 = representam os 5 peixes do mesmo tamanho na condição experimental de 5 + 1. Os resultados expressos correspondem a valores obtidos com o teste de Mann-Whitney.

	MD	INV	PERS	FG	CARG	MORD	SUB	CB
MD	0	13.47	-8.59	13.29	-3.25	-1.22	2.42	-0.23
INV	-3.75	0	14.21	-9.11	2.06	-1.10	-1.91	-0.81
PERS	2.45	-6.55	0	-6.01	2.44	2.08	-2.79	0.92
FG	5.76	-8.61	-6.05	0	-1.69	-0.27	2.49	-1.46
CARG	-1.31	-3.54	-0.76	-1.75	0	2.11	-0.94	2.86
MORD	-1.20	-1.70	-0.03	-1.30	0.04	0	0.33	0.79
SUB	-1.64	-1.80	-1.54	2.12	-0.01	-0.69	0	-0.71
CB	-2.60	-2.56	-0.02	0.25	2.51	0.64	0.15	0

Tabela 5 - Resultados referentes ao Desvio Normal para cada célula da matriz. As células sombreadas, representam os valores significativos de d , em cada uma das transições, com $p < 0.05$.