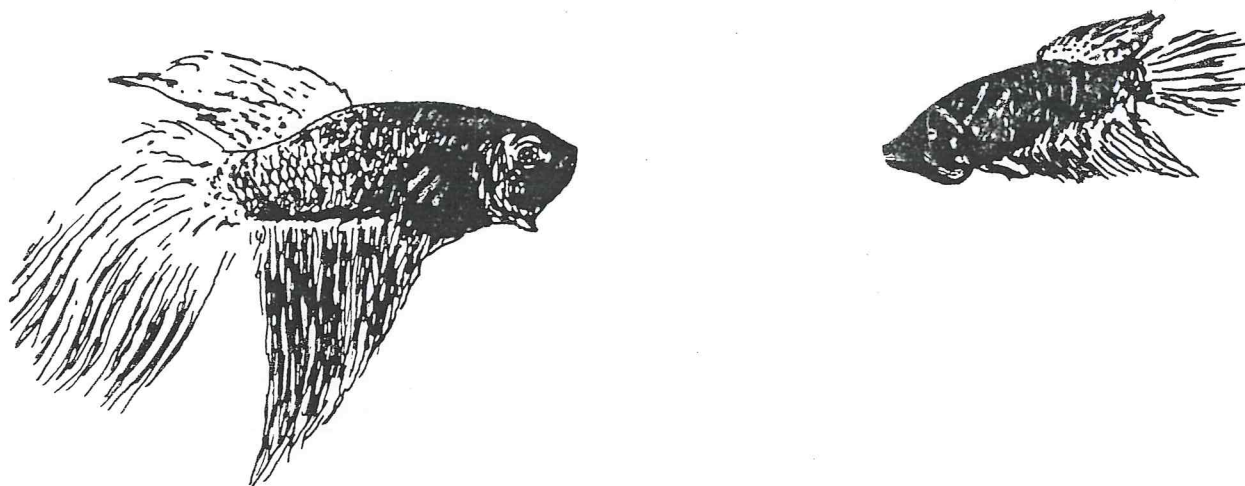
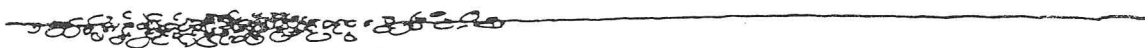


Vitor Manuel Carvalho Almada
Assistente do Instituto Superior de Psicologia Aplicada



**ETOLOGIA DA REPRODUÇÃO
E CUIDADOS PARENTAIS
NOS PEIXES ÓSSEOS**

Contributos para uma abordagem
filogenética e ecológica

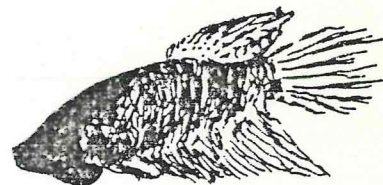
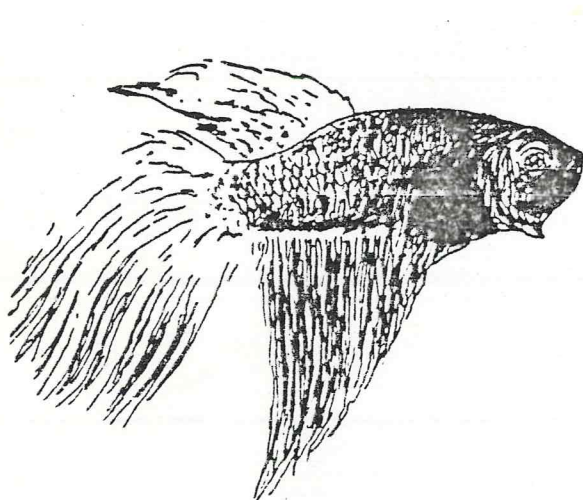
Lisboa

1990

VITOR MANUEL CARVALHO ALMADA

Assistente do Instituto Superior
de Psicologia Aplicada

Para a Biblioteca do ISPA
que vai usar esta tese
do Vitor Almada



Reg. 5181

Instituto Superior de Psicologia Aplicada
BIBLIOTECA

ETOLOGIA DA REPRODUÇÃO E CUIDADOS PARENTAIS NOS PEIXES ÓSSEOS

Contributos para uma abordagem
filogenética e ecológica

Lisboa
1990

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

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

INSTITUTO DE BIOLOGIA

LABORATÓRIO DE ETNOBIOLOGIA

ETNOBIOLOGIA

ETNOBIOLOGIA

ETNOBIOLOGIA



1912

Arquivo de Etimologia

ETNOBIOLOGIA DA REPRODUÇÃO
E CUIDADOS PARENTAIS
NOS PEIXES OSSÍEOS
Contribuição para uma etno-
biologia e etnologia

CAPA: Teresa Bento

ARRANJO GRÁFICO: Cêu Baptista

"(...) Mas era para te dizer que a procura das leis explicativas, nos factos naturais, procede de modo tortuoso. Diante de alguns factos inexplicáveis, tu deves tentar imaginar muitas leis gerais, cuja conexão com os factos de que te ocupas não vês ainda: e, de repente, na conexão imprevista de um resultado, um caso e uma lei, prefila-se a teus olhos um raciocínio que te parece mais convincente do que os outros. Tentas aplicá-lo a todos os casos semelhantes, usá-lo para dele extrair previsões, e descobres que tinhas adivinhado. Mas, até ao fim, nunca saberás quais os predicados a introduzir no teu raciocínio e quais deixar cair. E assim faço eu agora. Alinho uns tantos elementos desconexos e imagino hipóteses. Mas tenho de imaginar muitas, e muitas delas são tão absurdas que me envergonharia de as dizer. (...)"

Fala do Frade Guilherme de Baskerville
ao seu discípulo Adso, em "O Nome da
Rosa" de Umberto Eco.

AGRADECIMENTOS

Ao apresentar esta Tese quero referir a enorme contribuição de um grande número de colegas e amigos. Comecei a trabalhar em etologia de peixes numa época em que pouco se fazia em Portugal, neste campo. Leccionando numa escola de psicologia humana, havia na instituição necessidades bem mais prementes do que equipar um laboratório de ictiologia. Assim, muitos estudantes e colegas trabalharam comigo nas mais difíceis condições. Uma das experiências mais encorajadoras e mais ricas do ponto de vista humano que vivi nestes anos, foi o encontrar de muita gente que, pelo simples gosto da descoberta científica, embarcou nesta aventura comum, da forma mais desinteressada. Honra-me a confiança que em mim depositaram. Satisfaz-me profundamente constatar que mesmo nesta época em que a competição e o cálculo de vantagens tantas vezes dominam as nossas acções, está bem vivo o amor à descoberta e a vontade de compreender a Natureza, que são a alma das ciências biológicas.

Entre as pessoas e as instituições que ajudaram a tornar este trabalho possível e às quais quero exprimir a minha profunda gratidão, destacam-se as seguintes:

- Ao Professor Doutor Luiz Saldanha, orientador deste trabalho na Faculdade de Ciências de Lisboa, que pela confiança em mim depositada, pela sua amizade e constante encorajamento e pela apreciação crítica dos textos, muito contribuiu para o levar a bom termo.

- Ao Professor Doutor António Bracinha Vieira, da Faculdade de Ciências Sociais e Humanas da Universidade Nova de Lisboa, que se dispôs a orientar este trabalho no plano etológico, num país em que esta disciplina está ainda nos seus primeiros passos no plano académico.

- Ao meu velho amigo Dr. Manuel Eduardo dos Santos, do Instituto Superior de Psicologia Aplicada, que com imensa paciência reviu crítica e detalhadamente as provas deste trabalho. Foi também ele que, substituindo-me na actividade docente durante todo um semestre, permitiu que me dedicasse por inteiro à redacção da presente Tese.

- Ao Professor Doutor Eduardo Crespo, da Faculdade de Ciências de Lisboa, e ao Dr. Ricardo Serrão Santos, do Departamento de Oceanografia e pescas da Universidade dos Açores, que muito me ajudaram revendo criticamente os manuscritos.

- Ao Professor Doutor Pedro Rê, da Faculdade de Ciências de Lisboa, e ao professor Doutor Robert Patzner, da Universidade de Salzburg, com os quais tive a oportunidade de estabelecer muitas trocas frutuosas de ideias acerca dos temas abordados neste trabalho.

- Ao Dr. Paulo Gama, do Departamento de Antropologia da Universidade de Coimbra, que além de debater comigo vários problemas biológicos e estatísticos, me facultou um programa que tinha sido concebido para os seus trabalhos e que veio a desempenhar um papel importante na minha análise de dados.

- Ao Professor Doutor Horst Engels, da Universidade de Aveiro, com o qual discuti os problemas estatísticos suscitados pelos presentes dados.

- Aos Drs. Luís Vicente e Octávio Paulo, da Faculdade de Ciências de Lisboa e a Pedro Bento, pelo seu apoio no domínio da informática.

- Ao Conselho Directivo do Instituto Superior de Psicologia Aplicada e Direcção da Cooperativa ISPA-CRL e em especial ao Professor Doutor Frederico Pereira e a Carlos Pratas de Sousa, pelas diversas formas de apoio institucional que tornaram possível a realização deste trabalho, cuja laboração e impressão foi subsidiada pelo I.S.P.A.

- Ao meu amigo Veríssimo Borges, a Manuela Salas, a Alda, ao Dr. Eduardo Barata, da Universidade de Évora e ao Dr. Rui Oliveira, que muito me ajudaram dactilografando textos e colaborando na elaboração de gráficos e tabelas.

- A Maria do Céu Baptista, a Ana Salas e ao Emanuel Gonçalves devo um agradecimento muito especial. Foram eles que, sacrificando um ano inteiro da sua vida, trabalharam directamente comigo na compilação de dados, no respectivo tratamento estatístico, na introdução dos textos no computador, nas múltiplas revisões e correcções e na impressão final do trabalho. Quem não seja cego, dificilmente poderá imaginar até que ponto a feitura deste

trabalho exigiu um apoio constante, incomparavelmente mais exigente do que é habitual imaginar-se numa actividade desta índole. Ler e reler todos os textos em voz alta, relembrar-me listas inteiras de números durante a interpretação dos resultados, são apenas alguns exemplos do apoio que lhes devo. A grande amizade e dedicação com que me acompanharam foram decisivas para a construção de toda a Tese. Maria do Céu Baptista teve, além disso, o importante papel de organizar e coordenar todo o trabalho de edição e com a sua paciência e trabalho metódico ajudou-me decisivamente a dar execução ao conjunto do trabalho.

- Teresa, minha esposa, elaborou algumas figuras. O seu apoio está tão para além dessas colaborações específicas que não sei encontrar as palavras certas para o exprimir aqui. Basta-me declarar de que na vida, antes dos frutos da inteligência e do trabalho, são o afecto e a ternura que dão sentido e valor aos actos grandes e pequenos.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO	1
PARTE I – Definição da problemática e revisão da literatura	9
Nota preliminar	11
Capítulo 1 – O contributo de Darwin	12
Capítulo 2 – Os trabalhos comparativos	13
2.1. Revisão da literatura	13
2.2. Principais conclusões	17
2.2.1. Distribuição filética	17
i) Predominância de famílias sem cuidados parentais	17
ii) Cuidados parentais, quando existentes, predominantemente assegurados pelos machos	18
iii) Distribuição taxonómica heterógenea	18
iv) Existência de transições entre os diferentes tipos de cuidados parentais	19
2.2.2. Distribuição ecológica	24
i) Água doce <i>versus</i> água salgada	24
ii) Habitats costeiros e estuários: substratos duros <i>versus</i> substratos móveis	24
iii) Recifes de coral	25
Capítulo 3 – Categorias de cuidados parentais usadas no presente trabalho	29
3.1. Guarda	30
3.1.1. Particularidades dos ovos	33
3.2. Transporte e incubação oral	34
3.3. Gestação interna	36

3.4. Guarda de larvas	37
3.5. Parasitismo de incubação	38
Capítulo 4 - Hipóteses relativas à evolução dos cuidados parentais dos peixes ósseos	42
4.1. Diferenças de investimento	43
4.1.1. Críticas à hipótese de Trivers (1972)	45
4.1.2. O contributo de Trivers	47
4.2. Os custos da reprodução e a predominância de cuidados paternos nos peixes	48
4.2.1. A hipótese de Sargent e Gross	48
4.3. Sequência temporal da emissão dos gametas	50
4.4. Hipóteses relativas à "certeza de paternidade"	51
4.5. Territorialidade e comportamentos parentais	52
4.6. Taxas de gametogénese	55
4.7. A selecção sexual e a evolução da guarda	58
Capítulo 5 - Balanço crítico e orientações para a presente abordagem	63
5.1. Níveis de análise	65
5.1.1. Análise filogenética	65
5.1.2. Análise económica	66
5.1.3. Análise ecológica	69
5.2. Hipóteses complementares consideradas na presente tese	71
PARTE II - Metodologia e Resultados	77
Objectivos	79

Capítulo 1 – Metodologia	79
1.1. Considerações gerais	79
1.2. Inventariação da distribuição taxonómica dos cuidados parentais	81
1.2.1. Escolha das categorias	82
1.2.2. Desacordo entre fontes	83
1.2.3. Problemas de delimitação do estatuto taxonómico dos diferentes grupos	84
1.2.4. O erro de amostragem	88
1.3. Procedimentos de análise	89
1.3.1. Análise filogenética	89
i) Estratégia da investigação	89
ii) Escolha dos procedimentos	92
iii) Descrição dos procedimentos	95
1. Análise de associações ao nível das famílias	96
A. Análise das associações individuais	96
B. Ponderação relativa das associações	98
C. Análise das matrizes resultantes	101
D. Elaboração de fenogramas	103
E. Utilização de fenogramas	103
F. Elaboração de diagramas de associação	104
G. Testes de significância	105
2. Análise das associações ao nível das ordens	105
3. Rectificação dos diagramas de associações	108
4. Elaboração de diagramas de derivação evolutiva	109
1.3.2. Análise ecológica	110
1.3.3. Cruzamento da análise filogenética e ecológica	113
Capítulo 2 – Resultados	113
2.1. Distribuição dos cuidados parentais	113
2.2. Análise das relações filogenéticas	125

2.2.1. Análise das associações ao nível das famílias	125
i) Análise das associações individuais	125
ii) Ponderação relativa das associações - Método dos desvios normais	137
2.2.2. Análise das associações ao nível das ordens	142
i) Análise de correlações	144
ii) Análise factorial	148
2.2.3. Esquema de relações evolutivas propostas	151
2.3. Análise ecológica	154
2.3.1. Ambientes marinhos <i>versus</i> ambientes de água doce	154
i) Comparação das ocorrências totais de cuidados parentais	154
ii) Comparação das ocorrências das diferentes categorias de cuidados parentais	155
2.3.2. Variação da distribuição dos cuidados parentais com a latitude	169
2.3.3. Relações entre as diferenças latitudinais e entre habitats na distribuição dos cuidados parentais	176
2.4. Cruzamento da análise filogenética e ecológica	188
PARTE III - Discussão	193
Nota introdutória	195
Capítulo 1 - Biologia dos cuidados parentais nos peixes ósseos	195
1.1. A guarda de ovos pelos machos	196
1.1.1. Restrição espacial dos embriões	197
1.1.2. Caracteres etológicos	198
i) Territorialidade dos machos	198
ii) Comportamentos dos machos na corte	198
iii) Papel das fêmeas no acasalamento	201

iv) Organização temporal do ciclo reprodutor	201
v) Comportamento de ambos os sexos durante a desova	203
vi) Interações entre machos e fêmeas no termo de cada desova	204
1.1.3. Sequência temporal da produção e emissão de gâmetas	206
1.1.4. Diversidade dos padrões de organização social em que ocorre a guarda de ovos pelo macho	207
1.1.5. Aspectos económicos e bioenergéticos	210
1.1.6. A assimetria entre os sexos na relação sucesso reprodutor / custos da reprodução	213
1.1.7. Guarda de ovos pelo macho, reservas dos ovos e padrões de ontogenia	214
1.1.8. O valor funcional dos comportamentos de guarda e as suas incidências ecológicas	222
i) Funções imediatas da guarda	222
ii) Estratégias alternativas de oviposição e a sua incidência em diferentes habitats	224
iii) Problemas decorrentes da concentração das posturas	229
iv) A plasticidade ecológica da guarda de ovos pelo macho - Os gobídeos e a reprodução nos estuários -	231
1.1.9. Hipóteses relativas à origem evolutiva da guarda de ovos pelos machos	237
i) A territorialidade dos machos durante a época de reprodução	237
ii) Territorialidade e posturas demersais	240
iii) Hipótese de origem epigâmica dos ninhos e da guarda de ovos pelos machos	241
iv) Modificações nos comportamentos de corte - Os blenídeos e a colonização do litoral rochoso -	246
1.2. A biologia de outras formas de cuidado parental	249
1.2.1. Guarda de larvas pelo macho	249
1.2.2. Participação das fêmeas na guarda de ovos e na guarda de ovos e larvas	253

i) Guarda exclusivamente materna	253
1. Padrões de cuidado	255
2. Características dos ovos	256
3. Aspectos económicos, bioenergéticos e temporais	256
4. Ecologia	259
5. Hipóteses relativas à origem da guarda pela fêmea	260
ii) Guarda biparental	263
1. Caracteres etológicos	263
2. Aspectos bioenergéticos, económicos e temporais e hipóteses relativas à origem da guarda biparental	265

1.2.3. Formas de incubação oral	276
---------------------------------	-----

i) Caracteres etológicos	276
ii) Caracteres dos ovos	277
iii) Incidência ecológica	278
iv) Aspectos bioenergéticos, económicos e temporais e hipóteses relativas à evolução da incubação oral	279

1.2.4. Transporte	281
-------------------	-----

1.2.5. Gestação interna	283
-------------------------	-----

i) Caracteres etológicos	283
ii) Aspectos bioenergéticos, económicos e temporais	284
iii) Incidências ecológicas	285
iv) Hipóteses acerca da origem evolutiva da gestação interna	286

Capítulo 2 - Alguns problemas gerais suscitados pelo presente trabalho	290
--	-----

2.1. Em jeito de balanço	290
--------------------------	-----

2.2. Algumas considerações teóricas	301
-------------------------------------	-----

2.2.1. Os comportamentos parentais e a biologia dos peixes	302
--	-----

2.2.2. Comportamentos e ritmo evolutivo	318
---	-----

2.2.3. Os machos e os cuidados parentais nos peixes ósseos	323
--	-----

Sumário	327
---------	-----

Summary	334
---------	-----

Referências	341
Anexo	367
Tabela 1	369
Tabela 2	371
Tabela 3	375
Tabela 4	375
Tabela 5	376
Tabela 6	376

INTRODUÇÃO

Os peixes ósseos (**Osteichthyes**) constituem a classe mais numerosa de vertebrados. A sua extraordinária diversidade de formas, de especializações fisiológicas e comportamentais, reflecte uma história de múltiplas radiações que os levou a conquistar virtualmente todos os biótopos aquáticos. Das zonas abissais dos oceanos às torrentes de montanha, dos poços dos desertos às fontes termais, do equador às regiões polares, encontramos peixes ósseos. A sua posição nas redes tróficas é igualmente diversa. A par dos consumidores primários e dos detritívoros encontram-se predadores de topo dos ecossistemas aquáticos.

Esta multiplicidade de posições ecológicas e de histórias filogenéticas faz dos peixes ósseos um verdadeiro "laboratório natural", onde podemos testemunhar uma vasta gama de "experiências evolutivas". É assim razoável esperar que os peixes ósseos proporcionem material biológico susceptível de ajudar a clarificar muitas das nossas ideias acerca dos processos de evolução.

O domínio dos fenómenos da reprodução não destoa do padrão geral de diversidade dos caminhos evolutivos ensaiados por estes peixes. A maioria das espécies não tem quaisquer cuidados parentais. As fêmeas produzem óvulos com segmentação meroblástica, geralmente muito pequenos e numerosos. Após fertilização externa os ovos são abandonados pelos progenitores. Depois da eclosão, o desenvolvimento procede tipicamente através de uma sucessão de estágios cuja terminologia tem sido objecto de muitas controvérsias (ver Balon, 1975, 1984). Após um processo comparável a uma metamorfose, a larva converte-se num juvenil, basicamente semelhante a um adulto em miniatura.

A par deste padrão maioritário surgem múltiplas formas distintas de "estilos de reprodução", porventura tão diversas como as que encontramos no conjunto dos restantes vertebrados. Algumas linhagens apresentam fecundação interna e entre estas evoluíram formas de ovoviviparidade e viviparidade avançadas, dando a fêmea à luz juvenis completamente aptos a nadar e a alimentar-se de um modo muito semelhante aos adultos.

Outros peixes "guardam" os ovos (que são geralmente demersais ou adesivos) em estruturas naturais ou em ninhos construídos, cuja complexidade rivaliza, por vezes, com a dos ninhos de muitas aves. Nesta categoria de peixes que "guardam", o sexo do progenitor que se ocupa dos cuidados parentais varia igualmente. Na maioria dos casos, o papel parental cabe ao macho. No entanto noutros, é a fêmea que "guarda" os ovos e ainda noutros estas actividades são realizadas por ambos os sexos.

A fracção do desenvolvimento durante a qual os descendentes são cuidados varia também largamente. A maioria das espécies "guarda" apenas os ovos até à eclosão; no extremo oposto, outras "guardam" os embriões livres, as larvas e até mesmo os juvenis (quanto à terminologia dos estádios de desenvolvimento ver Capítulo 3 da Parte I e Balon (1984)).

Enquanto nas aves e nos mamíferos, alimentar as crias é uma componente fundamental dos cuidados parentais, nos peixes que "guardam" as larvas alimentam-se habitualmente por si mesmas. Na maioria dos casos as larvas alimentam-se de organismos planctónicos que capturam nas imediações do ninho. Algumas espécies apresentam, no entanto, larvas especializadas: detritívoras ou microbentívoras, como é o caso de alguns *Cichlidae*.

Os progenitores que "guardam" podem, em algumas espécies, contribuir activamente para a alimentação das larvas. Entre os ciclídeos, a busca de alimento pelas larvas pode ser ajudada por movimentos dos pais que agitam e levantam o substrato na zona onde o cardume de larvas se alimenta. Nesta e noutras famílias encontram-se, no entanto, formas mais directas de contribuição parental para a alimentação das larvas. Em algumas espécies, com efeito, durante a reprodução, a pele dos adultos torna-se particularmente rica em secreções aparentemente mucóides e as larvas mordiscam o corpo dos pais, alimentando-se dessas secreções.

A emergência de casos isolados de alimentação das larvas através de secreções cutâneas em famílias pouco relacionadas entre si do ponto de vista filogenético (Noakes & Barlow, 1973; Noakes, 1979), sugere que este é um dos muitos exemplos de convergência que podemos encontrar na evolução dos comportamentos parentais nos peixes.

Finalmente, em algumas espécies os ovos têm um grande provimento de vitelo que torna possível a ocorrência de desenvolvimento directo, emergindo um juvenil inteiramente formado no momento da eclosão (por exemplo, em alguns *Gobiidae* (Miller, 1984)).

Há ainda peixes ósseos que cuidam dos ovos "transportando-os" em estruturas do próprio corpo: na cavidade bucal; na cavidade branquial; ou numa variedade de estruturas cutâneas. Os machos de *Syngnathidae* apresentam expansões da pele ventral, que em algumas espécies se encontram unidas formando uma verdadeira bolsa "marsupial". Em alguns *Loricariidae* os ovos aderem à superfície ventral dos adultos, após o que se dá uma proliferação de tecidos cutâneos que acabam por os envolver. No género *Kurtus* (*Kurtidae*), os machos apresentam uma estrutura em forma de gancho, que se projecta da parte superior da cabeça, de onde os ovos, que são providos de longos filamentos, ficam suspensos.

Uma outra alternativa à protecção dos ovos consiste em colocá-los no interior do corpo de outros animais: bivalves - alguns *Cyprinidae*; ascídias - alguns *Aulorhynchidae*; caranguejos - alguns *Cyclopteridae*.

Para além desta extraordinária variedade de formas de relação entre adultos e ovos e respectivos padrões de ontogenia, existe uma diversidade igualmente importante de mecanismos de determinação do sexo e padrões de desenvolvimento sexual. A par de espécies gonocóricas, em que o sexo é geneticamente determinado, ocorrem espécies hermafroditas sequenciais e mesmo algumas hermafroditas simultâneas (Lejeune *et al.*, 1980; Price, 1984; Shapiro, 1984; Sadovy & Shapiro, 1987). Numa mesma família, por exemplo *Pomacentridae*, podem encontrar-se espécies gonocóricas, protândricas e protogínicas.

Neste domínio uma das facetas mais fascinantes da biologia da reprodução nos peixes é a existência de mecanismos de controle social da mudança de sexo em hermafroditas sequenciais (Shapiro, 1984). Tanto em espécies protândricas como em espécies protogínicas, existem casos bem documentados em que o primeiro sexo de um indivíduo se mantém enquanto convive regularmente com um outro parceiro ou parceiros do sexo oposto, mudando rapidamente de sexo (em poucas semanas) se o parceiro do outro sexo é removido ou morre (Fishelson, 1970; Robertson, 1972; Allen, 1975; Fricke & Fricke, 1977).

Noutros casos, os juvenis permanecem aptos a adoptar um ou outro sexo em função das condições ambientais (por exemplo, condições de alimentação, temperatura, etc.) (Yamamoto, 1969).

Finalmente vale a pena referir que, independentemente dos mecanismos de determinação do sexo, há em muitas espécies diferenças profundas nos caracteres sexuais secundários dos machos: enquanto alguns são pequenos e apresentam coloração e comportamentos que os fazem assemelhar-se às fêmeas,

outros defendem activamente territórios de reprodução e apresentam tamanhos e padrões de coloração que os distinguem claramente daquelas (Morris, 1952, 1958; Robertson & Warner, 1978; Warner & Robertson, 1978; Dominey, 1981; Gross, 1982; Dominey, 1984; Gross, 1984; Santos, 1985; ver também Santos & Vicente, 1989). Apesar destas diferenças, os machos pequenos têm testículos férteis que em muitos casos são tão grandes ou mesmo maiores que os dos machos territoriais (Wirtz, 1978; Santos, 1985; Santos & Almada, 1988). Estes machos apresentam comportamentos especializados que lhes permitem actuar como parasitas de fecundação: usam a sua aparência semelhante à das fêmeas, conjuntamente com comportamentos evasivos para evitar os ataques dos machos territoriais. Permanecem assim nas imediações dos territórios, onde penetram em incursões rápidas, quando uma fêmea se encontra em desova.

Alonguei-me na ilustração da diversidade dos processos de reprodução nos peixes ósseos, porque esta diversidade faz deles um terreno de eleição para avaliar muitas das hipóteses que têm surgido em anos recentes, acerca da evolução dos caracteres próprios de cada sexo e das diferentes formas de cuidados parentais.

Confesso que quando leio muitos artigos dedicados a este tema, fico frequentemente com a impressão de que os seus autores elaboraram as hipóteses com base numa visão limitada do que é ser macho ou fêmea, onde muitas vezes transparece claramente, o uso exclusivo de informações colhidas na literatura, relativa às aves e aos mamíferos.

Sou invariavelmente levado a confrontar estas hipóteses com o que se vai conhecendo acerca dos peixes. O resultado é geralmente um reforço da minha convicção de que há um abismo entre a idealização formal do que é ser macho ou fêmea que se usa para fazer cálculos com lápis e papel, e a realidade diversa de situações que a história natural nos oferece.

É claro que a sofisticação formal dos modelos de acção da selecção natural no que toca à evolução dos processos de reprodução, como em muitos outros domínios, corresponde a um avanço teórico. Em vez de conjecturas e explicações intuitivas oferecem-se formulações que têm a vantagem de explicitar as suas premissas e operar a partir delas com base numa lógica rigorosa. Indubitavelmente, os modelos permitem "abrir todo o jogo". O que têm de simplista não está escondido. Antes é claramente assumido, o que é

um contributo precioso para a sua subsequente avaliação crítica. Reconheço também, que é preciso começar de alguma maneira, em vez de nos escudarmos com a "complexidade dos fenómenos naturais" para desistirmos de os tentar explicar. Era preciso começar de algum modo e provavelmente havia que partir de hipóteses simples.

Todas estas razões me levam a considerar com atenção e interesse os esforços para elaborar modelos formais da evolução dos processos reprodutivos. Penso, no entanto, que há que ter sempre presente a necessidade, igualmente imperiosa, de não perder de vista a história natural, tal como a vamos descobrindo. E dos desacordos entre as formulações simples dos modelos e a complexidade dos cenários naturais que há-de resultar o progresso da biologia evolutiva da reprodução. As excepções, os casos não explicados, são factores de progresso científico que nos obrigam a apreciar criticamente as premissas das formulações teóricas, a ter uma visão mais clara dos limites de generalidade de cada hipótese e finalmente a introduzir novas ideias no edifício conceptual.

Nesta perspectiva de diálogo entre o trabalho do naturalista de campo e o do evolucionista de gabinete, uma coisa é claramente inaceitável: um estilo de popularização superficial, em que as hipóteses passam por teorias provadas e se ocultam as restrições à validade dos diferentes modelos, para os apresentar como formulações universais. Uma coisa é partir de hipóteses simples por necessidades da própria investigação, outra bem diferente é cultivar o simplismo como atitude. Infelizmente, tal tem acontecido demasiadas vezes no que toca aos problemas de evolução dos comportamentos reprodutores e outros aspectos dos comportamentos sociais nos animais, com o estilo de abordagem de alguns sociobiólogos.

Nesta perspectiva de confronto entre modelos formais e história natural, parece-me seguro afirmar que, quanto mais diversos forem os grupos taxonómicos considerados mais rica será a elaboração teórica que podemos esperar. Do mesmo modo que as particularidades da biologia reprodutiva dos Himenópteros sociais estimularam fortemente o avanço das ideias relativas à selecção de parentesco (Kinship selection) (Hamilton, 1972), o exame da reprodução nos peixes pode, igualmente, abrir novos horizontes à compreensão da sexualidade e dos comportamentos parentais.

Em anos recentes, os etólogos que trabalham em peixes começaram a preocupar-se seriamente com os problemas da evolução dos modos de reprodução nestes animais, à luz dos desenvolvimentos da teoria da selecção natural. Estes trabalhos têm-se desenvolvido numa multiplicidade de direcções. Os

principais resultados e orientações de pesquisa serão apresentados na Parte I, Capítulos 2 e 4. Diga-se por agora, que muito do trabalho se tem centrado na tentativa de explicar porque razão nos peixes, ao contrário das aves e mamíferos, quando há comportamentos parentais é o macho que mais frequentemente os pratica.

A presente Tese inscreve-se nesta linha de orientação.

Na Parte I procurei fazer o ponto da situação das ideias, direcções de pesquisa e principais resultados neste campo.

Na Parte II apresentar-se-á a metodologia e os resultados obtidos neste trabalho. Toda a investigação será baseada na informação disponível na literatura acerca dos modos de reprodução em diferentes famílias de peixes ósseos. A partir dessa informação foi elaborada uma base de dados que será o ponto de partida para uma análise comparativa que constitui o elemento central deste trabalho. Procurar-se-á responder às seguintes questões:

- Quais as semelhanças e diferenças entre os vários modos de reprodução dos peixes ósseos ?
- Quais as trajectórias mais prováveis que na evolução destes peixes levaram à emergência dos diferentes modos de reprodução; e quais os elos de transição entre eles ?
- Até que ponto é possível identificar na filogenia destes peixes processos recorrentes que correspondam a outras tantas origens distintas de novos modos de reprodução ?
- Quais os contextos ecológicos prováveis em que ocorreram as transições entre modos de reprodução ?
- Quais as propriedades de radiação evolutiva que cada modo de reprodução tornou possível às linhagens em que ocorre ?

Trata-se de cruzar a informação respeitante à história provável das transições entre modos de reprodução no decurso da filogenia, com a informação respeitante às condições ecológicas em que essas transições ocorreram com

maior frequência e de avaliar o papel dos processos de reprodução como factores na colonização de novos habitats.

Finalmente na Parte III exporei as propostas de interpretação filogenética e ecológica que emergiram dos resultados obtidos e discutirei alguns problemas gerais suscitados ao longo das secções anteriores. Em particular, três questões surgiram na realização deste trabalho que gostaria de colocar em debate:

- A primeira refere-se ao papel dos caracteres etológicos nos processos evolutivos;
- A segunda refere-se à significação das discontinuidades e das mudanças radicais em relação às mudanças graduais;
- A terceira refere-se às ideias actualmente em discussão acerca do papel da selecção sexual e dos padrões de história vital na evolução dos modos de reprodução. Em particular creio poder mostrar que a dicotomia estratégias *r* *versus* estratégias *K*, é claramente inadequada para caracterizar os padrões de história vital no caso dos peixes.

IPARTE II

Definição da problemática e revisão da literatura

NOTA PRELIMINAR

Nesta primeira parte tentarei fazer o balanço dos conhecimentos actualmente existentes, acerca das formas de cuidados parentais, nos peixes ósseos. Serão revistos os trabalhos mais importantes de ordem geral realizados neste domínio e as hipóteses que têm vindo a ser propostas para explicar a evolução dos cuidados parentais.

A revisão da literatura foi organizada seguindo uma orientação que, embora não seja rigorosamente cronológica, procura preservar o essencial da história das ideias neste campo. Não foi adoptada uma sequência rigorosamente cronológica, porque pareceu preferível apresentar em capítulos diferentes os resultados das comparações entre espécies por um lado e, por outro, as hipóteses evolutivas.

No Capítulo 1 refere-se o contributo de Darwin para a primeira formulação dos problemas, já que foi ele que claramente chamou a atenção para o facto de, nos peixes, os cuidados parentais serem mais comumente praticados pelos machos e mostrou que o cuidado com a descendência não é um traço universalmente feminino nos animais.

No Capítulo 2 serão apresentados os principais trabalhos modernos de compilação e comparação das modalidades de cuidados parentais conhecidos nos peixes, já que é desta base factual que qualquer tentativa de interpretação evolutiva terá que lançar mão. Procurei ainda resumir as principais conclusões dos trabalhos de comparação até agora efectuados.

O Capítulo 3 é essencialmente descritivo. Nele procurei traçar um quadro que proporcione informação concreta sobre os principais modos pelos quais os cuidados parentais se realizam nos peixes ósseos. Esta base descritiva será usada para fundamentar a definição operacional das categorias de classificação dos cuidados parentais adoptadas na presente tese.

No Capítulo 4 serão apresentados e discutidos os principais modelos evolutivos.

Finalmente no Capítulo 5 será apresentado o meu próprio balanço crítico do conjunto dos problemas abordados e serão expostas as hipóteses e linhas de orientação subjacentes ao presente trabalho.

CAPÍTULO 1 - O CONTRIBUTO DE DARWIN

Como em tantos outros domínios da zoologia e da botânica, também no tocante às particularidades da reprodução nos peixes, o nome de Darwin ocupa um lugar de relevo no plano histórico. Aliás a sua capacidade para unir a reflexão teórica com uma imensa cultura de naturalista interessado em todas as manifestações da vida, constitui um dos traços mais notáveis da obra de Darwin e contribui certamente em muito para o vigor e a profundidade da sua concepção da evolução.

Ao discutir as diferenças entre os sexos e as ideias relativas à selecção sexual, Darwin (1874) chamava a atenção para o facto de nos peixes o papel parental ser normalmente assegurado pelo macho. Uma vez que nas espécies de peixes em que o macho cuida das crias é frequente encontrar-se acentuado dimorfismo entre os sexos e "ornamentação masculina", Darwin concluía que a selecção sexual não releva do papel de cada sexo nos cuidados com a descendência, mas de algo mais fundamental, inerente à natureza da reprodução sexual.

Estas considerações de Darwin continham implicações de alcance profundo que, como procurarei mostrar no Capítulo 4, foram largamente ignoradas pela maioria dos autores modernos que elaboraram hipóteses acerca da evolução dos cuidados parentais. Em primeiro lugar, as considerações de Darwin ajudaram a romper com um preconceito fortemente enraizado na nossa cultura: a ideia de que cuidar dos filhos é próprio da fêmea. Ao contestar a generalidade desta regra no mundo animal, Darwin deslocava a discussão das diferenças entre os sexos para outro plano, em que o papel parental já não era tomado como um dado *a priori*. Abria assim, ao mesmo tempo, um novo terreno à biologia evolutiva:

-> Como e porquê, em certos grupos animais evoluíram comportamentos e outras formas de cuidados com a descendência assegurados pelas fêmeas, enquanto noutros são os machos que realizam a maior parte dos cuidados parentais?

Esta questão viria a ocupar um papel de destaque na moderna biologia evolutiva dos comportamentos. No entanto, só a partir da década de 70 do nosso século, cerca de cem anos após a publicação da obra pioneira de Darwin, começaram a surgir as primeiras tentativas de abordar formalmente o problema a luz da teoria da selecção natural.

CAPÍTULO 2 - OS TRABALHOS COMPARATIVOS

2.1. REVISÃO DA LITERATURA

Com a constituição da etologia como disciplina biológica estruturada, especialmente a partir dos anos 30 (Thorpe, 1979), e o interesse crescente pela ecologia e pelo trabalho de campo entre os zoólogos, os conhecimentos sobre os comportamentos reprodutores dos peixes, como de tantos outros animais, começaram a alargar-se a um ritmo sem precedentes. Tornou-se assim possível acumular uma enorme quantidade de informação rigorosa acerca dos modos de reprodução nestes animais.

Esta multiplicação de informações dispersas exigia um grande esforço de compilação, sem o qual qualquer visão de conjunto ou trabalho comparativo seriam impossíveis.

Numa obra monumental, Breder & Rosen (1966) compilaram exaustivamente a informação disponível sobre os modos de reprodução nas famílias de peixes até então estudadas. Esta compilação tem sido a fonte de informação básica de que partiram quase todos os trabalhos comparativos recentes nesta área. Blumer (1979, 1982) retomou o esforço de compilação de Breder & Rosen (1966) e actualizou as listas de famílias, em que se conhecem cuidados parentais, com dados obtidos depois de 1966. Em particular no seu trabalho de 1982, este autor organizou a informação por tipos de cuidado parental, sexo do progenitor ou progenitores que fornecem os cuidados e em função do habitat em que a reprodução tem lugar, mantendo a família como unidade taxonómica de base. Esta organização cruzada, torna este trabalho uma fonte da maior valia em qualquer esforço global de comparação dos modos de reprodução nos peixes ósseos.

Baylis (1981) procedeu independentemente a uma revisão de âmbito global, mantendo também a família como unidade taxonómica. Tanto Baylis (1981) como Blumer (1979, 1982) reviram criticamente algumas fontes primárias antigas e duvidosas, que tinham sido utilizadas por Breder & Rosen (1966). São por isso, fontes de informação mais seguras e actualizadas.

Entretanto, vários autores realizaram trabalhos de revisão de âmbito mais restrito: uns centrados sobre os peixes de habitats particulares; outros centrados em grupos taxonómicos restritos; e finalmente outros sobre aspectos específicos da reprodução nos peixes.

Qasim (1956a) procedeu à comparação da estrutura dos ovários em peixes da fauna marinha das Ilhas Britânicas, que diferem nas suas afinidades zoogeográficas. Concluiu que é possível distinguir dois grupos de espécies: as "espécies do Norte", que realizam uma só postura por ano e em que os ovários apresentam uma única classe de oócitos maduros; e as "espécies do Sul", em que a época de reprodução é longa e durante a qual cada fêmea realiza posturas sucessivas. Neste grupo, o ovário maduro apresenta uma distribuição multimodal de oócitos em estádios sucessivos de maturação, que irão originar as diferentes posturas dessa estação.

A par com estas diferenças na estrutura do ovário e no número de posturas, os peixes do Norte e do Sul, diferem igualmente na época de reprodução: invernal nas formas do Norte; e estendendo-se pela Primavera e Verão nas formas do Sul.

Finalmente, e é este o ponto que mais importa para o presente trabalho, enquanto nos peixes do Sul os comportamentos parentais, quando existem, cabem normalmente ao macho, nas espécies do Norte ocorre uma distribuição mais equilibrada dos cuidados parentais entre os sexos. Espécies com comportamento parental do macho, da fêmea, de ambos os sexos ou de um deles indiferentemente, encontram-se com proporções mais próximas entre si, nas formas do Norte.

Alonguei-me na referência a este trabalho porque, tendo sido elaborado nos anos 50, muito antes do florescimento das hipóteses modernas acerca da evolução dos cuidados parentais, contém resultados e conceitos que ainda hoje se revestem da maior actualidade.

Gibson (1969, 1982) reviu a literatura relativa aos peixes litorais.

Barlow (1981) e Thresher (1984) procederam a revisões de ordem semelhante relativas aos recifes de coral.

Sterba (1967) reuniu informações relativas a muitos peixes de água doce.

Outros autores reviram a biologia da reprodução em grupos taxonómicos particulares: Fryer & Iles (1972) - ciclídeos africanos; Barlow (1974) - ciclídeos centro-americanos e acanturídeos; Miller (1984) - gobióides; Patzner (1988) - blenióides; etc.

Barlow (1984) reviu a literatura relativa a monogamia nos peixes.

Keenleyside (1979) compilou informações de grande interesse acerca dos detalhes dos comportamentos reprodutores, tanto no processo de acasalamento como nos cuidados parentais nos peixes, embora sem carácter de revisão exhaustiva.

Finalmente um contributo importante, conquanto ainda hoje controverso, corresponde aos trabalhos de Balon (1975, 1984).

Este autor propôs uma classificação dos modos de reprodução dos peixes em "guildas", com base em critérios ecológicos. A sua classificação difere expressamente do que ele designa por "classificação lineana", o que a distingue claramente dos trabalhos anteriores. Para este autor, os diversos modos de reprodução dos peixes estão condicionados por duas exigências fundamentais: assegurar a protecção da descendência contra os predadores; e satisfazer as necessidades de oxigénio dos ovos e das larvas, o que constitui um problema em muitos ambientes aquáticos.

Para Balon seria possível organizar uma classificação ecológica dos modos de reprodução dos peixes em função do ambiente em que se processa o desenvolvimento (para uma apresentação completa do sistema ver Balon (1975, 1984)). Deste modo, será possível falar de uma "guilda" de fitófilos (que desovam em plantas), outra de litófilos (que desovam em substrato rochoso), outra de pelagófilos (que lançam os zigotos em água livre), etc.

Embriologista eminente, este autor introduz a organização das primeiras fases da ontogenia, como um dos elementos essenciais do seu sistema de classificação. Ao mesmo tempo chama a atenção para o carácter adaptativo das estruturas e outros caracteres de ovos, embriões e larvas. Assim por exemplo, ovos colocados em ambientes pobres em oxigénio terão necessidade de um vitelo relativamente grande, sobre o qual seja possível ao embrião desenvolver uma rede vasta de capilares temporários, que assegurem uma superfície máxima de trocas gasosas. Estes ovos serão também muito ricos em carotenóides, já que estes pigmentos parecem constituir uma reserva metabólica de oxigénio intracelular.

Do mesmo modo, haverá igualmente entre as várias "guildas", variações heterocrónicas, *sensu* Gould (1977), na taxa relativa dos diferentes processos de desenvolvimento, nomeadamente quanto ao início da alimentação exógena,

quanto à cronologia do desenvolvimento e importância relativa dos órgãos respiratórios temporários dos embriões, etc.

A sua rejeição ostensiva das classificações taxonômicas, exprime no fundo a ideia de que cada "guilda" ecológica reflecte a possibilidade de evolução convergente de complexos de traços, tanto nos processos epigenéticos como nos comportamentos dos adultos, em função das condições de reprodução.

Estes trabalhos têm o mérito de introduzir decididamente a ontogenia como uma dimensão importante na análise dos modos de reprodução, em vez de se concentrar apenas sobre os adultos.

Em trabalhos mais específicos, por exemplo Balon (1977, 1980) e McElman & Balon (1980), foram descritos com grande minúcia os padrões de estrutura dos ovos e os processos de desenvolvimento numa variedade de espécies que se reproduzem em diversos habitats.

Embora os trabalhos de Balon sejam indiscutivelmente estimulantes e tenham introduzido um novo rigor na análise comparada dos processos ontogenéticos nos peixes, parece-me arriscado adoptar as suas "guildas" como um sistema de classificação geral. Por um lado, porque os complexos de traços que postula como sendo característicos de cada "guilda" teriam que ser confirmados para todas as espécies que inclui, e faltam claramente dados com detalhe suficiente para validar a generalidade da sua tipologia. Por outro lado, no plano conceptual, parece-me incerto que se possa admitir sem mais, uma tal possibilidade de múltiplas convergências, ignorando a história filogenética de cada grupo.

Seja como for, a sua tentativa é rica de sugestões interessantes e, como já sublinhei, obriga-nos a tomar a sério os traços de ontogenia de ovos, embriões e larvas, como elementos essenciais para a interpretação dos vários modos de reprodução.

2.2. PRINCIPAIS CONCLUSÕES

Na secção anterior, referi os trabalhos comparativos que se afiguram mais importantes para o estudo da evolução dos comportamentos parentais nos peixes ósseos. Procurarei agora expor os principais resultados que emergem do conjunto desses trabalhos.

2.2.1. Distribuição filética

No que se refere à distribuição filética estes resultados podem resumir-se nos seguintes pontos: predominância de famílias sem cuidados parentais; cuidados parentais, quando existentes, predominantemente assegurados pelos machos; distribuição taxonómica heterógenea e existência de transições entre os diferentes tipos de cuidados parentais.

1) PREDOMINÂNCIA DE FAMÍLIAS SEM CUIDADOS PARENTAIS

Na maioria das famílias em que o modo de reprodução é conhecido, após fertilização externa, os ovos são abandonados sem quaisquer cuidados subsequentes. Baylis (1981) reviu 217 famílias. Destas, obteve dados sobre etologia da reprodução para 198 e encontrou 69% em que não se encontra uma única espécie com cuidados parentais, contra 31% de famílias com cuidados parentais. Blumer (1982) na sua revisão da literatura encontrou 21% de famílias com cuidados parentais, no conjunto das 422 revistas. Embora esta percentagem seja mais baixa, há que ter em conta, no entanto, que o conjunto de famílias revistas por Blumer (1982), corresponde à totalidade das famílias reconhecidas na classificação dos peixes ósseos usada. Inclui portanto, muitas famílias cuja etologia é desconhecida, entre as quais poderão encontrar-se algumas com cuidados parentais. (A delimitação das famílias usada por Baylis (1981) e Blumer (1982) segue a classificação de Greenwood et al. (1966)).

ii) CUIDADOS PARENTAIS, QUANDO EXISTENTES, PREDOMINANTEMENTE ASSEGURADOS PELOS MACHOS

Seguindo a mesma base taxonômica, Blumer (1982) encontrou cuidados parentais em 89 famílias. Destas, os cuidados parentais são assegurados apenas pelo macho em 40.4% e pelos dois sexos em 11.2%. As fêmeas apresentam cuidados uniparentais exclusivos em 18% das famílias. As restantes famílias correspondem a casos em que o sexo que cuida é desconhecido, ou a famílias em que os cuidados são dispensados por sexos diferentes em espécies distintas. Ainda segundo os dados do mesmo autor, a percentagem de famílias em que o macho tem cuidados parentais sozinho ou em conjunto com a fêmea é de 74.2%, enquanto as fêmeas participam em cuidados parentais sozinhas ou em conjunto com os machos em 51.7% dos casos. (A soma destas percentagens é superior a 100%, dado que em várias famílias coexistem espécies com cuidados dispensados por um sexo, outras pelo outro e outras por ambos).

A revisão de Baylis (1981) conduz a conclusões semelhantes.

Os resultados de ambos os autores mostram claramente uma predominância de cuidados parentais masculinos nos peixes ósseos. Confirma-se assim aquilo que Darwin tinha concluído um século antes.

Na Parte II serão apresentados os resultados da minha própria revisão.

iii) DISTRIBUIÇÃO TAXONÔMICA HETEROGÊNEA

Quando se considera a posição taxonômica das famílias com cuidados parentais, verifica-se que elas se encontram distribuídas muito heterogeneamente pelas unidades taxonômicas suprafamiliais.

Em quase todas as superordens existem famílias com cuidados parentais, a par de ordens inteiras sem um único caso conhecido de cuidados parentais.

No interior da mesma família podem existir espécies que cuidam da descendência ao lado de outras sem quaisquer cuidados.

Finalmente, uma mesma família pode conter espécies com diferentes formas de cuidados parentais (para uma classificação dos diferentes tipos de cuidados parentais, ver o capítulo seguinte). Por exemplo, os ciclídeos apresentam espécies com "guarda" biparental, "guarda" materna, incubação oral paterna, incubação oral biparental e incubação oral materna (Ridley, 1978; Keenleyside, 1979; Blumer, 1982).

Estes resultados apontam claramente para a existência provável de evolução recorrente de cuidados parentais, em linhagens distintas de peixes. Apontam igualmente, para a necessidade de se proceder a uma análise das modalidades de transição prováveis entre diferentes tipos de cuidados parentais, o que será tentado na Parte II - Capítulo 2.

iv) EXISTÊNCIA DE TRANSIÇÕES ENTRE OS DIFERENTES TIPOS DE CUIDADOS PARENTAIS

Barlow (1974), Keenleyside (1979) e Baylis (1981) são unânimes em considerar que nos ciclídeos (a família mais bem estudada de entre as que apresentam mais do que um tipo de cuidados), a condição primitiva é a "guarda" biparental de ovos incubados no substrato. Desta evoluíram, por um lado, a "guarda" exclusivamente materna e, por outro, as diferentes formas de incubação oral. Um ponto de vista semelhante foi apresentado por Gross & Sargent (1985) que consideram, à luz da sua hipótese (ver Capítulo 4 desta parte), a seguinte sequência evolutiva como constituindo um padrão de transições provavelmente recorrente em várias linhagens de peixes:

- "Guarda" exclusiva pelo macho;
- Associação da fêmea à "guarda" em condições de forte pressão de predadores de ovos e/ou competição muito severa para os locais de nidificação;
- Divisão do trabalho entre os parceiros, com a fêmea mais ligada ao cuidado directo da descendência e o macho mais ligado à defesa do território;
- Finalmente, "guarda" uniparental por parte da fêmea, em circunstâncias em que esta atingiu um grau de eficiência que lhe permite cuidar dos descendentes sozinha, enquanto o macho, movendo-se num território mais vasto, se dedica a novos acasalamentos.

No que se refere à origem da incubação oral nos ciclídeos, vários autores, entre os quais Baerends & Baerends-van Roon (1950), Fryer & Iles (1972), Balon (1977), Keenleyside (1979) e Baylis (1981), concordam em que ela se originou independentemente em várias linhagens desta família, a partir de formas primitivas com "guarda" biparental. Os ciclídeos com "guarda" biparental manipulam frequentemente com a boca ovos e larvas. A manipulação oral é realizada numa variedade de contextos: remoção de ovos mortos; transporte de embriões livres de uma cavidade para outra e recolha de larvas em situações de perigo (Baerends & Baerends-van Roon, 1950). Na Natureza, os ciclídeos com "guarda" biparental estão sujeitos a tentativas muito frequentes de predação de ovos, embriões livres e larvas, que podem atingir valores de várias intrusões por minuto (McKaye, 1984). É portanto concebível uma situação em que uma pressão de predação muito intensa sobre a descendência e/ou uma grande escassez de locais de nidificação, tenham favorecido um aumento drástico do "transporte" de ovos ou larvas na boca. Este, em última instância, teria levado à retenção oral dos ovos desde a fertilização, emancipando-se os peixes da necessidade de um substrato de incubação.

Os embriões livres das espécies de ciclídeos com "guarda" biparental apresentam, na cabeça, um conjunto de glândulas que segregam um material que lhes permite aderir a pequenas pedras ou a outras partículas de substrato. É interessante notar que, nas espécies com incubação oral, apesar da forma equivalente a este estágio de desenvolvimento ocorrer na boca de um dos progenitores, os rudimentos das glândulas de adesão são ainda reconhecíveis. Esta constatação parece constituir evidência substancial a favor de uma origem da "incubação oral" a partir de "guarda" no substrato.

Baylis (1981) propôs um esquema algo semelhante para a origem da incubação sobre a superfície ventral, pelos machos de singnatídeos. Estes transportam os ovos ligados à pele ventral, apresentando alguns géneros, como *Syngnathus* e especialmente *Hippocampus* uma "bolsa marsupial", no interior da qual os ovos se desenvolvem. Na classificação de Greenwood *et al.* (1966) os *Syngnathidae* eram incluídos com os *Gasterosteidae* e os *Aulorhynchidae*, entre outras famílias, na mesma ordem: Gasterosteiformes. Tanto nos gasterosteídeos como nos aulorrinquídeos o macho "guarda" sozinho os ovos, após a construção de um ninho, por vezes de estrutura muito elaborada, onde incorpora uma variedade de materiais que são essencialmente fragmentos de plantas. Os fragmentos vegetais são ligados entre si por uma "cola" segregada pelos rins do macho. De acordo com Baylis (1981), o "transporte" ventral poderia ter surgido numa forma ancestral da linhagem dos singnatídeos, que

também produzia "cola" utilizada já não para ligar os fragmentos vegetais, mas para colar os ovos ao próprio corpo, que substituiria o substrato de incubação. Por outras palavras, também neste caso o "transporte" seria derivado de uma condição primitiva de "guarda".

Segundo Baylis (1981), a selecção natural deve favorecer a evolução do "transporte" a partir da "guarda", tanto nas condições de predação intensa ou de escassez de locais de nidificação já referidas, como em situações em que haja forte instabilidade temporal das condições físicas e químicas do meio, como na zona entre marés e em pequenas massas de água doce sujeitas a flutuações imprevisíveis do nível da água, da temperatura, etc. O "transporte" permite ao adulto emancipar-se de um local de incubação e deslocar-se, levando consigo os ovos para águas mais favoráveis.

Nestes casos, e ainda segundo o mesmo autor, o sexo que transporta os ovos será com maior probabilidade aquele que já anteriormente os "guardava".

Para terminar esta revisão relativa às transições e relações filéticas entre as diferentes formas de cuidados parentais, é importante referir o trabalho de Gebhardt (1987). Neste curto artigo o autor chama a atenção para a necessidade de tratar cada unidade taxonómica suprafamiliar como um caso a estudar individualmente. Ilustra este ponto a propósito da análise da distribuição taxonómica dos cuidados parentais em três ordens: Salmoniformes, Scorpaeniformes e Perciformes.

É um facto estabelecido que a "guarda" é mais frequente em famílias que se reproduzem em água doce, do que naquelas que se reproduzem no mar (Baylis, 1981) (ver ponto seguinte neste capítulo).

Gebhardt (1987) mostrou que tratando separadamente cada uma destas três ordens, as diferenças entre as percentagens de famílias com e sem "guarda" de cada uma delas, respectivamente na água doce e no mar, não são significativamente diferentes.

Este ponto é especialmente importante, porque alerta para a necessidade de considerar com cuidado possíveis efeitos de afinidade filética nos grupos a comparar, que podem distorcer fortemente os resultados de qualquer trabalho deste tipo.

Numa comparação ecológica, podem encontrar-se valores contrastantes na distribuição de um carácter, entre grupos de organismos que vivem em habitats igualmente contrastantes. Estas diferenças podem eventualmente exprimir pressões distintas exercidas pelos ambientes diferentes sobre os organismos que os habitam.

No entanto, se houver fortes afinidades filéticas entre as unidades taxonómicas que servem de base à comparação, pode facilmente acontecer, que a concentração de um dado traço num dado biótopo nada tenha a ver com as exigências impostas pelo ambiente relativamente a esse traço específico. Pode simplesmente tratar-se da contagem repetida de unidades taxonómicas que apresentam semelhanças num carácter, que resultam apenas das suas afinidades filogenéticas.

Assim por exemplo, os peixes da superordem Ostariophysi, que constituem uma componente fundamental das faunas dulçaquícolas primárias, são um grupo com grande número de famílias com cuidados parentais. Dado que também são um grupo especialmente diverso e numeroso nas águas doces, a alta incidência de cuidados parentais pode exprimir simplesmente o facto de se estar a trabalhar com um grande número de famílias deste grupo neste habitat.

Os cuidados parentais podem não ter significado especial como elementos de adaptação à água doce. A sua alta incidência, nesta superordem, pode estar relacionada com qualquer outra característica geralmente partilhada pelas famílias que a integram, que contribua para uma elevada probabilidade de evolução deste traço.

Para uma discussão mais detalhada da importância metodológica de uma escolha adequada das unidades taxonómicas em trabalhos comparativos em ecologia comportamental ver Krebs & Davies (1981).

A revisão da escassa literatura existente acerca das relações filéticas na evolução de diferentes formas de cuidados parentais, parece justificar as seguintes considerações:

- Não existe uma análise exaustiva do problema, o que é especialmente grave já que a taxonomia dos peixes tem experimentado progressos importantes nos últimos anos;
- Todos os autores consideram que a "guarda" de ovos no substrato pelo macho, desempenhou um papel de "elemento-chave" na evolução da maioria das outras formas de cuidados parentais (Barlow, 1974; Blumer, 1979; Keenleyside, 1979; Baylis, 1981; Gross & Sargent, 1985). Por esta razão, a primeira tarefa a realizar num trabalho dedicado à evolução dos comportamentos parentais nos peixes

ósseos, deverá consistir na análise, o mais exaustiva possível, da sua distribuição taxonómica. Esta análise deverá permitir a identificação dos padrões de transição mais significativos entre eles. Será este o objectivo central da Parte II desta Tese.

Encontra-se na literatura uma única tentativa de realização de uma análise filogenética global das transições entre diferentes tipos de cuidados parentais nos peixes ósseos, Gittleman (1981).

Este autor identificou, com base na literatura, os géneros e famílias em que ocorrem transições e procurou, através da aplicação de critérios analíticos correntemente empregues na interpretação de sequências de fósseis e outros dados históricos, detectar o sentido provável das transições.

Concluiu que a sequência mais provável de transições deve ter sido a seguinte: ausência de cuidados -> cuidados masculinos -> cuidados biparentais -> cuidados femininos.

A presente Tese retoma esta linha de investigação procurando colocá-la em novas bases metodológicas.

Gittleman (1981) utilizou unidades taxonómicas de base de nível variável (famílias e géneros), procurando a unidade de nível mais baixo em que podia identificar uma transição. Por outro lado, não diferenciou dentro dos cuidados por um dado sexo, os diferentes modos de comportamento que lhes correspondem.

A presente Tese diferencia-se do trabalho acima referido fundamentalmente nos seguintes pontos:

- recurso a uma taxonomia mais actualizada dos peixes ósseos;
- utilização de unidades taxonómicas de nível uniforme para toda a análise (famílias e ordens);
- diferenciação etológica das diferentes formas de cuidado;
- busca de procedimentos quantitativos susceptíveis de filtrar, na medida do possível, meras coincidências aleatórias e efeitos de amostragem;
- cruzamento da análise filogenética com a análise respeitante à distribuição ecológica dos diferentes modos de reprodução.

2.2.2. Distribuição ecológica

Ao enumerar os principais trabalhos comparativos até agora realizados foi já referido que muitos deles se debruçam sobre diferenças na distribuição de cuidados parentais entre habitats (secção 2.1.). Procurarei agora sistematizar os principais resultados destes estudos.

1) ÁGUA DOCE *VERSUS* ÁGUA SALGADA

O conjunto dos trabalhos mostra claramente que a distribuição dos padrões de cuidados parentais não é uniforme nos ambientes até agora comparados.

Já foi referido o estabelecimento por Qasim (1956a) (no que se refere aos peixes marinhos costeiros), da distinção entre peixes do Norte e peixes do Sul (ver secção 2.1. deste capítulo). Foi igualmente referido o facto de, a proporção de famílias com cuidados parentais e reprodução em água doce, ser mais elevada do que em ambientes marinhos (ver subsecção 2.2.1.). Baylis (1981) mostrou que 64% das famílias cujo comportamento reprodutor é conhecido e que se reproduzem em água doce, apresentam cuidados parentais, contra apenas 16% das famílias igualmente estudadas e que se reproduzem no mar.

11) HABITATS COSTEIROS E ESTUÁRIOS: SUBSTRATOS DUROS *VERSUS* SUBSTRATOS MÓVEIS

Baylis (1981) trata separadamente os habitats costeiros e estuarinos dos restantes biótopos marinhos. Aqui as frequências de "guarda" e "transporte" são elevadas, aproximando-se mais dos valores encontrados na água doce do que dos que se referem ao mar aberto.

Blumer (1982) reviu independentemente a literatura e apresenta no essencial resultados semelhantes aos de Baylis (1981).

Gibson (1969, 1982, 1986) reviu a biologia e o comportamento dos peixes litorais. Do conjunto destes trabalhos resulta clara a conclusão de que, as espécies residentes nos habitats rochosos na zona entre marés, apresentam quase sempre "guarda" de ovos. O sexo do peixe que "guarda" varia de acordo com o padrão latitudinal, já referido. São extremamente excepcionais os casos

de espécies residentes nestes habitats e que produzem ovos planctônicos. Existem, no entanto, alguns casos de espécies que produzem ovos demersais sem "guarda" subsequente. Nestes casos, os ovos são normalmente colocados em substratos algais, sobre as próprias rochas ou frequentemente sob a protecção de um tufo de macroalgas, que aparentemente contribui para diminuir os efeitos da exposição ao ar, aquecimento excessivo durante a emersão, etc.

Em resumo, as espécies de habitats rochosos da zona entre marés tendem a: na maioria dos casos, produzir ovos demersais guardados; mais raramente, produzir ovos demersais não guardados; muito raramente, produzir ovos planctônicos, lançados nesses biótopos.

Espécies como *Gaidropsarus mediterraneus* (**Gadidae**) ou *Ciliata mustela* (**Gadidae**) que podem passar grande parte do seu período de crescimento, no litoral rochoso ou nas suas imediações, produzem ovos planctônicos, mas desovam longe da costa não sendo portanto, verdadeiros residentes (Russel, 1976; Svetovidov, 1986).

A situação difere muito da descrita atrás, quando se consideram os habitats litorais com substrato móvel, como as praias, os sapais e, em geral, as zonas marginais dos estuários. As espécies que se alimentam nessas zonas na maré alta, ou migram com a vazante, ou se enterram profundamente no substrato quando este fica emerso. São raros os casos de guarda nestes peixes (Gibson, 1969, 1982; Dando, 1984; Potts, 1984).

A discussão das características da biologia da reprodução dos peixes nos estuários será desenvolvida no Capítulo 1 (secção 1.1.) da Parte III.

iii) RECIFES DE CORAL

Os recifes de coral têm sido talvez os habitats mais estudados, em termos ecológicos e etológicos, no conjunto dos ambientes marinhos. Apesar da grande diversidade de famílias de peixes ósseos que os colonizam, dois modos de reprodução dominam o conjunto: a "guarda" e a emissão de ovos planctônicos (Barlow, 1981; Thresher, 1984). Ambos os autores que reviram os modos de reprodução nos peixes dos recifes concluíram independentemente que, nestes habitats, se observa tendencialmente a seguinte relação: famílias em que a média do comprimento das espécies é menor que 20 cm, tendem a "guardar" ovos demersais; famílias em que o comprimento médio é superior, tendem a emitir

ovos planctónicos.

Este ponto, que assume grande significado para a compreensão dos determinantes das histórias vitais nos peixes marinhos, será retomado em detalhe no Capítulo 2 (subsecção 2.2.1.) da Parte III.

Na secção anterior (2.2.2.) foram revistos alguns aspectos dos estudos ecológicos relativos aos modos de reprodução, que parecem mais relevantes para o tema do presente trabalho. Foi dada ênfase especial aos resultados que se referem à distribuição dos modos de reprodução de peixes que vivem em diversos habitats contrastantes. Durante toda a exposição, um problema central foi deixado temporariamente de lado:

Qual a natureza da relação entre as diferenças nos modos de reprodução e as diferenças entre os ambientes comparados?

O facto de se encontrarem relações consistentes entre certos traços do modo de reprodução e determinadas características do meio, pode resultar de processos evolutivos de naturezas distintas.

Um dado conjunto de circunstâncias ambientais, pode ter favorecido modificações evolutivas nas espécies que habitam um dado biótopo e que aumentam a "aptidão" dos organismos. Neste caso, a origem dos novos traços teve lugar no ambiente em questão e contribuiu para aumentar o sucesso dos seus portadores. Só nestas circunstâncias parece justificado falar-se de **adaptação** e supor que a selecção natural desempenhou um papel central.

Alternativamente, um dado traço pode ter-se originado noutras condições ambientais, contribuindo ulteriormente para favorecer a colonização de um outro ambiente. Neste caso, estar-se-á em presença de uma **pré-adaptação** (para uma discussão do conceito ver Sacarrão, 1970, 1986a).

A ocorrência de pré-adaptações corresponde à situação em que um dado traço, que evoluiu num ambiente diferente, se revela útil na colonização do novo habitat, por conferir vantagens aos seus portadores, diferentes das que estiveram na base da sua origem. Em termos metafóricos pode traçar-se um paralelo com a história de um artefacto que foi construído para uma função, descobrindo-se mais tarde que podia também ser usado para outros fins.

Uma situação diferente, corresponde ao que proponho designar por **"filtragem ambiental"**. Neste caso, um traço originado num ambiente continua a exercer a sua função primitiva após a colonização de um novo habitat. O novo ambiente não põe problemas especiais aos organismos portadores do traço em causa embora exclua organismos que apresentam caracteres alternativos. A predominância de um modo de reprodução reflecte, neste caso, apenas o facto de que o modo de reprodução **pode** continuar a ser posto em prática nas novas condições enquanto outros modos de reprodução são inviáveis.

Por exemplo, no caso concreto do litoral rochoso, pode supôr-se que os peixes que "guardam" ovos continuam a encontrar as condições necessárias à sua reprodução, o mesmo não acontecendo para as espécies com ovos planctónicos.

Um elemento indicativo de **"filtragem ambiental"** para um dado ambiente, por comparação a outro, é a ocorrência de uma acentuada baixa da diversidade, associada com uma continuidade elevada nos traços dos organismos capazes de viver nos dois ambientes.

A predominância de um dado traço (por exemplo, de um certo modo de reprodução) num determinado ambiente, não corresponde necessariamente a uma vantagem específica para a vida nessas condições. Pode acontecer simplesmente, que o habitat considerado, forneça um grande número de oportunidades para a efectivação de um modo de reprodução, sem trazer vantagens especiais por comparação com outros. É unicamente mais frequente porque existem melhores condições ambientais para o praticar do que noutros habitats. Neste caso, não se trata nem de adaptação nem de pré-adaptação e sugiro que se empregue a designação **"facilitação ambiental"**.

Pode acontecer ainda que, um certo padrão de reprodução não traga vantagens directas, em função das condições do meio, mas seja vantajoso em função de outros traços dos organismos que, esses sim, se encontram relacionados directamente com exigências do ambiente. Sugiro que neste caso se utilize a expressão **"associação secundária"**.

Assim, por exemplo, a "guarda" de ovos no litoral rochoso poderia, por hipótese, não corresponder a exigências especiais impostas pelo ambiente, mas estar associada com o tamanho reduzido que predomina nas espécies deste habitat. O tamanho reduzido provavelmente predomina no litoral rochoso por razões que se prendem com a natureza dos alimentos disponíveis, com a necessidade de encontrar esconderijos apropriados, etc., circunstâncias que nada têm a ver directamente com a reprodução. No entanto, as pequenas dimensões, dadas as limitações de fecundidade que impõem, podem ter favorecido

a emergência de cuidados parentais.

Por último, como já foi referido no capítulo anterior, a predominância de um dado modo de reprodução num dado ambiente, pode simplesmente reflectir a grande abundância de um grupo de espécies com fortes afinidades filéticas, que apresentam o modo de reprodução em causa como herança de uma forma ancestral comum. Um dado grupo de espécies afins, pode-se ter tornado particularmente abundante num habitat, por razões que nada têm directamente a ver com o seu modo de reprodução, mas antes com um conjunto de circunstâncias históricas favoráveis. Por exemplo, a ausência de formas competidoras de outros grupos, pode ter permitido uma diversificação elevada, conservando-se o padrão de reprodução ancestral.

Uma contabilização simples dos números de *taxa* que apresentam cada modo de reprodução em cada habitat e que não tenha em conta este **efeito de afinidade filética**, arrisca-se a criar uma falsa pista quanto ao significado funcional dos diferentes modos de reprodução.

Todos os processos acima referidos, conduzem a um resultado semelhante. São no entanto, processos historicamente diferentes. Uma simples comparação da distribuição de traços de organismos que vivem em habitats contrastantes não pode, só por si, esclarecer qual, ou quais, destes processos contribuíram para os padrões observados.

Só a conjugação da informação obtida através das comparações ecológicas, com a que resulta do estudo da comparação filética dos traços em estudo, poderá trazer alguma luz a este problema.

Na Parte II uma abordagem deste tipo será tentada em relação aos modos de reprodução nos peixes marinhos costeiros.

CAPÍTULO 3 - CATEGORIAS DE CUIDADOS PARENTAIS USADAS NO PRESENTE TRABALHO

O presente capítulo é fundamentalmente descritivo. Tem por objectivo caracterizar as diferentes formas de cuidados parentais dos peixes ósseos, no sentido de esclarecer o significado operacional dos termos que têm vindo a ser usados e as respectivas categorias de cuidados parentais.

Por cuidados parentais entendem-se, neste trabalho, todos os caracteres da biologia reprodutiva dos adultos que se exprimem após a fertilização e beneficiam os ovos, embriões e/ou larvas ou mesmo juvenis, promovendo condições favoráveis ao seu desenvolvimento.

Os comportamentos parentais referem-se, portanto, a um sub-conjunto dos cuidados parentais.

Esta definição, como quase todas em biologia, torna-se difícil de aplicar em situações limite.

Uma fêmea de salmonídeo que antes da postura prepara activamente um ninho, após uma longa migração para águas favoráveis, está a contribuir para que os seus descendentes possam desenvolver-se num ambiente protegido, em condições favoráveis. No entanto, estas acções anteriores à formação dos zigotos não serão classificadas neste trabalho como cuidados parentais, desde que não haja qualquer envolvimento dos progenitores na protecção e promoção de condições favoráveis ao desenvolvimento dos descendentes após a fertilização.

Quanto à terminologia dos estádios de desenvolvimento será seguida a classificação de Balon (1975, 1984).

Assim, será considerada a seguinte classificação das formas jovens: **embrião**, que vai desde a fertilização até ao início da alimentação exógena, distinguindo-se o embrião propriamente dito (da fertilização à eclosão), do embrião livre ou eleutero embrião (da eclosão ao início da alimentação exógena); **larva**, que vai desde o início da alimentação exógena até ao termo da diferenciação das barbatanas e do esqueleto; **juvenil**, que vai desde o termo da fase larvar até à primeira maturação sexual.

Esta sequência pode ser abreviada, sendo mesmo omitidos alguns elementos em casos particulares.

3.1. GUARDA

Um ou ambos os progenitores permanecem junto dos ovos após a fertilização e realizam comportamentos que aparentemente contribuem para promover a sobrevivência dos descendentes. Entre estes comportamentos são especialmente frequentes os seguintes:

1. Defesa: O peixe (ou peixes) defende o local de postura através de comportamentos agonísticos, contra intrusos (peixes da mesma ou de outras espécies e/ou invertebrados);

2. Protecção dos ovos com o corpo: Existem várias espécies que guardam e protegem os ovos com o próprio corpo. Uma das modalidades consiste em um ou ambos os progenitores, enrolarem os corpos alongados em torno de uma massa de ovos, normalmente arredondada, como ocorre em peixes das famílias **Pholididae**, **Stichaeidae**, **Anarhichadidae** e outros Perciformes da subordem Zoarcoidei (Barlow, 1984). Noutros casos, os ovos são protegidos por um adulto que fica pousado sobre a massa de ovos, como entre os **Batrachoididae** (Batrachoidiformes) e algumas famílias de Siluriformes, como os **Loricariidae** (Breder & Rosen, 1966);

3. Ventilação: Em famílias de ordens muito distintas ocorrem comportamentos que tudo indica contribuir para a movimentação da água que banha os ovos. Os movimentos de ventilação podem ser realizados por uma variedade de processos:

- Ondulações do corpo e especialmente da parte posterior, com o peixe apoiado no ninho;
- Ondulações do corpo, conjugadas com movimentos das barbatanas peitorais, em peixes que pairam sobre o ninho ou junto a ele. Os movimentos das barbatanas peitorais contrariam a propulsão causada pelos movimentos da cauda e permitem, ao peixe que ventila manter-se na mesma zona;

- Aspiração de água com a boca, através de uma pequena abertura na parede do ninho; etc.

A ventilação pode ter várias consequências benéficas para os descendentes. Ao promover a circulação da água em torno dos ovos, a ventilação pode contribuir para manter níveis adequados de oxigénio e remover o excesso de dióxido de carbono, amoníaco e outros produtos do catabolismo. Pode, igualmente, contribuir para a remoção de detritos e sedimentos finos, que em muitos ambientes tendem a acumular-se sobre os ovos, envolvendo-os numa massa hipóxica e rica em microorganismos.

A importância relativa destas diferentes funções da ventilação parece variar de ambiente para ambiente e de espécie para espécie (Almada *et al.*, 1983; Potts, 1984);

4. Limpeza: Para além da ventilação, muitas espécies usam um conjunto de outros comportamentos que contribuem para remover objectos nocivos do ninho. Serão designados colectivamente como comportamentos de limpeza. Estas acções podem tomar formas como:

- Esfregar a massa de ovos com o ventre ou com a barbatana dorsal;
- Remover com a boca detritos, ovos e embriões mortos;
- Empurrar objectos com movimentos das barbatanas ou com a cabeça; etc.

Em alguns casos, a fronteira entre limpeza e defesa pode tornar-se difícil de estabelecer, já que em várias espécies, pequenos gastrópodes e outros invertebrados, podem ser removidos com a boca ou empurrados para fora do ninho (Wirtz, 1978).

A manipulação oral adquiriu, em algumas espécies, funções mais especializadas. Os machos de *Parablennius sanguinolentus* (*Blenniidae*) dos Açores, nidificam em buracos situados em poças do intermareal, cujas rochas apresentam frequentemente uma densa cobertura algal. Estes machos arrancam com a boca as algas numa área com um raio de vários centímetros em torno da abertura do ninho, cuspidendo-as a uma certa distância.

Forma-se assim, uma clareira em volta da abertura que, aparentemente, contribui para tornar o ninho mais conspícuo (Santos, 1985).

Em alguns casos o progenitor ou progenitores que guardam, colhem com a boca ovos prontos a eclodir, desembarçam os embriões das membranas do ovo, cuspidos depois os descendentes na coluna de água (por exemplo, *Tripterygion spp* (*Tripterygiidae*)) (Wirtz, 1978). Em *Omobranchus anolius* (*Blenniidae*) (Thomson & Bennett, 1953), as larvas parecem incapazes de eclodir sem esta actividade parental.

Finalmente, a manipulação oral pode ser usada para transportar embriões livres ou larvas de um local para outro, como é corrente entre os ciclídeos incubadores de substrato (Baerends & Baerends-van Roon, 1950) ou o próprio material a que os ovos estão aderentes, como acontece em espécies do género *Aequidens* (*Cichlidae*). *A. paraguayensis* e *A. coeruleopunctatus* depositam os ovos num fragmento de folha morta, guardado por ambos os progenitores e que é transportado para o novo lugar quando estes são perturbados (Keenleyside & Prince, 1976).

O termo guarda não se refere portanto, apenas à defesa da postura, mas a um complexo de padrões de comportamento que têm em comum a presença activa de um ou ambos os progenitores junto de uma massa de ovos, situada fora do corpo e confinada a uma área localizada, seja ela uma cavidade, uma superfície de rocha exposta, uma jangada de bolhas, um ninho escavado ou "tecido" com material vegetal, etc. Em todo o caso, os ovos são cuidados sem permanecerem fisicamente ligados ao corpo dos adultos.

A guarda pode limitar-se à fase embrionária ou estender-se aos embriões livres, às larvas e até mesmo aos juvenis.

Uma forma de cuidado parental com grandes afinidades com a guarda ocorre em *Copella arnoldi* (*Characidae*). Os ovos são depositados fora de água, na face inferior de uma folha, próxima da superfície. O macho permanece nas imediações e com movimentos vigorosos, orientados em função da margem da folha, lança regularmente água sobre os ovos, que se mantêm assim húmidos durante o desenvolvimento (Krekorian & Dunham, 1972).

3.1.1. Particularidades dos ovos

Uma massa de ovos só pode ser efectivamente guardada se se encontrar concentrada num espaço suficientemente restrito para que a sua defesa e limpeza sejam praticáveis. Os ovos das espécies que guardam são, assim, geralmente demersais. Existem algumas excepções em que os ovos são menos densos que a água, mas são retidos num ninho, como é o caso de muitos **Belontiidae**, em que o macho produz uma jangada de bolhas que restringe a mobilidade dos ovos. De resto, esta condição "pseudo-pelágica" dos ovos, parece ser secundariamente derivada de ovos demersais, através de um processo evolutivo que teve lugar em águas tropicais estagnadas e fortemente hipóxicas (Miller & Jearld, 1983).

Na situação mais simples, os ovos são mais densos do que a água e assentam no fundo de uma depressão (por exemplo, **Centrarchidae**).

Na condição mais frequente, no entanto, os ovos apresentam estruturas coriônicas que facilitam a sua fixação ou restrição espacial. Podem aderir ao substrato através de filamentos que em algumas famílias se concentram fortemente num pólo, de forma a formar um disco de adesão (por exemplo, alguns **Gobiidae** e **Blenniidae**, Patzner (1984)).

Nos Perciformes da subordem Zoarcoidei, em que a massa de ovos é protegida pelo corpo de um ou de ambos os progenitores, os ovos aderem entre si por múltiplos pontos de adesão, formando uma bola de ovos móvel, à volta da qual o adulto (ou adultos) se enrola (Marliave & DeMartini, 1977; Marliave, 1987).

Uma situação intermédia entre o tapete de ovos, aderente ao substrato numa só camada dos blenídeos e a bola móvel de ovos dos zoarcóides, ocorre em Scorpaeniformes das famílias **Cottidae** e **Cyclopteridae**. Os ovos aderem por múltiplos pontos, tanto entre si como ao substrato, de modo a formar uma massa compacta (Morris, 1954; Davenport, 1983).

Nas famílias **Gasterosteidae** (Wootton, 1976) e **Labridae** (género *Symphodus*) (Hillden, 1984; Potts, 1984; Lejeune, 1985), a estrutura do próprio ninho, formado por uma trama complexa de material vegetal, pode ser suficiente para reter fisicamente os ovos.

3.2. TRANSPORTE E INCUBAÇÃO ORAL

Incluem-se nesta categoria espécies que transportam os ovos e os embriões sobre o próprio corpo ou em estruturas corporais distintas do aparelho reprodutor feminino, em vez de a massa de ovos estar ligada a um suporte material exterior ao animal, como na categoria anterior.

Enquanto a categoria de guarda é aceite pela generalidade dos autores (Balon, 1975, 1984; Baylis, 1981; Blumer, 1979, 1982), existe maior oscilação de critérios no que se refere às formas de transporte. De facto, é frequente incluir-se na categoria de "transportadores" tanto as espécies em que a fertilização é interna, e pelo menos as primeiras fases do desenvolvimento ocorrem no interior do corpo da fêmea, como aquelas em que há postura de ovos fertilizados externamente que após a desova se ligam ao corpo de um dos progenitores.

Os autores acima citados, e especialmente Balon (1975, 1984), consideram uma única categoria de "transportadores" com sub-categorias de "transportadores internos" e "transportadores externos". É certo que em ambas as situações, um adulto "transporta" consigo os descendentes, em vez de estar vinculado à defesa de uma massa de ovos confinada a um espaço físico particular. No entanto, a gestação interna e o "transporte externo", parecem envolver sequências de transformações evolutivas demasiado diferentes para se justificar englobar ambas as formas de "transporte" numa só categoria. Pelo menos num estudo cujo objectivo é proceder a uma abordagem da história filogenética provável das diferentes formas de cuidado, como é o caso do presente trabalho, parece preferível utilizar categorias distintas. Assim, as formas de viviparidade e ovoviviparidade serão incluídas neste trabalho numa categoria designada pela expressão gestação interna. A categoria transporte refere-se portanto apenas às espécies que transportam consigo os embriões por processos distintos da gestação interna.

Os "transportadores" realizam um acto de postura, após o qual os ovos aderem ou se prendem a uma estrutura corporal ou são activamente colhidos por um dos progenitores e retidos numa cavidade do corpo.

As formas de transporte de ovos e embriões são extremamente diversas. Em muitas famílias ocorre incubação oral: um, ou mais raramente ambos os progenitores, recolhe os ovos após a postura, conservando-os na boca durante uma fracção do desenvolvimento, que varia muito de espécie para espécie.

A fecundação pode ser anterior à recolha dos ovos, mas em formas especializadas, por exemplo de ciclídeos com incubação oral materna, os ovos são colhidos imediatamente após a postura. A fêmea mordisca a barbatana anal do macho que, consoante as espécies, apresenta manchas com forma e cor semelhante à dos ovos ou expansões filamentosas ou bolbosas, que funcionam como estímulos de atracção para a fêmea. O esperma, emitido a partir da papila genital, situada muito perto da barbatana anal, é inalado pela fêmea neste processo e a fertilização ocorre na cavidade bucal (Keenleyside, 1979).

Nos peixes cavernícolas da família **Amblyopsidae**, a incubação ocorre na cavidade peribranqueal. Além da incubação oral, os embriões podem ser transportados numa variedade de estruturas superficiais (Balon, 1975).

Nos **Dactyloscopidae** os ovos são protegidos sob as barbatanas peitorais (Barlow, 1981).

Em várias famílias de linhas filéticas diferentes, os ovos são ligados a estruturas cutâneas ventrais, directamente sobre a pele ou em formações especiais cujo epitélio prolifera sobre os ovos depois da postura, envolvendo-os numa massa de tecidos do adulto.

Estas formações podem ser vascularizadas e assegurar trocas gasosas e de nutrientes entre o adulto e os embriões.

Como exemplos desta forma especializada de transporte podem citar-se algumas espécies das famílias **Loricariidae** e **Aspredinidae** da ordem Siluriformes.

O transporte cutâneo ventral surge igualmente na família **Syngnathidae** (ordem Syngnathiformes), portanto numa superordem distinta, documentando assim, uma situação de evolução recorrente desta forma de cuidado. Como exemplos desta forma de transporte nos singnatídeos, podem referir-se os géneros *Entelurus*, *Nerophis* e *Phyllopteryx* (para referências ver Breder & Rosen, 1966; Balon, 1975). Esta forma de cuidado deve ter sido precursora do transporte numa bolsa marsupial do macho, onde a fêmea introduz a sua papila genital no equivalente a uma cópula invertida (*Hippocampus spp.* (**Syngnathidae**)) (Breder & Rosen, 1966).

No género *Kurtus* (**Kurtidae**), os ovos são providos de longos filamentos e ficam suspensos de uma expansão em forma de gancho, que se projecta da parte superior da cabeça do macho (Balon, 1975).

No presente trabalho, as formas de incubação oral serão incluídas numa categoria separada dos restantes transportes, uma vez que existe evidência clara que indica ser a incubação oral evolutivamente derivada de formas de guarda, o que não acontece com o transporte em estruturas cutâneas.

3.3. GESTAÇÃO INTERNA

Em diferentes linhas evolutivas de peixes ósseos ocorrem formas de ovoviviparidade e mesmo de viviparidade.

Existem no entanto, casos em que após a fertilização interna os ovos são quase imediatamente postos, de modo que dificilmente se pode falar de gestação interna. Parece ser o caso dos **Phallostethidae**, **Neostethidae** (Baylis, 1981) e provavelmente várias espécies de **Cottidae** (Ridley, 1978).

No outro extremo, após o parto, emergem juvenis completamente aptos a nadar e alimentar-se de forma semelhante aos adultos (*Latimeria calumnae*) (**Latimeriidae**). O único celacanto vivo pode dar à luz juvenis com 50 cm de comprimento, cerca de um terço do comprimento do adulto, (Anthony & Millot, 1972; Griffith & Thomson, 1973). Os ovos, extremamente ricos em vitelo, têm cerca de 9 cm de diâmetro. Aparentemente, o único juvenil sobrevivente alimenta-se não só das enormes reservas contidas no ovo como dos restantes ovos e embriões, presentes no corpo materno.

A par destas formas de nutrição, a partir de grandes reservas vitelinas e eventual predação de irmãos no corpo materno, existem formas tipicamente vivíparas.

Ao contrário do que acontece nos mamíferos, a fertilização ocorre normalmente no folículo e as trocas metabólicas podem ter lugar entre o embrião e os tecidos ováricos. Existem frequentemente anexos embrionários especializados, nomeadamente uma expansão da serosa pericardial, que envolve a cabeça do embrião e estabelece contacto com os tecidos maternos (por exemplo na família **Poeciliidae**) (Turner, 1940a, b, c, d).

Em algumas espécies, por exemplo das famílias **Poeciliidae** (Balon, 1975) e **Clinidae** (Gibson, 1982), ocorre o que se designa por "superfetação". A fêmea pode conter embriões em vários estádios de desenvolvimento diferentes, o que se combina frequentemente com a armazenagem de esperma activo por longos períodos de tempo.

Nas espécies com gestação interna, os machos apresentam quase sempre órgãos copulatórios que permitem a transferência directa de esperma para o corpo da fêmea (por exemplo, **Clinidae** e **Poeciliidae**) e que são frequentemente estruturas resultantes da modificação de barbatanas. No entanto, nalgumas espécies em que não existe órgão copulatório, admite-se que o esperma é

lançado na água, penetrando posteriormente no corpo da fêmea (por exemplo, *Cottidae*) (Ridley, 1978).

3.4. GUARDA DE LARVAS

Esta categoria é apresentada separadamente da guarda de ovos e embriões livres porque, embora na maioria dos casos a guarda de larvas siga a guarda daqueles, existem espécies em que os ovos são transportados ou incubados internamente, mas após a eclosão e abandono do corpo do progenitor as larvas e por vezes os juvenis são guardados.

Esta situação ocorre regularmente nos ciclídeos com incubação oral (Baerends & Baerends-van Roon, 1950; Fryer & Iles, 1972; para mais referências ver Keenleyside, 1979).

Barlow (1981) refere evidência indicativa de que em alguns *Ophidiidae*, após gestação interna, as larvas podem acompanhar a mãe.

Na maioria dos casos em que ocorre guarda das larvas, a alimentação é exógena e independente da acção directa dos adultos, sendo as larvas planctívoras ou detritívoras.

No entanto, em várias famílias, ocorrem espécies em que as larvas se alimentam de uma secreção mucóide que colhem da pele dos progenitores. Este fenómeno de produção de alimento cutâneo parece ter evoluído convergentemente em diferentes linhagens, por exemplo, nas famílias *Cichlidae* e *Pomacentridae*, (para uma revisão deste tema ver Noakes & Barlow, 1973 e Noakes, 1979).

O progenitor ou progenitores que guardam as larvas, enfrentam problemas mais complexos do que na simples guarda de uma massa de ovos. Larvas que nadam activamente, que podem em muitos casos ser da ordem das muitas centenas, e que têm que se alimentar, suscitam dificuldades logísticas importantes para os progenitores que guardam.

Entre estas espécies que se encontram os comportamentos parentais mais elaborados entre os peixes ósseos.

Os ciclídeos, o grupo mais bem estudado de entre os que guardam larvas, ilustram bem esta situação (Baerends & Baerends-van Roon, 1950; Fryer & Iles, 1972; Keenleyside, 1979; Barlow, 1974; McKaye, 1984). As suas larvas tendem a agregar-se num cardume, ao mesmo tempo que procuram manter-se nas proximidades

do progenitor ou progenitores. Quando a guarda é biparental, ocorre frequentemente uma certa divisão de trabalho entre os pais. Enquanto um acompanha de perto o cardume, nadando lentamente, o parceiro patrulha o território. Em algumas espécies estes dois papéis alternam, enquanto noutras, um dos sexos patrulha mais activamente o território e o outro acompanha as crias.

Nesta família existe um repertório de comunicação elaborado entre os progenitores e as larvas que envolve, nomeadamente, sinais de alarme em situações de perturbação, marcas visuais que permitem às crias reconhecer os adultos, etc. Em alguns casos, os pais podem facilitar a busca de alimento, remexendo o substrato na zona em que o cardume de larvas se encontra. Em situações de perigo ou quando alguma larva se encontra muito afastada do cardume, pode ser colhida por um dos pais com a boca, sendo depois cuspidada na zona em que se encontra o cardume.

Em várias espécies, perante os sinais de alarme dos pais, as larvas procuram activamente refugiar-se na boca dos progenitores.

Em algumas espécies, os juvenis permanecem no ninho parental durante vários meses e podem assistir na defesa do território, onde os pais cuidam de novas posturas (Taborsky & Limberger, 1981; Taborsky, 1984).

No género *Marcusenius* (**Mormyridae**), que apresenta órgãos eléctricos, existe um sistema elaborado de troca de sinais eléctricos entre os adultos e os descendentes, mesmo antes da eclosão.

No presente trabalho excluíram-se da análise os casos em que a guarda de larvas tem lugar após a gestação interna ou incubação oral, dada a diversidade das situações envolvidas. Considerou-se assim uma única categoria de guarda de ovos e larvas, em que a guarda destas últimas se segue a guarda dos ovos.

3.5. PARASITISMO DE INCUBAÇÃO

Nesta categoria são incluídas espécies que não têm verdadeiros cuidados parentais, mas que parasitam os corpos ou os ninhos de outros organismos que conferem protecção aos embriões.

Vale a pena mencionar esta situação no presente trabalho, já que muitos destes casos apresentam semelhanças funcionais com a guarda, e ocorrem frequentemente em famílias em que também ocorrem espécies que guardam.

Podem considerar-se duas formas principais de parasitismo de incubação: parasitas de ninhos e parasitas das cavidades corporais.

1. Parasitas de ninhos: esta situação é ilustrada por espécies da família Cyprinidae, nomeadamente dos géneros *Notropis* e *Hybopsis*.

É interessante notar que os machos destes géneros podem construir ninhos e guardar os próprios ovos, mas quando existe disponibilidade de ninhos de outras espécies "preferem" usá-los. Parasitam assim, frequentemente, os ninhos de *Micropterus* e outros centrarchídeos (Ridley, 1978; Baylis, 1981).

Aparentemente, os machos parentais cujos ninhos são parasitados não expulsam estes intrusos nem destroem os seus ovos.

O termo parasitismo deve, portanto, ser considerado com reservas, na medida em que nada se sabe sobre os inconvenientes ou vantagens que estes comportamentos têm para as espécies cujos ninhos são utilizados.

Não seria impossível que se viesse, em alguns casos, a constatar a existência de vantagens para a espécie supostamente parasitada. Por exemplo, a presença de um suplemento de ovos alheios poderia contribuir para uma diminuição dos riscos de predação sobre os próprios ovos, por "saturação" dos predadores locais.

A plausibilidade desta hipótese é sugerida pela existência de espécies que "guardam" ovos e larvas e que, frequentemente, capturam ovos ou larvas de outras ou da mesma espécie, que são adicionados à sua própria postura (por exemplo, *Gasterosteidae* (Rohwer, 1978) e *Cichlidae*, (McKaye, 1977)).

Embora uma das possibilidades para explicar estes comportamentos seja simplesmente, a incapacidade dos peixes para distinguir as suas crias das de outros (Coyne & Sohn, 1977), alguns autores têm considerado a possibilidade destas adições à própria postura terem valor epigâmico (Rohwer, 1978) ou contribuírem para uma diminuição dos riscos de predação sobre os próprios descendentes (McKaye, 1977).

No peixe antártico *Harpagifer bispinis* (*Nototheniidae*), indivíduos de qualquer dos sexos, mesmo que antes não se encontrassem em reprodução, podem substituir na guarda de ovos um progenitor experimentalmente removido (Daniels, 1979). Se o novo guarda for

removido, será por sua vez substituído por um outro, e assim sucessivamente. A interpretação evolutiva deste comportamento é ainda problemática.

2. Parasitismo das cavidades corporais: nas famílias Cyprinidae, Cyclopteridae e Aulorhynchidae, que contêm todas elas espécies com guarda, existem casos em que os adultos introduzem os ovos no corpo de invertebrados, respectivamente, bivalves de água doce (*Rhodeus spp.*), crustáceos decápodes e ascídias.

No caso aparentemente mais bem documentado do ponto de vista etológico, o ciprinídeo *Rhodeus sericeus amarus* (Wiepkema, 1961), o macho mantém um território durante a reprodução, em torno de um bivalve, do qual exclui activamente os machos intrusos. O território não ocupa uma posição fixa e o seu centro desloca-se sempre que o molusco muda de lugar. Os comportamentos de corte incluem sinalização e condução da fêmea para o bivalve, e são funcionalmente equivalentes aos que em muitas linhas evolutivas diferentes ocorrem nas espécies que guardam. Todo o complexo de traços etológicos do acasalamento é típico de uma espécie com guarda, com a diferença de que os ovos não são defendidos nem manipulados directamente, dependendo da protecção e circulação de água proporcionadas pelo molusco.

Feita esta breve revisão das formas de cuidados parentais que ocorrem nos peixes ósseos, vale a pena referir que as categorias consideradas para a análise, no presente trabalho, foram definidas procurando-se, tanto quanto possível, que cada uma delas represente uma "unidade natural" do ponto de vista das acções e estruturas envolvidas e das relações evolutivas com outras categorias.

A lista das categorias usadas e respectivas designações encontram-se na tabela 1.

TABELA 1 - Lista das categorias de cuidados parentais usadas neste trabalho e as respectivas designações.

SIGLAS	TIPOS DE CUIDADOS
SC	sem cuidados parentais
GI	gestação interna
GOM	guarda de ovos pelo macho
GOF	guarda de ovos pela fêmea
GOB	guarda de ovos biparental
GGM	guarda de ovos e larvas pelo macho
GGF	guarda de ovos e larvas pela fêmea
GGB	guarda de ovos e larvas biparental
IM	incubação oral pelo macho
IF	incubação oral pela fêmea
IB	incubação oral biparental
TM	transporte de ovos pelo macho
TF	transporte de ovos pela fêmea

CAPÍTULO 4 - HIPÓTESES RELATIVAS À EVOLUÇÃO DOS CUIDADOS PARENTAIS NOS PEIXES ÓSSEOS

Existe certamente um profundo contraste entre a índole do presente capítulo e a dos precedentes.

Até agora passou-se em revista um conjunto de trabalhos fortemente ligados aos factos observáveis e à sua organização.

No capítulo presente serão abordadas contribuições eminentemente abstractas. O objectivo principal é historiar o esforço realizado pelos investigadores que se interessaram pela interpretação evolucionista dos padrões descritos nos capítulos anteriores.

Este esforço de conceptualização tem seguido um caminho complexo e, por vezes, sinuoso. Algumas das primeiras formulações parecerão, porventura, intoleravelmente formalistas e distantes da realidade. No entanto, olhar para o pensamento de períodos anteriores na História das Ciências, não nos deve servir para coleccionar um conjunto de histórias caricatas. Há que apreciar cada ideia no contexto do seu tempo. O avanço das ciências passa também, e talvez antes de mais, pela ousadia de propor soluções e interpretações novas, mesmo que estejam condenadas a servir apenas de trampolins, a partir dos quais se elaboram depois conceptualizações mais aptas a dar conta da realidade.

Como já referi, foi sobretudo a partir da década de setenta que começaram a surgir os trabalhos teóricos que visam explicar, a luz da teoria da selecção natural, a evolução dos comportamentos parentais e as assimetrias entre os sexos.

No caso dos peixes, como já se referiu no Capítulo 2, verifica-se a predominância de comportamentos parentais masculinos, ao contrário do que acontece nas aves e, especialmente, nos mamíferos. Assim, foi em torno deste ponto que a maioria dos argumentos se tem desenvolvido. As hipóteses mais importantes têm invocado diferenças entre os sexos quanto à biologia da reprodução, que se assume poderem ter contribuído para a evolução repetida, em vários grupos de peixes, de cuidados parentais.

Estas hipóteses podem agrupar-se em seis linhas básicas de argumentação, que não são mutuamente exclusivas e surgem diversamente associadas na literatura existente.

1. Hipóteses relativas às diferenças entre os sexos, quanto ao investimento nos gametas;
2. Hipóteses relativas às diferenças entre os sexos, quanto ao impacto do esforço reprodutivo presente, no sucesso reprodutor esperável no futuro;
3. Hipóteses relativas à sequência temporal da emissão de gametas pelos dois sexos;
4. Hipóteses relativas ao "grau de certeza da paternidade";
5. Hipóteses relativas ao papel pré-adaptativo dos territórios nos machos;
6. Hipóteses relativas às diferenças entre os sexos, quanto às taxas de gametogênese.

Os diferentes argumentos serão apresentados nos parágrafos que se seguem.

4.1. DIFERENÇAS DE INVESTIMENTO

Um dos trabalhos que maior influência exerceu na história das ideias relativas à evolução dos cuidados parentais, foi publicado por Trivers (1972). Este autor, desenvolveu um ponto de vista já anteriormente expresso por Williams (1966a, b).

Segundo estes autores não se pode considerar apenas os benefícios que resultam para os descendentes, dos cuidados parentais. A aptidão darwiniana de um indivíduo depende do número **total** de descendentes que consegue colocar na geração seguinte. Assim sendo, há que considerar os benefícios e também os custos resultantes dos cuidados parentais. Um acréscimo de cuidados dispensados a um determinado descendente, pode implicar uma menor probabilidade de produzir outros descendentes no futuro. Um acréscimo de cuidados parentais só se traduzirá por um acréscimo de aptidão darwiniana,

para um dado progenitor, se o balanço entre custos e benefícios for favorável e este depende, como já se disse, do número total de descendentes produzidos durante toda a vida.

Com esta ideia como pano de fundo, Trivers (1972) concluiu que é de esperar que o sexo que já investiu mais na produção dos gametas seja aquele que fornece os cuidados parentais. Isto deveria acontecer porque o sexo que mais investiu seria aquele que mais tem a perder com eventuais acidentes que atinjam os zigotos. Os óvulos são muito maiores que os espermatozóides e cada um absorve uma fracção muito grande do investimento reprodutor total da fêmea. Pelo contrário, os espermatozóides contêm uma quantidade muito pequena de energia investida, o que permite aos machos produzi-los em grandes números.

Da lógica desta forma de raciocínio resulta que é de esperar que sejam as fêmeas a apresentar cuidados parentais. É de esperar igualmente que as fêmeas reduzam os riscos que os seus gametas correm, não só fornecendo-lhes cuidados mas também sendo o sexo mais selectivo na escolha do parceiro. Uma "má escolha" corresponderia para elas a um risco elevado. Os machos, pelo contrário, pouco têm a perder e podem arriscar-se a "desperdiçar" alguns espermatozóides, sem que a escolha do parceiro seja um factor de grande peso. Os espermatozóides são suficientemente "baratos" e numerosos para se poderem "desperdiçar". Os dois sexos deveriam, nesta perspectiva, diferir nas seguintes propriedades:

- a) As fêmeas deverão ser o sexo que cuida dos descendentes. Os machos terão mais a ganhar "desertando" e procurando novos acasalamientos;
- b) As fêmeas deverão ser mais selectivas na escolha de parceiros, enquanto os machos deverão ser menos discriminativos, procurando copular com o maior número de fêmeas possível;
- c) As diferenças postuladas em a) e b) deverão levar os machos a ser o sexo sujeito à acção da selecção sexual. As fêmeas podem exercê-la devido ao seu alto grau de selectividade. Por outro lado, sendo elas o sexo que fornece os cuidados parentais, a disponibilidade de fêmeas susceptíveis de se acasalarem será um factor limitante do sucesso reprodutor dos machos. É, portanto, de esperar competição entre eles pelo acesso às fêmeas receptivas.

De acordo com este modelo, e ao contrário da perspectiva inicialmente avançada por Darwin (1874), a selecção sexual resultaria, pelo menos em parte, da existência de cuidados parentais por parte das fêmeas e do seu maior investimento por descendente, que limitariam a proporção de fêmeas disponíveis para novos acasalamentos.

É interessante notar que Trivers (1972), seguindo este mesmo fio de raciocínio, concluiu que mesmo para as fêmeas existe um limite para as vantagens de fornecer cuidados parentais. Quando as crias se aproximam do momento em que são capazes de se bastar a si próprias, deve tornar-se evidente um "conflito de interesses" entre mães e filhos. Cada cria terá ainda bastante a "ganhar" com o prolongamento dos cuidados maternos. Para a mãe, pelo contrário, os ganhos são cada vez menos importantes, em comparação com os custos em termos de futuros episódios reprodutores, que podem resultar do prolongamento dos cuidados com os actuais descendentes.

A observação em mamíferos e aves de formas de agressão, pelas quais os adultos forçam os jovens a romper os laços de dependência quando já são capazes de cuidar de si (Wilson, 1975), tem sido apontada como evidência a favor desta interpretação.

4.1.1. Críticas à hipótese de Trivers

A hipótese que se acaba de expor tem sido objecto de várias críticas, embora tenha sido popularizada como explicação da "diferença entre os sexos" e tenha exercido uma grande influência na literatura subsequente.

Dawkins & Carlisle (1976) fizeram notar que a hipótese assenta numa falácia. Seria absurdo que um sexo determinasse o seu investimento futuro com base no investimento que já realizou. Isso conduzi-lo-ia frequentemente a "becos sem saída"; a investir cada vez mais, só para não perder o que já investiu.

A famosa história do "projecto Concorde" foi a imagem popularizada para ilustrar o tipo de falácia contida no modelo de Trivers (1972).

Em vez de determinar o investimento futuro em função do investimento já realizado, os organismos deveriam regular o investimento a fazer pelo sucesso esperável desse investimento.

Baylis (1981) mostrou que a hipótese de Trivers (1972) não assenta

apenas numa falácia lógica mas é também factualmente inexacta.

Os mamíferos são a classe de vertebrados que aparentemente se comporta de acordo com padrões compatíveis com o cenário apresentado por Trivers (1972). Ora, justamente nos mamíferos, a fêmea investe muito pouco antes da fertilização, já que os óvulos são extremamente pobres em vitelo. Só depois da singamia e se o embrião for viável, a fêmea investirá fortemente na produção da cria.

Nas aves, ao contrário, a fêmea fornece os óvulos com uma enorme quantidade de vitelo antes da fecundação.

O cuidado biparental é a regra nas aves (90% das famílias), enquanto nos mamíferos os cuidados são, na grande maioria dos casos, exclusivamente maternos. Ambos os factos estão em desacordo com o modelo de Trivers.

Tanto Dawkins & Carlisle (1976) como Baylis (1981) salientam, além disso, que a hipótese de Trivers (1972) é incapaz de explicar a predominância de comportamentos parentais masculinos nos peixes ósseos.

Finalmente, vários autores, entre eles Maynard Smith (1978), têm objectado que, de uma forma geral, as hipóteses baseadas em noções de investimento envolvem grandezas para as quais é muitas vezes difícil encontrar uma medida objectiva segura.

A todas estas objecções parece-me importante juntar a seguinte:

- A hipótese de Trivers (1972) põe a questão da evolução dos cuidados parentais nos seguintes termos:

Qual a melhor "opção", cuidar ou desentear?

Isto significa que se admite à partida, que ambas as "opções" estariam presentes no repertório comportamental da população, de modo que a selecção natural pudesse "escolher" entre elas. Não é, portanto, uma hipótese capaz de explicar a **origem** dos comportamentos e outros cuidados parentais. É, quando muito, uma hipótese acerca da desigualdade de probabilidades de fixação de traços parentais entre os sexos.

Esta, como a maioria das hipóteses semelhantes, não é uma hipótese de âmbito histórico mas sim de âmbito económico. Não procura explicar a filogenia de um traço, mas o balanço entre os custos e os benefícios resultantes da sua presença.

A selecção natural é muitas vezes referida, mas está nestas hipóteses para a história evolutiva um pouco como a noção de mercado ilimitado está para

a economia real.

Assume-se que a evolução produz um leque suficientemente vasto de traços e combinações destes, para que a selecção natural possa encontrar a solução "óptima". Além dos perigos da metáfora em geral (ver Sacarrão, 1986b), esquece-se facilmente que os fundos genéticos são finitos, e que a probabilidade de surgirem novos traços é igualmente finita e dependente de um conjunto de circunstâncias históricas.

Perde-se igualmente de vista, o facto de que na evolução, a selecção natural só pode actuar sobre um leque de alternativas, sujeitas a múltiplos constrangimentos intrínsecos à organização do fenótipo, aos processos de ontogenia e à própria organização do material genético (Almada, 1989a).

Muitos genes têm acções interdependentes e subordinadas à acção de factores ambientais, actuando em sucessivas etapas do desenvolvimento. Assim, **o campo da variabilidade autónoma de cada traço, é provavelmente muito inferior ao que habitualmente se imagina** (ver Lewontin, 1974).

Finalmente, como parece ser frequentemente o caso, muitos episódios evolutivos ocorrem em populações pequenas. Processos aleatórios como a deriva, podem constituir uma fonte adicional de alterações genéticas não adaptativas, capaz de influenciar profundamente o curso da evolução (Jacquard, 1982).

Esquecer as restrições que limitam a acção da selecção nas populações reais, é no mínimo irrealista e equivale a fazer da selecção um agente mítico, de natureza algo antropomórfica. Não se trata de negar a acção da selecção. Trata-se de questionar a possibilidade de, em cada caso, a evolução obedecer a uma lógica que envolve um mecanismo capaz de realizar cálculos precisos, quando a matéria prima é tão rica de fontes de variação aleatória e tão atreita à influência das circunstâncias históricas de cada momento.

4.1.2. O contributo de Trivers

A hipótese formulada por Trivers, apesar de todas as objecções que têm vindo a ser expostas, teve um mérito importante no plano histórico. Chamou a atenção dos investigadores para dois pontos, frequentemente esquecidos em épocas anteriores:

- Em primeiro lugar mostrou que a reprodução tem um custo, que se pode traduzir numa diminuição das capacidades de sobrevivência e/ou reprodução futura;
- Em segundo lugar mostrou que podem existir assimetrias nos benefícios resultantes dos cuidados parentais, tanto entre os sexos como entre os adultos e as crias.

Estas contribuições conceptuais tinham já, como se disse, sido expressas nos seus aspectos essenciais por Williams (1966a, b). Foi no entanto, a formulação provocatoriamente esquemática que Trivers propôs, que levou estas noções a entrar definitivamente no pensamento evolucionista moderno.

4.2. OS CUSTOS DA REPRODUÇÃO E A PREDOMINÂNCIA DE CUIDADOS PATERNAIS NOS PEIXES ÓSSEOS

4.2.1. A hipótese de Sargent & Gross

Entre as tentativas mais recentes para explicar a predominância de cuidados paternais nos peixes, à luz da noção de "custo da reprodução", encontra-se o trabalho de Sargent & Gross (1986). Estes autores chamam a atenção para três peculiaridades da biologia dos peixes, que os fazem contrastar com os vertebrados terrestres, especialmente aves e mamíferos.

1. Nos peixes o crescimento não cessa com a maturação sexual, e a fecundidade das fêmeas tende a aumentar de forma acelerada com o comprimento do corpo;
2. Os comportamentos parentais fornecidos pelos peixes (ao contrário da alimentação das crias de aves e mamíferos) são divisíveis, *sensu* Wittenberger (1981). Isto significa que, os mesmos actos com os quais um adulto defende e cuida um certo número de ovos, podem, sem grande acréscimo de esforço, ser usados para cuidar de um número muito superior;

3. A fertilização é externa na maioria dos peixes ósseos (cerca de 80% das famílias), o que significa que ambos os progenitores se encontram presentes no momento da postura, ao contrário do que acontece nas espécies com fertilização interna, em que há um lapso de tempo que medeia entre a fecundação e a emissão dos descendentes do corpo materno.

Dado este conjunto de circunstâncias, é mais provável que surjam comportamentos parentais nos machos do que nas fêmeas. Para tal, os machos da forma ancestral, ainda sem cuidados parentais, deveriam ser já territoriais durante a época de reprodução, obtendo todas as posturas nos seus territórios.

Para as fêmeas, os custos resultantes dos cuidados parentais, em termos de oportunidades de crescimento e portanto de futuros acréscimos de fecundidade, serão mais pesados do que para os machos, cujo sucesso reprodutivo não tem uma relação directa com a biomassa que podem aplicar na produção de gâmetas.

A lógica subjacente a esta conclusão é a seguinte:

Para as fêmeas, cuidar dos descendentes significará, em regra, reduzir o tempo disponível para se alimentarem e portanto, crescerem. Sendo a fecundidade uma função do tamanho, os cuidados parentais com os descendentes presentes traduzir-se-ão por uma diminuição da fecundidade possível no futuro. Para os machos, pelo contrário, dado que produzem uma quantidade de esperma superior à necessária para fertilizar os óvulos, o sucesso reprodutor não será directamente condicionado pelo tamanho.

Em comparação com a hipótese de Trivers (1972), esta hipótese tem a vantagem de incorporar um conjunto de particularidades da biologia dos peixes. No entanto, tal como a anterior, pode, quando muito, ajudar a explicar porque razão é mais frequente o cuidado paternal que o maternal. Não é, no entanto, uma hipótese que explique por si a origem dos comportamentos parentais. Além disso e no seu próprio domínio, há dois pontos que podem não ser válidos para a generalidade dos casos que a hipótese pretende englobar.

Em primeiro lugar, a premissa de que o sucesso reprodutor é mais sensível ao tamanho nas fêmeas que nos machos, pode não se verificar em muitas circunstâncias. Por exemplo, se numa dada espécie o sistema social vigente durante a época de reprodução, implicar uma forte agressão entre os

machos, nomeadamente na disputa de locais de reprodução muito limitados, pode acontecer que os machos mais pequenos fiquem colocados em grande desvantagem relativamente aos machos grandes. Mesmo nestes casos, no entanto, como procurarei mostrar na discussão, os machos devem ter mais probabilidades de ser o sexo que fornece os cuidados parentais.

Em segundo lugar, torna-se necessário precisar melhor a que custos de reprodução futuros, para as fêmeas, nos estamos a referir.

Os autores parecem ter em mente custos para uma época de reprodução ulterior, após um período de crescimento que tornaria possível um acréscimo da fecundidade. Ora acontece que, como mostrou Qasim (1956a), em muitas espécies tropicais e de climas temperados quentes, a estação de reprodução é longa e cada fêmea pode produzir uma sucessão de massas de ovos durante esse intervalo de tempo. Utilizando uma imagem grosseira pode dizer-se que, durante a estação de reprodução, a fêmea converte, fundamentalmente, alimentos em ovos.

Para as espécies que se encontram nestas condições, os custos resultantes dos cuidados parentais para as fêmeas, não se traduzirão apenas numa diminuição das oportunidades de crescer e aumentar a fecundidade. Os custos mais sensíveis, nestes casos, traduzir-se-ão pela perda da possibilidade de continuar a converter ao máximo alimentos em ovos, durante a própria época de reprodução que está em curso.

4.3. SEQUÊNCIA TEMPORAL DA EMISSÃO DOS GÂMETAS

Uma outra tentativa para explicar a predominância dos cuidados parentais nos peixes, foi formulada por Dawkins & Carlisle (1976). Para estes autores, enquanto nos vertebrados terrestres a fertilização interna é precedida pela inseminação, nos peixes com fertilização externa, a fêmea poderia emitir os seus gâmetas antes do macho. Assim, a fêmea estaria em condições de "desertar", deixando a "batata quente" dos ovos ao macho, que ficaria no que Trivers (1972) chamou de "cruel bind". O sexo que fôr o último a emitir gâmetas, será o sexo em que se pode esperar encontrar comportamentos parentais. Nos vertebrados terrestres é a fêmea que fica no dilema de Trivers; nos peixes será o macho.

Como fizeram notar Loiselle (1978), Loiselle & Barlow (1978) e Baylis

(1978, 1981) a crítica desta ideia é muito simples. Não é verdade que os machos de peixes sejam os últimos a emitir gâmetas. Em muitos casos passa-se justamente o contrário, sem que os machos deixem, por isso, de cuidar dos ovos. É o caso por exemplo, das famílias *Blenniidae* (Patzner, 1984) e *Gobiidae* (Miller, 1984).

4.4. HIPÓTESES RELATIVAS À "CERTEZA DA PATERNIDADE"

Uma outra linha de argumentação proposta para explicar a predominância de cuidados parentais masculinos nos peixes, foi apresentada por Ridley (1978) e Perrone & Zaret (1979) (ver também Werren *et al.*, 1980).

Ambos os trabalhos pressupõem que, nos peixes, os machos teriam uma maior "certeza da paternidade" dos zigotos que nos vertebrados terrestres. Esta maior "certeza da paternidade" resultaria do facto de a fertilização ser geralmente externa nos peixes, o que elimina a possibilidade de um macho se acasalar com uma fêmea cujos gâmetas já foram fecundados. Por outro lado, a territorialidade, comum entre os machos das espécies de peixes que guardam ovos, asseguraria que outros machos teriam sido eficazmente excluídos do local onde a fertilização tem lugar. Uma maior "certeza da paternidade", levaria os machos a ter muito mais vantagens na dispensa de cuidados parentais que os machos dos vertebrados terrestres.

Como oportunamente fez notar Baylis (1981), não existem quaisquer razões para supor que a "certeza da paternidade" é maior nos peixes que noutros grupos de animais.

Em primeiro lugar, porque um grau maior ou menor de "certeza da paternidade" depende, fundamentalmente, do sistema de relações sociais que se estabelecem durante a época de reprodução.

Em espécies em que um par estabelece relações exclusivas, tenderá a ocorrer uma elevada probabilidade de paternidade, independentemente do facto da fertilização ser externa ou interna. No entanto nos peixes, a formação de pares com relações sexuais exclusivas não está consistentemente associada à presença de cuidados parentais masculinos nessas espécies (Barlow, 1984).

Em várias famílias em que ocorrem casos bem documentados de monogamia (por exemplo, *Acanthuridae* e *Chaetodontidae*), não há quaisquer cuidados parentais.

Em segundo lugar, a água dá ao esperma possibilidades de difusão que o meio terrestre não permite.

É frequente durante um acasalamento, outros machos de territórios vizinhos, ou ainda machos parasitas, emitirem esperma suficiente para fertilizarem uma parte dos óvulos. Baylis (1981) refere que, em aquário, em várias espécies de ciclídeos, um casal pode desovar com ambos os parceiros separados por uma partição de rede e que mesmo com o macho a 20 cm dos óvulos, a taxa de fertilização é superior a 50%.

No salmão do Atlântico, Jones & King (1952) tinham mostrado que a oclusão experimental dos canais deferentes nos grandes machos que permanecem junto das fêmeas, os impede efectivamente de ejacular. Os pequenos machos que se movem nas imediações do par, emitem, nestas condições, esperma suficiente para fecundar uma elevada proporção dos óvulos. Isto, apesar dos comportamentos agressivos com que os grandes machos tentam afastá-los.

O parasitismo sexual está bem documentado em espécies com cuidados parentais exclusivamente masculinos (**Centrarchidae** (Dominey, 1981); **Gasterosteidae** (Morris, 1952, 1958); **Blenniidae** (Santos, 1985); **Tripterygiidae** (Wirtz, 1978); **Labridae** (Lejeune, 1985) e nos Gobioidae (Auty, 1978)).

Assim, as hipóteses que envolvem argumentos sobre "certezas da paternidade" parecem não ser relevantes para explicar a predominância de comportamentos paternais nos peixes.

4.5. TERRITORIALIDADE E COMPORTAMENTOS PARENTAIS

Neste grupo, reuni hipóteses que diferem das anteriores num ponto importante. Em vez de procurar uma relação simples baseada na economia de custos e benefícios, para cada sexo, centram-se no curso provável das transições evolutivas que conduziram à emergência de comportamentos parentais nos machos de muitos peixes.

Esta abordagem foi, tanto quanto sei, iniciada com os trabalhos de Barlow (1962, 1964) e retomada com algumas variações por Loiselle & Barlow (1978), Loiselle (1978), Baylis (1978, 1981), Blumer (1979) e Gross & Sargent (1985).

O conjunto dos autores referidos, concorda no facto de, nas espécies em

que há cuidados paternos, os machos estabelecerem regularmente territórios de reprodução, mesmo que noutras épocas do ano não permaneçam numa área restrita e defendida. Também a corte nestas espécies envolve elementos de sinalização do território e condução da fêmea até ao local de postura. O macho não abandona o território para se mover em perseguição das fêmeas maduras, excepto até uma distância pequena, alguns centímetros ou dezenas de centímetros daquele.

Pelo contrário, em espécies sem cuidados parentais e sem territorialidade dos machos, é frequente serem as fêmeas a conduzir os machos que as seguem, por vezes durante longos percursos, no decorrer da postura.

Barlow (1964) já tinha feito notar que em fases incipientes da evolução de cuidados paternos num dado grupo de peixes, ocorrem normalmente múltiplas posturas de fêmeas no território de um mesmo macho. Nesta perspectiva, a territorialidade parece ter criado as condições para a evolução subsequente de comportamentos paternos.

Em primeiro lugar, a defesa dos descendentes pode ter resultado dos comportamentos agonísticos já presentes na defesa do território de acasalamento, com modificações que podem ser relativamente pouco importantes.

Em segundo lugar, os comportamentos de limpeza podem ter resultado da modificação de comportamentos de preparação de um substrato para a postura, frequentes mesmo em espécies sem cuidados parentais.

Em terceiro lugar, actividades como a construção de ninhos podem igualmente ter derivado da reorganização de elementos simples da preparação do substrato de postura, em circunstâncias em que escasseiam os locais naturais apropriados.

Em quarto lugar, os custos dos comportamentos parentais podem ser relativamente pequenos. Continuar a defender um território após a primeira postura, pode ter vantagens, só por si, se existirem probabilidades significativas de novas posturas aí terem lugar. Assim, os cuidados parentais pouco mais esforço exigiriam do que o que é necessário para conservar o território já estabelecido. Por outro lado, ao contrário do que acontece quando as crias são alimentadas (como no caso das aves e dos mamíferos) o aumento do número de descendentes num ninho não implica um aumento proporcional dos custos parentais, já que acções como a defesa e a limpeza são, numa larga medida, semelhantes quer as posturas sejam grandes ou pequenas (divisibilidade do recurso já referida).

Finalmente, em várias espécies com cuidados paternos, foi demonstrada experimentalmente a preferência das fêmeas por desovar em ninhos que já

contêm ovos (*Cottidae* (Marconato & Bisazza, 1986); *Gasterosteidae* (Ridley & Retchen, 1981)). Isto significa que possivelmente nestes casos a presença de ovos em um ninho, além de implicar custos relativamente pequenos, pode trazer vantagens epigâmicas ao macho que o guarda. Este, terá probabilidades acrescidas de obter novas posturas se já tiver ovos no ninho.

A partir de um certo grau de evolução dos comportamentos paternos, em que se incorporam novos arranjos de actos no repertório parental, estariam criadas condições para novas transformações evolutivas. Esta possibilidade já foi referida atrás, a propósito da construção de ninhos.

Em circunstâncias em que há falta de locais de postura óptimos, as próprias actividades dos peixes podem criar as condições adequadas ao desenvolvimento dos ovos (Baylis, 1981).

Também a passagem da guarda ao transporte e especialmente à incubação oral, pode ter ocorrido a partir deste estágio.

A manipulação oral de ovos, embriões livres e larvas é um comportamento frequente em muitas famílias em que a guarda ocorre.

A incubação oral teria evoluído a partir da guarda, pela intensificação e elaboração da manipulação oral e retenção permanente dos ovos na cavidade bucal. Esta transformação seria especialmente favorável em condições em que escasseiam os locais de postura; em condições de grande instabilidade temporal do habitat, que tornam pouco provável a manutenção de um ambiente apropriado ao desenvolvimento durante o tempo necessário (Baylis, 1981); e ainda, em condições em que ocorre forte predação de ovos.

A guarda masculina deve ter servido igualmente de ponto de passagem para a guarda biparental, em circunstâncias em que existe competição extrema para os locais de postura e/ou grande predação de ovos, tais que um adulto sozinho dificilmente consegue defender um território e cuidar das crias.

A guarda biparental por sua vez, teria aberto o caminho à guarda exclusivamente maternal, como tem sido proposto para os ciclídeos (Gross & Sargent, 1985). Nesta família ocorrem espécies com guarda biparental, espécies com guarda maternal e espécies com incubação oral masculina e feminina.

Entre as espécies com guarda biparental, ocorre frequentemente uma certa divisão de tarefas entre os sexos, ocupando-se os machos mais activamente da defesa periférica do território e as fêmeas mais directamente do cuidado com os ovos. Em condições em que a competição para os locais de nidificação ou a predação abrandam, poderia ter-se dado uma expansão dos territórios dos machos tal que alguns machos teriam passado a incluir no seu território os ninhos de várias fêmeas. Poder-se-ia ter assim, atingido a situação em que os cuidados

parentais passaram a ser exclusivamente maternos.

Nos parágrafos precedentes, tem-se sublinhado o papel-chave que a guarda paternal pode ter desempenhado na evolução de outros padrões de cuidados parentais nos peixes. As várias trajectórias evolutivas que resultam deste conjunto de hipóteses são apresentadas na figura 1.

Este grupo de hipóteses tem a grande vantagem de tentar identificar as transições comportamentais que estiveram na origem de novos estilos de reprodução.

São explicitados os percursos evolutivos prováveis, o que permite confrontar as hipóteses com os dados disponíveis acerca da filogenia dos diferentes *taxa*.

Finalmente, trata-se de hipóteses compatíveis com a consideração de custos e benefícios, mas que não se limitam a formulações económicas abstratas.

Um denominador comum destes trabalhos, é admitirem que a territorialidade pré-adaptou os machos para a realização de cuidados parentais. Levanta-se assim, o problema de saber porque razão teria evoluído, inicialmente, a territorialidade durante a estação reprodutora. Por outro lado, fica por explicar porque razão a territorialidade ligada com a reprodução, teria evoluído mais frequentemente nos machos do que nas fêmeas. Estas questões serão abordadas na secção seguinte.

4.6. TAXAS DE GAMETOGENESE

Um dos poucos trabalhos que procura responder às questões que se acabam de formular é o de Baylis (1981). Para este autor, os ecossistemas de água doce, dado o seu confinamento, são particularmente desfavoráveis a produção de ovos planctónicos.

Uma vez que, normalmente, apenas uma fracção do substrato apresenta condições apropriadas para o desenvolvimento de ovos demersais, é de esperar a evolução de selectividade por parte dos peixes, na escolha dos locais de postura. Nestas condições, os machos podem competir pelos locais mais favoráveis e defende-los activamente contra potenciais competidores. Estariam assim criadas as condições para a emergência da territorialidade durante a

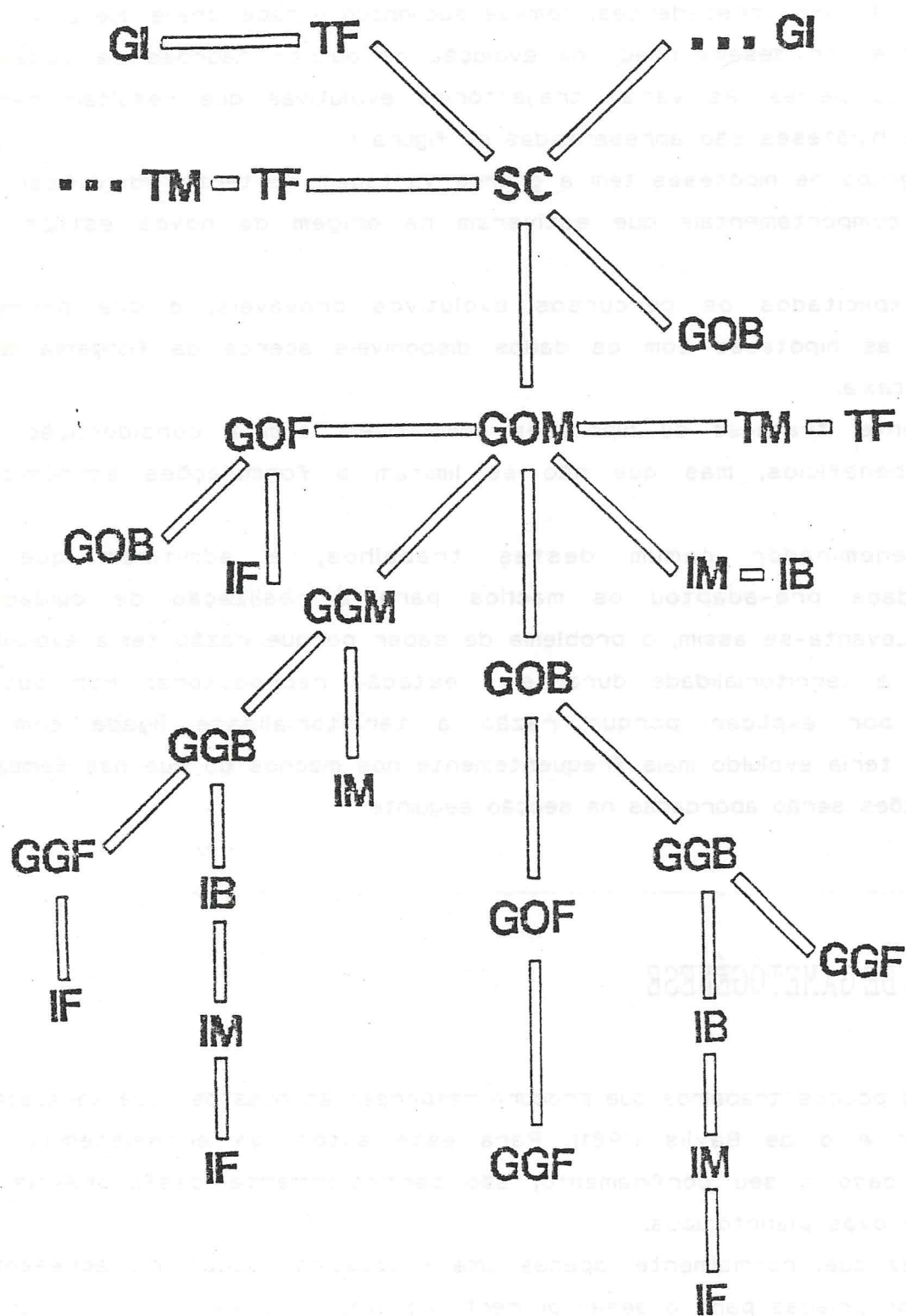


FIGURA 1 - Diagrama das trajetórias evolutivas hipotéticas através das quais se ligam os diferentes padrões de cuidados parentais, com base no princípio da procura do número mínimo de transformações susceptíveis de explicar cada mudança (para mais explicações, ver texto).

estação reprodutora.

Os machos envolver-se-iam com maior probabilidade do que as fêmeas na defesa dos locais de desova, dada a sua taxa mais elevada de gametogénese.

Para um macho, defender um território significa defender múltiplas oportunidades de se acasalar, sempre que uma fêmea madura surge nas imediações. A taxa de espermatogénese seria suficientemente rápida para permitir uma grande disponibilidade de esperma, que tornaria o sucesso reprodutor dos machos pouco dependente do número de gâmetas que produzem e, pelo contrário, muito dependente do número de fêmeas que conseguem atrair e de ovos que conseguem fecundar.

Pelo contrário para as fêmeas, o sucesso reprodutor estará limitado pelo número de óvulos que forem capazes de produzir.

Uma vez que a produção de óvulos, nas espécies de estação reprodutora longa, depende da quantidade de alimentos que as fêmeas conseguem obter, estas seriam mais afectadas, em termos de perda de fecundidade, pelos custos da defesa do local de desova.

Nos ambientes marinhos costeiros, a grande instabilidade temporal das condições do meio, exerceria pressões comparáveis às que se fazem sentir em água doce. No entanto, neste último caso, as oscilações temporais muito acentuadas dos vários parâmetros ambientais, favoreceriam espécies com transporte, capazes de mudar os descendentes de lugar quando as condições se tornam inadequadas.

Para Baylis (1981), ao contrário de Trivers (1972), a selecção sexual não ocorre especialmente entre os machos, por as fêmeas apresentarem cuidados parentais. A maior incidência de selecção sexual nos machos, seria uma consequência da diferença das taxas de gametogénese entre os sexos, sendo portanto anterior e, numa larga medida, independente da existência de cuidados parentais.

Esta diferença de taxas de gametogénese é afectada pela diferença de tamanho dos gâmetas masculinos e femininos. No entanto, torna-se desnecessário invocar um princípio de investimento diferencial nos gâmetas, como base para explicar a evolução dos cuidados parentais.

E de notar que, embora profundamente diferentes, as hipóteses de Trivers e Baylis têm um ponto importante em comum.

Baylis (1978, 1981) minimiza a diferença de tamanho entre óvulos e espermatozóides, já que para ele esta diferença seria apenas um dos vários factores responsáveis pela diferença nas taxas de gametogénese. No entanto, parece difícil minimizar de ânimo leve uma diferença de tamanho que pode ser

de quatro ou mais ordens de grandeza, a não ser como um elemento retórico para enfatizar a noção de "taxa".

Esta noção pode, segundo reconhece o próprio autor, significar, nuns casos, que os machos produzem mais gâmetas por unidade de tempo que as fêmeas; mas, noutros casos, exprime o facto de o macho produzir um número muito superior de gâmetas, quando a produção se concentra num episódio breve, em vez de se estender por uma estação longa.

É também o próprio autor que, a propósito da anisogamia em geral, reconhece que a noção de "taxa" corresponde à noção de "produtividade numérica" ou de "fecundidade" usada por outros autores. Quer se prefira o termo "taxa" ou o termo "fecundidade" (que tem a seu favor o facto de fazer, desde à muito, parte da terminologia biológica), o que parece importante reter é a diferença fundamental existente entre os sexos - **os machos produzem números muito maiores de gâmetas do que as fêmeas.**

Existe assim um excesso de espermatozóides, em relação ao número de óvulos produzidos. Apenas uma fracção desses espermatozóides poderá, portanto, tomar parte em fertilizações. Além disso, em cada episódio de fertilização, os machos podem emitir uma fracção reduzida do número total de espermatozóides que armazenaram.

Alternativamente podem produzir, em menos tempo que as fêmeas, uma nova reserva de gâmetas, capaz de lhes permitir novas fertilizações, enquanto as fêmeas precisam de mais tempo para produzir uma nova massa de óvulos maduros. Em qualquer dos casos o efeito é semelhante. Os machos terão grandes probabilidades de entrar em competição entre si, pelas oportunidades de fecundação, enquanto para as fêmeas, mais dificilmente surgirão condições em que o esperma se torne um recurso limitante. É portanto de esperar, mais ocorrências de selecção sexual entre os machos do que entre as fêmeas.

Os peixes não parecem, neste aspecto, constituir uma excepção em relação aos demais vertebrados e, provavelmente, aos animais em geral.

4.7. A SELECÇÃO SEXUAL E A EVOLUÇÃO DA GUARDA

Deixei expressamente para o fim deste capítulo, alguns argumentos que têm sido apresentados, envolvendo a escolha das fêmeas como um factor na evolução dos cuidados parentais.

Nos últimos anos tem-se escrito muito acerca da possibilidade das fêmeas escolherem machos que apresentem "bons genes" ou controlem recursos de qualidade superior.

Normalmente, os autores que invocam este tipo de argumentos reclamam-se herdeiros da argumentação de Fisher (1930).

Para este autor, um traço masculino pode ser seleccionado positivamente apesar de ser desvantajoso em termos de sobrevivência do seu portador. Se esse traço, por qualquer razão, for especialmente atractivo para as fêmeas, a sua frequência tenderá a aumentar na população, apesar dos inconvenientes para a sobrevivência dos machos. Entretanto, as fêmeas que escolherem os machos com esse traço, terão filhos "mais atractivos" e, portanto, estabelecer-se-á nas fêmeas selecção para a preferência dos parceiros com o fenótipo em questão.

Teoricamente, estes processos deverão originar uma selecção em escalada (runaway selection) que só se deterá quando o exagero do traço masculino for tal que, as desvantagens físicas da sua posse neutralizem os benefícios de atractividade que confere aos machos.

Esta hipótese teve uma grande importância teórica, porque fornecia uma interpretação darwinista coerente para a ocorrência de traços epigâmicos, por vezes tão exagerados que devem implicar sérios inconvenientes aos seus portadores.

Alguns autores modernos foram, no entanto, mais longe. Por exemplo, Zahavi (1975) propôs que um macho com um adorno que o torna menos viável, deverá ser preferido pelas fêmeas. Isto deveria acontecer porque, se apesar do "handicap", se encontra vivo e capaz de cortejar, deve possuir um conjunto de genes de "alta qualidade". Hamilton & Zuk (1982) argumentaram que os machos que executam paradas complicadas "demonstram às fêmeas" que têm genes "suficientemente bons" para resistir às infestações de parasitas.

Para uma discussão dos problemas relativos à selecção pelas fêmeas (selecção intersexual) e da que resulta da competição entre os machos (selecção intrasexual) e aos problemas metodológicos que se levantam ao seu estudo ver Bateson (1985).

No caso concreto dos peixes e da evolução da guarda, Ridley (1978) argumentou, por exemplo, que nas espécies que guardam, as fêmeas que frequentemente tentam comer os ovos e são expulsas do ninho pelos machos logo após a postura, podem estar a "testar" a qualidade dos parceiros. Se o macho deixa que os ovos sejam comidos, é um "guarda" de "qualidade duvidosa" e mais vale à fêmea reabsorver a energia contida nos seus óvulos, do que entregá-los à "guarda" de um macho que, provavelmente, os deixaria preda-los.

Argumentos contraditórios, mas de natureza semelhante, foram apresentados pelo mesmo autor, para pôr em causa a "escolha" pelas fêmeas na evolução da guarda.

São numerosos os exemplos de parasitismo sexual, de machos de espécies que "guardam". Machos de territórios vizinhos ou machos sem território, que frequentemente apresentam coloração e comportamento semelhantes às fêmeas, "assaltam" os ninhos na ocasião das posturas. Para Ridley (1978), a "escolha" pelas fêmeas de machos parentais, levaria a que um número crescente de machos se visse sem ovos e a pressão dos "assaltantes de ninhos" poderiam crescer, a ponto de inviabilizar a estratégia de "guarda".

Não nego a possibilidade de existência de processos de "escolha" pelas fêmeas. Nem ponho em causa que muitas das hipóteses que a invocam, sejam logicamente construídas. Parece-me, no entanto, que só com evidências sólidas e quando as hipóteses mais parcimoniosas são insuficientes, é conveniente aceitar este tipo de interpretações.

O "princípio de parcimónia" parece ser ainda um dos pontos de referência a ter sempre presente na elaboração de hipóteses em biologia.

Admitir, por exemplo, que uma fêmea "escolhe" machos com "bons genes", corresponde a admitir um processo de selecção que levanta os três problemas seguintes:

- O que são "bons genes" ?
- Quais os "indícios de qualidade" em que se poderia basear a escolha das fêmeas ?
- Quais os indicadores objectivos que nos permitem, a nós, comprovar a hipótese ?

Finalmente, trata-se de selecção que não actua em função de consequências imediatas das acções. A fêmea que "escolhe" um macho com "bons genes", "escolhe" um traço que em grande parte só se manifestará nos seus descendentes.

Até que ponto, a "boa qualidade" desses genes é suficientemente destacada do "ruído evolutivo", sobretudo dos numerosos processos aleatórios que podem afectar a aptidão dos indivíduos e o curso das oscilações das frequências génicas, para ser um fenómeno com efeitos tangíveis ?

Em muitas circunstâncias uma interpretação baseada em simples princípios

de organização perceptiva, tantas vezes revelados pelos estudos etológicos, pode ser bem mais que parcimoniosa (para uma discussão destes princípios ver Hinde, 1970, 1982).

As fêmeas podem "escolher" simplesmente os machos cujos traços são mais susceptíveis de **"chamar a atenção"** ou que fornecem estímulos mais efectivos para desencadear comportamentos de acasalamento. Estas "escolhas", baseadas na organização dos processos perceptivos, podem exercer uma pressão selectiva em favor de certos traços masculinos, independentemente das vantagens ou inconvenientes a longo prazo quanto à "qualidade" dos genes.

A existência de estímulos supra-normais, combinações artificiais de traços que são mais efectivas para desencadear determinado comportamento que as combinações naturais (ver Tinbergen, 1951; Eibl-Eibesfeldt, 1970), resulta muitas vezes simplesmente da organização dos mecanismos sensoriais e perceptivos e dos processos de atenção (Hinde, 1970). **Pode, assim, haver evolução de traços masculinos que à partida nada indicam sobre a aptidão dos indivíduos, mas que são simplesmente mais atractivos para as fêmeas, porque activam mais eficazmente os mecanismos perceptivos adequados.**

O processo poderia mesmo intensificar-se, sem haver a necessidade de postular a segunda parte da hipótese de Fisher (1930), isto é, sem postular a instalação de selecção nas fêmeas para uma maior preferência pelos traços "atractivos". Esta selecção, como já se disse, foi postulada por Fisher presumindo que os filhos das fêmeas que "escolhem" machos "atractivos" seriam eles próprios, mais provavelmente, machos particularmente "atractivos".

Mesmo sem mudanças evolutivas nos mecanismos perceptivos das fêmeas, a selecção poderá continuar a produzir machos com os traços "atractivos" mais e mais acentuados. Este processo deverá prosseguir até que, eventuais inconvenientes da posse desses traços, se tornem suficientemente pesados para contrabalançar as suas vantagens em termos de sucesso reprodutor. Esta trajectória poderá ter lugar sem a necessidade de invocar quaisquer considerações sobre a "boa ou má qualidade" dos genes ou sobre a utilização pelas fêmeas de indicadores indirectos de aptidão dos parceiros.

De facto, estas últimas possibilidades envolvem formas mais indirectas de selecção e, portanto, o princípio de parcimónia desaconselha o recurso a elas, a não ser que as interpretações mais simples possam ser claramente excluídas.

As considerações precedentes levam-me a encarar, à partida como mais fecundos os argumentos postos nas secções anteriores do que os argumentos referidos na presente secção, acerca da "escolha" pelas fêmeas.

Existe, no entanto, uma situação em que as fêmeas parecem exercer uma forte selecção estabilizadora sobre os comportamentos dos machos. Quando num grupo evolui guarda paternal, não é apenas o comportamento dos machos que muda. Uma vez instalada a guarda, o comportamento de acasalamento é tal que, as fêmeas só desovam quando existem machos com ninhos. Não conheço excepções a esta regra em nenhuma das famílias de peixes com guarda.

Estas características do comportamento das fêmeas das espécies com guarda, nada têm que ver, em princípio, com os "bons ou maus" genes dos machos. Uma interpretação muito mais simples consiste em considerar que, quando existem cuidados parentais que contribuem eficazmente para uma maior sobrevivência dos embriões, as fêmeas que se acasalam com machos sem ninho terão muito menores probabilidades de êxito no desenvolvimento dos seus descendentes. Em muitos casos, a remoção experimental do macho parental leva à morte de toda a postura em pouco tempo (Wirtz, 1978; Santos, 1985; Almada et al., em preparação).

Esta selectividade das fêmeas tenderá a estabilizar os comportamentos parentais dos machos, dificultando a inversão do processo, isto é, a evolução para formas sem cuidados parentais. Ela parece, nomeadamente, ajudar a compreender porque razão, apesar de em muitas espécies com guarda paternal existir uma forte pressão de machos parasitas sem ninho, estes se mantêm em equilíbrio na população com os machos parentais, sem os substituírem inteiramente. Se as fêmeas não desovam na ausência de um macho com ninho, o sucesso dos machos parasitas ficará na dependência da presença de um mínimo de machos parentais, mesmo que os parasitas tenham a seu favor a ausência de esforço da guarda.

Uma situação semelhante ocorre, provavelmente, nas espécies em que as fêmeas são mais estimuladas a desovar em ninhos que já contêm ovos. Esta "preferência" das fêmeas, demonstrada em pelo menos três espécies *Gasterosteus aculeatus* (*Gasterosteidae*) (Ridley & Retchen, 1984), *Cottus gobio* (*Cottidae*) (Marconato & Bisazza, 1986) e *Parablennius sphyinx* (*Blenniidae*) (Kraak, 1989) pode alterar radicalmente o balanço de custos e benefícios resultantes dos cuidados parentais para os machos, contribuindo também para a estabilização da guarda paternal.

Dos parágrafos precedentes resulta uma conclusão de ordem mais geral. As mudanças de estilo de reprodução não se limitam, em princípio, a transformações no comportamento de um sexo. Envolvem alterações do sistema de

relações socio-sexuais e qualquer tentativa para as compreender implica a consideração do papel de todos os intervenientes no processo: progenitores e descendentes e competidores dos adultos.

CAPÍTULO 5 - BALANÇO CRÍTICO E ORIENTAÇÕES PARA A PRESENTE ABORDAGEM

Da exposição realizada no capítulo anterior sobressai o facto de várias das hipóteses até agora avançadas não serem mutuamente exclusivas e se referirem a problemas de níveis distintos. Vale a pena salientar os pontos de concordância entre as que parecem mais interessantes, e que se podem resumir nas proposições seguintes:

1. A generalidade das hipóteses reconhece a guarda paternal como um ponto de passagem importante para outras formas de cuidados parentais;
2. A maioria dos autores reconhece que a territorialidade dos machos combinada com posturas múltiplas por parte das fêmeas, deve ter sido um precursor importante da guarda masculina. Muitos dos comportamentos que caracterizam a guarda paternal devem ser filogeneticamente derivados de comportamentos territoriais;
3. A generalidade dos autores reconhece a importância da fertilização externa como um factor relevante na evolução dos comportamentos parentais nos peixes ósseos. Estes comportamentos, que correspondem a forma predominante de cuidado parental neste grupo, são excepcionais noutros animais (excepto entre os anfíbios com fertilização externa e alguns outros *taxa* revistos por Ridley, 1978);

A explicação mais parcimoniosa para o papel da fertilização externa na evolução dos cuidados parentais, parece ser a seguinte: em animais com fertilização interna, como as aves e os mamíferos, decorre um lapso de tempo, que pode ser muito grande, entre a inseminação e a emissão dos

descendentes pela fêmea. Especialmente nos mamíferos com uma gestação de semanas ou meses, esse intervalo é particularmente longo. Se não houver um mecanismo social prévio que mantenha os machos junto das fêmeas durante todo esse período, dificilmente estes poderão apresentar cuidados parentais, por maiores vantagens que pudesse haver para eles. Nos peixes, ambos os sexos se encontram junto dos zigotos quando a fertilização é externa e, portanto, à partida é muito mais fácil a evolução de cuidados paternos, se outras razões os favorecerem.

4. A maioria dos autores concorda no facto da guarda paternal nos peixes não implicar à partida, para os machos, custos impeditivos de novos acasalamentos, ao contrário do que se passa quando os comportamentos parentais envolvem a alimentação intensiva dos descendentes.

Em alguns casos, a preferência das fêmeas por desovarem em ninhos que já contêm ovos, pode mesmo fazer da permanência junto a um ninho, um factor de atractividade capaz de proporcionar aos machos oportunidades acrescidas de acasalamento.

5. A maioria dos autores concorda na importância que tiveram na evolução dos comportamentos parentais nos peixes o crescimento indeterminado e o aumento acelerado da fecundidade das fêmeas com o tamanho do corpo. Estas características, combinadas com a possibilidade de produzir um número variável de ovos, durante uma estação reprodutora longa, em função da nutrição, favorecem, nos climas tropicais e temperados quentes, fêmeas que maximizem o esforço de alimentação e conversão de alimento em ovos e, portanto, a fecundidade.

No caso dos machos, a fecundidade muito elevada à partida torna o sucesso reprodutor menos directamente dependente das disponibilidades energéticas. Assim, em muitas situações, o impacto do esforço parental no sucesso reprodutor futuro, tenderá a fazer-se sentir menos intensamente se os cuidados forem dispensados pelos machos.

As considerações expostas nos parágrafos anteriores, parecem mais relevantes que os argumentos relativos ao investimento passado, ao grau de "certeza da paternidade" ou à ordem de emissão dos gametas.

Para terminar este capítulo, parece útil apresentar alguns comentários que ajudam a definir as orientações da investigação exposta na Parte II.

5.1. NÍVEIS DE ANÁLISE

Do conjunto dos trabalhos revistos sobressai a diversidade dos níveis de análise.

Alguns desses trabalhos referem-se à história filogenética dos diferentes padrões de cuidados parentais. Procuram identificar os percursos evolutivos mais prováveis que conduziram a diversidade observada.

Um outro nível de argumentação refere-se à economia de cada sistema. Trata-se de identificar custos e benefícios prováveis e, a partir dessa análise, detectar eventuais direcções de mudança do sistema, que conduzam a benefícios mais elevados relativamente aos custos.

Finalmente, um outro nível de argumentação refere-se às circunstâncias ecológicas em que certos tipos de cuidados parentais terão maior êxito ou maior possibilidade de emergir.

Como articular estas três abordagens: filogenética, económica e ecológica?

Todas elas têm como alicerce a noção de selecção natural. Todas elas se referem a problemas evolutivos. No entanto, parece útil diferenciar estes três níveis para os poder relacionar depois.

5.1.1. Análise filogenética

A evolução é um processo histórico. Antes de propor explicações, há que tentar reconstruir o curso dos acontecimentos.

Embora não se disponha de fósseis dos comportamentos parentais de espécies extintas, o método comparativo é a ferramenta de trabalho essencial neste domínio. Dispomos por um lado de evidência, **independente do comportamento**, acerca das relações filogenéticas entre as formas vivas. Esta, fornece o quadro de referência com o qual se pode confrontar a distribuição dos vários tipos de cuidados parentais. Torna-se assim, possível formular hipóteses acerca das transições prováveis entre diferentes modos de reprodução, a partir da sua distribuição filética actual.

A par desta análise filética temos a possibilidade de realizar o que

chamarei de "análise logística ou ergonómica". Há comportamentos que só podem, logicamente, ter lugar, se outros estiverem já anteriormente presentes. Para ilustrar esta ideia com exemplos triviais pode dizer-se que, os cuidados de larvas dificilmente poderiam ter surgido se um dos progenitores não estivesse já anteriormente presente junto dos ovos. Esta consideração permite concluir, com uma razoável segurança, que os cuidados de larvas devem ter surgido a partir de formas com cuidado dos embriões. Do mesmo modo, sem fertilização externa e/ou sem qualquer ligação do macho à fêmea e/ou ao local de postura, dificilmente poderia haver cuidados parentais.

Este tipo de análise consiste em identificar, no funcionamento de um processo global, regras de interdependência e constrangimentos que condicionam as direcções prováveis de uma eventual mudança. É portanto, uma forma de análise complementar ao método comparativo, que é a base de toda a análise de transições evolutivas.

Além da análise filética e logística, o método comparativo permite frequentemente encontrar formas intermédias que sugerem fortemente o caminho percorrido na origem histórica de um dado traço. Por exemplo, a existência de formas intermédias entre a guarda e o transporte (ver Capítulo 3), ajuda a consolidar a hipótese de que existem estreitas relações entre estas duas formas de cuidados parentais, superficialmente tão diferentes.

5.1.2. Análise económica

As considerações económicas têm de se subordinar aos dados disponíveis sobre a história evolutiva. Por problemas como: saber se para um dado sexo é melhor "cuidar" ou "desertar", em abstrato, é um exercício perigoso, uma vez que não estamos perante uma população concreta cuja variabilidade comportamental podemos estudar de forma precisa. Há várias razões que justificam esta asserção. Entre elas referirei as seguintes:

- a) A selecção natural não actua sobre um leque ilimitado de opções, em é o único factor de evolução.

Mesmo que certa combinação de traços fosse particularmente vantajosa, a selecção só a poderia "escolher" depois dos seus elementos constituintes estarem presentes na população. Mesmo que as

circunstâncias históricas os fizessem surgir, a selecção só os poderia reter se as pressões selectivas fossem suficientemente fortes para se sobreporem ao que se pode designar como "ruído evolutivo". Este inclui processos que afectam a evolução, mas que não geram adaptações. Entre eles há que salientar os processos aleatórios (como a deriva genética); os efeitos de "arrastamento" de caracteres que resultam, nomeadamente, de interdependências na expressão de vários genes e dos fenómenos de pleiotropia; o "efeito de boia", que se produz quando os genes têm localizações muito próximas nos cromossomas, que reduzem ao mínimo as possibilidades de recombinação; etc.

- b) Custos e benefícios têm de ser medidos, que mais não seja, através de indicadores indirectos.

Só o poderemos fazer, para populações bem determinadas, se dispusermos de um conhecimento bastante detalhado da respectiva história natural. Ora, quando um modo de reprodução muda e, sobretudo se a transformação é profunda, não é apenas um elemento isolado que se altera. É o funcionamento global de todo um sistema que se transforma (ver Capítulo 4, secção 4.1.). Os termos da sua economia podem portanto, ser radicalmente transformados, de modo que não é possível reconstruir, com um mínimo de exactidão, os termos do balanço de uma forma ancestral que se encontra extinta.

Darei um exemplo que me parece suficiente. Em muitas espécies de água doce com ovos demersais e sem guarda, estes são espalhados numa área relativamente vasta, por exemplo entre cascalho, sobre a vegetação, etc. (Balon, 1975, 1984).

A protecção de ovos não guardados contra os predadores parece basear-se numa de três estratégias:

- colocar os ovos em locais geralmente pobres em recursos e pouco prospectados, como o leito de correntes fortes;
- dispersá-los, de tal modo que, a probabilidade de serem todos descobertos é pequena;
- aglomerá-los, de tal modo que os predadores locais não sejam capazes de os consumir a todos (Keenleyside, 1979).

Em taxa em que evoluíram comportamentos de guarda, as posturas são tipicamente concentradas num espaço suficientemente pequeno, que permite a sua defesa efectiva. Por outro lado, muitos grupos radiaram para habitats em que, sem a guarda dificilmente haveria possibilidades dos ovos se desenvolverem. É, por exemplo, o caso de muitos centrarquídeos que nidificam em fundos com vasa, que é activamente removida pelo macho que guarda e ventila os ovos (Keenleyside, 1979).

Nos estádios iniciais de evolução da guarda poderia ter sido possível a "opção evolutiva" de "ficar" ou "abandonar" a postura. Nas formas especializadas actuais com guarda, em muitos casos, a deserção significa já obrigatoriamente, perder toda a postura e, portanto, não tem sentido perguntar "o que é melhor para o macho: "ficar" ou "desertar" ?".

Muitas vezes, a postura está de tal modo localizada que seria destruída em massa pelos predadores. Em muitas circunstâncias, já nem sequer existe substrato natural de postura, nem ambiente compatível com o desenvolvimento, sem a acção do progenitor.

Finalmente, como se disse no capítulo anterior, a evolução da guarda não é apenas a evolução dos comportamentos do sexo que a pratica. Implica normalmente, uma mudança global nos comportamentos de corte de ambos os sexos, nos respectivos balanços bioenergéticos, etc. Em muitos casos, na ausência de um ninho, o macho nem sequer pode induzir as fêmeas a desovar.

Esta mesma linha de raciocínio implica o seguinte:

- As posturas múltiplas e a poligenia foram provavelmente condições importantes nas fases iniciais da evolução da guarda paternal. No entanto podem, em muitos grupos, ter surgido mais tarde circunstâncias especiais que levaram os machos, que estavam já vinculados a cuidar para se reproduzirem, a passar da guarda ao transporte ou à incubação oral. Isto, mesmo quando o número de ovos que podem cuidar é inferior ao que uma só fêmea é capaz de produzir. Como parece ser o caso de *Bagre marinus* (*Ariidae*) (Ridley, 1978) e *Tilapia dolloi* (*Cichlidae*) (Asch citado em Oppenheimer, 1970), espécies com incubação oral paterna.

As considerações precedentes não significam que as dimensões económicas sejam irrelevantes ou impossíveis de abordar. Pretendeu-se, sobretudo, mostrar que a análise económica tem de se subordinar à informação histórica disponível e também que há que ter a maior precaução ao inferir das populações actuais para os cenários do passado.

Mais do que especular sobre qual a solução óptima para um problema, parece sobretudo útil recorrer a este tipo de análise para identificar aquilo que é economicamente inviável.

Com todos os perigos da metáfora, tentarei ilustrar este ponto com uma imagem. Uma mistura de oxigénio e hidrogénio, nas proporções certas, pode converter-se em água de forma explosiva. No entanto, se não se estimular a mistura e se ela for mantida em condições estáveis de temperatura, pressão, etc., poderia permanecer anos e anos sem reagir de forma detectável.

As equações da termodinâmica permitem-nos afirmar com segurança que a mistura se transformará em água, sem necessidade de trabalho exterior. Permitem-nos, igualmente, afirmar que é inviável realizar o processo inverso, sem fornecer energia ao sistema. Nada nos dizem, no entanto, sobre quando, se, e com que velocidade, a reacção terá lugar. Entretanto, o frasco pode até abrir-se, dispersando-se os dois gases sem que a reacção tenha acontecido.

5.1.3. Análise ecológica

Também as considerações ecológicas têm de ser encaradas numa perspectiva histórica.

A distribuição actual dos diferentes modos de cuidados parentais entre habitats não é, só por si, indicativa de que, dadas condições ambientais favorecem a origem de cada um deles. Como já foi referido, há que ter em conta várias hipóteses:

- Um dado modo de comportamento pode ter "aberto as portas" de alguns biótopos à colonização - **Pré-adaptação**;
- O padrão de distribuição actual pode traduzir simplesmente o facto de certos ambientes terem actuado como filtros, excluindo espécies com outros estilos de reprodução e outras exigências, enquanto permite a

continuidade da realização de outros modos de reprodução, igualmente viáveis naquelas como noutras condições - **Filtragem**;

- Um dado ambiente pode ter favorecido a emergência de outros traços que, por sua vez, pré-adaptaram os organismos para a emergência de um novo modo de reprodução - **Correlação Indirecta ou Associação Secundária**;
- Determinados ambientes podem oferecer oportunidades particularmente abundantes para a radiação de grupos, cujo modo de reprodução impõe exigências que sejam facilmente satisfeitas nas condições aí vigentes - **Facilitação**;
- Finalmente, um novo modo de reprodução pode ter efectivamente evoluído nesse ambiente, sob a acção de pressões selectivas por ele exercidas, único caso em que se pode legitimamente falar de **Adaptação**.

Mesmo quando é possível afirmar, com razoável segurança, que uma alteração no modo de reprodução se originou em um dado ambiente e teve carácter adaptativo, não se justifica a adopção de um determinismo ecológico estrito. É preciso não perder de vista que, tal como foi referido a propósito das condições económicas, **o ambiente não cria as variantes. A selecção natural só pode actuar sobre o leque de variantes presentes na população e só um conjunto particular de circunstâncias históricas as poderá reunir, no lugar e no momento em que podem ser vantajosas.**

Se na história dos organismos que ocorrem numa dada área, não surgiram os elementos necessários para a evolução de um dado traço, a fauna dessa área não apresentará esse carácter que, se tivesse surgido poderia ser, eventualmente, muito vantajoso.

As águas doces ilustram vários dos fenómenos que acabo de referir. Formas com ovos pelágicos, são particularmente desfavorecidas, em contraste com o que ocorre em mar aberto. Em muitas linhagens de origem marinha, que invadiram secundariamente águas doces, emergiram ovos mais densos que a água, que não se encontram nos seus parentes próximos marinhos. É, por exemplo, o caso de *Lota lota* (*Gadidae*) (Balon, 1975).

Os ovos demersais são uma das pré-condições para o surgimento da guarda. A maior incidência de famílias com guarda nas águas doces (ver Capítulo 2 desta Parte e da Parte II), pode, em grande parte, resultar simplesmente da

maior incidência de ovos demersais nestas condições.

Outros grupos de origem marinha, como as famílias *Cottidae*, *Gobiidae* e *Blenniidae*, que antes da colonização das águas doces já deviam apresentar complexos comportamentos de guarda paternal, instalaram-se nestas águas sem grandes modificações de fundo no seu modo de reprodução.

Finalmente, enquanto nas regiões Neárticas os centrarchídeos (grupo com guarda generalizada) radiaram fortemente, nada de parecido ocorreu nos Perciformes das águas doces europeias (Balon, 1975). No entanto, isto não significa que na Europa as condições ambientais sejam desfavoráveis à guarda. A a testá-lo estão os êxitos das introduções de *Lepomis* e *Micropterus* (*Centrarchidae*) nas nossas águas, com efeitos tantas vezes desastrosos para a ictiofauna local.

5.2. HIPÓTESES COMPLEMENTARES CONSIDERADAS NA PRESENTE TESE

Perante o conjunto das hipóteses expostas no capítulo anterior, parece-me não haver motivos razoáveis que levem a propor novos modelos teóricos para explicar a origem das diferentes formas de cuidados parentais.

As ideias expostas nas proposições 1 a 5 do presente capítulo (páginas 63 e 64), parecem uma boa base para uma abordagem global do problema. O que parece oportuno é integrar o conjunto de hipóteses num quadro, capaz de integrar os diferentes níveis de análise: evolutiva, económica e ecológica.

Existem dois pontos particulares que parecem, no entanto, merecer uma nova elaboração conceptual.

O primeiro refere-se à necessidade de encarar com maior atenção, a evolução dos modos de reprodução como evolução de sistemas sociais integrados. Em particular, tem-se considerado insuficientemente o papel do comportamento das fêmeas, das estruturas dos ovos e dos padrões da ontogenia na evolução dos estilos de reprodução.

Quando a evolução da guarda se deu em linhagens cujas formas ancestrais já apresentavam ovos demersais, o modelo proposto por Baylis (1981) parece oferecer uma interpretação adequada. Esta trajectória evolutiva parece ter surgido recorrentemente em várias linhagens de Ostariophysi de águas doces

(ver Parte II). No entanto, sobretudo em formas marinhas, como procurarei demonstrar, existem muitas linhagens em que a condição primitiva parece ter sido a produção de ovos planctónicos. Nestes casos, a evolução subsequente de cuidados parentais só deve ter sido possível em circunstâncias em que as fêmeas passaram, secundariamente, a produzir ovos demersais. Este parece ser o caso das famílias *Sparidae* e *Labridae* (ver também Parte II).

Em segundo lugar, não parece adequado considerar, como faz Baylis (1981), que a emergência da territorialidade dos machos se relacione exclusivamente com a existência de posturas demersais e competição para os locais de desova. Em muitas famílias marinhas, com ovos planctónicos, a territorialidade dos machos está fortemente desenvolvida (ver por exemplo, Keenleyside (1979) e Thresher (1984)). E, nomeadamente, o caso de várias espécies das famílias *Labridae*, *Scaridae* e *Acanthuridae*.

Introduz-se assim, uma nova dimensão, a da estrutura social primitiva, entre os factores que podem influenciar a evolução dos cuidados parentais, em particular da guarda.

Parece de admitir que a guarda paternal pode ter emergido através de trajectórias evolutivas distintas. Nos peixes de água doce com ovos demersais não guardados, o percurso deve ter sido frequentemente o proposto por Baylis (1981). No entanto, em grupos marinhos com ovos pelágicos, a emergência da guarda paternal deve ter seguido trajectórias com outros passos.

Na sequência proposta por Baylis (1981), a partir de uma forma ancestral com ovos demersais não guardados, passou-se à guarda paternal através de uma etapa intermédia. Esta seria caracterizada pelo estabelecimento de uma forte territorialidade nos machos durante a época de reprodução, estreitamente relacionada com a competição pelos locais de desova. Uma vez que em muitos grupos marinhos, a territorialidade dos machos não se relaciona com o controle de substratos de postura (dado que os ovos são planctónicos), é de admitir que devem ter actuado outras pressões sociais que determinaram a emergência da territorialidade.

Existem sistemas de acasalamento em que os machos seguem activamente as fêmeas maduras, movendo-se muitas vezes com elas em cardumes, para as águas onde se efectua a desova. E, por exemplo, o caso dos peixes da família *Mugilidae* (Thresher, 1984) e *Clupeidae* (Keenleyside, 1979). Nestes casos, embora os machos tenham um papel activo na corte (por exemplo, através de perseguições e de contacto da cabeça com a zona genital da fêmea), é esta que, ao mover-se, conduz o macho ou machos que a seguem durante a desova.

Padrões de acasalamento deste tipo, com mais ou menos variantes, são provavelmente os mais comuns em espécies pelágicas que se movimentam em cardumes sobre áreas muito vastas, como muitos clupeídeos e scombrídeos.

Também em formas de água doce se observam padrões deste tipo, em espécies que possuem ovos demersais dispersos, como muitos ciprinídeos (por exemplo, *Cyprinus carpio* (Keenleyside, 1979)).

Nestas condições, as transformações evolutivas no comportamento, conducentes à emergência da guarda paternal, parecem logicamente ter que passar por um conjunto de modificações prévias dos mecanismos de acasalamento. Entre elas há que referir a restrição das áreas de desova a zonas suficientemente pequenas, para que os machos aí possam permanecer. Um macho que estabelece um território de acasalamento e a ele se fixa, fica sem a possibilidade de seguir activamente as fêmeas fora dos limites daquele. Torna-se, portanto, dependente dos movimentos das fêmeas para se reproduzir. A territorialidade masculina durante a época de reprodução só será viável se, ao estabelecer um território numa dada área, cada macho tiver uma probabilidade média substancial de ser "visitado" pelas fêmeas maduras. Ora, isto só parece possível se se verificar uma das condições seguintes:

- Em formas sedentárias, quando os movimentos das fêmeas forem suficientemente restritos e a sua densidade suficientemente elevada.

Neste caso, um macho pode defender uma área que tem boas probabilidades de incluir as áreas vitais de algumas fêmeas ou ser "visitado" por elas com certa frequência.

- Alternativamente, em formas com grande mobilidade, o estabelecimento de territórios só será viável se ambos os sexos se deslocarem para zonas de desova muito mais circunscritas que a área total em que os peixes se movimentam.

Neste caso, a densidade de peixes nas áreas de reprodução, em particular de fêmeas, poderá tornar-se suficiente para que a permanência dos machos nos territórios não implique perdas excessivas de oportunidades de acasalamento. Espécies que se movem para junto de elementos conspícuos do habitat para desovar, como maciços rochosos, pequenas baías costeiras, etc., concentrando-se temporariamente em números elevados numa área restrita, parecem satisfazer uma pré-condição importante para a emergência da territorialidade nos machos. Peixes das famílias *Sparidae*, *Lutjanidae* e outras com elas

relacionadas (Thresher, 1984), ilustram esta situação.

Além da territorialidade masculina, durante a reprodução, ser apenas viável quando existe uma certa previsibilidade de acasalamento para os indivíduos que se vinculam a um local, a evolução desta para a guarda paternal, só poderá ter lugar se os ovos forem demersais e suficientemente concentrados no espaço para serem efectivamente "defensáveis".

Em muitas espécies marinhas, em que os machos são territoriais e não existe guarda, os territórios podem atingir dimensões de várias dezenas ou centenas de metros quadrados. É, por exemplo, o caso do labrídeo *Coris julis* no Mediterrâneo (Lejeune, 1985). Nesta espécie, os machos patrulham de forma bastante exaustiva todo o seu território, cortejando as fêmeas que nele penetram. Estas movem-se assim, por entre um mosaico de territórios adjacentes, de vários machos.

É improvável que um sistema social deste tipo seja compatível com a evolução da guarda paternal, já que a área patrulhada é tão vasta, que o macho dificilmente pode controlar, ao mesmo tempo, toda a extensão do território. Se um predador de ovos aí penetrar, só acidentalmente será detectado pelo macho com brevidade bastante para que o território possa, de algum modo, oferecer protecção aos ovos. Nestas condições, excepto se os ovos forem tóxicos ou dispuserem de algum mecanismo especial de protecção, a melhor estratégia parece ser, pelo menos no mar, a emissão de ovos planctónicos rapidamente dispersos na coluna de água. É justamente isto que acontece num grande número de famílias de peixes marinhos, em que os machos defendem territórios de acasalamento extensos.

Só com posturas concentradas numa área muito reduzida e a partir de um sistema socio-sexual em que os machos pouco se afastam deste lugar, é que a territorialidade pode abrir caminho à guarda paternal. A restrição do território a um pequeno espaço, marcado por acidentes topográficos que o tornem conspícuo para as fêmeas, é mais provável em espécies sedentárias, muito ligadas ao substrato e de dimensões reduzidas. Parece portanto valer a pena examinar a hipótese segundo a qual, a predominância de espécies benthicas e de pequenas dimensões, entre as formas que apresentam guarda paternal nos recifes de coral, se dever à maior probabilidade de evolução de territórios muito pequenos nestas condições. Estes, por seu turno, proporcionariam possibilidades para a evolução de posturas demersais localizadas.

Nas Partes II e III do presente trabalho, esta hipótese será discutida em

maior detalhe.

Por seu turno, a emergência da guarda pode ter criado condições que tornaram possível a evolução ulterior de ovos maiores, já que a segurança de cada zigoto aumentou. Assim, a existência de uma correlação entre a presença de guarda e de ovos de dimensões superiores à média (Barlow, 1981; Thresher, 1984), pode ser o resultado de um processo evolutivo posterior à emergência da guarda. O grande tamanho dos ovos não seria uma causa da evolução da guarda. Seria a guarda que tornou possível o aumento do tamanho.

Um acréscimo do tamanho dos ovos implica, no entanto, uma redução da fecundidade das fêmeas, se as dimensões destas não se alterarem. Trata-se de repartir a biomassa susceptível de aplicação à produção de ovos por menos unidades, cada uma delas correspondente a uma fracção maior da disponibilidade total.

Passos nesta direcção só devem ser viáveis se existir um nível suficientemente alto de segurança das posturas ou, por outras palavras, se a taxa de mortalidade durante o período embrionário for pequena. De contrário, a estratégia baseada na produção e dispersão do maior número possível de ovos com reservas reduzidas ao mínimo necessário para assegurar o desenvolvimento, será uma opção mais vantajosa. Só ovos "guardados" ou colocados em lugares particularmente seguros, poderão viabilizar um acréscimo do tamanho das reservas. Procurarei fundamentar esta hipótese na Parte II deste trabalho, apresentando evidência que apoia o ponto de vista de que o incremento do tamanho dos ovos ocorreu independentemente em linhagens com guarda, por um lado e, por outro lado, noutras que os colocam em habitats intermareais com elevada protecção natural contra os predadores.

Em águas doces, como já se referiu, zonas com corrente forte e fundos de cascalho e áreas de vegetação marginal, parecem constituir habitats de postura também particularmente seguros, que favorecem o incremento do tamanho dos ovos.

Finalmente, será discutida a hipótese segundo a qual o incremento do tamanho dos ovos, deve ter constituído uma pré-condição importante para a evolução da guarda de larvas, do transporte e da gestação interna. Assim se explicaria a associação existente em distintas linhagens, entre guarda paternal e gestação interna. No entanto, estas mudanças, em especial da guarda para a gestação interna, implicam novas transformações na morfologia e fisiologia dos órgãos reprodutores, nos comportamentos de acasalamento e nos processos ontogenéticos.

No caso da guarda de larvas, em que a necessidade lógica destas

transformações é menos aparente, é importante referir que para que as larvas possam ser "guardadas" é necessário que exista a possibilidade de encontrarem alimento em quantidades suficientes, nas imediações do ninho.

Um dos caminhos evolutivos que forneceu uma solução para este problema, passou pela emergência de larvas com regime de nutrição detritívoro ou bentívoro, como acontece em vários ciclídeos (ver Baerends & Baerends-van Roon, 1950). Esta condição significa um desvio substancial do modo de alimentação baseado na captura de zooplâncton, que corresponde ao padrão básico de obtenção de alimentos das larvas dos peixes ósseos. A captação de alimentos em superfícies, em contraste com a captação de alimentos na coluna de água, deve ter constituído uma pré-condição que abriu caminho à emergência de uma forma de nutrição ainda mais especializada: a remoção pelas larvas de muco da epiderme dos pais.

Como conclusão desta parte do trabalho direi que, independentemente do mérito específico das hipóteses propostas, se torna claro que a evolução dos modos de reprodução nos peixes nos obriga a considerar todos os elementos intervenientes no processo: machos, fêmeas, ovos, embriões e larvas.

Ao mesmo tempo fica demonstrada, ou pelo menos assim espero, a necessidade de considerar os vários percursos evolutivos alternativos e a utilidade do emprego do que chamei regras de análise logística ou ergonómica, isto é, identificar as condições que resultam da própria organização do processo reprodutivo e de cuja presença prévia depende a possibilidade de emergência de outras transformações.

Terminarei, referindo que na aplicação destas ideias e critérios, é importante ter em mente o tão velho e ainda tão útil Princípio da Continuidade Evolutiva. Este é, no fundo, a aplicação à biologia do Princípio de Parcimónia e da Teoria das Probabilidades. Na análise de uma grande transformação, é mais provável esperar uma sucessão de pequenos passos que um grande salto, como tão oportunamente referiu Sacarrão (1986c).

PARTE III

Metodologia e Resultados

OBJECTIVOS

Os textos que se seguem constituem o corpo central da presente tese. Neles procurarei expor os principais resultados da investigação e as metodologias em que se basearam.

Os objectivos que me propus atingir foram os seguintes:

- 1 - Proceder à compilação dos dados disponíveis na literatura acerca da distribuição taxonómica dos diferentes tipos de cuidados parentais nos peixes ósseos;
- 2 - Identificar os padrões mais prováveis de relações evolutivas entre os diferentes tipos de cuidados parentais;
- 3 - Analisar a incidência dos diferentes tipos de cuidados parentais em diferentes condições de habitat, especialmente no que toca à comparação de biótopos de água doce e de biótopos marinhos e à comparação de formas de baixa e alta latitude.

CAPÍTULO 1 - METODOLOGIA

1.1. CONSIDERAÇÕES GERAIS

Da exposição dos objectivos propostos resulta claro que, o ponto de partida da presente investigação, teria que consistir numa compilação, o mais exhaustiva possível, da informação existente acerca dos modos de reprodução nos diferentes *taxa* da classe Osteichthyes.

A partir deste levantamento, a tarefa primordial consistirá em procurar

estabelecer os padrões de relações filogenéticas prováveis entre os diferentes tipos de cuidados parentais. Independentemente desta análise filogenética, proceder-se-á à análise da distribuição ecológica dos tipos de cuidados dos diferentes *taxa*. O objectivo final será cruzar a informação relativa à filogenia com a informação relativa à distribuição ecológica, tendo como perspectiva tentar discernir até que ponto diferentes contextos ambientais afectam os padrões de relações evolutivas entre os cuidados parentais.

Desde os primeiros contactos com os dados publicados, tornou-se evidente que os diferentes cuidados parentais surgiram **repetida e independentemente** em linhagens distintas. Não se trata pois, de identificar acontecimentos evolutivos únicos que marcassem a transição de um tipo de cuidado para outro, mas de discernir, na diversidade de relações existentes, os padrões que sobressaem pela sua mais frequente recorrência.

É claro que a análise ecológica numa situação desta natureza, apresenta dificuldades especiais. De facto, uma diferença na frequência relativa de vários tipos de cuidados, por exemplo entre habitats ou entre zonas climáticas, pode ser devida a vários factores. Entre eles há que destacar as condições ambientais, a história particular da colonização de cada biótopo e ainda as idiossincrasias próprias dos grupos que estiveram na base da colonização dos diferentes ambientes.

É certo que este problema se põe em geral em qualquer estudo de ecologia comportamental (Krebs & Davis, 1981; Huntingford, 1984). No entanto, no presente caso, este problema apresenta acuidade especial na medida em que os diferentes cuidados **tendem a surgir com taxas diferentes em função do padrão de cuidados presente em cada *taxum* numa etapa anterior.**

Uma vez que não se encontra, na literatura, uma metodologia padronizada específica para este tipo de situação, foi necessário delinear procedimentos adequados aos objectivos deste trabalho e tomar decisões pessoais sobre os instrumentos de análise a usar.

Dadas estas particularidades pareceu oportuno, antes de apresentar cada passo metodológico, expor as razões que presidiram à escolha dos diferentes instrumentos.

1.2. INVENTARIAÇÃO DA DISTRIBUIÇÃO TAXONÓMICA DOS CUIDADOS PARENTAIS

A inventariação da ocorrência de cuidados parentais nos peixes ósseos, estava facilitada pelo facto de, desde os anos 60, vários autores terem procedido à compilação sistemática dos dados disponíveis na literatura.

A base destes estudos foi a obra monumental de Breder & Rosen (1966). A partir desta obra de base, vários autores confrontaram os dados aí publicados com as fontes originais e introduziram sucessivas adições de informação surgida na literatura posterior a 1966. Estes trabalhos de compilação foram já revistos e referenciados na Parte I, Capítulo 2 da presente Tese.

Estes esforços de organização de dados permitiram acumular um conjunto de informações importantes e de considerável confiança, dados os sucessivos trabalhos de verificação, confrontação e exame crítico das fontes primárias.

A presente investigação teve como material bruto uma base de dados, compilada a partir dos trabalhos exaustivos mais recentes, suplementados, sempre que possível, por informação colhida nas fontes originais. As fontes utilizadas serão apresentadas conjuntamente com os dados a que se referem no Capítulo 2 desta parte.

Quatro problemas maiores surgiram na compilação da informação:

- 1 - Problemas de categorização dos cuidados parentais;
- 2 - Problemas de interpretação de desacordos entre fontes;
- 3 - Problemas de delimitação do estatuto taxonómico dos diferentes grupos;
- 4 - Problemas de desigualdade de amostragem quanto à profundidade com que se conhece a etologia da reprodução nos diferentes grupos.

1.2.1. Escolha das categorias

As categorias usadas foram já descritas no Capítulo 3 da Parte I. Tratava-se de constituir categorias que englobassem formas de cuidados parentais claramente distintas dos incluídos noutras categorias. Ao mesmo tempo, as categorias deviam permitir a formação de unidades suficientemente homogêneas e providas de significado biológico.

Assim, por exemplo, não pareceu adequado agrupar incubação oral e transporte de ovos sobre a superfície externa do corpo, numa única categoria, como fazem alguns autores, só porque ambas as formas de cuidado envolvem transporte dos ovos. Os comportamentos envolvidos em ambos os processos são muito diferentes, assim como as suas relações evolutivas prováveis. A incubação oral tem em comum com muitas formas de guarda de ovos, a presença de manipulação oral. Muitos peixes que guardam ovos podem remover detritos e embriões mortos com a boca e, mesmo em alguns casos, transportar nela ovos ou larvas, de lugar para lugar.

Ainda menos adequado, seria incluir numa mesma categoria incubação oral, transporte externo e gestação interna. A logística da gestação interna é por demais diferente das restantes formas de cuidados de ovos transportados para formar com elas qualquer unidade natural.

As considerações precedentes parecerão, talvez, excessivamente triviais para serem mencionadas. No entanto, vários autores classificaram os cuidados parentais de acordo com critérios diferentes. Por exemplo, Baylis (1981) e Balon (1975, 1984) agrupam incubação oral, transporte externo e gestação interna numa única grande categoria de transporte, de que cada uma das formas seria uma sub-categoria.

A necessidade de extremo cuidado com este ponto advém do seguinte: a **escolha de categorias afectará necessariamente a análise ulterior dos dados.** A falta de homogeneidade biológica na categorização pode alterar radicalmente a imagem das relações filogenéticas e ecológicas, distorcendo profundamente as relações quantitativas entre categorias. Uma fragmentação ou compactação excessiva dos dados poderá alterar todo o tratamento numérico. Importa portanto, explicitar que, a validade de toda a análise exposta nos capítulos que se seguem, está condicionada pela adequação das categorias escolhidas e que estas relevam de uma avaliação necessariamente pessoal e discutível dos dados.

Como em tantos outros casos em biologia, por trás do rigor aparente dos procedimentos estatísticos, estão decisões pessoais subjacentes à organização dos dados. Outro autor que os agrupasse de modo diferente, poderia chegar a conclusões porventura distintas. É um problema que não tem solução lógica possível, excepto a adequação dos critérios biológicos de que se parte.

Para examinar criticamente os resultados do presente trabalho o leitor deverá, portanto, começar por avaliar a adequação das categorias adoptadas, que são descritas com detalhe no Capítulo 3 da Parte I.

1.2.2. Desacordo entre fontes

Os desacordos entre fontes foram de dois tipos: contradições na informação e informações distintas mas não contraditórias.

O primeiro caso, refere-se a grupos para os quais um autor menciona um tipo de cuidado, enquanto outro nega a sua existência. Nestas situações, optou-se pela informação da fonte mais moderna e/ou daquela que contém uma revisão mais completa da literatura primária. Problemas deste tipo foram extremamente raros.

Os desacordos do segundo tipo surgem quando um autor refere para um grupo o padrão de cuidado A, enquanto outro autor é omissivo sobre esse ponto, mas refere um cuidado B. Nestes casos, procurou-se averiguar da possibilidade de terem sido usadas fontes primárias diferentes e o grupo apresentar, de facto, os comportamentos A e B, em espécies distintas.

De uma forma geral há que assinalar que as fontes existentes são já muito razoavelmente concordantes, sendo os casos de desacordo muito inferiores a 10%. Apesar disso, o problema dos desacordos constitui outra fonte de erros possíveis, inevitável em qualquer trabalho desta natureza.

1.2.3. Problemas de delimitação do estatuto taxonómico dos diferentes grupos

Qualquer trabalho sobre filogenia ou ecologia de comportamentos terá que assentar alicerces sólidos numa base taxonómica adequada (Hinde, 1970; Krebs & Davis, 1981; Barnard, 1983; Huntingford, 1984).

A base dos trabalhos desta natureza é o método comparativo. Portanto, uma definição taxonómica incorrecta das unidades a comparar, poderá introduzir causas de erro de primeira importância. Três fontes de erro parecem especialmente graves:

a) Polifiletismo nas unidades adoptadas.

Se uma unidade polifilética é tratada como sendo uma unidade natural, corre-se o risco de confundir convergência com relações filogenéticas verdadeiras e não distinguir os efeitos da ecologia na distribuição dos caracteres dos efeitos dos constrangimentos evolutivos.

b) Falta de uniformidade de critérios no sistema taxonómico global.

Se em alguns casos se atribui a um grupo, com um dado nível de diversidade interna, um estatuto de unidade de nível X, por exemplo de família, e para outros se utiliza um critério de diversidade interna diferente, as unidades não são directamente comparáveis. Isto acontece porque unidades com diversidades diferentes representam amostragens de segmentos muito desiguais da história evolutiva do grupo total.

Este problema põe-se agudamente quando se consideram acontecimentos ocorridos ao nível das subunidades da unidade de base. Se tomamos, por exemplo, como famílias dois grupos, um formado por formas muito semelhantes e outro incluindo formas que, apesar de terem uma origem comum, experimentaram uma divergência importante, as relações entre caracteres não terão o mesmo significado nos dois grupos. Se no grupo mais diverso se encontra, por exemplo, uma associação frequente de um carácter A a um carácter B, essa associação pode ter resultado de um acontecimento único ou de vários acontecimentos, ocorridos independentemente em várias linhagens. Pelo

contrário, se a associação surge no grupo com diversidade interna muito baixa, é mais provável, do que no caso precedente, que a associação tenha resultado de um único acontecimento.

A contabilização das associações de caracteres será portanto, viciada pela falta de uniformidade quanto ao nível de diversidade interna, usado no estabelecimento das unidades de cada nível do sistema taxonómico total.

- c) Dependência entre os comportamentos a estudar e os critérios de classificação.

Finalmente, qualquer trabalho comparativo sobre comportamentos poderá ser viciado nos seus fundamentos, se forem os próprios comportamentos a serem usados na delimitação das unidades taxonómicas. **É essencial que a evidência em que se baseia a taxonomia seja independente da evidência comportamental a comparar.** Se tal não acontecer, corre-se o risco de interpretar como relações filogenéticas, associações que foram impostas aos dados pelo próprio processo de classificação.

Uma situação semelhante surge quando se efectuem comparações ecológicas. Se a uma diferença entre habitats corresponde uma diferença de traços nos organismos que neles vivem, e se ao mesmo tempo esses traços distintos foram usados para classificar os organismos, torna-se impossível distinguir os efeitos verdadeiramente relacionados com as diferenças de ambiente das diferenças devidas às idiossincrasias de linhagens distintas.

As considerações precedentes mostram com clareza que, a validade do presente trabalho, poderá vir a ser afectada por avanços maiores na taxonomia dos peixes ósseos.

Os estudos de inventariação dos cuidados parentais até agora realizados tinham predominantemente por base a classificação de Greenwood *et al.* (1966). Desde então, várias revisões profundas têm ocorrido na interpretação das relações filogenéticas entre *taxa* e quanto à respectiva delimitação.

Por exemplo, as famílias **Blenniidae** e **Zoarcidae** eram colocadas por estes autores numa mesma subordem (Blennioidae) da ordem Perciformes. Nelson (1984) coloca as duas famílias em subordens diferentes.

As famílias **Cyprinodontidae** e **Atherinidae**, agrupadas até à pouco na ordem Atheriniformes são actualmente colocadas por Nelson (1984) em duas ordens

distintas.

Uma ilustração da grandeza das mudanças, recentemente ocorridas, na nossa visão da filogenia dos peixes ósseos, exprime-se pelo facto de, a unidade Teleostei, tão popularizada como *taxum* maior da classe, ser actualmente encarada como um grupo polifilético (Nelson, 1984).

Um exemplo dos problemas que estas mudanças de classificação podem introduzir no presente trabalho, é constituído pelo seguinte ponto. Greenwood *et al.* (1966) classificaram numa única família (**Clinidae**) peixes que apresentam guarda de ovos pelo macho e outros que apresentam gestação interna. Nelson (1984) dividiu a antiga família em duas famílias distintas: **Clinidae** e **Labrisomidae**. Em ambas as famílias inclui espécies com guarda de ovos pelo macho e outras com gestação interna. Ora esta associação de caracteres é extremamente rara e só ocorre nestas duas famílias. Se ambas forem verdadeiramente monofiléticas, há que admitir que a associação entre guarda de ovos pelo macho e gestação interna pela fêmea emergiu, pelo menos duas vezes na evolução do grupo. (Por associação entende-se, neste trabalho, a coocorrência de duas formas distintas de cuidado parental no mesmo *taxum*). Se pelo contrário, a antiga família era uma unidade monofilética, a associação poderia ter resultado de um único episódio evolutivo.

Os factos mencionados acima, mostram bem como a investigação sobre as relações evolutivas nos peixes ósseos, está ainda em fase de activa elaboração.

Creio que a todas estas alterações que se têm vindo a operar na taxonomia do grupo, não é alheia a actual controvérsia entre escolas taxonómicas.

Não é certamente este o lugar para uma discussão geral sobre este problema. Mayr (1981) discute criticamente os diferentes pontos de vista e Cohen (1984) retoma esta questão no tocante aos peixes.

Limitar-me-ei portanto, a expor brevemente a posição que está subjacente a este trabalho.

Não me parece possível encontrar uma solução global satisfatória para as questões que têm estado em debate entre os taxonomistas, baseada em critérios estritamente objectivos e formais.

Uma taxonomia, exclusivamente cladística, tem certamente o mérito de sublinhar os pontos de ramificação dos diferentes grupos e contribui para uma busca rigorosa de unidades monofiléticas. No entanto, a adopção de um ponto de vista estritamente cladístico implicaria duas dificuldades sérias para qualquer trabalho comparativo, como este.

Duas linhagens que se diferenciaram a partir do mesmo tronco ancestral

podem ter experimentado taxas de evolução diferentes. Como encontrar unidades com variabilidade interna comparável ? Como delimitar nas árvores filogenéticas unidades de **nível homogêneo** como famílias e ordens ?

Uma perspectiva fenética ajudará certamente a quantificar os graus de semelhança relativa de diferentes unidades taxonómicas. No entanto, o problema aqui é o de distinguir semelhanças resultantes de uma origem evolutiva comum, de efeitos de convergência e de paralelismo entre os grupos resultantes de pressões ecológicas semelhantes. Uma classificação estritamente fenética corre sérios riscos de violar a condição de independência entre os caracteres a comparar e os caracteres que servem para delimitar os *taxa*.

Se as considerações precedentes são verdadeiras, a única opção que se oferece é aderir a uma **"boa classificação" evolucionista**. Isto é, reconhecer afinal que não há procedimento padrão para estabelecer unidades taxonómicas que possa excluir a intervenção pessoal de um investigador e o seu julgamento, necessariamente datado e falível, da informação existente. Os estudos cladísticos e fenéticos poderão contribuir, em muito, para esclarecer as relações filogenéticas e avaliar graus relativos de semelhança entre grupos. No entanto, a síntese de que resulta um sistema de classificação parece-me ser necessariamente um trabalho extremamente dependente da capacidade humana, para avaliar criticamente todas as fontes de informação disponíveis.

Num sistema de classificação de um grupo, uma exigência fundamental consiste em manter uniforme tanto quanto possível o nível de semelhança usado para delimitar cada uma das subunidades de um dado nível. Quando se agrupam os organismos em unidades como famílias ou ordens, é essencial que em todos os sectores do grupo tratado, estas unidades correspondam a conjuntos de **estatuto comparável** quanto ao grau de dissemelhança que as distingue.

Perante a alternativa de adoptar o critério de um só autor ou recorrer a diversas fontes, para avaliar a dimensão a dar a várias unidades, optou-se por aderir sem alterações a um sistema único. É preferível seguir o critério coerente de um autor que pesa a seu modo os dados disponíveis para todo um grupo, do que usar critérios variáveis de especialistas de diferentes subgrupos.

Outros poderão, no futuro, avaliar os presentes resultados com base noutra taxonomia, sabendo exactamente o que significava cada unidade utilizada.

Neste trabalho adoptou-se a classificação de Nelson (1984), autor fortemente atento à exigência de monofiletismo e cujo sistema tem vindo a ser

adoptado por um número crescente de ictiologistas.

Todos os dados de trabalhos anteriores foram reconvertidos para a classificação adoptada. No caso de incongruência de unidades taxonómicas, a literatura sobre cada família foi investigada no sentido de se averiguar a que família actual pertencem as espécies com cada tipo de cuidado parental.

Como unidades de base utilizaram-se neste trabalho a **família** e a **ordem**.

A adopção da família como unidade elementar, resulta de ser a unidade mais pequena para a qual existe informação coerente sobre a distribuição de cuidados parentais, em toda a classe. Se para algumas famílias seria possível analisar os dados em função de unidades menores, para outras só é conhecida a etologia de uma ou outra espécie. Nestes casos, adoptou-se o critério de tomar uniformemente o conjunto de cuidados parentais descritos, como **representando uma amostra adequada** da distribuição que ocorre na família.

Adoptou-se a ordem como unidade de nível superior, porque acima das ordens os padrões de distribuição de cuidados parentais são de tal modo recorrentes que não é possível detectar qualquer padrão de associações claras. Basta dizer que, em algumas famílias existem quatro ou cinco formas diferentes de cuidados parentais, enquanto há ordens inteiras sem uma única família com qualquer forma de cuidados.

1.2.4. O erro de amostragem

Os parágrafos anteriores mostram que a etologia dos peixes é muito desigualmente conhecida. Em particular, as espécies abissais são quase inteiramente desconhecidas, quanto aos seus comportamentos reprodutivos. A estimação da presença de cuidados parentais nas diferentes famílias é, portanto, neste trabalho **realizada por defeito. A ausência de dados sobre a presença de cuidados parentais será interpretada como ausência efectiva de cuidados.**

Este critério, apesar de introduzir um erro sistemático impossível de quantificar, parece ser o único possível, dada a estrutura de dados actualmente disponível.

Finalmente, a adopção da família como unidade de base introduz o risco de sobrepesar certas associações e subestimar outras, mais uma vez como consequência da desigualdade de conhecimentos sobre as várias famílias e da

grande diversidade existente entre as famílias quanto à variabilidade nas formas de cuidados parentais que apresentam.

Apesar desta limitação, parece razoável supor que, o número de famílias em que actualmente se conhecem cuidados parentais nos peixes ósseos (92 em 418 famílias), constitui já uma amostra susceptível de revelar os padrões mais importantes de associação entre os cuidados existentes na classe, justificando assim a utilidade da realização da presente investigação.

Expostas, o mais claramente possível, as fontes de erro que pude detectar, creio que o leitor poderá avaliar, por si mesmo, da pertinência e da validade da análise tentada neste trabalho e dos procedimentos adoptados para minimizar os efeitos dos factores de erro nos resultados obtidos.

1.3. PROCEDIMENTOS DE ANÁLISE

1.3.1. Análise filogenética

1) ESTRATÉGIA DA INVESTIGAÇÃO

Usualmente, os estudos sobre filogenia comportamental centram-se num dos dois objectivos seguintes:

- Utilização de caracteres etológicos para ajudar a esclarecer as relações filogenéticas entre espécies ou grupos de espécies;

- Procurar reconstituir a história evolutiva provável de determinados padrões de comportamento, a partir da busca de formas intermédias e da identificação dos padrões considerados mais primitivos e daqueles que se apresentam como provavelmente derivados.

No primeiro caso, os traços de comportamento surgem como complemento aos demais caracteres e são as relações entre os organismos que estão no centro da

investigação.

Por vezes, um mesmo estudo pode proporcionar resultados que interessam a ambos os objectivos. Por exemplo, Michener (1958, 1969, 1974), ao comparar os padrões de organização social em diferentes grupos de abelhas, concluiu que os principais grupos resultantes da comparação de comportamentos correspondem, no essencial, a unidades taxonómicas reconhecidas a partir dos caracteres morfológicos.

As abordagens referidas, aplicam-se com particular propriedade quando as mudanças comportamentais em estudo resultaram de episódios infrequentes na história evolutiva, de modo que, em um dado grupo taxonómico, é de esperar que cada traço comportamental tenha tido **uma única origem**. Só assim os caracteres etológicos podem ter valor taxonómico.

Noutros estudos, embora se admita que uma determinada mudança pode ter ocorrido várias vezes nos descendentes de um mesmo tronco ancestral, assume-se que o processo evolutivo seguiu os mesmos passos em organismos basicamente semelhantes. Apenas deste modo, se podem aplicar com um mínimo de propriedade, noções que se aproximam da noção de homologia.

Assim por exemplo, Schenkel (1956), ao comparar as paradas sexuais em aves da família Phasianidae, concluiu que a parada do galo doméstico deve aproximar-se do padrão ancestral. A parada do pavão seria homóloga mas fortemente modificada, apresentando vários faixões paradas intermédias. Com isto, o autor não pretende afirmar que o galo foi a forma ancestral, a partir da qual se chegou ao pavão, passando por vários estádios representados pelas espécies de faisão. Toda a interpretação assenta simplesmente na hipótese segundo a qual, num grupo de espécies fortemente aparentadas, muitos processos evolutivos ocorrem de forma semelhante embora com taxas temporais diferentes, em linhagens distintas. Algumas espécies actuais devem ter conservado caracteres pouco diferentes da forma primitiva, supostamente presentes num ancestral comum, enquanto outras apresentam alterações profundas nos padrões correspondentes.

No entanto, a suposição de base é a de que os tipos de transformações ocorridas devem ter seguido as mesmas linhas essenciais e a comparação de formas vivas com caracteres intermédios ajudará a decifrar o percurso que ocorreu na evolução (Huntingford, 1984).

Nestes casos, é problemático falar de homologia, no sentido estrito do termo, já que, embora as transformações sejam semelhantes e tenham ocorrido em formas estreitamente aparentadas, se está perante casos de evolução paralela.

O presente estudo encontra-se numa situação diferente dos trabalhos mencionados acima. Na esmagadora maioria dos casos, cada espécie de peixe apresenta apenas uma única forma de cuidado parental. No entanto, ao nível da família, que é a unidade taxonómica mais pequena que foi possível tomar como base para este trabalho, podem surgir múltiplas formas de cuidados.

Por outro lado, os mesmos tipos de associações, de dois ou mais tipos de cuidados, surgem repetidamente em famílias distintas, pertencentes a ordens e mesmo a superordens diferentes. Está-se portanto, perante caracteres **fortemente lábeis** ao nível taxonómico considerado. Está-se ao mesmo tempo, perante casos em que as mesmas transformações evolutivas tiveram lugar **repetidamente** em linhagens por vezes bastante distantes. Finalmente, a ocorrência numa mesma família de mais do que uma associação, exclui a possibilidade de encontrar um padrão linear simples de derivação evolutiva dos diferentes tipos de cuidados parentais.

Neste quadro, não é minimamente pertinente aplicar o conceito de homologia.

Ao falar-se de padrões primitivos e derivados, no âmbito deste trabalho, está-se apenas a afirmar que determinados padrões infrequentes devem ter surgido a partir da transformação de outros, que em cada linhagem os devem ter antecedido.

Nestas condições, o objectivo central da investigação não tem que ver com o estabelecimento de afinidades entre organismos, nem se pretende tratar as transformações de caracteres como se correspondessem a episódios evolutivos únicos.

O que se pretende é procurar, na rede de transformações que a comparação revela, regras de mudança, caminhos mais prováveis, que se repetiram de forma especialmente frequente em diferentes histórias evolutivas.

Ao mesmo tempo, a identificação de transições inexistentes ou particularmente infrequentes, serve para localizar na rede transformacional, áreas de relações improváveis que devem representar acontecimentos evolutivos muito difíceis de realizar.

Com este tipo de análise, pretende-se pôr em evidência características próprias da organização interna de cada tipo de cuidado, que facilitam a sua transformação noutros e dificultam ao mesmo tempo outros modos de transformação.

Trata-se portanto, de identificar os caminhos evolutivos mais frequentemente repetidos e tentar descontinuar o que em cada estado deve condicionar os acontecimentos ulteriores.

ii) ESCOLHA DOS PROCEDIMENTOS

Perante uma rede complexa de dados referentes a múltiplos caracteres (cada tipo de cuidado será, neste trabalho, tratado como sendo um carácter), tornava-se necessário adoptar uma abordagem quantitativa, apoiada em instrumentos estatísticos.

Existem dois usos principais para a análise estatística:

- Um consiste em seleccionar e sintetizar a informação contida num conjunto de dados, para pôr em destaque padrões básicos que os detalhes do material bruto tendem a obscurecer. Trata-se de descrever e extrair padrões, não imediatamente perceptíveis nos dados.

Este tipo de uso refere-se tanto aos métodos univariados como aos métodos multivariados;

- Um outro tipo de uso dos instrumentos estatísticos, refere-se à determinação de intervalos de confiança para os padrões encontrados. Trata-se de estimar a probabilidade de os padrões de resultados obtidos, serem meros efeitos de acontecimentos ocorridos ao acaso. Só quando se elimina a possibilidade de uma explicação aleatória, com um nível de probabilidade considerado decisivo pelo investigador, é que se pode atribuir significado particular aos padrões extraídos dos dados (Sokal & Rohlf, 1973; Conover, 1980).

Estas distinções, que relevam de uma cultura estatística elementar, só são referidas aqui por assumirem uma importância especial, no âmbito deste trabalho.

Existem três razões que justificam as precisões anteriores:

1. Num trabalho com o âmbito do presente, há que relacionar dados relativos a uma multiplicidade de caracteres. Estão disponíveis, na literatura, diversos métodos de estatística multivariada legitimamente aplicáveis aos mesmos dados. No entanto, cada um deles, ao seguir um algoritmo próprio, produz uma imagem final que difere, mais ou menos

profundamente das imagens produzidas por outros métodos, a partir dos mesmos dados. Para uma exposição dos métodos multivariados mais usados em biologia e ciências do comportamento ver Sneath & Sokal (1973), Clifford & Stephenson (1975), Maxwell (1977) e Dunn & Everitt (1982).

Num estudo comparativo de vários métodos multivariados aplicados aos mesmos dados etológicos, Aspey & Blanckenship (1977) mostraram, por exemplo, que a Análise de Agrupamentos (Cluster Analysis) embora tenda a exprimir com detalhe as relações finas entre elementos muito próximos, dá uma imagem muito pobre e distorcida das relações entre elementos mais afastados. A Análise de Componentes Principais, pelo contrário, revela com particular eficácia as relações globais, mas é pouco sensível aos detalhes das relações entre elementos próximos. A Análise Factorial aplicada aos mesmos dados produz um resultado intermédio entre as análises anteriores. Não sendo tão efectiva como a Análise de Agrupamentos, na avaliação de relações entre elementos muito próximos, não tende a perder tanta informação de detalhe como a Análise de Componentes Principais;

2. Todos os autores citados no ponto anterior reconhecem que não existem métodos de validação estatística absolutamente seguros dos procedimentos multivariados. Portanto, a sua utilidade como instrumentos descritivos, não é acompanhada pela possibilidade de determinar limites de confiança para os resultados. (Isto é particularmente nítido no caso dos métodos de ordenação. No que se refere à Análise de Agrupamentos existe a possibilidade de avaliar o ajustamento da matriz resultante através da computação de uma correlação cofenética entre as matrizes inicial e final).

O único método que Sneath & Sokal (1973), propõem como forma de avaliar a confiança relativa que se pode ter nos resultados, consiste na comparação de resultados obtidos por métodos distintos. Se apesar das diferenças nas técnicas usadas, há padrões que surgem consistentemente, parece razoável aceitar que esses padrões reflectem algo real na estrutura dos dados, e não meros artifícios estatísticos. No entanto, esta forma de validação "fraca" não é equivalente ao estabelecimento de limites de confiança;

3. Finalmente, no presente trabalho, o esclarecimento anterior é particularmente necessário na medida em que no centro da investigação está a busca de caminhos mais prováveis. Nestas condições, o racional da análise consistirá no recurso a medidas de tipo probabilístico (indicadores indirectos de determinados níveis de probabilidade).

A lógica subjacente a toda a análise é a seguinte: trata-se de identificar nas múltiplas associações de cuidados que ocorrem nas várias famílias e ordens, aquelas que são particularmente frequentes, mais frequentes do que seria de esperar se as associações se produzissem ao acaso.

Com este tipo de tratamento pretende-se atingir dois objectivos:

- Por um lado, introduzir uma "hipótese nula" (neste caso a hipótese que as associações se produzem aleatoriamente), contra a qual se torna possível confrontar os dados observados;
- Por outro lado, realizar uma "filtragem do ruído" contido nos dados, seleccionando-se para ulterior análise apenas as associações que se revelam especialmente significativas.

Medidas, como o valor de qui-quadrado, que exprimem o peso relativo dos desvios entre frequências esperadas e frequências observadas, desempenham um papel essencial neste tipo de análise.

Poderia facilmente confundir-se o uso de medidas de tipo probabilístico como meros indicadores da raridade relativa de associações com o seu uso para estimar probabilidades no sentido estrito e rigoroso do termo. Acontece que a validação de uma dada prova estatística depende, em regra, do conhecimento do comportamento de uma determinada distribuição. No caso da distribuição de qui-quadrado, que será largamente utilizada neste trabalho, o seu comportamento é mal conhecido e não parece proporcionar uma estimação fiável de probabilidades quando existe, numa tabela de contingência, uma percentagem importante de células com valores esperados inferiores a 1 (Iman & Conover, 1983). Anteriormente, Siegel (1956) considerava mesmo que os testes de qui-quadrado só seriam aplicáveis a tabelas de contingência com poucas células com frequências esperadas nulas e nunca com mais de 20% de células com valores

inferiores a 5.

Torna-se portanto necessário distinguir, muito claramente, o uso de medidas probabilísticas, para avaliar a maior ou menor significação relativa dos padrões de associação encontrados, da sua interpretação literal como medidas de probabilidade.

A não ser quando for explicitamente referido o contrário no texto, as medidas probabilísticas apresentadas devem ser lidas como indicadores de níveis relativos de associação, sem qualquer pretensão de constituírem a base de testes de validação.

As mesmas considerações aplicam-se às medidas de correlação usadas adiante.

A correlação do momento-produto ou correlação de Pearson, embora seja o ponto de partida de muitas análises multivariadas, só é estatisticamente testável quando pelo menos uma das variáveis satisfaz um conjunto de condições, em particular as de continuidade e normalidade. Portanto, tal como no caso das medidas de associação, o uso destas correlações no presente trabalho em que os dados são do tipo "presença-ausência" e, quando muito, exprimem frequências, deve ser entendido como um indicador aproximado sem pretensões de determinação de limites de confiança.

As tentativas de testar a validade dos resultados serão, neste trabalho, realizadas com base em testes não paramétricos e estatísticas de simulação, que não estão sujeitos às restrições atrás mencionadas quanto à estrutura dos dados.

III) DESCRIÇÃO DOS PROCEDIMENTOS

Neste trabalho o ponto de partida para a análise das relações filogenéticas entre as diferentes formas de cuidados parentais, consiste na realização prévia de uma **análise de associações**. Os resultados desta análise serão depois interpretados, para deles se extraírem as derivações evolutivas mais prováveis.

Esta análise de associações será realizada a dois níveis: primeiro ao nível das famílias e depois, complementarmente, ao nível das ordens.

1. Análise de associações ao nível das famílias

O primeiro passo desta análise consistiu na elaboração de uma matriz básica de dados, em que cada linha representa uma família com cuidados parentais e cada coluna representa uma forma de cuidado. Além das doze colunas correspondentes às doze categorias de cuidados utilizados, incluiu-se uma coluna adicional que representa a ausência de cuidados. A razão de ser desta inclusão é que em várias famílias existem, para além das espécies com cuidados, outras que não os têm. Só foram incluídas na matriz as famílias que apresentam pelo menos uma espécie com cuidado.

Para cada linha e coluna a presença de um determinado cuidado numa dada família foi codificada com um 1 e a sua ausência com um 0.

Existirá uma associação quando, para uma mesma família (equivalente a uma linha da matriz), existem duas colunas com valores de 1. Se para a mesma família existem três ou mais colunas com valor de 1, cada par de combinações de duas dessas colunas contará como uma associação.

Este critério foi adoptado já que se numa linha existem, por exemplo os padrões A, B e C, não é possível saber à partida se A está mais associado a B ou a C, se B está mais associado a A ou a C, etc.

A partir desta matriz foram realizados dois tipos de análise:

A. Análise das associações individuais

Num primeiro passo cada associação foi tratada separadamente. Para cada um dos pares possíveis de colunas da matriz, procedeu-se ao cálculo do número total de associações. Isto equivale ao número total de famílias que apresentam essa associação.

Os dados foram depois lançados em tabelas de contingência de dois por dois do tipo ilustrado na tabela 2. Para cada uma destas tabelas foi calculado um valor de qui-quadrado de independência. Os valores de qui-quadrado assim calculados foram lançados numa matriz quadrada de treze linhas por treze colunas que representa os valores obtidos para a associação de cada forma de cuidado com cada uma das demais, incluindo a "ausência de cuidados". Dado que se trata de uma matriz simétrica, apenas uma das metades foi preenchida e a diagonal foi anulada.

Este procedimento avalia até que ponto dado um número X de famílias com o

cuidado A e o cuidado B; um número Y de famílias com o cuidado A mas sem B; um número Z de famílias com B mas sem A e um número W de famílias sem A nem B, os valores observados se desviam mais ou menos dos valores esperados se a associação se produzisse ao acaso.

Os valores de X, Y, e Z extraem-se directamente da matriz de dados, já que esta inclui todas as famílias com algum tipo de cuidado parental. O valor de W calcula-se incluindo todas as famílias, constantes da taxonomia usada (418), que não apresentam nenhum dos dois comportamentos em questão.

TABELA 2 - Tabela exemplificativa do método utilizado na análise das associações individuais ao nível das famílias. As letras A e B designam dois tipos de cuidados parentais hipotéticos. Os sinais + e - indicam, respectivamente, presença e ausência de cada um dos tipos de cuidado. Em cada célula é lançado o número de famílias que satisfazem a condição dessa célula.

	B +	B -
A +	A+B+	A+B-
A -	A-B+	A-B-

Complementarmente calculou-se, para cada tabela de dois por dois, a probabilidade exacta de Fischer.

Este método tem a vantagem de comparar as taxas de associação observadas com as esperadas, sem ter em conta as suas relações com outras associações. Tem o inconveniente de poder ser afectado por efeitos de inércia filogenética, que podem ser diferentes para cuidados distintos. Os efeitos de inércia filogenética tendem a fazer que, quando numa família existe um determinado cuidado, ele tenha maiores probabilidades de ocorrer em famílias muito próximas. Por isso, mesmo que estes efeitos não sejam diferentes, de cuidado para cuidado, poderão afectar os valores de qui-quadrado, ao distorcer os valores das frequências esperadas.

Deste facto, e da presença em várias células das tabelas de contingência de valores nulos, resulta que os valores de qui-quadrado obtidos têm apenas interesse para a comparação com outros valores obtidos para associações diferentes pelo mesmo método, mas não tem sentido calcular limites de confiança a partir deles.

B. Ponderação relativa das associações

O método precedente foi usado para avaliar a expressão de cada associação considerada separadamente. Um método complementar, consistiu na comparação da expressão relativa das diferentes associações. Para este efeito calculou-se, a partir da matriz básica de dados, o total de associações para cada par possível de colunas, tal como no caso anterior.

Os valores destes totais foram lançados numa matriz quadrada de associações.

Já que o significado das associações de um elemento consigo próprio é biologicamente obscuro, a diagonal foi preenchida com zeros, procedimento frequentemente usado na análise de matrizes de transições de comportamento (Slater, 1973).

A partir desta matriz de associações observadas, foram calculadas as frequências esperadas para cada célula, de acordo com a hipótese nula, de que as linhas e as colunas são independentes. Usou-se a aproximação mais comum, de calcular para cada célula uma frequência esperada pela expressão:

$$Fe(i,j) = L(i) \times C(j) / T$$

onde $Fe(i,j)$ é a frequência esperada para a célula da linha i e coluna j ; $L(i)$ é igual ao total da linha i ; $C(j)$ é igual ao total da coluna j e T é o "grande total" da matriz, que é igual ao somatório dos valores observados em todas as suas células (Conover, 1980; Jones & Brain, 1985).

Mota (1988), num problema de análise de sequências de comportamentos em combates de murganhos, usou um termo de correcção que introduziu na expressão anterior, para compensar o facto de a diagonal se encontrar vazia. O termo de correcção, que consiste em subtrair do total da matriz o total de cada linha ao trabalhar as respectivas células, ao ser aplicado a matrizes quadradas introduz assimetrias entre as duas metades da matriz. No presente trabalho,

procedeu-se ao cálculo das frequências esperadas sem o termo de correcção para eliminar estas assimetrias, quando o objectivo consistia apenas em obter uma medida da expressão relativa de cada associação.

Uma vez calculadas as frequências esperadas para cada célula, estas foram comparadas com as correspondentes frequências observadas, pelo método dos "desvios normais" desenvolvido por Haberman (1973), já aplicado por Mota (1988) em problemas etológicos. Este método transforma os valores dos desvios entre frequência esperada e observada de cada célula, em valores padronizados Z. Os desvios assim transformados tendem a distribuir-se normalmente. Passam a ser expressos como unidades de desvio padrão de uma distribuição normal, de média igual a zero e variância igual a um. O cálculo dos valores de Z foi efectuado com base no seguinte método:

- Os desvios entre frequências esperadas e observadas - $E(I,J)$ - foram primeiro estandardizados de acordo com a seguinte expressão:

$$E(I,J) = (F_o(I,J) - F_e(I,J)) / \sqrt{F_e(I,J)}$$

onde $F_o(I,J)$ é igual ao valor observado na célula (I,J) e $F_e(I,J)$ é igual ao valor esperado em (I,J).

- Calculou-se a respectiva variância - $V(I,J)$ - pela expressão:

$$V(I,J) = (1 - L(I) / T) \times (1 - C(J) / T)$$

onde $L(I)$ é igual ao total da linha I; $C(J)$ é igual ao total da coluna J e T é o "grande total" da matriz.

- Finalmente, os valores de $Z(I,J)$ foram calculados pela expressão:

$$Z(I,J) = E(I,J) / \sqrt{V(I,J)}$$

Estes cálculos foram efectuados com base num programa amavelmente cedido pelo Dr. Paulo Gama Mota, posteriormente modificado para ser aplicável a matrizes simétricas.

Este método, em comparação com a análise individual de associações exposta anteriormente, tem a vantagem de eliminar os efeitos de inércia

filogenética global. De facto, apenas são comparados entre si os valores das diferentes associações, não se ponderando o peso de cada associação relativamente à distribuição total dos dois tipos de cuidados que a integram, no conjunto das famílias.

Deste modo, ambos os métodos fornecem perspectivas complementares e não se repetem, uma vez que operam a partir de caminhos logicamente diferentes e têm em conta informações distintas.

O primeiro avalia a expressão de cada associação em relação ao conjunto de famílias que apresentam os padrões de cuidados que nela participam.

O segundo método pondera a expressão de cada associação, relativamente ao conjunto das diferentes associações observadas.

Tanto num caso como noutro, obtem-se uma medida padronizada e quantificada que é possível comparar com outras medidas resultantes da aplicação do mesmo método.

Em ambos os casos, um valor respectivamente de qui-quadrado ou de Z elevado, significa que uma associação ocorre com valores diferentes dos esperados, tendo em conta respectivamente, as frequências relativas dos componentes da associação (primeiro método) ou a frequência relativa da associação em comparação com outras associações (segundo método).

No caso da medida de qui-quadrado há, no entanto, ainda um problema:

- Um valor de qui-quadrado pode ser elevado, tanto se a frequência observada for muito alta como se for muito baixa, em relação a frequência esperada. São os valores absolutos dos desvios que contam e não os seus valores algébricos. Assim, ao interpretar os resultados da análise das tabelas de contingência de dois por dois teve-se em conta se o desvio entre frequência esperada e observada era positivo ou negativo.

No caso dos desvios normais o problema anterior não se põe, já que o sinal do desvio entre frequências esperadas e observadas é igualmente expresso pelo valor de Z. Valores de Z positivos indicam excessos da frequência observada em relação à esperada, acontecendo o inverso para os valores negativos.

É de notar que o valor de Z pode ser usado para determinar limites de confiança, já que é bem conhecida a probabilidade a que correspondem diferentes fracções do desvio padrão, numa distribuição normal.

Para este efeito (testar a significância dos valores de Z obtidos), calculou-se o valor de Z para cada célula da matriz de associações com uma versão do programa referido que considera o termo de correcção no cálculo das frequências esperadas. Este procedimento gera, como já se disse, assimetrias nos resultados, já que o valor da linha I e coluna J não vai ser igual ao valor da linha J e coluna I. Esta assimetria resulta de o termo de correcção subtrair ao total da matriz um total de linha para as respectivas células. Como só casualmente o total de linha numa metade da matriz será idêntico ao total de coluna para o seu simétrico, os valores de células simétricas tornam-se em regra desiguais.

Adoptou-se assim o seguinte procedimento: se e só se duas células equivalentes em duas metades da matriz, satisfazem um determinado nível de significância, aceitou-se o valor de probabilidade assim estimado como válido. Este procedimento, pela sua lógica própria é conservativo e estima os valores de significância por defeito. Em compensação um valor de significância assim obtido, de acordo com a exigência anteriormente referida, parece de bastante confiança. Ganha-se assim em solidez embora se perca em sensibilidade.

A análise dos desvios normais será assim usada com duplo objectivo: **comparar as associações entre si e testar a validade estatística de cada desvio.** É importante distinguir claramente estes dois usos ao considerar os parágrafos que se seguem e na interpretação dos resultados.

C. Análise das matrizes resultantes

Para as matrizes resultantes da aplicação de ambos os métodos, o passo seguinte consistiu em atribuir, aos valores de qui-quadrado e de Z, níveis de probabilidade aproximada. No caso do qui-quadrado violaram-se algumas condições para a sua tradução directa em probabilidade (ver acima). Também no caso dos desvios normais, ocorre uma situação semelhante quando se elimina o termo de correcção para anular as assimetrias da matriz de resultados. Os valores de probabilidade obtidos a partir destas medidas são portanto, muito grosseiros e não podem ser tomados como base para testes estatísticos. Para não se confundir estes valores com probabilidades calculadas rigorosamente, serão usados nos parágrafos seguintes os termos **"pseudoprobabilidade"** e **"pseudosignificância"**. Quando se pretendeu determinar níveis de significância na verdadeira acepção da palavra a partir dos desvios normais, pelo contrário, teve-se em conta o termo de correcção, como se descreveu

acima.

Importa esclarecer a razão do recurso aos valores de pseudoprobabilidade. Como nem o qui-quadrado nem o Z têm uma relação linear com o nível de probabilidade que lhes está associado (mesmo mantendo-se constantes os graus de liberdade), esta etapa era necessária para se poder distribuir os valores obtidos para as diferentes células, em patamares de nível próximo.

Utilizaram-se os procedimentos habituais para estimar limites de confiança para cada uma das variáveis, qui-quadrado e Z. As pseudoprobabilidades obtidas foram usadas para classificar os valores das diferentes células em escalões, cada um correspondente a um determinado nível de pseudosignificância.

Este passo facilita, em primeiro lugar, a comparação directa dos valores obtidos pelos dois métodos. Poderia eliminar-se a colocação dos resultados em patamares e utilizar directamente a estimação das pseudoprobabilidades. Este procedimento foi de resto adoptado para a elaboração de fenogramas (ver adiante).

No entanto, o carácter grosseiro dos cálculos aconselhava uma interpretação mais prudente dos resultados.

Parece relevante constatar que uma associação ocorre com uma pseudosignificância, por exemplo de 0.001, enquanto uma outra se situa apenas no nível de 0.1. Trata-se de uma diferença de duas ordens de grandeza. No entanto, dar grande importância a pequenas diferenças muito inferiores a uma ordem de grandeza é arriscado e faz pouco sentido, dada a natureza dos métodos utilizados.

No tratamento subsequente serão utilizados assim os quatro escalões seguintes: $p > 0.05$, $p < 0.05$; $p > 0.01$, $p < 0.01$; $p > 0.001$; e $p < 0.001$, onde p é um determinado nível de pseudosignificância.

Com este escalonamento, os valores obtidos, para cada associação, pelos métodos do qui-quadrado e dos desvios normais passam a poder ser assim directamente comparados.

Na análise subsequente serão consideradas as células de ambas as matrizes com valores do desvio entre frequência observada e esperada positivo e será dada atenção especial às que se situam no patamar correspondente a $p < 0.05$ e seguintes.

D. Elaboração de fenogramas

Para facilitar a inspecção visual dos resultados e a comparação das medidas obtidas pelos dois métodos acima descritos, foram realizados fenogramas a partir de um algoritmo de análise de agrupamentos sequencial, aglomerativo e hierárquico, com base na média aritmética dos valores a comparar (Sneath & Sokal, 1973). Utilizou-se para este efeito o pacote estatístico NTSYS (Rohlf, 1987), programa Sahn, opção UPGMA.

Foram construídos fenogramas com base, respectivamente, nos valores de qui-quadrado e Z, sem classificação prévia em patamares. Ambos os fenogramas foram comparados com o fenograma obtido com o mesmo algoritmo a partir da matriz básica de dados, utilizando o coeficiente de Jaccard (Sneath & Sokal, 1973).

Este coeficiente é igual a $A/A+B+C$, onde A é o número de casos em que dois caracteres qualitativos, X e Y, estão presentes; B é o número de casos em que X está presente mas não Y e C é o número de casos em que Y está presente sem X. Este coeficiente é preferível, para os dados deste trabalho, ao coeficiente "Simple Matching", mais frequentemente usado na comparação de dados qualitativos binários. Isto acontece porque, ao contrário do coeficiente "S.M." o coeficiente de Jaccard não é afectado pelo número de casos em que nenhum dos dois caracteres a comparar está presente. Uma vez que, no presente trabalho, a distribuição dos diferentes tipos de cuidados é muito desigual, os coeficientes "S.M." são muito desigualmente distorcidos, pelas grandes diferenças nos números de zeros que ocorrem, simultaneamente, em diferentes pares de colunas da matriz.

E. Utilização dos fenogramas

Os fenogramas obtidos pelos três métodos foram usados para localizar a posição relativa de cada associação, em relação às restantes. Foram igualmente usados para avaliar qualitativamente um nível de concordância dos vários métodos (para estimar, ao menos aproximadamente, da validade estatística dos resultados). Finalmente, os fenogramas foram usados para orientar a inspecção visual dos dados.

Não parece, no entanto, útil levar mais longe o uso de fenogramas, no âmbito deste trabalho.

A análise de agrupamentos tem um carácter eminentemente classificatório. Ora, um mesmo padrão de cuidados pode fazer parte de várias associações igualmente relevantes como transições para distintos cuidados. Não é portanto, de grande utilidade classificar as associações numa sucessão de categorias exclusivas. Parece preferível classificar os valores obtidos por patamares ou níveis de ligação, como se descreveu anteriormente e que serão representados por diagramas de associações.

De facto, para este tipo de dados, uma estrutura "em árvore" não é apropriada, na medida em que as relações evolutivas entre padrões de comportamento não resultam de episódios únicos nem traduzem uma única trajectória. Um padrão de comportamento A pode ter precedido um comportamento B, que por sua vez originou um padrão C. No entanto, pode ser igualmente possível uma transformação directa de A em C. Estas situações, em que o mesmo carácter pode ser atingido, na evolução, a partir de trajectórias diferentes, não são adequadamente expressas pelas "estruturas em árvore". Estas foram eminentemente desenvolvidas para traduzir relações filogenéticas entre organismos e não entre caracteres e são especialmente ineficazes em casos de evolução recorrente e perante trajectórias alternativas.

F. Elaboração de diagramas de associação

A partir da organização dos valores de qui-quadrado e Z por níveis de pseudosignificância, procedeu-se à elaboração dos diagramas designados seguidamente como diagramas de associações.

Partindo do patamar com valor de p mais elevado, são ligados os padrões de cuidados que apresentam associações entre si a esse nível. Uma vez completadas as ligações deste patamar, passa-se a ligar esses elementos aos que têm associações no nível imediatamente inferior, e assim sucessivamente.

Por este processo indicam-se todas as associações consideradas relevantes em função dos níveis de p adoptados dando-se uma ideia, ainda que aproximada, da sua expressão relativa.

Creio que todas as complicações impostas pelo tratamento atrás exposto proporcionam um processo de filtragem dos dados. Fornecem, dada a sua independência relativa, um meio de validar, ainda que aproximadamente, os resultados que se revelaram concordantes nos vários tratamentos. Permitem ainda a confrontação dos resultados com hipóteses nulas.

Dadas as limitações da estrutura dos dados disponíveis e as várias fontes

de erro que foram atrás enumeradas, pareceu preferível perder alguma informação de expressão incerta do que dar uma importância exagerada às posições relativas das várias associações nos seus detalhes. Daí a prioridade dada aos diagramas de associação em relação aos fenogramas. Por outro lado, ao impor um patamar mínimo de pseudosignificância, está-se a restringir a análise a associações que se destacam minimamente do conjunto pela sua especial incidência.

É claro que seria possível construir um diagrama de associações directamente a partir da matriz básica de dados com base nas frequências relativas de ocorrência das diferentes associações. No entanto, parece mais útil submeter os dados a todos estes processos de filtragem e ponderação.

G. Testes de significância

Já foi referido que o valor de Z calculado com o termo de correcção é de aceitar quando satisfaz um critério de significância em ambas as metades da matriz. Utilizou-se este valor para avaliar os níveis de significância no caso da ponderação relativa das associações.

No caso da análise das associações individuais e dados os problemas associados ao uso da distribuição de qui-quadrado em tabelas pequenas, aplicou-se a cada tabela de contingência o teste de probabilidade exacta de Fisher, que foi usado para avaliar a significância dos resultados.

2. Análise das associações ao nível das ordens

Os resultados obtidos pela análise das associações ao nível das famílias, poderiam estar viciados pela possível existência de famílias aparentadas, onde certos tipos de associações fossem excepcionalmente frequentes, sem terem, no entanto, expressão semelhante noutros grupos. Decidiu-se portanto, proceder a uma nova filtragem dos dados com vista a eliminar o possível efeito de idiossincrasias de grupos particulares de famílias.

Com este objectivo foi elaborada uma outra matriz de dados em que cada linha corresponde a uma ordem e cada coluna a um tipo de cuidado parental. Para cada ordem foi anotado o número de famílias que apresentam cada tipo de cuidado parental. Foi de novo incluída a coluna - ausência de cuidados.

Os diferentes pares possíveis de cuidados foram então estudados com base no cálculo de coeficientes de correlação. Dada a não continuidade e não normalidade dos dados, os testes de significância foram realizados com uma prova não paramétrica: a correlação de Spearman (Siegel, 1956; Conover, 1980).

Complementarmente, e uma vez que se encontraram correlações muito elevadas para muitos pares diferentes de cuidados, decidiu-se proceder a uma filtragem com base numa análise multivariada.

Com base em todos os pares possíveis de colunas foi calculada uma matriz de correlações de momento-produto. Previamente todas as variáveis foram estandardizadas dividindo-se cada valor pelo desvio padrão da variável e subtraindo a todos os valores a média aritmética do conjunto. As variáveis são assim transformadas em novas variáveis expressas em unidades Z, com média igual a zero e variância igual a um. Este procedimento torna as variáveis comparáveis, uniformizando as respectivas médias e variâncias. É uma exigência prévia à aplicação de procedimentos de tipo factorial a dados heterogêneos, como se refere adiante (Sneath & Sokal, 1973; Aspey & Blanckenship, 1977).

A matriz de correlações serviu de base à aplicação de uma análise factorial.

Com a análise factorial são extraídos "factores" tanto quanto possível não correlacionados entre si e que exprimem a maior parte da informação inicial contida nos dados, reduzindo-a a um número muito menor de dimensões independentes.

Trata-se de um procedimento adequado para analisar as relações múltiplas entre numerosas variáveis quando entre elas existe um grande número de correlações elevadas.

Por outras palavras, trata-se de um procedimento que parte de uma estrutura de dados com grande número de dimensões interdependentes e a reduz a um número pequeno de dimensões tão independentes quanto possível, minimizando a perda de informação inevitável num processo desta natureza.

Existe uma grande variedade de análises de tipo factorial. A tradição mais corrente em biologia é o recurso à Análise de Componentes Principais (um modelo factorial particularmente simples). No entanto, esta tem o inconveniente de "massificar" exageradamente os dados, obliterando a informação relativa a elementos próximos.

Dentro da classe de métodos designados como análise factorial propriamente dita, como em outros domínios da análise multivariada, existem técnicas especialmente concebidas para a análise das relações entre objectos (técnicas Q) e outras especialmente apropriadas para a análise de relações

entre caracteres (técnicas R). É este o caso no presente trabalho.

Utilizou-se a técnica de análise factorial de tipo R de eixos principais ortogonais. Aspey & Blanckenship (1977) mostraram, através da comparação de diversos métodos multivariados aplicados ao mesmo conjunto de dados etológicos, que este modelo corresponde a uma boa solução de compromisso para a análise das relações entre caracteres. Entre a "massificação" extrema resultante da Análise de Componentes Principais e a sobrepesagem de detalhes em prejuízo da estrutura global, originada pela análise de agrupamentos, o modelo de análise factorial referido produz uma imagem mais equilibrada da estrutura original da informação.

O programa utilizado foi o pacote estatístico Statgraphics 1 (Polhemus, 1984).

No caso presente substituíram-se os valores da diagonal da matriz pelos valores das communalidades.

No termo da análise, cada carácter (neste caso correspondente a um tipo de cuidado parental) passa a ser representado por um "peso" relativo em cada um dos factores extraídos. Cada um dos factores passa, como se referiu acima, a representar uma dimensão independente "ortogonal" em relação aos demais factores.

Com vista a maximizar a variância expressa por cada factor a matriz factorial resultante foi sujeita a uma rotação varimax. Esta é necessária para separar com a maior nitidez possível o peso dos diferentes caracteres em cada factor (Aspey & Blanckenship, 1977; Giles, 1984).

No estudo da matriz factorial rodada procedeu-se à "filtragem" dos dados pela exclusão dos pesos de cada carácter que fossem para cada factor inferiores a 0.5 em valor absoluto. Foram portanto apenas considerados valores superiores a 0.5 ou inferiores a -0.5. Este critério foi já utilizado em trabalhos etológicos anteriores (por exemplo, Giles, 1984). Um peso de 0.5 significa que um dado carácter partilha 0.5^2 (ou seja 25%) da variância com o factor em causa.

Com base nos resultados da análise factorial, os cuidados foram classificados em grandes grupos de acordo com o seguinte critério: se após a "filtragem" dois tipos de cuidado têm valores no mesmo factor e apenas nesse factor, fazem parte do mesmo grupo. Depois de agrupados os padrões de cuidados associados a um único factor, foram formados grupos que incluem os cuidados com valores expressivos em dois factores comuns, grupos que serão considerados de transição.

3. Rectificação dos diagramas de associações

Tanto os resultados da análise de correlações como os provenientes da análise factorial foram considerados seguidamente na elaboração de novos diagramas de associação. Estes tinham como base os diagramas resultantes da análise ao nível das famílias usando-se os resultados da análise ao nível das ordens para confirmar as ligações estabelecidas pelos métodos anteriores.

Confrontando os diagramas de associações ao nível das famílias com os dados obtidos ao nível das ordens foram esclarecidas algumas dúvidas quanto à melhor colocação das diferentes ligações e foram retidas as ligações que foi possível revelar através dos vários métodos que se descreveram.

Os casos em que os resultados obtidos por vários procedimentos eram contraditórios foram considerados no diagrama final como ligações incertas.

Como já se referiu, na ausência de testes exactos, o único critério para avaliar a robustez de uma conclusão consiste no seu surgimento em diferentes tipos de análise. É claro que esta forma de comprovação será tanto mais válida quanto mais **distintos e independentes** forem os procedimentos, no que toca à natureza da informação em que se baseiam.

Ao nível das famílias, como já se referiu, os dois procedimentos baseiam-se em informações diferentes.

A análise ao nível das ordens depende, em parte, da mesma informação que a análise ao nível das famílias (método dos desvios normais). Isto acontece porque a presença de famílias com uma dada associação numa mesma ordem irá contribuir para o valor da correlação entre esses cuidados.

No entanto, a análise por ordens introduz uma outra dimensão. Uma correlação elevada entre dois tipos de cuidados pode resultar de dois efeitos: por um lado, será afectada pelas associações entre cuidados na mesma família; por outro lado no entanto, uma outra componente das correlações será a presença de famílias distintas com os dois tipos de cuidados, numa mesma ordem.

Trata-se de um nível de associação mais fraco que a associação intrafamiliar, mas que também exprime afinidade filogenética entre cuidados.

4. Elaboração de diagramas de derivação evolutiva

Este era o passo final da análise filogenética tentada neste trabalho. A análise de associações proporciona uma imagem das relações mais óbvias entre tipos de cuidados parentais no sentido de indicar o grau de facilidade relativa com que ocorreram transições entre diferentes padrões. Faltava especificar o sentido provável das transições para reconstituir as derivações evolutivas mais prováveis.

Este passo é relativamente fácil, pelo menos quando as situações são claras.

Reinterpretaram-se os diagramas de associações de acordo com os seguintes critérios:

1. Dada uma associação entre dois cuidados, se um deles é claramente mais frequente considerou-se que é provável que esse padrão tenha estado na origem do outro.
2. Quando existem mais de dois tipos de cuidados ligados entre si ao mesmo nível e existe informação para algumas famílias sobre qual o comportamento mais primitivo nessas famílias, esse comportamento foi considerado primitivo para o conjunto e os restantes derivados.
3. Quando entre mais de dois comportamentos, por exemplo A, B e C, existem dois ligados a um nível elevado e um ou mais ligados apenas a um dos dois primeiros, o comportamento que tem o maior número de outros ligados a si será considerado como estabelecendo a transição entre os restantes. Assim se A está ligado a B e B está ligado a C mas C não está ligado a A considera-se que B deve ter estabelecido a passagem entre A e C.
4. Se entre três comportamentos um está ligado a outros dois que, por sua vez, não estão ligados entre si e são mais raros que o primeiro, este será considerado como tendo originado, por diferentes vias, os outros dois.

Nesta fase da análise tornava-se necessário adoptar critérios objectivos que permitissem decidir se num dado par de tipos de cuidado, um é mais "raro" do que outro.

O número bruto de famílias que apresentam cada tipo de cuidado, não é

um bom indicador porque pode ser afectado por fenómenos de inércia filogenética se, em algumas ordens, existiram fenómenos importantes de radiação de linhagens com um determinado tipo de cuidado.

Para minimizar estas possíveis distorções, optou-se por comparar as distribuições de frequências de famílias com cada tipo de cuidado parental, no conjunto das ordens, através de uma prova não paramétrica para dados emparelhados. Para avaliar a significância do conjunto, recorreu-se ao Teste de Friedman que é uma prova não paramétrica para dados emparelhados com funções em muitos aspectos equivalentes às da análise de variância. Este teste permite ordenar as várias distribuições por "postos". Estes não representam o número bruto de famílias com cada tipo de cuidado parental, mas a sua expressão relativa, no conjunto das ordens.

Os "postos" assim obtidos serão utilizados no estabelecimento de critérios de "raridade".

Os critérios utilizados no estabelecimento de diagramas de derivação, têm como fundamento regras metodológicas correntemente usadas em Paleontologia e na interpretação de outros dados históricos (Simpson, 1961).

Com este método foi possível interpretar a maior parte das associações e elaborar os diagramas de relações evolutivas prováveis que resumem assim graficamente os resultados de toda a análise.

As hipóteses contidas nestes diagramas serão posteriormente confrontadas com os dados existentes sobre a biologia de cada tipo de cuidado (ver Parte III, Capítulo 1) com vista a averiguar da sua plausibilidade biológica.

1.3.2. Análise ecológica

Comparada com a análise filogenética, a análise ecológica foi muito mais simples de realizar do ponto de vista técnico.

Com base na informação apresentada por Nelson (1984) as famílias foram classificadas em categorias em função dos habitats e latitudes em que ocorrem.

As categorias criadas encontram-se representadas na tabela 3.

No caso da classificação por habitat, o grupo misto foi subdividido em

dois subgrupos associados à água doce e à água do mar, respectivamente, de acordo com os critérios referidos no Capítulo 2 desta parte. As famílias que não foi possível classificar foram excluídas da análise subsequente.

TABELA 3 - Critérios de classificação ecológica usados neste trabalho, com base em Nelson (1984). Na classificação por habitats, o termo misto aplica-se a famílias que não são exclusivamente de água doce nem exclusivamente marinhas, a famílias com espécies anádromas ou catádromas e/ou a famílias com espécies que ocupam ambientes intermédios como estuários, lagoas, etc. Em muitas das análises as categorias intermédias quanto ao habitat e à latitude foram omitidas, restando-se as categorias mais contrastantes.

Latitudes	Tropical	Tropical e Temperado	Temperado e Polar
Habitats			
Marinho	Tropical marinho	Tropical e temperado marinho	Temperado e polar marinho
Misto	Tropical misto	Tropical e temperado misto	Temperado e polar misto
Água doce	Tropical de água doce	Tropical e temperado de água doce	Temperado e polar de água doce

Na classificação por habitat foi possível classificar todas as famílias.

Quanto à classificação climática houve necessidade de restringir muito a análise. Por um lado formaram-se apenas dois grupos: famílias tropicais e famílias de climas temperados e/ou polares. Por outro lado, não se tentou uma classificação de todas as famílias já que tal tentativa implicaria tratar

formas abissais para as quais não tem grande sentido uma classificação simples em função da latitude.

Com base nas classificações cruzadas por tipos de habitat e latitude foram comparadas as proporções dos diferentes tipos de cuidados entre categorias. Estas comparações realizaram-se com base na prova exacta de Fisher, e numa estatística de simulação. Assim, utilizou-se o programa Actus, elaborado por Estabrook & Estabrook (manuscrito) e amavelmente cedido pelos autores.

Este programa destina-se a testar a hipótese de independência entre linhas e colunas numa tabela de contingência e a significância dos desvios através de uma técnica de simulação.

Uma vez calculadas as frequências esperadas pelo método usual e computado um valor de qui-quadrado para a matriz, são em seguida simuladas mil matrizes. Estas têm os mesmos totais de linhas e colunas que a matriz original. Dentro destes limites, os valores a atribuir a cada célula são obtidos a partir de um gerador de números pseudoaleatórios. Uma vez geradas as mil matrizes, por este processo, os números de vezes em que para cada célula os valores observados foram iguais ou maiores e iguais ou menores que os valores simulados, são determinados. Obtêm-se assim, directamente, as significâncias para cada célula. Se por exemplo, para uma dada célula os valores simulados ao acaso só excederam ou igualaram os observados duas vezes em mil, isto significa que a probabilidade de se obter aleatoriamente valores maiores que os observados é de cerca de 2/1000.

Do mesmo modo, por este método, é calculado o valor de qui-quadrado para cada uma das mil matrizes simuladas. Assim, o valor de qui-quadrado obtido a partir da matriz de dados pode ser avaliado quanto à sua relevância estatística. Se, por exemplo, nas mil matrizes simuladas ao acaso apenas se encontrarem quatro valores de qui-quadrado iguais ou maiores que o valor obtido para a matriz de dados, pode ter-se uma razoável confiança na asserção de que o valor de qui-quadrado dos dados é significativo.

Para o presente trabalho, a validação dos valores de qui-quadrado por técnicas de simulação, é do maior interesse. Este método permite utilizar o valor de qui-quadrado como um indicador de existência de dependências nos dados (isto é, na estrutura interna), mesmo quando o grande número de zeros e baixas frequências esperadas não permitia a estimação directa de intervalos de confiança a partir da própria função de distribuição.

Torna-se assim possível analisar tabelas de contingência impossíveis de tratar pelos métodos clássicos.

Já que a guarda de ovos, independentemente do sexo que a pratica, é o padrão mais difundido, pareceu útil comparar as proporções de outros cuidados em relação à guarda de ovos para cada categoria ecológica.

Procedeu-se igualmente à comparação da distribuição global por sexo dos diferentes cuidados entre as categorias ecológicas.

1.3.3. Cruzamento da análise filogenética e ecológica

Para este passo a matriz de associações por famílias foi decomposta em submatrizes em função das diferentes categorias ecológicas.

A pequena dimensão das submatrizes não pareceu justificar comparações quantitativas. No entanto, os dados da matriz global de relações filogenéticas foram comparados com os dados de associação obtidos nas submatrizes baseadas na categorização ecológica.

Com este procedimento pretendeu-se averiguar até que ponto distintas condições de ambiente alteram as proporções entre as transições que ocorrem entre os diferentes tipos de cuidados parentais.

CAPÍTULO 2 - RESULTADOS

2.1. DISTRIBUIÇÃO DOS CUIDADOS PARENTAIS

Na tabela 4 encontram-se enumeradas todas as famílias de peixes ósseos que apresentam qualquer dos tipos de cuidados parentais definidos na Parte I, Capítulo 3 (tabela 1), da presente Tese. Nesta mesma tabela encontram-se compilados os dados ecológicos abordados neste trabalho. Na tabela 1 do anexo apresentam-se as posições de cada família na ordem e superordem a que pertence de acordo com a taxonomia adoptada, bem como o número de famílias de cada ordem. A lista das fontes de informação sobre os cuidados parentais de cada

família encontra-se na tabela 2 do anexo.

Na tabela 5 apresentam-se as proporções de famílias de cada ordem em que ocorrem os diferentes tipos de cuidados parentais (representados graficamente na figura 2). Na figura 3 representa-se graficamente o número de tipos distintos de cuidados parentais que ocorrem em cada ordem expresso como uma proporção do respectivo número de famílias. Na tabela 6 apresentam-se os resultados da prova de Friedman e a ordenação por postos dos diferentes tipos de cuidado no conjunto das ordens. Na figura 4 apresenta-se o número médio de famílias que exhibe cada tipo de cuidado.

Da inspecção das tabelas 4, 5 e 6 e das figuras 2, 3 e 4 ressaltam de imediato as seguintes conclusões:

1. Apenas numa minoria das famílias ocorre algum tipo de cuidado parental. Das quatrocentas e dezoito famílias consideradas por Nelson (1984) apenas se encontram cuidados parentais bem documentados nas fontes utilizadas em noventa e duas famílias, ou seja, 22.0% do total. Este valor foi estimado por defeito. Na família **Polypteridae** sabe-se que existe guarda de larvas (Blumer, 1982). No entanto, foi excluída da análise, dado que não se conhece o sexo que guarda, nem os padrões de cuidado que precedem a eclosão.

Na família **Mormyridae** sabe-se que existe pelo menos um caso (*Pollimyrus isidori*) de guarda de ovos e larvas pelo macho, surgido recentemente na literatura, com base em observações em aquário (Kirschbaum, 1987). Dado que nenhum dos autores que procedeu a revisões globais da literatura (Ridley, 1978; Blumer, 1979; Barlow, 1981; Baylis, 1981; Blumer, 1982) considera cuidados parentais nesta família e enquanto se aguardam confirmações em trabalhos de campo, decidiu-se por precaução não a incluir no tratamento de dados deste trabalho.

Além disso, das noventa e duas famílias incluídas na tabela 4, existem cinco cujo tipo de cuidado parental é conhecido, mas não o sexo que o pratica. Estas cinco famílias tiveram que ser também excluídas das comparações estatísticas relacionadas com diferenças entre os sexos: **Hemiodontidae**, **Malapteruridae**, **Gadopsidae**, **Dactyloscopidae** e **Luciocephalidae**. Para além disso, é de admitir que o aprofundamento dos estudos de etologia da reprodução, especialmente das formas abissais, venha a revelar mais alguns casos de famílias com cuidados parentais;

TABELA 4 - Lista das famílias de peixes ósseos que apresentam qualquer tipo de cuidado parental e a respectiva distribuição ecológica.

As categorias de cuidados parentais e respectivas siglas correspondem às da tabela 1. A notação utilizada foi a seguinte: 0 - ausência; 1 - presença; ? - presença provável mas incerta (valores não utilizados nos cálculos estatísticos); DC - exclusivamente de água doce; MR - exclusivamente marinho; MI - ambientes marinho e de água doce e/ou ambientes de transição (lagunas, estuários, etc.); TR - tropical; TE - temperado; TT - tropical e temperado; TP - temperado e polar e TL - tropical, temperado e polar.

Famílias	Tipos de cuidados													Habitat	Latitude
	SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF		
Lepidosirenidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Protopteridae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Latimeriidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MR	TR
Aniidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	DC	TE
Osteoglossidae	0	0	0	0	0	1	0	1	?	?	?	0	0	DC	TR
Pantodontidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Notopteridae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TR
Gymnarchidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Cyprinidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TT
Citharinidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Hemiodontidae	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Erythrinidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Lebiasinidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Characidae	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	DC	TT
Ictaluridae	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	DC	TT
Bagnidae	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	DC	TR
Siluridae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	DC	TE
Clariidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Heteropneustidae	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	DC	TR
Malapteruridae	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	DC	TR
Ariidae	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	MI	TR
Plotosidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TR
Doradidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR
Aspredinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	MI	TR
Callichthyidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR

Familias	Tipos de cuidados														Habitat	Latitude
	SC	GI	GOM	GOF	GGB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF			
Loricariidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	DC	TR	
Sternopygidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR	
Umbriidae	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TE	
Salmonidae	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TP	
Aphredoderidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	DC	TE	
Amblyopsidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	DC	TE	
Ophidiidae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Batrachoididae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Antennariidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	MR	TR	
Gobiesocidae	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Alabetidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	MR	TE	
Hemiramphidae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Oryziidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	MI	TT	
Adrianichthyidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR	
Cyprinodontidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Goodeidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR	
Anablepidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TR	
Jenynsiidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TR	
Poeciliidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Aulorhynchidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MR	TE	
Gasterosteidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	MI	TE	
Solenostomidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	MR	TR	
Syngnathidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	MI	TT	
Synbranchidae	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	MI	TR	
Scorpaenidae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Hexagrammidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MR	TE	
Cottidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TE	
Conopobranchidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TE	
Cyclopteridae	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	MR	TP	
Percichthyidae	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT	
Pseudochromidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MR	TR	
Grammidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	MR	TR	
Plesiopidae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	MR	TR	
Acanthoclinidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MR	TR	

Familias	Tipos de cuidados													Habitat	Latitude
	SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF		
Teraponidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TR
Centranchidae	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	DC	TE
Percidae	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TE
Apogonidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	MI	TT
Spardiidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT
Nandidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	MI	TR
Cichlidae	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	MI	TR
Embiotocidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TE
Pomacentridae	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	MI	TR
Gadopsidae	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	DC	TT
Labridae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TT
Zoarcidae	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TL
Stichaeidae	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TP
Pholididae	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TP
Anarnichadidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TP
Nototheniidae	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TP
Opistognathidae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	HR	TR
Tripterygiidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TT
Dactyloscopidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	MI	TT
Labrisomidae	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TT
Clinidae	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TT
Chaenopsidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	HR	TR
Blenniidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT
Eleotrididae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT
Gobiidae	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TT
Kurtidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	MI	TR
Anabantidae	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TR
Belontiidae	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	DC	TR
Osphronemidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	DC	HR
Luciocephalidae	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	DC	TR
Channidae	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	?	0	0	DC	TR
Balistidae	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	HR	TT
Tetraodontidae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	MI	TR

TABELA 5 - Número de famílias que apresentam cada tipo de cuidado parental em cada ordem, expreso como proporção do respectivo número de famílias. FT - número total de famílias da ordem. As categorias de cuidados parentais e respectivas siglas correspondem às da tabela 1.

	ORDENS	SC	GI	GGM	GCF	GCS	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF	FT
Aa	Ceratodontiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1
Ab	Lepidosireniformes	--	--	--	--	--	1.0	--	--	--	--	--	--	--	2
Ba	Coelacanthiformes	--	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1
Ca	Polypteriformes	--	--	--	--	--	1.0	--	--	--	--	--	--	--	1
Da	Acipenseriformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2
Ea	Lepisosteiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1
Fa	Amiiformes	--	--	--	--	--	1.0	--	--	--	--	--	--	--	1
Ga	Osteoglossiformes	0.33	--	0.33	--	--	0.33	--	0.17	--	--	--	--	--	6
Ha	Elopiiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3
Hb	Notacanthiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	3
Hc	Anguilliformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	19
Ia	Clupeiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4
Ja	Gonorynchiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4
Jb	Cypriniformes	0.83	--	0.17	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	6
Jc	Characiformes	0.50	--	0.30	--	--	0.10	0.10	0.10	--	--	--	--	--	10
Jd	Siluriformes	0.61	--	0.13	0.06	--	0.13	0.10	0.10	0.03	0.03	--	0.06	0.06	31
Je	Gymnotiformes	0.83	--	0.17	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	6
Ka	Salmoniformes	0.73	--	0.07	0.13	0.07	--	--	--	--	--	--	--	--	15
La	Stomiiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	9
Ma	Aulopiiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	12
Mb	Myctophiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	2
Na	Percopsiformes	0.33	--	--	--	--	--	--	0.33	--	0.33	--	--	--	3
Nb	Gadiiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	7
Nc	Ophidiiformes	0.75	0.25	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	4
Nd	Batrachoidiformes	--	--	--	--	--	1.0	--	--	--	--	--	--	--	1
Ne	Lophiiformes	0.94	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.06	--	16
Nf	Gobiesociformes	--	--	0.50	--	0.50	--	--	--	--	--	--	--	--	2
Oa	Cyprinodontiformes	0.31	0.46	0.08	0.08	--	--	--	--	--	--	--	--	0.08	13
Ob	Atheriniformes	0.60	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	5
Oc	Lampriformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	11
Od	Beryciformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	14
Oe	Zeiiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	6
Of	Gasterosteiformes	0.33	--	0.33	--	--	0.33	--	--	--	--	--	--	--	3
Og	Indostomiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1
Oh	Pegasiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1
Oi	Syngnathiformes	0.67	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	0.17	0.17	6
Oj	Dactylopteriformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	1
Ok	Synbranchiformes	--	--	--	--	--	1.0	--	1.0	--	--	--	--	--	1
Ol	Scompaeniformes	0.75	0.10	0.15	--	--	0.05	--	--	0.05	--	--	--	--	20
Om	Perciformes	0.75	0.03	0.14	0.03	0.05	0.03	0.01	0.03	0.04	0.01	0.01	0.01	--	150
On	Pleuronectiformes	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	6
Oo	Tetraodontiformes	0.75	--	0.12	0.12	0.12	--	0.12	--	--	--	--	--	--	8

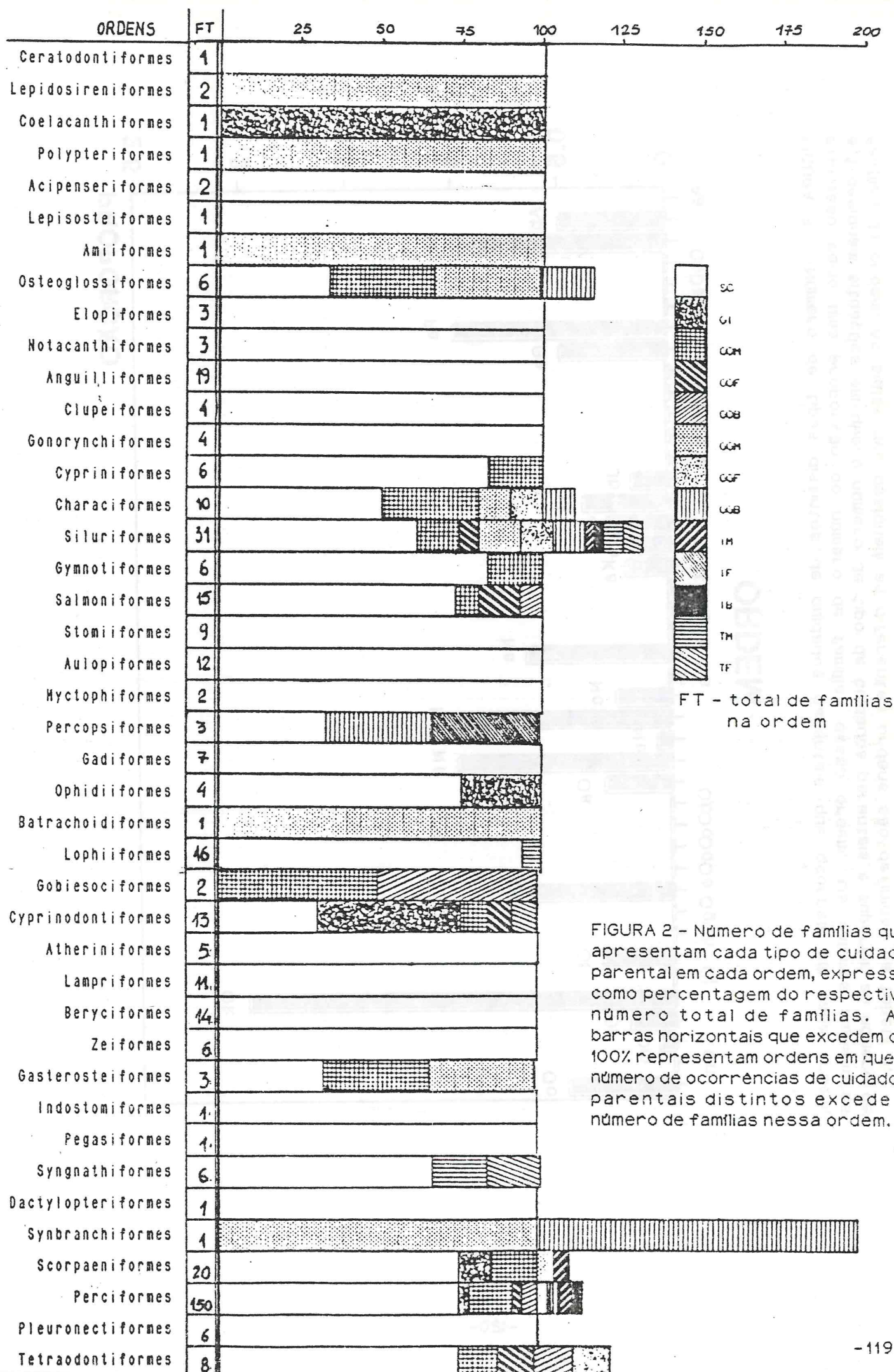


FIGURA 2 - Número de famílias que apresentam cada tipo de cuidado parental em cada ordem, expresso como porcentagem do respectivo número total de famílias. As barras horizontais que excedem os 100% representam ordens em que o número de ocorrências de cuidados parentais distintos excede o número de famílias nessa ordem.

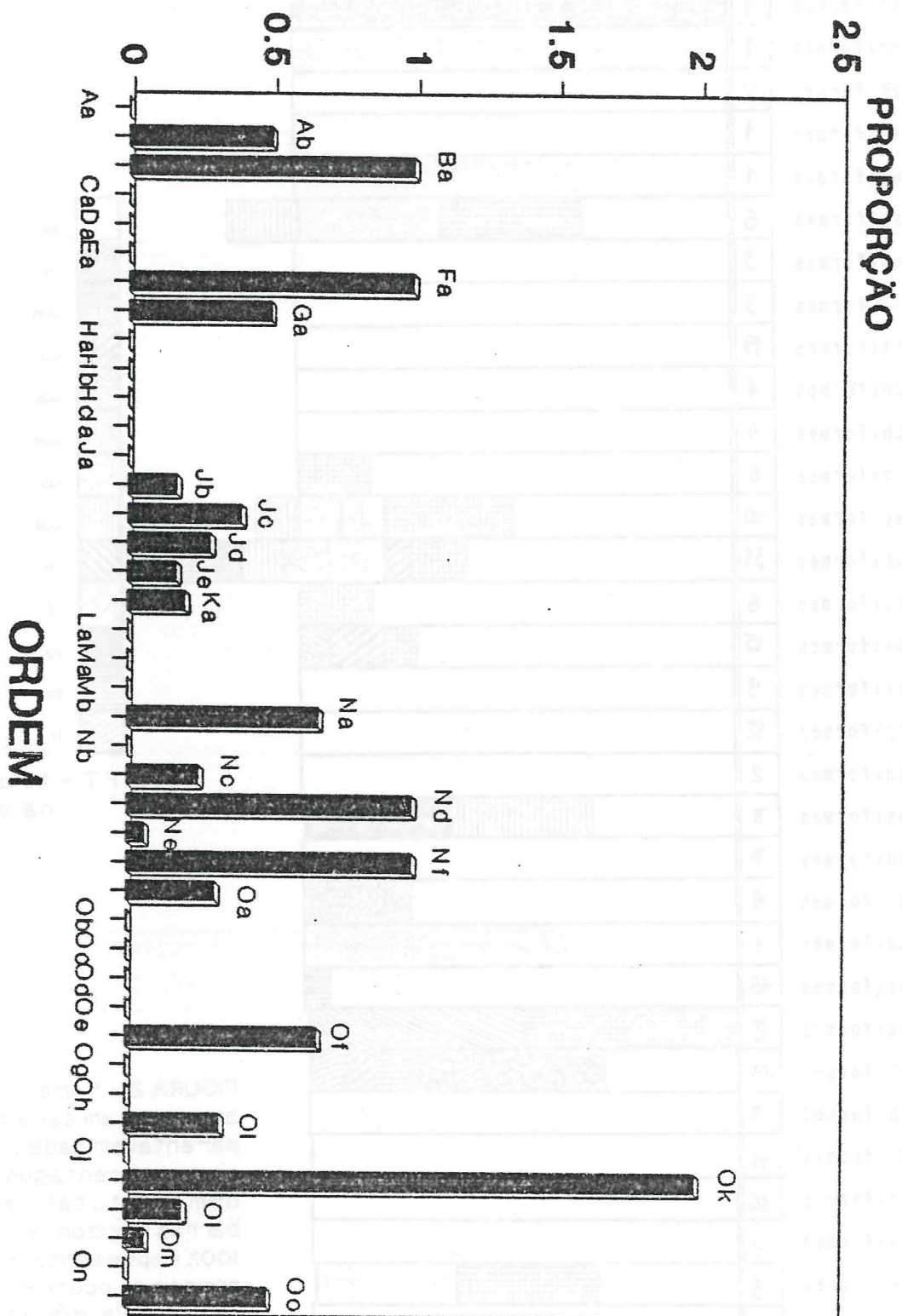


FIGURA 3 - Número de tipos distintos de cuidados parentais que ocorrem em cada ordem, expresso como uma proporção do número de famílias dessa ordem. Os valores superiores a 1 designam situações em que o número de tipo de cuidados parentais é superior ao número de famílias da ordem. As siglas que designam as diferentes ordens são definidas na tabela 5.

TABELA 6 - Resultados da análise de Friedman a distribuição dos diferentes tipos de cuidados no conjunto das ordens (n = 42). Como medida da expressão de cada tipo de cuidado em cada ordem utilizou-se o número de famílias em que ocorre nessa ordem. *** -> $p < 0.001$.

Tipos de cuidados	Postos
SC	11.809
GCM	7.881
GGM	7.417
GGB	6.786
GI	6.655
GOF	6.607
GCB	6.536
GGF	6.369
TM	6.321
IM	6.262
TF	6.262
IF	6.131
IB	5.964

Estatística do teste = 213.996

Nível de significância = ***

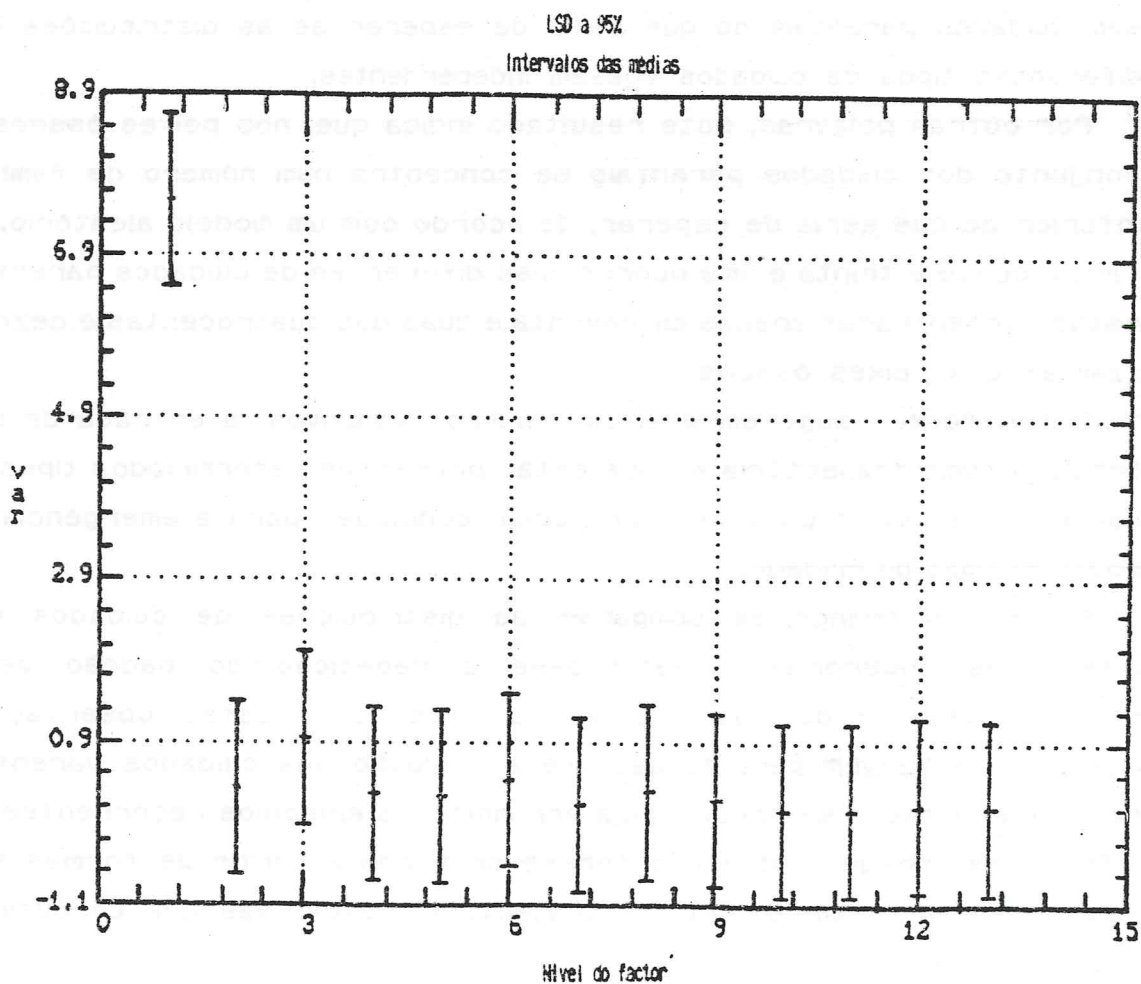


FIGURA 4 - Número médio de famílias que exhibe cada tipo de cuidado e respectivo erro padrão, no conjunto das ordens.

2. Ressalta igualmente o facto de haver ordens inteiras, por vezes com números elevados de famílias, sem uma única forma de cuidado parental, enquanto noutras ordens se observam "concentrações" importantes de diferentes formas de cuidado. As ordens Siluriformes e Perciformes constituem exemplos destas "concentrações".

Para se avaliar da significação estatística desta desigualdade na distribuição dos cuidados parentais, calculou-se para cada tipo de cuidado, o número de famílias que não o apresentam, no total das quatrocentas e dezoito. Se as distribuições de cuidados fossem independentes, a probabilidade de, numa família, todos os tipos de cuidados se encontrarem ausentes, seria igual ao produto das probabilidades de ausência de cada um deles.

Determinou-se assim, uma frequência esperada de 303.1 (72.52%) para o número de famílias sem qualquer tipo de cuidado parental. Esta proporção foi comparada com a observada, que é de 77.99%, através da prova de Fisher. A diferença é estatisticamente significativa ($Z = 2.505$ com $p = 6.120 \times 10^{-3}$). Concluiu-se portanto, que ocorrem mais famílias sem cuidados parentais do que seria de esperar se as distribuições dos diferentes tipos de cuidados fossem independentes.

Por outras palavras, este resultado indica que, nos peixes ósseos, o conjunto dos cuidados parentais se concentra num número de famílias inferior ao que seria de esperar, de acordo com um modelo aleatório. De facto, cento e trinta e uma ocorrências diferentes de cuidados parentais estão concentradas apenas em noventa e duas das quatrocentas e dezoito famílias dos peixes ósseos.

Estes factos sugerem que, em termos evolutivos, a entrada de uma linhagem numa trajectória em que estão presentes determinados tipos de cuidados parentais contribui para criar condições para a emergência de novas formas de cuidado.

Finalmente, quando se comparam as distribuições de cuidados nas diferentes superordens, verifica-se a repetição do padrão geral da predominância de ausência de cuidados (SC). Estas observações indicam, sem margem para dúvidas, que a evolução dos cuidados parentais nos peixes ósseos se caracteriza por múltiplos episódios recorrentes em diferentes linhagens, devendo ter-se originado a partir de formas sem cuidados uma multiplicidade de trajectórias evolutivas que conduziram aos diferentes padrões.

A comparação das superordens Ostariophysi e Acanthopterygii é

particularmente sugestiva.

Um outro facto interessante que se observa de imediato na tabela 4, é a importância que tem a presença de cuidados parentais em grupos muito antigos representados actualmente por números muito reduzidos de espécies. É nomeadamente o caso das ordens Lepidosireniformes, Coelacanthiformes, Polypteriformes, Amiiformes e da infradivisão Osteoglossomorpha.

Seria interessante no futuro investigar a hipótese da presença de cuidados parentais ter contribuído para a sobrevivência de espécies representantes de grupos que tiveram grande expressão faunística no passado e que se encontram desde há longo tempo extremamente reduzidos (por exemplo, Crossopterygios, Dipnóicos e alguns grupos de Holosteos);

3. A guarda de ovos pelo macho destaca-se das restantes formas de cuidado tanto em percentagem de famílias como na sua expressão relativa na distribuição por ordens (ver figuras 2 e 4 e tabelas 4, 5 e 6).

De facto, a guarda de ovos pelo macho ocorre em quarenta famílias, ou seja, 43.5% do número de famílias com cuidados parentais (92) e 9.6% do total de famílias (418).

Ao nível das ordens a guarda de ovos pelo macho surge logo a seguir à categoria "ausência" de cuidados com uma média de 0.95 famílias por ordem com guarda de ovos pelo macho. A categoria seguinte com valor mais elevado é a guarda de ovos e larvas pelo macho que ocorre em 19.6% das famílias com cuidados parentais (4.3% do total de famílias) e uma média de 0.43 famílias por ordem (ver figura 4). Observa-se um resultado semelhante quando se observa a ordenação por postos da análise de Friedman representada na tabela 6;

4. Quanto ao sexo que fornece os cuidados verifica-se uma predominância acentuada dos cuidados masculinos. Observam-se 131 ocorrências diferentes de cuidados parentais. Destas, o macho cuida sozinho em 71 (54.2% dos casos) e a fêmea cuida sozinha em 36 (27.5% dos casos). A diferença destas proporções é estatisticamente muito significativa ($Z = 4.399$ com $p = 5.43 \times 10^{-6} \rightarrow$ prova de Fisher). Os dois sexos cuidam conjuntamente em 24 (18.3% dos casos).

Se se excluir a gestação interna, que é o único cuidado que só as fêmeas podem praticar, restam 117 ocorrências. Destas, os machos cuidam sozinhos em 71 (60.7%) dos casos, a fêmea cuida sozinha em 22 (18.8% dos

casos) e os dois sexos cuidam conjuntamente em 24 (20.5% dos casos).

Torna-se portanto, evidente que quando se considera cuidados que são "praticáveis" pelos dois sexos, a incidência dos cuidados masculinos é ainda mais claramente preponderante.

Considerando os casos em que o macho participa nos cuidados parentais sozinho ou em conjunto com a fêmea, encontram-se 95 ocorrências (72.5% dos casos), enquanto que as fêmeas participam sozinhas ou em conjunto como o macho em 60 ocorrências (45.8% dos casos).

Os cuidados exclusivamente masculinos ocorrem em 62 famílias (67.4% das famílias com cuidados parentais), enquanto os exclusivamente femininos ocorrem em 31 famílias (33.7% das famílias com cuidados parentais) e os biparentais em 22 (23.9% do total).

As famílias em que o macho cuida sozinho ou em conjunto com a fêmea são 71 (77.2% do total), enquanto os cuidados pela fêmea sozinha ou em conjunto com o macho ocorrem em 46 famílias (50% do total). A diferença das proporções é estatisticamente muito significativa ($Z = 3.542$ com $p = 1.985 \times 10^{-4} \rightarrow$ prova de Fisher);

5. No que se refere às formas de cuidados verifica-se que a guarda (incluindo as formas de guarda de ovos e as formas de guarda de ovos e larvas) é o padrão mais frequente, ocorrendo em 72.8% das famílias;

6. É particularmente interessante a grande predominância da guarda, especialmente da guarda de ovos pelo macho. A sua frequente associação na mesma família com espécies com ausência de cuidados parentais nuns casos, e com outras formas de cuidado noutros casos, aponta para a hipótese da guarda de ovos corresponder a um dos padrões mais frequentemente surgidos na evolução dos peixes ósseos, a partir de formas sem cuidados. Sugere igualmente que a guarda de ovos pelo macho deve ter desempenhado um papel importante na origem de outras formas de cuidados parentais.

Esta hipótese será explorada nos capítulos seguintes.

2.2. ANÁLISE DAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS

2.2.1. Análise das associações ao nível das famílias

1) ANÁLISE DAS ASSOCIAÇÕES INDIVIDUAIS

Na tabela 7 encontram-se representados os valores das associações dos diferentes pares possíveis de cuidados parentais no conjunto das famílias.

TABELA 7 - Número de associações dos diferentes pares possíveis de cuidados parentais no conjunto das famílias dos peixes ósseos. Os totais de cada coluna indicam o número total de associações em que cada forma de cuidado participa.

	SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF	
SC	0													
GI	3	0												
GOM	11	3	0											
GOF	4	1	6	0										
GOB	4	1	5	4	0									
GGM	2	0	2	0	0	0								
GGF	1	0	0	1	1	3	0							
GGB	2	0	1	0	1	6	3	0						
IM	1	0	4	1	0	2	1	2	0					
IF	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0				
IB	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0			
TM	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0		
TF	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	
Total	30	8	34	18	16	17	14	17	15	7	5	5	4	190

A diagonal, como se referiu no capítulo anterior, foi preenchida com valores nulos já que a associação de um cuidado consigo próprio seria desprovida de sentido biológico.

Na tabela 8 encontram-se compilados os valores de qui-quadrado e a respectiva probabilidade, calculados para cada associação considerada individualmente de acordo com o procedimento descrito no capítulo anterior.

TABELA 8 - Resultados da análise individual das associações entre os diferentes pares possíveis de cuidados parentais. Para cada associação apresenta-se o valor de qui-quadrado, o respectivo nível de significância (p) e o nível de significância da prova de Fisher aplicada aos mesmos dados (F). *** -> $p < 0.001$; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$; NS - não significativo; + -> indica que a frequência observada da associação é superior à frequência esperada ao acaso; - -> indica que a frequência observada da associação é inferior à frequência esperada ao acaso. Em toda a análise o número de graus de liberdade é igual a 1, uma vez que o valor de qui-quadrado de cada associação foi calculado com base numa tabela 2 x 2.

		SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
SC	χ^2	--	42.097	104.802	14.717	19.024	74.189	15.386	36.329	30.954	15.830	10.528	15.366	10.435
	p	--	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	***	**
	F	--	***	***	**	***	***	**	***	***	**	*	**	*
GI	χ^2	--	---	2.354	1.400	1.151	0.652	0.175	0.391	0.283	0.105	0.070	0.283	0.247
	p	--	---	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	F	--	---	NS +	NS +	NS +	NS -	NS -	NS -	NS -	NS -	NS -	NS -	NS -
GCM	χ^2	--	---	---	30.110	16.811	0.052	0.536	0.636	15.407	1.972	0.213	0.636	0.427
	p	--	---	---	***	***	NS	NS	NS	***	NS	NS	NS	NS
	F	--	---	---	*** +	** +	NS +	NS -	NS +	** +	NS +	NS -	NS +	NS -
GCF	χ^2	--	---	---	---	55.833	0.461	6.719	0.277	3.568	12.388	0.049	0.124	0.099
	p	--	---	---	---	***	NS	**	NS	NS	***	NS	NS	NS
	F	--	---	---	---	*** +	NS -	NS +	NS -	NS +	NS +	NS -	NS -	NS -
GCB	χ^2	--	---	---	---	---	0.508	5.958	1.840	0.220	0.082	0.054	0.137	0.109
	p	--	---	---	---	---	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	F	--	---	---	---	---	NS -	NS +	NS +	NS -	NS -	NS -	NS -	NS -
GGM	χ^2	--	---	---	---	---	---	38.092	69.196	8.476	0.136	0.090	3.025	4.197
	p	--	---	---	---	---	---	***	***	**	NS	NS	NS	*
	F	--	---	---	---	---	---	*** +	*** +	* +	NS -	NS -	NS +	NS +
GGF	χ^2	--	---	---	---	---	---	---	64.999	8.818	26.406	40.500	15.140	19.363
	p	--	---	---	---	---	---	---	***	**	***	***	***	***
	F	--	---	---	---	---	---	---	*** +	NS +	* +	* +	NS +	* +
GGB	χ^2	--	---	---	---	---	---	---	---	15.926	11.116	17.598	0.137	0.109
	p	--	---	---	---	---	---	---	---	***	***	***	NS	NS
	F	--	---	---	---	---	---	---	---	* +	NS +	NS +	NS -	NS -
IM	χ^2	--	---	---	---	---	---	---	---	---	67.491	102.993	0.099	0.079
	p	--	---	---	---	---	---	---	---	---	***	***	NS	NS
	F	--	---	---	---	---	---	---	---	---	*** +	*** +	NS -	NS -
IF	χ^2	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	68.498	0.037	0.029
	p	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	***	NS	NS
	F	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	* +	NS -	NS -
IB	χ^2	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	0.024	0.049
	p	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	NS	NS
	F	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	NS -	NS -
TM	χ^2	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	19.363
	p	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	***
	F	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	* +

Na mesma tabela o nível de significância de cada análise é indicado com base no teste de probabilidade exacta de Fisher.

A comparação dos valores de qui-quadrado é apresentada graficamente na figura 5 e as relações com base nos níveis de significância da prova de Fisher são representadas graficamente na figura 6. As frequências esperadas, assumindo que as associações ocorrem ao acaso, encontram-se representadas na tabela 3 do anexo.

Da análise da tabela 8 e figuras 5 e 6 resultam as seguintes conclusões:

1. As associações com a categoria **ausência de cuidados** são as únicas que apresentam valores significativos em que as frequências observadas são inferiores às esperadas (representadas na tabela 8 com o sinal -). Pelo contrário, todas as outras associações que apresentam valores estatisticamente significativos têm frequências observadas superiores às esperadas (assinaladas na tabela 8 pelo sinal +).

Este resultado constitui uma das conclusões fundamentais da presente tese, na medida em que parece justificar a asserção de que **na evolução dos cuidados parentais nos peixes ósseos, a presença numa linhagem de determinadas formas de cuidados parentais tende a promover condições que facilitam o aparecimento subsequente de outras formas de cuidados;**

2. No que se refere às associações em que a frequência observada é superior à esperada, verifica-se um número muito mais elevado de associações significativas entre o mesmo tipo de cuidado praticado por sexos diferentes, do que entre diferentes tipos de cuidados praticados pelo mesmo sexo (ver figura 6). Esta conclusão é evidenciada ainda no fenograma da figura 5 em que se constata que diferentes categorias com o mesmo tipo de cuidado praticado por sexos diferentes, se agrupam mais precocemente, do que diferentes tipos de cuidado praticados pelo mesmo sexo. Note-se nomeadamente a separação considerável das guardas de ovos e larvas em relação às formas de incubação e aos transportes, masculino e feminino, em contraste com a proximidade entre padrões com o mesmo tipo de cuidado praticados por sexos diferentes.

Uma aparente dificuldade ocorre no grupo: ausência de cuidados + guarda de ovos pelo macho + gestação interna, evidente no fenograma da

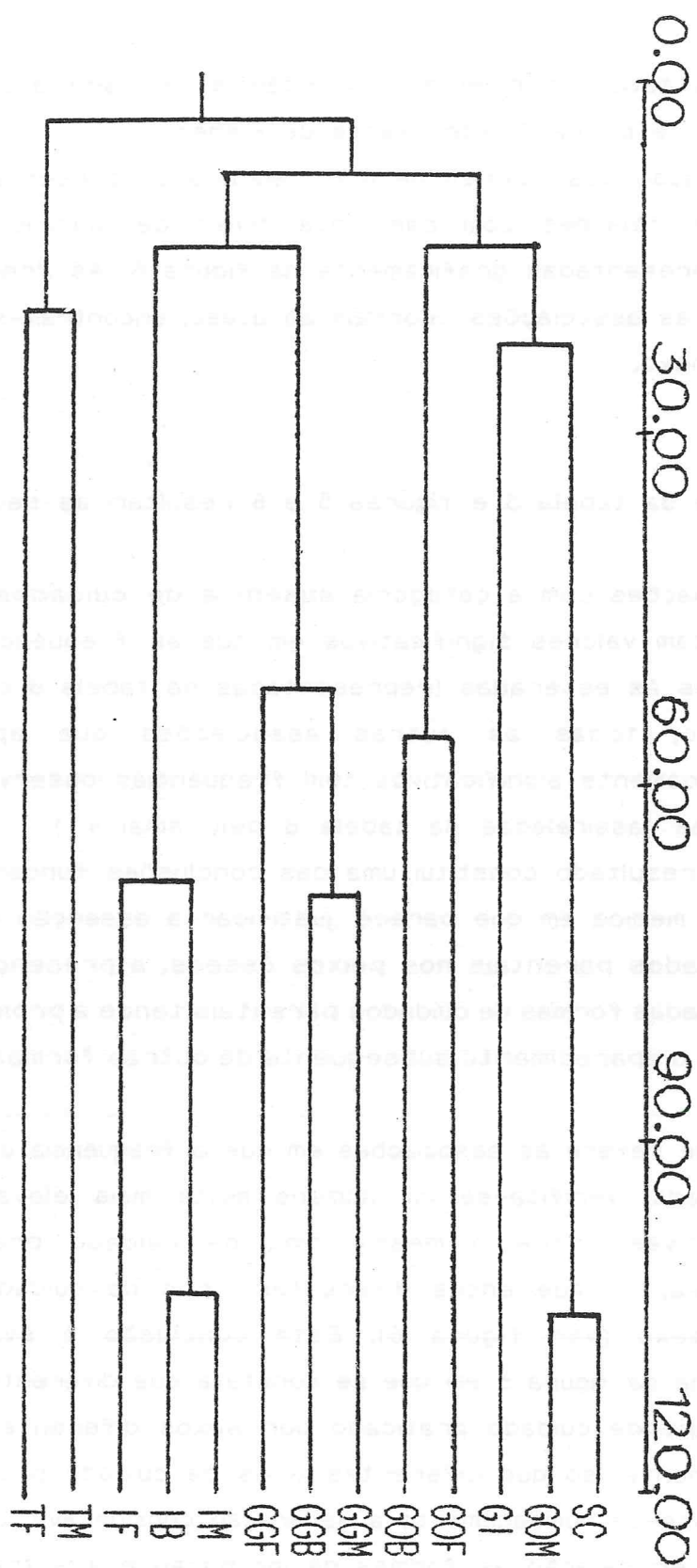


FIGURA 5 - Resultado da análise de agrupamentos aplicada aos valores de qui-quadrado obtidos para as diferentes associações. Usou-se um algoritmo aglomerativo, hierárquico e sequencial de ligação média não pesada.

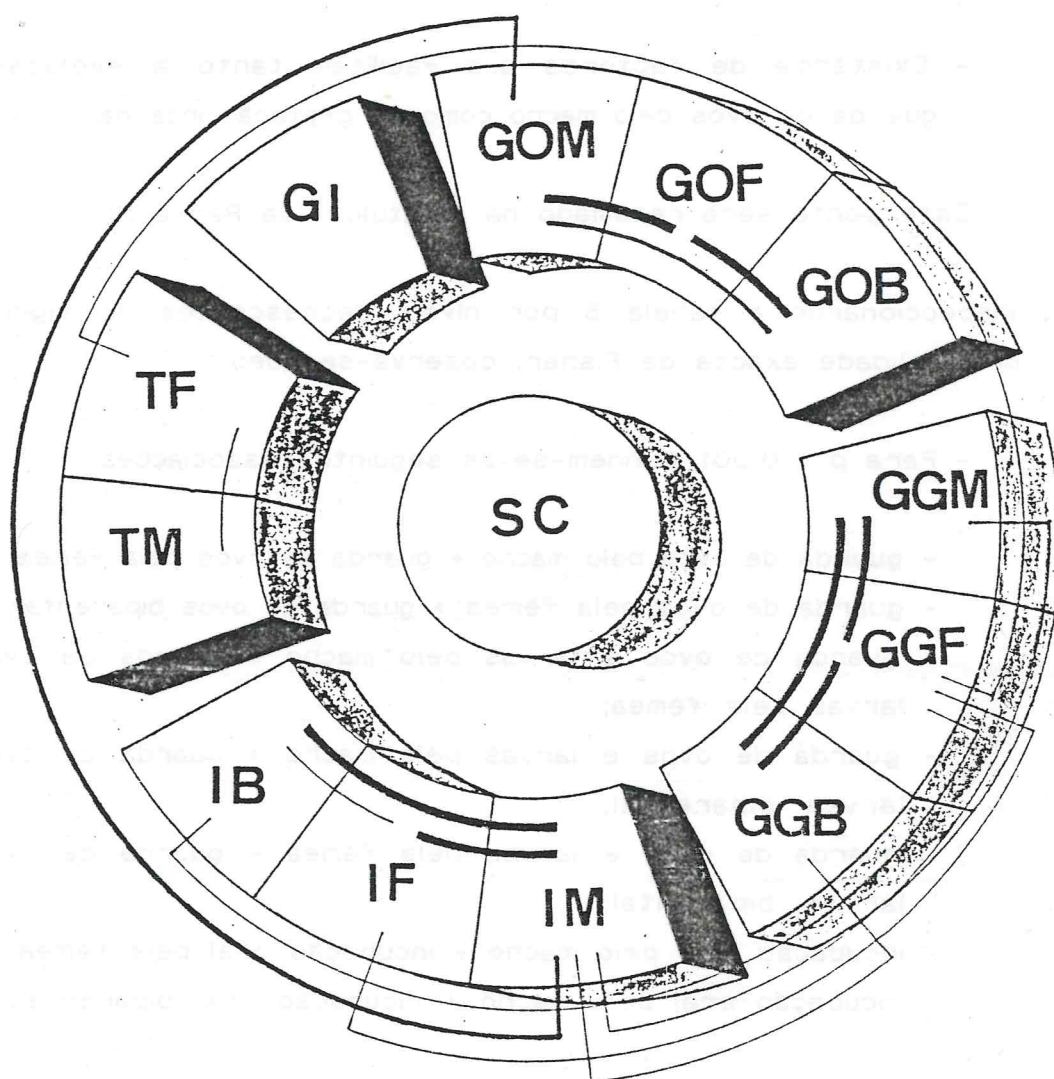


FIGURA 6 - Relações entre as associações em função dos seus níveis de significância na prova de Fisher (análise de associações individuais). — $p < 0.001$; — $p < 0.01$ e — $p < 0.05$.

figura 5. A presença da gestação interna neste grupo contrasta de facto com os restantes padrões de associação. Este resultado sugere uma de duas possibilidades:

- Existência de muitos casos de evolução directa de ausência de cuidados para gestação interna;
- Existência de factores que facilitam tanto a evolução da guarda de ovos pelo macho como da gestação interna.

Este ponto será retomado na Capítulo 1 da Parte III;

3. Inspeccionando a tabela 8 por níveis decrescentes de significância da probabilidade exacta de Fisher, observa-se que:

- Para $p < 0.001$ definem-se as seguintes associações:
 - guarda de ovos pelo macho + guarda de ovos pela fêmea;
 - guarda de ovos pela fêmea + guarda de ovos biparental;
 - guarda de ovos e larvas pelo macho + guarda de ovos e larvas pela fêmea;
 - guarda de ovos e larvas pelo macho + guarda de ovos e larvas biparental;
 - guarda de ovos e larvas pela fêmea + guarda de ovos e larvas biparental;
 - incubação oral pelo macho + incubação oral pela fêmea;
 - incubação oral pelo macho + incubação oral biparental.

A este nível confirma-se, portanto, a conclusão do ponto anterior, observando-se que para as formas de guarda de ovos e larvas e de incubação oral, as associações prioritárias se realizam com formas equivalentes de cuidado que diferem apenas no sexo que cuida.

- No nível $p < 0.01$ definem-se mais as seguintes associações:
 - guarda de ovos pelo macho + guarda de ovos biparental;
 - guarda de ovos pelo macho + incubação oral pelo macho.

Além de se confirmar a coesão do grupo "guarda de ovos" surge pela primeira vez uma associação entre **tipos diferentes de cuidado**: guarda de ovos pelo macho e incubação oral pelo macho, que liga as guardas de ovos às formas de incubação oral.

- No nível de $p < 0.05$ observam-se as seguintes ligações:

- guarda de ovos e larvas pelo macho + incubação oral pelo macho;
- guarda de ovos e larvas pela fêmea + incubação oral pela fêmea;
- guarda de ovos e larvas pela fêmea + incubação oral biparental;
- guarda de ovos e larvas pela fêmea + transporte pela fêmea;
- guarda de ovos e larvas biparental + incubação oral pelo macho;
- incubação oral pela fêmea + incubação oral biparental;
- transporte pelo macho + transporte pela fêmea.

Estas associações revelam quatro pontos interessantes:

- a) **Acentuam-se as ligações entre padrões em que apenas varia o sexo que cuida, sendo semelhante a forma de cuidado.** Estão neste caso as formas de incubação oral que revelam múltiplas ligações entre si bem como os transportes pelo macho e pela fêmea;
- b) **A incubação oral surge a este nível tanto associada às guardas de ovos como às guardas de ovos e larvas.** Esta observação sugere que **houve origens distintas da incubação oral tanto a partir das guardas de ovos, como a partir das guardas de ovos e larvas.** Esta conclusão foi confirmada pela análise ecológica (ver ponto 2.3. deste capítulo);
- c) Os transportes, pelo macho e pela fêmea, formariam um grupo individualizado se não se encontrassem ligados à guarda de ovos e larvas através do transporte pela fêmea. A associação entre as duas formas de transporte continua, no entanto, a ser notável já que se trata de formas de cuidado raras e bastante especializadas. De facto, o transporte pelo macho surge apenas em cinco famílias (5.4% das

famílias que têm cuidados parentais e 1.2% do número total de famílias). Por sua vez o transporte pela fêmea surge somente em quatro famílias (4.3% das famílias que têm cuidados parentais e 1.0% do número total de famílias).

Nestas circunstâncias a associação dos transportes entre si reforça a conclusão anteriormente expressa de que, em termos evolutivos, é relativamente "fácil" a mudança do sexo que cuida, mantendo-se o padrão de cuidado.

Por sua vez a associação do transporte pela fêmea à guarda de ovos e larvas pela fêmea confirma o ponto de vista expresso acima (ponto b) de que muitos cuidados parentais especializados tendem a surgir em linhagens que já possuíam outras formas de cuidados parentais;

- d) Finalmente, a gestação interna não apresenta qualquer ligação estatisticamente significativa com os restantes cuidados, mantendo-se isolada. Este facto, bem como a natureza dos processos envolvidos na gestação interna, os quais diferem profundamente das restantes formas de cuidado com os descendentes, sugere que esta deve ter-se originado através de trajectórias evolutivas, numa larga medida independentes, das que conduziram aos restantes padrões.

No entanto, como já se disse no ponto 2 e se mostra no fenograma da figura 5, existem associações positivas embora não significativas entre a gestação interna e a guarda de ovos pelo macho. E nomeadamente o caso das famílias *Labrisomidae* e *Clinidae* que apresentam guarda de ovos pelo macho e gestação interna. Assim, embora a gestação interna seja a forma de cuidado que se apresenta mais afastada das restantes, não se pode excluir inteiramente a possibilidade de, em certos grupos, as circunstâncias que favoreceram a guarda de ovos terem favorecido igualmente o aparecimento daquela;

4. No caso das guardas de ovos, os cuidados biparentais surgem mais ligados à guarda de ovos pela fêmea ($\chi^2 = 55.833$ e $p < 0.001$ - prova de Fisher) do que à guarda de ovos pelo macho ($\chi^2 = 16.81$ e $p < 0.01$ - prova de Fisher).

No caso das guardas de ovos e larvas e das incubações orais, as formas biparentais surgem mais ligadas aos cuidados masculinos do que aos femininos, sugerindo a hipótese de em muitos percursos evolutivos o

cuidado pelo macho ter precedido o cuidado biparental, que abriu por sua vez o caminho ao cuidado equivalente só pela fêmea. De facto, a associação guarda de ovos e larvas pelo macho / guarda de ovos e larvas biparental apresenta um valor de qui-quadrado de 69.196 com $p < 0.001$ - prova de Fisher. A associação guarda de ovos e larvas biparental / guarda de ovos e larvas pela fêmea apresenta um valor de qui-quadrado de 64.999 com $p < 0.001$ - prova de Fisher. Para as formas de incubação oral os valores de qui-quadrado e níveis de significância na prova de Fisher são respectivamente de 102.993 e $p < 0.001$ na associação incubação oral pelo macho / incubação oral biparental e 68.498 e $p < 0.05$ na associação incubação oral biparental / incubação oral pela fêmea.

Considerando agora as associações entre a guarda de ovos pelo macho e pela fêmea; entre a guarda de ovos e larvas pelo macho e pela fêmea; e entre a incubação oral pelo macho e pela fêmea, os valores de qui-quadrado e os níveis de significância da prova de Fisher são respectivamente de 30.110 com $p < 0.001$; 38.092 com $p < 0.001$ e 67.491 com $p < 0.001$.

Em qualquer dos casos de guarda ou de incubação, as elevadas ligações dos cuidados pelo macho aos cuidados equivalentes pela fêmea, sugerem uma de duas possibilidades, que não são mutuamente exclusivas:

- ou a transição directa "macho -> fêmea" ocorreu com frequência;
- ou as formas transitórias biparentais tendem a ser instáveis, dando lugar a uma mudança de um sexo para outro, frequentemente dentro da mesma família.

É sintomático que, no caso dos transportes, apesar da associação significativa entre transporte pelo macho e transporte pela fêmea ($\chi^2 = 19.363$ com $p < 0.05$ - prova de Fisher) não existem transportes biparentais.

A evidência circunstancial disponível fornece apoio a ambas as alternativas sugerindo que ambas as trajectórias evolutivas ocorreram em diferentes linhagens.

Assim por exemplo, nos ciclídeos a generalidade dos autores concorda que o padrão "primitivo" na família foi a guarda de ovos e larvas biparental. Desta derivou a guarda de ovos e larvas exclusivamente materna (ver por exemplo, Gross & Sargent, 1985). Ainda nesta família a

incubação oral surgiu com toda a probabilidade a partir da guarda de ovos e larvas. Apesar de existirem em alguns ciclídeos casos de incubação oral paterna é frequente na mesma espécie os ovos serem incubados oralmente pelo macho e/ou pela fêmea (Ridley, 1978).

Na maioria dos ciclídeos com incubação oral, no entanto, esta é exclusivamente materna.

Nos ciclídeos a evidência disponível aponta para a predominância de transições da guarda de ovos e larvas biparental tanto para a guarda materna como para a incubação oral materna. Noutras famílias, no entanto, é frequente encontrarem-se espécies em que qualquer dos sexos pode guardar os ovos sem nunca se encontrarem dois progenitores a guardar juntos. Exemplos típicos desta situação são as espécies *Centronotus gunnellus* (**Pholididae**) (Gudger, 1927) e *Harpagifer bispinis* (**Nototheriidae**) (Daniels, 1979).

No caso das guardas de ovos encontra-se uma maior ligação entre guarda de ovos pela fêmea - guarda de ovos biparental do que entre qualquer estas formas e a guarda de ovos pelo macho. Os valores de qui-quadrado e os níveis de significância na prova de Fisher são de 30.110 com $p < 0.001$ para a associação guarda de ovos pelo macho / guarda de ovos pela fêmea; 16.811 com $p < 0.01$ para a associação guarda de ovos pelo macho / guarda de ovos biparental e de 55.833 com $p < 0.001$ para a associação guarda de ovos pela fêmea / guarda de ovos biparental.

Este resultado é de assinalar por duas razões:

- Em primeiro lugar, a guarda de ovos pelo macho é muito mais frequente que a guarda de ovos pela fêmea (43.5% e 10.9% respectivamente, das famílias com cuidados parentais). Poder-se-ia assim supor que a guarda de ovos pela fêmea fosse evolutivamente derivada da guarda de ovos pelo macho passando por uma forma transitória biparental, como se referiu atrás e tem sido defendido por muitos autores (ver por exemplo, Baylis (1981) e Gross & Sargent (1985)).
- Em segundo lugar, a guarda de ovos pelo macho é a forma de cuidado que apresenta ligações mais elevadas com a categoria ausência de cuidados e deve ter sido em muitas linhagens a primeira forma de cuidado parental que emergiu

na evolução (ver secção 2.2.3.). A guarda de ovos biparental deveria ser encarada como derivada da guarda de ovos pelo macho se se considerasse que as relações entre os diferentes tipos de cuidados parentais nos peixes ósseos se estabeleceram segundo uma única trajectória.

Não parece ter sido no entanto este o caso. Na secção 2.3. deste capítulo será apresentada evidência que apoia a conclusão de que em certas circunstâncias ecológicas a guarda de ovos pela fêmea se deve ter originado directamente a partir de formas sem cuidado, podendo os machos ter-se associado secundariamente às fêmeas em formas de guarda de ovos biparental;

5. Parece existir uma barreira importante entre a guarda de ovos pelo macho e a guarda de ovos e larvas pelo macho, apesar da análise directa dos dados indicar que esta associação teve lugar. Como se pode observar na tabela 8 esta associação não é estatisticamente significativa apresentando um valor de qui-quadrado muito baixo ($\chi^2 = 0.052$). As frequências observada e esperada desta associação são respectivamente de 2 e 1.72 (tabela 7 e tabela 3 do anexo).

A raridade das famílias com esta associação (duas famílias) quando comparada com a abundância da guarda de ovos pelo macho (40 famílias) e da guarda de ovos e larvas pelo macho (18 famílias) sugere que estas duas formas de cuidado só raramente se transformam uma na outra, irradiando provavelmente em contextos ecológicos distintos. Este ponto é apoiado pelos resultados apresentados na secção 2.3. deste capítulo.

Este resultado merece atenção especial na medida em que a evidência disponível indica que a guarda de ovos e larvas pelo macho derivou evolutivamente da guarda de ovos pelo macho. Esta transição produziu-se provavelmente raras vezes, na medida em que, envolve mudanças de comportamento do progenitor que guarda e transformações importantes nas larvas (ver Parte III Capítulo 1).

A aplicação do coeficiente de Jaccard aos mesmos dados brutos (figura 7), confirma as conclusões anteriores, evidenciando apenas o afastamento da gestação interna em relação às restantes formas de cuidados.

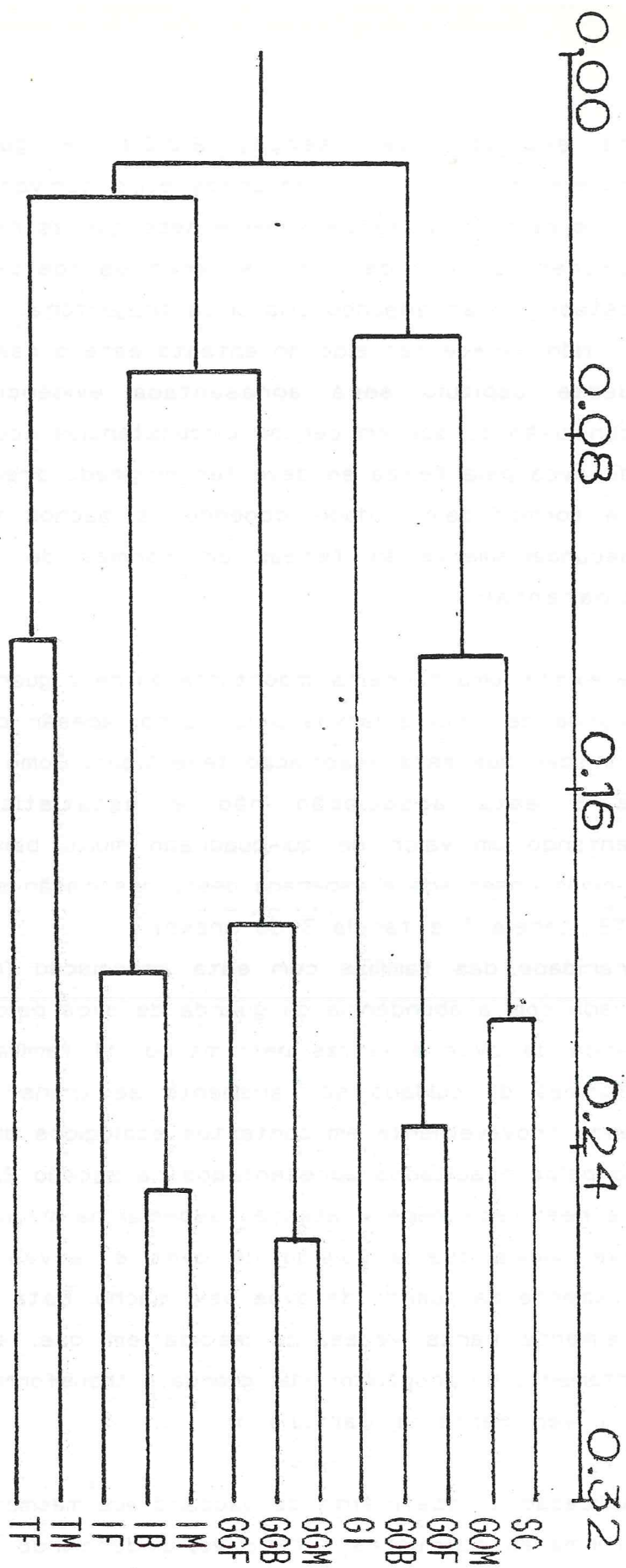


FIGURA 7 - Resultado da análise de agrupamentos aplicada às distribuições das ocorrências dos diferentes tipos de cuidados no conjunto das famílias. Utilizou-se um coeficiente de similitude para dados qualitativos (coeficiente de Jaccard). Usou-se um algoritmo aglomerativo, hierárquico e sequencial de ligação média não pesada.

ii) PONDERAÇÃO RELATIVA DAS ASSOCIAÇÕES - MÉTODO DOS DESVIOS NORMAIS

Na tabela 9 apresenta-se a matriz dos desvios normais em unidades Z. Na tabela 10 apresentam-se os respectivos níveis de pseudosignificância.

Para procurar níveis de significância efectiva procedeu-se como se descreveu na metodologia, introduzindo um termo de correcção (ver Capítulo I desta parte). Aceitaram-se apenas como significativos, a um dado nível, os valores das células que satisfazem esse nível nas duas matrizes assimétricas geradas. O resultado dessa "filtragem" é apresentado na tabela 11.

No anexo, as frequências esperadas, respectivamente para as matrizes simétricas e assimétricas, encontram-se representadas nas tabelas 4 e 5. Os desvios normais calculados para a matriz assimétrica encontram-se na tabela 6 do anexo.

Com base na tabela 9 foi construído o fenograma da figura 8 seguindo o algoritmo usado nos fenogramas anteriores.

TABELA 9 - Ponderação relativa das diferentes associações pelo método dos desvios normais (valores de Z positivos significam que o valor observado é superior ao esperado ao acaso, ocorrendo o inverso para os valores negativos). Os valores críticos de Z para os diferentes intervalos de confiança são os seguintes: $Z = \pm 1.96$ para $p < 0.05$; $Z = \pm 2.58$ para $p < 0.01$ e $Z = \pm 3.3$ para $p < 0.001$. Note-se que pelas razões expostas no texto, estes valores não devem ser utilizados como estimativas rigorosas de níveis de probabilidade, sendo apenas "pseudosignificâncias".

	SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
SC	0.00												
GI	1.72	0.00											
GOM	2.92	1.48	0.00										
GOF	0.79	0.30	1.80	0.00									
GOB	1.06	0.42	1.46	2.22	0.00								
GGM	-0.48	-0.91	-0.69	-1.40	-1.31	0.00							
GGF	-0.92	-0.82	-1.81	-0.31	-0.18	1.70	0.00						
GGB	-0.48	-0.91	-1.35	-1.40	-0.40	3.99	1.70	0.00					
IM	-1.01	-0.85	0.92	-0.39	-1.22	0.62	-0.11	0.62	0.00				
IF	-1.17	-0.57	-0.25	0.44	-0.82	-0.85	0.71	0.50	2.07	0.00			
IB	-0.98	-0.48	-1.06	-0.73	-0.69	-0.71	1.10	0.88	2.70	1.96	0.00		
TM	0.26	-0.48	0.12	-0.73	-0.69	0.88	1.10	-0.71	-0.66	-0.44	-0.37	0.00	
TF	0.51	-0.42	-0.94	-0.65	-0.61	1.14	1.36	-0.63	-0.59	-0.40	-0.33	2.82	0.00

TABELA 10 - Níveis de pseudosignificância dos desvios normais calculados para o conjunto das associações. *** -> $p < 0.001$; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$ e NS - não significativo.

	SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
SC													
GI	NS												
GOM	*	NS											
GOF	NS	NS	NS										
GOB	NS	NS	NS	*									
GGM	NS	NS	NS	NS	NS								
GGF	NS	NS	NS	NS	NS	NS							
GGB	NS	NS	NS	NS	NS	***	NS						
IM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS					
IF	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*				
IB	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	*			
TM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS		
TF	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	

TABELA 11 - Níveis de significância dos desvios normais calculados para o conjunto das associações. *** -> $p < 0.001$; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$ e NS - não significativo.

	SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
SC													
GI	NS												
GOM	*	NS											
GOF	NS	NS	NS										
GOB	NS	NS	NS	*									
GGM	NS	NS	NS	NS	NS								
GGF	NS	NS	NS	NS	NS	NS							
GGB	NS	NS	NS	NS	NS	***	NS						
IM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS					
IF	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS				
IB	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS			
TM	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS		
TF	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	

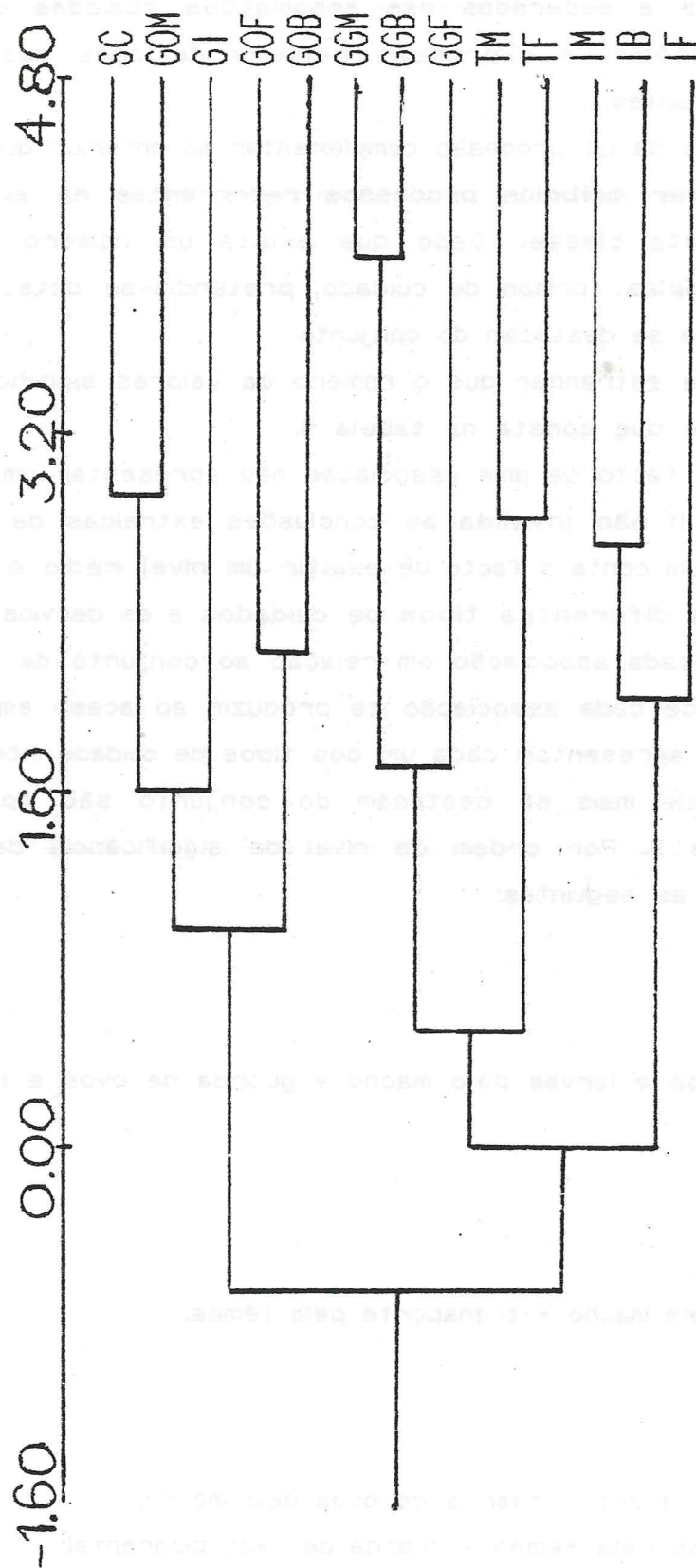


FIGURA 8 - Resultados da análise de agrupamentos aplicada aos valores de Z (sem termo de correcção) obtidos para as diferentes associações. Usou-se um algoritmo aglomerativo e hierárquico sequencial de ligação média não pesada.

É de notar que, com o presente tipo de análise, não se comparam frequências observadas e esperadas das associações tomadas uma a uma. Pondera-se, pelo contrário, a expressão relativa de cada associação em comparação com as restantes.

Trata-se portanto de um processo complementar ao anterior que tem já em conta o facto de haver múltiplos processos recorrentes na evolução dos cuidados parentais nesta classe. Dado que existe um número elevado de associações entre múltiplas formas de cuidado, pretendia-se detectar aquelas que mais acentuadamente se destacam do conjunto.

Não é portanto de estranhar que o número de valores significativos seja inferior na tabela 11 ao que consta na tabela 8.

Do mesmo modo, o facto de uma associação não apresentar um valor de Z significativo na tabela 11 **não invalida** as conclusões extraídas da tabela 8.

Este método tem em conta o facto de **existir um nível médio e elevado de associações entre os diferentes tipos de cuidados** e os desvios traduzem a expressão relativa de cada associação em relação ao conjunto de associações e não a probabilidade de cada associação se produzir ao acaso em função do número de famílias que apresentam cada um dos tipos de cuidado integrantes.

As associações que mais se destacam do conjunto são apresentadas no diagrama da figura 9. Por ordem de nível de significância decrescente, essas associações são as seguintes:

- Para $p < 0.001$

- guarda de ovos e larvas pelo macho + guarda de ovos e larvas biparental;

- Para $p < 0.01$

- transporte pelo macho + transporte pela fêmea;

- Para $p < 0.05$

- ausência de cuidados + guarda de ovos pelo macho;
 - guarda de ovos pela fêmea + guarda de ovos biparental;
 - incubação oral pelo macho + incubação oral biparental.

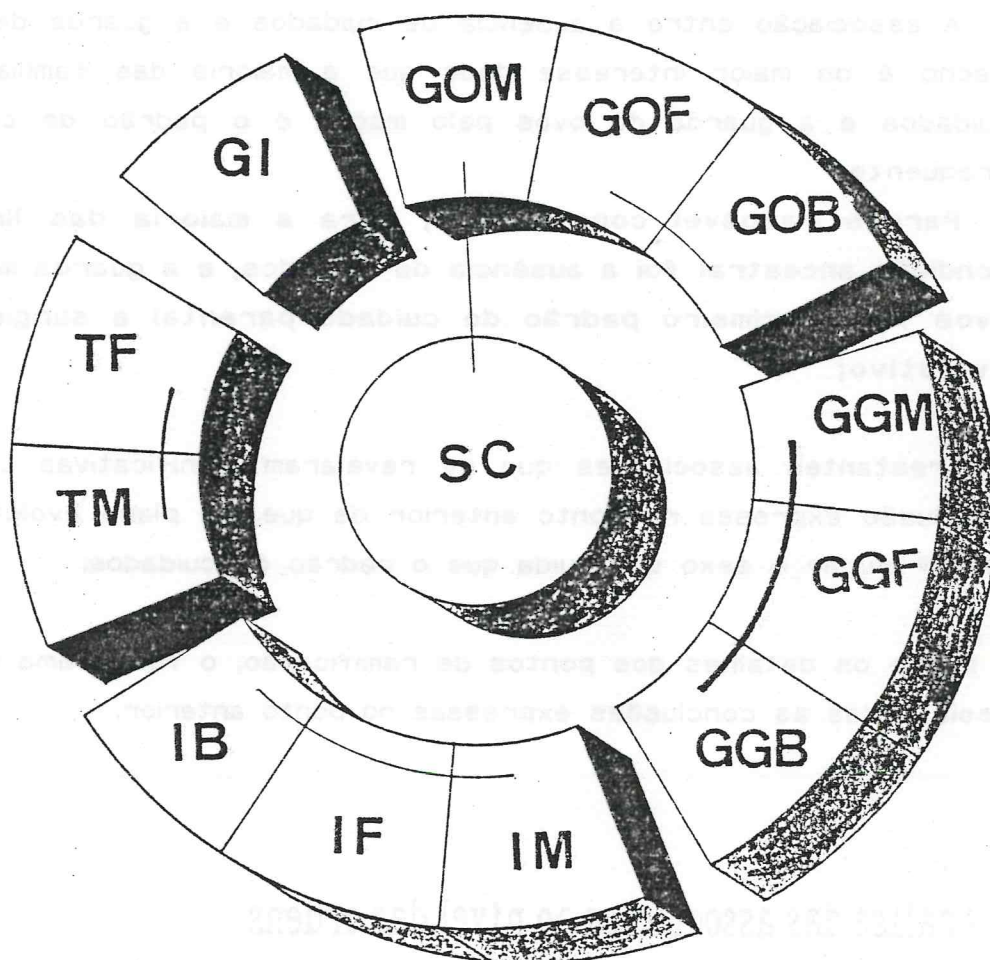


FIGURA 9 - Relações entre as associações em função dos seus níveis de significância com base nos desvios normais. — $p < 0.001$; — $p < 0.01$ e — $p < 0.05$.

Da análise das tabelas 9, 10 e 11 e das figuras 8 e 9 resultam as seguintes conclusões:

1. A guarda de ovos pelo macho surge associada à categoria ausência de cuidados com uma elevada expressão (é de notar que no presente cálculo só entraram as famílias que têm algum tipo de associação (92) e portanto a categoria ausência de cuidados só foi contabilizada quando coexistia com algum tipo de cuidado parental).

A associação entre a ausência de cuidados e a guarda de ovos pelo macho é do maior interesse dado que a maioria das famílias não têm cuidados e a guarda de ovos pelo macho é o padrão de cuidado mais frequente.

Parece razoável concluir que, para a maioria das linhagens, a condição ancestral foi a ausência de cuidados, e a guarda masculina de ovos foi o primeiro padrão de cuidado parental a surgir no plano evolutivo;

2. As restantes associações que se revelaram significativas confirmam a conclusão expressa no ponto anterior de que, no plano evolutivo, é mais "fácil" mudar o sexo que cuida que o padrão de cuidados;
3. A parte os detalhes dos pontos de ramificação, o fenograma da figura 8 apoia todas as conclusões expressas no ponto anterior.

2.2.2. Análise das associações ao nível das ordens

No ponto anterior, ao proceder à análise das associações ao nível das famílias, mostrou-se que os episódios evolutivos mais frequentemente documentados ao nível intrafamiliar consistem em mudanças do sexo que cuida mantendo-se os padrões de cuidado.

Com a extensão da análise às ordens pretendeu-se detectar ligações entre diferentes padrões de cuidado com o objectivo de esclarecer as suas relações filogenéticas prováveis.

A base da análise consistiu na aplicação de técnicas de correlação aos números de famílias por ordem que apresentam cada tipo de cuidado.

Procedeu-se assim ao cálculo de coeficientes de correlação para todos os pares possíveis de categorias, incluindo a categoria ausência de cuidados.

Para comparação com os padrões de associação revelados ao nível das famílias apresentam-se na tabela 12 os números de ordens em que coexistem os diferentes pares possíveis de cuidados parentais.

TABELA 12 - Números de ordens em que coexistem os diferentes pares possíveis de tipos de cuidados parentais.

	SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM
SC												
GI	4											
GOM	11	3										
GOF	5	2	5									
GOB	3	1	4	3								
GGM	6	2	6	2	1							
GGF	4	1	4	3	2	3						
GGB	5	1	4	2	1	5	3					
IM	3	2	3	2	1	3	2	2				
IF	3	1	2	2	1	2	2	3	2			
IB	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
TM	4	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	
TF	3	1	2	2	0	1	1	1	1	1	0	2

A inspecção qualitativa desta tabela mostra que as associações que ocorrem em maior número de ordens são, por ordem decrescente, as seguintes:

- ausência de cuidados + guarda de ovos pelo macho (11);
- ausência de cuidados + guarda de ovos e larvas pelo macho (6) e guarda de ovos pelo macho + guarda de ovos e larvas pelo macho (6);
- ausência de cuidados + guarda de ovos pela fêmea (5), ausência de cuidados + guarda de ovos e larvas biparental (5), guarda de ovos pelo macho + guarda de ovos pela fêmea (5) e guarda de ovos e larvas pelo macho + guarda de ovos e larvas biparental (5).

Não pareceu aconselhável tratar as associações ao nível das ordens com base na análise de tabelas de contingência como se tinha feito ao nível das famílias. Em primeiro lugar, as ordens contêm números muito desiguais de

famílias, o que se torna difícil de ponderar com estes métodos. Em segundo lugar, ao nível das ordens podem coexistir números elevados de diferentes tipos de cuidados na mesma ordem. De facto, reexaminando a figura 3 (secção 2.1.) verifica-se que em quatro ordens existem tantos tipos de cuidados parentais como famílias (barras com valores iguais a um) e numa o número de tipos de cuidados parentais é duplo do número de famílias (barras com valor igual a dois). Se esta condição era já um problema, embora menor ao nível das famílias, ao nível das ordens o seu peso é bastante maior tornando o lançamento dos dados em tabelas de contingência desprovido de sentido biológico.

1) ANÁLISE DE CORRELAÇÕES

Na tabela 13 apresentam-se os valores dos coeficientes de correlação de Spearman para os diferentes pares de tipos de cuidados parentais, no conjunto das ordens, bem como os respectivos níveis de significância.

O primeiro facto que ressalta da inspecção da tabela é a existência de um elevado número de correlações significativas.

E de notar que a existência de uma correlação entre dois cuidados, A e B não permite concluir que existe uma conexão directa entre ambos. De facto essa correlação pode ser devida à presença de um outro cuidado C com fortes conexões tanto com A como com B.

Para filtrar, na medida do possível, estes efeitos indirectos na rede de correlações múltiplas reveladas pela tabela decidiu-se, em primeiro lugar, ter em conta apenas as correlações com uma probabilidade inferior a 0.001.

Em segundo lugar procedeu-se a uma análise factorial sobre os dados, que será apresentada no ponto seguinte.

Embora para a análise factorial se seguisse o padrão usual de partir de uma matriz de correlações de Pearson, os dados apresentados na tabela 13 baseiam-se no coeficiente de correlação de Spearman. Esta prova não paramétrica tem a grande vantagem de não exigir continuidade e normalidade na distribuição das variáveis, sendo portanto muito mais adequada que a correlação de Pearson para os dados deste trabalho.

TABELA 13 - Coeficientes de correlação de Spearman (cc) entre as distribuições dos diferentes pares possíveis de tipos de cuidados parentais no conjunto das ordens (n=42). Como medida de expressão de cada tipo de cuidado parental em cada ordem, usou-se o número de famílias que o exibem nessa ordem. ns - nível de significância; ***** -> p<0.00001; **** -> p<0.0001; *** -> p<0.001; ** -> p<0.01; * -> p<0.05 e NS - não significativo.

		SC	GI	GOM	GOF	GGB	GGM	GFF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
SC	cc	—	0.137	0.321	0.395	0.174	-0.068	0.363	0.094	0.434	0.222	0.266	0.396	0.183
	ns	—	NS	*	*	NS	NS	*	NS	**	NS	NS	*	NS
GI	cc	—	—	0.320	0.364	0.161	0.164	0.136	0.096	0.488	0.197	0.447	0.136	0.203
	ns	—	—	*	*	NS	NS	NS	NS	**	NS	**	NS	NS
GOM	cc	—	—	—	0.597	0.493	0.499	0.595	0.460	0.557	0.326	0.332	0.246	0.257
	ns	—	—	—	***	**	**	***	**	***	*	*	NS	*
GOF	cc	—	—	—	—	0.650	0.227	0.648	0.336	0.509	0.502	0.470	0.422	0.462
	ns	—	—	—	—	****	NS	****	*	**	**	**	**	**
GGB	cc	—	—	—	—	—	0.061	0.446	0.145	0.263	0.247	0.519	0.183	-0.090
	ns	—	—	—	—	—	NS	**	NS	NS	NS	*****	NS	NS
GGM	cc	—	—	—	—	—	—	0.446	0.623	0.554	0.358	0.346	0.280	0.114
	ns	—	—	—	—	—	—	**	****	***	*	*	NS	NS
GFF	cc	—	—	—	—	—	—	—	0.600	0.560	0.554	0.468	0.474	0.263
	ns	—	—	—	—	—	—	—	***	***	***	**	**	NS
GGB	cc	—	—	—	—	—	—	—	—	0.471	0.715	0.434	0.385	0.183
	ns	—	—	—	—	—	—	—	—	**	***	**	*	NS
IM	cc	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.649	0.592	0.561	0.290
	ns	—	—	—	—	—	—	—	—	—	****	***	***	NS
IF	cc	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.553	0.554	0.299
	ns	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	***	***	NS
IB	cc	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.462	-0.043
	ns	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	**	NS
TM	cc	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.553
	ns	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	***

Por ordem decrescente de nível de significância as correlações mais relevantes são as seguintes:

- Para $p < 0.00001$

- guarda de ovos e larvas biparental + incubação pela fêmea;

- Para $p < 0.0001$

- guarda de ovos pela fêmea + guarda de ovos biparental;
- guarda de ovos pela fêmea + guarda de ovos e larvas pela fêmea;
- guarda de ovos e larvas pelo macho + guarda de ovos e larvas biparental;
- incubação oral pelo macho + incubação oral pela fêmea;

- Para $p < 0.001$

- guarda de ovos pelo macho + guarda de ovos pela fêmea;
- guarda de ovos pelo macho + guarda de ovos e larvas pela fêmea;
- guarda de ovos pelo macho + incubação oral pelo macho;
- guarda de ovos biparental + incubação oral biparental;
- guarda de ovos e larvas pelo macho + incubação oral pelo macho;
- guarda de ovos e larvas pela fêmea + guarda de ovos e larvas biparental;
- guarda de ovos e larvas pela fêmea + incubação oral pelo macho;
- guarda de ovos e larvas pela fêmea + incubação oral pela fêmea;
- incubação oral pelo macho + incubação oral biparental;
- incubação oral pelo macho + transporte pelo macho;
- incubação oral pela fêmea + incubação oral biparental;
- transporte pelo macho + transporte pela fêmea.

Comparando estes resultados com os obtidos ao nível das famílias confirma-se, em primeiro lugar, a frequência com que muda o sexo que cuida mantendo-se o mesmo tipo de cuidado (casos das formas de guarda de ovos, das formas de incubação e de transporte).

Confirma-se igualmente o afastamento da gestação interna das restantes formas de cuidado.

Revela-se de novo uma forte ligação entre a guarda de ovos biparental

e a guarda de ovos pela fêmea.

Finalmente, esta análise confirma a análise ao nível das famílias ao indicar que a incubação oral apresenta duas associações distintas que devem representar dois tipos de origem independente. Por um lado, a incubação oral pelo macho surge correlacionada com a guarda de ovos pelo macho e a incubação oral biparental com a guarda de ovos biparental. Por outro lado, as formas de incubação oral surgem igualmente associadas às formas de guarda de ovos e larvas.

Esta conclusão de que as formas de incubação oral derivaram independentemente de formas de guardas de ovos por um lado e de formas de guardas de ovos e larvas por outro é ainda apoiada pelos dois factos seguintes:

1. Existem mais correlações significativas entre as formas de incubação oral e as guardas de ovos, e entre as formas de incubação oral e as guardas de ovos e larvas do que entre as guardas de ovos e as guardas de ovos e larvas. Os seus números são respectivamente: guardas de ovos + incubações orais $\rightarrow 2$; guarda de ovos e larvas + incubações orais $\rightarrow 4$ e guarda de ovos + guarda de ovos e larvas $\rightarrow 2$;
2. Os postos das diferentes formas de incubação revelados pela análise de Friedman são inferiores tanto aos das guardas de ovos como aos das guardas de ovos e larvas, justificando a conclusão de que nas associações entre as incubações orais e entre as incubações orais e as guardas de ovos e as guardas de ovos e larvas, as incubações orais devem ser consideradas derivadas (tabela 6, secção 2.1.).

Uma outra relação a assinalar na análise de correlações observa-se entre as guardas de ovos e as guardas de ovos e larvas, nomeadamente entre a guarda de ovos pelo macho e a guarda de ovos e larvas pela fêmea e entre a guarda de ovos pela fêmea e a guarda de ovos e larvas pela fêmea. Embora os postos das guardas de ovos e das guardas de ovos e larvas sejam muito semelhantes, os números de famílias com guardas de ovos são muito superiores aos que apresentam guardas de ovos e larvas, indicando que estas últimas devem ser consideradas derivadas das anteriores (51 famílias com guarda de ovos contra 34 com guarda de ovos e larvas).

Por último, há que assinalar a correlação entre a incubação oral pelo

macho e o transporte pelo macho. Estas duas categorias não ocorrem juntas em nenhuma família mas ocorrem simultaneamente em duas ordens.

Seria interessante considerar a hipótese de esta correlação se dever à existência em algumas linhagens de condições ancestrais susceptíveis de facilitar a emergência de ambos os tipos de cuidado. Esta hipótese parece mais plausível do que a hipótese alternativa que consistiria em considerar uma relação directa entre ambas as categorias. No entanto, com os presentes dados não é possível avançar no esclarecimento deste ponto.

ii) ANÁLISE FACTORIAL

Foi aplicada aos dados uma análise factorial de tipo R de eixos principais ortogonais de acordo com o procedimento descrito no Capítulo 1 desta Parte.

A matriz factorial foi depois sujeita a uma rotação Varimax. Foram seleccionadas para a análise as associações das categorias com cada factor maiores que 0.5 ou menores que -0.5.

Os resultados encontram-se condensados na tabela 14.

TABELA 14 - Resultados da análise factorial de tipo R, de eixos principais ortogonais calculada a partir de uma matriz de correlações de Pearson, com base nos números de famílias que exibem cada tipo de cuidado parental nas diferentes ordens (sujeita a standardização).

	Comunalid.	Val. de	% de	% var.	Matriz factorial			Comuna-	Matriz factorial após a rotação varimax		
	estim.	Eigen	var.	cumul.				lidade			
SC	0.954	8.353	69.8	69.8	0.918	-0.286	-0.014	0.935	0.927*	0.205	0.155
GI	0.759	2.260	18.9	88.7	0.503	-0.197	0.676	0.749	0.410	0.053	0.760*
GOM	0.984	0.702	5.9	94.9	0.959	-0.239	-0.012	0.977	0.938*	0.266	0.162
GOF	0.938	0.259	2.2	98.4	0.928	-0.061	0.110	0.878	0.803*	0.402	0.268
GCB	0.980	0.196	1.6	99.7	0.885	-0.414	-0.036	0.955	0.965*	0.078	0.135
GGM	0.842	0.154	1.3	99.9	0.787	0.294	-0.155	0.730	0.553*	0.650*	-0.037
GGF	0.853	0.316	0.3	100.0	0.605	0.654	-0.129	0.810	0.217	0.872*	-0.061
GGB	0.965	0.006	0.1	100.0	0.952	0.130	-0.161	0.949	0.776*	0.589*	-0.0005
IM	0.986	0.002	0.0	100.0	0.952	-0.267	-0.010	0.978	0.946*	0.238	0.164
IF	0.814	-0.009	0.0	100.0	0.755	0.297	-0.145	0.680	0.523*	0.637*	-0.032
IB	0.987	-0.020	0.0	100.0	0.902	-0.406	-0.028	0.980	0.975*	0.093	0.146
TM	0.866	-0.034	0.0	100.0	0.634	0.616	-0.019	0.762	0.241	0.849*	0.054
TF	0.895	-0.075	0.0	100.0	0.328	0.819	0.378	0.921	0.188	0.850*	0.382

Matriz Final de Transições

-0.853	-0.494	0.168
0.491	-0.869	-0.055

Nota: na matriz factorial após a rotação varimax encontram-se assinalados com * os valores de associação dos tipos de cuidados com os três factores que são superiores a 0.5 ou inferiores a -0.5.

Verifica-se que os três factores extraídos explicam 94.9% da variância total, o que se pode considerar um nível de resolução muito satisfatório.

Quanto à relação entre as categorias de cuidados e os factores são de assinalar os seguintes pontos:

1. Define-se um primeiro grupo que, de acordo com o critério de decisão enunciado acima, se associa exclusivamente com o primeiro factor e que inclui as seguintes categorias: ausência de cuidados; guarda de ovos pelo macho; guarda de ovos pela fêmea; guarda de ovos biparental; incubação oral pelo macho e incubação oral biparental;
2. Associado exclusivamente ao segundo factor encontra-se o grupo constituído pelas seguintes categorias: guarda de ovos e larvas pela fêmea; transporte pelo macho e transporte pela fêmea;
3. A gestação interna encontra-se isolada no terceiro factor;
4. Define-se um grupo transicional com valores expressivos tanto no primeiro como no segundo factor, constituído pelas seguintes categorias: guarda de ovos e larvas pelo macho; guarda de ovos e larvas biparental e incubação oral pela fêmea;
5. Não existem grupos de transição entre o primeiro e o terceiro ou entre o segundo e terceiro factor.

Estes resultados confirmam e completam as análises anteriores. São concordantes nos seguintes pontos:

1. Predominância das associações em que varia o sexo mantendo-se o tipo de cuidado;
2. A guarda de ovos e larvas biparental encontra-se mais próxima da guarda de ovos e larvas pelo macho do que da guarda de ovos e larvas pela fêmea;

3. Maior proximidade da incubação oral biparental em relação à forma equivalente paterna do que em relação à forma materna;
4. Isolamento da gestação interna em relação às restantes formas de cuidados;
5. Alguma proximidade entre a guarda de ovos e larvas pela fêmea e os transportes;
6. Associação dos transportes entre si.

Como aspectos novos há a salientar:

1. A associação, no primeiro grupo, da ausência de cuidados, de todas as formas de guarda de ovos e das formas de incubação oral pelo macho e biparental apoia a conclusão de que as formas de guarda de ovos devem ter derivado directamente de formas sem cuidados;
2. A composição deste grupo, conjugada com a análise dos dados anteriores, reforça a conclusão de que as formas de incubação oral devem ter tido uma origem muito importante em formas de guarda de ovos;
3. A presença de formas de guarda de ovos e larvas e de formas de incubação oral tanto no grupo intermédio como no grupo associado ao segundo factor, apoia a conclusão de que a guarda de ovos e larvas deve ter derivado de formas de guarda de ovos podendo ter por sua vez originado formas de incubação oral;
4. A posição dos transportes relativamente às restantes formas de cuidado não fica esclarecida com esta análise.

Se na análise de correlações o transporte pelo macho surgia ligado à incubação oral pelo macho, na análise factorial as formas de transporte surgem associadas à guarda de ovos e larvas pela fêmea.

Relativamente aos transportes, o único ponto que se mantém claro nas diferentes análises é a existência de uma relação estreita entre o transporte pelo macho e o transporte pela fêmea.

2.2.3. Esquema de relações evolutivas propostas

Com base no conjunto das análises anteriormente expostas foi construído o diagrama de relações filogenéticas prováveis apresentado na figura 10. Nela se condensam os resultados da análise filogenética que se tem vindo a apresentar.

O conjunto de relações consideradas prováveis na presente tese pode resumir-se nos seguintes pontos:

1. Nos peixes ósseos a ausência de cuidados parentais é a condição primitiva para a maioria das linhagens;
2. A partir de formas sem cuidados devem ter-se originado, através de múltiplos episódios recorrentes, formas de guarda de ovos pelo macho, de guarda de ovos pela fêmea e de gestação interna;
3. A guarda de ovos biparental pode ter-se originado tanto a partir da guarda de ovos pelo macho como a partir da guarda de ovos pela fêmea;
4. As formas de guarda de ovos e larvas são evolutivamente derivadas de formas de guarda de ovos, devendo ter sido especialmente importantes episódios de passagem de guarda de ovos pelo macho a guarda de ovos e larvas pelo macho. No entanto, a passagem da guarda de ovos para a guarda de ovos e larvas revela-se consideravelmente infrequente. Várias linhagens apresentam radiações de um ou outro padrão, com escassas transições entre eles.

São também prováveis passagens de guarda de ovos biparental para guarda de ovos e larvas biparental e de guarda de ovos pela fêmea para guarda de ovos e larvas pela fêmea;

5. A guarda de ovos e larvas biparental deve, em muitos casos, ter derivado da guarda de ovos e larvas pelo macho, tendo por sua vez originado formas de guarda de ovos e larvas pela fêmea.

No entanto, como já se disse, a "facilidade" com que muda o sexo mantendo-se o padrão de cuidados, não autoriza que se considere esta relação como a única possível, ao contrário do que propõem Baylis

(1981), Gittleman (1981) e Gross & Sargent (1985);

6. A incubação oral deve ter dois tipos de origens distintas. Por um lado, devem ter ocorrido transições de guarda de ovos para incubação oral, especialmente de guarda de ovos pelo macho para incubação oral pelo macho. Noutros casos, as formas de incubação derivam de formas com guarda de ovos e larvas;
7. Tal como no caso das guardas de ovos e larvas, embora a incubação oral biparental surja mais associada à incubação oral pelo macho do que pela fêmea, não é possível considerar como única sequência possível a passagem de incubação oral pelo macho a incubação oral biparental e desta para a incubação oral materna;
8. Existe uma relação muito estreita entre as formas de transporte pelo macho e pela fêmea embora a relação destes padrões com os restantes seja incerta.

O conjunto dos resultados aponta para a existência de dois tipos de processos distintos embora interdependentes.

O primeiro, muito mais frequente na evolução dos peixes ósseos, relaciona-se com as mudanças do sexo que cuida.

O segundo, relaciona-se com a incorporação de novos padrões de comportamento e de ontogenia e biologia das formas jovens e portanto com as mudanças nos padrões de cuidado.

Os resultados apresentados neste capítulo constituem um conjunto de hipóteses explícitas de trabalho. No futuro outros autores poderão, recorrendo a dados mais precisos e detalhados sobre as relações filogenéticas nos diferentes *taxa*, pôr à prova os esquemas agora propostos.

A rápida transformação das ideias relativas à filogenia dos peixes ósseos em anos recentes e o recurso a técnicas como a análise de sequências de DNA, a electroforese de proteínas e o estudo comparativo de cariotipos permitem confiar que proximamente será possível dar bases sólidas a este domínio da etologia comparada da reprodução dos peixes.

2.3. ANÁLISE ECOLÓGICA

2.3.1. Ambientes marinhos *versus* ambientes de água doce

Neste ponto proceder-se-á à comparação da distribuição dos diferentes tipos de cuidados parentais entre os ambientes marinhos e de água doce.

As famílias que têm representantes que ocorrem em ambos os ambientes e/ou ocorrem em estuários e outros biótopos de transição foram incluídas num grupo que se designará neste trabalho como grupo misto.

Os dados ecológicos baseiam-se em Nelson (1984).

A caracterização ecológica das famílias que apresentam qualquer tipo de cuidados parentais encontra-se compilada na tabela 4.

1) COMPARAÇÃO DAS OCORRÊNCIAS TOTAIS DE CUIDADOS PARENTAIS

Considerando apenas as famílias exclusivamente de água doce e exclusivamente marinhas verifica-se que das quatrocentas e dezoito famílias de peixes ósseos constantes da classificação seguida neste trabalho, noventa e cinco correspondem às águas doces, duzentas e quarenta e quatro aos ambientes marinhos enquanto setenta e nove integram o grupo misto.

A comparação do grupo de água doce com o grupo marinho revela que as percentagens de famílias com qualquer tipo de cuidado parental são muito superiores na água doce, respectivamente 38.5% e 9.02%. A diferença de proporções é estatisticamente muito significativa com $Z = 6.543$ e $p = 3.023 \times 10^{-11}$ -> teste de probabilidade exacta de Fisher.

É interessante verificar que a maior percentagem de famílias com cuidados parentais ocorre no grupo misto (41.77%). A comparação entre o grupo misto e o grupo de água doce não revela, no entanto, diferenças significativas. A comparação entre o grupo marinho e o grupo misto, pelo contrário, revela-se extremamente significativa com $Z = -6.775$ e $p = 6.198 \times 10^{-12}$.

Este resultado sugere a possibilidade dos cuidados parentais terem evoluído mais facilmente em ambientes de transição ou alternativamente facilitarem a diversificação ecológica dos grupos em que ocorrem.

Apesar de o número de famílias exclusivamente marinhas com cuidados

parentais ser mais reduzido, a taxa de transição (definida pelo número total de ocorrências dos diferentes cuidados parentais sobre o número total de famílias) é máxima nestas famílias. Os valores são respectivamente de 1.591 para as marinhas, 1.324 para as de água doce e 1.424 para o grupo misto.

Na tabela 15 apresentam-se as comparações dos inversos das taxas de transição com base na prova de Fisher entre os três tipos de ambientes considerados, não se observando diferenças significativas em nenhuma das comparações.

Este resultado parece indicar que, uma vez criadas as condições para a emergência de cuidados parentais, a dinâmica da sua evolução não é inferior no mar. Se alguma tendência houver, parece ir ligeiramente em sentido contrário.

TABELA 15 - Comparação dos inversos das taxas de transição (definidos como o número total de famílias sobre o número total de ocorrências dos diferentes tipos de cuidados parentais) entre as três categorias ecológicas referentes ao habitat. Utilizou-se a prova de Fisher. N1 e N2 - números totais de ocorrência dos diferentes tipos de cuidados parentais nas categorias a comparar; p1 e p2 - valores dos inversos das taxas de transição; ns - nível de significância e NS - não significativo.

	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
Doce/Mar	49	35	0.755	0.629	1.250	0.106	NS
Doce/Misto	49	47	0.755	0.702	0.584	0.280	NS
Mar/Misto	35	47	0.629	0.702	-0.701	0.241	NS

ii) COMPARAÇÃO DAS OCORRÊNCIAS DAS DIFERENTES CATEGORIAS DE CUIDADOS PARENTAIS

A distribuição dos números de famílias que apresentam as diferentes categorias de cuidados parentais nos grupos marinho, misto e de água doce encontra-se representada na tabela 16 e na figura 11 (note-se que nestas comparações e em todas as que se lhes seguem quando se menciona a categoria ausência de cuidados, esta refere-se apenas a famílias em que coexiste com qualquer tipo de cuidado parental). Os tipos de cuidados que apresentam valores máximos e mínimos nos diferentes habitats encontram-se representados na figura 12.

TABELA 16 - Expressão relativa dos diferentes tipos de cuidados parentais em famílias correspondentes aos grupos marinho, misto e de água doce. N -> número de famílias em que ocorre cada tipo de cuidado parental e p -> proporção de famílias com um dado tipo de cuidado parental relativamente ao número total de famílias com qualquer tipo de cuidado parental em cada categoria ecológica.

	Tot.		SC	GI	GGM	GGF	GGB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
Total	92	N	21	14	40	10	11	18	5	11	8	3	2	5	4
		p	0.228	0.152	0.435	0.109	0.120	0.196	0.054	0.120	0.087	0.033	0.022	0.054	0.043
Mar	22	N	4	4	14	4	5	1	1	0	4	0	0	1	1
		p	0.182	0.182	0.636	0.182	0.227	0.045	0.045	0	0.182	0	0	0.045	0.045
Misto	33	N	10	6	15	2	5	4	1	3	3	2	2	2	2
		p	0.303	0.182	0.454	0.061	0.151	0.121	0.030	0.091	0.091	0.061	0.061	0.061	0.061
Doce	37	N	7	4	11	4	1	13	3	8	1	1	0	2	1
		p	0.189	0.108	0.297	0.108	0.027	0.351	0.081	0.216	0.027	0.027	0	0.054	0.027

Na tabela 17 apresentam-se as comparações estatísticas das proporções dos diferentes tipos de cuidados entre os diferentes ambientes.

Da análise das tabelas 16 e 17 e das figuras 11 e 12 resultam as seguintes conclusões:

1. As guardas de ovos apresentam valores máximos no grupo marinho, atingindo a guarda de ovos pelo macho e a guarda de ovos biparental valores mínimos no grupo de água doce. As diferenças são estatisticamente significativas ($p < 0.01$, para ambas). No caso da guarda de ovos biparental mesmo a comparação do grupo de água doce com o grupo misto, o qual apresenta um valor intermédio, é estatisticamente significativa ($p < 0.05$);
2. As guardas de ovos e larvas apresentam valores máximos no grupo de água doce, atingindo a guarda de ovos e larvas pelo macho e a biparental valores mínimos no grupo marinho. As diferenças são estatisticamente significativas ($p < 0.01$, para ambas). No caso da guarda de ovos e larvas

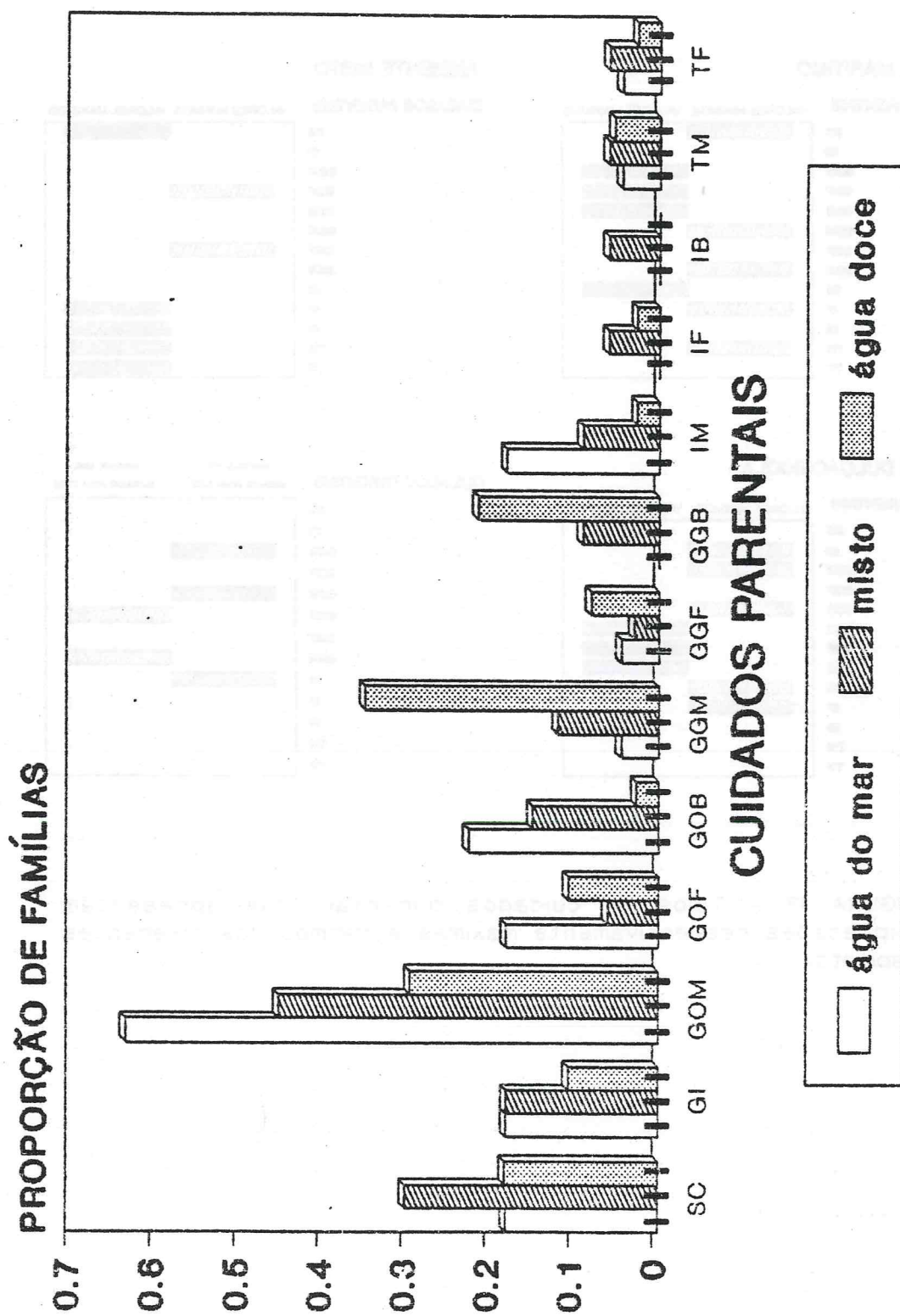
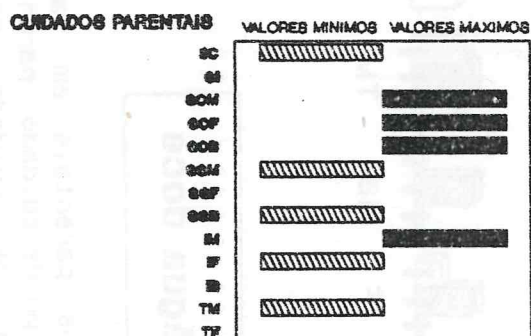
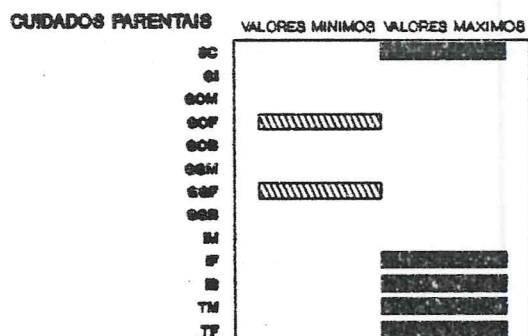


FIGURA 11 - Expressão relativa dos diferentes tipos de cuidados parentais em famílias correspondentes aos grupos marinho, misto e de água doce. Cada tipo de cuidado parental é expresso como uma proporção de famílias com um dado tipo de cuidado parental relativamente ao número total de famílias com qualquer tipo de cuidado parental em cada categoria ecológica.

AMBIENTE MARITIMO



AMBIENTE MISTO



AMBIENTE DULÇAQUICOLA

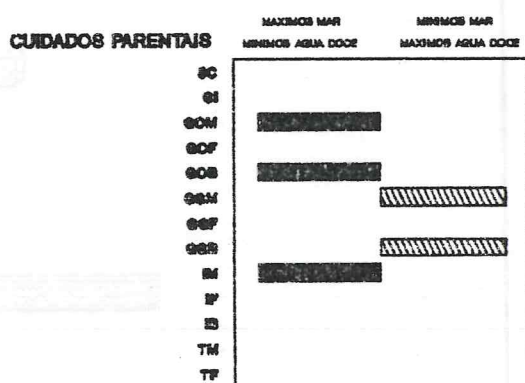
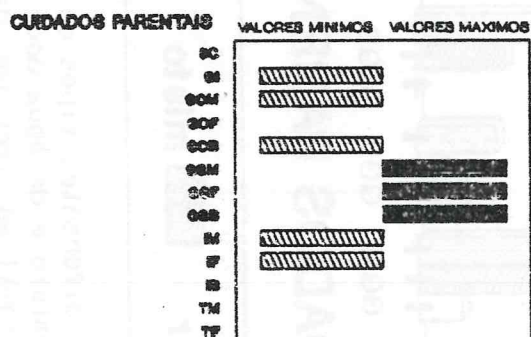


FIGURA 12 - Tipos de cuidados parentais que apresentam expressões respectivamente máximas e mínimas nos diferentes habitats.

TABELA 17 - Comparação das proporções dos diferentes tipos de cuidados parentais em função do habitat. Usou-se a prova de Fisher. p1 e p2 - proporção de um dado tipo de cuidado em cada habitat a comparar; ns - nível de significância; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$ e NS - não significativo.

	Mar (22) / Doce (37)					Doce (37) / Misto (33)				
	p1	p2	Z	p	ns	p1	p2	Z	p	ns
SC	0.189	0.182	0.070	0.472	NS	0.189	0.303	-1.109	0.134	NS
GI	0.108	0.182	-0.800	0.212	NS	0.108	0.182	-0.880	0.189	NS
GOM	0.297	0.636	-2.549	0.005	**	0.297	0.454	-1.359	0.087	NS
GOF	0.108	0.182	-0.800	0.212	NS	0.108	0.061	0.709	0.239	NS
GOB	0.027	0.227	-2.461	0.007	**	0.027	0.151	-1.857	0.032	*
GGM	0.351	0.045	2.671	0.004	**	0.351	0.121	2.241	0.012	*
GGF	0.081	0.045	0.526	0.229	NS	0.081	0.030	0.914	0.180	NS
GGB	0.216	0	2.346	0.009	**	0.216	0.091	1.483	0.075	NS
IM	0.027	0.182	-2.064	0.019	*	0.027	0.091	-1.149	0.125	NS
IF	0.027	0	0.778	0.218	NS	0.027	0.061	-0.692	0.244	NS
IB	0	0	----	---	--	0	0.061	-1.519	0.064	NS
TM	0.054	0.045	0.145	0.442	NS	0.054	0.061	-0.118	0.453	NS
TF	0.027	0.045	-0.378	0.353	NS	0.027	0.061	-0.692	0.244	NS

	Mar (22) / Misto (33)				
	p1	p2	Z	p	ns
SC	0.182	0.303	-1.011	0.156	NS
GI	0.182	0.182	0	0.500	NS
GOM	0.636	0.454	1.323	0.093	NS
GOF	0.182	0.061	1.413	0.079	NS
GOB	0.227	0.151	0.714	0.238	NS
GGM	0.045	0.121	-0.957	0.169	NS
GGF	0.045	0.030	0.294	0.384	NS
GGB	0	0.091	-1.454	0.073	NS
IM	0.182	0.091	0.991	0.161	NS
IF	0	0.061	-1.176	0.120	NS
IB	0	0.061	-1.176	0.120	NS
TM	0.045	0.061	-0.242	0.404	NS
TF	0.045	0.061	-0.242	0.404	NS

pelo macho, mesmo a comparação do grupo de água doce com o grupo misto é estatisticamente significativa ($p < 0.05$);

3. A incubação oral pelo macho, tal como a guarda de ovos pelo macho, apresenta o valor máximo no grupo marinho e o valor mínimo no grupo de água doce. Esta diferença é estatisticamente significativa ($p < 0.05$).

A maior abundância das formas de guarda de ovos e larvas em água doce e das formas de guarda de ovos em água do mar sugere que os ambientes marinhos são particularmente desfavoráveis à evolução da guarda de ovos para a guarda de ovos e larvas ou, inversamente, que os ambientes de água doce favorecem essa transição.

A maior incidência de incubação oral pelo macho no grupo marinho sugere que, das transições possíveis "guarda de ovos pelo macho $\rightarrow$ incubação oral pelo macho" e "guarda de ovos e larvas pelo macho $\rightarrow$ incubação oral pelo macho", a primeira foi especialmente frequente no mar, enquanto na água doce a maior abundância de guarda de ovos e larvas pelo macho deve ter facilitado a segunda.

A variação conjugada da guarda de ovos por um lado e da guarda de ovos e larvas por outro apoia a conclusão anteriormente expressa de que, na evolução dos cuidados parentais nos peixes ósseos, a mudança do sexo que cuida mantendo o mesmo tipo de cuidado, é mais frequente que a mudança do tipo de cuidado mantendo o mesmo sexo.

Finalmente, as famílias do grupo misto apresentam uma incidência especialmente elevada de formas de cuidados parentais que tornam os progenitores autônomos do substrato. Apresentam os valores percentuais máximos de transporte pelo macho e pela fêmea, incubação oral biparental e um valor de gestação interna comparável ao marinho (ambos com o máximo).

Assim, quando se considera o conjunto das formas de cuidado que não envolvem dependência do substrato (gestação interna, transporte pelo macho, transporte pela fêmea, incubação oral pelo macho, incubação oral biparental e incubação oral pela fêmea) como uma fracção do conjunto de formas de cuidados parentais que ocorrem em cada habitat, verifica-se que o grupo misto apresenta o valor mais elevado de 36.2% contra 28.6% no grupo marinho e 18.4% no grupo de água doce. Observa-se uma diferença estatisticamente significativa entre o valor do grupo misto e o valor do grupo de água doce ($p < 0.05$ - prova de Fisher).

As baixas frequências de várias formas de cuidado tomadas separadamente, em todos os habitats, não permitiam detectar diferenças significativas nas suas proporções de ocorrência. Procedeu-se, por isso, ao agrupamento de categorias que têm afinidades importantes entre si e comparou-se a proporção das suas ocorrências por relação às formas de guarda de ovos (masculina + biparental + feminina), que constituem de longe a forma mais comum de cuidado parental. Assim, na tabela 18, as diferentes formas de cuidado ou associações delas foram expressas como fracções do conjunto formado por essas formas de cuidado mais as guardas de ovos.

TABELA 18 - Comparação da proporção relativa de diferentes associações de tipos de cuidado expressos em função da guarda de ovos nos diferentes habitats. As formas de cuidado são apresentadas sem especificação do sexo, na medida em que foram agrupadas as ocorrências de cada forma de cuidado, qualquer que seja o sexo que as pratica. p_1 e p_2 - proporção dos grupos de cuidados a comparar no conjunto formado por esses cuidados mais as guardas de ovos (respectivamente N_1 e N_2) nos habitats a comparar. ns - nível de significância; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$ e NS - não significativo.

		N_1	N_2	p_1	p_2	Z	p	ns
Doce/Mar	GI/GO+GI	20	27	0.200	0.148	0.468	0.320	NS
	GG/GO+GG	40	25	0.600	0.080	4.163	0.002	**
	I/GO+I	18	27	0.111	0.148	-0.358	0.360	NS
	T/GO+T	19	25	0.158	0.080	0.806	0.210	NS
	GI+I+T/GO+GI+I+T	25	33	0.360	0.303	0.458	0.323	NS
Doce/Misto	GI/GO+GI	20	28	0.200	0.214	-0.120	0.452	NS
	GG/GO+GG	40	30	0.600	0.267	2.770	0.003	**
	I/GO+I	18	29	0.111	0.241	-1.103	0.135	NS
	T/GO+T	19	26	0.158	0.154	0.037	0.485	NS
	GI+I+T/GO+GI+I+T	25	39	0.360	0.436	-0.603	0.273	NS
Mar/Misto	GI/GO+GI	27	28	0.143	0.214	-0.636	0.262	NS
	GG/GO+GG	25	30	0.080	0.267	-1.787	0.037	*
	I/GO+I	27	29	0.148	0.214	-0.877	0.190	NS
	T/GO+T	25	26	0.080	0.154	-0.818	0.207	NS
	GI+I+T/GO+GI+I+T	33	39	0.303	0.436	-1.160	0.123	NS

Da análise desta tabela torna-se de novo patente que o contraste mais saliente na distribuição dos diferentes cuidados entre habitats se observa na proporção da guarda de ovos e larvas relativamente à guarda de ovos mais guarda de ovos e larvas. Todas as comparações desta proporção são significativas (marinho/doce - $p < 0.01$; marinho/misto - $p < 0.05$ e doce/misto -

$p < 0.01$). As comparações que envolvem os restantes tipos de cuidado não revelam diferenças significativas.

Finalmente, procurou-se averiguar se existem diferenças significativas entre os habitats relativamente à proporção de cuidados femininos e masculinos que ocorrem em cada um deles. Os resultados encontram-se resumidos na tabela 19. Dado que a gestação interna é uma forma especializada, que a análise filogenética tinha mostrado ser bastante distante das demais formas de cuidado, procedeu-se à comparação com e sem inclusão desta.

TABELA 19 - Comparação das proporções de famílias com cuidados parentais femininos e masculinos entre os grupos marinho e de água doce. Utilizou-se o teste de probabilidade exacta de Fisher. Efectuou-se a comparação com e sem gestação interna. p_1 e p_2 - proporções de cuidados praticados pelas fêmeas relativamente ao conjunto de cuidados praticados pelos machos em cada habitat (N_1 e N_2); ns - nível de significância; NS - não significativo.

	Doce (37) / Mar (22)						ns
	N_1	N_2	p_1	p_2	Z	p	
Com GI	36	25	0.611	0.600	0.087	0.462	NS
Sem GI	36	25	0.500	0.440	0.461	0.322	NS

Nota: o grupo misto não foi incluído uma vez que a proporção de cuidados parentais entre os sexos tem um valor intermédio neste grupo e não existe uma diferença significativa entre o grupo de água doce e marinho, que apresentam valores mais contrastantes.

Nenhuma das comparações revela diferenças significativas quanto à proporção dos sexos que dispensam cuidados nos diferentes habitats.

Em todos os habitats os cuidados masculinos são maioritários.

Procurou-se averiguar até que ponto os mesmos padrões revelados nas comparações anteriores se mantêm ao separar as famílias do grupo misto em função das suas afinidades predominantes (marinhas ou de água doce) agregando-as posteriormente ao grupo marinho e de água doce.

Com este objectivo as famílias do grupo misto foram classificadas como tendo afinidades predominantemente marinhas ou de água doce em função dos critérios seguintes:

1. Se a maioria das espécies de uma família ocorre no habitat de água doce ou marinho, a família será classificada como tendo evoluído predominantemente nesse habitat;

2. Se a família pertence a uma ordem em que a maioria das famílias ocorre num habitat de água doce ou marinho, a família será considerada como tendo origem no habitat predominante na ordem. Como critério de decisão considerar-se-á como predominante um habitat a que pertencem 75% ou mais das famílias da ordem;

3. Se a distribuição de uma família inclui apenas um habitat extremo (por exemplo, marinho) e um intermédio (por exemplo, salobro), a família será classificada como mais associada ao habitat extremo (marinho).

Na tabela 20 apresenta-se a lista das famílias do grupo misto classificadas em função do seu habitat predominante e a especificação dos critérios que levaram à classificação de cada uma. As famílias que não foi possível classificar estão assinaladas com o símbolo "?" e foram excluídas da análise subsequente.

TABELA 20 - Subdivisão das famílias do grupo misto em subgrupos de associação predominante aos habitats de água doce e marinho. As colunas representam os três critérios de classificação adoptados e descritos no texto. CF - classificação final; M - marinho; D - água doce; ? - ausência de dados suficientes para a classificação e (-) - classificação baseada em evidência pouco segura.

Famílias	1	2	3	CF	Famílias	1	2	3	CF
Notopteridae	D	D	D	D	Serranidae	M	M(-)	?	M
Ariidae	M	D	M	M	Teraponidae	?	M(-)	?	?
Plotosidae	?	D	?	D	Apogonidae	M	M(-)	M	M
Aspredinidae	D	D	D	D	Sparidae	M	M(-)	?	M
Ophidiidae	M	M(-)	?	M	Nandidae	D	M(-)	D	D
Batrachoididae	M	M(-)	?	M	Cichlidae	?	M(-)	D	D
Gobiesocidae	M	M(-)	?	M	Embiotocidae	M	M(-)	?	M
Hemiramphidae	?	?	?	?	Pomacentridae	M	M(-)	M	M
Oryziidae	?	?	D	D	Notothemidae	M	M(-)	M	M
Cyprinodontidae	?	?	?	?	Dactyloscopidae	M	M(-)	M	M
Anablepidae	?	?	?	?	Blenniidae	M	M(-)	?	M
Poeciliidae	?	?	D	D	Eleotrididae	?	M(-)	?	?
Gasterosteidae	?	?	?	?	Gobiidae	?	M(-)	?	?
Syngnathidae	M	M	?	M	Kurtidae	?	M(-)	?	?
Synbranchidae	D	?	D	D	Anabatidae	D	M(-)	D	D
Scorpaenidae	M	M(-)	?	M	Tetraodontidae	M	M	?	M
Cottidae	?	M(-)	?	?					

A família **Ariidae** foi igualmente excluída na medida em que constitui o único caso detectado em que as formas de cuidado parental variam sistematicamente em função do habitat. As espécies de água doce praticam formas de guarda, enquanto as espécies marinhas praticam formas de incubação oral (Baylis, 1981). Dada esta situação, a inclusão desta família em qualquer das categorias (marinha ou de água doce), distorceria a análise levando a contabilizar num habitat formas de cuidado que são apresentadas no outro.

Na tabela 21 e figura 13 apresenta-se a distribuição das diferentes categorias de cuidados parentais nos subgrupos que resultaram da classificação das famílias do grupo misto.

Dadas as pequenas dimensões dos grupos assim formados não se procedeu a comparações estatísticas entre eles. Apesar disso, pareceu interessante apresentar a distribuição de cuidados parentais nestes subgrupos de afinidade marinha e de água doce. Uma vez que estas famílias não se encontravam nas comparações anteriores incluídas no grupo marinho ou de água doce, a presença de padrões concordantes de contraste entre os subgrupos de afinidade marinha e de água doce constitui uma evidência independente que confirma as conclusões expressas anteriormente.

A comparação qualitativa destes subgrupos revela de novo que a guarda de ovos e larvas é máxima no subgrupo de afinidade com a água doce ao contrário da guarda de ovos pelo macho tem o seu máximo no subgrupo de afinidade marinha.

Uma vez que os subgrupos resultantes do grupo misto, classificados pelas suas afinidades predominantes, seguem no essencial os padrões encontrados nas famílias exclusivamente marinhas e exclusivamente de água doce, foram nas análises subsequentes agregados a dois novos grupos (marinho e predominantemente marinho e de água doce e predominantemente de água doce, respectivamente). Assim nos parágrafos que se seguem, quando se refere grupo marinho e de água doce já se inclui os respectivos subgrupos provenientes do grupo misto, salvo quando houver indicação explícita em contrário.

Antes de proceder a novos tipos de análise decidiu-se averiguar até que ponto a adição das fracções do grupo misto alterava os padrões de resultados das comparações anteriores.

As distribuições de cuidados parentais nos novos grupos, marinho e de água doce, encontram-se representadas na tabela 22 e figura 14.

TABELA 21 - Representação dos diferentes tipos de cuidados parentais proporção de famílias - p) nos subgrupos do grupo misto classificados como predominantemente mais associados à água salgada e à água doce respectivamente.

	Tot.		SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
Mar	14	N	5	3	6	1	2	1	0	1	1	0	1	1	0
		p	0.357	0.214	0.429	0.071	0.143	0.071	0	0.071	0.071	0	0.071	0.071	0
Doce	9	N	1	1	3	0	2	2	1	2	1	1	1	0	2
		p	0.111	0.111	0.333	0	0.222	0.222	0.111	0.222	0.111	0.111	0.111	0	0.222

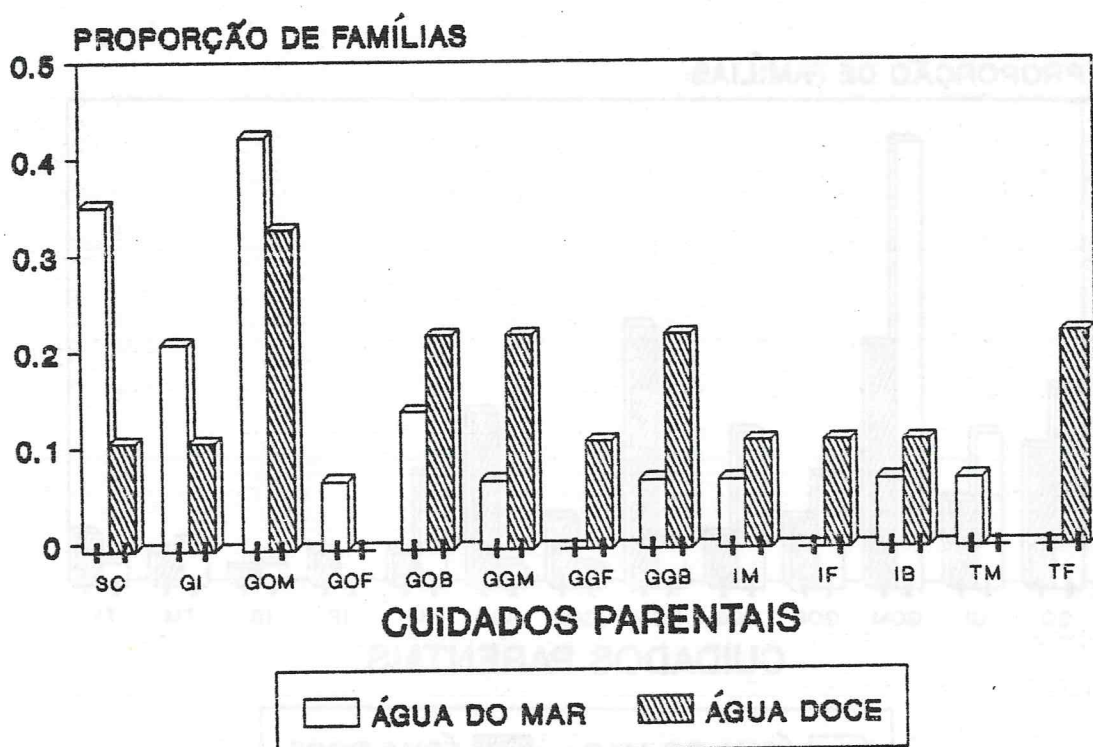


FIGURA 13 - Representação dos diferentes tipos de cuidados parentais (proporção de famílias) nos subgrupos do grupo misto classificados como predominantemente mais associados à água do mar e à água doce, respectivamente.

TABELA 22 - Distribuição dos diferentes tipos de cuidados parentais em famílias que se reproduzem exclusiva ou predominantemente em ambientes marinhos e de água doce. p -> proporção de famílias.

	Tot.		SC	GI	GOM	GOF	GOB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
Mar	36	N	9	7	20	5	7	2	1	1	5	0	1	2	1
		p	0.250	0.194	0.556	0.139	0.194	0.056	0.028	0.028	0.139	0	0.028	0.056	0.028
Doce	46	N	8	5	14	4	3	15	4	10	2	2	1	2	3
		p	0.174	0.109	0.304	0.087	0.065	0.326	0.087	0.217	0.043	0.043	0.022	0.043	0.065

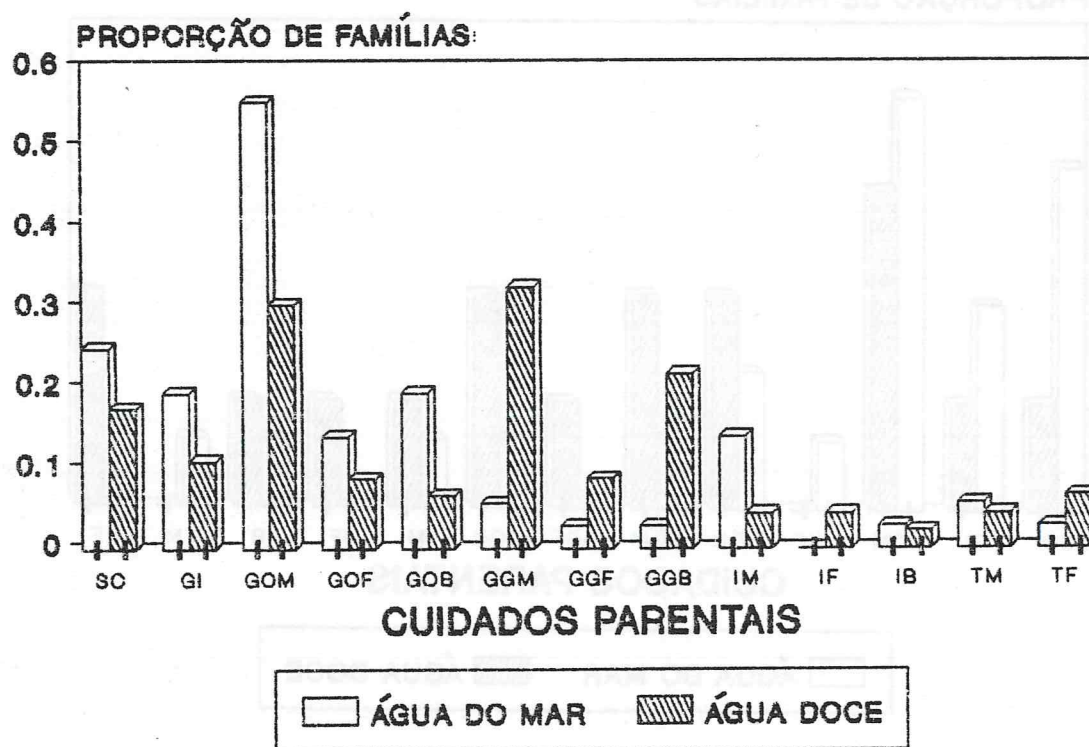


FIGURA 14 - Distribuição dos diferentes tipos de cuidados parentais em famílias que se reproduzem exclusiva ou predominantemente em ambientes marinho e de água doce.

As comparações estatísticas relativas às proporções dos diferentes cuidados encontram-se compiladas na tabela 23.

TABELA 23 - Comparações estatísticas das proporções relativas de famílias que exibem cada tipo de cuidado parental entre os grupos de água doce e marinho incluindo nestes os subgrupos do grupo misto predominantemente associados à água doce e à água do mar, respectivamente. Teste de probabilidade exacta de Fisher. Em todas as comparações, N1 e N2 são constantes para cada habitat, sendo constituídos pelos números totais de ocorrências de todos os tipos de cuidados parentais que se observam nesse habitat, encontrando-se representados na Tabela anterior. p1 e p2 - proporções relativas de cada tipo de cuidado parental nos grupos a comparar; ns - nível de significância; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$ e NS - não significativo.

	Doce (46) / Mar (36)				
	p1	p2	Z	p	ns
SC	0.174	0.250	-0.843	0.199	NS
GI	0.109	0.194	-1.090	0.138	NS
GOM	0.304	0.556	-2.291	0.011	*
GOF	0.087	0.139	-0.747	0.228	NS
GOB	0.065	0.194	-1.775	0.038	*
GGM	0.326	0.056	2.999	0.001	**
GGF	0.087	0.028	1.111	0.133	NS
GGB	0.217	0.028	2.500	0.006	**
IM	0.043	0.139	-1.534	0.062	NS
IF	0.043	0	1.267	0.103	NS
IB	0.022	0.028	-0.176	0.430	NS
TM	0.043	0.056	-0.252	0.400	NS
TF	0.065	0.028	0.781	0.217	NS

Comparando a tabela 22 e figura 14 com a tabela 16 e figura 11 verifica-se que se mantêm os mesmos padrões básicos com as seguintes excepções:

1. A categoria ausência de cuidados passa de 18.2% no grupo marinho e 18.9% no grupo de água doce na tabela 16 para 25.0% e 17.4% respectivamente, na tabela 22;
2. A categoria guarda de ovos e larvas biparental ausente na tabela 16 no grupo marinho, surge no grupo equivalente na tabela 22 com 2.8% contra 21.7% no grupo de água doce;
3. A incubação oral biparental que estava ausente dos grupos exclusivamente

marinho e exclusivamente de água doce, na tabela 16 e figura 11, surge ao distribuir o grupo misto (tabela 22) com 2.8% e 2.2% nos grupos marinho e de água doce, respectivamente;

4. O transporte pelo macho que tinha valores de 4.5% e 5.4% respectivamente nos grupos exclusivamente marinho e exclusivamente de água doce, passa a apresentar os valores de 5.6% e 4.3% nos grupos equivalentes formados após a redistribuição;
5. No caso do transporte pela fêmea e seguindo a mesma ordem, os valores passam de 4.5% e 2.7% para 2.8% e 6.5%, respectivamente.

Nenhuma destas alterações afecta diferenças de proporções que se tivessem revelado estatisticamente significativas.

Comparando a tabela 23 com a tabela 17 verifica-se que todas as diferenças que eram significativas continuam a sê-lo (apenas com algumas alterações do nível de significância), excepto no caso da incubação oral pelo macho, mantendo-se o sentido das diferenças.

Poderia questionar-se a utilidade da repetição das comparações, dadas as semelhanças globais nos resultados antes e depois da redistribuição do grupo misto. No entanto, há duas razões que justificam a adopção deste procedimento.

Por um lado, a comparação entre famílias exclusivamente de água doce e exclusivamente marinhas torna os resultados mais fiáveis, ao mesmo tempo que revela algumas particularidades do grupo misto.

Por outro lado, se se eliminasse o grupo misto, reduzir-se-ia muito drasticamente a base de dados disponível para as comparações que se apresentam em seguida relativamente à latitude. Decidiu-se assim, comparar primeiro famílias exclusivamente de água doce e marinhas obtendo resultados de maior confiança. Após a redistribuição do grupo misto e uma vez que se confirmam os padrões anteriormente revelados passou-se a trabalhar com os novos grupos marinho e de água doce.

2.3.2. Variação da distribuição dos cuidados parentais com a latitude

Nas comparações que se seguem recorreu-se à informação zoogeográfica contida em Nelson (1984) para distribuir as famílias em função do seu padrão latitudinal de ocorrência. Dado o carácter relativamente grosseiro da informação disponível, consideraram-se apenas três categorias:

- 1 - famílias exclusivamente tropicais;
- 2 - famílias que se distribuem em zonas tropicais e temperadas;
- 3 - famílias que se distribuem apenas em zonas temperadas e/ou polares.

Dado o carácter intermédio do grupo 2 e a sua sobreposição com os restantes, apenas se procedeu a comparações estatísticas entre os grupos 1 e 3.

Das noventa e duas famílias em que se conhecem cuidados parentais só não foi possível classificar uma família (*Zoarcidae*), dada a sua distribuição muito extensa e a ocorrência de algumas espécies em águas marinhas relativamente profundas onde as variações climáticas são menos sensíveis. A lista das famílias classificadas nos três grupos encontra-se na tabela 4.

Na tabela 24 e figura 15 apresenta-se a distribuição dos diferentes padrões de cuidados parentais em função da latitude. Na figura 16 assinalam-se os grupos latitudinais em que se situam os respectivos máximos e mínimos.

Da inspecção da tabela 24 e figuras 15 e 16 ressaltam as seguintes observações:

1. A guarda de ovos e larvas biparental, o transporte pelo macho e o transporte pela fêmea apresentam valores máximos no grupo 1 (tropical) e mínimos no grupo 3 (temperado + polar);
2. Inversamente, a guarda de ovos pelo macho e a guarda de ovos biparental apresentam valores máximos no grupo 3 e mínimos no grupo 1.

TABELA 24 - Distribuição dos diferentes tipos de cuidados parentais em função da latitude. TR - tropical; TT - tropical e temperado e TP - temperado e polar. p - proporção de famílias.

	Tot.		SC	GI	GOM	GOF	GGB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
Total	92	N	21	14	40	10	11	18	5	11	8	3	2	5	4
		p	0.228	0.152	0.435	0.109	0.120	0.196	0.054	0.120	0.087	0.033	0.022	0.054	0.043
TR	46	N	4	5	19	2	2	10	2	8	6	2	1	4	3
		p	0.087	0.109	0.413	0.043	0.043	0.217	0.043	0.174	0.130	0.043	0.022	0.087	0.065
TT	25	N	11	6	11	1	4	3	3	2	1	0	1	1	1
		p	0.440	0.240	0.440	0.040	0.160	0.120	0.120	0.080	0.040	0	0.040	0.040	0.040
TP	20	N	6	2	9	6	4	5	0	1	1	1	0	0	0
		p	0.300	0.100	0.450	0.300	0.200	0.250	0	0.050	0.050	0.050	0	0	0

Na tabela 25 comparam-se os inversos das taxas de transição (definidas já na página 155) através da prova de Fisher.

TABELA 25 - Comparação dos inversos das taxas de transição (definidos como o número total de famílias sobre o número total de ocorrências dos diferentes tipos de cuidados parentais) entre as categorias ecológicas tropical (TR) e temperado + polar (TP) referentes à latitude. N1 e N2 - números totais de ocorrências dos diferentes tipos de cuidados parentais nas categorias a comparar; p1 e p2 - valores dos inversos das taxas de transição; ns - nível de significância e NS - não significativo.

	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
TR (46) / TP (20)	64	29	0.719	0.690	0.286	0.387	NS

Não se observam diferenças significativas entre os grupos a comparar, sendo as taxas de transição de 1.391 no grupo 1 e 1.449 no grupo 3.

Esta semelhança das taxas de transição apoia mais uma vez a ideia de que, uma vez iniciada a evolução de cuidados parentais, a dinâmica da sua diversificação é semelhante em diferentes latitudes, tal como antes acontecia na comparação entre habitats.

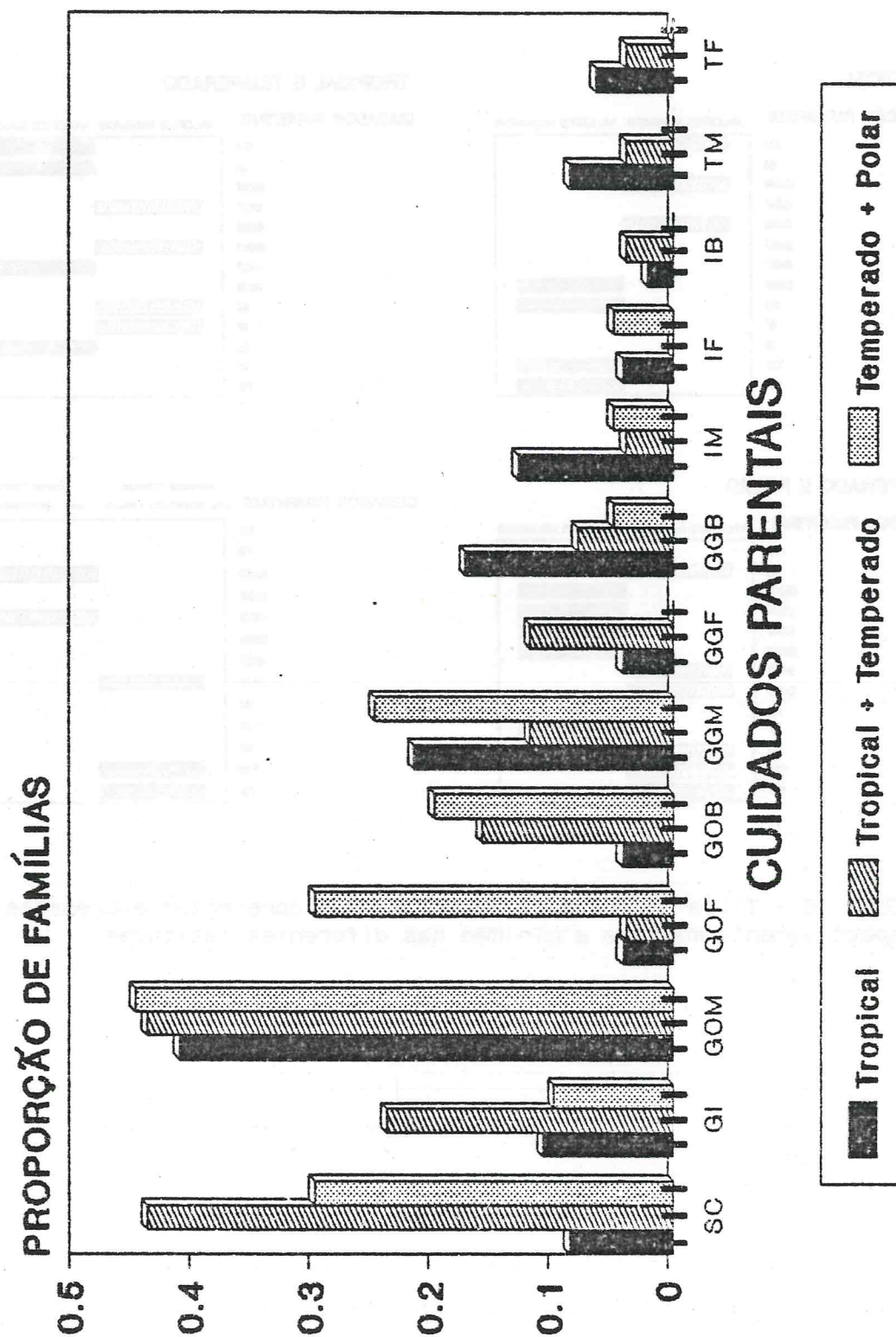
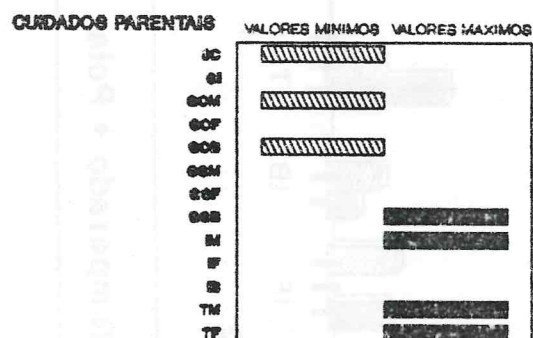
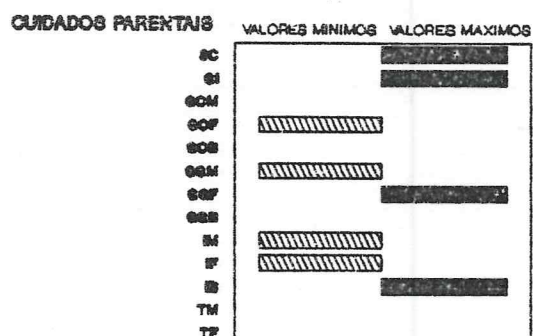


FIGURA 15 - Distribuição dos diferentes tipos de cuidados parentais em função da latitude.

TROPICAL



TROPICAL E TEMPERADO



TEMPERADO E POLAR

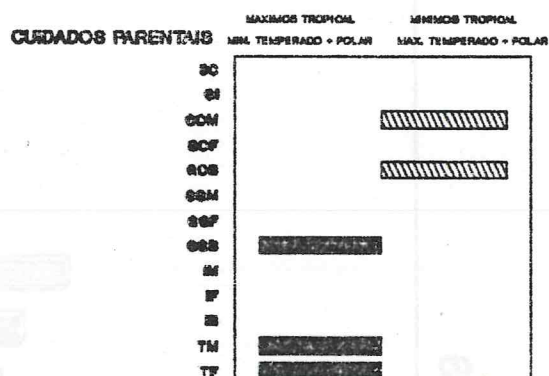
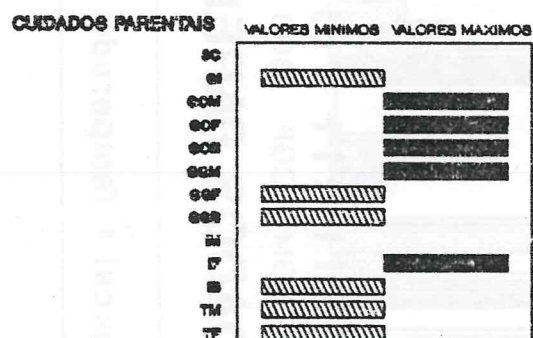


FIGURA 16 - Tipos de cuidados parentais que apresentam expressões respectivamente máximas e mínimas nas diferentes latitudes.

Na tabela 26 comparam-se as proporções relativas de famílias que apresentam cada tipo de cuidado parental, expressas em função do número de famílias que apresentam qualquer tipo de cuidado parental no respectivo grupo latitudinal. Compararam-se os grupos 1 e 3 com base na prova de Fisher.

TABELA 26 - Comparações estatísticas das proporções relativas de famílias que exibem cada tipo de cuidado parental (respectivamente p1 e p2) entre os grupos tropical (TR) e temperado + polar (TP) relativamente aos conjuntos de famílias que apresentam qualquer tipo de cuidado parental nessas latitudes. Utilizou-se o teste de probabilidade exacta de Fisher. ns - nível de significância; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$; NS - não significativo.

	TR (46) / TP (20)				
	p1	p2	Z	p	ns
SC	0.087	0.300	-2.218	0.013	*
GI	0.109	0.100	-0.105	0.458	NS
GOM	0.413	0.450	-0.279	0.390	NS
GOF	0.043	0.300	-2.934	0.002	**
GOB	0.043	0.200	-2.033	0.021	*
GGM	0.217	0.250	-0.291	0.386	NS
GGF	0.043	0	0.947	0.172	NS
GGB	0.174	0.050	1.348	0.089	NS
IM	0.130	0.050	0.975	0.165	NS
IF	0.043	0.050	-0.117	0.453	NS
IB	0.022	0	0.664	0.253	NS
TM	0.087	0	1.361	0.087	NS
TF	0.065	0	1.169	0.121	NS

Observa-se que existe uma proporção mais elevada de ausência de cuidados no grupo 3 ($p < 0.05$) bem como de guarda de ovos pela fêmea ($p < 0.01$) e de guarda de ovos biparental ($p < 0.05$).

Tal como na comparação entre habitats procedeu-se ao agrupamento de formas de cuidado semelhantes, que foram expressas como fracções do número de ocorrências de guarda de ovos (masculina + biparental + feminina). Os resultados são apresentados na tabela 27 onde se comparam os grupos 1 e 3 por meio da prova de Fisher.

O exame desta tabela mostra que existe uma proporção mais elevada no grupo tropical das formas de guarda de ovos e larvas em relação às guardas de ovos ($p < 0.001$), observando-se uma tendência semelhante para as formas de incubação oral ($p < 0.05$) e para o transporte ($p < 0.01$).

TABELA 27 - Comparação da proporção relativa de diferentes associações de tipos de cuidados expressos em função da guarda de ovos nas diferentes latitudes. As formas de cuidado são apresentadas sem especificação do sexo, na medida em que foram agrupadas as ocorrências de cada forma de cuidado, qualquer que seja o sexo que as pratica. As proporções e os totais a que se referem são mencionados em cada comparação, respectivamente com as siglas p1 e p2 e N1 e N2. ns - nível de significância; * -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$; NS - não significativo.

	TR (46) / TP (20)						ns
	N1	N2	p1	p2	Z	p	
GI/GO	23	19	0.217	0.105	0.971	0.216	NS
GG/GO	23	19	0.870	0.316	3.678	0.003	***
I/GO	23	19	0.391	0.105	2.099	0.028	*
T/GO	23	19	0.304	0	2.630	0.006	**

A comparação dos grupos latitudinais revela, por um lado, uma maior proporção de formas de cuidado mais especializadas e com uma história evolutiva mais complexa no grupo tropical (casos de guardas de ovos e larvas, incubações orais e transportes). Por outro lado, revela-se um outro elemento: a maior proporção de guarda de ovos em que a fêmea participa (sozinha ou em conjunto com o macho) nas latitudes elevadas.

A proporção mais elevada de guarda de ovos pela fêmea nas altas latitudes não é acompanhada por proporções mais elevadas das restantes formas de cuidados femininos nestes ambientes. De facto, procedendo a uma comparação das proporções totais de cuidados dispensados por cada sexo entre os grupos tropical e temperado + polar, numa base semelhante à que se usou para a comparação entre habitats, não se observam diferenças significativas (ver tabela 28).

TABELA 28 - Comparação da proporção de famílias com cuidados parentais femininos e masculinos entre os grupos tropical (TR) e temperado + polar (TP). Utilizou-se o teste de probabilidade exacta de Fisher. Efectuou-se a comparação com e sem a inclusão da gestação interna. p1 e p2 - proporções de cuidados praticados pelas fêmeas relativamente ao conjunto de cuidados praticados pelos machos em cada latitude (N1 e N2); ns - nível de significância e NS - não significativo.

	TR (46) / TP (20)						ns
	N1	N2	p1	p2	Z	p	
Com GI	50	20	0.500	0.700	-1.522	0.064	NS
Sem GI	50	20	0.400	0.600	-1.517	0.065	NS

A maior proporção da guarda de ovos em que as fêmeas participam, nas altas latitudes, é da maior relevância teórica já que, como será desenvolvido na discussão (Parte III - Capítulo 1) as fêmeas de peixes ósseos tendem a efectuar posturas múltiplas nas latitudes baixas e uma única postura por ano nas latitudes elevadas. Nestas circunstâncias um dos custos provavelmente mais significativos resultantes da guarda para as fêmeas é a perda de oportunidades de se alimentarem e produzir mais ovos na mesma estação. Este custo da guarda não se deve fazer sentir em latitudes elevadas onde ocorre uma única postura por estação.

A maior predominância da categoria ausência de cuidados no grupo de alta latitude é igualmente de assinalar.

Uma vez que nestas comparações só se incluíram famílias que apresentam pelo menos uma forma de cuidado parental, a presença da categoria ausência de cuidados é, em princípio, indicativa da existência de famílias no seio das quais tiveram lugar episódios de evolução de tipos de cuidados, a partir de formas ancestrais que não os tinham.

Os ecossistemas tropicais têm um passado histórico de muito maior estabilidade que os ecossistemas de alta latitude. É sintomático que muitos dos grupos de peixes ósseos não teleósteos sobreviveram apenas em "refúgios" tropicais. Seria interessante investigar no futuro a hipótese do grupo de alta latitude incluir uma maior proporção de famílias com radiações evolutivas recentes, nas quais os cuidados parentais tiveram origens historicamente mais próximas.

Em favor desta interpretação são de referir, para além da maior incidência da ausência de cuidados em famílias com formas que cuidam nas altas latitudes, a ausência, nestas condições, de transportes e as baixas frequências de guarda de ovos e larvas e incubação oral.

Na análise filogenética argumentou-se que em muitas trajectórias evolutivas a guarda de ovos foi a primeira forma de cuidado a surgir e abriu caminho às formas de guarda de ovos e larvas e de incubação oral. A distribuição de padrões de cuidados nas altas latitudes sugere fortemente a hipótese de muitos percursos evolutivos permanecerem ainda nessas latitudes ou terem-se detido na guarda de ovos.

2.3.3. Relações entre as diferenças latitudinais e entre habitats na distribuição dos cuidados parentais

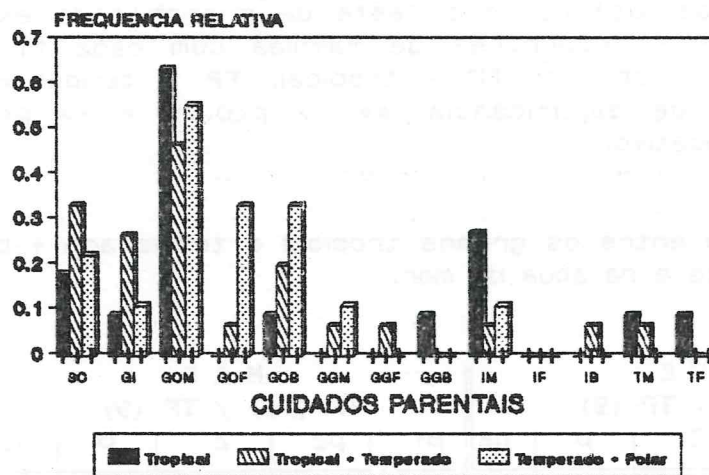
Para concluir a análise ecológica, os grupos marinho e de água doce foram subdivididos em função da latitude em que as diferentes famílias ocorrem. Consideraram-se apenas as famílias de distribuição tropical e temperada e/ou polar, nas comparações que se seguem.

A distribuição dos cuidados parentais nas quatro categorias assim formadas, encontra-se representada na tabela 29 e figura 17.

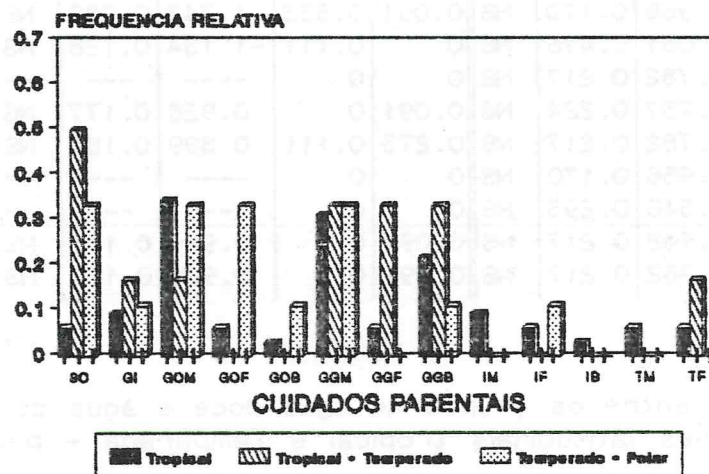
TABELA 29 - Expressão relativa dos diferentes tipos de cuidados parentais em função do habitat e da latitude. H - habitat; TR - tropical; TT - tropical e temperado e TP - temperado e polar. p - proporção de famílias.

H	Latitude	Tot.		SC	GI	GOM	GOF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
D	TR	31	N	2	3	10	1	1	10	2	7	2	1	1	2	2
			p	0.064	0.097	0.323	0.032	0.032	0.323	0.064	0.226	0.064	0.032	0.032	0.064	0.064
O	TT	6	N	3	1	1	0	0	2	2	2	0	0	0	0	1
			p	0.500	0.167	0.167	0	0	0.333	0.333	0.333	0	0	0	0	0.167
E	TP	9	N	3	1	3	3	1	3	0	1	0	1	0	0	0
			p	0.333	0.111	0.333	0.333	0.111	0.333	0	0.111	0	0.111	0	0	0
M	TR	11	N	2	1	7	0	1	0	0	1	3	0	0	1	1
			p	0.182	0.091	0.636	0	0.091	0	0	0.091	0.273	0	0	0.091	0.091
A	TT	15	N	5	4	7	1	3	1	1	0	1	0	1	1	0
			p	0.333	0.267	0.467	0.067	0.200	0.067	0.067	0	0.067	0	0.067	0.067	0
R	TP	9	N	2	1	5	3	3	1	0	0	1	0	0	0	0
			p	0.222	0.111	0.555	0.333	0.333	0.111	0	0	0.111	0	0	0	0

Nas tabelas 30 (a, b e c) apresentam-se as comparações estatísticas das proporções relativas de famílias que exibem cada tipo de cuidado parental, entre os quatro grupos considerados. Utilizou-se o teste de probabilidade exacta de Fisher.



a)



b)

FIGURA 17 - Expressão relativa dos diferentes tipos de cuidados parentais em função do habitat e da latitude. a) ambiente marítimo; b) ambiente dulçaquícola.

TABELA 30 - Comparações estatísticas das proporções relativas de famílias que exibem cada tipo de cuidado parental em função do habitat e da latitude. Utilizou-se o teste de probabilidade exacta de Fisher. p1 e p2 - proporções de famílias com cada tipo de cuidado parental a comparar; TR - tropical; TP - temperado e polar; ns - nível de significância; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$ e NS - não significativo.

a) Comparação entre os grupos tropical e temperado + polar na água doce e na água do mar.

	D O C E					M A R				
	TR (31) / TP (9)					TR (11) / TP (9)				
	p1	p2	Z	p	ns	p1	p2	Z	p	ns
SC	0.064	0.333	-2.147	0.016	*	0.182	0.222	-0.225	0.411	NS
GI	0.097	0.111	-0.126	0.450	NS	0.091	0.111	-0.150	0.440	NS
GOM	0.323	0.333	-0.061	0.476	NS	0.636	0.556	0.367	0.357	NS
GOF	0.032	0.333	-2.650	0.004	**	0	0.333	-2.077	0.019	*
GOB	0.032	0.111	-0.956	0.170	NS	0.091	0.333	-1.348	0.089	NS
GGM	0.323	0.333	-0.061	0.476	NS	0	0.111	-1.134	0.128	NS
GGF	0.064	0	0.782	0.217	NS	0	0	----	----	---
GGB	0.226	0.111	0.757	0.224	NS	0.091	0	0.928	0.177	NS
IM	0.064	0	0.782	0.217	NS	0.273	0.111	0.899	0.184	NS
IF	0.032	0.111	-0.956	0.170	NS	0	0	----	----	---
IB	0.032	0	0.546	0.293	NS	0	0	----	----	---
TM	0.064	0	0.782	0.217	NS	0.091	0	0.928	0.177	NS
TF	0.064	0	0.782	0.217	NS	0.091	0	0.928	0.177	NS

b) Comparação entre os grupos de água doce e água do mar nas categorias latitudinais tropical e temperada + polar.

	Tropical					Temperado + Polar				
	Doce (31) / Mar (11)					Doce (9) / Mar (9)				
	p1	p2	Z	p	ns	p1	p2	Z	p	ns
SC	0.064	0.182	-1.139	0.127	NS	0.333	0.222	0.526	0.299	NS
GI	0.097	0.091	0.057	0.477	NS	0.111	0.111	0	0.500	NS
GOM	0.323	0.636	-1.822	0.034	*	0.333	0.556	-0.949	0.171	NS
GOF	0.032	0	0.603	0.273	NS	0.333	0.333	0	0.500	NS
GOB	0.032	0.091	-0.785	0.216	NS	0.111	0.333	-1.134	0.128	NS
GGM	0.323	0	2.158	0.015	*	0.333	0.111	1.134	0.128	NS
GGF	0.064	0	0.863	0.194	NS	0	0	----	----	---
GGB	0.226	0.091	0.979	0.164	NS	0.111	0	1.029	0.152	NS
IM	0.064	0.273	-1.832	0.033	*	0	0.111	-1.029	0.152	NS
IF	0.032	0	0.603	0.273	NS	0.111	0	1.029	0.152	NS
IB	0.032	0	0.503	0.273	NS	0	0	----	----	---
TM	0.064	0.091	-0.292	0.385	NS	0	0	----	----	---
TF	0.064	0.091	-0.292	0.385	NS	0	0	----	----	---

c) Comparação entre os grupos tropical de água doce e temperado + polar marinho e os grupos tropical marinho e temperado + polar de água doce.

	TR doce (31) / TP mar (9)					TR mar (11) / TP doce (9)				
	p1	p2	Z	p	ns	p1	p2	Z	p	ns
SC	0.064	0.222	-1.388	0.082	NS	0.182	0.333	-0.778	0.218	NS
GI	0.097	0.111	-0.126	0.450	NS	0.091	0.111	-0.150	0.440	NS
GOM	0.323	0.555	-1.271	0.102	NS	0.636	0.333	1.348	0.089	NS
GOF	0.032	0.333	-2.650	0.004	**	0	0.333	-2.077	0.019	*
GOB	0.032	0.333	-2.650	0.004	**	0.091	0.111	-0.150	0.440	NS
GGM	0.323	0.111	1.251	0.105	NS	0	0.333	-2.077	0.019	*
GGF	0.064	0	0.782	0.217	NS	0	0	----	----	--
GGB	0.226	0	1.570	0.058	NS	0.091	0.111	-0.150	0.440	NS
IM	0.064	0.111	-0.467	0.320	NS	0.273	0	1.699	0.045	*
IF	0.032	0	0.546	0.293	NS	0	0.111	-1.134	0.128	NS
IB	0.032	0	0.546	0.293	NS	0	0	----	----	--
TM	0.064	0	0.782	0.217	NS	0.091	0	0.928	0.177	NS
TF	0.064	0	0.782	0.217	NS	0.091	0	0.928	0.177	NS

Da inspecção das tabelas 29 e 30 (a, b e c) e da figura 17, resultam as seguintes conclusões:

1. A categoria ausência de cuidados tem maior incidência no grupo temperado + polar de água doce, que no grupo tropical de água doce ($p < 0.05$) (tabela 30 a);
2. Observa-se uma proporção mais elevada de guarda de ovos pela fêmea nas altas latitudes, tanto em habitats marinhos como nas águas doces. Este resultado é significativo a $p < 0.01$ na água doce e $p < 0.05$ na água do mar (tabela 30 a). Esta maior incidência da guarda de ovos pela fêmea em altas latitudes, manifesta-se mesmo quando se comparam os grupos tropical marinho e temperado + polar de água doce e os grupos tropical de água doce e temperado + polar marinho (no primeiro caso com $p < 0.01$ e no segundo com $p < 0.05$) (tabela 30 c). Confirma-se, assim, um dos resultados mais importantes da secção 2.3.2., uma vez que fica excluída a possibilidade de a maior proporção de guarda de ovos pela fêmea nas altas latitudes resultar de um artifício causado pelo agrupamento de formas marinhas e de água doce;
3. Nos grupos tropicais, verifica-se que a guarda de ovos pelo macho é

proporcionalmente mais abundante no mar do que nas águas doces ($p < 0.05$) (tabela 30 b);

4. Pelo contrário, a guarda de ovos e larvas pelo macho revela-se mais abundante nas águas doces, tanto quando se comparam os grupos tropicais ($p < 0.05$) (tabela 30 b) como quando se compara o grupo tropical marinho com o grupo temperado + polar de água doce ($p < 0.05$) (tabela 30 c). Este padrão é igualmente mais frequente no grupo temperado + polar de água doce do que no grupo marinho equivalente, embora a diferença não seja significativa (tabela 30 b);
5. A guarda de ovos biparental ocorre com uma proporção mais elevada no grupo temperado + polar marinho, sendo a diferença estatisticamente significativa a $p < 0.01$, quando se compara com o grupo tropical de água doce (tabela 30 c);
6. A incubação oral pelo macho tem o seu valor relativo máximo no grupo tropical marinho, sendo significativa a $p < 0.05$ a diferença relativamente ao grupo tropical de água doce (tabela 30 b) e ao grupo temperado + polar de água doce (tabela 30 c).

Para se poder comparar conjuntamente as variações nas proporções dos diferentes cuidados parentais, associadas com as diferenças de habitat e de latitude (evitando os inconvenientes da utilização dos mesmos dados em múltiplos testes), recorreu-se por último à estatística de simulação (programa Actus), cujo funcionamento foi descrito no Capítulo 1 desta Parte.

Procedeu-se primeiro separadamente à comparação por habitats (tabelas 31 a e b) e por latitudes (tabelas 32 a e b). Finalmente, a comparação de todas as categorias é apresentada nas tabelas 33 a e b.

TABELA 31 - Comparação das frequências de ocorrência dos diferentes tipos de cuidados parentais entre habitats, com base no programa Actus. Valores inferiores a 50 são significativos a $p < 0.05$.

a) Representação dos números de simulações num total de 1000 em que os valores simulados não excedem os observados.

	SC	GI	GOM	GOF	GGB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
Mar	391	706	904	905	925	59	651	54	948	401	580	638	770
Misto	829	739	556	276	784	175	502	410	618	877	981	688	803
Doce	515	405	183	670	101	993	851	972	193	767	429	735	551

b) Representação dos números de simulações num total de 1000 em que os valores observados não excedem os simulados.

	SC	GI	GOM	GOF	GGB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
Mar	770	483	161	224	191	988	699	1000	148	1000	1000	702	588
Misto	265	424	535	885	332	918	835	764	614	325	110	597	474
Doce	648	773	895	531	980	16	313	59	948	606	1000	541	781

TABELA 32 - Comparação das frequências de ocorrência dos diferentes tipos de cuidados parentais nas diferentes latitudes, com base no programa Actus. Valores inferiores a 50 são significativos a $p < 0.05$. TR - tropical; TT - tropical + temperado; TP - temperado + polar.

a) Representação dos números de simulações num total de 1000 em que os valores simulados não excedem os observados.

	SC	GI	GOM	GOF	GGB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
TR	27	480	652	227	155	838	541	953	930	792	729	938	890
TT	975	901	460	271	791	193	955	337	304	493	848	606	613
TP	781	386	547	996	916	716	327	258	450	833	695	249	427

b) Representação dos números de simulações num total de 1000 em que os valores observados não excedem os simulados.

	SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
TR	990	686	449	915	949	270	734	93	148	460	629	175	242
TT	56	204	655	925	380	917	170	864	919	1000	528	735	724
TP	339	839	607	17	178	454	1000	927	846	526	1000	1000	1000

TABELA 33 - Comparação das frequências de ocorrência dos diferentes tipos de cuidados parentais entre as diferentes categorias de latitude e habitat, com base no programa Actus. Valores inferiores a 50 são significativos a $p < 0.05$. TRD - tropical doce; TTD - tropical e temperado doce; TPD - temperado e polar doce; TRM - tropical marinho; TTM - tropical e temperado marinho e TPM - temperado e polar marinho.

a) Representação dos números de simulações num total de 1000 em que os valores simulados não excedem os observados.

	SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
TRD	64	521	414	251	173	973	755	962	545	844	869	844	861
TTD	922	699	167	493	437	810	986	947	532	826	824	716	948
TPD	851	610	400	984	710	866	546	601	397	973	769	615	623
TRM	635	570	932	349	702	112	527	588	977	797	767	898	891
TTM	902	941	710	550	879	142	754	139	597	665	950	825	451
TPM	621	623	782	979	978	366	532	246	796	777	774	605	597

b) Representação dos números de simulações num total de 1000 em que os valores observados não excedem os simulados.

	SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
TRD	982	695	704	922	953	68	488	75	680	485	476	402	368
TTD	218	656	962	1000	1000	488	80	221	1000	1000	1000	1000	274
TPD	327	762	769	76	665	325	1000	759	1000	199	1000	1000	1000
TRM	637	786	145	1000	668	1000	1000	782	83	1000	1000	407	419
TTM	231	155	438	797	276	958	612	1000	732	1000	313	516	1000
TPM	653	728	370	90	88	885	1000	1000	586	1000	1000	1000	1000

A comparação por habitats revela que a diferença global é significativa: o qui-quadrado calculado a partir da matriz de dados, só foi excedido pelo das matrizes simuladas 43 vezes em 1000. Confirma-se também a maior incidência da guarda de ovos e larvas pelo macho, em água doce. Apenas 16 vezes em 1000, os valores observados não excederam os valores simulados.

No caso das comparações em função da latitude, a análise global é igualmente significativa. O qui-quadrado calculado a partir da matriz de dados só foi excedido pelo das matrizes simuladas 28 vezes em 1000.

Nesta comparação, confirma-se a maior proporção da guarda de ovos pela fêmea nas altas latitudes, e a incidência particularmente baixa da categoria ausência de cuidados no grupo tropical. De facto, na tabela 32 a, pode verificar-se que, no grupo tropical e para a categoria ausência de cuidados, os valores simulados só não excedem os observados 27 vezes em 1000. Na tabela 32 b e para a categoria guarda de ovos pela fêmea, verifica-se que os valores observados só não excedem os simulados 17 vezes em 1000.

A análise combinada das distribuições por habitats e zonas climáticas não permite detectar, com o programa Actus, desvios estatisticamente significativos. O qui-quadrado calculado para a matriz de dados (69.064 com 60 graus de liberdade) não é significativo pelos processos estatísticos convencionais, e foi igualado ou excedido 168 vezes em 1000 simulações (não é portanto também significativo com base neste método).

As matrizes em que se agrupam as distribuições de cuidados apenas por habitats e por zonas climáticas separadamente, apresentam valores de qui-quadrado respectivamente de 25.853 (com 12 graus de liberdade) e de 37.363 (com 24 graus de liberdade). A soma destes dois valores de qui-quadrado (63.216), corresponde a 91.5% do qui-quadrado da matriz, em que os dois efeitos foram tratados em conjunto. Parece, assim justificar-se a interpretação destes resultados como indicando a existência de dois efeitos separados, das diferenças de habitat e das diferenças climáticas, na distribuição de cuidados parentais, com um nível muito baixo de interacção entre si.

Esta conclusão é apoiada aliás pela análise das matrizes em que os cuidados parentais são comparados separadamente por habitats e zonas climáticas. Os resultados estatisticamente significativos, dizem respeito a tipos de cuidados diferentes. Assim, a diferença mais sensível entre os habitats de água doce e de água do mar, manifesta-se na proporção mais elevada de guarda de ovos e larvas em água doce, especialmente pelo macho. Pelo contrário, a principal diferença nas comparações por zonas climáticas

ocorre ao nível das guardas de ovos e exprime-se por uma incidência mais elevada de guarda de ovos pela fêmea no grupo de formas temperadas + polares.

Há que salientar, no entanto, que a interpretação das tabelas 33 a e b deve ser encarada com precaução e apenas como uma aproximação muito grosseira. De facto, as linhas correspondem a um duplo sistema de categorização (por habitats e por latitudes). Em rigor não se trata, portanto, de uma tabela de contigência simples, tornando a análise muito pouco sensível. Este problema não se põe, no entanto, no tocante às tabelas 31 a e b e 32 a e b.

Nas tabelas 34 a, b e c, comparam-se os inversos das taxas de transição relativas aos cuidados parentais entre os quatro grupos considerados (teste de probabilidade exacta de Fisher).

TABELA 34 - Comparação dos inversos das taxas de transição relativas aos cuidados parentais. Utilizou-se o teste de probabilidade exacta de Fisher. N1 e N2 - números totais de ocorrências dos diferentes tipos de cuidados parentais nas categorias a comparar; p1 e p2 - valores dos inversos das taxas de transição; ns - nível de significância; NS - não significativo; TR - tropical e TP - temperado e polar.

a) Comparação entre os grupos tropical e temperado + polar de água doce e de água do mar.

	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
TR (31) / TP (9) - Doce	42	13	0.738	0.692	0.324	0.373	NS
TR (11) / TP (9) - Mar	15	14	0.733	0.643	0.526	0.299	NS

b) Comparação entre os grupos de água doce e de água do mar nas categorias latitudinais tropical e temperada + polar.

	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
Doce (31) / Mar (11) - TR	42	15	0.738	0.733	0.036	0.486	NS
Doce (9) / Mar (9) - TP	13	14	0.692	0.643	0.272	0.393	NS

c) Comparação entre os grupos tropical de água doce e temperado + polar marinho e os grupos tropical marinho e temperado + polar de água doce.

	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
TR Doce (31) / TP Mar (9)	42	14	0.738	0.643	0.683	0.247	NS
TR Mar (11) / TP Doce (9)	15	13	0.733	0.692	0.240	0.405	NS

Não se encontraram diferenças significativas entre os grupos comparados, tal como tinha acontecido ao considerar separadamente os efeitos da latitude e do habitat.

Analisou-se igualmente a variação da proporção de cuidados femininos, relativamente aos masculinos, nas quatro categorias consideradas. Os resultados encontram-se expostos nas tabelas 35 a, b e c.

TABELA 35 - Comparação das proporções de famílias com cuidados parentais femininos e masculinos entre as diferentes categorias de habitat e de latitude. Utilizou-se o teste de probabilidade exacta de Fisher. Efectuou-se a comparação com e sem a inclusão da gestação interna. p1 e p2 - proporções de cuidados praticados pelas fêmeas relativamente ao conjunto de cuidados praticados pelos machos em cada categoria a comparar (N1 e N2); ns - nível de significância; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$; NS - não significativo; TR - tropical e TP - temperado e polar.

a) Comparação entre os grupos tropical e temperado + polar de água doce e de água do mar.

	TR (31) / TP (9) - Doce							TR (11) / TP (9) - Mar						
	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
Com GI	33	8	0.545	0.875	-1.714	0.043	*	13	10	0.308	0.700	-1.867	0.031	*
Sem GI	33	8	0.454	0.750	-1.500	0.067	NS	13	10	0.231	0.600	-1.799	0.036	*

b) Comparação entre os grupos de água doce e de água do mar nas categorias latitudinais tropical e temperada + polar.

	Doce (31) / Mar (11) - TR							Doce (9) / Mar (9) - TP						
	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
Com GI	33	13	0.545	0.308	1.454	0.073	NS	8	10	0.875	0.700	0.887	0.187	NS
Sem GI	33	13	0.454	0.231	1.400	0.081	NS	8	10	0.750	0.600	0.671	0.251	NS

c) Comparação entre os grupos tropical de água doce e temperado + polar marinho e os grupos tropical marinho e temperado + polar de água doce.

	TR Doce (31) / TP Mar (9)							TR Mar (11) / TP Doce (9)						
	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
Com GI	33	10	0.545	0.700	-0.868	0.193	NS	13	8	0.308	0.875	-2.528	0.006	**
Sem GI	33	10	0.454	0.600	-0.806	0.210	NS	13	8	0.231	0.750	-2.335	0.010	**

Verifica-se que a proporção mais elevada de cuidados femininos relativamente aos masculinos ocorre na categoria temperado + polar de água doce (0.875), seguida por ordem decrescente pelas categorias temperado + polar marinho (0.700), tropical de água doce (0.545) e, por último, tropical marinho (0.308).

Observam-se diferenças estatisticamente significativas nos pares tropical marinho / temperado + polar de água doce ($p < 0.01$) (tabela 35 c), tropical marinho / temperado + polar marinho e tropical de água doce / temperado + polar de água doce ($p < 0.05$) (tabela 35 a).

Procedendo às mesmas comparações sem incluir a gestação interna, os resultados seguem os mesmos padrões, excepto para a comparação tropical de água doce / temperado + polar de água doce.

A comparação das categorias por habitats e climas, mostra portanto que os subgrupos do grupo temperado + polar têm proporções de cuidados pelas fêmeas mais altas, sendo a diferença especialmente acentuada no meio marinho.

A proporção de cuidados pelas fêmeas é maior nos subgrupos de água doce, sendo o subgrupo tropical de água do mar aquele que mais se destaca pelo seu baixo nível de cuidados femininos.

Assim, clima e habitat parecem actuar num sentido semelhante, sendo os ambientes marinhos e os climas tropicais que constituem a combinação onde a proporção de cuidados pelo macho é mais elevada.

Nas tabelas 36 a, b e c exprime-se a proporção dos diferentes tipos de cuidados (independentemente do sexo que cuida), em relação às formas de guarda de ovos nas quatro categorias, como se fez para as comparações por habitat e latitude.

Os únicos resultados estatisticamente significativos referem-se à maior incidência da guarda de ovos e larvas no subgrupo tropical de água doce relativamente aos subgrupos tropical marinho ($p < 0.01$) (tabela 36 b) e temperado + polar marinho ($p < 0.01$) (tabela 36 c) e do transporte entre os grupos tropical de água doce e temperado + polar marinho ($p < 0.05$) (tabela 36 c). Observa-se também uma maior proporção da guarda de ovos e larvas no subgrupo temperado + polar de água doce, em relação ao subgrupo temperado + polar marinho, mas a diferença não é significativa (tabela 36 b).

Os resultados apresentados acima parecem apoiar a hipótese de que os habitats de água doce são particularmente propícios à evolução da guarda de

TABELA 36 - Comparação da proporção relativa de diferentes associações de tipos de cuidado expressas em função da guarda de ovos nos diferentes habitats e latitudes. As formas de cuidado são apresentadas sem especificação do sexo, na medida em que foram agrupadas as ocorrências de cada forma de cuidado, qualquer que seja o sexo que as pratica. As proporções e os totais a que dizem respeito são referidos em cada comparação, respectivamente com as siglas p1 e p2 e N1 e N2. ns - nível de significância; ** -> $p < 0.01$; * -> $p < 0.05$; NS - não significativo; TR - tropical e TP - temperado e polar.

- a) Comparação entre os grupos tropical e temperado + polar de água doce e os grupos tropical e temperado + polar marinho

	TR (32) / TP (9) - Doce							TR (11) / TP (9) - Mar						
	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
GI/GO+GI	15	8	0.200	0.125	0.452	0.326	NS	9	12	0.111	0.083	0.215	0.415	NS
GG/GO+GG	31	11	0.613	0.364	1.427	0.077	NS	9	12	0.111	0.083	0.215	0.415	NS
I/GO+I	16	8	0.250	0.125	0.711	0.239	NS	11	12	0.278	0.083	1.197	0.116	NS
T/GO+T	16	7	0.250	0	1.455	0.073	NS	10	11	0.200	0	1.599	0.059	NS

- b) Comparação entre os grupos de água doce e marinho tropical e temperado + polar.

	Doce (32) / Mar (11) - TR							Doce (9) / Mar (9) - TP						
	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
GI/GO+GI	15	9	0.200	0.111	0.566	0.286	NS	8	12	0.125	0.083	0.304	0.380	NS
GG/GO+GI	31	9	0.613	0.111	2.265	0.004	**	11	12	0.364	0.083	1.628	0.052	NS
I/GO+I	16	11	0.250	0.273	-0.132	0.447	NS	8	12	0.125	0.083	0.304	0.380	NS
T/GO+T	16	10	0.250	0.200	0.294	0.384	NS	--	--	---	---	----	---	--

- c) Comparação entre os grupos tropical de água doce e temperado + polar marinho e os grupos tropical marinho e temperado + polar de água doce.

	TR Doce (31) / TP Mar (9)							TR Mar (11) / TP Doce (9)						
	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns	N1	N2	p1	p2	Z	p	ns
GI/GO+GI	15	12	0.200	0.083	0.848	0.198	NS	9	8	0.111	0.125	-0.089	0.465	NS
GG/GO+GG	31	12	0.613	0.083	3.123	0.008	**	9	11	0.111	0.364	-1.297	0.097	NS
I /GO+I	16	12	0.250	0.083	1.140	0.127	NS	11	8	0.273	0.125	0.780	0.218	NS
T /GO+T	16	11	0.250	0	1.797	0.036	*	10	7	0.200	0	1.260	0.104	NS

ovos e larvas, especialmente em condições tropicais.

Quanto aos restantes tipos de cuidados (gestação interna, incubação oral e transporte), a sua baixa expressão nas altas latitudes parece estar fundamentalmente associada às condições climáticas. De facto, os valores não diferem estatisticamente e são igualmente baixos para estes cuidados entre o subgrupo temperado + polar marinho e o subgrupo temperado + polar de água doce. **Confirma-se assim que as latitudes elevadas não favorecem a evolução de cuidados especializados, realizados com autonomia em relação ao substrato.**

2.4. CRUZAMENTO DA ANÁLISE FILOGENÉTICA E ECOLÓGICA

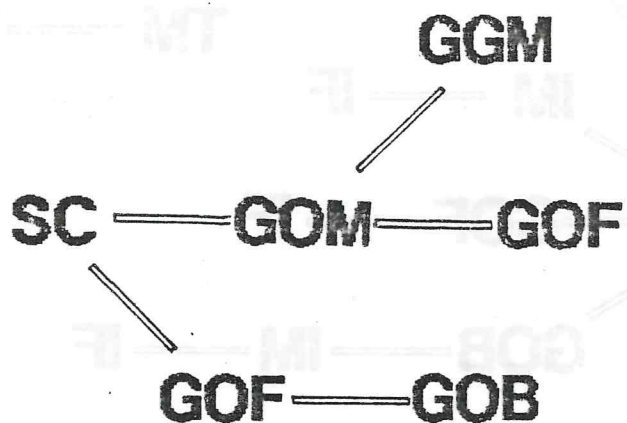
Na secção precedente assumiu-se que a distribuição dos diferentes tipos de cuidados parentais em função das condições ecológicas, fornece indicações susceptíveis de esclarecer os padrões de evolução que tiveram lugar em diferentes circunstâncias ambientais. Este pressuposto é questionável, na medida em que os padrões actuais observados em cada contexto ecológico, devem ter resultado tanto das transformações evolutivas que ocorreram em cada ambiente, como de processos de colonização, radiação e extinção diferenciais.

Decidiu-se, por isso, confrontar os resultados da análise filogenética com os resultados da análise ecológica.

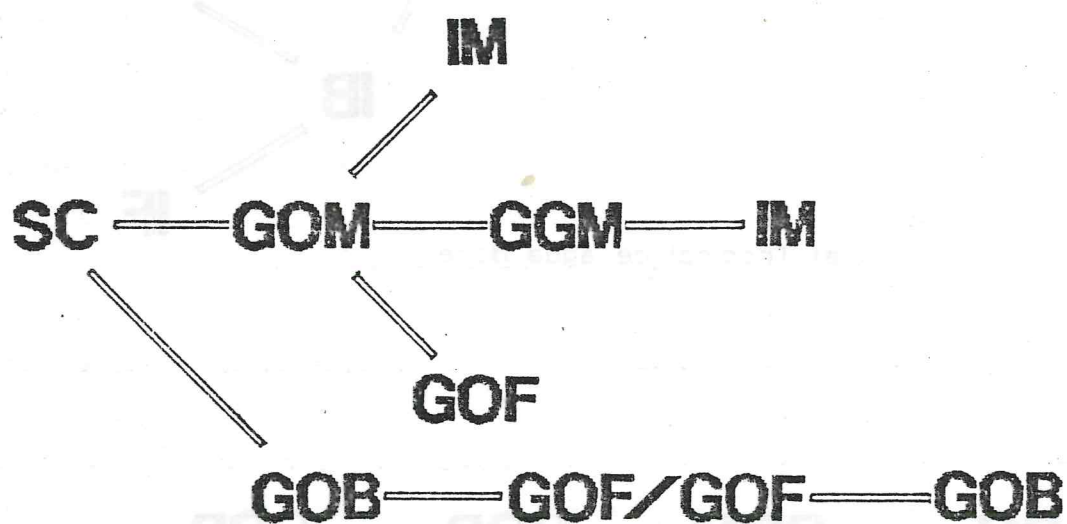
A pequena dimensão das submatrizes de dados que resultam após a divisão em categorias ecológicas, não parece justificar tratamentos quantitativos elaborados.

Procedeu-se apenas à comparação qualitativa dos diagramas de associações que se obtêm quando se subdivide a matriz total de dados em função do habitat e da latitude. Estas encontram-se representadas na tabela 4 (matriz total) e figuras 18 a, b, c e d.

É de notar que a gestação interna não aparece nestes diagramas de associações em nenhum dos subgrupos. Só surge associada na tabela 4 à guarda de ovos pelo macho, em duas famílias estreitamente relacionadas: **Clinidae** e **Labrisomidae**. Estas famílias tiveram de ser excluídas desta análise dado que a sua distribuição latitudinal, especialmente no caso da primeira, se estende desde as regiões tropicais até latitudes elevadas, não se enquadrando portanto nem no grupo tropical marinho, nem no grupo temperado + polar marinho.



c) Temperado + polar de água doce



d) Temperado + polar marinho

FIGURA 18 - Expressão relativa das associações de diferentes pares de cuidados parentais em função da latitude e do habitat.

Da inspecção da tabela 4 e figuras 18 a, b, c e d resultam as seguintes conclusões:

1. Os quatro subgrupos aparecem como amostras incompletas do padrão de relações globais traçado na análise filogenética;
2. O subgrupo tropical de água doce apresenta o padrão mais complexo de ligações. No entanto, é de notar que é o subgrupo que contém o maior número de famílias e a maior proporção de taxa "arcaicos";
3. No subgrupo tropical marinho predominam as associações entre cuidados masculinos, não existindo associações que envolvam cuidados exclusivamente femininos. Neste subgrupo, a incubação oral pelo macho origina-se claramente a partir da guarda de ovos pelo macho. Todos os cuidados, à excepção do transporte pelo macho, podem relacionar-se por associações directas ou indirectas com a guarda de ovos pelo macho;
4. O subgrupo temperado + polar de água doce apresenta predominantemente guarda de ovos, prevalecendo as associações que envolvem guarda de ovos pela fêmea. Observa-se apenas uma ligação entre a guarda de ovos pelo macho e guarda de ovos e larvas pelo macho. **Pela primeira vez, neste subgrupo, a guarda de ovos pela fêmea surge ligada directamente à categoria ausência de cuidados abrindo uma via: ausência de cuidados -> guarda de ovos pela fêmea -> guarda de ovos biparental;**
5. No subgrupo temperado + polar marinho, o padrão de associações geral é mais complexo que no subgrupo temperado + polar de água doce, ao contrário do que sucede nos subgrupos tropicais. O subgrupo temperado + polar marinho apresenta um padrão de associações que é também mais complexo que o do subgrupo tropical marinho. Tal como no subgrupo temperado + polar de água doce, as associações envolvendo a guarda de ovos pela fêmea são mais importantes que nos subgrupos tropicais, não sendo de excluir a possibilidade de terem ocorrido transições: ausência de cuidados -> guarda de ovos pela fêmea, com posterior evolução para a guarda de ovos biparental. De resto, o maior envolvimento de ligações entre cuidados masculinos e femininos, neste subgrupo, explica a maior complexidade do padrão de associações que se revela, quando comparado com o subgrupo tropical marinho;

6. Em todos os subgrupos a guarda de ovos pelo macho ocupa um lugar "chave" como elemento de passagem, que articula as associações e assegura a maior parte dos passos evolutivos a partir da categoria ausência de cuidados.

O confronto dos resultados das análises filogenética e ecológica mostra que, as inferências realizadas aquando da análise ecológica são apoiadas pelos padrões de associações que se observam em cada ambiente. Esta concordância apoia a conclusão de que a análise das associações ao nível das famílias, permite efectivamente detectar as principais relações evolutivas entre os cuidados parentais e que, uma parte importante das diferenças entre as categorias ecológicas resulta da existência de diferenças nas taxas de ocorrência de distintas transições evolutivas, em função das condições ambientais. Acontecimentos evolutivos a um nível infrafamiliar parecem poder explicar, numa grande medida, os padrões de distribuição dos cuidados parentais observados.

Em resumo, na evolução dos cuidados parentais nos peixes ósseos, existe uma rede de caminhos evolutivos em que cada acontecimento depende do estado em que o sistema se encontra. Cada cuidado parental só pode ser atingido por um número limitado de caminhos e só pode dar origem a um número igualmente restrito de outras formas de cuidado. O papel dos factores ecológicos parece ser o de determinar, dentro do leque de transições possíveis, quais as que serão realizadas em cada contexto ambiental.

PARTE III

Discussão

NOTA INTRODUTÓRIA

A discussão que se segue está organizada em dois capítulos distintos. No primeiro serão discutidos os resultados apresentados na parte anterior, à luz dos conhecimentos disponíveis sobre a biologia dos diferentes tipos de cuidados parentais.

No capítulo final, serão discutidos alguns temas gerais de Biologia Evolutiva, que parece pertinente examinar no contexto da presente tese.

CAPÍTULO 1 - BIOLOGIA DOS CUIDADOS PARENTAIS NOS PEIXES ÓSSEOS

Neste capítulo, os vários tipos de cuidados parentais serão abordados quanto às múltiplas facetas biológicas que os caracterizam.

Trata-se de relacionar, para cada padrão de cuidado, as características etológicas, as características morfológicas dos ovos, os padrões de ontogenia, os aspectos bioenergéticos da reprodução, a dinâmica e economia do processo em cada sexo e o contexto ecológico em que surge.

Com este trabalho descritivo tem-se em vista proporcionar os elementos de informação que irão permitir fundamentar, numa base biológica sólida, as hipóteses acerca dos processos de evolução dos cuidados parentais.

Cada forma de cuidado envolve um complexo de caracteres. Machos, fêmeas, ovos, embriões e larvas são todos partes integrantes do processo de reprodução cujo êxito depende da articulação e integração eficazes de todos os intervenientes.

Todas as interpretações das dimensões logística e económica dos vários modos de reprodução têm que assentar no conhecimento, tão preciso quanto possível, do papel de cada parte integrante do processo reprodutivo.

O trabalho que adiante se apresenta terá um tratamento muito desigual para diferentes tipos de cuidados. Tal facto deve-se a duas razões: em primeiro lugar, os conhecimentos disponíveis são abundantes para alguns e

extremamente fragmentários para outros; em segundo lugar, enquanto existem cuidados, como a guarda de ovos, que surgiram independentemente em muitas famílias diferentes, outros emergiram apenas de forma esporádica, numa ou noutra família.

Para os cuidados recorrentes é possível identificar "um conjunto de traços característicos" que surgem com grande consistência associados a um determinado tipo de cuidado, em linhagens muito diferentes. Nestes casos, é portanto, possível fazer generalizações com um grau razoável de segurança sobre "características" que tendem a emergir regularmente como correlatos de um dado modo de reprodução.

Pelo contrário, para padrões muito raros, as generalizações tornam-se muito arriscadas. Se um padrão de cuidado surge em muito poucas famílias torna-se difícil distinguir o que são características associadas ao cuidado parental e o que são meras peculiaridades da biologia dessas famílias, sem relação necessária com os seus padrões de cuidados parentais.

1.1. A GUARDA DE OVOS PELOS MACHOS

A exposição começará pela guarda de ovos pelos machos e esta forma de cuidado será objecto de atenção especial.

Trata-se por um lado, da forma de cuidado parental mais difundida nos peixes ósseos e, portanto, como será argumentado mais adiante, deve ter desempenhado um papel chave como ponto de passagem para vários outros modos de reprodução, em particular para a guarda de ovos e larvas e para a incubação oral.

Este padrão de cuidado é caracterizado por uma multiplicidade de caracteres que surgem associados entre si, em linhagens distintas, com uma extraordinária regularidade.

1.1.1. Restrição espacial dos embriões

A possibilidade de uma postura ser guardada passa, antes de mais, pela sua restrição espacial.

Em alguns casos raros, os ovos flutuantes mantêm-se numa área limitada dada a condição de estagnação, normal nas águas onde estas espécies se reproduzem. É o caso, por exemplo, de peixes das famílias *Belontiidae* e *Anabantidae*. No entanto, mesmo nestes casos, observa-se a produção de jangadas de bolhas, por vezes com a incorporação de materiais vegetais, que ajudam a reter os ovos num lugar determinado, além de puderem desempenhar outras funções, como ajudar a mantê-los à superfície e fornecer eventual protecção contra alguns predadores (Miller & Jearld, 1983).

Muito mais frequente que o processo de restrição anterior é a presença de ovos demersais. Estes, são mais densos que a água e/ou são providos de estruturas de adesão: pontos adesivos na superfície do córion (por exemplo, *Cottidae*, *Stichaeidae* e *Cyclopteridae*) ou filamentos coriônicos, que são dispersos em alguns casos, enquanto noutros se concentram num pólo do ovo e podem formar uma coroa tão densa que constituem um verdadeiro disco de adesão (por exemplo, *Blenniidae* (Patzner, 1984)).

As estruturas de adesão permitem dar coerência às posturas. Os ovos podem ficar presos a filamentos de algas (por exemplo *Tripterygiidae* e alguns *Pomacentridae*); aderir a uma superfície de rocha exposta (alguns *Pomacentridae*); formar tapetes que forram a superfície interna de cavidades (por exemplo *Blenniidae* e *Gobiidae*); aderir a partículas de substrato móvel que formam o fundo de uma depressão escavada (por exemplo *Sparidae* e alguns *Labridae*); aderir uns aos outros e a um substrato duro, formando uma massa fixa (por exemplo *Cottidae* e *Cyclopteridae*); ou finalmente, aderir apenas a outros ovos, formando uma bola móvel que o progenitor ou progenitores que guardam podem deslocar e que, normalmente, protegem enrolando os corpos alongados em torno dessa bola de ovos (por exemplo, *Stichaeidae*, *Pholididae* e *Anarhichadidae*).

A restrição espacial dos ovos depende da conjugação de três condições básicas: presença de estruturas de adesão nos ovos; existência de comportamentos de postura das fêmeas, que libertam os ovos numa área muito delimitada; e, em geral, escolha de locais de acasalamento pelos machos que facilitam a restrição e que são frequentemente modificados de modo a formar um

ninho.

Pelo menos em alguns casos (por exemplo *Blenniidae*) as estruturas de adesão do cõrion parecem ser de origem folicular (Patzner, com. pess.), sendo portanto, em última instância, interpretáveis como caracteres das fêmeas.

1.1.2. Caracteres etológicos

Os elementos que se seguem constituem um sumário de caracteres etológicos, válido para a generalidade das famílias com guarda masculina de ovos.

i) TERRITORIALIDADE DOS MACHOS

Os machos estabelecem, antes de se iniciarem as posturas, territórios **centrados** num potencial lugar de desova.

Quando numa dada espécie os indivíduos são territoriais, mesmo fora da época de reprodução, é frequente durante os períodos de desova e guarda, produzir-se uma restrição da área patrulhada e defendida (por exemplo *Ophioblennius atlanticus* (*Blenniidae*) (Nursall, 1981)).

ii) COMPORTAMENTOS DOS MACHOS NA CORTE

Estes incluem elementos agonísticos intercalados com elementos sexuais.

São centrados no território. Os machos não seguem as fêmeas que passam, até longe do "foco" do território.

As paradas dos machos contêm elementos de sinalização do território e do ninho. Estes são frequentemente derivados de elementos de ameaça (por exemplo, *Cottus gobio* (*Cottidae*) (Morris, 1954)) ou representam combinações de elementos de ameaça com elementos mais especificamente sexuais (por exemplo, *Gasterosteus aculeatus* (*Gasterosteidae*) (Pelkewijk & Tinbergen, 1937)).

É interessante assinalar que a forma das exibições pode variar muito em função da forma do peixe e do seu tipo de natação, das possibilidades motoras

das diferentes partes do seu corpo e do grau de vinculação ao substrato. Nadadores activos sinalizam com frequência nadando abruptamente a partir do ninho em direcção à fêmea que passa (por exemplo, **Gasterosteidae** (Pelkewijk & Tinbergen, 1937; Sevenster, 1951; Morris, 1958; McInerney, 1969; McKenzie, 1969; Rowland, 1974), **Labridae** (Lejeune, 1985; Hildén, 1984), **Sparidae** (Wilson, 1958; Potts, 1984) e **Centrarchidae** (Breder, 1936; Miller, 1963)). Outros sinalizam o ninho nadando a partir do substrato para cima e depois de uma pequena ascensão, invertem o sentido do movimento e voltam ao ponto de partida (por exemplo, muitos **Pomacentridae** (Helfrich, 1958; Emery, 1968; Myrberg, 1972) e alguns **Blenniidae** de natação mais activa (Phillips, 1977). Estes movimentos são, por vezes, tão rápidos e precisos que se convertem em "saltos de sinalização" (Heymer & DeFerret, 1976; Wirtz, 1978; Santos, 1985). Formas bênticas com fracas capacidades de natação em água livre respondem à aproximação de uma fêmea, muitas vezes sem abandonar o ninho ou o substrato, através de movimentos como abrir acentuadamente a boca (por exemplo **Cottidae** (Morris, 1954)) erguer e eventualmente balançar a cabeça (por exemplo **Blenniidae** (Abel, 1964; Almada *et al.*, 1983; Almada *et al.*, 1987) e **Gobiidae** (Kinzer, 1960)). Os efeitos visuais destes padrões podem ser acentuados por adição de elementos como a expansão das barbatanas ímpares, mudanças de coloração, expansão dos opérculos e da membrana branquiostegal, ou movimentos rítmicos de partes do corpo: oscilações da cabeça, vibração ou flexões exageradas do tronco, etc. Podem existir igualmente estruturas morfológicas que acentuam ainda mais o efeito das paradas, como é provavelmente o caso das cristas ou tentáculos especialmente alongados de muitos blenídeos (Papaconstantinou, 1979). Finalmente, estas paradas com efeito predominantemente visual podem ser suplementadas por emissões sonoras, (por exemplo alguns **Gobiidae** (Kinzer, 1960)) ou pela libertação de sinais químicos (por exemplo, alguns **Blenniidae** (Losey, 1969)).

A grande variedade de processos pelos quais a sinalização é efectuada em diferentes formas, constitui um exemplo notável de convergência de caracteres etológicos. Em todos os casos, a "lógica" das paradas parece ser constante. Trata-se de, a partir do foco do território, sinalizar a presença do peixe e do ninho às fêmeas que passam.

Uma outra característica geral da corte nas espécies que apresentam este tipo de cuidado parental, é a "condução da fêmea". Se após a sinalização a fêmea não foge, o comportamento do macho passa a uma nova fase. Esta caracteriza-se por movimentos que tendem a induzir a fêmea a dirigir-se ao ninho. Comportamentos como nadar alternadamente entre a fêmea e o ninho com

movimentos exagerados (por exemplo, *Gasterosteidae*) ou colocar-se mais longe do ninho que a fêmea e fazer pequenas investidas sobre ela na direcção do ninho (por exemplo alguns *Blenniidae*) ilustram modos alternativos de efectivar a condução.

Um outro elemento típico deste tipo de parada consiste no facto de os machos não seguirem as fêmeas até muito longe do ninho, no caso de elas não responderem positivamente à sinalização. Se a fêmea depois das primeiras exhibições não se imobiliza nem se aproxima do ninho, a parada sexual transforma-se rapidamente em ameaça ou ataque e mesmo perseguição que cessa, em geral, quando a fêmea se afasta até algumas dezenas de centímetros.

Esta característica, associada à natureza dos padrões de exhibição, apoia a hipótese de que existe em regra uma forte componente de ameaça e agressão intimamente interligada com os elementos sexuais neste tipo de corte.

Frequentemente, os machos apresentam paradas de ameaça perante todos os intrusos, que podem dar gradualmente lugar a exhibições sexuais mais específicas quando os intrusos são fêmeas grávidas, especialmente se não fogem das ameaças iniciais.

É já clássica a dança em zigue-zague dos machos de *Gasterosteus aculeatus*, movimento composto de elementos de ameaça e condução que se associaram intimamente para formar este padrão de exhibição sexual.

Em alguns *Cottidae*, se as fêmeas são muito mais pequenas que os machos, uma interacção sexual pode transformar-se num acto de canibalismo por parte do macho (Downhover & Brown, 1981).

Quando os ninhos são muito inconspícuos, situando-se por exemplo em tufos vegetais ou estreitas cavidades nas rochas, após a sinalização e condução podem ter lugar movimentos especializados de "mostrar a abertura do ninho" à fêmea (por exemplo *Gasterosteidae*). O blenídeo *Parablennius sanguinolentus* que nos Açores nidifica em buracos nas rochas, em zonas com densos crescimentos algais, arranca com a boca as algas num raio de alguns centímetros em torno do ninho, cuspindo os fragmentos a alguma distância do mesmo. Forma assim uma clareira que muito provavelmente contribui para tornar conspícua a entrada do ninho (Santos, 1985).

Em algumas espécies, os machos produzem exhibições de sinalização como saltos ou natações em laço mesmo na ausência de conspécificos (por exemplo alguns *Pomacentridae* e alguns *Blenniidae*). Funcionam, provavelmente, como formas de exhibição susceptíveis de serem captadas por fêmeas que passem a distâncias maiores.

iii) PAPEL DAS FÊMEAS NO ACASALAMENTO

O comportamento das fêmeas tem sido subestimado talvez porque as suas acções são muito menos espectaculares e elaboradas do que as paradas masculinas. As fêmeas têm um papel particularmente activo e determinante nos acasalamentos. São elas que têm que procurar activamente e localizar os ninhos (esta situação só não se verifica quando ambos os sexos se encontram integrados em unidades sociais estáveis, mesmo fora do período reprodutor).

Em espécies em que ambos os sexos ocupam territórios individuais e permanentes, as fêmeas têm que abandonar os seus territórios e dirigir-se aos territórios dos machos. Na maioria das espécies, no entanto, as fêmeas estão muito menos vinculadas a uma área restrita e defendida e podem efectuar deslocações importantes para atingir os territórios dos machos.

Em espécies do género *Symphodus* (*Labridae*), Lejeune (1985) observou fêmeas que percorriam várias dezenas ou algumas centenas de metros dirigindo-se de forma aparentemente muito precisa aos territórios de determinados machos. Estes, pelo contrário, durante o período de guarda passam a maior parte do tempo numa área de poucas dezenas de centímetros em torno do ninho.

iv) ORGANIZAÇÃO TEMPORAL DO CICLO REPRODUTOR

Normalmente, é possível dividir o ciclo de actividades reprodutivas dos machos que guardam ovos em quatro fases distintas: fase de estabelecimento dos territórios; fase de preparação ou construção do ninho; fase sexual ou de acasalamento e fase parental.

A fase de estabelecimento do território pode ser omitida em espécies em que os machos ocupam territórios permanentes, mesmo fora do período de reprodução.

Excepto nestes casos, o período de estabelecimento parece ser o que corresponde a combates e outras formas de comportamentos agonísticos de mais alta intensidade, ocorrendo frequentemente competição intensa pelos mesmos lugares.

Pelo contrário, em muitas espécies, quando muitos machos se encontram já estabelecidos numa área e as actividades parentais se encontram em pleno

curso, os confrontos entre vizinhos podem reduzir-se drasticamente a ponto de se chegarem a constituir colónias densas de ninhos. Apenas contra intrusos sem ninho são normalmente mantidos níveis importantes de actividade agonística (por exemplo *Salaria pavo* (**Blenniidae**) (Almada, 1989; Almada *et al.*, em preparação)).

O período de estabelecimento de territórios ocorre com grande frequência logo no início da época de reprodução, embora em muitas espécies possam ter lugar sucessivos ciclos de reprodução com mudanças de território por parte do mesmo macho ao longo da estação reprodutora.

Quanto à **preparação do local de postura**, ela pode envolver actividades muito estruturadas como escavar uma depressão (por exemplo, **Sparidae** e **Centrarchidae**), transportar e "tecer" material vegetal para formar o ninho (por exemplo, **Gasterosteidae** e **Labridae**), ou resumir-se à limpeza de uma superfície de postura no substrato, geralmente duro, removendo detritos e organismos bênticos (por exemplo **Pomacentridae** e **Labridae**).

A **fase sexual** é marcada pelas actividades de corte que, se tiverem êxito podem levar a uma sucessão de desovas por parte de fêmeas diferentes (**Gobiidae**, **Blenniidae**, **Cottidae**, **Sparidae**, **Labridae** e **Gasterosteidae**, são alguns entre muitos outros exemplos).

A **fase parental** ocorre quando, depois de acumulada uma certa quantidade de ovos no ninho, os machos se tornam fortemente agressivos para as fêmeas e deixam de as cortejar. Nesta fase predominam nos machos, comportamentos de defesa e cuidado das posturas já existentes.

Além da expulsão de intrusos da mesma ou de outras espécies, são muito frequentes actividades como a ventilação do ninho com a cauda e/ou as barbatanas peitorais, a remoção com a boca de detritos e ovos mortos e os movimentos de roçar a superfície da postura com o corpo.

Em espécies que constroem ninhos mantém-se frequentemente uma importante actividade de construção que permite conservar a sua estrutura (por exemplo **Gasterosteidae** (Keenleyside, 1979)).

Este padrão geral de organização das actividades reprodutivas dos machos em fases, ocorre em famílias de ordens muito diferentes e não parece corresponder a uma divisão arbitrária e artificial.

Em espécies em que o ninho envolve poucas modificações de uma

superfície natural e não existem limitações à possibilidade de acumular posturas, impostas por exigências da estrutura da própria construção do ninho (por exemplo muitos *Blenniidae* e *Triptyrygiidae*), pode não existir uma separação nítida entre as fases sexual e parental.

Nestes casos, após o estabelecimento do território e as primeiras desovas, os machos dedicam a maior parte do seu tempo às actividades parentais, mas continuam a responder sexualmente às fêmeas que se aproximam e a sinalizar activamente o ninho. Aparentemente, enquanto houver espaço no ninho, vão-se acumulando posturas.

Frequentemente o mesmo ninho contém ovos em estados muito diferentes de desenvolvimento e o espaço deixado vago pelas eclosões pode ser ocupado por novas posturas.

v) COMPORTAMENTO DE AMBOS OS SEXOS DURANTE A DESOVA

Uma característica fundamental da guarda pelo macho é, como já se disse, a deposição dos ovos em concentrações muito localizadas. Estas concentrações são tornadas possíveis pelos comportamentos das fêmeas que normalmente só desovam depois de entrarem no ninho e tendem a colocar os ovos em grande proximidade uns dos outros, formando massas compactas.

Quanto à posição dos actos de fertilização no processo de postura, ela pode ser muito variável. Aparentemente, a fertilização é simultânea com a oviposição em algumas famílias (por exemplo *Triptyrygiidae*). Noutras no entanto, o esperma deve estar presente no meio antes da fixação de cada ovo ao substrato. Em *Gasterosteus aculeatus* aparentemente, os machos começam a ejacular logo no início da parada sexual continuando a fazê-lo durante todo o acasalamento (Sevenster-Bol, 1962).

Nos blenídeos o micrópilo e o disco de adesão encontram-se no mesmo pólo do ovo. Assim, o esperma deve poder ter acesso ao ovo apenas nos breves instantes que precedem a sua colagem à rocha (Patzner, 1984). Esta observação sugere que a ejaculação já se deu no momento da oviposição, podendo o esperma encontrar-se disperso na água ou aderente ao substrato.

Nos gobídeos a ejaculação precede a oviposição e a observação microscópica do esperma indica que este é emitido numa matriz que torna possível a sua aderência à superfície da rocha (Patzner, com. pess.).

vi) INTERACÇÕES ENTRE MACHOS E FÊMEAS NO TERMO DE CADA DESOVA

Um outro traço característico deste sistema é o modo diferente como ambos os sexos se comportam perante os descendentes e os comportamentos que têm lugar após cada desova.

Enquanto os machos não parecem consumir exageradamente os ovos contidos no ninho (DeMartini, 1987), as fêmeas, e em algumas espécies os machos intrusos, podem preda-los fortemente ovos e larvas (por exemplo *Gasterosteus aculeatus* (Rohwer, 1978; fêmeas de *Salaria pavo* em aquário, observações pessoais). Isto parece indicar que "o não-consumo de ovos" constitui um traço especializado do comportamento dos machos parentais.

Após cada desova, tipicamente, as fêmeas abandonam de imediato o ninho ou são expulsas pelos machos cujos níveis de agressão aumentam rapidamente no fim de cada postura (Sevenster-Bol, 1962).

Estas observações parecem indicar que o valor dos zigotos individuais é menor para as fêmeas e que, se a oportunidade se proporciona, elas os podem ingerir. Esta interpretação é consistente com a ideia de que, para as fêmeas, é prioritário maximizar a taxa de conversão de alimentos em ovos, pelo menos nas latitudes baixas e médias.

Heymer (1987) formulou a hipótese de a predação de ovos, excepto no momento da postura, ser fortemente adaptativa para as fêmeas. A lógica desta hipótese é a seguinte: se, perante as tentativas de predação da fêmea o macho não é capaz de defender os ovos ou se estes se encontram em lugares onde são ineficientemente protegidos, será uma "opção melhor" reintegrá-los nas reservas metabólicas do que abandoná-los à predação por outros organismos.

Para os machos, além da necessidade de evitar a possível predação de ovos pelas fêmeas pode haver outros factores que favoreçam a emergência evolutiva de comportamentos de expulsão.

A hipótese mais parcimoniosa consiste em admitir que, durante a fase parental, existe um nível elevado de agressão nos machos que seria temporariamente inibido pela activação dos comportamentos sexuais (Sevenster-Bol, 1962). Nesta óptica, a expulsão das fêmeas seria um subproduto do aumento geral de agressão no termo de um período de actividade sexual, que não seria dirigido à fêmea em particular nem teria forçosamente significado adaptativo especial.

Esta interpretação não exclui, no entanto, hipóteses baseadas no eventual valor selectivo da expulsão da fêmea após a postura. Para um macho pouco

haverá a ganhar com a permanência da fêmea junto do ninho depois da desova. Pelo contrário, a presença da fêmea pode constituir, eventualmente, um obstáculo ao acesso ao ninho de outras fêmeas maduras.

É frequente observar-se em espécies do género *Symphodus* (Lejeune, 1985) e no blenídeo *Salaria pavo* (Almada, 1989b; Almada et al., em preparação) comportamentos agonísticos entre as fêmeas, em disputa pela prioridade de acesso aos ninhos.

Para as fêmeas, por sua vez, pouco haverá a ganhar em permanecer no ninho após a postura, excepto para acções de predação. De facto, uma característica fundamental deste tipo de cuidado parental é a seguinte: enquanto existe espaço em um ninho, um acréscimo do número de ovos presentes não significa necessariamente uma diminuição da eficiência dos cuidados que cada embrião recebe. Actividades como a ventilação e a guarda servem para cuidar de poucos ou muitos ovos com a mesma eficácia. Um acréscimo do número de ovos no ninho pode, em muitos casos, contribuir mesmo para um aumento das probabilidades de sobrevivência de cada embrião. Mais ovos, podem significar uma diluição dos riscos de predação e, eventualmente, fornecer estímulos mais fortes ao macho no sentido de permanecer e guardar.

Para as fêmeas, portanto, pode haver vantagens em permitir o acesso de outras fêmeas após terem desovado. Procurar impedir o acesso de outras fêmeas ao ninho deve de resto implicar uma perda de tempo útil de alimentação, especialmente significativa para espécies de latitude baixa e média com períodos de postura longos.

Em *Gasterosteus aculeatus* e *Cottus gobio*, como já se referiu, as fêmeas escolhem os locais de desova que já contêm ovos (Marconato & Bisazza, 1986; Ridley & Retchen, 1981). O mesmo parece acontecer em *Parablennius sphyinx* (**Blenniidae**) (Kraak, 1989).

Se este padrão se confirmar como uma característica geral do sistema, pode concluir-se que o sucesso reprodutor de cada macho, dentro de certos limites, deve aumentar tanto mais rapidamente quanto maior for o número de ovos já presentes no ninho. **Guardar ovos pode ser um factor importante na obtenção de mais ovos.**

Pode admitir-se que, se a competição entre as fêmeas por espaço livre para desovar for muito intensa, haja vantagens para elas em permanecer junto do ninho e impedir outras fêmeas de aí desovar aguardando que novos ovos amadureçam alguns dias depois.

Esta hipótese não parece no entanto realista pelo menos para a maioria dos casos. Em primeiro lugar, para produzir mais ovos as fêmeas têm, em

regra, que manter uma actividade alimentar elevada. Guardar o ninho contra outras fêmeas seria, em princípio, uma actividade realizada à custa do tempo disponível para a alimentação. Em segundo lugar, como já se referiu, os ninhos não se situam, muitas vezes, nos locais mais favoráveis para a alimentação e refúgio dos adultos não nidificantes (Santos, 1986).

Nestas circunstâncias, as pressões que mais provavelmente se exercem em cada sexo devem criar um mecanismo que tende a estabilizar a poliginia sequencial dos machos, opera contra a formação de ligações permanentes entre os sexos e determina que a agressão dos machos (conducente à expulsão das fêmeas do ninho) não seja contrariada por um esforço comparável por parte destas.

1.1.3. Sequência temporal da produção e emissão de gâmetas

Tipicamente, a guarda de ovos pelo macho ocorre em espécies iteróparas, com estações reprodutoras longas e desovas sucessivas. Na situação mais frequente, cada fêmea apresenta, no início da estação reprodutora, oócitos em estádios diferentes de desenvolvimento. Estes vão amadurecendo em vagas sucessivas à medida que a gestação avança (Qasim, 1956a; Shackley & King, 1977).

Os machos mantêm igualmente níveis de espermatogénese regularmente elevados durante toda a estação reprodutora.

Entre as famílias que apresentam estes padrões de gametogénese e para além das estritamente tropicais, vale a pena mencionar as seguintes: *Blenniidae*, *Tripterygiidae*, *Labridae*, *Gasterosteidae*, e pelo menos alguns *Centrarchidae*, *Gobiidae* e *Pomacentridae*, entre outras.

Em latitudes elevadas ocorrem famílias em que as fêmeas efectuem uma única postura por ano (por exemplo *Cottidae*, *Pholididae* e *Stichaeidae*). No entanto, mesmo nestes casos, um macho pode conter no seu ninho as posturas de várias fêmeas.

1.1.4. Diversidade dos padrões de organização social em que ocorre a guarda de ovos pelo macho

A evidência disponível indica que factores não directamente ligados aos padrões de reprodução podem desempenhar um papel preponderante na determinação da estrutura social.

Os recifes de coral são ecossistemas com condições climáticas estáveis ao longo do ano, elevada complexidade topográfica, grande especialização trófica, grande especialização dos mecanismos de protecção contra os predadores e das formas de predação. Nestes ecossistemas a competição intra e interespecífica é frequentemente intensa e realizada através de mecanismos etológicos complexos.

Nestes biótopos são comuns relações sociais fortemente ligadas às particularidades topográficas do meio (Fricke, 1975).

São relativamente frequentes nestas condições, espécies em que os indivíduos de ambos os sexos são permanentemente territoriais (Nursall, 1977; Fishelson, 1975).

Noutras espécies, um macho (frequentemente o indivíduo maior do grupo e, por vezes, resultante da transformação de uma fêmea), patrulha uma área dentro da qual vivem em grupo ou têm territórios individuais peixes mais pequenos: fêmeas, por vezes machos não territoriais e subadultos (Fricke, 1975; Thresher, 1984).

Em algumas espécies podem encontrar-se pares como unidades sexuais básicas (Barlow, 1984; Thresher, 1984).

Nestes casos, em que uma ou várias fêmeas vivem no interior do território de um macho, se a espécie tem guarda masculina de ovos é o macho maior que se ocupa da guarda (Fricke, 1974; Allen, 1975; Ross, 1978).

Alguns gobiídeos que vivem em substrato móvel e que dependem para se reproduzir e abrigar de cavidades estáveis, por vezes escassas ou de construção complexa, podem também formar grupos com um macho parental maior que se ocupa dos ovos (por exemplo, *Zosterisessor ophiocephalus* (Gobiidae) (Patzner, com. pess.).

Em todos os casos referidos a estruturação social parece depender de factores distintos dos que intervêm directamente no processo de reprodução.

Características dos biótopos, como a estabilidade temporal da estrutura do microhabitat; os riscos elevados fora das áreas que propoçionam refúgios

especializados; a dependência do substrato para a alimentação e, finalmente, as taxas elevadas de ocupação de espaço por peixes da mesma ou de outras espécies benthicas, parecem contribuir decisivamente para a formação destas unidades sociais estáveis, restritas por **constrangimentos espaciais** (Fricke, 1975; Keenleyside, 1979).

A relativa independência entre os factores determinantes da estruturação social e o modo de reprodução, é evidenciada pelo facto de os mesmos padrões de estruturas sociais estáveis (mosaicos de territórios, grupos ou pares) ocorrerem tanto em espécies que exibem cuidados parentais como em espécies que emitem ovos planctónicos sem quaisquer cuidados.

Em muitas espécies de peixes benthicos dos recifes existe uma elevada incerteza nos padrões de recrutamento dos juvenis (Sale, 1980, 1988). Por outro lado, a possibilidade de um indivíduo já instalado mudar de unidade social é frequentemente muito reduzida (Barlow, 1981).

Aparentemente, em muitas espécies, uma vez terminada a fase larvar cada indivíduo instala-se numa área muito restrita. Uma vez "estabelecido" dificilmente pode mudar de "residência", quer devido aos elevados riscos de predação, quer devido a frequentes formas de agressão intra ou interespecífica, relacionadas com a competição pelo espaço. Por outro lado, o carácter consideravelmente irregular e aleatório do recrutamento em muitas espécies (Sale, 1980, 1988), determina que nem sempre o indivíduo se instale num lugar onde existem parceiros potenciais. Em boa parte, os padrões de mudança de sexo tão frequentes nos recifes, podem constituir uma resposta a estas condições de incerteza quanto à estrutura social a que um indivíduo se irá vincular. A mudança de sexo permite minimizar o risco da ausência de parceiros apropriados e reduzir a competição intra-sexual.

Se esta interpretação é correcta, muitas facetas das estruturas sociais estáveis dos peixes dos recifes, mesmo daquelas que envolvem padrões socio-sexuais muito específicos, pouco têm a ver com os cuidados parentais.

Em costas rochosas das zonas temperadas, existem importantes povoamentos de peixes benthicos estritamente dependentes do substrato para se alimentar, proteger e reproduzir e com guarda de ovos pelo macho (por exemplo, *Blenniidae*, *Tripterygiidae*, *Clinidae*, *Gobiidae*, *Gobiesocidae*, *Cottidae*, *Cyclopteridae* e *Hexagrammidae* (Gibson, 1969, 1982, 1986)).

Nestas famílias, ocorrem espécies submareais e outras especializadas na ocupação da zona entre marés.

Apesar da sua complexidade topográfica elevada, estes biótopos das costas rochosas apresentam elevada instabilidade temporal das condições ambientais, bióticas e abióticas. Ao longo do ano, com o correr das estações, têm lugar oscilações de fotoperíodo, temperatura, salinidade, etc. Concomitantemente, a produtividade e a própria estrutura e densidade dos povoamentos algais e de outros organismos bênticos sofrem igualmente oscilações sazonais.

Estas oscilações atingem a sua máxima intensidade no litoral propriamente dito, dada a influência dos ambientes terrestres sujeitos a flutuações de maior amplitude que as grandes massas de água.

Para além das oscilações sazonais, as próprias oscilações diurnas podem, sobretudo nos andares elevados, atingir grandes proporções.

Finalmente, nos lugares onde as marés têm amplitudes importantes introduz-se um novo ciclo de oscilações especialmente sensível na zona intermareal, mas que afecta igualmente o infralitoral adjacente.

A par destas oscilações previsíveis, as costas rochosas podem ser igualmente sujeitas a perturbações imprevisíveis de desenvolvimento rápido como no caso dos temporais, que podem em poucas horas alterar radicalmente as condições do ambiente (Potts, 1984).

No que se refere às estruturas sociais dos peixes bênticos das costas rochosas, o panorama apresenta-se muito diverso do que se descreveu anteriormente para os recifes de coral.

Embora os indivíduos se movam normalmente numa área relativamente limitada à qual regressam muitas vezes quando são experimentalmente deslocados (Gibson, 1982; Almada *et al.*, 1983; Santos, 1986) e apesar de existirem frequentemente comportamentos agonísticos diferenciados, mesmo nos juvenis, **não são comuns nem territórios individuais permanentes nem grupos estáveis.**

Os territórios são aqui estabelecidos pelos machos cada ano no início da época de reprodução. Frequentemente os locais de nidificação não devem sequer reunir as condições óptimas como locais de refúgio, repouso ou alimentação, já que são abandonados no fim de cada época de reprodução e só serão reocupados no início da época de reprodução seguinte.

As fêmeas não residem dentro dos territórios dos machos e parecem dirigir-se activamente a esses locais na ocasião de cada desova. Movem-se numa área muito mais vasta, sem fronteiras rígidas, embora possam ser bastante sedentárias (Santos *et al.*, 1989).

Este padrão é conforme com o que ocorre noutras famílias e habitats das

zonas temperadas. Em águas doces em espécies das famílias Centrarchidae, Cyprinidae, Percidae e Gasterosteidae, os machos estabelecem territórios temporários apenas no início de cada época de reprodução, onde as fêmeas se deslocam para desovar (Keenleyside, 1979).

A comparação dos recifes de coral com as costas rochosas e habitats de água doce de zonas temperadas, apoia a conclusão de que a formação de unidades sociais estáveis nos recifes não tem que ver directamente com exigências impostas pelo sistema de cuidados parentais, mas com outros constrangimentos ecológicos. Aliás, numa mesma família com guarda de ovos pelo macho podem coexistir lado a lado, por vezes na mesma espécie, diferentes padrões de relações sociais.

Em duas espécies de pomacentrídeos estudados por Mapstone & Wood (1975) nos Açores, os machos estabelecem territórios de reprodução e guardam os ovos. Em *Chromis chromis*, as fêmeas nadam em cardumes que abandonam por breves períodos para desovar. Pelo contrário, as fêmeas de *Abudefduf luridus* pelo menos durante a época de reprodução são, tal como os machos, igualmente territoriais.

É interessante verificar que enquanto os machos da primeira espécie dirigem os seus movimentos de sinalização para a coluna de água e para os cardumes, os machos da segunda aproximam-se das fêmeas "vizinhas", que "tentam" atrair aos seus ninhos.

1.1.5. Aspectos económicos e bioenergéticos

Neste sistema, os padrões temporais dos custos em que ambos os sexos incorrem, na reprodução, são bastante diferentes.

Para as fêmeas, existe um dispêndio de energia e riscos mal conhecidos resultantes da necessidade de visitar os machos para desovar. No caso do blenídeo *Ophioblennius atlanticus*, as fêmeas são territoriais e podem ter que combater para reocupar o seu território após cada deslocação de postura. Se estiverem ausentes algumas horas, podem não conseguir enfrentar a agressão combinada dos vários vizinhos que tendem a anexar as áreas vagas (Nursall, 1981).

Apesar destes custos de busca dos machos, as fêmeas alimentam-se activamente e, sobretudo nas espécies de latitude baixa a moderada, parecem

manter um ritmo de transformação intensiva de **alimentos em ovos** durante um período longo.

A energia contida nos ovos não resulta apenas da acumulação de reservas, efectuada antes do início da estação reprodutora. Resulta também da conversão activa de alimentos em ovos durante a própria estação. Em alguns casos, é mesmo este o período em que provavelmente se processa a maior parte da captação de energia transferida para as posturas (Miller, 1984).

Nestas espécies a reprodução é normalmente realizada na Primavera e princípio do Verão, quando as disponibilidades alimentares e a actividade geral dos peixes se encontram muito elevadas.

Pelo contrário, em latitudes muito elevadas, muitas espécies efectuam uma única postura (Qasim, 1956a). Esta tem geralmente lugar no Inverno, quando a produtividade e a actividade se encontram em níveis mínimos, a partir de reservas previamente acumuladas.

O sistema de **transferência gradual de energia dos alimentos para os ovos** permite às fêmeas de algumas espécies de gobídeos pôr no mesmo ano várias vezes o peso do corpo em ovos (Miller, 1984).

Pelo contrário para os machos não é, aparentemente, a produção de gâmetas que absorve a maior parte dos recursos disponíveis.

Os índices gonadossomáticos dos machos com guarda masculina são relativamente baixos e a espermatogénese não parece absorver uma fracção importante dos recursos. É frequente ocorrerem machos parasitas de acasalamento, muito mais pequenos que os machos que guardam ovos, e cujos testículos são proporcionalmente muito maiores que os dos machos parentais (Wirtz, 1978; Santos, 1985; Santos & Almada, 1988; Almada *et al.*, em preparação).

Esta observação parece indicar que os testículos dos grandes machos não são limitados pelo tamanho do corpo e é fisiologicamente possível, com tamanhos muito menores, produzir testículos comparativamente muito mais volumosos. Por outro lado, os grandes testículos não impedem os machos pequenos de crescer rapidamente, pelo menos em alguns casos (Wirtz, 1978; Santos, 1985).

Finalmente, após a estabilização das relações entre vizinhos no princípio de cada época de reprodução, os machos ficam geralmente vinculados temporariamente aos pequenos territórios em que nidificam. É possível que após o período inicial de confrontos, os consumos suplementares de energia necessários para obter posturas sejam mínimos (dado que são as fêmeas que se dirigem activamente aos ninhos).

Quanto aos custos resultantes dos cuidados parentais é difícil fazer qualquer generalização, já que diferentes ambientes podem impor exigências muito distintas. Em biótopos como poças, lagos ou charcos com água muito quente e pouco oxigenada pode ser necessária uma ventilação intensiva dos ovos. Pelo contrário águas frias e correntes podem exigir pouco mais que estar imóvel com o corpo a proteger os ovos (por exemplo, *Stichaeidae* (Marliave & DeMartini, 1977)).

Também no que se refere à pressão de predadores potenciais de ovos, as situações diferem muito em função dos habitats.

Nas costas rochosas por exemplo, as espécies que se reproduzem abaixo da zona entre marés sofrem uma pressão intensa por parte de um grande número de organismos. Juvenis de mugilídeos, sparídeos, labrídeos e mesmo gobiesocídeos, além de vários invertebrados, têm que ser activamente expulsos pelos machos de muitas espécies.

Pelo contrário, formas litorais como *Lipophrys pholis* (*Blenniidae*) não têm aparentemente que enfrentar tentativas frequentes de predação de ovos. Enquanto em espécies infralitorais a remoção experimental do macho leva à predação dos ovos em poucos minutos, em *L. pholis* cinco dias após a remoção dos machos ainda se observam algumas massas de ovos sem sinais de predação (Almada *et al.*, em preparação). De resto, os machos desta espécie permanecem longos períodos fora de água em quase inactividade. Nestes períodos o metabolismo e, portanto, o consumo de energia encontram-se reduzidos ao mínimo (Laming *et al.*, 1982).

Verifica-se que em várias espécies, incluindo formas em que os comportamentos parentais requerem pouca energia como em *L. pholis*, os machos exibem uma profunda deterioração do factor de condição durante o período de guarda (Qasim, 1956b; Miller, 1984; Santos & Almada, 1988; Almada, 1989b; Almada *et al.*, em preparação).

Em alguns gobídeos observa-se uma mortalidade extremamente elevada dos machos parentais no termo da época de reprodução, aparentemente após uma deterioração gradual da condição dos animais (Miller, 1984).

Toda a evidência disponível surge que a principal componente dos custos energéticos para os machos, consiste na limitação imposta pela guarda às oportunidades de se alimentarem. A própria circunscrição dos indivíduos a territórios muito centrados no ninho, tenderá a restringir a área utilizada para recolher alimento a uma zona cujas reservas podem ser, em muitos casos, insuficientes para sustentar os indivíduos durante toda a estação reprodutora.

Se para além desta limitação das reservas disponíveis o tempo que resta para as explorar for por sua vez limitado, é razoável concluir que os cuidados parentais são o principal factor que contribui para a deterioração da condição nos machos.

O esforço reprodutivo nos machos deve depender portanto, em grande medida, das reservas metabólicas acumuladas antes do início da estação reprodutora, que se vão esgotando gradualmente à medida que esta avança.

Quanto aos riscos resultantes da guarda provavelmente não serão especialmente elevados e podem ser mesmo inferiores aos riscos em que incorrem as fêmeas para procurar os machos.

Para as espécies que nidificam em cavidades exíguas e outros locais protegidos deve mesmo acontecer o contrário. O mesmo abrigo que protege os embriões protege o macho que os guarda. Por outro lado, em geral, a sobrevivência dos embriões depende inteiramente da presença do macho o que limita drasticamente o nível de riscos que seria selectivamente favorável para proteger os descendentes. Por exemplo, de nada serve correr um risco sério de vida na medida em que isso não aumentará as probabilidades de sobrevivência dos descendentes. Se o macho se perder, os embriões perder-se-ão também devido à predação.

1.1.6. A assimetria entre os sexos na relação sucesso reprodutor/custos da reprodução

Existe ainda uma outra conclusão que parece poder-se tirar com razoável segurança, quanto às diferenças entre os sexos na economia da reprodução no sistema guarda de ovos pelo macho.

O facto de custos não muito diferentes permitirem cuidar de um número muito variável de embriões por parte dos machos, faz com que a relação entre os custos de estabelecer um território e cuidar das posturas por um lado, e o número de descendentes que nele se produzem por outro, tenda a baixar à medida que aumenta o número de ovos já depositados no ninho. Não existe um custo fixo por descendente mas um custo que se aproxima de um número fixo por cada ninho mantido que tenderá a ser menos e menos significativo, à medida que se reparte por um número crescente de ovos.

Para as fêmeas pelo contrário os custos de reprodução devem ser aproximadamente proporcionais ao número de ovos produzidos o que significa um custo quase fixo por cada ovo.

Trata-se, por um lado, de custos de produção dos materiais que constituem o ovo. Por outro lado, dada a capacidade limitada do corpo para armazenar ovos, as desovas não podem ser indefinidamente adiadas e os custos de desova terão que ser dispendidos sempre que se acumulou um certo número de ovos.

1.1.7. Guarda de ovos pelo macho, reservas dos ovos e padrões de ontogenia

Habitualmente, quando os zoólogos consideram os comportamentos parentais noutros grupos de animais, tendem a assumir à partida que, as fêmeas (o sexo que geralmente cuida) investem mais em cada ovo individual nas espécies em que dispensam cuidados parentais do que nas espécies sem protecção dos ovos.

A hipótese de Trivers (1972) sobre a importância do investimento na evolução dos cuidados parentais é, no fundo, um reflexo das ideias prevaletentes sobre este tema.

Assume-se em geral, explicitamente ou não, que o grande tamanho das reservas incluídas em cada ovo contribuiu para o surgimento de uma maior protecção, dado o seu grande valor relativo para a fêmea.

Ao mesmo tempo, sendo a fêmea que cuida, assume-se normalmente que quanto maior for a protecção individual assegurada a cada ovo, menor será o número total de ovos produzidos já que existe uma capacidade limitada do organismo para fornecer reservas vitelinas e ainda mais para alimentar os descendentes.

Vale portanto a pena, no tocante à guarda masculina nos peixes ósseos, examinar até que ponto os factos apoiam as ideias acima expostas.

No ponto anterior demonstrei que a guarda masculina não impõe uma relação inversamente proporcional entre o número de ovos e a intensidade dos cuidados. Trata-se agora de examinar a relação entre o tamanho dos ovos e a presença de cuidados.

Os ovos dos peixes ósseos têm segmentação meroblástica (Lagler *et al.*, 1977). Este tipo de ovos é compatível com o desenvolvimento numa gama

extremamente diversa de tamanhos. Desde os ovos com menos de um milímetro de diâmetro de muitos peixes marinhos tropicais até aos ovos de *Latimeria* com mais de nove centímetros de diâmetro, vão cerca de duas ordens de grandeza. Esta diferença é ainda muito mais acentuada quando se considera o volume, que no caso de os ovos serem esféricos é função do cubo do raio.

Nesta grande diversidade de tamanhos o que varia primariamente é a quantidade de vitelo. Durante o desenvolvimento, o embrião inclui o vitelo no saco vitelino, estrutura que pode ser fortemente vascularizada e permite a absorção das reservas, além de servir como superfície respiratória (Balon, 1975).

O desenvolvimento embrionário pode prosseguir com uma relativa independência da eclosão.

Em muitas espécies a eclosão tem lugar quando grande parte do vitelo está ainda por absorver e o embrião se encontra num estado muito pouco avançado de desenvolvimento: boca não formada, olhos ainda não pigmentados, rudimentos das barbatanas ainda não desenvolvidos, etc.

O vitelo pode ocupar um volume maior que o do próprio embrião, que continua a sua diferenciação fora das membranas do ovo sem que por isso seja já capaz de assegurar a sua nutrição.

O início da alimentação exógena dá-se quando os olhos, a boca e os rudimentos das barbatanas se encontram bem diferenciados e as reservas de vitelo quase esgotadas (Balon, 1984; Kendall *et al.*, 1984).

Alternativamente, a eclosão pode ser adiada relativamente aos acontecimentos da morfogénese, que progride até estádios avançados no interior das membranas do ovo. Neste caso, quando se dá a eclosão emerge uma forma com o vitelo completamente absorvido ou quase, olhos pigmentados e funcionais, boca funcional, etc., que pode iniciar de imediato a busca de alimentos. Estas larvas são capazes de nadar activamente com movimentos orientados e frequentemente deslocam-se imediatamente para a coluna de água, para longe do ninho (Almada *et al.*, 1983; Thresher, 1984).

Balon (1975, 1984) designa as formas ainda dependentes do vitelo para se alimentarem mas já livres da membrana do ovo, como embriões livres ou eleutero embriões. Com a adopção deste termo, como alternativa ao termo pró-larva mais tradicionalmente usado, o autor pretende acentuar a importância da continuidade entre os processos que ocorrem antes e depois da eclosão.

O ponto essencial que marca o termo da fase embrionária e o começo da vida larvar é, nesta perspectiva, o início da alimentação exógena e não a eclosão (Balon, 1975, 1984).

Pode assim dizer-se que os dois tipos de ovos acima descritos correspondem, respectivamente, a formas com um extenso período de vida embrionária livre e formas em que a fase de eleutero embrião é omitida ou extremamente abreviada.

Esta distinção relativa à posição da eclosão na cronologia do desenvolvimento é, até certo ponto, independente do tamanho das reservas vitelinas.

Ovos com tamanhos e reservas semelhantes podem originar eleutero embriões que eclodem precocemente ou o desenvolvimento pode prosseguir no interior do ovo até ao organismo estar apto a iniciar a vida larvar. **Eclosões tardias não são portanto correlatos necessários de ovos grandes.**

Por exemplo, em *Salmo* spp. (**Salmonidae**) os ovos relativamente grandes, com cerca de cinco milímetros de diâmetro, eclodem quando as reservas vitelinas são muito maiores que o embrião, continuando o desenvolvimento embrionário e mesmo a diferenciação de muitos dos caracteres dos juvenis (aqui a fase larvar é fortemente truncada), ao mesmo tempo que se consomem as reservas vitelinas (Balon, 1984).

Por outro lado, em muitos peixes marinhos os ovos planctónicos com um milímetro de diâmetro ou menos, originam igualmente embriões livres quando ainda se encontra por consumir grande parte das reservas (por exemplo **Carangidae**, **Sparidae**, **Serranidae**, entre muitos outros) . Pelo contrário, ovos demersais guardados, do mesmo tamanho que ovos planctónicos, eclodem quando o vitelo se encontra quase completamente esgotado e o organismo capaz de iniciar a vida larvar (por exemplo **Balistidae** e **Gobiidae**) (Thresher, 1984).

O principal correlato da existência de grandes reservas parece ser o prolongamento da diferenciação à custa de nutrição endógena, numa escala de tamanhos, que em ovos pequenos corresponde a larvas que se alimentam activamente. O resultado pode ser a eclosão de larvas muito avançadas (por exemplo, **Atherinidae**) (White *et al.*, 1984), ou a supressão completa da fase larvar emergindo um juvenil bem diferenciado e capaz de iniciar a vida bética (por exemplo, alguns **Gobiidae** de água doce) (Miller, 1984).

Esta descrição simplificada não tem em conta a possibilidade de existência de dissociações entre as taxas de crescimento e as taxas de diferenciação, que atinjam mais profundamente certas estruturas do que outras e que podem originar uma grande diversidade de resultados.

O ponto que parece fundamental reter é o seguinte: **cada etapa da diferenciação só parece poder ser atingida quando o organismo tem um mínimo**

de tamanho. Se as reservas são grandes o crescimento pode prosseguir à custa da nutrição endógena até estádios mais avançados da morfogénese. Existe uma certa autonomia da posição da eclosão na cronologia do desenvolvimento relativamente ao tamanho das reservas e ao nível da diferenciação.

Em resumo, pode afirmar-se que enquanto o adiamento da eclosão abrevia ou omite a fase de embrião livre, o aumento do tamanho das reservas abrevia ou omite a fase larvar.

Quando se compara os ovos guardados pelos machos com os ovos não guardados, com base nas distinções anteriores, as conclusões que sobressaem são as seguintes:

1. Os ovos guardados não são necessariamente maiores que os ovos não guardados.

Em ambientes marinhos tropicais, Thresher (1984) comparou os tamanhos dos ovos e cronologias do desenvolvimento em famílias que guardam e outras que emitem ovos planctónicos. Não encontrou diferenças significativas entre as médias, sendo no entanto diferentes as variâncias. Os ovos planctónicos tendem a apresentar tamanhos pouco variáveis enquanto os tamanhos dos ovos guardados variam muito mais acentuadamente.

Estes resultados apontam para a conclusão de que um tamanho grande não é uma condição necessária para haver guarda. Sugerem pelo contrário, que a guarda pode possibilitar o aumento de tamanho enquanto a existência planctónica parece impor a redução do tamanho ao mínimo necessário para o desenvolvimento;

2. A ideia de que a guarda proporciona condições que permitem o acréscimo do tamanho em vez do contrário é ainda apoiada por uma outra investigação do mesmo autor (Thresher, 1988).

Ao comparar a variação do tamanho dos ovos com a latitude em famílias de peixes marinhos, respectivamente demersais (geralmente guardados) e planctónicos, este autor constatou que os ovos planctónicos não aumentam em regra de tamanho com a latitude, das regiões tropicais para as temperadas.

Pelo contrário, os ovos demersais e guardados são, em várias famílias, significativamente maiores nas espécies de latitudes médias do que nas dos trópicos.

Parece portanto legítimo concluir que a guarda viabiliza um acréscimo de tamanho se outros factores a isso forem favoráveis, mas não é uma característica dos ovos especialmente grandes;

3. Independentemente da latitude e de serem ou não maiores que os ovos planctónicos os ovos guardados têm eclosão retardada de modo que a fase de eleutero embrião é reduzida ou omitida.

O carácter muito mais precoce da eclosão nos ovos planctónicos sugere que na ausência de protecção eficaz, existe uma qualquer pressão favorável à antecipação do abandono das membranas do ovo.

A biologia dos embriões livres planctónicos é demasiado pouco conhecida para se formular uma hipótese segura acerca do que essa pressão possa ser. Apesar do seu estado incipiente de desenvolvimento, o embrião, uma vez liberto das membranas do ovo, pode talvez efectuar movimentos que reduzam o risco de captura por predadores. Alternativamente, a vantagem pode residir na aceleração da taxa metabólica.

Para um embrião lançado num meio de alto risco pode ser essencial abreviar o mais possível o período requerido para completar o crescimento e diferenciação necessários para se iniciar a alimentação exógena. No plâncton, o embrião encontra-se exposto a riscos muito elevados de mortalidade que se supõe poder atingir os 30% por dia (Thresher, 1984) sem nada beneficiar em termos de exploração dos recursos alimentares do habitat.

Fora das membranas do ovo, as trocas gasosas podem ser aceleradas, incrementando a taxa metabólica e portanto o ritmo de desenvolvimento.

Seja qual for a vantagem em antecipar a eclosão, tal vantagem parece não existir nos ovos guardados.

O retardamento da eclosão até cerca do momento em que a nutrição exógena se torna possível, indica que com a protecção conferida pelo progenitor só é compensatório abandonar o lugar seguro que é o ninho quando há benefícios directos da permanência no plâncton resultantes da obtenção de alimentos;

4. A conclusão anterior é reforçada pela comparação dos padrões de desenvolvimento de embriões guardados com o de outros embriões demersais não guardados.

No que se refere aos ambientes de água salgada, além de espécies com

ovos planctônicos e ovos demersais guardados ocorrem algumas espécies com ovos demersais não guardados.

Estas são especialmente frequentes em zonas costeiras, estuários e lagunas litorais. Os ovos são geralmente colocados em ambientes particularmente seguros e oxigenados:

- junto a tufos ou em tapetes de algas filamentosas no intermareal rochoso abrigado (por exemplo, *Xererpes fucorum* (**Pholididae**) (Burgess, 1978); *Clinocottus spp.* (**Cottidae**) (Marliave, 1981) e *Atherina presbyter* (**Atherinidae**) (Bamber *et al.*, 1985);
- nas zonas marginais de sapais (por exemplo, *Menidia menidia* (**Atherinidae**) (Middaugh *et al.*, 1981; Tewksbury & Conover, 1987) e *Fundulus spp* (**Cyprinodontidae**) (Dando, 1984));
- enterrados na areia das praias em zonas apenas molhadas nos picos das marés vivas (por exemplo, *Leuresthes spp.* (**Atherinidae**));
- nas margens arenosas de costas abrigadas (**Osmeridae** e **Belonidae**);
- ou entre a vegetação marginal dos trechos superiores dos estuários onde a água é doce mas as marés exercem ainda uma influência importante (**Galaxiidae**).

(Para as referências detalhadas sobre as diversas alternativas de oviposição litoral ver Dando (1984)).

Todos estes ovos não guardados apresentam dimensões superiores às da maioria dos ovos planctônicos. A eclosão dá-se em todos os casos quando o organismo está capaz de iniciar imediatamente a vida larvar. Muitas vezes a eclosão é induzida em poucos minutos pela inundação súbita do local de postura aquando de uma maré viva. Em vários casos uma vez atingida a competência para eclodir, o embrião sofre uma diapausa no desenvolvimento e permanece quase inactivo até os ovos serem molhados no

pico de uma enchente (Cunningham & Balon, 1986). As larvas nadam activamente logo após a eclosão alcançando a coluna de água, sendo transportadas pela corrente e ondulação para longe da margem.

Todos estes ovos são colocados em zonas que parecem particularmente efectivas na protecção contra os predadores e que asseguram um nível elevado de oxigenação e poucos riscos de deposição de sedimentos.

No caso de *Menidia menidia*, Tewksbury & Conover (1987) demonstraram que as posturas nas algas do intermareal estão sujeitas a menos predação que as posturas que ficam sempre imersas.

O facto deste tipo de comportamentos de escolha de locais de postura litorais surgir em ordens muito diferentes (Salmoniformes, Cyprinodontiformes, Atheriniformes, Scorpaeniformes e Perciformes) indica que se trata de um padrão resultante de evolução convergente surgido várias vezes na história evolutiva dos peixes ósseos.

O facto da eclosão ser retardada e o tamanho relativamente grande dos ovos apoiam a conclusão anterior.

Estes ovos são maiores que muitos ovos guardados. Têm em comum com eles o nível elevado de protecção e oxigenação conferidas pelo ambiente em que o desenvolvimento inicialmente se processa.

Parece portanto legítimo concluir que a protecção e oxigenação eficazes, quer sejam asseguradas através do cuidado parental ou da colocação dos ovos em ambientes particularmente favoráveis, criam condições que facilitam e favorecem o aumento de tamanho dos ovos e o adiamento da eclosão até ao esgotamento das reservas vitelinas, no decurso da evolução;

5. Finalmente, vale a pena referir um último ponto que resulta das considerações precedentes quanto às relações entre os padrões de ontogenia e a presença de guarda.

Os acontecimentos que marcam o ponto no desenvolvimento em que a guarda cessa são determinados mais por caracteres dos descendentes do que pelo comportamento do progenitor que os guarda.

Nas famílias marinhas, tipicamente é a eclosão que determina o termo da guarda. As larvas nadam de imediato para a luz e para a coluna de água afastando-se do ninho e entrando no plâncton.

Não conheço nenhum caso em que a guarda seja interrompida pelo abandono por parte do progenitor de embriões ainda não eclodidos.

Em água doce não é tão regular a ocorrência de larvas que ao eclodir

apresentem comportamentos especializados de abandono do ninho e migração para o plâncton. Este padrão ocorre sobretudo em espécies de famílias de origem marinha provável, como por exemplo *Gobiidae*, *Cottidae* e *Blenniidae*.

Em famílias típicas de água doce, os ovos são frequentemente maiores que os das famílias marinhas e mesmo quando não são guardados são quase sempre demersais (Balon, 1975).

Ovos planctônicos são raros, excepto em algumas espécies que habitam lagos ou rios de grande volume e corrente lenta como os grandes rios da Ásia (Balon, 1975, 1984) (os ovos flutuantes guardados em ninhos de bolhas como nas famílias *Anabantidae* e *Belontiidae* não devem ser confundidos com ovos planctônicos; devem ter resultado da transformação evolutiva de ovos demersais guardados como adaptação a condições de extrema carência em oxigénio em águas estagnadas (Miller & Jearld, 1983)).

De um modo geral, os embriões livres e por vezes as próprias larvas são béticos (por exemplo, *Catostomus comersoni* (*Catostomidae*) (McElman & Balon, 1980)).

Embora possa haver um período de vida planctónica (por exemplo *Centrarchidae*) este corresponde já a larvas muito avançadas ou juvenis que têm já movimentos de natação e captura de presas muito eficazes e ordenados.

Este conjunto de caracteres da ontogenia dos peixes de água doce ocorre recorrentemente em famílias de ordens e superordens muito diferentes e contrasta consistentemente com a predominância de ovos e embriões livres planctônicos (quando não são guardados ou colocados na costa) nos ambientes marinhos.

Neste contexto não existe normalmente em água doce o abandono abrupto do ninho pelos descendentes. É frequente, no entanto, as larvas dispersarem apesar de o macho procurar activamente trazê-las de volta ao ninho (por exemplo, *Colisa spp.* (*Belontiidae*) (Miller & Jearld, 1983) e as espécies da família *Gasterosteidae* (Keenleyside, 1979)).

Nas águas doces a eclosão dos ovos guardados não é regularmente retardada até ao início da fase larvar.

Os ovos, sejam eles guardados ou não, originam embriões livres demersais que podem continuar a ser guardados sem dificuldade. É o início da fase larvar, da natação activa e da alimentação que marca neste caso a mudança qualitativa da situação da relação entre

progenitores e descendentes, e não a eclosão.

Mesmo famílias com guarda de larvas como os ciclídeos e alguns centrarquídeos apresentam embriões livres demersais.

As pressões que no mar favorecem o retardamento da eclosão nos ovos guardados não se fazem portanto sentir, em geral, nas águas doces.

Este ponto será retomado mais adiante.

Do conjunto dos pontos anteriores conclui-se que caracteres dos ovos e primeiros estádios do desenvolvimento como o tamanho do vitelo, a posição da eclosão na sequência ontogenética e o comportamento das formas recém-eclodidas, determinam até que ponto a guarda se limita à fase embrionária ou se estende à fase larvar, podendo ir até à emergência do juvenil, seja pela via da guarda de larvas seja pela via do desenvolvimento directo.

Para se passar da guarda de ovos à guarda de larvas, antes das eventuais especializações etológicas do progenitor, é necessária a existência de caracteres das larvas, tanto comportamentais como morfológicos, que lhes permitam manter-se junto do ninho e obter alimentos sem entrar no plâncton.

Este ponto mostra com clareza que cada tipo de cuidado parental é o resultado de um complexo de caracteres que envolve todos os participantes no processo de reprodução.

Creio que ao longo da presente tese tenho vindo a apresentar diversa evidência que apoia de forma clara este ponto de vista.

1.1.8. O valor funcional dos comportamentos de guarda e as suas incidências ecológicas

1) FUNÇÕES IMEDIATAS DA GUARDA

Nos parágrafos anteriores descreveram-se diversas facetas da História Natural da guarda. Na presente rubrica procurar-se-á abordar a questão de saber até que ponto é possível provar a existência de uma função clara dos cuidados parentais na sobrevivência dos embriões.

A resposta parece óbvia. A guarda, tal como foi descrita, assegura protecção contra os predadores, limpeza dos ovos e renovação da água que os banha e, em alguns casos, reduz aparentemente as possibilidades de infecção, tanto pela remoção dos embriões mortos como de microorganismos que se desenvolvem sobre as posturas. Em alguns blenídeos tem-se admitido mesmo a possibilidade de o macho parental produzir nas glândulas cutâneas e nas barbatanas ímpares secreções com acção antimicrobiana (Qasim, 1956b; Patzner & Seiwald, 1987). Finalmente os adultos de algumas espécies ao manipular os ovos facilitam o processo de eclosão podendo "cuspir" as larvas na coluna de água (Thomson & Bennett, 1953; Wirtz, 1978).

Como já foi referido, em *Tripterygion spp.* Wirtz (1978) mostrou que as posturas, situadas em substratos rochosos submareais, são predadas em poucos minutos se o macho parental é removido. Santos (1985) observou uma situação análoga em *Parablennius sanguinolentus* quando a pedra debaixo da qual se encontram as posturas é virada de modo que estas ficam expostas e sem a protecção do macho.

Qasim (1956b) mostrou que os ovos de *Lipophrys pholis* incubados em laboratório sem o macho parental têm uma taxa de sobrevivência muito baixa, que pode ser aumentada se o experimentador substituir as acções do macho limpando mecanicamente os ovos.

Em *Omobranchus anolius* (Thomson & Bennett, 1953), aparentemente, as larvas não conseguem eclodir sozinhas, sendo o macho parental que as liberta das membranas e remove os materiais que as envolvem.

Existem múltiplas observações de correlações entre o nível de ventilação parental e a quantidade de matéria em suspensão na água e/ou concentrações baixas de oxigénio dissolvido ou níveis muito elevados de dióxido de carbono. Estas correlações são também indicações importantes do papel dos cuidados parentais na criação de um ambiente favorável ao desenvolvimento dos embriões (Keenleyside, 1979).

Tanto em espécies marinhas como de água doce são muito numerosas as observações de campo em que se referem incidentes de expulsão de peixes e invertebrados que se sabe consumirem ovos e que aparentemente devorariam as posturas sem a defesa do macho.

Existe portanto evidência suficiente para afirmar que em muitas espécies os cuidados parentais são uma condição importante ou mesmo indispensável para o êxito da reprodução.

A interpretação complica-se no entanto quando, em vez de considerar apenas a função imediata, se encara o problema de um ponto de vista evolutivo.

11) ESTRATÉGIAS ALTERNATIVAS DE OVIPOSIÇÃO E A SUA INCIDÊNCIA EM DIFERENTES HABITATS

Existem, como já se referiu, outras estratégias possíveis para proteger os ovos e os embriões além dos cuidados parentais. Excluindo a simples difusão dos ovos no plâncton, que parece implicar mortalidades extremamente elevadas, existe a possibilidade de colocar os ovos em locais que parecem particularmente seguros e favoráveis.

No ponto anterior referiram-se já as espécies que utilizam áreas marginais de costas abrigadas e estuários e o próprio substrato rochoso no intermareal. Mostrou-se que, nestes casos, os ovos são grandes e a eclosão retardada, e argumentou-se que provavelmente estas características são indicativas de um nível de sobrevivência elevado.

Muitos salmonídeos colocam os ovos em fundos de cascalho, em zonas onde a corrente proporciona água oxigenada e um baixo nível de sedimentação. Os seus ovos encontram-se entre os maiores dos peixes ósseos. Também neste caso a taxa de sobrevivência é elevada mantendo-se populações importantes apesar de o número de ovos por postura ser reduzido e de muitas espécies efectuarem uma única postura em toda a vida.

Muitos salmonídeos efectuam migrações por vezes longas e difíceis para atingir os respectivos lugares de desova o que parece apoiar a conclusão de que se trata de uma estratégia de protecção particularmente eficaz.

Parece haver duas estratégias de distribuição de posturas especialmente efectivas: dispersar um grande número de pequenos ovos na massa de água ou colocar ovos demersais em áreas localizadas, com características especialmente favoráveis ao desenvolvimento e que conferem elevado grau de protecção.

A difusão de ovos no plâncton é praticada pela grande maioria das famílias marinhas. Nas águas doces este padrão é na maior parte das circunstâncias pouco viável e infrequente (Balon, 1975).

Muitas massas de água doce têm um fluxo unidireccional regular o que significa que os ovos planctónicos serão transportados pela corrente sempre no mesmo sentido, para muito longe do lugar de desova. Em algumas espécies, os progenitores têm comportamentos especializados de subida das correntes lançando os ovos a montante dos lugares favoráveis ao crescimento larvar e tiram partido da própria corrente para transportar os ovos para jusante para as "águas de criação" (Barlow, 1981; Dando, 1984). Caso contrário, lançar ovos

planctónicos em água com uma corrente unidireccional significa que as formas jovens serão transportadas para locais com condições muito diferentes dos locais de origem.

Os pequenos lagos podem não estar sujeitos a um regime de corrente unidireccional. No entanto aqui surge um outro problema: ao contrário das grandes massas oceânicas, as pequenas massas de água apresentam relações muito mais elevadas entre as superfícies das interfaces ar-água e substrato-água e o respectivo volume. Muitas vezes a periferia é constituída por uma área marginal muito pouco profunda com vegetação densa e fraca circulação de água que constitui uma terceira interface, desta vez entre a massa aquática e o ambiente terrestre.

A interface substrato-água além de apresentar povoamentos, que podem ser importantes, de invertebrados de muitos grupos e de poder ser explorada do ponto de vista alimentar por peixes, é em geral uma zona especialmente hostil ao desenvolvimento de ovos não cuidados.

A acumulação de sedimentos finos pode asfixiar os ovos e promover a sua infecção, além de favorecer o desenvolvimento de condições de intensa hipóxia. Quando se analisam os dados de Balon (1975) que inventariou os habitats de postura dos peixes de água doce da Europa e Canadá, verifica-se que são praticamente inexistentes espécies que depositam os ovos em sedimentos finos. Mesmo espécies com cuidados parentais só muito raramente o fazem.

Os centrarquídeos, que constituem uma componente importante da fauna ictiológica das águas doces da América do Norte, podem nidificar em fundos com alguma vasa. No entanto, é revelador o facto de escolherem áreas onde a camada de sedimentos móveis finos é pouco espessa e escavarem uma depressão até expor o substrato mais consistente que se encontra por baixo (Keenleyside, 1979).

Também são raras as espécies que colocam os ovos nos fundos marinhos de substrato móvel. Peixes da família *Lophiidae* produzem massas de ovos que "derivam" junto ao fundo, mas as posturas são mantidas numa matriz gelatinosa e rica em canais que garante a circulação de água entre os ovos e os protege possivelmente contra os predadores (Potts, 1984). Por outro lado, estas massas não ficam estacionárias e a sua densidade muito próxima da da água permite o seu fácil transporte pelas correntes.

A interface água-ar é especialmente rica, nas águas doces, em artrópodes tanto os que vivem em associação com a película de tensão superficial como os que emergem periodicamente de camadas mais profundas para respirar o ar atmosférico. Deve haver, assim, riscos importantes de predação para ovos e larvas neste ambiente.

A interface terra-água e as zonas pouco profundas adjacentes constituem ambientes bem oxigenados menos sujeitos à acumulação de sedimentos que os fundos.

Muitas espécies com ovos demersais não guardados desovam precisamente nas águas próximas da margem desde que existam "suportes" que permitam a deposição dos ovos sem contacto com a vasa do fundo (por exemplo, muitos peixes das famílias *Cyprinidae* e *Characidae*). Numerosas espécies com cuidados parentais deslocam-se também para estas zonas marginais para desovar (por exemplo *Cyprinidae*, *Characidae*, *Percidae*, *Centrarchidae* e *Gasterosteidae*).

Estes ambientes bem oxigenados e não excessivamente ricos em predadores só são favoráveis ao desenvolvimento dos ovos se estes puderem aderir a suportes como algas filamentosas, troncos e raízes, etc.

Ovos planctónicos seriam facilmente transportados pelo vento para fora de água e correriam o risco de ficar retidos em pequenos espaços de água muito pouco profunda e sujeita a extremos de temperatura, por influência das condições terrestres.

Uma inspecção dos inventários de Balon (1975) mostra que tanto na Europa como no Canadá existe um grande número de espécies que procuram estas zonas marginais, mas os ovos e os embriões livres são demersais e permanecem sobre suportes específicos.

As próprias variações súbitas do nível da água constituem um factor de risco nestes ambientes marginais.

Mesmo em espécies que controem ninhos e guardam os ovos a acção das perturbações meteorológicas pode constituir um risco sério de mortalidade.

No centrarquídeo *Micropterus salmoides*, o hidrodinamismo causado pelo vento pode destruir a maior parte das posturas de uma localidade, transportando os ovos para fora dos ninhos e subtraindo-os à defesa parental.

A consideração de todos estes problemas ecológicos permite concluir que, num pequeno lago, os ovos planctónicos correriam riscos elevados de serem frequentemente levados pelos movimentos da água para os vários ambientes de interface, sofrendo assim das diferentes possibilidades de destruição que cada um deles causa.

Finalmente, ao contrário do que acontece nas grandes massas oceânicas, as massas de água doce de pequenas dimensões não têm movimentos susceptíveis de promover a mistura intensiva de águas de diferentes regiões. Esta situação de estagnação deve suscitar dois problemas:

- Por um lado, criam-se heterogeneidades espaciais podendo originar-se localmente condições extremas desfavoráveis, por exemplo de temperatura, concentração de oxigénio e outros parâmetros físico-químicos (Baylis, 1981);
- Por outro lado, a mistura de águas no mar tende a dispersar os ovos planctónicos o que não acontece nas pequenas massas de água doce.

É de supor que no mar os ovos se encontrem demasiado dispersos para que os predadores possam capturar toda uma postura, uma vez descobertos alguns deles. Como recurso muito disperso e que surge no plâncton muitas vezes de forma abrupta e efêmera deve-se tornar difícil a um predador especializar-se no consumo dos ovos de uma espécie particular. Os ovos correm riscos elevados mas estão dispersos entre muitos outros itens do plâncton. O facto de um predador descobrir alguns ovos num local não aumenta as suas probabilidades de detectar os restantes ovos, que podem ter sido transportados em direcções muito diferentes.

Finalmente muitas espécies de ambientes marinhos formam cardumes de grandes proporções (só possíveis de manter em grandes massas de água) que podem realizar desovas sincronizadas saturando momentaneamente os predadores locais e diminuindo o risco a que cada ovo individual está exposto.

A mortalidade dos ovos planctónicos no mar é assim **semi-previsível**. Apesar de o valor da taxa de mortalidade poder ser muito elevado existe alguma regularidade quanto às possibilidades de uma pequena fracção do total sobreviver.

O rendimento das operações de reprodução, em termos da relação do número de ovos postos e do número de juvenis que sobrevivem pode ser baixo, mas minimamente consistente podendo apresentar além disso "anos excepcionais" (ver Capítulo 2 desta Parte).

A estagnação das pequenas massas de água doce implica que os ovos planctónicos poderão permanecer nos locais onde foram emitidos durante períodos importantes. A sua concentração e imobilidade significam que se os predadores detectarem alguns ovos podem por intensificação de uma procura especializada destruir em pouco tempo a maior parte da postura de uma fêmea.

Todas estas razões parecem ser suficientes para explicar a quase completa ausência de ovos planctónicos nas pequenas massas de água doce em

contraste com a sua predominância acentuada nos ambientes marinhos.

É sintomática a verificação de que enquanto os gadídeos marinhos produzem ovos planctónicos, *Lota lota* que secundariamente invadiu águas doces, apresenta ovos mais densos que a água. Uma situação semelhante acontece em espécies do género *Stizostedion* e outros estreitamente relacionados com os serranídeos onde as formas marinhas produzem ovos planctónicos e as formas de água doce produzem normalmente ovos mais densos que a água (Balon, 1975, 1984).

Esta mudança de propriedades dos ovos é facilitada pela menor densidade da água doce que leva a que os ovos com uma estrutura que equilibrava a sua densidade com a da água do mar, mais dificilmente se mantenham em suspensão em água doce.

Uma conclusão pode desde já extrair-se do que acima se expôs: a maior abundância relativa de ovos guardados em água doce do que no mar pode não significar uma maior "vantagem" dos cuidados parentais nas águas doces.

Na raiz desta desproporção podem estar duas diferenças ecológicas simples:

- Nas massas de água doce os ovos tendem a ser demersais. O carácter demersal é uma pré-condição necessária para possibilitar a restrição espacial dos ovos sem a qual a guarda não pode evoluir;
- A muito maior dimensão dos mares e oceanos determina uma relação muito mais baixa entre os ambientes de interface e os que ocupam a massa de água. Esta condição favorece por um lado a estratégia de dispersão de ovos no plâncton, logisticamente incompatível com a guarda. Ao mesmo tempo favoreceu a radiação adaptativa de muitas linhagens de peixes pelágicos que evoluíram para uma existência permanente em água livre. Estas formas pelágicas não têm qualquer competência física nem meios de protecção contra os predadores para poderem estacionar junto a um ninho durante dias seguidos, estando por isso à partida pouco aptas para uma eventual evolução da guarda de ovos.

Se se acrescentar a tudo isto que os substratos duros e os tapetes vegetais necessários como suportes para a guarda constituem uma fracção muito pequena do conjunto dos fundos marinhos, não é de estranhar que a guarda de ovos tenha evoluído mais raramente no mar e que a representação das famílias com guarda nas faunas marinhas seja inferior à que se observa para as águas doces.

Esta hipótese é susceptível de um teste, pelo menos parcial: em ambientes marinhos ricos em substratos duros e onde predominam espécies capazes de manobrar e estacionar eficientemente junto ao substrato e de o usar para se alimentarem e protegerem, é de esperar uma incidência de guarda comparável à que se observa nas águas doces. Os recifes de coral e as costas rochosas fornecem as oportunidades ideais para este teste, que será tentado no Capítulo 2.

iii) PROBLEMAS DECORRENTES DA CONCENTRAÇÃO DAS POSTURAS

No ponto anterior argumentou-se que, especialmente nos ambientes marinhos, dispersar os ovos no plâncton é uma estratégia eficaz para distribuir os riscos, assegurando boas probabilidades de **algum êxito** na reprodução, mesmo à custa de uma elevada mortalidade (semi-previsibilidade).

Argumentou-se igualmente que concentrar toda a postura num pequeno espaço é, se ele não oferecer um grau muito elevado de protecção, uma estratégia ineficaz.

Existem algumas excepções que parecem confirmar esta regra. O arenque (*Clupea arenagus*) efectua posturas demersais em zonas costeiras e estuários, em locais sem qualquer protecção. No entanto, as posturas são efectuadas por cardumes inteiros de forma sincronizada (Hart & Tester, 1934). Aparentemente o número de ovos concentrados num local é tão elevado que ultrapassa em muito o necessário para saturar os predadores locais (Potts, 1984).

Nas famílias *Antennariidae*, *Lophiidae* e *Scorpaenidae* no mar, e *Percidae* em água doce, são emitidas massas de ovos envolvidas colectivamente numa matriz. Esta parece permitir a sua oxigenação e pode eventualmente protegê-las contra os predadores (Thresher, 1984; Potts, 1984).

Em água doce, espécies como *Cyprinus carpio* (Swee & McCrimmon, 1966; McCrimmon, 1968) e muitos outros ciprinídeos e caracídeos dispersam moderadamente os ovos na vegetação marginal, muitas vezes em áreas que só

temporariamente são inundadas e onde não é de esperar a instalação de predadores especializados de ovos dado o carácter incerto no tempo e irregular no espaço deste recurso.

Em geral, a origem da guarda de ovos levanta o seguinte problema: a guarda exige que os ovos se encontrem fortemente concentrados. No entanto, sem o cuidado parental uma concentração de ovos parece estar sujeita a riscos muito elevados. **Uma hipótese capaz de explicar a origem da guarda terá que dar conta da formação de concentrações locais de ovos demersais.**

Antes de abordar a questão vale a pena examinar mais de perto a interdependência entre concentrações locais de ovos demersais e a guarda.

A guarda deve ter contribuído para a **acentuação do carácter concentrado das posturas.**

Já se referiu que na ausência de cuidados parentais os ovos de peixes ósseos assentes no substrato são particularmente vulneráveis à deposição de sedimentos, a infestações microbianas, a insuficiências de oxigénio, etc.

Em alguns casos creio que é possível demonstrar que foi a guarda que tornou possível a reprodução em habitats particularmente hostis. Este ponto será ilustrado considerando a implantação dos gobídeos nos fundos vasosos dos biótopos estuarinos. Mas não é este o único caso.

Em muitas espécies é a própria acção parental que cria o substrato de postura, nomeadamente a construção de jangadas de bolhas (**Belontiidae**, **Anabantidae**, etc.); a remoção da vasa até atingir um substrato firme (**Centrarchidae**); a manutenção activa pelo macho de tufos de algas onde se efectua a desova (alguns **Pomacentridae** e alguns **Gobiidae**); e a construção de ninhos "tecidos" (alguns **Labridae** e alguns **Gasterosteidae**).

Ao encarar o problema por este ângulo as questões transformam-se: à escala evolutiva não tem sentido pôr simplesmente o problema de saber até que ponto os comportamentos parentais são importantes para a sobrevivência dos descendentes.

Na história evolutiva estes comportamentos tornaram possível a muitas linhagens colonizar e reproduzir-se em biótopos onde à partida as condições eram particularmente hostis.

Não é, portanto, de estranhar que a reprodução se tenha tornado em muitos casos inteiramente dependente dos cuidados parentais. O facto de se demonstrar que numa espécie os comportamentos parentais são importantes ou mesmo indispensáveis para a reprodução, não nos permite fazer extrapolações directas para o plano da história evolutiva, acerca do que deverão ter sido as pressões selectivas que actuaram na evolução dos padrões de comportamento

actuais. Podem ter sido os próprios comportamentos parentais que, pela sua presença, criaram as condições que favoreceram o aparecimento de concentrações localizadas de ovos e permitiram a colonização de novos biótopos e a utilização de substratos que sem a acção parental são inadequados para a reprodução.

Nesta óptica a questão que surge como mais interessante consiste em procurar averiguar, na história de cada linhagem, até que ponto os comportamentos parentais presentes contribuíram para lhe "abrir as portas" de determinado biótopo ou se pelo contrário surgiram na evolução depois da colonização, como resposta adaptativa às condições locais.

Complementarmente há que ter em conta que cada modo de cuidado parental, especialmente as formas de guarda, ao mesmo tempo que pode emancipar os organismos de determinadas condições do meio, cria novas exigências de condições que permitam a sua realização.

Isto é verdade apesar de dentro de cada padrão de cuidado existir um grau maior ou menor de flexibilidade evolutiva do sistema que permite realizar com algumas modificações, os comportamentos de base em circunstâncias novas.

Compreender a flexibilidade relativa de cada tipo de cuidado e os seus limites constitui uma das áreas de investigação mais promissoras da biologia evolutiva da reprodução nos peixes.

iv) A PLASTICIDADE ECOLÓGICA DA GUARDA DE OVOS PELO MACHO

- OS GOBÍDEOS E A REPRODUÇÃO NOS ESTUÁRIOS -

Os gobídeos fornecem um dos exemplos mais eloquentes da plasticidade ecológica conferida pela guarda.

Esta família de pequenos Perciformes, na sua maioria bénticos, é uma das mais ricas em espécies e ocorre numa diversidade de biótopos: costas rochosas, recifes de coral, estuários e lagunas litorais, mangais, rios e lagos.

Algumas espécies tornaram-se mesmo secundariamente pelágicas.

Embora existam alguns relatos da colaboração de uma fêmea na guarda (por exemplo *Signigobius biocellatus* (Hudson, 1977); para outros exemplos ver também Barlow, 1984 e Thresher, 1984) ou presença regular de um grupo de fêmeas no buraco de nidificação (por exemplo *Zosterisessor ophiocephalus* (Patzner, com. pess.)), na maioria dos casos é o macho sozinho que estabelece um território onde se desenrola um padrão típico de guarda de ovos. Aplica-se a esta família toda a caracterização feita nas rubricas anteriores para a

guarda de ovos pelo macho. As larvas abandonam activamente o ninho após a eclosão e iniciam a alimentação exógena.

Algumas espécies de água doce apresentam desenvolvimento directo (géneros *Neogobius* e *Mesogobius* (Miller, 1984)) o mesmo acontecendo no mar com *S. biocellatus* (Hudson, 1977; para outros exemplos ver também Barlow, 1984 e Thresher, 1984). Nas espécies com desenvolvimento directo os ovos de grandes dimensões têm eclosão retardada emergindo directamente um juvenil béntico.

Em ambientes marinhos de substrato duro, como os recifes e as costas rochosas, os gobídeos nidificam normalmente em pequenas fendas e reentrâncias. Em espécies dos géneros *Gobiodon* e *Paragobiodon* os machos delimitam um pequeno território na superfície do coral, matando os pólipos que aí se encontram. Esta acção provoca o crescimento de um pequeno tufo de algas que o macho mantém controlado através de "colheitas" regulares, no qual se efectuam as posturas (Schultz, 1948; Lassig, 1976, 1977).

Em várias espécies dulçaquícolas da fauna europeia os ovos podem ser colocados directamente sobre uma superfície exposta de substrato duro, que o macho guarda activamente (Balon, 1975).

Nos sapais e fundos vasosos de estuários e lagoas costeiras e em praias abrigadas, os gobídeos atingem abundâncias extremamente elevadas (Dando, 1984; Miller, 1984).

Os estuários são muitas vezes ambientes extremamente produtivos e propícios ao crescimento de juvenis de peixes. No entanto, do ponto de vista do desenvolvimento dos ovos são ambientes particularmente hostis.

Em muitas espécies, os juvenis exploram a grande riqueza destes ambientes como áreas de crescimento. No entanto, poucas aí se reproduzem (Dando, 1984).

Vários grupos adoptam comportamentos especializados que lhes permitem reproduzir-se fora dos estuários, assegurando, ao mesmo tempo, que as formas jovens são para lá transportadas após as fases críticas do desenvolvimento embrionário.

Uma estratégia deste tipo consiste em subir os rios e lançar na água ovos de densidade muito próxima da do meio. Estes vão sendo arrastados pela corrente à medida que os embriões se desenvolvem e entram no estuário quando as larvas estão aptas para explorar a sua elevada produtividade (por exemplo *Alosa spp.* (*Clupeidae*) e *Morone spp.* (*Percichthyidae*)) (Dando, 1984).

Outras espécies desovam no mar e o recrutamento de larvas para o estuário depende da acção das correntes e de comportamentos especializados das larvas (por exemplo *Anguilla spp.* e representantes de várias famílias da

ordem Pleuronectiformes) (Dando, 1984).

Variações temporais nos comportamentos das larvas estreitamente articulados com as marés facilitam o recrutamento para o estuário.

As larvas ou juvenis nadam activamente e mantêm-se na coluna de água enquanto a maré sobe, sendo transportados para montante. Durante a vazante enterram-se no substrato ou movem-se para zonas marginais de corrente fraca diminuindo assim as possibilidades de serem transportados para fora do estuário (Dando, 1984).

Entre as poucas formas que se reproduzem dentro dos estuários e produzem ovos planctónicos destacam-se espécies da família *Engraulidae* (Ré, 1984; Dando, 1984). Nestes peixes o desenvolvimento embrionário é particularmente rápido e as larvas podem precocemente alimentar-se a taxas extremamente elevadas desde que as concentrações de zooplâncton sejam altas (Houde & Schekter, 1980).

Os peixes que não deixam os estuários para se reproduzir adoptam predominantemente duas estratégias: ou colocam os ovos fora de água, em zonas muitas vezes mantidas húmidas pela vegetação marginal e a acção das marés (*Cyprinodontidae*, *Atherinidae*, etc.); ou têm comportamentos parentais especializados.

São particularmente abundantes espécies que cuidam os ovos com **independência em relação ao substrato**: nomeadamente através de transporte (por exemplo *Syngnathidae*), de gestação interna (por exemplo, *Poeciliidae*), e de incubação oral (alguns *Cichlidae*).

Os ambientes estuarinos são desfavoráveis ao desenvolvimento de ovos planctónicos. A todos os problemas próprios das pequenas massas de água e associados com a relação das interfaces com o volume, já referidos a propósito das águas doces, somam-se nos estuários novos problemas. Como ambientes de transição que são, os estuários apresentam zonas de fronteira com o mar e com a água doce. Estas zonas de fronteira podem "mudar de lugar" e sofrer alterações profundas por acção das marés, das cheias dos rios e das tempestades. Assim, os ovos planctónicos podem facilmente ser sujeitos a mudanças bruscas de temperatura, salinidade, etc. ou ser levados para fora do estuário.

Se as condições são hostis aos ovos planctónicos são igualmente restritivas para as espécies com ovos demersais, excepto quando são colocados em locais particulares na vegetação marginal.

Os fundos tendem a sofrer uma deposição muito acentuada de vasa e outros sedimentos finos transportados pelos rios, agravando ainda mais os problemas

que já foram referidos no caso das águas doces.

Ao mesmo tempo estão igualmente sujeitos às oscilações da composição da água circundante, próprias dos estuários.

Nestes ambientes, os gobídeos encontram-se entre as formas mais abundantes tanto em densidade de adultos como em importância no ictioplâncton (Dando, 1984; Ré, 1984, com. pess.).

A falta de substratos duros cria um problema de escassez de suportes para as posturas.

Em fundos de vasa consistente como nos mangais, a própria acção dos machos que escavam buracos pode criar uma câmara em cujo tecto os ovos são suspensos (por exemplo *Periophthalmus* spp. (Gibson, 1969, 1982)).

Em fundos onde a areia contém conchas ou pequenas pedras, várias espécies de *Pomatoschistus* e formas próximas, empregam comportamentos especializados de construção do ninho. *P. microps* vira uma concha de bivalve com escavações e empurrões de modo a ficar com a concavidade para baixo. Com movimentos do corpo e das barbatanas escava uma depressão debaixo da concha. Utilizando depois os mesmos movimentos com uma orientação inversa lança areia sobre a concha que fica a formar o tecto de uma câmara, com areia por cima, bem ancorada no substrato e apenas com uma pequena abertura que funcionará como entrada do ninho (Vestegaard, 1976). É no tecto de concha deste ninho que os ovos serão depositos. Finalmente, os comportamentos de ventilação e limpeza com a boca e as barbatanas permitem manter a água renovada e os ovos livres de sedimentos, tornando possível a reprodução num meio que sem estes actos seria extremamente hostil ao desenvolvimento dos embriões.

Um exemplo extremo da plasticidade ecológica proporcionada aos gobídeos pelos comportamentos de construção e guarda é o modo de reprodução de *Zosterisessor ophiocephalus*. Esta espécie nidifica em campos de zoostera onde muitas vezes não há materiais sólidos. Os peixes escavam uma depressão na vasa até um nível mais profundo que as raízes. Estas ficam a formar uma espécie de tecto onde os ovos são suspensos (Patzner, com. pess.).

É de notar que os ovos dos gobídeos possuem filamentos coriônicos de adesão que lhes permitem ficar suspensos num suporte, ao mesmo tempo que a água circula entre eles.

Os comportamentos mais especializados como virar conchas, escavar depressões, túneis, etc. resultam da reorganização de acções simples como ondulações do corpo e da cauda, oscilação das barbatanas peitorais e empurrar e remover objectos com a boca. Todos estes tipos de movimentos ocorrem com outras orientações e em sequências mais simples nas actividades normais de

ventilação e limpeza de ovos noutros ambientes. Pequenas mudanças de orientação e a fixação de sequências especializadas permitiram, na evolução destes peixes, criar esquemas com valor funcional novo a partir de um repertório de comportamentos simples preexistente.

A especialização destes peixes e a sua eficiência de reprodução nos substratos móveis são tais que várias espécies de *Pomatoschistus* migram regularmente para estuários, praias abrigadas e zonas de vasa, durante a época de reprodução (Kinzer, 1960; Miller, 1984).

Alonguei-me muito no exemplo anterior porque penso que ilustra eloquentemente um ponto importante: muitas vezes não é possível pôr o problema de saber qual a função do comportamento, ignorando a história do grupo que se considera.

No caso dos gobídeos os comportamentos parentais que lhes permitem reproduzir-se e colonizar ambientes particularmente "difíceis" não devem ter surgido como "resposta adaptativa" a essas condições extremas. É mais verosímil pensar que foram os comportamentos parentais que, em boa parte, tornaram possível a sua entrada e instalação nos biótopos mais hostis à reprodução.

Apesar de toda a sua flexibilidade evolutiva, no plano etológico os gobídeos dependem, no entanto, de um substrato de suporte onde seja possível pôr os ovos demersais e guardá-los. Portanto o seu tipo de cuidado parental, ao mesmo tempo que lhes permite reproduzir-se numa grande variedade de biótopos, limita o leque de condições em que o podem fazer.

As espécies com incubação oral, transporte e gestação interna autonomizaram-se numa larga medida da necessidade de locais de nidificação. A maioria das espécies que incubam oralmente recorre em geral a um ninho onde se dá a desova, a fertilização e a transferência dos ovos para a cavidade bucal. No entanto, alguns ciclídeos dos grandes lagos africanos, onde as densidades de ninhos e peixes podem ser extraordinariamente elevadas, omitiram esta fase ocorrendo a postura e a recuperação dos ovos com a boca em plena água (McKaye, 1984).

A diversidade de soluções para um mesmo problema criado por um dado biótopo constitui um argumento favorável a um outro ponto de vista que tenho vindo a defender neste trabalho. Refiro-me à ideia de que as pressões ambientais não geram as soluções que a evolução dos organismos poderá adoptar.

Se haverá soluções e qual a sua natureza, será a própria estrutura dos organismos a determiná-lo. O meio limita-se a gerar os problemas. Serão as potencialidades de mudança que cada forma de organização viva tem, que determinarão as respostas possíveis, se as houver, às solicitações do ambiente.

Desta interpretação e dos factos que se tem vindo a expôr parece poder-se concluir que as comparações entre ambientes no que toca à distribuição de cuidados parentais não podem dar indicações simples, do tipo "para um dado ambiente X um dado tipo de resposta etológica Y".

Cada ambiente exclui organismos com determinados modos de reprodução. Ao mesmo tempo pode ser particularmente fácil de colonizar por organismos com modos de reprodução diferentes. Para além destas acções de exclusão e facilitação da colonização, cada biótopo pode criar condições que favorecem modificações adaptativas que tornam os padrões preexistentes mais ajustados às circunstâncias vigentes.

Um biótopo pode além disso ser desfavorável a uma dada fase do processo de reprodução e particularmente propício para outras etapas.

Finalmente, várias estratégias alternativas podem, em diferentes organismos, representar soluções eficazes para o mesmo problema.

Os estuários ilustram todos estes pontos. Peixes com ovos planctónicos raramente aí se reproduzem. Ainda mais raras são as formas com ovos demersais não guardados, no fundo. Espécies com guarda, transporte ou gestação interna reproduzem-se aí sem incorrerem nos problemas postos às espécies sem cuidados. Por sua vez os gobídeos ilustram como os rearranjos na orientação e sequência num conjunto de padrões de comportamento permitem continuar a realizar num ambiente hostil um tipo de cuidado parental que noutros ambientes as formas próximas realizam de modo mais simples. Documentam assim simultaneamente um caso de pré-adaptação e adaptação. Pré-adaptação, na medida em que o conjunto de padrões comportamentais que tornam possível a guarda deve ter-se originado antes da colonização dos estuários, vindo a revelar-se depois favorável à colonização destes. Adaptação, na medida em que os rearranjos desses comportamentos em novas sequências, devem ter evoluído como resposta às condições particulares de escassez de substratos duros destes biótopos. As espécies que colocam ovos nas zonas marginais húmidas ilustram uma estratégia alternativa viável (nas espécies cujos ovos podem resistir fora de água) para a solução do mesmo problema. Finalmente, os comportamentos especializados que asseguram o recrutamento de larvas para os estuários ilustram a diversidade de soluções que permitem a muitos peixes explorar um ambiente que embora

desfavorável aos ovos é particularmente propício ao crescimento de larvas e juvenis.

1.1.9. Hipótese relativas à origem evolutiva da guarda de ovos pelos machos

1) A TERRITORIALIDADE DOS MACHOS DURANTE A ÉPOCA DE REPRODUÇÃO

Como já se referiu, há duas condições necessárias para haver guarda de ovos pelo macho: ovos demersais e um território defendido na área de reprodução. Complementarmente, a guarda é caracterizada por um conjunto bem definido de comportamentos de acasalamento.

Tanto a territorialidade como o carácter demersal dos ovos ocorrem, sem estarem associados, em um grande número de famílias diferentes.

A territorialidade dos machos, quando ligada com a reprodução, parece ser uma das formas de reduzir as interferências de outros machos durante as desovas.

Em muitas espécies que desovam sobre áreas extensas e que formam grandes agregações de indivíduos, são as fêmeas que "lideram" a corte. É típica a situação de uma fêmea atrás da qual nadam vários machos que com golpes de cauda e empurrões disputam as posições mais próximas dela.

Os machos podem estimular a fêmea com pancadas com o focinho na zona do ventre desta. No entanto, uma vez iniciada a "corrida", é a fêmea que conduz os movimentos dos machos.

Com uma fêmea a desovar em movimento rápido no meio de muitos outros peixes, não é logisticamente viável para os machos definir antecipadamente prioridades através de formas de agressão. A competição tem lugar durante a própria "corrida de desova", quer pela velocidade dos machos quer provavelmente pela eficiência com que manobram e se afastam uns aos outros das posições mais próximas da fêmea, sem parar de a perseguir.

Este tipo de corte está representado em famílias muito diversas e está associado quer à emissão de ovos demersais quer à emissão de ovos planctónicos. Em qualquer dos casos os ovos são, em regra, dispersos numa área relativamente vasta. Como exemplos podem referir-se espécies das famílias Clupeidae, Cyprinidae, Mugilidae, Carangidae (Keenleyside, 1979;

Thresher, 1984) e provavelmente muitas outras formas pelágicas que desovem em mar aberto.

Com frequência a postura tem lugar em cardume, com muitos indivíduos de ambos os sexos a emitir gâmetas em massa de forma sincronizada.

Este sistema é provavelmente primitivo para muitas linhagens de peixes ósseos.

Um exemplo de uma espécie com ovos demersais e que se reproduz deste modo é o ciprinídeo *Cyprinus carpio* (Swee & McCrimmon, 1966; McCrimmon, 1968).

Deste sistema devem ter derivado dois outros:

1. Em espécies que são menos gregárias e menos dependentes da formação de cardumes para sobreviver (como por exemplo, *Gadus* spp. (*Gadidae*)) os machos estabelecem territórios em plena coluna de água. Sinalizam a sua presença às fêmeas que se aproximam e se estas respondem positivamente tem lugar um acasalamento em pares com contacto dos corpos e emissão coordenada de gâmetas no interior do território do macho. Não existe, neste caso, a "corrida" colectiva descrita para o sistema anterior. *Gadus morhua* exemplifica bem este sistema (Brawn, 1961).

Se a densidade de machos não for muito alta, este sistema de territórios deve levar ao espaçamento dos machos de uma mesma classe de tamanho cujos movimentos ficam limitados pelas fronteiras dos territórios vizinhos, não podendo perseguir a fêmea como acontecia no caso anterior.

2. Uma variante deste sistema ocorre em espécies que são também nadadoras activas mas relativamente sedentárias.

Os machos de *Coris julis* (*Labridae*) combatem entre si e, pelo menos durante a época de reprodução, defendem territórios espaçando-se sobre toda a área em que a desova tem lugar. A população de machos fica a formar um mosaico onde os movimentos de cada indivíduo estão limitados pelos territórios dos vizinhos.

Cada macho patrulha muito activamente o seu território e corteja as fêmeas que por ele passam.

Muitas vezes, uma fêmea que foi cortejada por um macho ao afastar-se passa para um território vizinho onde é cortejada de novo e deste para outro, de tal modo justapostos são os territórios (Lejeune, 1985).

Se a fêmea está receptiva dá-se o acasalamento e são emitidos ovos planctónicos.

Alonguei-me nestas descrições de comportamentos de peixes sem cuidados parentais porque eles documentam uma questão teoricamente importante. Geralmente, quando se discute a territorialidade (tão decisiva para a evolução dos cuidados parentais) assume-se que os territórios se relacionam com a defesa de determinados recursos (Wilson, 1975; Krebs & Davies, 1981; Barnard, 1983). Associa-se em regra a formação de territórios à existência de recursos cuja qualidade (ou densidade) varia no espaço, ocupando os indivíduos mais favorecidos na competição os "melhores" territórios.

Se é verdade que pode haver diferenças na "qualidade" de diferentes territórios não me parece obrigatório que assim seja. No caso dos territórios dos peixes referidos acima **não há necessariamente diferenças na "qualidade" de distintas áreas.** De resto, as fêmeas não procuram nem alimentos nem substratos de desova já que os ovos são planctônicos.

A formação de territórios pode simplesmente **corresponder a um processo de redução de interferências entre machos durante os acasalamentos.**

Se numa espécie com "corrida de desova", dois machos parassem a perseguição de uma fêmea em plena postura para combater e disputar posições subsequentes, ambos perderiam oportunidades de fertilização enquanto um macho que simplesmente continuasse na "corrida", mesmo numa posição pouco favorável, poderia estar em vantagem. Se pelo contrário, os machos se **espaçarem antecipadamente**, todos eles evitarão interferências mútuas durante as desovas.

A territorialidade pode servir de base ao estabelecimento de desigualdades mas não as implica obrigatoriamente. Tais desigualdades podem referir-se ao tamanho total do território (porventura maior para machos grandes), à atractividade de cada área para as fêmeas, etc. No entanto, o simples espaçamento deve trazer vantagens suficientes para favorecer a evolução de comportamentos agonísticos e territórios de reprodução.

A condição para que esta transformação seja possível é que os movimentos das fêmeas sejam suficientemente dispersos e distribuídos sobre toda a área de desova.

Um macho que se vincula a um território fica na dependência dos movimentos das fêmeas que passam na sua área, para se acasalar. Se as fêmeas se movem em cardumes densos e desovam colectivamente em episódios raros, a única alternativa viável é segui-las.

ii) TERRITORIALIDADE E POSTURAS DEMERSAIS

A mesma estratégia de espaçamento e estabelecimento de territórios de reprodução ocorre em machos de espécies com ovos demersais. Frequentemente os machos migram para a área de reprodução **antes das fêmeas** e combatem intensamente entre si delimitando assim os territórios. Em espécies de *Fundulus* (*Cyprinodontidae*) que se reproduzem frequentemente em algas filamentosas do intermareal de costas abrigadas e estuários, este processo tem lugar periodicamente durante a enchente, nas marés de maior amplitude (Greeley *et al.*, 1986).

Nos galaxídeos e osmerídeos observa-se uma situação parecida.

Uma condição importante é que **ambos os sexos escolham no momento da reprodução lugares igualmente escolhidos pelo sexo oposto**. Dada a natureza da diferenciação dos sexos nos vertebrados, não é difícil que as mesmas "preferências" operem em machos e fêmeas.

Nos ciprinídeos, em vários gêneros de tribos diferentes, os machos estabelecem territórios sobre o substrato de postura. Em espécies tropicais do gênero *Barbus* (Kortmulder, 1972) os machos defendem tufo de vegetação para os quais atraem as fêmeas, não defendendo no entanto os ovos.

Os machos de *Semotilus atromaculatus*, espécie de uma outra tribo, defendem pequenos territórios sobre fundos de areão. Nestes territórios acasalam-se com uma sucessão de fêmeas. As posturas têm lugar em pequenas escavações, sendo os ovos depois recobertos de areão. Desenvolvem-se assim ninhos que vão crescendo à medida que as posturas se sucedem. Estes ninhos, conspícuos devido à acumulação de pequenas pedras resultante das escavações, chegam a atingir 5 a 6 metros de comprimento. Quando a densidade de peixes é elevada as manchas de areão no leito de um curso de água podem estar preenchidas por mosaicos densos destes territórios. Cada macho defende activamente o seu território contra machos intrusos da mesma espécie. No entanto, não guarda os ovos nem impede a sua predação por ciprinídeos de outras espécies que se alimentam no substrato onde as fêmeas desovaram (Reighard, 1910; Raney, 1940). É portanto nítido neste caso (como provavelmente em muitos outros) que a territorialidade está ligada com o evitamento de interferências entre machos e eventual competição entre eles, mas não com a segurança dos ovos. De facto, os ciprinídeos de outras espécies aos quais não é oposta nenhuma resistência, podem predação facilmente os ovos mas não são necessariamente maiores que o

macho territorial. Não é, portanto, uma inferioridade física que impede estes machos de defender as posturas.

Baylis (1981) postulou que os machos de espécies com ovos demersais defendem territórios dada a escassez dos lugares de postura. A presença de territórios mesmo em espécies em que não há postura demersal não apoia esta hipótese, pelo menos como explicação única.

III) HIPÓTESE DA ORIGEM EPIGÂMICA DOS NINHOS E DA GUARDA DE OVOS PELOS MACHOS

Independentemente de um local ter boas ou más condições para a postura, terá tanto mais possibilidades de captar a atenção dos peixes quanto mais "quebrar a monotonia" e contrastar com as áreas circundantes (Hinde, 1970; Barlow, 1973).

Se os machos estão espaçados numa área relativamente uniforme, por onde as fêmeas vão passando, qualquer marca especial que capte a atenção das fêmeas pode facilitar a corte nem que seja fazendo-as deter-se durante alguns instantes na inspecção desse local.

Um dos custos da territorialidade de reprodução para os machos é que quando a área de desova é vasta e os peixes se encontram dispersos, os machos ficam dependentes dos movimentos das fêmeas para se acasalarem. Assim, qualquer característica etológica que leve à escolha de lugares conspicuos e mais visitados como tufos de plantas, cavidades naturais, montículos, etc. pode facilitar a atracção de fêmeas.

Alguns peixes, por exemplo muitos ciprinídeos, comem levantando organismos ou detritos do fundo com "focinhadas" no substrato. Muitos teleósteos "coçam-se", raspando o corpo contra o substrato em natação rápida (Wyman & Walters-Wyman, 1985).

Actividades como estas podem gerar marcas num substrato relativamente uniforme e tornar alguns lugares conspicuos.

Assim, algumas construções de ninhos podem ter surgido da concentração em alguns locais e da reorientação de actividades não reprodutivas susceptíveis de marcar perceptivamente um local.

Um possível exemplo é o ciprinídeo *Camptostoma anomalum pullum*. Os machos tendem a estabelecer territórios, mas esta acção é fracamente efectiva e formam-se grupos que estacionam no mesmo local. Durante a época de reprodução escavam depressões no fundo. Dada a existência de agregações, vários machos

podem escavar o mesmo buraco (Miller, 1962). E nestes buracos que as fêmeas desovam. No entanto, não há guarda de ovos **nem os locais parecem ser escolhidos em função de qualidades especiais.**

Cada peixe pode escavar um buraco onde permanece alguns minutos após o que parte e inicia a escavação de um outro. O processo repete-se e cada macho pode assim, durante o período de desova, realizar uma multiplicidade de escavações em locais diferentes.

Aulorhynchus flavidus (**Aulorhynchidae**) constrói um ninho unindo, com um material pegajoso segregado pelos rins, as extremidades de frondes de grandes algas. No entanto os ovos não são postos no ninho mas sim na alga perto dele (Breder & Rosen, 1966; Wheeler, 1980).

É óbvio que se houver escassez de locais apropriados para a reprodução, a territorialidade se tornará facilmente instrumental nas disputas entre os machos pelos lugares mais atractivos. A presente hipótese não nega essa possibilidade. Afirma simplesmente que, é igualmente de admitir que **as próprias acções dos machos podem tornar locais, que eram à partida tão atractivos como muitos outros, especialmente conspicuos e chamativos para as fêmeas.**

Esta hipótese permite conceber a origem evolutiva da construção de ninhos a partir da concentração, reorientação e integração em novas sequências de actividades não reprodutivas que eram praticadas inicialmente de forma aleatória, como alimentar-se ou coçar-se no fundo.

Parece mais parcimonioso pôr o problema nestes termos do que argumentar como Baylis (1981), que os ninhos surgem porque faltam os locais apropriados para a postura e os machos modificam substratos de qualidade inferior para os tornar "óptimos" (ver também Potts (1984) que exprime um ponto de vista semelhante ao do autor citado).

Esta interpretação não é isenta de finalismo e confunde um nível de explicação relativa à função com um nível de explicação relativo à origem evolutiva. Para uma discussão destes níveis ver Hinde (1970).

É indiscutível que a construção de ninhos e outras actividades dos machos podem contribuir para tornar possível a reprodução em condições em que ela seria problemática sem estes comportamentos. Nesta mesma Tese esta possibilidade foi defendida e discutida com detalhe a propósito da colonização dos estuários pelos gobídeos. No entanto, **quando se procura formular uma hipótese sobre a origem filogenética de um comportamento não se pode invocar simplesmente a sua função biológica.** Trata-se neste caso de procurar identificar nos comportamentos pré-existentes aqueles que com

transformações mais ou menos profundas poderão ter originado os comportamentos novos.

Confundir estes dois níveis seria o mesmo que dizer que a origem do estômago se explica pela sua utilidade na digestão.

A guarda de ovos propriamente dita pode ter tido, em muitos casos, uma origem igualmente epigâmica.

Se as fêmeas são estimuladas a desovar onde já se encontram ovos, um macho que estacione mais tempo em lugares em que estes abundam estará em vantagem relativamente às oportunidades de acasalamento.

É conhecido o fenómeno de um predador voltar com frequência a procurar presas semelhantes às últimas que capturou com êxito ou regressar a lugares em que encontrou alimentos com abundância. Para uma discussão dos mecanismos envolvidos neste processo ver Hinde (1970). Aparentemente, trata-se de mecanismos que resultam da arquitectura básica do sistema nervoso e de regras fundamentais de organização perceptiva.

Se um macho obteve posturas recentemente num lugar do seu território pode, pela acção de mecanismos deste tipo, voltar a esse lugar com mais frequência do que seria de esperar ao acaso. Se os ovos são demersais e permanecem no local de postura, a atracção dos machos pelos ovos pode ter-se iniciado simplesmente como atracção por um dos múltiplos traços perceptivos do local.

Nas fêmeas, a preferência por desovar onde já há ovos pode ter-se originado em antepassados com posturas colectivas sincronizadas, como acontece em muitas formas que desovam em cardume e em que as actividades reprodutivas de cada indivíduo parecem "contagiar" os restantes.

Para qualquer dos sexos, se estas reacções de "puro conservadorismo" se revelarem vantajosas podem iniciar uma sequência de transformações em cadeia. Para os machos, permanecer num lugar em que já há ovos significa permanecer num local que só por isso mesmo atrairá mais fêmeas. Para as fêmeas, colocar ovos onde já existem outros pode traduzir-se por um menor risco de predação dos mesmos. Por outro lado, os comportamentos agressivos dos machos, mesmo que não sejam especificamente dirigidos à protecção dos ovos, podem contribuir para reduzir a predação sobre eles. A agressão envolvida na territorialidade pode, por simples ausência de discriminação entre alvos, levar à expulsão de intrusos da mesma e de outras espécies. Dado que muitas vezes os próprios conspecificos são predadores dos ovos, a territorialidade só por si, ao reduzir a densidade de indivíduos que visitam o local, será um factor de diminuição da predação.

Em *Cyprinodon* spp. os machos não defendem os ovos. No entanto defendem um território numa área de vegetação (ver secção 1.1.9.). As fêmeas dispersam os ovos nas plantas. O patrulhamento intenso, ao diminuir a presença de conspecíficos na área, contribui para diminuir a predação dos ovos (Kodric-Brown, 1977).

Hyphessobrycon innesi (Characidae) desova igualmente na vegetação. Os machos tendem a "deixar-se ficar" em locais onde há ovos, embora não os defendam (Ridley, 1978).

Se como postulei, há vantagens para os dois sexos neste processo, as posturas tenderão a concentrar-se mais e mais em áreas bem localizadas. A medida que se concentram, mais os movimentos do macho se restringem à zona dos ovos, intensificando-se a sua protecção "incidental". A partir de um certo grau de concentração das posturas tornar-se-á praticável a defesa constante ou quase constante dos ovos, já que a área patrulhada e a zona de postura se tornam cada vez mais equivalentes.

Nestas condições é fácil conceber que os movimentos de corte e patrulha se tornem mais localizados e orientados, originando-se os padrões típicos dos machos parentais, com guarda activa dos ovos e corte dominada pela sinalização do ninho e condução da fêmea sem grande afastamento do mesmo.

Terminarei a discussão da hipótese que proponho para a origem da guarda masculina referindo um exemplo que me parece esclarecedor:

Em sistemas em que os machos são territoriais, são frequentes fenómenos de polietismo (para uma definição do conceito de polietismo ver Wilson (1975)). Como já se referiu na Introdução, a par dos machos territoriais existem machos geralmente mais pequenos e mais jovens que não desenvolvem as cores próprias dos machos territoriais e que se assemelham às fêmeas. Estes machos actuam como parasitas de fertilização e não defendem territórios. Apesar de serem mais pequenos podem apresentar testículos maiores que os dos machos territoriais.

Em *Symphodus ocellatus*, Lejeune (1985) encontrou um terceiro tipo de macho, para além dos machos territoriais e dos pequenos parasitas. Trata-se de machos grandes que não lutam por estabelecer territórios nem constroem ninhos. Quando os machos parentais já têm os ninhos construídos e com ovos, estes machos atacam e expulsam os residentes ocupando posteriormente o respectivo ninho.

Parece possível apreender o significado deste comportamento se se tiver em conta o seguinte:

- As fêmeas deste género efectuam posturas múltiplas; deslocam-se muitas vezes em pequenos grupos e dirigem-se a determinados ninhos por vezes a mais de cem metros do ponto de partida. Devem portanto aprender a localização dos ninhos. De facto, nos machos que guardam, o sucesso reprodutor está profundamente condicionado pelas visitas mais ou menos frequentes que as fêmeas fazem a cada ninho. As próprias actividades de guarda impedem os machos de se afastarem do ninho e procurarem activamente as fêmeas. Numa população de *Salaria pavo* (*Blenniidae*) da Ria Formosa, os locais de nidificação são escassos e permanecem a seco na baixa-mar. As fêmeas não residem permanentemente junto aos ninhos, visitando-os regularmente quando a maré enche. As suas deslocações e a busca de ninhos dirigem-se para locais bem definidos, podendo-se reunir junto a um ninho várias fêmeas que disputam entre si intensamente a prioridade de acesso aos locais de desova. Nesta população, as próprias iniciativas de corte cabem maioritariamente às fêmeas, que apresentam padrões de coloração e comportamentos sexuais especializados e que podem visitar sucessivos ninhos até conseguirem entrar num deles (Almada, 1989; Almada *et al.*, em preparação).

- Retomando o exemplo de *Symphodus ocellatus*, o sucesso dos machos varia com a posição dos respectivos ninhos. Durante a estação reprodutora cada macho passa por vários ciclos de construção->acasalamento->guarda podendo mudar de local durante as sucessivas nidificações. Um macho que não obteve posturas no primeiro ninho pode, ao construir um segundo num outro local, ter um sucesso reprodutor elevado (Lejeune, 1985).

Parece-me, portanto, plausível considerar que os grandes machos que assaltam e ocupam ninhos podem beneficiar desse facto. Detectar um ninho com ovos significa detectar um local com boas possibilidades de vir a ter mais ovos. Assim alguns machos constróem e correm riscos ao comprometer-se com um território sem informação possível sobre o sucesso futuro. Outros poderão talvez ter menos tempo de reprodução e no entanto, terão ninhos com boas probabilidades de atrair novas posturas.

Este exemplo parece apoiar a hipótese epigâmica apresentada acima e confirmar a conclusão de que num sistema de guarda masculina, excepto quando existem restrições socio-espaciais, os comportamentos das fêmeas podem ser decisivos na determinação do sucesso reprodutor dos machos.

Fica por resolver uma dificuldade: em algumas famílias marinhas (por exemplo, Labridae e Sparidae) só se conhecem espécies com ovos planctónicos e outras com ovos demersais guardados. Não se encontram portanto nestas duas famílias formas com ovos demersais não guardados que são tão comuns nos peixes de água doce.

A solução pode residir na relativa facilidade com que os ovos planctónicos dão origem a ovos demersais e vice-versa. Os ovos planctónicos podem ter irregularidades e protuberâncias na sua superfície (Kendall *et al.*, 1984)). A densidade varia facilmente com o tamanho do espaço perivitelino e a maior ou menor presença de gotas de lípidos.

Nos labrídeos os machos de muitas espécies com ovos planctónicos são territoriais (Warner & Robertson, 1978).

Ctenolabrus rupestris é uma espécie em que parte dos ovos se dispersa no plâncton enquanto os restantes ficam presos às algas no território defendido pelo macho (Hilldén, 1984). Espécies como esta podem ilustrar bem as condições em que se poderá ter dado a transição. Em espécies cujos machos eram territoriais durante a época de reprodução alguns ovos poderiam ficar acidentalmente retidos nas algas ou rochas que os machos guardam beneficiando da protecção resultante da territorialidade destes. Seriam favorecidas as fêmeas cujos ovos apresentassem uma aderência crescente ao suporte, entrando-se assim na sequência evolutiva proposta pela hipótese que se tem vindo a defender.

Se esta interpretação é correcta a territorialidade surgiu antes e independentemente dos cuidados parentais, da existência de ovos demersais e da defesa de substratos de postura, ao contrário do que defendem outras hipóteses anteriormente surgidas na literatura, nomeadamente a de Baylis (1981).

iv) MODIFICAÇÕES NOS COMPORTAMENTOS DE CORTE

- OS BLENÍDEOS E A COLONIZAÇÃO DO LITORAL ROCHOSO -

A guarda poderá ter-se modificado quando os animais colonizaram novos ambientes ou se adaptaram a condições novas de um ambiente em mudança. Já referi a elaboração da guarda nos gobídeos associada à colonização dos

estuários (ver secção 1.1.8.). Os blenídeos constituem um outro exemplo.

Estes pequenos Perciformes nidificam em cavidades muitas vezes estreitamente ajustadas ao corpo em substratos duros: cavidades das rochas ou dos corais, interior de conchas, de grandes cracas, etc..

Na mesma subordem (Blennioidei) outras famílias *Labrisomidae* e *Tripterygiidae* têm guarda masculina de ovos em pequenas áreas defendidas em superfícies de rocha onde crescem algas filamentosas. Os ovos têm filamentos coriônicos de adesão pelos quais se prendem às algas, como em muitos pomacentrídeos e outras famílias com ovos demersais guardados na superfície da rocha ou do coral (Wirtz, 1978; Thresher, 1984).

Os blenídeos especializaram-se na utilização de fendas e interstícios como abrigos e locais de reprodução. Estas mudanças de microhabitat estão associadas a transformações múltiplas nos padrões de reprodução: os ovos têm os filamentos densamente concentrados num pólo de modo a formarem um disco de adesão pelo qual são colados ao interior da cavidade (Patzner, 1984).

As paradas sexuais passaram a incluir importantes componentes de sinalização com a cabeça, que podem ser executados sem abandonar o ninho. Em várias linhagens surgiram marcas morfológicas como cristas, tentáculos cefálicos especialmente alongados e padrões de coloração como "máscaras" e "capacetes" que contrastam vivamente com o resto do corpo. Estas características são exclusivas dos machos ou especialmente desenvolvidas neste sexo e tornam a cabeça destes muito conspícua mesmo sem abandonar o ninho (Papaconstantinou, 1979). Em várias espécies, os próprios movimentos de ameaça (primeiro passo na expulsão dos intrusos) envolvem predominantemente movimentos da cabeça e podem ser efectuados com o animal dentro do buraco (Abel, 1964; Phillips, 1977; Almada *et al.*, 1983).

Em espécies que vivem em águas com grande hidrodinamismo foram eliminados ou quase, os comportamentos que se seguiam à sinalização inicial com a cabeça durante a parada sexual e que nas restantes espécies envolvem movimentos de natação activos na coluna de água. Um dos movimentos de corte mais frequentes em blenídeos que vivem em águas mais calmas é uma "natação sinal" com fortes componentes verticais. O macho descola do substrato, nada para cima, inverte o sentido do movimento e regressa ao substrato pousando muitas vezes no ponto de partida. Como variante deste movimento, em água livre algumas espécies exibem saltos para cima e para a frente, natação com subidas e descidas rítmicas, etc..

Estes padrões de exibição em natação ocorrem em espécies de diferentes subfamílias (Fishelson, 1975; Wirtz, 1978; Santos, 1985; Almada *et al.*, 1987)

e também em *Tripterygion* spp. (*Tripterygiidae*) (Wirtz, 1978) e em espécies da família *Chaenopsidae* (Wirtz, 1978; Thresher, 1984). Deve tratar-se portanto de padrões de comportamento primitivos nos bleniídeos, de resto semelhantes aos padrões de sinalização de muitos pomacentrídeos que nidificam em superfícies de rocha (Helfrich, 1958).

Nos bleniídeos, movimentos deste tipo são comuns em espécies que habitam águas calmas como nos recifes de coral (Fishelson, 1975), em costas rochosas abaixo da acção das marés (Almada *et al.*, 1987) e em grandes poças isoladas do mar durante longos períodos (Philips, 1977; Santos, 1985).

Em *Lipophrys pholis* e *Coryphoblennius galerita* espécies especializadas na vida em costas rochosas na zona intermareal sujeitas a forte hidrodinamismo, estas exhibições em natação foram inteiramente suprimidas em *L. pholis* ou quase em *C. galerita*.

Os machos de *C. galerita* apresentam o que parece ser uma versão "rebaixada" homóloga da exhibição em natação. Transcreve-se em seguida a descrição deste comportamento apresentado em Almada *et al.* (1983) (dada a sua vulgarização em etologia, manteve-se o termo inglês "nodding" que caracteriza um movimento rítmico vertical da cabeça):

"Se a fêmea não se aproxima imediatamente do ninho, o macho pode sair e continuar a fazer "nodding" no substrato ao mesmo tempo que avança lentamente para a fêmea. A este comportamento chamamos "nod swimming".

Assemelha-se no entanto mais a uma reptação do que a uma natação. Enquanto faz "nodding" o peixe avança em contacto com o substrato, com movimentos sincronizados das duas barbatanas peitorais. Enquanto avança oscila a caudal nas fases de "nodding" em que a cabeça está levantada. No entanto os movimentos da caudal não contribuem para a deslocação, podendo ser interpretados como movimentos de intenção. A primeira dorsal está baixa."

Pode supor-se que em águas turbulentas devem ter sido exercidas fortes pressões selectivas contra a exhibição de comportamentos em que os peixes perdiam o contacto com o substrato sendo facilmente arrastados ou projectados contra as rochas.

Tanto as modificações apresentadas pelos gobídeos de estuário como as transformações associadas à colonização do intermareal rochoso pelos bleniídeos devem ter sido posteriores à origem da guarda de ovos, já que os demais membros das respectivas famílias também guardam. O que estas

transformações documentam a plasticidade evolutiva do sistema de guarda e o facto de na evolução dos comportamentos como na evolução morfológica as "novidades" surgirem muitas vezes da reorganização de elementos pré-existentes.

1.2. A BIOLOGIA DE OUTRAS FORMAS DE CUIDADO PARENTAL

Em comparação com o quadro detalhado que é possível traçar para a guarda de ovos pelo macho, os restantes modos de reprodução são muito menos conhecidos. De resto, a sua menor frequência não é alheia a esta falta de dados.

Algumas famílias constituem excepções. Os ciclídeos com guarda biparental e guarda materna de larvas, incubação oral pelo macho, pela fêmea e mesmo biparental, são um grupo extraordinariamente bem estudado do ponto de vista etológico. Muitos trabalhos permitem ter uma visão de conjunto da etologia desta família (Baerends & Baerends-van Roon, 1950; Fryer & Iles, 1972; Barlow, 1974; Keenleyside, 1979; McKaye, 1984). No entanto, não parece legítimo estabelecer grandes generalizações a partir de uma única família.

O facto de cada cuidado ocorrer em uma ou poucas famílias, como já se referiu, torna difícil distinguir entre o que são características da logística própria desse modo de reprodução dos traços próprios de um dado grupo taxonómico. Assim no âmbito do presente trabalho de comparação global, os casos taxonomicamente raros tornam-se pouco interessantes.

Com estas limitações em mente serão resumidas em seguida as poucas generalizações que parecem aplicáveis a cada um destes tipos de cuidado parental.

1.2.1. Guarda de larvas pelo macho

Os elementos essenciais da guarda de larvas pelo macho correspondem aos já descritos para a guarda de ovos por este sexo. Basicamente a guarda de larvas é uma extensão dos comportamentos de guarda a uma nova fase do

desenvolvimento.

Como aspectos particulares a salientar vale a pena referir os seguintes:

1. A extensão da guarda às larvas só é possível se, após a eclosão, estas permanecerem junto do ninho em vez de migrarem imediatamente para a coluna de água.
2. Do mesmo modo, a alimentação exógena tem que ser realizada nas próprias imediações do ninho. Três tipos de soluções parecem ter sido adoptadas por diferentes espécies: as larvas alimentam-se de organismos planctónicos que passam na área do ninho; as larvas alimentam-se também ou principalmente de organismos bênticos e detritos e as larvas alimentam-se de materiais produzidos pela pele dos progenitores.

Embora a evidência para estes dois últimos modos de alimentação provenha principalmente de espécies com guarda biparental (*Cichlidae*, *Pomacentridae* e *Ictaluridae*) eles parecem representar as soluções que permitem às larvas omitir a fase planctónica. Em *Cichlasoma nigrofasciatum* (*Cichlidae*) os progenitores, com os seus movimentos, levantam do fundo detritos dos quais as larvas se alimentam (Armitage, 1960; observações pessoais).

Em espécies de famílias distintas: *Symphysodon* spp. (*Cichlidae*), *Acanthochromis polyacanthus* (*Pomacentridae*) e *Ictalurus* spp. (*Ictaluridae*) as larvas contactam com a boca a pele dos pais removendo uma secreção de que se alimentam (Noakes, 1979; Robertson, 1973).

3. Após a eclosão, os comportamentos do macho parental mudam consideravelmente. Enquanto os embriões livres são objectos estacionários que requerem sobretudo defesa e ventilação, as larvas movem-se e tendem a espalhar-se numa área muito mais vasta. Os comportamentos de ventilação e limpeza perdem a primazia em termos de expressão quantitativa. Em seu lugar passam a predominar comportamentos de recuperação das larvas com a boca e lançamento destas na área do ninho (por exemplo, *Cichlidae* e *Gasterosteidae*).

Por vezes as larvas têm um comportamento especializado de agregação em torno do progenitor (por exemplo *Micropterus salmoides* (*Centrarchidae*) (Brown, 1985) ou progenitores (*Cichlidae*) (Baerends & Baerends-van Roon, 1950)) e podem seguir os seus movimentos. Frequentemente nos ciclídeos os progenitores "pastoreiam" as larvas numa

área em torno do ninho, lentamente, enquanto estas se alimentam.

A defesa em situações de perigo continua a ser um elemento importante. Nos ciclídeos evoluíram movimentos especializados de alarme dos adultos que levam as larvas a congregar-se junto a estes e a entrar para o abrigo da boca dos pais. Podem também ser activamente apanhadas e retidas na boca durante a "emergência" (Keenleyside, 1979).

Frequentemente são construídos ninhos especiais para onde os embriões livres ou as larvas são transferidos depois da eclosão e que têm uma estrutura diferente do ninho de incubação (por exemplo, *Cichlidae* e *Gasterosteidae*; ver referências em Keenleyside, 1979).

Apesar das diferenças entre a guarda de ovos e a guarda de larvas vários comportamentos como a recolha das larvas com a boca devem ser evolutivamente derivados de comportamentos dirigidos aos ovos, como a remoção de detritos e a manipulação oral, por um processo de reorientação.

4. A separação das actividades reprodutoras em fases, nomeadamente fase sexual e fase parental, é muito marcada. Esta diferenciação é de esperar dada a própria diferença nos comportamentos necessários para cuidar dos ovos e para cuidar das larvas. Em peixes das famílias *Centrarchidae*, *Gasterosteidae* e provavelmente muitas outras com guarda exclusiva pelo macho, podem, antes de começar a fase parental, realizar-se várias desovas de fêmeas diferentes. No entanto o período sexual é breve, de modo que as larvas eclodem com pouco tempo de intervalo umas das outras e são depois cuidadas em conjunto. Em espécies com guarda biparental ou só pela fêmea, como nos ciclídeos, existe uma única postura cuidada de cada vez, só recomeçando um novo ciclo após o termo do anterior.

5. Em algumas famílias a guarda tende a decair à medida que as larvas crescem e o macho deixa de conseguir recolhe-las com eficácia (por exemplo, *Centrarchidae*, *Belontiidae* e *Gasterosteidae*) (Keenleyside, 1979).

Noutros casos a guarda pode prolongar-se para além da metamorfose e estender-se aos juvenis, que podem ser protegidos até atingirem vários centímetros de comprimento (*Cichlidae*, *Gymnarchidae*, raros *Pomacentridae* e alguns *Osteoglossidae*) (Barlow, 1981, 1984).

6. Em termos de assimetria da relação esforço/sucesso reprodutor entre os sexos, a guarda de ovos e larvas é menos contrastante que a simples guarda de ovos pelo macho. Embora este quando guarda sozinho ovos e larvas possa ainda receber as posturas de várias fêmeas, as exigências de delimitação da fase sexual e parental, impostas pelos cuidados com as larvas, tenderão a limitar a quantidade de ovos que o macho pode receber antes de iniciar a incubação. Por outro lado, aumenta o intervalo de tempo dedicado aos cuidados parentais decorrente até se poder iniciar um novo ciclo. Nos casos extremos de guarda biparental o sucesso reprodutor do macho estará limitado pela dimensão da postura de uma única fêmea e muitas vezes só haverá nova postura depois dos juvenis terem crescido consideravelmente.

7. No plano ecológico a guarda de larvas é um fenómeno quase exclusivamente confinado a espécies de água doce. Como diz Baylis (1981) há menos espécies com guarda de larvas no mar do que famílias com este tipo de cuidado na água doce.

Proponho que a maior dimensão média dos ovos das espécies de água doce e a predominância nestes ambientes de larvas que não são estritamente planctónicas, ou são mesmo bénticas, constituem factores que devem ter pré-adaptado muitas linhagens para a evolução ulterior da guarda de larvas, contribuindo para a maior incidência deste tipo de cuidado nas águas doces.

Referi-me na secção 1.1.8. à predominância de ovos demersais em água doce e aos problemas que as pequenas massas de água levantam ao desenvolvimento de ovos planctónicos. Problemas da mesma natureza devem dificultar igualmente a existência de larvas planctónicas. Mesmo em espécies de água doce em que os juvenis passam por uma fase pelágica, só a iniciam normalmente quando atingem tamanhos relativamente grandes e são capazes de movimentos de natação e alimentação bem coordenados (por exemplo Centrarchidae (Brown, 1985)).

Dentro das formas de água doce a guarda de larvas está quase inteiramente confinada a espécies que vivem em águas sem corrente ou com corrente fraca. Espécies que guardam ovos em ambientes com correntes fortes (por exemplo, alguns Cottidae ou Gobiidae), ou produzem larvas planctónicas que serão arrastadas para jusante ou têm ovos de desenvolvimento directo dos quais emerge um juvenil bem formado e já capaz de vida béntica.

8. Sugiro que a origem da guarda de larvas em qualquer dos sexos é um processo que passa antes de mais por transformações nos padrões de ontogenia e comportamento das formas jovens.

Do ponto de vista do progenitor que guarda, o processo corresponde, pelo menos numa fase inicial, ao simples prolongamento com poucas modificações dos comportamentos de guarda de ovos.

Em última instância, mesmo quando é o macho que guarda, um passo essencial nesta direcção deve ter sido, em muitos casos, a modificação do processo de oogénese nas fêmeas.

Só com um mínimo de vitelo é possível abreviar a fase larvar e prolongar a alimentação endógena de modo a que, no momento da eclosão, resultem formas suficientemente robustas para se moverem junto do ninho e capturar alimento sem passar por uma fase planctónica.

Em água doce a emergência da guarda de larvas está facilitada pelo facto de haver intensas pressões contra a produção de formas planctónicas na maior parte dos biótopos, de modo que mesmo espécies sem guarda têm muitas vezes ovos grandes que originam larvas benthicas ou pelo menos suficientemente robustas para conseguirem alimentar-se e manter-se no habitat apropriado, sem derivar ao acaso no plâncton. Em alguns casos como se disse, a própria fase larvar é abreviada ou omitida ocorrendo desenvolvimento directo.

1.2.2. Participação das fêmeas na guarda de ovos e na guarda de ovos e larvas

i) GUARDA EXCLUSIVAMENTE MATERNA

Seria extremamente interessante dispor de dados sobre os comportamentos de ambos os sexos no acasalamento e sobre a formação dos territórios nesta forma de cuidado parental. No entanto, os estudos etológicos são extremamente incompletos nesta área.

A família Salmonidae é uma excepção. Encontra-se uma boa revisão da sua etologia em Keenleyside (1979).

Em espécies dos géneros *Salmo* e *Oncorhynchus*, após a migração para os locais de reprodução cada fêmea estabelece um território e escava um ninho no cascalho. Os machos podem adoptar uma de duas tácticas:

- Os machos de grande porte combatem intensamente pela proximidade da fêmea. Estabelece-se assim uma ordem de dominância, com um grande macho junto da fêmea e mais alguns outros em posições tanto mais afastadas quanto mais baixa é a sua posição na hierarquia.

Se a densidade de machos for baixa este sistema dá lugar à formação de um par com uma fêmea e um macho que permanece junto dela e irá fertilizar os ovos;

- Em muitas espécies, para além destes machos grandes existem outros mais pequenos (e normalmente mais jovens) que diferem dos anteriores tanto na morfologia como nos comportamentos. Não apresentam o maxilar inferior encurvado como os grandes machos e a sua coloração e a forma geral do corpo são mais próximas das das fêmeas. Não entram normalmente em combate com os machos grandes. Em vez disso, escondem-se sob a protecção de acidentes topográficos e, no momento da desova, precipitam-se para o ninho, aproximando-se o mais possível da fêmea (tirando partido do seu tamanho reduzido) e emitem esperma (Gross, 1984).

Jones & King (1952) mostraram que estes pequenos machos em *Salmo salar* podem fertilizar uma elevada percentagem dos ovos quando o grande macho é cirurgicamente impedido de ejacular.

Terminada a postura cada fêmea cobre os ovos com cascalho.

A guarda, quando existe, é uma actividade pouco diferenciada. Em algumas espécies, a fêmea continua no local de postura até à morte, que ocorre alguns dias ou semanas mais tarde.

Os machos, uma vez concluída a desova em um ninho podem deslocar-se em busca de outras fêmeas e reiniciar o processo de lutas com os machos que se encontram junto delas (Keenleyside & Dupuis, 1988).

Não há ventilação ou qualquer outro cuidado directo dos ovos. No entanto, a defesa do ninho pela fêmea ao impedir que outras construam os seus próprios ninhos nos mesmos lugares, deve contribuir de forma muito significativa para uma maior probabilidade de sobrevivência dos ovos.

Uma vez que estes peixes nidificam em fundos de cascalho em águas correntes, novas escavações poderiam destruir mecanicamente os ovos, expô-los a riscos elevados de predação e levá-los para locais desfavoráveis.

Nos ciclídeos, existem espécies de vários géneros em que a fêmea guarda sozinha ovos, larvas e juvenis (por exemplo, em *Apistogramma* e *Nannacara* (Keenleyside, 1979)).

Tipicamente cada fêmea defende um pequeno território no interior de um território maior patrulhado por um macho, que pode defender assim os territórios de várias fêmeas.

1. Padrões de cuidado

Uma vez surgida na evolução de um grupo, a guarda pela fêmea envolve padrões de comportamento que não diferem qualitativamente dos padrões de guarda pelos machos. Não é portanto necessário repetir as descrições dos cuidados parentais que foram apresentadas ao referir a guarda masculina.

Aparentemente os padrões característicos de um grupo podem ser incorporados sem grandes transformações no repertório comportamental de um sexo diferente daquele que os apresentou inicialmente.

Na subordem Zoarcoidei da ordem Perciformes os ovos formam uma bola coerente mas não ligada ao substrato. O progenitor ou progenitores que guardam enrolam o corpo em torno da massa de ovos e podem transferi-la de um lugar para outro. Esta forma de guarda com o corpo enrolado em torno dos ovos ocorre em formas com guarda masculina (*Stichaeidae* (Marliave & DeMartini, 1977)), biparental (*Anarhichadidae* (Barlow, 1984; Marliave, 1987)) e feminina (*Pholididae* (Gudger, 1927; Qasim, 1956a)). Em *Centronotus gunnellus* (*Pholididae*), Gudger (1927) encontrou posturas guardadas nuns casos pelo macho e noutros pela fêmea. Uma situação algo parecida foi já referida para *Harpagifer bispinis* (*Nototheniidae*) (Daniels, 1979).

Esta conclusão está de acordo com a perspectiva actual da diferenciação dos sexos durante o desenvolvimento dos vertebrados. Aparentemente, nestes animais, ambos os sexos apresentam basicamente as mesmas estruturas cujo desenvolvimento é canalizado para um padrão masculino ou feminino pelo balanço das diferentes hormonas presentes durante o processo de diferenciação. Este princípio geral parece aplicar-se igualmente ao desenvolvimento das estruturas neuronais responsáveis pelo controle dos comportamentos (Crews, 1987). Complementarmente, padrões de comportamento habitualmente

expressos por um dos sexos podem, no decurso da evolução, emergir no outro, na sequência de mutações provavelmente simples que alteram os limiares de sensibilidade a diferentes hormonas das estruturas que são responsáveis pelo controle dos comportamentos.

2. Características dos ovos

A guarda feminina ocorre em regra em famílias em que os ovos, para além de demersais são de tamanho comparativamente grande (*Cichlidae*, *Salmonidae* e *Pholididae*). No entanto não é possível estabelecer uma ligação simples entre a guarda materna e o tamanho dos ovos já que muitas famílias (*Pholididae*, *Nototheniidae*, etc.) são formas de alta latitude. Acontece que os ovos de peixes de latitudes muito elevadas, especialmente se são demersais, tendem a ser maiores que os ovos de formas aparentadas de latitudes inferiores (Qasim, 1956a; Thresher, 1988).

Por outro lado na família *Cichlidae* os cuidados parentais estão profundamente enraizados na história do grupo. Como já se mostrou antes, na secção 1.1.7. a protecção tende a propiciar condições para a evolução de ovos maiores do que nas formas em que estes são pouco protegidos.

Torna-se portanto difícil separar o papel da guarda feminina de outros factores que podem igualmente favorecer ovos grandes.

3. Aspectos económicos, bioenergéticos e temporais

Quando a guarda é materna os seus custos incidirão eventualmente no potencial de reprodução futura da fêmea, de forma mais negativa do que o impacto da guarda masculina no potencial de reprodução futura do macho.

Devem ser importantes dois tipos de impactos possíveis para as fêmeas, respectivamente de curto e longo prazo.

A curto prazo, se a época de reprodução é longa os cuidados parentais poderão afectar a capacidade da fêmea para procurar alimentos e produzir mais ovos. No caso da guarda pelo macho, guardar ovos não impede o indivíduo que guarda de obter mais fertilizações podendo mesmo favorecer o seu sucesso, atraindo mais fêmeas.

Os custos de longo prazo referem-se a duas componentes: esperança de vida e fecundidade futura.

Os cuidados parentais podem diminuir muito as possibilidades de sobreviver até à próxima estação reprodutora, como já se referiu para algumas espécies com guarda masculina.

A fecundidade futura pode ser afectada de várias formas. Para as fêmeas a fecundidade é uma função do tamanho (Williams, 1966b; Thresher, 1984). Assim, a perda de oportunidades de se alimentar imposta pela guarda pode traduzir-se por menos tempo útil para o crescimento e portanto menor número de ovos em próximas estações. No caso dos machos, a quantidade de ovos que podem fecundar não parece ser directamente limitada pela quantidade de esperma, que é em muitos casos largamente excedentário (ver secção 1.1.5. e 1.1.6.). No entanto, um acréscimo de tamanho pode ser decisivo para melhorar as possibilidades de sucesso dos machos nas disputas de territórios e na obtenção de vigor suficiente para assegurar um nível eficaz de cuidados aos descendentes.

Das considerações anteriores resulta que, no tocante aos impactos a longo prazo para o peixe que guarda, não é discernível uma regra clara que indique custos maiores para os machos ou para as fêmeas. No entanto, os impactos a curto prazo durante a estação reprodutora em curso parecem ser em geral muito mais negativos se a guarda é feminina do que se é o macho que cuida.

Os impactos a curto prazo devem em geral ser mais significativos e decisivos que os impactos a longo prazo, como fontes de pressões selectivas.

Entre uma estação reprodutora e a seguinte existe um risco de morte. Portanto, os efeitos futuros dos custos presentes terão que ser primeiro desvalorizados em função da taxa de mortalidade correspondente ao período de tempo que medeia entre a ocorrência dos custos e o momento em que surgem os seus efeitos.

Como a probabilidade de morrer (se a taxa instantânea de mortalidade é constante) é tanto menor quanto mais pequeno é o intervalo de tempo considerado, é muito menos provável que um indivíduo morra durante a estação corrente do que entre esta e a seguinte. Portanto, o factor de desvalorização dos custos no processo reprodutor futuro será menor quando se consideram efeitos a curto prazo do que no caso de efeitos a longo prazo.

Se esta dedução é correcta, é legítimo concluir que sendo iguais os restantes factores são os efeitos a curto prazo que determinam prioritariamente o balanço global. Assim sendo, a guarda deve ser em geral um factor com impacto negativo para o sucesso reprodutor futuro do peixe que guarda quando este é a fêmea, sendo pelo contrário em regra um factor

positivo quando é o macho o sexo que guarda.

Se é a fêmea que guarda, um acréscimo da probabilidade de sobrevivência de cada zigoto deve fazer-se à custa do número de zigotos produzidos ulteriormente. Se é o macho que guarda esta relação não se deve verificar podendo ocorrer a relação inversa.

Por outro lado, os benefícios resultantes da guarda, em termos de acréscimo das probabilidades de sobrevivência de cada zigoto, serão tanto mais significativos para a fêmea quanto maior for a fracção que cada zigoto representa do número total de zigotos que a fêmea é capaz de produzir em cada estação. Para uma fêmea que põe muitos ovos pequenos o valor relativo de um acréscimo das probabilidades de sobrevivência de um ovo particular representa um benefício pequeno em relação aos eventuais custos em termos de número de ovos que se deixam de produzir. Se esse ovo, pelo contrário, representa uma grande proporção do número total produzido, os benefícios de um acréscimo das suas possibilidades de sobreviver tenderão a ter um efeito muito mais significativo relativamente aos custos.

Os factos conhecidos são concordantes com as deduções dos parágrafos anteriores.

Em primeiro lugar, em várias famílias com guarda materna as fêmeas põem uma única vez por ano (por exemplo, *Pholididae*) ou são mesmo semelparas (salmonídeos do género *Oncorhynchus*).

Nos ciclídeos, família essencialmente tropical, independentemente da guarda ser biparental ou materna, as fêmeas só produzem uma nova postura após a emancipação dos juvenis da anterior.

Em todas as famílias com guarda materna, à excepção dos balistídeos, os ovos parecem ser maiores que a média dos respectivos grupos taxonómicos e ecológicos (para dados sobre as dimensões dos ovos nas diferentes famílias ver Moser *et al.*, 1984).

Parece assim existir evidência que apoia a asserção de que a guarda materna está associada a condições em que a fêmea não é capaz de pôr mais ovos enquanto dura a guarda. Parece igualmente haver evidência em favor da hipótese de que a guarda materna é especialmente frequente em fêmeas que produzem ovos grandes e/ou efectuem uma única postura por ano.

Já se referiu que os ovos grandes nos ciclídeos podem ser uma consequência secundária da presença antiga de cuidados parentais neste grupo. Nas famílias de alta latitude os ovos grandes não parecem ser uma característica exclusiva das espécies em que é a fêmea que guarda.

A única relação coerente com a diversidade dos factos consiste em admitir

que o grande tamanho dos ovos e a redução do número de posturas por ano favorecem a evolução da guarda materna e não o contrário.

Se esta conclusão se confirmar em futuros trabalhos, encontramos uma situação inversa quanto às relações entre guarda e tamanho dos ovos em função do sexo que guarda. Na secção 1.1.7. mostrou-se que a guarda pelo macho não está limitada a espécies com ovos grandes e que pelo contrário, deve ter sido a guarda que favoreceu, na evolução, o aumento do tamanho dos ovos. Inversamente, no caso da guarda materna, o tamanho relativamente grande dos ovos parece ter sido um factor que facilitou a emergência da guarda pela fêmea.

É interessante verificar que estas duas relações inversas correspondem ao que se poderia esperar dos efeitos diferenciais de custos e benefícios que se discutiram antes:

- Os custos em fecundidade futura para a fêmea limitam as condições em que a evolução da guarda feminina é viável. Por outro lado, quanto maior for cada ovo e menor o número total de ovos por estação, mais sensíveis serão os benefícios da sua protecção. O grande tamanho dos ovos poderá ser um factor susceptível de alterar o balanço de custos e benefícios em favor da guarda materna enquanto nas restantes situações esse balanço deve ser negativo.

Esta é uma das áreas mais promissoras para futuros trabalhos comparativos.

4. Ecologia

No que se refere à incidência da guarda feminina em diferentes contextos ecológicos, o único traço que vale a pena referir é a maior incidência desta em formas de latitude elevada. No entanto, não é apenas nestas latitudes que ocorre guarda pela fêmea.

Se uma das chaves para a viabilização da guarda materna é a presença de ovos grandes, pode supor-se que em grupos em cuja história anterior ocorreu um acréscimo do tamanho dos ovos, mesmo em baixas latitudes, será mais fácil surgirem alguns casos de guarda pela fêmea.

Nas latitudes elevadas além de os ovos demersais tenderem a ser grandes mesmo em famílias sem guarda feminina, as fêmeas efectuam em regra uma única postura por ano. Nestas condições os custos de curto prazo em termos de fecundidade perdida devido à guarda podem tornar-se muito baixos. O facto de em várias famílias os ovos se desenvolverem em estações em que a actividade geral dos peixes e portanto a taxa de captura de alimentos são mínimas, (Qasim, 1956a) pode reduzir drasticamente os custos e facilitar a evolução da guarda pela fêmea. Nestes grupos (por exemplo Pholididae e Nototheniidae), a guarda consiste em pouco mais do que permanecer enrolado em volta dos ovos ou sobre eles, em relativa inactividade. Assim, os custos adicionais resultantes da guarda em termos energéticos não devem ser muito sensíveis, já que se "gasta pouca energia especificamente a guardar" e o cuidado ocorre quando mesmo as formas sem guarda pouco se alimentam.

5. Hipóteses relativas à origem da guarda pela fêmea

A guarda pela fêmea deve ter tido pelo menos duas origens distintas: a partir de ancestrais com guarda biparental e a partir de ancestrais sem qualquer cuidado.

A origem da guarda feminina a partir de um padrão biparental será discutida na secção seguinte.

Quanto à possível origem da guarda materna a partir de formas sem cuidados parentais, vários problemas carecem de explicação. O problema central relaciona-se com a possível origem da territorialidade nas fêmeas. De facto, sem a existência prévia de territorialidade, ou pelo menos de um repertório de comportamentos agonísticos consideravelmente diferenciados, torna-se difícil conceber a origem da guarda.

Em muitas espécies, a territorialidade não tem relação directa com a reprodução e ocorre em ambos os sexos muitas vezes desde o estágio juvenil. Para uma revisão destes casos ver Keenleyside (1979).

Os juvenis de várias espécies de salmonídeos são fortemente territoriais desde que emergem do cascalho, onde os ovos se desenvolveram. Os territórios fornecem-lhes refúgios e pontos de espera a partir dos quais se lançam na captura de presas que passam na corrente.

As espécies que migram para o mar abandonam os territórios e agregam-se em cardumes no período em que se inicia a migração. É curioso verificar que em algumas espécies em que os juvenis não têm uma fase de permanência em

água doce não existem territórios. Os juvenis emergem do cascalho iniciando imediatamente a agregação e a descida da corrente (Keenleyside, 1979).

Entre os blenídeos, *Ophioblennius atlanticus* é igualmente uma espécie em que ambos os sexos são territoriais (Nursall, 1977).

A territorialidade dos juvenis de ambos os sexos é um fenómeno relativamente frequente em espécies de distintas famílias, nos recifes de coral (para referências ver Thresher, 1984).

Os salmonídeos revestem-se de um interesse particular devido ao facto de a guarda (pouco estruturada) ser materna e serem as fêmeas que estabelecem territórios de nidificação aos quais os machos se juntam.

Numa família próxima (*Galaxiidae*) são os machos que estabelecem territórios de reprodução embora não guardem os ovos (Ridley, 1978).

O passo crítico é a introdução no reportório comportamental de uma linhagem de novos padrões de acção. Uma vez presentes, pequenas modificações no sistema de controle neuroendócrino podem permitir facilmente o seu surgimento em novos contextos ou em um sexo onde inicialmente não estavam activos.

Pode portanto afirmar-se que é de prever que a guarda pela fêmea surja mais facilmente em formas em que já existem reportórios agonísticos organizados, mesmo que a sua expressão se dê normalmente no sexo oposto.

No caso concreto dos salmonídeos a corte é no fundo uma versão bética da corte centrada na fêmea já descrita na secção 1.1.9.. É em torno dela que os machos se congregam e lutam por posições favoráveis (Keenleyside & Dupuis, 1988).

Os fundos de cascalho, quando as populações são densas, são fortemente disputados e é frequente uma fêmea escavar ou tentar escavar o ninho num lugar que já tem ovos, destruindo a postura anterior (Keenleyside & Dupuis, 1988). Se houver, como parece ser o caso, esquemas agonísticos já presentes no reportório comportamental, as fêmeas que se mostrarem agressivas no local de desova estarão em vantagem, na medida em que reduzem os riscos de destruição das posturas devido à escavação por outras fêmeas.

Os salmonídeos são um grupo provavelmente de origem marinha (Gebhardt, 1987) e várias famílias da mesma ordem (por exemplo, *Osmeridae* e *Galaxiidae*) fazem posturas demersais em áreas marginais de substrato móvel.

Pode assim supor-se que os próprios movimentos elaborados de construção dos ninhos de cascalho dos salmonídeos podem ter derivado de movimentos mais simples de desova de formas ancestrais, em que os peixes ondulavam lateralmente o corpo ao depositar os ovos na areia (normalmente nos

teleósteos a emissão de gâmetas está associada a estremecimentos e flexões espasmódicas do tronco).

Generalizando um pouco mais, a partir deste exemplo pode supor-se que do mesmo modo que os comportamentos agonísticos, também os comportamentos parentais podem, uma vez introduzidos no reportório de uma linhagem, ser facilmente expressos em um sexo diferente daquele que originalmente os exibia.

Se assim for é de esperar que as formas com guarda materna sejam mais frequentes quando no mesmo *taxon* existem formas com guarda pelo macho, do que quando estas estão ausentes.

Esta hipótese tem a vantagem de poder ser testada em futuros trabalhos com base na evidência taxonómica. É igualmente importante porque permite encarar a passagem da guarda paterna à guarda biparental como uma transição constituída por passos relativamente simples.

Finalmente, a presente hipótese indica que uma associação entre a guarda paterna e a guarda materna num *taxon* não é comprovativa da existência de uma etapa biparental perdida na história do grupo, como vários autores têm postulado (Gittleman, 1981; Gross & Sargent, 1985).

Independentemente do modo de origem dos comportamentos agonísticos e parentais nas fêmeas, um outro factor a considerar na emergência da guarda materna é o seguinte: fêmeas semelparas ou fêmeas que fazem uma única postura por ano podem não perder fecundidade futura como consequência da guarda se a reprodução ocorrer fora dos períodos de alimentação activa. Nestas condições os custos da guarda podem ser comparativamente reduzidos e os benefícios podem ser significativos se promoverem um aumento efectivo da viabilidade dos ovos. Pelo contrário, fêmeas de espécies com posturas múltiplas que se reproduzem em pleno período de alimentação activa podem ser muito significativamente afectadas, pelos custos de permanecer junto dos ovos, em termos de fecundidade futura.

Esta hipótese prevê uma maior incidência relativa de guarda materna em altas latitudes onde as fêmeas efectuam normalmente uma única postura por ano (para uma análise da variação do número de posturas por ano ver Qasim, 1956a). Os resultados da análise da distribuição ecológica dos cuidados parentais apresentados na Parte II - Capítulo 2 (secção 2.3.2.) confirmam esta previsão.

ii) GUARDA BIPARENTAL

1. Caracteres etológicos

A categoria guarda biparental é pouco homogénea.

Existem casos com uma partilha quase equitativa de todas as actividades parentais entre um macho e uma fêmea.

Noutros grupos no entanto, um dos sexos pode ter um papel mais directo no cuidado dos descendentes enquanto o outro patrulha o território e/ou protege o parceiro com a sua presença constante. Dentro da mesma família ambas as situações podem ocorrer (por exemplo, *Cichlidae* (Barlow, 1974; McKaye, 1984)).

Finalmente, uma outra situação corresponde a espécies em que qualquer dos progenitores pode ocupar-se dos ovos sem que a guarda seja necessariamente conjunta (por exemplo, *Centronotus gunnellus* (*Pholididae*) (Qasim, 1956a).

Pelo menos nos ciclídeos, nos casos de guarda conjunta com diferenciação acentuada de papeis, é geralmente a fêmea que cuida directamente dos ovos e o macho que patrulha o território.

No entanto esta regra não é geral. Entre os pomacentrídeos os machos dos géneros *Amphiprion* e *Premnas* (Allen, 1975) guardam os ovos sob a protecção de uma anêmona. Nestas formas protandricas ocorrem unidades sociais bem definidas que têm uma anêmona como foco. Em cada unidade existe uma fêmea (o peixe maior e dominante), um macho que se acasala com ela e cuida dos ovos e eventualmente alguns pequenos indivíduos sexualmente inactivos ou subadultos.

Em termos de reprodução existe portanto um único par activo em cada grupo. A fêmea tem uma participação mínima na guarda dos ovos sendo no entanto muito activa na defesa do território.

Uma característica muito importante da guarda biparental é o facto de, em regra, a formação do par ser muito anterior à desova. É o caso dos pomacentrídeos referidos acima, do gobídeo cego *Typhlogobius californiensis* (MacGinitie, 1939) e dos ciclídeos com guarda biparental (Baerends & Baerends-van Roon, 1950).

Em todos estes casos a formação do par ocorre dias, semanas ou mesmo meses antes da postura. Nos ciclídeos, a formação do par pode mesmo preceder o estabelecimento do território de reprodução e a escolha do lugar de postura (Itzkowitz, 1979).

Esta característica está associada a formas de corte, por vezes muito

diferentes das que foram descritas para a guarda masculina. Em vez de predominarem os movimentos simples de sinalização e condução, neste tipo de corte as interações entre os parceiros potenciais são frequentemente mais complexas e prolongadas (Barlow, 1974; Itskowitz, 1979). Nos ciclídeos, no repertório de comportamentos de corte, têm um papel importante elementos motores usados ulteriormente na preparação e limpeza do substrato de postura e na guarda dos ovos.

Aparentemente na guarda biparental a corte tem funções importantes na estimulação mútua e sincronização motivacional dos parceiros e por vezes na aprendizagem das características particulares que permitirão mais tarde o reconhecimento recíproco.

Barlow (1984) reviu os casos conhecidos de monogamia nos teleósteos. Mostrou que existem muitos casos de monogamia sem qualquer cuidado dos ovos, que são muitas vezes planctônicos (por exemplo, alguns *Acanthuridae* e *Chaetodontidae*). O caso do singnatídeo *Corythoichthys intestinalis* é especialmente interessante porque os membros do par vivem separados durante a maior parte do dia encontrando-se apenas diariamente durante um breve período para desovar. A associação não é aleatória; discriminam e rejeitam outros indivíduos do sexo oposto (Gronell, 1984).

O exemplo anterior ilustra bem as dificuldades de definir a monogamia.

Um ponto sobressai do trabalho de Barlow: **a formação de pares não está exclusivamente relacionada com a existência de cuidados parentais.**

Circunstâncias, como a partilha de buracos de residência exíguos, dos quais os indivíduos ficam dependentes para o resto da vida; aumento das probabilidades de acasalamento em populações com densidades baixas; aumento da eficiência na defesa de territórios alimentares; aumento da eficiência da captura de alimentos através de caça cooperativa, constituem alguns dos factores que têm sido apontados como determinantes prováveis da evolução de pares estáveis em diferentes grupos taxonómicos e em diferentes ambientes.

Estas circunstâncias susceptíveis de promover a evolução da monogamia podem surgir em grupos com ou sem guarda por um dos sexos. Conclui-se portanto que a monogamia pode ser anterior à emergência, na evolução, de qualquer forma de cuidado parental. Alternativamente a monogamia pode surgir em linhagens em que um dos sexos (seja o macho ou a fêmea) já guardava anteriormente os ovos.

Conclui-se finalmente, que as condições que promoveram a evolução da monogamia podem ou não estar associadas com os cuidados parentais.

2. Aspectos bioenergéticos, económicos e temporais e hipóteses relativas à origem da guarda biparental

Não existem, tanto quanto sei, dados para espécies com guarda biparental que permitam fazer generalizações comparáveis às apresentadas para a guarda de ovos pelo macho.

Dentro de um mesmo género as situações podem diferir bastante de espécie para espécie. Num género de ciclídeos asiáticos (*Etoplus*) foram comparados os comportamentos de duas espécies simpátricas que ocorrem em lagunas litorais do Sri Lanka. No que se refere à quantidade de tempo que cada um dos parceiros dedica aos cuidados parentais verifica-se que, enquanto uma das espécies dedica aproximadamente metade do tempo de actividade aos cuidados de ovos e larvas, na outra espécie a guarda conjunta não deixa tempo livre a qualquer dos parceiros para se alimentar e realizar outras acções (Ward & Samarakoon, 1981).

Várias espécies do género *Cichlasoma* estudadas num lago da Nicarágua (McKaye, 1984) são confrontadas com tentativas repetidas e intensas de predação de ovos e com a competição de outros pares de conspecíficos que procuram desalojar os progenitores e ocupar os territórios.

Em diferentes biótopos e localidades, as pressões de predação de ovos e competição assim como provavelmente o carácter mais ou menos rico do meio em protecção contra estas pressões, devem portanto determinar em grande medida as exigências de esforço parental a que os pares estão sujeitos.

Este ponto merece atenção especial dado que vários autores têm procurado explicar a evolução da guarda biparental pela acção de pressões intensas de competição e/ou predação que "exigiriam a acção conjugada dos dois progenitores" (Baylis, 1981; Gross & Sargent, 1985).

A hipótese da "deserção" de um dos parceiros se o outro consegue cuidar sozinho dos descendentes (Trivers, 1972; Dawkins & Carlisle, 1976) baseia-se em argumentos semelhantes.

Existe uma outra razão para considerar com a maior atenção todos os dados disponíveis sobre os custos e benefícios deste sistema de cuidados parentais. Esta prende-se com as considerações feitas nos pontos anteriores a propósito da guarda pelo macho e pela fêmea.

Para um macho seria, como se argumentou antes, vantajoso que a fêmea abandone o ninho permitindo assim o acesso de outras fêmeas. Para uma fêmea os custos dos cuidados parentais tenderão a exprimir-se por uma produção

diminuída de ovos e portanto haveria vantagens em abandonar o ninho.

Os meus próprios argumentos apontam assim para uma forte instabilidade da guarda e de mais cuidados biparentais e fazem prever uma maior tendência para a fêmea abandonar o ninho e para o macho receber posturas de outras fêmeas.

A análise das relações evolutivas mostrou que a guarda e outras formas de cuidado biparental são particularmente instáveis, surgindo fortemente associadas a mudanças do sexo que cuida, tanto com a guarda paterna como com a materna. No entanto no caso da guarda de ovos, a guarda biparental surge mais estreitamente associada com a guarda exclusivamente materna do que com a guarda exclusivamente paterna. Se a interpretação proposta quanto aos custos e benefícios para ambos os sexos estivesse correcta seria de esperar o contrário.

Assim, nem os meus argumentos parecem aplicáveis nem se comprovam as hipóteses de autores anteriores segundo as quais a guarda biparental constituiria uma adaptação a pressões extremas de competição e predação.

Nos salmonídeos, como já se disse, em cada desova a unidade reprodutiva é constituída por uma fêmea e um ou mais machos. O macho dominante permanece em estreita proximidade da fêmea e há, até certo ponto, formação de um par. Na maioria das espécies, após o termo da desova de uma fêmea os machos abandonam o local e procuram outras fêmeas.

As fêmeas nada têm a perder em permanecer junto à postura defendendo-a das tentativas de outras fêmeas para escavar ninhos no mesmo lugar. Uma vez que muitas espécies de salmonídeos se reproduzem apenas uma vez na vida não há qualquer fecundidade futura a perder e as fêmeas gastam as últimas energias que lhes restam na protecção da sua descendência.

Os machos, pelo contrário, não esgotam toda a sua reserva de esperma numa desova e são capazes de fertilizar novas posturas (Mathisen, 1962). Abandonar os ovos e procurar novas oportunidades de fertilização corresponde ao comportamento que seria de esperar dos machos num sistema desta natureza.

Os parágrafos anteriores mostram claramente que a concordância entre os factos e as hipóteses propostas para os interpretar (pelo menos na forma crua como foram formuladas) não é minimamente satisfatória.

Creio que na raiz destas dificuldades estão dois pontos principais: a heterogeneidade das origens dos cuidados biparentais e a não distinção entre hipóteses relativas à origem do cuidado biparental e hipóteses relativas à sua estabilidade.

Finalmente, quando se fazem generalizações acerca do que são os custos e benefícios prováveis para um sexo, não se averigua muitas vezes com suficiente atenção se existem circunstâncias especiais em que as generalizações não são aplicáveis. Estas "circunstâncias excepcionais" podem, como tentarei mostrar em seguida, fornecer pistas sobre as condições em que a monogamia pode ser explicável no quadro de hipóteses proposto a propósito da guarda masculina e feminina.

Em termos gerais parece seguro afirmar que num padrão de cuidados biparentais estrito, o sucesso reprodutor do macho está limitado pela produção de ovos pela fêmea. No entanto, esta limitação pode não ser uma consequência directa do cuidado biparental, podendo ser anterior ao seu aparecimento. Deve ser este o caso, nomeadamente se na história evolutiva anterior de um grupo este se instalou num biotópo onde os ninhos apenas permitem a deposição de um número muito pequeno de ovos ou se o macho apresenta formas de cuidado muito especializadas que o impedem de cuidar simultaneamente de várias posturas. A fêmea por sua vez não tem o seu sucesso diminuído pela presença do macho. De facto, **no caso da fêmea o sucesso reprodutor depende acima de tudo do número de ovos que é capaz de produzir e não da obtenção de mais parceiros.**

O impacto da guarda dos ovos de uma postura na fecundidade futura da fêmea e na sua esperança de vida dependerá de factores que não são inerentes à monogamia em si mas ao contexto ecológico em que ela ocorre.

Assim por exemplo, se a guarda tem lugar em latitudes elevadas e numa estação em que não há grandes oportunidades de ingerir alimentos, o seu impacto será mínimo. O mesmo acontecerá se a fêmea for semélpara.

Pelo contrário, em espécies de latitudes baixas e especialmente se a reprodução se realiza num período de alimentação intensa e a estação reprodutora é longa, a guarda poderá significar para a fêmea perdas importantes de fecundidade futura.

Finalmente, o impacto do esforço de guarda no sucesso reprodutor futuro será variável com as exigências maiores ou menores de cuidado parental que as condições do meio impõem e com a forma como a contribuição do macho ajuda ou não a reduzi-las.

Em alguns casos pode invocar-se um benefício para ambos os sexos: a segurança de existir um parceiro disponível. No entanto, este argumento só é aplicável em espécies em que os pares permanecem unidos após cada ciclo de reprodução. Se isto é verdade para as espécies de *Amphiprion*, para *Typhlogobius californiensis* e alguns outros casos, para muitas outras espécies

(nomeadamente ciclídeos) os pares parecem poder-se desmembrar no termo de um ciclo de reprodução (Barlow, 1984).

As considerações anteriores não constituem ainda hipóteses acerca da evolução da guarda biparental.

Uma hipótese evolutiva propõe-se explicar como e em que condições uma dada organização de comportamentos ou de outros caracteres deu origem a uma outra. Do mesmo modo, uma hipótese de estabilidade propõe-se explicar em que condições as diferentes pressões que se exercem no funcionamento de uma organização tendem a estabilizá-la relativamente a determinadas vias de mudança.

Considerar custos e benefícios constitui um primeiro passo, mas não é ainda equivalente a propor uma hipótese.

É fácil de verificar por exemplo, que os cetáceos têm necessidade de vir respirar à superfície. No entanto nenhum zoólogo poria a questão de saber porque razão não terão estes animais adquirido guelras na sua evolução. Por muito vantajosa que fosse a sua presença em abstrato, todos sabemos que nem sempre a história faz surgir as transformações que nos parecem vantajosas.

A verdade é que no domínio da evolução dos comportamentos este "bom senso zoológico" não é sempre mantido.

A hipótese de Gross & Sargent (1985) como antes a hipótese de Baylis (1981) (ver Parte I - Capítulo 4) sobre as pressões de predação e competição e o seu papel na evolução da monogamia é, quando muito, uma hipótese acerca de uma situação ecológica que favorecerá a emergência de cuidados biparentais. Pode ser igualmente interpretada como uma hipótese acerca da estabilidade dos cuidados biparentais.

Se uma linhagem é monogâmica e se instalou num biótopo onde as exigências da guarda são extremas, os pares que porventura se desmembrem terão poucas hipóteses de deixar descendentes. Por outras palavras: grandes exigências de esforço de guarda tenderão a estabilizar relações monogâmicas pré-existentes.

Não se pode dizer o mesmo do papel das condições do meio na génese do cuidado biparental.

As condições do meio não geram por si as respostas adaptativas das populações. Em função do estado anterior da sua organização e das linhas de variação que ela permite, cada linhagem poderá modificar-se de um número limitado de modos. As condições ambientais poderão favorecer diferencialmente certas formas de mudança em detrimento de outras.

Até que ponto uma linhagem poderá responder a pressões intensas de competição e predação de ovos pela união de dois progenitores dependerá

muito do que era o seu modo de comportamento anterior. Abandonar os ovos fora do alcance dos predadores, a viviparidade e a incubação oral, poderiam ser outras soluções para o mesmo problema. Nem todos os organismos terão a possibilidade de enveredar por qualquer delas. A maioria certamente poderá adoptar apenas uma solução, ou simplesmente não ser capaz de encontrar uma resposta adaptativa e extinguir-se.

Críticas da mesma ordem aplicam-se de igual modo aos meus próprios argumentos a propósito dos custos e benefícios para cada sexo, resultantes da guarda.

A saída para este impasse (ou pelo menos algum progresso), poderá resultar da consideração das diferentes origens possíveis para a monogamia e a guarda biparental.

Quando a formação do par resulta de restrições socio-espaciais independentes do cuidado com os descendentes, como nos pomacentrídeos que dependem de anêmonas e nos gobídeos que residem em cavidades, a mobilidade dos indivíduos fora dos locais de abrigo e residência é mínima.

Nestas condições os factores que mantêm os parceiros juntos pouco têm a ver com a guarda.

Se numa linhagem sujeita a estas restrições era o macho que guardava nas formas ancestrais, poderá continuar a fazê-lo. A presença da fêmea não diminui as possibilidades de novos acasalamientos que já estavam excluídos dadas as restrições espaciais.

Do mesmo modo, se a forma ancestral tinha guarda feminina ela poderá continuar dado que a presença do macho não irá, em princípio, afectar as possibilidades de a fêmea realizar a guarda.

Por outras palavras, quando os pares se formam por restrição espacial o sucesso reprodutor de cada membro do par ficará indissociavelmente vinculado ao sucesso reprodutor do parceiro, sem possibilidade de alternativas.

Se haverá ou não cuidados e no caso afirmativo qual dos sexos o realiza e até que ponto haverá colaboração e divisão de trabalho, dependerá provavelmente da natureza dos comportamentos da linhagem de origem e de ajustamentos posteriores que permitam um incremento da eficiência de ambos os parceiros.

O género *Amphiprion* parece ilustrar esta situação. Nos pomacentrídeos é geralmente o macho que guarda os ovos (Thresher, 1984).

Nas espécies de *Amphiprion* a fêmea alimenta-se activamente e o seu principal contributo para a protecção dos ovos é a participação na defesa do território. É o macho que executa os cuidados parentais directos tal como nos

seus prováveis ancestrais não monogâmicos.

Ambos os progenitores parecem operar dentro do único canal deixado aberto pelos constrangimentos do sistema ancestral no sentido de aumentar a eficiência da reprodução de ambos. Neste caso, já que o aumento do número de descendentes está limitado para ambos os sexos pelo número de ovos que a fêmea produz, a única via disponível consistirá em aumentar a protecção dada a cada zigoto.

Se esta opção for vantajosa, isto é, se uma diminuição do risco que cada descendente corre compensar a redução do seu número, poderão criar-se condições para o surgimento de formas de cuidado que levem à produção de descendentes maiores quando a protecção parental termina. Ovos maiores permitem, como já se viu, abreviar ou omitir a fase larvar e reduzir assim o tempo em que os descendentes estão sujeitos às vicissitudes da vida planctónica.

É interessante verificar que no género *Amphiprion* os ovos são maiores que na maioria dos pomacentrídeos. Os peixes nascem bastante grandes e iniciam muito rapidamente a vida bântica (Thresher, 1984).

No góbídeo biparental *Signigobius biocellatus* o macho guarda os ovos grandes e pouco numerosos num buraco cuja entrada é em seguida fechada pela fêmea, permanecendo o macho lá dentro. Os mesmos princípios ilustrados em *Amphiprion* aplicam-se de novo a este caso. Tal como nos pomacentrídeos a condição mais frequente nos góbídeos é a poliginia sequencial com guarda de ovos pelo macho. Encontra-se assim, novamente, nesta espécie a continuação na forma monogâmica da guarda de ovos pelo macho, característica dos seus antepassados não monogâmicos.

Do mesmo modo, também neste caso se observa um aumento do tamanho dos ovos em comparação com as formas não monogâmicas e o prolongamento do cuidado parental até uma fase mais avançada do desenvolvimento. Só que no caso de *S. biocellatus* o fenómeno é ainda mais acentuado que em *Amphiprion*.

Como se disse, o macho é encerrado pela fêmea juntamente com os grandes ovos num buraco que a fêmea guarda e abre periodicamente. Ao fim de alguns dias, emerge um único juvenil grande e bântico que provavelmente se alimentou dos restantes embriões (Hudson, 1977). É de notar que esta é a única espécie marinha de góbídeo com desenvolvimento directo que se conhece.

É igualmente interessante verificar que as únicas espécies de pomacentrídeos que guardam larvas e as alimentam têm cuidado biparental (Robertson, 1973; Baylis, 1981).

Os balistídeos, que são também uma das raras famílias marinhas onde

ocorre guarda de larvas, apresentam igualmente alguns casos de guarda biparental (Barlow, 1984).

Os casos conhecidos e até agora considerados estão portanto de acordo com as hipóteses evolutivas formuladas acima, a saber:

1. Na transição de uma forma de cuidado uniparental para uma forma de cuidado biparental a organização dos cuidados é primariamente determinada pela organização existente na forma ancestral;
2. Uma das poucas vias abertas aos pares para incrementar o seu sucesso reprodutor consiste na produção de ovos maiores e estender a protecção até um grau mais avançado de desenvolvimento. No entanto, esta opção só será favorável se os ganhos resultantes da maior protecção de cada descendente individual compensarem a redução de fecundidade imposta pelo aumento de tamanho de cada ovo;
3. Uma vez surgida uma forma de cuidado biparental estendida às larvas e juvenis, mesmo que as condições sejam muito diferentes das que favoreceram a sua gênese, em muitos habitats as pressões de predação de ovos e larvas ou competição para os locais de reprodução podem ser suficientemente fortes para estabilizarem a guarda conjunta.

A radiação explosiva dos ciclídeos, que chegam a apresentar centenas de espécies num mesmo lago, é provavelmente um exemplo. Os comportamentos parentais especializados permitiram a estes peixes implantar-se e reproduzir-se numa grande variedade de biótopos tropicais. As acções parentais permitem criar condições para o desenvolvimento dos ovos nos mais variados substratos e com a mesma produção de ovos podem originar muitos mais descendentes viáveis que outras famílias sem guarda. Por sua vez, a grande densidade que atingem, criando condições de competição e predação muito fortes, deve contribuir para estabilizar a guarda biparental.

A formação de pares sem constrangimentos espaciais estritos deve provavelmente implicar um cenário diferente.

Se a guarda biparental resultou de formas ancestrais com guarda pelo macho, só é de esperar a sua emergência em linhagens em que se encontrava muito restringido o tamanho dos ninhos ou em que a intensidade dos cuidados

parentais impedia os machos de acumular as posturas de várias fêmeas. Se o macho estava impedido de obter novos acasalamentos não teria muito a ganhar em expulsar a fêmea.

Um primeiro passo para a permanência da fêmea junto ao ninho, após a postura, poderia resultar de comportamentos da fêmea tendentes a defender as posturas das tentativas de outras fêmeas de utilizar o mesmo local para desovar, destruindo os ovos já presentes. Isto seria semelhante ao que ocorre com as fêmeas de salmonídeos que ficam na zona onde estão os ovos e impedem outras de escavar ninhos nos locais onde desovaram. Só que neste caso, apenas seria de esperar "tolerância" do macho em relação a este comportamento se se encontrava à partida incapacitado para acumular mais ovos no ninho.

Este cenário que na fase inicial envolve intensa competição entre fêmeas e relativa passividade dos machos foi sugerido pelos meus próprios trabalhos em *Salaria pavo* (*Blenniidae*) (Almada, 1989b). Na população desta espécie que estudei na Ria Formosa, os machos raramente abandonam os ninhos para cortejar as fêmeas que têm comportamentos especializados de exibição e competem agressivamente entre si pela prioridade de acesso aos ninhos (ver secção 1.1.9.). Aparentemente, os machos de uma espécie muito próxima (*Salaria basilisca*) expulsam as fêmeas que se aproximam do ninho para desovar, quando este se encontra já repleto de ovos (Heymer, 1987). Lejeune (1985) observou igualmente competição, por vezes intensa, entre fêmeas pelo acesso aos ninhos em espécies do género *Symphodus* (*Labridae*).

As observações referidas acima dão, portanto, uma ideia do que podem ter sido os primeiros estádios da transformação da guarda pelo macho em guarda biparental, numa situação em que os machos não pudessem cuidar de um número de ovos superior à postura de uma fêmea.

Estaria assim aberta a via para a evolução de cooperação na defesa do ninho e formação de pares estáveis, base a partir da qual poderia surgir mais tarde a participação directa da fêmea no cuidado dos ovos.

Uma vez iniciado o processo, as circunstâncias ecológicas poderão afectar o balanço de custos e benefícios entre perder em número de descendentes e ganhar em acréscimo das probabilidades de sobrevivência de cada um.

A partir da formação do par o processo de especialização da guarda, o aumento do tamanho dos ovos, e a extensão da guarda às larvas e juvenis poderia operar como agentes estabilizadores, tal como no caso anterior. A colonização de novos biotópos facilitada por estas características poderá ter também o efeito de estabilização já referido.

O modelo acima proposto explicaria a origem da guarda biparental sem restrições espaciais dos pares, em latitudes baixas ou médias, a partir de formas ancestrais com guarda pelo macho e em que as fêmeas faziam posturas múltiplas.

Finalmente, falta encarar a possibilidade de a guarda biparental se originar a partir de formas ancestrais com guarda pela fêmea.

Em latitudes elevadas as fêmeas tendem, como já se disse, a realizar uma única postura por ano. Os machos tendem a dissociar-se do ninho e a procurar outras fêmeas após a postura. No entanto, se as probabilidades de encontrar outras fêmeas forem muito baixas, seja porque a sua densidade é pequena ou porque as posturas são muito sincronizadas, o macho pouco ou nada terá a perder em ficar junto ao ninho e contribuir para a defesa da postura. É de salientar que mesmo que a certeza de paternidade não seja elevada, são concebíveis situações em que um macho pode conseguir maior aptidão contribuindo para a defesa de ovos que tem alguma probabilidade de ter fertilizado, do que abandonando-os. Basta para isso que a probabilidade de novos acasalamentos seja muito baixa.

Os comportamentos agonísticos frequentemente já envolvidos nas disputas com outros machos antes das posturas pré-adaptam este sexo para a defesa do local de postura. Trata-se de continuar a defender o lugar que já se tinha defendido antes.

Esta explicação parece adequar-se excelentemente aos casos em que um par de salmonídeos defende o local em que efectuou a postura.

Em conclusão, as hipóteses propostas acima apontam para três cenários distintos para a origem da guarda biparental:

1. Formação de pares na sequência de restrições espaciais extremas;
2. Exiguidade dos locais de postura e associação de uma fêmea a um macho parental;
3. Escassez de oportunidades de novos acasalamentos e associação de um macho a uma fêmea parental.

Em todos os cenários uma suposição importante é a de que a passagem do estado uniparental a biparental teve como correlato a compensação da redução de fecundidade por uma maior protecção de cada descendente. Estas hipóteses

prevêm, portanto, uma correlação entre guarda biparental por um lado e ovos grandes e guarda estendida às larvas ou desenvolvimento directo por outro. Esta é uma previsão que trabalhos comparativos detalhados poderão no futuro vir a testar.

Finalmente, em todos os cenários, admite-se que a guarda biparental deve ter permitido a colonização de habitats já fortemente povoados.

As circunstâncias ecológicas são encaradas como factores potenciais de estabilização da guarda biparental através de pressões de predação de ovos e larvas e/ou competição pelos locais de postura. Não são no entanto, e contrariamente às hipóteses formuladas em trabalhos anteriores, invocadas para explicar directamente a génese dos cuidados biparentais.

Que previsões faz este conjunto de hipóteses se as pressões de predação e competição forem aliviadas ?

A resposta não é linear.

Em princípio pode supor-se que qualquer dos progenitores terá possibilidades de abandonar o parceiro.

Em latitudes baixas ou médias as fêmeas terão maiores probabilidades de abandonar o ninho já que podem obter novas posturas através de uma maior dedicação de tempo à alimentação. Os machos nestas condições poderiam ganhar em permanecer num ninho, em lugar de ter que estabelecer um novo território. Por outras palavras, se os argumentos que propus acerca de custos e benefícios para machos e fêmeas estiverem correctos, o relaxamento das pressões ambientais em baixas latitudes favorecerá a reversão da guarda biparental para a guarda masculina.

Em latitudes elevadas os machos terão mais possibilidades de abandonar o par, já que as suas reservas de esperma não se esgotam numa desova, desde que a densidade de fêmeas potencialmente prontas a desovar seja considerável. O sistema nestas latitudes tenderia a evoluir assim para a guarda de ovos pela fêmea.

No entanto, estas generalizações não têm em conta possíveis especializações de divisão de trabalho ocorridas durante a fase biparental.

Como já se referiu, em vários ciclídeos observa-se uma divisão entre a guarda periférica do território pelo macho e o cuidado dos ovos pela fêmea (Barlow, 1974; Keenleyside, 1979; McKaye, 1984).

Em muitas linhagens os machos estão provavelmente pré-adaptados para se desligarem da fêmea através de um processo simples: aumento da área patrulhada e inclusão no território de novos lugares de nidificação onde se podem instalar mais fêmeas.

Os machos podem estar em primeiro lugar pré-adaptados para uma divisão de trabalho em que se ocupam predominantemente da defesa num sistema biparental derivado de guarda masculina, dado o maior desenvolvimento dos comportamentos agonísticos deste sexo envolvidos na formação dos territórios. Por seu turno as fêmeas teriam a ganhar em concentrar-se em actividades que implicassem um menor consumo de energia, reduzindo assim as perdas de fecundidade futura. Se o par se mantiver unido durante mais que um ciclo de reprodução, a vantagem para a fêmea será também uma vantagem para o macho cujo sucesso reprodutor estará limitado pela fecundidade da fêmea.

Esta parece ser, portanto, a divisão de trabalho de mais fácil emergência num sistema biparental, especialmente se tiver tido origem na guarda masculina.

A maior associação da guarda de ovos biparental com a guarda de ovos pela fêmea, revelada pela análise quantitativa, pode reflectir esta tripla origem da guarda materna:

- em altas latitudes, a partir de formas sem cuidados;
- ainda em altas latitudes, a partir de uma forma de guarda materna com passagem ao estado biparental e reversão para a guarda materna; em baixas latitudes, a partir de uma forma de
- guarda paterna com passagem por um estado biparental e derivação para guarda materna.

De acordo com as hipóteses acima propostas um estágio biparental pode, em muitos casos, favorecer a passagem da guarda masculina para a guarda feminina (terceira hipótese no parágrafo anterior).

Propus igualmente que um estágio de guarda biparental pode ter, em muitos casos, favorecido a origem da guarda de larvas. Por desintegração, de acordo com a terceira hipótese do parágrafo anterior, este sistema poderá ter originado formas de guarda de larvas pela fêmea. Do mesmo modo, uma fase biparental seguida de desintegração e reversão para a guarda paterna pode ter servido de intermediário entre a guarda de ovos pelo macho e a guarda de ovos e larvas pelo macho.

1.2.3. Formas de incubação oral

1) CARACTERES ETOLÓGICOS

Independente do sexo que as pratica, as formas de incubação oral são claramente derivadas de formas de guarda de ovos e de formas de guarda de ovos e larvas.

Para além das afinidades reveladas pela análise filogenética, toda a evidência etológica aponta no mesmo sentido.

Normalmente a incubação tem início num território defendido por um macho ou por um par (Keenleyside, 1979; McKaye, 1984; Thresher, 1984).

O local de desova pode ser uma cavidade na rocha ou mesmo uma simples depressão em substrato móvel.

Após a desova os ovos demersais, muitas vezes com claros vestígios de estruturas de adesão herdadas de ancestrais com guarda, são recolhidos com a boca permanecendo na cavidade oral ou, muito mais raramente, na cavidade peribranqueal.

Muitas espécies com guarda, além da manipulação oral dos ovos recolhem as larvas com a boca protegendo-as em situações de perigo ou durante o seu transporte de um local para outro (por exemplo muitos ciclídeos (Baerends & Baerends-van Roon, 1950)). Do mesmo modo, quando as larvas se afastam muito do ninho são recolhidas com a boca e transportadas até às suas proximidades sendo em seguida "cuspidas" (por exemplo, *Cichlidae*, *Gasterosteidae* e *Belontiidae*). A frequência destes comportamentos em peixes com guarda indica que estas operações de manipulação oral de ovos e larvas devem ter conduzido com relativa facilidade aos comportamentos de incubação.

Quanto ao sexo que incuba, as relações variam muito. Ocorre incubação:

- pelo macho sozinho: muitos *Opistognathidae*, muitos *Apogonidae*, e alguns *Cichlidae*;
- por um macho guardado por uma fêmea: em alguns *Apogonidae*;
- por uma fêmea sozinha: em muitos *Cichlidae*; (Keenleyside, 1979; Thresher, 1984).

A incubação surgiu tanto em linhagens com guarda de ovos como em linhagens com guarda de ovos e larvas.

Entre os Perciformes marinhos da subordem Percoidei as famílias Ophistognathidae, Grammidae e Pseudochromidae fazem parte de um grupo aparentemente derivado de uma forma ancestral com grandes afinidades com os actuais serranídeos (Thresher, 1984). Algumas espécies deste grupo têm guarda de ovos pelo macho. Noutras o mesmo sexo pratica incubação oral.

Thresher (1984) supõe que a guarda de ovos tenha tido neste grupo origem em formas com incubação oral. Pessoalmente penso que a evidência disponível aponta para a interpretação inversa. Mesmo nas formas com incubação oral os ovos das espécies deste grupo possuem filamentos de adesão e formam uma bola coerente que o macho depois recolhe na boca. São além disso, libertados em um ninho antes do macho os recolher. A não ser que se admita um ciclo, guarda -> incubação oral -> guarda, na evolução destes peixes, não vejo qualquer argumento lógico para considerar a incubação anterior à guarda. O autor acima citado de resto não apresenta nenhuma evidência em apoio do seu ponto de vista.

Nos ciclídeos as espécies que não praticam incubação oral têm guarda biparental ou materna que se estende às larvas e juvenis. Quanto a esta família todos os autores concordam que a condição ancestral foi a guarda biparental de ovos e larvas.

Após a incubação dos ovos na boca, as larvas das espécies de água doce podem ser guardadas (por exemplo Cichlidae). Nas formas marinhas eclodem larvas que iniciam imediatamente a vida planctónica (por exemplo Ophistognathidae).

Aplica-se portanto à incubação oral a mesma diferenciação entre padrões de ontogenia de formas marinhas e de água doce que se estabeleceu a propósito da guarda.

11) CARACTERES DOS OVOS

Balon (1975, 1984) considera que os ovos dos peixes com incubação oral são maiores que os ovos guardados. Teriam além disso elevadas concentrações de lípidos em particular de carotenóides. Estes últimos actuam como pigmentos respiratórios auxiliares que permitem a libertação intracelular de oxigénio metabólico. Seriam particularmente importantes para a sobrevivência dos ovos num meio confinado e pobre em oxigénio como a cavidade bucal de um progenitor.

Esta ideia deve ser no entanto encarada com precaução. Nas formas marinhas os ovos incubados oralmente podem ser tanto ou mais pequenos que os ovos guardados de famílias afins e originam larvas que iniciam imediatamente a vida planctónica (por exemplo *Ophistognathidae* e *Apogonidae*).

iii) INCIDÊNCIA ECOLÓGICA

Uma das características desta forma de cuidado quando comparada com as anteriores é a sua independência relativamente a qualquer tipo de substrato, excepto na oviposição. Ao apresentar os dados relativos à distribuição ecológica já se mostrou como a incubação oral ocorre com incidência especial em famílias capazes de se reproduzir em meios diversos quanto à salinidade. Ciclídeos com incubação oral podem encontrar-se em estuários e lagunas litorais. No mar, no grupo dos pseudocromídeos, enquanto as formas com guarda são especialmente abundantes em substratos duros, formas com incubação oral ocorrem com frequência em substratos móveis, por vezes em buracos na areia (é o caso dos *Ophistognathidae* (Thresher, 1984).

Parece justificada, portanto, a generalização de que a passagem da guarda à incubação oral permite às linhagens em que ocorre colonizar com eficiência ambientes em que o nível da água é variável, como os estuários, e biótopos com substrato móvel muitas vezes ricos em sedimentos finos onde escasseiam os substratos duros normalmente necessários à guarda de ovos.

Relativamente às condições bióticas a incubação oral permite, pelo menos aos ciclídeos, ocupar biótopos muito saturados de espécies, onde a predação de ovos e a competição para o substrato são extremas como ocorre frequentemente nos grandes lagos africanos (Fryer & Iles, 1972; McKaye, 1984).

Em alguns destes biótopos, onde se aglomeram por vezes centenas de espécies de ciclídeos, muitos dos quais são endémicos, evoluíram espécies especializadas em "roubar" os ovos aos progenitores que os incubam na boca (McKaye, 1984).

A competição para o substrato de desova é tão intensa que em várias linhagens destes ciclídeos evoluíram espécies que efectuem a desova e a recolha dos ovos com a boca em água livre.

iv) ASPECTOS BIOENERGÉTICOS, ECONÓMICOS E TEMPORAIS E HIPÓTESES RELATIVAS À EVOLUÇÃO DA INCUBAÇÃO ORAL

Aparentemente, a incubação oral é um processo com custos importantes para o progenitor que incuba. Normalmente, o peixe que incuba não pode alimentar-se durante todo o tempo que dura o processo, embora em alguns ciclídeos pareça possível a obtenção de algum alimento por filtração de plâncton.

Para as fêmeas, os custos para a fecundidade futura são provavelmente ainda mais intensos do que no caso da guarda de ovos que permite muitas vezes ao peixe consumir alguns alimentos nas imediações do ninho.

Para os machos, normalmente a incubação significa que o peixe só é capaz de cuidar dos ovos de uma única fêmea dadas as limitações de espaço da cavidade bucal.

São provavelmente estes custos pesados que limitam a frequência com que a incubação oral surgiu na evolução, já que aparentemente o número de transformações necessárias para se passar da guarda à incubação oral é em si pequeno.

O problema que se põe é semelhante ao referido a propósito da guarda biparental quando esta não é imposta por restrições espaciais.

A incubação implica provavelmente uma grande eficiência no cuidado de cada zigoto, à custa de uma redução do número de descendentes que é possível cuidar.

Pode supor-se que condições ecológicas particulares como a acumulação de sedimentos sobre os ovos tenham favorecido em algumas linhagens uma manipulação intensa destes. Transportar os ovos de um local que se tornou inadequado para outro, pode ter sido uma das primeiras formas de "passagem" da guarda para a incubação oral.

Em condições de grande pressão de predadores de ovos e/ou escassez de locais de nidificação, as formas capazes de recolher os ovos na boca rapidamente e mantê-los aí devem ter sido favorecidas.

Se uma linhagem com incubação oral incipiente colonizou biótopos particularmente desfavoráveis à guarda de ovos pode ter-se tornado inteiramente dependente da incubação oral para se reproduzir.

São concebíveis sequências deste tipo em que nunca se tenha chegado a gerar uma situação na qual uma menor fecundidade contra uma maior eficiência se apresentassem como "alternativas potenciais". Basta que num percurso

evolutivo uma linhagem se tenha tornado totalmente dependente da incubação oral por ausência de condições mínimas para a guarda de ovos.

Uma vez garantido um nível elevado de eficiência podem ter surgido condições que favoreceram secundariamente a emergência de ovos maiores, ainda que em menor número.

Nos ciclídeos, como já se referiu, a incubação oral surgiu a partir de um padrão ancestral de guarda biparental. No entanto, a incubação oral biparental no sentido de ambos os progenitores dividirem entre si a massa de ovos parece ser extremamente rara. Em algumas espécies de ciclídeos qualquer dos progenitores pode recolher os ovos. Na maioria, no entanto, apenas um deles o faz, geralmente a fêmea.

Nos apogonídeos é o macho que incuba, podendo a fêmea em algumas espécies manter-se junto dele contribuindo talvez para alguma protecção deste (Thresher, 1984).

Não se pode portanto generalizar sobre qual dos sexos tende a realizar a incubação oral. O facto de nos ciclídeos ser mais frequentemente a fêmea realizar a incubação oral pode dever-se simplesmente à divisão de trabalho, pré-existente nas formas ancestrais com guarda biparental.

Habitualmente quando há divisão de trabalho entre os membros de um par de ciclídeos é a fêmea que manipula mais directamente os ovos e as larvas (ver secção 1.2.2.).

Não é portanto de admirar que na passagem da guarda à incubação oral, seja mais frequentemente a fêmea que assume esse papel nos ciclídeos.

Seja qual for o determinismo da divisão de trabalho nos ciclídeos biparentais não parece aconselhável extrapolar para outros grupos.

Sem a formação de ligações prévias entre macho e fêmea, a transição mais provável na origem da incubação oral será a passagem da guarda, por um dos sexos, à incubação oral por esse mesmo sexo.

Tanto machos como fêmeas incorrem aparentemente em custos elevados (em comparação com a guarda) quando asseguram este tipo de cuidado: para as fêmeas, sob a forma de perda de fecundidade futura; para os machos, sob a forma de redução do número de zigotos que podem obter.

Finalmente, parece claro que a incubação oral não é estável numa forma biparental. Isto pode dever-se, em grande parte, a simples problemas logísticos. Haveria que introduzir na sequência de comportamentos um passo de repartição dos ovos. No entanto, por outro lado, qualquer diferença por marginal que seja entre os comportamentos de ambos os sexos na recolha dos ovos criará condições para que o outro parceiro possa eliminar os custos

deste cuidado, abandonando o local.

É de notar, que no caso da reprodução ocorrer em "pares" deve continuar a haver vantagens (tanto para a fêmea como para o macho) em que a fêmea não se ocupe da incubação.

Como já se disse a fecundidade de um par está limitada pela fecundidade da respectiva fêmea. Assim, o próprio macho terá a ganhar em que a fêmea se alimente e produza uma nova postura mais rapidamente.

Os apogonídeos que formam pares em que o macho incuba, limitando-se a fêmea a protegê-lo, são provavelmente um bom exemplo desta situação.

1.2.4. Transporte

Como se mostrou na análise das associações, as formas de transporte pelo macho ou pela fêmea constituem um grupo de cuidados largamente independente do grupo de cuidados discutido anteriormente (isto é, das formas de guarda e de incubação oral).

Para a maior parte das famílias não existem dados etológicos ou bioenergéticos minimamente esclarecedores dos caminhos evolutivos prováveis que estiveram na origem do transporte.

Em alguns singnatídeos existem estruturas especializadas, tanto no macho como na fêmea, envolvidas na transferência de ovos e respectivo transporte. Em *Hippocampus*, a fêmea introduz a longa papila genital na bolsa que o macho possui na face ventral. Durante a sua emissão, os ovos são fertilizados, desenvolvendo-se depois na bolsa do macho.

Nesta família existem espécies que representam todas as gradações entre a simples produção de ovos planctónicos (na grande maioria das espécies tropicais (Thresher, 1984)), passando pelas formas em que o macho transporta os ovos sobre o ventre até às que apresentam uma bolsa fechada (Nelson, 1984).

Os antenarídeos proporcionam outra pista interessante: só se conhece transporte numa única espécie: *Antennarius caudimaculatus* (Pietsch & Grobecker, 1980). Neste caso os ovos têm longos filamentos de adesão e ficam presos ao corpo do macho. As restantes espécies têm ovos que são emitidos numa matriz resultante da expulsão da mucosa ovárica que envolve os folículos.

Durante o acasalamento, o macho permanece nas imediações da fêmea e parece manipular a abertura genital desta pouco antes da libertação da massa

de ovos. Durante a postura, ambos se elevam na água e aproximam brevemente as zonas genitais quando a expulsão se inicia. A massa de ovos deriva depois ao sabor das correntes (Thresher, 1984).

Já se referiu o gancho existente na cabeça dos machos, de onde os ovos ficam pendentes, em *Kurtus* spp. (*Kurtidae*).

Nos dactiloscópidos os ovos são protegidos debaixo da barbatana peitoral (Barlow, 1981).

Pode supor-se que o transporte resultou numa primeira fase, da adesão ao corpo de um progenitor, de ovos com estruturas adesivas como filamentos coriônicos que primitivamente tinham por função ligar os ovos a plantas, a outros substratos, ou entre si.

Se esta adesão acidental trouxer vantagens para os ovos, pode ter favorecido modificações no corpo do progenitor facilitando a sua retenção eficaz.

Este processo terá maiores probabilidades de ocorrer se na linhagem ancestral tiver existido contacto estreito do macho e da fêmea durante a fertilização. Uma vez surgidas estruturas especiais de retenção de ovos, estas podem ter tido, pelo seu simples efeito visual, um papel epigâmico, actuando como fonte de atracção e orientação para o sexo oposto.

Os parceiros que colocassem os ovos na estrutura apropriada obteriam, por sua vez, maiores probabilidades de sobrevivência dos seus descendentes.

Já se referiu a gradação existente entre a guarda de ovos que ficam sob o ventre e o seu transporte. Os dados referentes aos singnatídeos e aos antenarídeos são consistentes com a interpretação exposta nos parágrafos anteriores. Todas estas hipóteses são, no entanto, extremamente conjecturais até haver dados etológicos detalhados para mais famílias.

Os únicos pontos que vale a pena reter são:

1. A importância provável de ovos com estruturas de adesão, como pré-condição para a sua fixação ao corpo de um progenitor;
2. A eventual interligação entre funções epigâmicas e protecção dos descendentes na evolução das estruturas de transporte;
3. A importância provável, pelo menos nas fases iniciais da evolução do transporte, da união próxima dos corpos durante a fertilização.

Tal como a incubação oral, o transporte permitiu a alguns grupos colonizar habitats de transição, como os estuários (por exemplo, *Syngnathidae*) e praias abrigadas onde escasseiam substratos duros (por exemplo, *Dactyloscopidae*). Estes últimos são a única família da subordem Blennioidei que povoa em números significativos as costas arenosas tropicais (Barlow, 1981). Todos ou outros bleniídeos dependem de substratos duros ou, mais excepcionalmente, dos povoamentos algais, para se reproduzir por guarda masculina de ovos (à exceção das formas vivíparas).

Tal como no caso da incubação oral, e possivelmente por razões semelhantes, a "colaboração" entre os parceiros parece fortemente inviável. Não se conhece nenhuma ocorrência de transporte biparental.

1.2.5. Gestação interna

Também no caso desta forma de cuidado, a análise de associações revelou uma assinalável independência em relação aos grupos anteriores, apesar de haver algumas famílias com gestação interna pela fêmea e guarda de ovos pelo macho.

1) CARACTERES ETOLÓGICOS

A etologia da gestação interna é razoavelmente conhecida nos poecilídeos (por exemplo, Clark & Aronson, 1951; Baerends *et al.*, 1955; Rosen & Tucker, 1961) e mais fragmentariamente nos scorpaenídeos (Helvey, 1982).

A primeira condição para a emergência de gestação interna é a existência de fertilização dos óvulos no corpo da fêmea. Em várias famílias com gestação interna ocorrem diversos tipos de órgãos intromitentes, com origens ontogenéticas diversas, que surgiram independentemente e asseguram esta função.

É interessante verificar que existe uma convergência notável entre os padrões de corte dos poecilídeos e os de alguns tubarões cuja etologia é conhecida (por exemplo, *Sphyrna tiburo* (Myrberg & Gruber, 1974)). Estas semelhanças parecem estar em relação com a logística da fertilização interna e

da cópula entre animais que se movem nadando activamente.

Movimentos como barrar o caminho à fêmea, encurvar o corpo e inclinar o ventre na direcção desta têm um importante papel na corte e na cópula.

Caracteristicamente, existe uma competição intensa entre os machos com interacções agonísticas bem estruturadas. Estes, podem estabelecer territórios espaçando-se e cortejando todas as fêmeas que atravessem a área defendida (Constantz, 1975). Alternativamente, em vez de territórios numa área estável os machos podem mover-se em grupos com as fêmeas, estabelecendo-se entre eles uma ordem de dominância. Esta traduz-se pela prioridade dos machos dominantes no acesso às fêmeas.

Numa mesma espécie (por exemplo, *Poeciliopsis occidentalis* (Constantz, 1975)) podem ocorrer machos territoriais e outros que fogem dos grandes machos mas se mantêm nas imediações dos seus territórios e procuram copular com as fêmeas que a eles se dirigem.

Em peixes do género *Sebastes* (*Scorpaenidae*), cada fêmea constitui o foco de disputas de grupos de machos que se congregam em torno dela.

Frequentemente os machos são pouco selectivos e cortejam e procuram copular com todas as fêmeas que passam ao seu alcance, por vezes mesmo fêmeas grávidas.

Não se conhecem espécies de peixes ósseos com gestação interna, com qualquer tipo de laços estáveis entre os sexos.

Na maioria dos casos o desenvolvimento decorre no interior da fêmea até à formação de um juvenil quer se trate de formas ovovivíparas ou vivíparas (por exemplo, *Poeciliidae*, *Latimeriidae* (Balon, 1975)). Em alguns ofidióides emerge uma larva que embora nade activamente e seja parcialmente béntica não tem ainda a pigmentação do juvenil (Barlow, 1981). Aparentemente estas larvas podem acompanhar a mãe, sendo possível que se venha a confirmar a existência de guarda materna das larvas. Nos restantes casos, os juvenis não têm qualquer relação especial com a mãe depois do parto e são capazes de movimentos de natação, fuga e alimentação muito precisos e coordenados.

11) ASPECTOS BIOENERGÉTICOS, ECONÓMICOS E TEMPORAIS

Para os machos, existem importantes custos de competição embora não sejam necessariamente maiores que noutras formas de acasalamento.

Mesmo nas formas vivíparas os ovos são grandes ou muito grandes (Balon, 1975).

O número de descendentes é reduzido, indo de um por parto em *Latimeria* a muitas dezenas em alguns poecilídeos.

Os maiores ovos de qualquer peixe ósseo (os de *Latimeria calumnae*, com cerca de nove centímetros de diâmetro) encontram-se neste modo de reprodução.

A relação inversa entre o grau de protecção e o número de ovos, já referida para cuidados anteriores, encontra-se aqui de uma forma extrema.

Algumas espécies apresentam mecanismos que permitem compensar, embora apenas muito parcialmente, a redução de fecundidade imposta por este tipo de cuidado. As fêmeas de alguns poecilídeos (Balon, 1975) e alguns clinídeos (Gibson, 1982) apresentam superfecundação. Os óvulos vão amadurecendo e sendo fecundados mesmo durante o processo de gravidez. As reservas de vitelo são suplementadas por secreções maternas.

Assim cada fêmea vai parindo um pequeno número de juvenis e o espaço deixado vago é aproveitado pelos embriões mais avançados para continuarem o crescimento.

Frequentemente as fêmeas armazenam esperma durante semanas ou meses o que as torna autónomas, por longos períodos, da necessidade de se acasalar para fecundar os óvulos que vão amadurecendo.

Todos estes dispositivos contribuem para elevar o número de juvenis que é possível produzir no espaço restrito do corpo materno.

iii) INCIDÊNCIAS ECOLÓGICAS

Existem espécies com gestação interna numa grande variedade de habitats e não se revela uma predominância clara de determinado biótopo na distribuição deste cuidado.

O que sobressai da consideração da distribuição ecológica é a extrema versatilidade que este modo de reprodução parece conferir a algumas famílias.

Os poecilídeos representam uma das mais importantes radiações de teleosteos na América tropical e sub-tropical. Rios, estuários e lagunas costeiras, mesmo águas estagnadas de canais e pântanos podem ser colonizados por estes peixes, em grandes números.

Parecem especialmente efectivos em ambientes produtivos com níveis de água variável e frequentemente sem substratos duros ou outros suportes necessários à guarda.

A sua baixa fecundidade limita, aparentemente, a sua difusão para latitudes elevadas onde, com menos tempo útil por ano para o crescimento e

reprodução, não conseguem manter populações estáveis.

iv) HIPÓTESES ACERCA DA ORIGEM EVOLUTIVA DA GESTAÇÃO INTERNA

Há duas características marcantes na gestação interna: a fertilização dos óvulos no interior da fêmea e o seu grande tamanho.

Existem famílias em que não há gestação interna mas ocorre contacto íntimo das zonas genitais de ambos os sexos durante a postura e fertilização dos óvulos.

É notável a constatação que na ordem Ciprinodontiformes existe um número anormalmente elevado de famílias com gestação interna que deve ter evoluído independentemente duas ou mais vezes.

Na subordem Blennioidei da ordem Perciformes, a gestação interna evoluiu também independentemente em duas famílias distintas: **Clinidae** e **Labrisomidae** (Nelson, 1984).

Parecem portanto existir grupos particularmente susceptíveis de originar formas com gestação interna. Sugiro que os seus comportamentos de acasalamento e as características dos seus ovos devem desempenhar um papel fundamental nesta "propensão" para a gestação interna.

Torna-se, portanto, útil considerar a reprodução em famílias sem gestação interna mas estreitamente aparentadas com as que a possuem. Os ciprinodontídeos estão nesta situação.

Em *Cyprinodon* spp. a fertilização é externa. As fêmeas põem os ovos um a um ou em pequenos grupos ligando-os por filamentos de adesão às plantas aquáticas. Os machos estabelecem territórios que patrulham activamente e cortejam as fêmeas que penetram nas áreas por eles defendidas. Quando uma fêmea está receptiva ambos os parceiros se encaminham para junto de uma planta. Os machos unem estreitamente o corpo ao da fêmea, inclinando e dobrando a barbatana anal de modo a envolver em parte o corpo da fêmea (Kodric-Brown, 1977).

É interessante verificar que é precisamente a barbatana anal transformada que constitui o órgão copulatório dos poecilídeos que são igualmente Ciprinodontiformes.

Pode supor-se que a sequência que originou a gestação interna neste grupo se iniciou com uma forma ancestral em que nos acasalamentos os machos uniam estreitamente o corpo com o da fêmea, dobrando sobre ela a barbatana anal. Esta facilitaria provavelmente a condução do esperma até aos óvulos à medida

que eram postos, podendo contribuir também para evitar a interferência de esperma de outros machos que se encontrassem nas imediações.

Numa ordem próxima dos Ciprinodontiformes (os Atheriniformes), existem duas famílias cuja forma de reprodução é pouco mais elaborada que este estágio: Phallostethidae e Neostethidae (Baylis, 1981), ocorre fertilização interna mas a postura efectua-se quase imediatamente em seguida.

Nesta fase, as vantagens poderiam ser simplesmente uma maior segurança para ambos os progenitores de que os óvulos eram fertilizados e, eventualmente, para os machos, uma redução da competição do esperma de outros machos.

Se os óvulos eram em pequeno número, os riscos relativos de não fertilização de alguns deles seriam muito significativos para as fêmeas. No caso de serem postos pequenos números de cada vez, contribuiriam para facilitar a união íntima de macho e fêmea.

Num cenário em que poucos óvulos grandes são fertilizados através de actos repetidos de acasalamento, qualquer incremento na eficiência da fertilização traria uma vantagem sensível. Pelo contrário, se os óvulos fossem emitidos em massa e em grande número, seria eventualmente mais difícil realizar a sua fertilização junto ao corpo da fêmea. Nestas condições, seria mais simples lançar esperma em grandes quantidades na água, num espaço suficientemente vasto, para haver boas possibilidades de fecundar a maioria dos óvulos.

No caso de haver emissão de poucos óvulos grandes de cada vez, se existiam vantagens na intensificação da união dos peixes e no aumento da eficácia da fertilização, todas as modificações estruturais que facilitassem o processo seriam favorecidas.

A retenção dos óvulos fecundados no ovário seria o passo seguinte.

E de supor que estruturas de origem ovárica, como os filamentos coriônicos, fornecessem a base física desta transformação. Estruturas que antes serviam para fixar ovos demersais a um suporte podem ter, com algumas modificações, permitido a sua retenção no ovário.

Os Ciprinodontiformes, que têm fertilização externa, apresentam ovos demersais que são frequentemente fixados a algas ou a outras plantas aquáticas. *Oryzias latipes* (Oryziidae) ilustra bem o tipo de transformações a que me refiro. Os ovos têm longos filamentos coriônicos. Parte deles fica presa à vegetação mas alguns permanecem ligados ao corpo da fêmea, pendentes da abertura genital e aí se desenvolvem (Ono & Uematsu, 1957).

É curioso verificar que as espécies de clinídeos e labrisomídeos que

não apresentam gestação interna, colocam os ovos demersais, presos por filamentos coriônicos, em algas ou noutros suportes (Thresher, 1984).

Em rubricas anteriores tenho argumentado que a grande protecção conferida pela existência de cuidados parentais, deve ter criado condições que favoreceram o aumento secundário do tamanho dos ovos. No entanto, no caso da gestação interna é de supor que os ovos das formas ancestrais fossem já relativamente grandes.

Esta asserção nada tem que ver com a hipótese de Trivers (1972) sobre o papel do investimento nos cuidados maternos. Baseia-se em meras considerações logísticas.

O interior do corpo de uma fêmea é um ambiente certamente muito pobre em oxigénio. Para haver gestação interna os ovos têm que resistir a essas condições. Apesar da diminuição da relação superfície/volume com o aumento de tamanho, sinto-me na desconfortável posição de ter que argumentar que ovos grandes resistem melhor às condições impostas pela gestação interna. Ovos grandes têm uma maior superfície para expansão dos plexos respiratórios dos vasos vitelinos e uma maior quantidade de reservas de carotenóides, que actuam como fontes intracelulares de oxigénio metabólico. Por outro lado, ovos maiores, pela própria importância das reservas de vitelo no volume total, respiram em princípio menos por unidade de volume e de tempo. A mesma massa se fosse constituída por ovos muito pequenos e numerosos teria, desde o início, uma taxa metabólica de tal modo elevada que o desenvolvimento dificilmente poderia avançar.

Os ovos dos Ciprinodontiformes, mesmo quando a fertilização e o desenvolvimento são externos, são comparativamente grandes. Em muitas espécies o desenvolvimento e a taxa metabólica dos embriões podem retardar-se ou suspender-se quando as condições são desfavoráveis. Em alguns casos existem verdadeiras diapausas no desenvolvimento e o próprio ritmo cardíaco dos embriões pode sofrer reduções drásticas (Cunningham & Balon, 1986).

Estas características notáveis dos ovos dos Ciprinodontiformes evoluíram, provavelmente, de formas ancestrais que desovavam na vegetação marginal de estuários e outros locais sujeitos à acção das marés e à exposição periódica ao ar (ainda hoje um grande número de espécies desova nestes lugares). Estas características devem ter constituído pré-adaptações que permitiram a evolução neste grupo de dois modos de reprodução aparentemente muito diferentes: por um lado, a gestação interna; por outro lado, a produção de grandes ovos resistentes à secura que podem permanecer meses fora de água no barro de charcos temporários tropicais.

A partir da existência de fecundação interna e ovos relativamente grandes, tornou-se possível proteger o desenvolvimento dos embriões até emergir um juvenil capaz de se bastar a si próprio. Este estágio corresponde à gestação interna com ovoviviparidade. Destas teriam evoluído as formas verdadeiramente vivíparas que, em vez de colocar todos os nutrientes em reservas vitelinas, produzem ovos de tamanho moderado e vão suplementando as reservas do ovo com novos nutrientes à medida que os embriões se desenvolvem.

É curioso notar que, de acordo com esta hipótese, a união íntima das zonas genitais, que deve ter assegurado aos machos um elevado grau de certeza da paternidade e eficiência na reprodução, constituiu um primeiro passo para a evolução de um modo de reprodução que implica elevados graus de incerteza de paternidade e competição de esperma.

Continuarei a utilizar os exemplos do género *Cyprinodon* e dos poecilídeos para ilustrar o que podem ser formas com semelhanças com a forma ancestral e com a forma derivada do processo.

Os machos de *Cyprinodon* cortejam as fêmeas nos seus territórios e fertilizam os ovos um a um em união íntima do corpo com o da fêmea. A maior intensidade da competição dá-se antes, nas disputas pelo estabelecimento dos territórios. Os machos mais pequenos, sem território, actuam frequentemente como parasitas sexuais, interferindo nos acasalamentos. A sua acção pode ter sido uma das pressões que favoreceram a evolução da fecundação interna, nomeadamente o envolvimento da fêmea com a barbatana anal durante a fertilização.

Nos poecilídeos, depois do acasalamento o esperma é armazenado no corpo da fêmea que pode copular com muitos outros machos. A competição de esperma dificilmente poderia ser maior.

CAPÍTULO 2 - ALGUNS PROBLEMAS GERAIS SUSCITADOS PELO PRESENTE TRABALHO

2.1. EM JEITO DE BALANÇO

Ao concluir este trabalho tenho consciência de ter levantado mais problemas do que aqueles que resolvi. Não é isso que me preocupa.

Um trabalho científico não vale pela durabilidade dos seus resultados. O seu contributo mede-se pelos instrumentos que se criaram ou aperfeiçoaram e pelo lançamento de novas ideias, capazes de proporcionar uma maior compreensão dos factos e apontar novos caminhos à investigação.

Até que ponto este trabalho cumpre estes objectivos só a comunidade científica e o tempo poderão dizê-lo.

Ao empreender este estudo animaram-me algumas ideias mestras.

A primeira consistia na convicção de que é necessário e possível fazer do estudo da filogenia dos comportamentos dos peixes, uma disciplina rigorosa e objectiva, aplicar procedimentos precisos e reproductíveis e formular hipóteses testáveis.

Esta preocupação determinou o meu empenho em encontrar instrumentos estatísticos que permitissem confrontar os dados com hipóteses nulas e filtrar a informação para descortinar os padrões que permanecem para além da aparência imediata dos dados brutos.

Estou confiante em que o esforço feito foi compensador. Resultaram interpretações explícitas traduzidas por esquemas de relações evolutivas prováveis e hipóteses acerca das circunstâncias que devem ter determinado o curso dos acontecimentos.

Outros investigadores poderão confrontar as relações e hipóteses propostas com dados novos, resultantes dos progressos do conhecimento da biologia dos peixes e em particular da sua filogenia.

Apesar de não haver "fósseis de comportamento reprodutor" de peixes, podemos pelo menos ter alguns pontos de referência. O carácter estável dos comportamentos parentais ao nível das espécies, e muitas vezes ao nível dos géneros ou mesmo das famílias, permite supor com razoável segurança que cada espécie deve ter tido no passado comportamentos semelhantes aos actuais. Os

estudos sobre a filogenia de espécies que têm parentes próximos vivos permitirão, assim, testar muitas das relações propostas sobre o que é primitivo e derivado e sobre as condições ambientais em que as transformações se deram.

Nesta perspectiva, as propostas feitas são um ponto de partida, uma base a partir da qual se podem multiplicar estudos de grupos particulares.

O elemento essencial na obtenção de resultados em trabalhos deste tipo é a solidez das inferências acerca da filogenia dos peixes ósseos. Desenvolvimentos novos no conhecimento das relações filéticas poderão constituir uma das provas mais duras a que todo o edifício, agora proposto, estará sujeito.

Felizmente para os etólogos que se interessam por problemas de evolução, com alguma frequência os episódios de especiação não foram acompanhados pela extinção da espécie mãe.

Em um estudo sobre a evolução dos comportamentos agonísticos num grupo de cipinodontídeos africanos, Ewing (1975) recorreu tanto a dados morfológicos como a dados cariológicos e zoogeográficos para estabelecer as relações genealógicas das espécies com que trabalhou. Ao nível dos comportamentos aplicou métodos de caracterização quantitativa das sequências de actos de cada espécie. Pôde demonstrar que algumas das espécies eram derivadas de outras ainda vivas. Com base na genealogia das espécies pôde reconstituir várias das transformações de comportamento que tiveram lugar na evolução dos combates na história recente destes animais.

Parece provável que com uma escolha adequada de grupos seja possível documentar com precisão, transformações semelhantes no que se refere aos comportamentos reprodutores. Estes trabalhos poderão proporcionar uma das fontes de evidência mais interessantes para pôr à prova as propostas agora apresentadas.

Neste trabalho a análise de associações não foi realizada em unidades taxonómicas infrafamiliais, por falta de dados etológicos uniformes para todas as famílias. Fica portanto todo um campo aberto à investigação, por exemplo a análise de associações a nível de géneros e tribos, que poderá vir a realizar-se em grupos em que os dados etológicos e filogenéticos estejam suficientemente maduros e que poderão igualmente confirmar ou infirmar os presentes resultados.

Também não foram consideradas as relações de proximidade entre as famílias dentro de cada ordem, nem as relações de proximidade entre ordens. O exame destas relações poderá proporcionar outra forma de pôr à prova as

propostas agora apresentadas.

O desenvolvimento do trabalho nesta área requer ainda muita investigação etológica. Há muitas famílias para as quais nada ou pouco se conhece sobre os comportamentos reprodutores.

Os etólogos que se decidirem a aliar a competência na análise comportamental a métodos rigorosos de investigação filogenética podem fazer progredir decisivamente o conhecimento neste domínio.

Informações zoogeográficas e paleontológicas, dados cariológicos, electroforéticos e sobre sequências de ácidos nucleicos e proteínas, assim como elementos morfométricos quantitativos, são dados fundamentais para a etologia evolutiva do futuro.

Existe um resultado bastante encorajador que sobressai do presente trabalho. Refiro-me à concordância, globalmente boa, entre os padrões de associação e derivação, revelados pela análise quantitativa e as relações que emergem da comparação da etologia dos diferentes modos de reprodução.

No capítulo anterior mostrou-se como da própria análise do funcionamento de diferentes tipos de cuidados resultam previsões que apontam, por exemplo, para a derivação da guarda de ovos e larvas a partir da guarda de ovos, da incubação oral a partir das formas de guarda, etc.

Quando se procedeu à análise quantitativa das relações entre os diferentes padrões, houve o cuidado de não introduzir nos dados qualquer informação relativa ao modo como se realizam.

Cada categoria era tratada de forma "cega", considerando-se apenas o seu padrão de distribuição nas diferentes famílias e ordens. É portanto francamente animador verificar que os padrões revelados pela análise, obtidos independentemente de quaisquer pressupostos acerca das eventuais derivações, se mostram de acordo com as relações que se pode deduzir serem prováveis a partir da comparação dos funcionamentos dos diferentes modos de cuidado parental.

A segunda preocupação que me animou foi a profunda insatisfação com o estilo de investigação em voga em sociobiologia para abordar os problemas de evolução comportamental.

Não serão talvez tanto os modelos que questiono, mas uma certa forma de pensar os problemas que não me parece adequada.

Na Parte I mostrei como as sucessivas hipóteses relativas à evolução dos cuidados parentais "caíam" umas após outras, na maioria dos casos por falta de realismo biológico. Investimento, certeza de paternidade, deserção, parecem caricaturas de explicações quando confrontados com os factos do comportamento.

Entre nós, o Professor Germano Sacarrão tem repetidas vezes chamado a atenção para os perigos dos abusos das metáforas quando as confundimos com a realidade e para os erros que resultam de antropomorfizar a selecção natural (Sacarrão, 1982, 1986b).

Antropomorfizar a selecção natural significa preverter um elemento essencial do darwinismo. Equivale a postular, conscientemente ou não, uma "entidade onisciente" que avalia as múltiplas "opções" e pondera todas as consequências positivas e negativas de cada uma delas para encontrar a "solução ideal" para um problema.

Com este tipo de raciocínio projectamos, no cenário que traçamos da realidade, o que faria o psiquismo humano se lhe propusessem o dilema que imaginamos que as populações enfrentaram.

Do mesmo modo que o liberalismo feroz da Inglaterra do século XIX proporcionou a Darwin uma imagem e uma linguagem para pensar a evolução, nós que vivemos na época das operações económicas em grande escala e planeadas com rigor, descobrimos com os economistas que é possível encontrar formas de calcular com precisão custos e benefícios e escolher de um leque pré-estabelecido de opções aquela que maximiza uma determinada função que consideramos prioritária.

Descobrimos também que os acontecimentos evolutivos não são simplesmente progressos na via de novas adaptações. Aprendemos que cada forma de funcionar impõe custos e restrições para além dos eventuais benefícios.

Tomámos consciência de que o tempo de que o animal dispõe para agir deve impor-lhe limites às acções. Talvez esta consciência seja um reflexo da nossa própria experiência da vida quotidiana. A ideia de que tempo é dinheiro entrou hoje plenamente no senso comum e, apesar de todos os progressos tecnológicos, todo o nosso dia-a-dia de criaturas urbanas é dominado pela necessidade de não perder tempo.

Curiosamente também tomámos consciência de que as disponibilidades energéticas dos animais são finitas, assim como vamos percebendo os limites das "nossas" e a finitude dos recursos do planeta.

Parece portanto que, como no tempo de Darwin, novas concepções surgem na investigação, inspiradas, em última instância, pelos problemas e as vivências próprias da nossa cultura.

Com isto, introduzimos em biologia novas dimensões que teríamos provavelmente ignorado se a nossa cultura e experiência quotidiana fossem outras.

Não é a introdução de novas ideias e técnicas de análise que levanta

problemas, bem pelo contrário.

Os problemas surgem do uso "selvagem" que fazemos dos novos instrumentos e conceitos.

Ao tomar de empréstimo as novas metáforas esquecemo-nos facilmente de que a sofisticação da linguagem formal não garante por si a aplicabilidade dos instrumentos e a validade das conclusões.

Esquecemo-nos de que na utilização de uma metáfora, seja ela matemática ou simplesmente verbal, há que não perder de vista os limites dentro dos quais ela representa minimamente as propriedades da realidade que estudamos.

Destas importações "selvagens", por mais criativas que sejam, tem resultado um estilo antropomórfico e mecanicista de pensar os problemas biológicos.

Muitos ecologistas comportamentais e sociobiólogos fazem do neo-darwinismo uma verdadeira profissão de fé. Curiosamente isto acontece num momento em que os geneticistas de populações e os paleontologistas nos alertam para as suas limitações e para a existência de novas dimensões nos processos evolutivos.

Ao fazer esta afirmação penso que é importante clarificar um ponto: dizer que o neo-darwinismo está ultrapassado não é negar a imensa contribuição de Darwin em nome de qualquer visão obscurantista.

As grandes contribuições científicas são aquelas que em vez de morrerem encapsuladas como doutrinas servem de alicerces a novas construções. Ninguém sentiria hoje necessidade de se dizer newtoniano e no entanto todos usamos no dia-a-dia conceitos que directamente ou não herdámos das obras de Newton.

O que se chama neo-darwinismo e se critica não é a contribuição de Darwin. É a cristalização em doutrina da formulação que, especialmente a partir dos anos 30, os geneticistas de populações propuseram para explicar os processos evolutivos.

Obras como as de Fisher, Wright ou Haldane continuarão a ser marcos históricos na biologia evolutiva.

No entanto, numa ciência, qualquer ideia, por mais inovadora e revolucionária que seja, transforma-se em obstáculo quando em torno dela se constrói um dogma e uma doutrina. A famosa "teoria sintética" talvez pelo muito que custou a sua construção foi erigida precisamente numa doutrina.

As obras dos grandes neo-darwinistas desempenharam um papel fundamental na história da biologia. Lançaram as bases da articulação da teoria da selecção natural com a genética e mais tarde com a ecologia. Entretanto, as diferentes disciplinas biológicas foram-se desenvolvendo e identificando novas

dimensões nos fenómenos que ocorrem na evolução. Referirei apenas algumas dessas dimensões que parecem ter uma importância fundamental para a compreensão dos problemas evolutivos.

Os desenvolvimentos da genética tornaram claro que o genoma não é uma simples colecção de genes isolados. A expressão de cada segmento portador de informação específica no DNA depende da sua inserção num conjunto, tanto pelas interacções com outras unidades genéticas como muitas vezes pela própria posição topográfica que cada *locus* ocupa na estrutura de um dado cromossoma.

A relação entre elementos do genótipo e a constituição fenotípica de cada organismo envolve um processo complexo de construção por fases durante a ontogenia. Em cada fase, as interacções entre os genes; entre o genoma e o citoplasma; das células entre si; entre os diferentes órgãos e sistemas; e finalmente, do organismo com o meio, criam as condições para se passar ao estágio seguinte. Não existe assim uma relação linear entre genes e caracteres. Uma pequena variação na informação genética pode significar profundas variações no fenótipo e vice-versa.

Os padrões de ontogenia podem balizar o curso da evolução, na medida em que a forma como o desenvolvimento dos organismos responde às condições do ambiente está na origem de variantes fenotípicas que, se forem adaptativas, a assimilação genética poderá posteriormente fixar (Waddington, 1957).

Finalmente, uma mudança evolutiva pequena pode, pelo tipo de rearranjos que determina, iniciar a formação de um grupo profundamente diferente da linhagem de que deriva, enquanto em muitos outros casos mudanças que requerem uma transformação genética comparável podem simplesmente introduzir pequenas variações no padrão de organização pré-existente (Gould, 1977).

Estes desenvolvimentos da biologia não contrariam a noção de selecção natural. Muito menos favorecem o regresso a pontos de vista finalistas e psicomórficos que procurem ver na evolução a manifestação de forças directoras, intenções ou planos prévios. Limitam-se a indicar que os processos podem ser (e talvez o sejam na maioria dos casos), mais complexos do que se poderia supor trinta anos atrás.

Fazer pontos de fé de questões como a noção de que a macroevolução nada mais é que uma simples acumulação de episódios microevolutivos, ou vincularmo-nos a pensar a selecção em termos de modelos "um gene - um carácter", em que o gene é concebido como uma partícula abstrata e independente das restantes, é no mínimo dogmático e limita a nossa capacidade de indagação dos fenómenos.

Creio que Jacquard (1982) tem razão quando afirma que a biologia actual é pós-darwinista. Pós-darwinista porque tendo incorporado a teoria da selecção natural, a biologia contemporânea vêe confrontada com a necessidade de integrar no mesmo quadro conceptual a acção de muitos outros processos.

Não se trata de negar o darwinismo. Bem pelo contrário, foi ele que nos abriu o caminho para os desenvolvimentos actuais. Trata-se de, sem preconceitos, ponderar a importância de todos os processos que nos diferentes níveis de organização podem afectar o curso da evolução.

A articulação dos conhecimentos sobre o comportamento animal com a genética de populações é um dos ramos mais tardios da biologia evolutiva.

Não é por isso talvez de estranhar que a fase neo-darwinista (entendida como uma doutrina baseada num modelo de genótipo, encarado como uma colecção de genes sobre os quais a selecção natural exerce a sua triagem como uma máquina de precisão) tenha tido aqui uma expressão igualmente tardia.

Indiscutivelmente, este esforço teve méritos importantes. Noções como "o interesse da espécie" que para os primeiros etólogos pareciam tão óbvias revelaram-se problemáticas justamente graças ao trabalho de conceptualização e formalização dos modos de acção da selecção natural (Williams, 1966a; Wilson, 1975; Maynard Smith, 1982).

Ganhámos uma perspectiva nova do que podem ser as diferentes unidades de selecção nos vários níveis: genes, cromossomas, indivíduos, grupos, populações, etc. (Lewontin, 1974).

Tornou-se claro que um traço pode ser seleccionado sem trazer benefícios ao portador pelas consequências que tem nos seus parentes (Hamilton, 1972).

Com os modelos "económicos" ganhou-se uma compreensão nova da importância dos riscos, das limitações energéticas e de tempo na evolução dos comportamentos (Krebs & Davis, 1981).

Com a "teoria dos jogos" pôs-se em evidência a possibilidade de se estabelecerem nas populações polimorfismos de traços através do equilíbrio de complexos alternativos de caracteres cujo valor adaptativo depende da sua frequência relativamente a outros caracteres (Maynard Smith, 1982).

Todos estes desenvolvimentos constituem, inequivocamente, contributos para o alargamento do nosso horizonte conceptual e trouxeram-nos ferramentas novas e úteis.

Não é este o aspecto que critico quando me refiro a "um estilo sociobiológico de pensar".

Os problemas surgem na interpretação dos fenómenos observados no comportamento animal.

Quanto a mim, um dos problemas consiste em considerar a acção da selecção como se ela fosse capaz de avaliar com precisão todas as vantagens e inconvenientes de um grande conjunto de opções, escolhendo sempre a melhor. Esta "fé na onisciência da selecção natural" faz parte integrante do que designei por antropomorfismo. A verdade é que nem os seres humanos operam deste modo na vida diária.

Os constrangimentos a que os genes estão sujeitos no genoma; as interdependências entre os processos que intervêm no desenvolvimento dos caracteres; a finitude das populações reais e a pequena dimensão de muitas delas; as variações aleatórias tanto na estrutura genética das populações como nos ambientes, constituem outros tantos determinantes não adaptativos dos processos de evolução.

Usando uma imagem dir-se-ia que, estes processos estão para a adaptação como o ruído está para o sinal na transmissão de informação.

Por outro lado, é de supor que muitas vezes a primeira variação adaptativa que se manifesta numa população como resposta a uma alteração das circunstâncias do meio, **só porque foi a primeira** pode determinar o decurso futuro da evolução. Este efeito de primazia deve fazer-se sentir mesmo que no leque de pontencialidades de variação dos organismos fossem possíveis, em abstrato, soluções "mais vantajosas".

Isto acontece porque ao iniciar-se um processo de modificação num dado sentido as alternativas já não terão os mesmos valores relativos que teriam antes, se pudessem ser todas comparadas abstratamente num mesmo tempo. A selecção é no essencial imediatista e é provavelmente mais fácil "melhorar" do que "refazer".

Por tudo isto, parece razoável considerar que muitas das características dos organismos não são adaptativas, mas são antes marcas históricas, onde não há que buscar significado particular.

O que me parece acontecer ainda demasiadas vezes é procurar-se indícios de adaptação em tudo, sem excluir alternativas mais simples. Confiar no poder ilimitado da selecção é tão dogmático e anti-científico como negá-la. A nossa tarefa como biólogos evolucionistas não consiste em defender um ou outro dos dogmas mas **procurar identificar os determinantes das transformações históricas concretas que estiveram na origem dos organismos actuais.**

Talvez se possa dizer que tendo adquirido instrumentos conceptuais importantes nos falta ainda clarividência quanto às regras metodológicas a que a investigação se deve cingir.

Um outro problema neste tipo de estudos liga-se com o que se poderá

chamar mecanicismo ecológico.

Já Wilson (1975) criticava a socioecologia salientando a facto de as suas generalizações serem geralmente férteis em excepções e casos em que não funcionam.

Imaginar uma acção directa do meio na modelação das organizações sociais ou de qualquer outro aspecto do comportamento é falsear a própria ideia de selecção natural.

As condições do meio não geram as variações eventualmente adaptativas das populações. São as estruturas orgânicas que contêm as potencialidades da sua própria mudança. A acção dos factores do ambiente só se constitui em pressão selectiva pelo modo como afecta diferencialmente os organismos, portanto também em função da forma como estes interagem com o meio ambiente (por exemplo, uma acção lesiva de um factor ambiental que afecta indiscriminadamente todos os organismos de uma população, não é uma pressão selectiva).

Organismos diferentes podem viver no mesmo meio e sofrer de modo muito diverso a sua acção.

Mesmo que duas linhagens distintas sejam afectadas pelo mesmo factor ambiental, as mudanças adaptativas, caso surjam, podem ser radicalmente diferentes. Todos os biólogos o sabem. No entanto, esquecemos facilmente este ponto quando procuramos correlações entre características do meio e traços dos organismos.

A última dificuldade resulta do que se poderá chamar uma visão simplificada dos organismos.

Pensar por exemplo que "os machos são máquinas de inseminação" ou que as obreiras "trabalham para promover a aptidão das suas parentes" são expressões simplistas que, como justamente refere Sacarrão (1986b), podem ser úteis num dado contexto mas se transformam em fontes de dificuldade quando esse contexto é esquecido.

Muitos dos exercícios formais lidam com "animais ideais" que deviam ser caracterizados por quaisquer propriedades que o investigador considera importantes. As "pombas" e os "falcões" da teoria dos jogos são apenas um exemplo entre muitos outros.

Uma vez estudado o comportamento que "deverão" ter os nossos animais imaginários nos cenários que para eles concebemos, prevê-se o que deverão fazer noutras circunstâncias. Enquanto se encontrarem animais reais que fazem o que os nossos sujeitos ideais fariam nas mesmas condições, admite-se que o

modelo é uma explicação adequada.

Admito que esta via contribua para fazer avançar o conhecimento ao forçar-nos a construir modelos baseados em regras claras, os quais vamos tornando mais e mais realistas. No entanto existem alguns riscos: em particular o risco de, mantendo permissas falsas desde o início, irem-se introduzindo correcções nos modelos que levam a um discurso mais e mais elaborado, que vai absorvendo as sucessivas contradições com os factos, mas que nos ilude sobre os problemas que realmente vale a pena investigar.

Outro risco consiste em deixar estiar o espírito de abertura e curiosidade em relação à história natural.

Uma das características que contribuiu para o grande vigor e capacidade de inovação da etologia foi a sua busca de factos sem a necessidade de ter hipóteses à partida. Compreendeu-se que para poder teorizar é preciso acumular primeiro uma quantidade suficiente de factos diversos. Descrever os comportamentos de diferentes animais no seu próprio ambiente foi uma das tarefas sempre vivas na etologia.

A ideia de partir dos modelos e confrontá-los depois com os factos do comportamento pode levar muitos investigadores a perder a curiosidade despreconcebida pela descoberta da Natureza que é ainda hoje uma fonte essencial da vitalidade da biologia animal.

A cientificidade não se pode conseguir em zoologia imitando os paradigmas da física. O nosso objecto é intrinsecamente diverso. Cada espécie tem atrás de si uma história evolutiva única. Assim, **as generalizações não podem ser válidas se não são capazes de integrar a diversidade e originalidade de cada forma de vida.**

Os fisiologistas, os bioquímicos e outros especialistas dos níveis microscópicos de organização têm este problema muito atenuado. Lidam com processos básicos dos sistemas vivos, muitos dos quais foram incorporados com pequenas mudanças nos planos de construção que caracterizam os diferentes tipos de seres vivos.

Os zoólogos, especialmente aqueles que trabalham no estudo dos comportamentos, estão no pólo oposto. É o fenótipo inteiro, com todas as suas peculiaridades e formas próprias de interacção com o meio, que constitui o nosso objecto de estudo. As diferenças a este nível são tão relevantes como os princípios gerais. Cada forma de vida é uma realização evolutiva única que procuraremos compreender.

Receio muito sinceramente ser tomado por pretensioso ao afirmar que as preocupações que tenho vindo a expor estiveram presentes na elaboração desta

investigação. A desproporção entre a importância dos problemas e a pequenez dos contributos é flagrante.

Alonguei-me nas considerações precedentes não por estar convencido de que os caminhos que adoptei correspondam à solução dos problemas metodológicos enunciados.

Referi esses problemas porque penso que a solução de muitos deles passa por manter viva uma perspectiva evolucionista profundamente enraizada na história natural. Que os resultados conseguidos sejam magros e os métodos rudimentares não invalida o princípio.

Na Parte I (Capítulo 4 e 5) ao criticar as hipóteses anteriormente expressas por outros autores, creio ter mostrado que um tipo de raciocínio excessivamente esquemático e a ausência de realismo biológico conduziram muitos trabalhos a conclusões inadequadas e por vezes absurdas.

Penso que na Parte II se mostrou que a origem dos diferentes modos de cuidado parental não se explica de acordo com um único mecanismo, tornando-se necessário considerar a intervenção de processos a diversos níveis, actuando de formas distintas em função das várias trajectórias possíveis.

Procurei ater-me a seis regras metodológicas que me parecem fundamentais:

1. Partir da biologia de um grupo concreto de organismos e ter em conta os dados disponíveis sobre o maior número de facetas da sua história natural. Por outras palavras, usar modelos hipotéticos tão próximos quanto possível dos animais reais de um determinado grupo;
2. Fundar a interpretação das transformações comportamentais em informações sólidas sobre a história evolutiva dos organismos em que ocorreram, **provenientes de fontes de informação independentes dos comportamentos em estudo;**
3. Ao considerar a possibilidade de acção da selecção natural, dar prioridade às interpretações que implicam processos de selecção mais imediatos e menos complexos;

4. Ao considerar as incidências ecológicas, ter em conta que as diferenças de ambiente não criam as mudanças evolutivas. Actuam facilitando certas transformações e dificultando outras. A origem das transformações está, no entanto, nas possibilidades de variação dos organismos;
5. Ter presente que, à medida que os sistemas vivos evoluem, os custos e benefícios associados a cada carácter tendem a alterar-se, ao integrar-se em novas organizações e funcionar em novos ambientes;
6. Procurar um compromisso entre a necessidade de parcimónia, quanto ao número de mecanismos invocados na interpretação dos fenómenos, e o reconhecimento da diversidade dos caminhos evolutivos e das transformações ocorridas.

As limitações do presente trabalho não invalidam a utilidade destes princípios para o desenvolvimento do estudo da filogenia dos comportamentos.

Penso que de uma forma sucinta se pode afirmar que muitas das dificuldades em que incorrem com frequência os estudos sociobiológicos poderão ser superadas se se articular a análise formal com um conhecimento detalhado da história evolutiva de cada grupo, a sua etologia e as diferentes facetas da sua relação com o meio.

2.2. ALGUMAS CONSIDERAÇÕES TEÓRICAS

Dos resultados deste trabalho parecem emergir dois pontos que têm implicações teóricas de ordem geral e que procurarei comentar. São eles:

1. O contraste entre o número de linhagens sem qualquer tipo de cuidado parental e outras com uma elevada diversidade de formas de cuidado;
2. A grande importância da guarda masculina nos peixes ósseos, expressa tanto pelo seu elevado número de ocorrências e origens independentes como pelos caminhos evolutivos que se iniciaram a partir dela.

A elevada heterogeneidade na distribuição taxonómica dos cuidados parentais em certos grupos e a sua raridade relativa no conjunto da classe Osteichthyes, em comparação com as formas sem cuidados parentais, levanta uma multiplicidade de questões que se podem agrupar em dois tópicos:

- a) Até que ponto, em muitas condições, poderá haver vantagem na ausência de cuidados parentais ?
- b) De que modo afectam os comportamentos o curso da evolução e até que ponto a podem acelerar ?

2.2.1. Os comportamentos parentais e a biologia dos peixes

No capítulo anterior argumentou-se que a incidência excepcionalmente elevada de comportamentos parentais em águas doces pode dever-se, em grande parte, à incidência também muito elevada de ovos demersais nestes ambientes.

Os ambientes marinhos costeiros, especialmente os recifes de coral e as costas rochosas deveriam, se o determinismo fosse tão simples, evidenciar níveis de cuidados parentais comparáveis aos que se observam nas águas doces.

A lógica subjacente a esta asserção é a seguinte: para poderem guardar ovos, os peixes têm de ser minimamente capazes de permanecer junto ao substrato e de manobrar eficazmente em espaços reduzidos. Por outro lado, para haver guarda é necessária a presença de ovos demersais e de substratos adequados à nidificação.

Formas pelágicas que vivem em mar aberto, cuja protecção depende muitas vezes da permanência em cardumes e que não são especialmente competentes em manobras de precisão junto ao substrato, dificilmente poderiam guardar ovos.

Ambientes sem substratos aptos à deposição e desenvolvimento dos ovos dificilmente poderiam albergar espécies com guarda.

Finalmente, uma vez que a guarda masculina foi o ponto de partida para a evolução de vários outros tipos de cuidado, poderia esperar-se uma incidência baixa dos cuidados derivados da guarda masculina de ovos quando não se reunissem as condições acima referidas.

Os comportamentos parentais deveriam ser, portanto, raros nas espécies pelágicas do mar aberto, nas praias expostas e nos fundos vasosos. Pelas

mesmas razões deveriam ser especialmente abundantes nas formas especializadas na ocupação de costas rochosas e nos recifes.

Muitos destes peixes são béticos e dependem do substrato para se alimentar, proteger e repousar. São normalmente extremamente competentes em manobras em espaços restritos e em permanecer estacionários na coluna de água ou mesmo presos ao substrato.

Superficialmente os factos parecem confirmar as previsões. Na tabela 38 mostra-se que, para a mesma latitude, as praias são praticamente desprovidas de peixes com guarda, enquanto no litoral rochoso elas são fortemente maioritárias.

Verifica-se que as famílias que têm espécies residentes no litoral rochoso têm quase todas guarda de ovos.

Thresher (1984) e Potts (1984) apresentam estimativas das percentagens de ocorrência de cuidados parentais, respectivamente, para os recifes de coral no seu conjunto e para as zonas costeiras das regiões temperadas. Em ambos os casos as percentagens são de 20%, valor muito superior à média para os ambientes marinhos em geral. Na zona entre marés das costas rochosas as percentagens são surpreendentemente elevadas (ver tabela 37).

Almada & Santos (em preparação) concluíram que esta incidência extremamente elevada de guarda no intermareal rochoso não prova que a guarda tenha surgido como adaptação às condições de vida nestes biótopos. De facto, todas as famílias que povoam o intermareal rochoso e aí guardam ovos, têm espécies que o fazem igualmente noutros habitats (ver tabela 37).

Pode, portanto, concluir-se que as condições de vida no intermareal rochoso **actuem como filtro, excluindo famílias sem cuidados.**

Ainda assim poderia pôr-se a questão de saber até que ponto estes grupos foram capazes de colonizar o intermareal rochoso por terem cuidados parentais e as condições locais impedirem a reprodução a formas sem cuidados ou se a **presença de cuidados é um correlato de outras características** que tiveram um papel particular na colonização.

Os peixes do intermareal rochoso são em geral pequenos e béticos. Poderia portanto admitir-se que a guarda está associada com o pequeno tamanho e/ou o modo de vida bético e não directamente com as condições do habitat.

É claro que as costas rochosas não permitem a colonização por peixes grandes que não poderiam aí encontrar água suficientemente profunda, abrigos e espaço de manobra.

Portanto, uma relação entre tamanho reduzido e colonização do

TABELA 37 - Distribuição dos cuidados parentais no conjunto dos peixes costeiros comuns das águas britânicas e respectiva distribuição entre habitats. A notação utilizada é a seguinte: R - residentes; + -> presença; - -> ausência; (*) - espécies que ocorrem apenas em natação activa, em trânsito ou com carácter temporário; (#) - embora não estritamente residente, é muito comum no intermareal rochoso; (\$) - observações pessoais.

Espécie	Família	Substratos duros	Substratos móveis	Tipo de cuidado	C.T. máx. (cm)
<i>Anguilla anguilla</i>	Anguillidae	+	+	SC	100
<i>Conger conger</i>	Congridae	+	-	SC	300
<i>Apletodon dentatus bacescui</i>	Gobiesocidae	+	-	GO ?	3.5
<i>Diplecogaster bimaculata</i>	Gobiesocidae	+	-	GO ?	4
<i>Lepadogaster lepadogaster</i>	Gobiesocidae	+	(R)	GOF (\$) GOM ?	7.5
<i>Pollachius virens</i>	Gadidae	+	-	SC	120
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	Gadidae	+	-	SC	25
<i>Ciliata mustela</i>	Gadidae	+	+	SC	45
<i>Ciliata septentrionalis</i>	Gadidae	+	-	SC	17
<i>Zoarces viviparus</i>	Zoarcidae	+	+	GI	52
<i>Atherina presbyter</i>	Atherinidae	+	(x)	SC	20
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Gasterosteidae	+	-	GGM	8
<i>Spinachia spinachia</i>	Gasterosteidae	+	-	GGM	22
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syngnathidae	-	+	TM	17
<i>Syngnathus typhle</i>	Syngnathidae	-	+	TM	35
<i>Merophis lumbriciformis</i>	Syngnathidae	+	-	TM	17
<i>Taurulus bubalis</i>	Cottidae	+	(#)	GOM	17.5
<i>Cyclopterus lumpus</i>	Cyclopteridae	+	-	GOM	61
<i>Liparis liparis</i>	Cyclopteridae	+	+	GOM ?	18.2
<i>Liparis montagui</i>	Cyclopteridae	+	+	GOM ?	10
<i>Chelon labrosus</i>	Mugilidae	+	(x)	SC	60
<i>Labrus bergylla</i>	Labridae	+	-	GOM	60
<i>Ctenolabrus rupestris</i>	Labridae	+	-	GOM	18
<i>Symphodus melops</i>	Labridae	+	-	GOM	28
<i>Echiichthys vipera</i>	Trachinidae	-	+	SC	15
<i>Parablennius gattorugine</i>	Blenniidae	+	-	GOM	30
<i>Lipophrys pholis</i>	Blenniidae	+	(R)	GOM	16
<i>Coryphoblennius galerita</i>	Blenniidae	+	(R)	GOM	8
<i>Chirolophis ascanii</i>	Stichaeidae	+	-	GO ?	25
<i>Pholis (Centronotus) gunnellus</i>	Pholididae	+	(#)	GOM + GOF	25
<i>Ammodytes tobianus</i>	Ammodytidae	-	+	SC	20
<i>Callionymus lyra</i>	Callionymidae	-	+	SC	30
<i>Gobius cobitis</i>	Gobiidae	+	(#)	GOM	27
<i>Gobius paganellus</i>	Gobiidae	+	(#)	GOM	12
<i>Gobius niger</i>	Gobiidae	-	+	GOM	15
<i>Thorogobius ephippiatus</i>	Gobiidae	+	-	GOM ?	13
<i>Gobiusculus flavescens</i>	Gobiidae	+	-	GOM ?	6
<i>Pomatoschistus microps</i>	Gobiidae	+	(x)	GOM	6.4
<i>Pomatoschistus pictus</i>	Gobiidae	+	(x)	GOM	5.7
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Gobiidae	+	(x)	GOM	9.5
<i>Scophthalmus rhombus</i>	Bothidae	+	(x)	SC	75
<i>Psetta maxima</i>	Bothidae	+	(x)	SC	100
<i>Zeugopterus punctatus</i>	Bothidae	+	-	SC	25
<i>Pleuronectes platessa</i>	Pleuronectidae	+	(x)	SC	100
<i>Platichthys flesus</i>	Pleuronectidae	+	(x)	SC	50
<i>Limanda limanda</i>	Pleuronectidae	+	(x)	SC	40
<i>Solea vulgaris</i>	Soleidae	+	(x)	SC	70

NOTA: A lista de espécies e a respectiva caracterização ecológica baseia-se em Wheeler (1980). Quando para uma espécie não se tem a certeza da forma de cuidado indica-se, seguida de um ?, a categoria mais comum na família. Consideram-se peixes residentes no intermareal rochoso aqueles que terminada a fase larvar completam o seu ciclo de vida em habitats rochosos da zona intermareal.

A informação sobre os cuidados parentais baseia-se em Gibson (1969 e 1982) e, no caso particular da família Gasterosteidae em Keenleyside (1979).

A informação sobre o comprimento total das diferentes espécies, bem como a nomenclatura dos géneros e espécies baseia-se em Whitehead et al, 1986.

intermareal rochoso parece simples de interpretar.

Quando numa saída de campo se encontra um grande peixe pelágico acidentalmente retido numa poça, fica-se com uma noção bem viva da importância que deve ter para estes animais evitar a proximidade da costa, especialmente durante a vazante. *Dicentrarchus labrax* (*Percicthyidae*) e *Chelon labrosus* (*Mugilidae*), são nadadores activos que frequentam as costas rochosas durante a maré alta, estabelecendo territórios alimentares temporários sobre as superfícies das rochas. É curioso verificar que ambas as espécies chegam aos seus territórios de maré alta, bastante tempo depois de começar a enchente, mas abandonam-nos quase imediatamente após o início da vazante (Carlisle, 1960).

Os recifes de coral proporcionam as condições ideais para esclarecer o ponto anterior.

O seu desenvolvimento em profundidade e a grande variedade e abundância de acidentes topográficos, criam condições para a colonização dos recifes por peixes que variam muito no seu tamanho desde pouco mais de um centímetro a bastante mais de um metro.

Nesta extensa faixa de tamanhos encontram-se espécies estritamente benthicas ou fortemente sedentárias a par de outras que nadam activamente (por exemplo, muitos planctívoros que se mantêm estacionários sobre os recifes embora utilizem o substrato como refúgio, local de repouso, etc.)

Barlow (1981) foi, tanto quanto sei, o primeiro autor a mostrar que nos recifes os cuidados parentais ocorrem quase sempre em espécies com comprimento standard inferior a quinze centímetros. Thresher (1984) reviu independentemente a literatura e confirmou estatisticamente as conclusões de Barlow.

Os peixes grandes (maiores que quinze a vinte centímetros) dos recifes, mesmo quando são benthicos (ou quase), produzem em regra ovos planctónicos sem quaisquer cuidados parentais.

Dado que os peixes do intermareal rochoso são em regra inferiores a este limite, há que encarar muito seriamente a possibilidade da incidência muito elevada de guarda estar primariamente relacionada com o seu pequeno tamanho e apenas indirectamente com o biótopo em que vivem. Esta conclusão opõe-se a uma interpretação adaptacionista linear.

Até à poucos anos a literatura relativa à ecologia dos peixes do litoral rochoso procurava explicar a elevada incidência de guarda de ovos com base nos problemas que estes ambientes representariam para a sobrevivência dos ovos, embriões e larvas (por exemplo Gibson, 1969, 1982; Almada et

al., 1983).

Invocavam-se argumentos intuitivos, baseados em problemas como a acção mecânica das ondas que poderiam destruir os ovos ou transportá-los para lugares secos ou poças estagnadas, as variações acentuadas de temperatura e salinidade a que os ambientes litorais estão sujeitos, etc. (ver também Potts, 1984).

A descoberta de que nos recifes de coral a guarda está relacionada com o pequeno tamanho, mesmo em espécies que vivem em águas calmas e abaixo da zona de rebentação, obriga-nos a reexaminar todo o problema.

Já se referiu que em áreas marginais ricas em vegetação, muitas espécies se reproduzem com eficácia sem qualquer tipo de guarda. Mesmo no intermareal rochoso existem espécies de famílias cuja maioria dos membros guardam ovos, que simplesmente os abandonam, muitas vezes sob a protecção de tufos de algas (por exemplo, alguns *Pholididae* e alguns *Cottidae*).

Algumas espécies que não são residentes nestes biótopos procuram-nos especificamente para desovar (Bamber *et al.*, 1985). Ainda mais significativo é o facto de alguns peixes (por exemplo os machos de *Enophrys bizon* (*Cottidae*) e os machos de *Symphodus melops* (*Labridae*)), cujas posturas ocorrem no intermareal rochoso, virem guardar os ovos durante a enchente, abandonando os ninhos durante a vazante (De Martini, 1978; Potts, 1984). Todos estes factos parecem indicar que, para muitas espécies com ovos demersais, reproduzir-se no intermareal rochoso é uma solução eficaz em vez de ser um "problema".

Finalmente o simplismo das explicações que relacionavam a incidência da guarda com as características físicas do meio torna-se patente se se considerar que as espécies litorais com guarda apresentam larvas planctónicas, não sendo evidente nenhuma tendência para um encurtamento do período larvar em comparação com espécies afins de águas mais profundas.

Uma outra indicação fundamental é dada pelo trabalho de Todd (1985). Este autor ao comparar as estratégias de reprodução de invertebrados bênticos das costas rochosas das zonas temperadas mostrou que, enquanto as formas grandes produzem em regra ovos planctónicos muito numerosos e pobres em vitelo dos quais resultam larvas que permanecem longos períodos no plâncton, formas pequenas dos mesmos filos e classes apresentam com frequência ovos demersais, grandes e ricos em vitelo e em regra pouco numerosos. Estes ovos podem originar uma forma larvar de curta existência ou produzir um juvenil bêntico por desenvolvimento directo (ver também Emson, 1985).

Miller (1979) já tinha chamado a atenção para a existência de uma relação

nos peixes entre o pequeno tamanho dos adultos e a forte concentração de recursos em relativamente poucos ovos, muitas vezes guardados.

Todas estas observações apontam para uma relação profunda entre o pequeno tamanho e a presença de cuidados parentais nos peixes de vários ambientes marinhos. Surge assim uma questão fascinante: até que ponto os cuidados parentais nos ecossistemas marinhos são vantajosos nas formas pequenas e desvantajosos nas formas grandes? Até que ponto os próprios cuidados parentais poderão ter pré-adaptado algumas linhagens para reduções ulteriores do tamanho, permitindo a exploração de nichos só acessíveis às formas mais pequenas?

Barlow (1981) sugeriu que existe uma vantagem associada à produção de ovos planctónicos que consistiria na elevada capacidade de dispersão que conferem às populações. No caso dos recifes de coral (ecossistema que este autor tinha especificamente em mente ao formular a sua hipótese), a dispersão teria uma vantagem decisiva: os peixes benthicos (tal como os invertebrados sésseis) não podem mudar de recife uma vez instalados. Muitos deles são extremamente vulneráveis aos predadores fora dos seus refúgios. Muitas vezes são nadadores pouco eficientes em grandes percursos. Finalmente a forte incidência de comportamentos agonísticos ligados à competição pelo espaço (Fricke, 1975) torna difícil a instalação de adultos em grupos já constituídos.

Os recifes estão sujeitos a temporais violentos sendo portanto ambientes instáveis e sujeitos a variações imprevisíveis e catastróficas, ao contrário do que ensinam muitos manuais de ecologia (para uma discussão da estabilidade dos recifes ver Sale (1980, 1988)).

Na perspectiva de Barlow (1981), apesar das elevadas mortalidades associadas à produção de ovos planctónicos, a dispersão permitiria às populações distribuir os seus descendentes por uma área suficientemente vasta para não ser toda abrangida simultaneamente pelos mesmos episódios de destruição.

As formas pequenas não teriam fecundidade suficiente para adoptar esta estratégia. Excluída a possibilidade da dispersão em grande escala, predominariam as vantagens de proteger os poucos descendentes produzidos sendo, portanto, favorecida a emergência de cuidados parentais.

O facto de no mar a guarda se limitar quase sempre aos ovos e o facto de as larvas serem planctónicas durante muitos dias ou mesmo durante muitas semanas, parece apoiar este ponto de vista.

Thresher (1984) demonstrou com um modelo matemático extremamente simples

que existem limites para o tamanho mínimo que uma espécie pode ter se produz ovos planctônicos.

Se a fecundidade é uma função do tamanho do corpo e as taxas instantâneas de mortalidade dos ovos e das larvas no plâncton são constantes (premissas razoáveis, dado que o tamanho dos ovos planctônicos é consideravelmente constante nos recifes e provavelmente muitos predadores não conseguem distinguir os ovos de diferentes espécies), é possível calcular o intervalo de tempo t , a partir do momento da desova, no termo do qual a taxa de sobrevivência esperada é nula. Admite-se um valor médio uniformemente curto para os tempos de desenvolvimento embrionário e larvar.

Muito embora seja uma aproximação muito grosseira, este modelo mostra bem que com uma taxa de mortalidade instantânea constante é necessário um número mínimo de ovos por fêmea para uma população se poder manter. Peixes muito pequenos estão impedidos pela própria limitação de tamanho de produzir esse número mínimo necessário para manter a população.

A guarda, ao reduzir drasticamente a mortalidade dos ovos, tornará em princípio viável a sobrevivência de populações cujas fêmeas são muito mais pequenas e portanto menos fecundas do que seria possível se os ovos fossem simplesmente dispersos no plâncton.

Não estou certo de que a vantagem proposta por Barlow (1981) para a dispersão de ovos planctônicos nos recifes seja a mais importante.

Na literatura sobre os recifes existem numerosos exemplos de peixes sedentários que puderam ser vistos e reconhecidos individualmente por observadores durante anos sucessivos no mesmo recife. Por mais devastadoras que sejam as grandes tempestades tropicais, será necessário conhecer a frequência com que causam destruições em massa nos povoamentos dos recifes antes de poder avaliar a sua importância.

Existem no entanto outras possibilidades.

Quando MacArthur & Wilson (1967) propuseram os dois cenários r e K e as correspondentes estratégias demográficas, consideraram essencialmente dois modos de controle da densidade das populações: controles independentes da densidade, como a predação ou a deterioração rápida e imprevisível das condições de vida que podem afectar indiscriminadamente adultos e juvenis, e controles dependentes da densidade em que o crescimento da população é limitado pela escassez de um recurso crítico. Neste último caso, gerar-se-ia uma intensa competição que exerceria um papel instrumental no controle da densidade (ver também Wilson, 1975).

Se o controle das populações fosse independente da densidade seria

favorecida uma estratégia demográfica de tipo *r*: ciclos de vida curtos com início precoce do esforço reprodutivo e produção do maior número possível de descendentes com pouco investimento em cada um deles.

Pelo contrário, se o controle das populações fosse dependente da densidade seria favorecida uma estratégia demográfica do tipo *K*: ciclos de vida longos; adiamento do início do esforço reprodutivo em benefício do crescimento; esperança de vida dos adultos elevada; produção de poucos descendentes em cada episódio de reprodução e distribuição do esforço reprodutivo por um número elevado desses episódios e forte investimento em cada um dos descendentes.

A este binómio de estratégias tem sido oposto um outro que leva a conclusões exactamente opostas (Gadgil, 1971; Todd, 1985).

Os partidários deste modelo alternativo ao modelo *r/K* chamam a atenção para o irrealismo que consiste em considerar os padrões de mortalidade e fecundidade como parâmetros fixos. Contrapõem por isso ao modelo *r/K*, que é essencialmente um modelo determinístico, um modelo estocástico ("bet-hedging") em que os valores das taxas de mortalidade dos diferentes escalões etários são definidos em termos probabilísticos (para uma comparação dos dois tipos de modelos ver Sterns, 1976). Além disso criticam ao modelo *r/K* a dificuldade de definir operacionalmente uma estratégia *K*, já que a mesma variável, a capacidade de suporte do meio, é utilizada para definir a estratégia e ao mesmo tempo o cenário para o qual ela deve ser adaptativa. Cria-se assim uma situação tautológica que torna equívoca a delimitação da estratégia (Sterns, 1976; Todd, 1985).

De acordo com o modelo estocástico o factor essencial a determinar em cada estratégia demográfica seria a relação entre os riscos de mortalidade das formas jovens e das formas adultas. Se a mortalidade dos adultos é pequena e a probabilidade de sobrevivência das formas jovens é muito baixa, a "melhor estratégia" consistiria em distribuir os riscos repartindo o esforço reprodutivo entre o maior número de ovos com um mínimo de investimento em cada um.

Quando pelo contrário a esperança de vida dos adultos é pequena e a das formas jovens (desde o ovo) é comparativamente elevada, a melhor "opção" seria iniciar precocemente a reprodução e concentrar o esforço reprodutivo num pequeno número de ovos com forte investimento em cada um.

Os modelos *r/K* e estocástico têm sido apresentados como sendo mutuamente incompatíveis e em torno deles desenvolveu-se uma viva controvérsia entre biólogos que defendem um e outro.

Actualmente a opinião geral parece cada vez mais favorável ao modelo estocástico (ver Todd, 1985).

Tanto os dados relativos aos invertebrados bénticos do litoral rochoso como os dados referentes aos peixes dos recifes são explicáveis pelo modelo estocástico mas não pelo modelo r/K . Tanto num caso como noutro os animais maiores, que são os que têm em regra maior longevidade na respectiva comunidade, produzem grande número de ovos não protegidos e apresentam fases larvares longas sujeitas a mortalidades muito elevadas. Numa comunidade de organismos bénticos quanto maiores são os indivíduos, menos densas serão em princípio as suas populações. Estar-se-ia portanto num cenário tipicamente favorável a uma estratégia K , se este modelo fosse aplicável. No entanto, como se referiu, os factos apontam claramente no sentido oposto.

Do mesmo modo, para os organismos pequenos, tanto peixes como invertebrados, os factos apoiam as previsões do modelo estocástico e não as do modelo r/K .

Pessoalmente penso que, embora o modelo estocástico traduza melhor a realidade biológica, talvez não seja adequado ter que optar entre um ou outro impondo uma explicação unidimensional. Ambos os modelos enfatizam aspectos diferentes da realidade biológica e creio que é possível que a solução consista no futuro em elaborar modelos mais complexos que integrem as contribuições actualmente polarizadas em cada um dos modelos.

Existe de resto menos incompatibilidade entre ambos os modelos do que geralmente se admite. Ambos chegam por vias diferentes à mesma previsão: elevadas mortalidades adultas favorecem o início precoce da reprodução e grande intensidade no esforço reprodutivo.

Ambos os modelos são, como referi, unidimensionais. O modelo r/K põe a tónica nos modos de controle das populações e o modelo estocástico nos riscos de mortalidade de diferentes faixas etárias.

Partidários dos dois modelos incluem demasiadas vezes numa única variável, a intensidade do esforço reprodutivo (expressa pela fracção de energia e nutrientes disponíveis canalizados para a reprodução) e a sua repartição por um número maior ou menor de zigotos. Não parece, no entanto, evidente que estas duas dimensões tenham que estar necessariamente correlacionadas. A primeira refere-se à proporção em que os adultos canalizam recursos para a reprodução, eventualmente em detrimento da sua sobrevivência e crescimento. A segunda refere-se ao modo como um determinado montante de recursos, seja ele comparativamente grande ou pequeno, é repartido por um número maior ou menor de unidades.

Finalmente creio que tanto um como outro são em muitas circunstâncias irrealistas ao ignorar os limites operacionais de diferentes populações para poder modificar no decurso da evolução os seus parâmetros biológicos.

Parece muito provável que no futuro tenhamos que reconhecer que as variáveis biológicas relevantes para uma população não se podem traduzir por uma dimensão única e têm que ser expressas num espaço multidimensional.

Por outro lado, parece-me igualmente provável que as variáveis operacionais que podem ser modificadas na história evolutiva de uma população podem noutra não ser acessíveis à mudança, sendo as adaptações do perfil demográfico realizadas por processos diferentes. Se assim for, além de os modelos deverem ser multidimensionais, devem poder ser ajustados de modo a incorporar as características próprias da biologia de um determinado grupo de organismos em estudo.

Parece razoável admitir que também neste ramo da ecologia se tenha que introduzir a dimensão histórica da filogenia. Parece de facto provável que a compreensão das adaptações do perfil demográfico de um grupo de organismos passe pelo conhecimento da sua história, do estado de que partiram e das transformações pelas quais se atingiu o estado actual. Por outras palavras, torna-se interessante admitir a possibilidade de as adaptações do perfil demográfico serem dependentes da trajectória evolutiva, das características de partida e não apenas das condições ecológicas actuais.

Por exemplo, nos peixes, o tamanho das populações é em muitas espécies controlado pelo processo de recrutamento (Sale, 1980; Lasker, 1981). Isto parece acontecer tanto em espécies pelágicas como em algumas espécies benthicas. O recrutamento pode ser em alguns casos dependente da densidade de adultos instalados, mas em muitos outros parece controlado por factores largamente aleatórios. Este carácter estocástico do recrutamento permite que, em anos favoráveis, algumas populações possam aumentar em número de forma massiva, enquanto noutros anos o recrutamento pode ser tão pequeno que não é praticamente detectável (Sale, 1980; Lasker, 1981). Esta situação é característica de espécies pelágicas, proporcionando os clupeídeos um exemplo clássico.

No caso das espécies benthicas dos recifes a densidade das populações parece ser controlada por dois processos que operam em fases distintas. Variações aleatórias no recrutamento determinam aparentemente em muitos casos o número de juvenis que "tentam" instalar-se. Num segundo momento, se o recrutamento for significativo, a densidade de indivíduos instalados e os seus comportamentos sociais poderão limitar o sucesso das tentativas de instalação,

a esperança de vida e o sucesso reprodutor esperável dos juvenis, limitando assim o tamanho efectivo da população de adultos.

As espécies de *Amphiprion* (Allen, 1975) parecem ilustrar este mecanismo: os indivíduos dependem da protecção de anémonas para sobreviver e formam pequenos grupos estáveis em torno de uma anémona. Em cada grupo existe apenas um par sexualmente activo, permanecendo os restantes indivíduos numa situação de imaturidade das gónadas. Os indivíduos que se reproduzem são os maiores do grupo de modo que mesmo que o par reprodutor morra, apenas dois dos restantes elementos do grupo poderão iniciar as suas actividades reprodutoras. Isto significa que mesmo que o recrutamento seja favorável e conduza à entrada de números apreciáveis de juvenis nos grupos, as oportunidades desses juvenis se virem a reproduzir serão tanto mais pequenas quanto maior for o número de peixes por grupo e quanto maior for a longevidade dos adultos.

Os padrões de mortalidade dos adultos diferem igualmente entre as espécies de peixes. Nas espécies pelágicas um cardume pode ser destruído em massa por predadores sem que haja uma relação simples entre o tamanho da população e a taxa de mortalidade.

Em espécies benthicas de grande tamanho o risco de predação deve diminuir acentuadamente com a idade. Os pequenos peixes benthicos e territoriais podem estar sujeitos a um risco de predação relativamente grande durante toda a vida. No entanto, algumas espécies que utilizam esconderijos especializados, que se protegem associando-se com invertebrados, etc., podem estar sujeitas a riscos muito inferiores aos que seriam de esperar se se considerasse apenas o seu tamanho.

Não parece possível integrar todas estas variações num binómio único para o qual existissem respostas típicas.

As possibilidades que cada linhagem tem, de ajustar vários parâmetros da sua biologia às circunstâncias ambientais, dependem da sua própria organização e em particular dos seus comportamentos.

Para uma ave ou mamífero os comportamentos parentais envolvem a alimentação intensa de crias que têm um crescimento rápido e fisiologicamente programado. Dificilmente se conceberia a viabilidade da homeotermia sem os cuidados intensivos, que permitem ao juvenil atravessar o mais rapidamente possível a fase de desenvolvimento em que o tamanho é insuficiente para conservar a temperatura do corpo de forma economicamente viável. Não imaginariamos um mamífero ou uma ave a abandonar um juvenil de poucos milímetros de comprimento.

Para os peixes ósseos, pelo contrário, especialmente no mar, uma

suspensão de partículas alimentares e a ausência de gastos de conservação de temperatura devem ter permitido um "jogo" de grandes números e descendentes muito pequenos.

Nem os cenários possíveis se reduzem a uma variável nem a biologia dos diferentes grupos de organismos é a mesma.

Finalmente o grau de protecção dos ovos não é, como se referiu, uma simples resposta adaptativa ao meio.

No caso dos peixes, o comportamento parental não foi determinado pela existência prévia de ovos grandes nem se limita a espécies com ovos maiores do que os ovos não cuidados. Mostrou-se nos capítulos anteriores que os próprios comportamentos parentais, ou outras alternativas de colocação dos ovos em sítios seguros, parecem ter criado as condições para a evolução posterior de ovos maiores em muitos grupos.

Para os peixes, o mar oferece condições de existência planctónica a ovos e larvas, ao contrário do que acontece na maior parte das massas de água doce.

Num ambiente que torna possível a sobrevivência de formas muito pequenas, como o mar, parece possível conceber duas situações muito diferentes em que produzir muitos ovos pequenos e dispersos seria uma "solução" vantajosa.

No caso de populações de espécies pelágicas que não estão impedidas de crescer pela escassez de alimentos e cujos efectivos dependem essencialmente dos níveis de recrutamento, o risco de mortalidade para cada ovo e larva é muito elevado e produzir o maior número possível de ovos deve ser uma solução vantajosa diluindo os riscos entre o maior número de descendentes. Para estas populações esta estratégia "dos grandes números" pode permitir o aproveitamento dos anos favoráveis de modo a assegurar um nível médio de efectivos elevado. Basta para isso que o intervalo médio entre anos favoráveis seja inferior à esperança de vida média dos adultos.

Finalmente, esta estratégia de alta dispersão deve ser vantajosa para populações que podem dispersar-se num volume muito vasto diluindo igualmente os riscos de que os adultos sejam simultaneamente atingidos pelas mesmas causas locais de morte e contribuindo para que a área geográfica da população tenda a expandir-se rapidamente até aos limites ecológicos.

Esta estratégia só será, no entanto, possível se a fecundidade e a longevidade forem suficientemente grandes e a população suficientemente dispersa no espaço de modo a evitar que as oscilações aleatórias dos efectivos, devidas a uma sucessão de anos desfavoráveis, levem a população à extinção.

Populações muito grandes e dispersas numa área tão vasta que as

condições de recrutamento só dificilmente serão desfavoráveis em toda a área ocupada, terão as condições ideais para se manter com esta estratégia.

No caso dos peixes béticos dos recifes o cenário é certamente outro como provavelmente o é também para os peixes béticos e invertebrados das costas rochosas.

As populações, especialmente das espécies de grande tamanho, têm densidades de adultos baixas que serão mantidas sob controle, mesmo que o recrutamento seja favorável, pelas limitações de espaço e/ou alimentos.

Se a longevidade dos adultos for muito grande e cada um puder produzir durante a vida um número de descendentes muito superior aquele que é possível recrutar para o local onde vive, pode ser eficaz produzir uma "chuva" de ovos que se dispersam numa área muito vasta. Alguns desses ovos poderão originar juvenis que encontrem porventura uma "vaga" disponível noutra local onde podem instalar-se e crescer sem entrar em competição directa com os progenitores e outros parentes.

Numa espécie com estas características uma solução de tipo K com produção de alguns juvenis grandes e cuidados parentais intensivos saturaria rapidamente um pequeno espaço com parentes próximos a competir intensamente entre si.

Dos cenários hipotéticos apresentados acima é de salientar que a mesma estratégia de dispersão de muitos ovos pequenos parece viável em populações que em muitos outros aspectos da sua demografia são fortemente contrastantes. Enquanto que para os peixes béticos de grande porte se postulou uma mortalidade e densidade muito baixa para os adultos, estas restrições não se aplicam ao cenário representado pelos grandes cardumes de formas pelágicas. Parece portanto justificado o ponto de vista defendido acima de que não é possível descrever as adaptações dos perfis demográficos com modelos unidimensionais, sejam eles determinísticos ou estocásticos.

O exemplo dos peixes parece igualmente apoiar a ideia que tenho vindo a defender de que não é possível encontrar um modelo satisfatório, alheio às particularidades da biologia de grupos concretos de organismos.

Para os peixes, esta opção só é viável graças à presença de larvas ecologicamente especializadas numa existência planctónica e às condições favoráveis que o mar proporciona.

Vale a pena referir que a existência nos peixes ósseos de ovos e larvas planctónicos, permitiu a várias linhagens tirar partido das correntes de modo a conciliar as exigências de condições favoráveis às diferentes fases de desenvolvimento. Já se referiu, por exemplo, que várias espécies cujos

juvenis exploram a elevada produtividade dos estuários, desovam no mar ou na parte superior dos cursos de água (em condições mais favoráveis aos ovos), tirando partido do transporte pelas correntes para fazer entrar as formas juvenis no estuário, quando já se encontra num estágio de desenvolvimento que permita a sua exploração eficaz.

Barlow (1981) chama a atenção para o facto de a dispersão sob a forma de ovos e larvas ser a única modalidade acessível aos peixes béticos dos recifes. Pode supor-se de resto que, se uma dispersão elevada é por si mesma um traço adaptativo, fazê-lo sob a forma de ovos ou larvas constitui, em muitas circunstâncias, a solução mais económica e eficaz.

A existência de larvas capazes de crescer no plâncton permite a muitas espécies béticas "adiar" a entrada na comunidade em que vivem os adultos, até atingirem dimensões suficientes para explorarem eficazmente os recursos e competirem com os indivíduos já instalados.

Pode portanto supor-se que um problema que de acordo com o modelo r/K seria resolvido pela produção de descendentes grandes pode, nos peixes ósseos, ser enfrentado através do prolongamento da vida planctónica de larvas provenientes de ovos pequenos e numerosos.

Todas estas possibilidades só são, no entanto, acessíveis a este grupo graças às formas peculiares da sua ontogenia.

Já Todd (1985) ao referir-se aos invertebrados marinhos das costas rochosas tinha chamado a atenção para o facto de várias linhagens que "perderam" a fase larvar na sua história evolutiva, serem aparentemente incapazes de a "readquirir".

Seria interessante no futuro investigar a possibilidade de a persistência de larvas nos peixes ósseos ter constituído um dos factores que contribuíram para a sua imensa diversificação e especificamente lhes permitiram suplantar os Elasmobrânquios, em termos de representação nas comunidades aquáticas. Além do mais, a "persistência" da fase larvar no desenvolvimento podia ter aberto aos peixes ósseos a possibilidade de iniciar múltiplas vias evolutivas novas, através do processo de pedomorfose (Balon, 1981; Marshall, 1984).

Para mamíferos, aves e para muitas plantas terrestres esta solução é simplesmente inacessível. Se os comportamentos parentais associados com a homeotermia nos mamíferos e nas aves e a impossibilidade de produção de formas muito pequenas conduzem à formação de juvenis quase tão grandes como os próprios adultos, pode admitir-se que uma estratégia de tipo K, com produção de um pequeno número de juvenis tão grandes e robustos quanto possível, seja

"o menor dos males".

Estes cenários hipotéticos estão ainda numa forma por demais rudimentar para se lhes atribuir grande importância. Servem no entanto para mostrar que nem o modelo determinístico nem o modelo estocástico são capazes de traduzir a diversidade das situações reais e que vale a pena no futuro aprofundar seriamente este tema, desenvolvendo modelos multidimensionais capazes de incorporarem efeitos de trajectória e adaptados a grupos particulares de organismos.

Uma outra conclusão emerge: os comportamentos parentais não são sempre vantajosos. Se é verdadeira a asserção de que na história evolutiva dos peixes a presença de comportamentos parentais numa linhagem, ao promover a segurança dos ovos, criou as condições para um aumento do tamanho dos ovos na história evolutiva ulterior, devem ter-se originado múltiplas situações de "ratoeira evolutiva" em que a emergência de cuidados parentais, ao promover o aumento do tamanho dos ovos, "fechava a porta às estratégias dos grandes números" e criava condições para o ulterior aprofundamento da eficácia dos cuidados parentais como meio de proteger ovos agora maiores e pouco numerosos. Se esta interpretação for verdadeira, deve existir um efeito de limiar na evolução dos cuidados parentais a partir do qual as pressões imediatas autocanalizarão a evolução para a intensificação da eficácia dos cuidados.

A impressão que fica do conjunto dos factos é a da existência de uma enorme diferença entre os efeitos da selecção natural e da adaptação, como processos de curto prazo e as consequências evolutivas a longo prazo de cada transformação.

Independentemente das circunstâncias em que surgiram, os comportamentos parentais parecem ter permitido a evolução de tamanhos reduzidos, facilitando a colonização de certos biótopos e dificultando provavelmente a colonização de outros biótopos, do mesmo modo que devem ter limitado os perfis demográficos possíveis.

O destino evolutivo de uma linhagem parece determinado por processos que operam a dois níveis distintos e que são numa larga medida independentes.

As respostas a curto prazo são bem expressas pela teoria da selecção natural e traduzem-se pela produção de adaptações. É a este nível que se produzem as inovações biológicas.

O destino último de cada grupo já não tem directamente a ver com as circunstâncias em que as suas características se originaram. Parece depender acima de tudo das oportunidades ecológicas que se lhe abriram ao sabor das circunstâncias históricas e das possibilidades de pré-adaptação da sua

organização, que se revela viável em condições por vezes muito diferentes daquelas em que surgiu.

Já Elton (1927) numa obra pioneira na história da ecologia animal tinha sublinhado o facto de que uma adaptação tem apenas um valor relativo e temporário.

Ao adaptar-se a uma determinada pressão do meio os organismos passarão a estar sujeitos a um novo regime de pressões selectivas, nada assegurando que ficam melhor ou pior equipados para sobreviver do que estavam antes. Por exemplo, uma população de microorganismos que adquire resistência a um agente tóxico pode crescer momentaneamente para se lançar depois, como consequência desse mesmo crescimento, numa nova crise causada por escassez de nutrientes, excesso dos seus próprios metabolitos, etc.

Esta ideia é hoje familiar em ecologia com o princípio de que a remoção de um factor operacional de controle de uma população levará à entrada em acção de novos factores.

Apesar desta ideia parecer banal, permanecemos ainda em biologia evolutiva exageradamente agarrados à noção de que adaptação é sinónimo de melhoria geral de capacidade de sobrevivência e de que é a adaptação o principal produto da evolução. Pelo contrário, quando se consideram os fenómenos evolutivos a longo prazo torna-se claro que, a adaptação como resposta evolutiva às circunstâncias imediatas poucas relações directas terá com o futuro evolutivo de uma linhagem. De resto, o próprio carácter imediatista da selecção natural conduz directamente a esta conclusão. **A selecção não pode prever o futuro e resolver problemas que ainda não surgiram. Responde aos problemas do momento, com as soluções mais imediatamente disponíveis e efectivas, mesmo que com isso uma linhagem se lance num beco sem saída.**

Nesta perspectiva não há qualquer contradição entre adoptar um ponto de vista baseado na noção de selecção natural e aderir ao mesmo tempo à hipótese de Van Valen (1973), segundo a qual as populações estão continuamente em perigo de extinção. Esta hipótese celebrizada pelas palavras da Rainha Vermelha em **Through the looking glass** "Now here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place", exprime da melhor maneira ideias semelhantes às que acabo de expor.

2.2.2. Comportamentos e ritmo evolutivo

A segunda questão que me propus tratar prende-se com o facto de, na minoria de famílias em que ocorre qualquer comportamento parental ser mais provável que ocorram outros, do que seria de esperar ao acaso. Aparentemente a presença de um comportamento promove ou facilita o aparecimento de outros.

No capítulo anterior já mencionei a hipótese de terem ocorrido sequências de efeitos em cadeia envolvendo a presença de cuidados com acréscimo subsequente do tamanho dos ovos, que tornando-se maiores devem ter "estabilizado" a presença de cuidados. No presente capítulo procurarei abordar uma hipótese complementar: a ideia de que a presença no reportório de um conjunto de padrões de comportamento, constitui a base para o crescimento do reportório e a aceleração do processo evolutivo.

Vários autores têm revisto o papel do comportamento como factor de evolução (Wilson, 1975; Hinde, 1982; Barnard, 1983; Huntingford, 1984).

Em geral, considera-se que os traços comportamentais podem acelerar a evolução de outros caracteres e dirigir o curso do processo evolutivo na medida em que o modo como os órgãos são expostos ao meio e a própria selecção de determinados habitats são fortemente determinados por traços etológicos. Além disso, os comportamentos ao promover ou não a dispersão e ao regular os padrões de troca genética nas populações podem afectar as taxas de evolução, por exemplo dos traços de socialidade, e interferir nos processos de especiação.

Por sua vez, os caracteres etológicos estão limitados pela morfologia. No entanto, dentro dos limites permitidos pelas restrições mecânicas, diferentes comandos nervosos podem originar diferentes padrões de acção e estes irão pôr à prova de formas diferentes as estruturas físicas, sujeitando-as a regimes de selecção determinados.

Isto é verdade tanto para os caracteres etológicos muito estereotipados como para aqueles que dependem da experiência para se desenvolverem.

A probabilidade de desenvolver por experiência determinadas modalidades de acção pode ser facilitada por caracteres fortemente determinados pelo genoma (ver discussões desta questão em Hinde (1970, 1982) e Wilson (1975)).

Em geral admite-se que a maior complexidade dos processos epigenéticos que participam no desenvolvimento dos comportamentos, faz deles traços particularmente lábeis, e portanto susceptíveis de grande variabilidade. Por

todas estas razões os comportamentos seriam marcadores do ritmo evolutivo, respondendo mais depressa que os restantes caracteres às mudanças ambientais.

No presente trabalho ilustraram-se várias situações em que os caracteres comportamentais devem ter "dirigido" a evolução de outros caracteres (por exemplo, a união dos corpos no acasalamento e a origem de órgãos copulatórios, a relação entre a presença de comportamentos parentais e o incremento do tamanho dos ovos e/ou a redução do tamanho dos adultos).

Também se documentaram casos em que certos traços etológicos só puderam emergir na evolução porque pré-existiam determinados traços morfológicos (por exemplo a existência de estruturas de adesão dos ovos como condição prévia à evolução da guarda).

Os presentes resultados atestam portanto uma estreita interdependência entre níveis, em que cada nível de organização pode originar pré-condições que propiciam oportunidades para transformações noutros níveis.

A questão central é no entanto outra: **serão os traços etológicos susceptíveis de evolução mais rápida que os restantes traços ?**

Durante este trabalho surgiram dois aspectos que não estão contemplados pelo simples efeito da labilidade dos traços de comportamento. Podem resumir-se dizendo que **os traços etológicos parecem mais fáceis de acumular e transferir de contexto do que os restantes caracteres.**

É antiga em zoologia a ideia de que a existência de elementos repetidos proporciona a possibilidade de diferentes unidades virem a especializar-se de formas diferentes. A evolução de diferentes estruturas a partir de padrões metaméricos fornece exemplos clássicos. Mesmo ao nível da evolução do material genético um aumento da quantidade parece ser uma condição importante para a ulterior diversificação do conteúdo informativo.

Os caracteres comportamentais têm a grande vantagem de não serem permanentes.

Um padrão de comportamento não é algo que o organismo tem que suportar constantemente com todos os inconvenientes que representa uma estrutura que uma vez formada no desenvolvimento se torna fixa.

Um comportamento pode ser activado no contexto em que é útil, sem constituir um fardo noutras circunstâncias.

A sua acumulação é pouco mais do que a acumulação de pequenos detalhes na organização do sistema nervoso. É certamente menos dispendiosa em termos de exigências de energia e de riscos para o animal do que a acumulação de estruturas físicas.

Desde que o padrão de base esteja funcional podem acumular-se no

reportório do animal outras variantes latentes, sem que disso resulte um risco comparável ao que pode resultar da existência de estruturas morfológicas aberrantes.

As competências para a produção de padrões de comportamento devem, portanto, poder-se acumular mais facilmente e estar sujeitas a menos pressões restritivas à sua variabilidade do que os traços morfológicos.

Ao mesmo tempo, os comportamentos dependem de mecanismos de activação e controle que com pequenas alterações de limiares os podem fazer reaparecer noutros contextos.

Portanto, parece haver menos riscos na produção de variantes comportamentais, maior facilidade em acumular padrões de comportamento latentes sem "roubarem" espaço ou energia a outros e finalmente parece mais fácil transferi-los para novos contextos funcionais.

No presente trabalho mostrou-se que os passos mais "difíceis", a avaliar pela sua raridade, são os que envolvem a introdução de elementos comportamentais muito diferentes dos que existiam anteriormente. Pelo contrário, é relativamente "fácil" reorientar padrões pré-existentes e organizá-los em sequências novas ao serviço de novas funções. A evolução da reprodução dos gobídeos de estuário ou a transformação da manipulação de ovos para a incubação oral e as prováveis transferências entre os sexos de padrões agonísticos e cuidados parentais exemplificam bem este ponto.

Penso que se têm criado muitos equívocos acerca das relações entre micro e macroevolução devido à forma como se têm confrontado posições pontualistas e gradualistas como blocos fechados e mutuamente exclusivos.

A crítica é de resto semelhante à que formulei a propósito da oposição entre o modelo r/K e o modelo estocástico.

Uma asserção subjacente à noção de gradualismo é a de que, a evolução dificilmente cria num só episódio grandes transformações complexas e profundas. Intimamente relacionada com esta noção está a de que, numa grande medida, as transformações evolutivas implicam "rearranjos e reaproveitamentos em novas funções de velhos materiais" (Jacob, 1981; Sacarrão, 1986a; Gould, 1987).

Neste sentido creio que a noção de gradualismo é quase sinónima de Darwinismo.

Dificilmente se podem introduzir muitas transformações ao mesmo tempo

numa estrutura sem pôr em causa a viabilidade do organismo (Sacarrão, 1986c). A própria ocorrência de duas mutações adaptativas próximas no tempo é improvável (Lewontin, 1974).

Nestas acepções, os dados apresentados neste trabalho são claramente favoráveis ao gradualismo. Foram múltiplos os exemplos de transformações que envolvem modificações de elementos pré-existentes reorganizados ao serviço de novas funções. Esta perspectiva foi mesmo um princípio condutor de toda a interpretação.

Existem outras acepções da palavra gradualismo que não me parecem no entanto dever emparelhar obrigatoriamente neste esquema conceptual.

A continuidade das estruturas nos seres vivos nada nos diz acerca dos seus ritmos de evolução.

Um postulado típico dos neodarwinistas é o de que as transformações evolutivas prosseguiriam a ritmos impostos pelas pressões do meio quer se esteja ou não num episódio de especiação.

A demonstração paleontológica de que em muitos casos teve lugar a alternância de períodos de estase com períodos de especiação e que as transformações evolutivas estão muitas vezes quase restritas a esses breves episódios de especiação, não contradiz o princípio de continuidade que tenho vindo a defender.

Em primeiro lugar, o que se chama rápido em paleontologia não é necessariamente rápido em genética de populações. Há aqui um problema de perspectivas, de diferentes escalas de tempo.

Em segundo lugar pode admitir-se, sem contrariar a noção de continuidade, que uma organização pelo facto de ser constituída por vários componentes distintos e interdependentes, contem factores de resistência à mudança. Uma vez iniciado um processo evolutivo numa dada direcção devido a variações a um determinado nível, os restantes elementos dos outros níveis tenderão a ser sujeitos a novas pressões ajustando-se mutuamente. Uma vez atingido um certo grau de ajustamento cada componente exercerá provavelmente uma acção selectiva contra as variações dos restantes.

Ao discutir a guarda de ovos pelo macho estendi este princípio ao conjunto dos processos reprodutores ao sugerir que, cada um dos sexos deve exercer uma acção restritiva das variações nos comportamentos do outro que conferem uma elevada inércia interna a este modo de reprodução no seu todo.

Em pequenas populações, e após perturbações profundas do ecossistema, perante pressões de predação e competição aliviadas, todos os valores selectivos estarão momentaneamente alterados de modo que variantes que em

condições de "normalidade" seriam penalizadas podem não o ser, abrindo caminho a novas trajetórias evolutivas.

A fixação e extinção aleatória de genes e a introdução de novos rearranjos cromossômicos, particularmente fáceis em pequenas populações, contribuirão para precipitar ainda mais os acontecimentos.

Pode assim criar-se uma situação em que uma organização pode sofrer uma sucessão de transformações rápidas até se atingir um novo equilíbrio entre os funcionamentos dos seus constituintes ao nível fenotípico e das frequências dos genes e dos seus agrupamentos ao nível dos genomas.

Este cenário pressupõe assim a conjunção de quatro condições: redução drástica do tamanho de uma população; rotura do equilíbrio do ecossistema e das relações entre os organismos da população e o meio; relaxamento temporário das pressões de predação e competição; e rotura temporária do equilíbrio das pressões selectivas exercidas pelos diferentes caracteres entre si.

Esta perspectiva pouco difere da noção de "revolução genética" proposta por Mayr (1957, 1970).

O presente trabalho mostrou que cada modo de reprodução envolve ambos os sexos e os seus descendentes. As possibilidades de variação em cada participante são certamente muito condicionadas pela forma como se relaciona com os restantes. Isto significa que os equilíbrios entre constituintes das organizações podem ter lugar acima do nível dos organismos. Vale a pena no futuro explorar esta ideia a propósito da evolução dos sistemas sociais.

Nesta última acepção que se tem vindo a discutir não vejo qualquer razão para se ser gradualista.

Finalmente não parece haver qualquer razão que nos obrigue a postular que todas as transformações microevolutivas têm as mesmas possibilidades de originar grandes transformações.

Já referi que, do meu ponto de vista, o significado histórico de uma modificação não reside apenas no seu valor adaptativo. O seu futuro dependerá tanto ou mais das possibilidades de engendrar novas mudanças, de servir de base a novas construções.

2.2.3. Os machos e os cuidados parentais nos peixes ósseos

É oportuno fazer um último comentário ao papel dos machos nos cuidados parentais nos peixes ósseos.

Em princípio qualquer dos sexos tem vantagens em que sobreviva o maior número possível de descendentes nas melhores condições.

A contribuição genética é quantitativamente a mesma para ambos os sexos (se exceptuarmos as pequenas diferenças que ocorrem quando há um par de heterocromossomas).

Qualquer dos sexos tem um tempo de vida limitado, um tempo útil de acção ainda mais restrito durante essa existência, e a sua capacidade para mobilizar recursos energéticos e outros é igualmente finita.

Trabalhar para a reprodução agora ou reservando-se para mais tarde, em número ou em qualidade, mas sempre trabalhar para a reprodução. Parece ser esta a lógica da vida mesmo quando a reprodução não é a do próprio mas a dos seus parentes próximos.

Neste sentido não há qualquer assimetria de fundo entre os sexos.

As diferenças podem surgir apenas no que se refere às modalidades e aos padrões através dos quais cada sexo canaliza o seu funcionamento e aplica os seus "esforços".

Para cada tipo de organismo e para cada sexo só existe um número limitado de canais acessíveis.

A selecção, se a oportunidade surgir de facto, tenderá a distribuir os meios disponíveis pelos canais abertos à sua aplicação de uma forma suficientemente eficaz (idealmente óptima).

Durante todo o trabalho evitei distinguir selecção sexual e selecção natural. Os parceiros e os competidores não serão parte integrante do meio?

Quando se entendia a adaptação como sinónimo de progresso ou da melhoria da eficiência com que os organismos sobrevivem tinha sentido distinguir a selecção sexual "não adaptativa" da selecção natural. A partir do momento em que se considera que a adaptação a uma condição não melhora necessariamente a eficiência biológica dos organismos, esta distinção parece deixar de ter sentido.

A selecção sexual surgia como algo que muitas vezes se opunha à

adaptação ao meio. No momento em que se compreende que qualquer funcionamento tem em princípio custos e benefícios, a selecção sexual não é já uma excepção.

Trata-se de um grupo de casos entre muitos outros, em que as pressões selectivas tenderão a favorecer compromissos entre exigências contraditórias.

Durante toda a Tese, um dos desafios intelectuais que impus a mim próprio consistiu em procurar propor explicações simples que não invocassem noções como o investimento e não atribuíssem à selecção estes ou aqueles traços antropomórficos. Hipóteses como as referentes à certeza da paternidade exemplificam o tipo de antropomorfismo que procurei eliminar ao propor as minhas próprias hipóteses.

Um ponto parece emergir dos factos, não sendo um mero reflexo de preconceitos culturais: toda a literatura etológica indica claramente que **os machos tendem a competir mais frequentemente entre si do que as fêmeas pelo acesso aos gâmetas do sexo oposto.**

Baylis (1981) sugeriu que a diferença fundamental entre os sexos reside na diferença das suas taxas de gametogénese. Esclarece que as questões de tamanho só serão relevantes por afectarem esta taxa. Para este autor no caso de espécies com um único episódio de reprodução, taxa de gametogénese e fecundidade são equivalentes. No entanto, prefere a noção de taxa que considera mais geral na sua aplicação. Os machos produzem gâmetas mais rapidamente e podem acasalar-se de novo, mais precocemente que as fêmeas.

Pessoalmente não penso que insistir na noção de taxa de gametogénese ou na desigualdade de tamanho dos gâmetas implique uma diferença fundamental de ponto de vista. Penso que a diferença mais óbvia e mais simples é a que existe entre os números dos gâmetas femininos e masculinos proposta por Bateman (1948).

Isto não implica invocar o investimento diferencial como factor explicativo.

Com corpos de tamanhos próximos, a quantidade de biomassa que cada sexo pode aplicar à formação de gâmetas não pode exceder um certo limite. Quando muito, os machos poderão reduzir essa fracção, se isso for exequível e vantajoso.

A mesma biomassa exprimir-se-á por um número incomparavelmente maior de espermatozóides do que de óvulos. Mesmo os peixes com os seus ovos pequenos e numerosos não são excepção.

A diferença de tamanho e número cria, inevitavelmente, um excesso de espermatozóides; logo, não é preciso invocar nenhuma operação de cálculo

económico para concluir que tenderá a haver competição mais intensa entre os gametas masculinos.

Os espermatozóides podem, por outro lado, ser manipulados mais simples e eficazmente do que os óvulos através dos comportamentos do adulto. Lançá-los mais longe ou mais perto dos óvulos, mais tarde ou mais cedo no acasalamento, pode significar grandes diferenças para o sucesso do macho em cada episódio de reprodução.

O que pretendo exprimir é a ideia de que a própria logística da emissão e da produção de esperma como uma matéria fluida cuja expulsão é fisiologicamente fácil de controlar, cria as bases materiais para a evolução de comportamentos instrumentais na competição entre machos.

Isto acontece nos peixes como nos restantes animais. Porquê então a prevalência de guarda pelos machos neste grupo, quando ela é rara noutros organismos ?

Penso que existem algumas características simples da biologia dos peixes que em conjunto parecem dar adequadamente conta das bases do processo: fecundação externa; crescimento indeterminado com acréscimo do número dos descendentes em função do tamanho (mais acentuado para as fêmeas) e diminuição dos custos por zigoto dos cuidados parentais em função do número de zigotos já presentes.

A fecundação externa cria aos machos dos peixes uma possibilidade que está excluída à partida para os machos das espécies com fecundação interna. Para estes últimos, se não houver qualquer mecanismo pré-existente que os ligue à fêmea, não haverá nada que os faça estar presentes no momento da postura ou do parto.

Só poderia haver cuidado pelo macho se a união com a fêmea fosse estável por qualquer outra razão. Sem isso não é sequer necessário procurar explicações para a predominância de cuidados femininos. As fêmeas são o único sexo que tem possibilidades de cuidar.

Só nos animais com fecundação externa ambos os sexos estão presentes quando os zigotos se formam.

Só nestes animais se pode pôr a questão de saber se um sexo tem mais vantagens relativas que o outro, em cuidar.

Para as fêmeas dos peixes um acréscimo de tamanho equivale, em regra, a um aumento da fecundidade (Williams, 1966b). Mais a curto prazo e, talvez por

isso mesmo, com maior importância, encontra-se o facto de as fêmeas de muitas espécies poderem efectuar posturas múltiplas na mesma estação, convertendo gradualmente alimentos em ovos.

Pelo contrário, para os machos o carácter excedentário do esperma relativamente aos óvulos significa que um aumento da quantidade de alimentos transformados em gâmetas ou um aumento de fecundidade proporcionado por um acréscimo de tamanho não correspondem automaticamente a um acréscimo do número de descendentes (o aumento de tamanho pode contribuir, ainda que indirectamente, para um maior sucesso dos machos, se lhes conferir vantagens em disputas agonísticas. Não é, no entanto, uma condição essencial como indicam os múltiplos casos de espécies em que as fêmeas são maiores que os machos e a grande frequência e aparente eficácia do parasitismo sexual por pequenos machos).

Atrair diferencialmente as fêmeas com mais eficácia que outros machos pode ser mais decisivo para o sucesso reprodutor que o tamanho.

Finalmente os machos podem cuidar de muitos ovos com esforço semelhante ao que é necessário para cuidar de poucos.

Nestas condições os machos têm possibilidades de cuidar de ovos sem perder, necessariamente, por isso novas oportunidades de reprodução. As fêmeas pelo contrário, se a estação de reprodução é longa, tenderão a perder novas oportunidades de produzir ovos ao cuidar dos já existentes.

Defendi igualmente neste trabalho que os ovos podem ter uma função epigâmica e aumentar as probabilidades de um macho obter mais ovos.

A comprovar-se esta hipótese tornar-se-á ainda mais sólida a conclusão de que não tem sentido falar abstratamente em custos e benefícios fora do âmbito da etologia de animais reais. Do mesmo modo, não parece útil estabelecer uma distinção qualitativa absoluta entre selecção sexual e outras formas de selecção.

Esta Tese foi escrita tendo como referência os peixes ósseos. Se tiver contribuído para demonstrar a necessidade de reintroduzir seriamente a filogenia, a etologia e a história natural de cada grupo nos estudos de ecologia comportamental e biologia social, terá cumprido os seus objectivos.

SUMARIO

OBJECTIVOS E METODOLOGIA

A presente Tese aborda a filogenia e ecologia dos padrões de cuidados parentais nos peixes ósseos.

Com base na informação disponível na literatura, procedeu-se à inventariação da distribuição dos diferentes padrões de cuidados parentais, ao nível das famílias e das ordens desta classe. Recorreu-se ao esquema de classificação de Nelson (1984).

Para a análise filogenética, as relações das distribuições das diferentes formas de cuidados parentais, foram estudadas ao nível das famílias e das ordens. Ao nível das famílias, foram comparadas as frequências observadas, de diferentes associações de tipos de cuidados, com as frequências esperadas, com base num modelo aleatório. Foram igualmente comparadas entre si, as frequências observadas de diferentes associações, com vista a identificar aquelas que se destacam pela sua especial incidência. Recorreu-se à análise de resíduos com base em tabelas de contingência, em que se compararam as frequências observadas das diferentes combinações possíveis de cuidados parentais, na mesma família, com as frequências esperadas se as associações se produzissem ao acaso.

Completou-se a investigação ao nível das ordens, com base na análise das correlações das frequências de ocorrência das diferentes formas de cuidados parentais, no conjunto das ordens, com base em provas não paramétricas. Para uma avaliação global da matriz de correlações submeteu-se os dados a uma análise factorial do tipo r .

No que se refere à distribuição ecológica e recorrendo ao mesmo inventário taxonómico da distribuição dos cuidados parentais, comparou-se a distribuição das ocorrências de cada tipo de cuidado parental, em ambientes marinhos e de água doce e em condições de alta e baixa latitude.

RESULTADOS

Análise filogenética

1. A distribuição taxonômica das associações dos diferentes padrões de cuidados parentais, diferem significativamente do que seria de esperar com base num modelo aleatório.

2. Na classe Osteichthyes, as diferentes formas de cuidado parental emergiram recorrentemente na evolução em linhagens distintas, não existindo, portanto, uma origem evolutiva única para cada forma de cuidado.

3. A análise dos múltiplos episódios recorrentes que originaram as diferentes formas de cuidados, mostra que a possibilidade de emergência de determinado padrão é claramente afectada pelos padrões pré-existentes de cuidado, podendo-se portanto afirmar que cada transformação evolutiva é condicionada pelos comportamentos anteriormente existentes em cada linhagem.

4. A partir de formas sem cuidados emergiram, em várias linhagens, formas com guarda de ovos pelo macho, sendo esta a transição que mais frequentemente se repetiu na evolução dos cuidados parentais, nesta classe.

Em algumas linhagens, no entanto, a partir de formas sem cuidados emergiram formas com guarda de ovos pela fêmea.

5. A partir de formas com guarda de ovos pelo macho originaram-se, repetidamente, formas com guarda de ovos e larvas pelo macho.

6. A guarda de ovos biparental parece ter surgido na maioria dos casos da associação de uma fêmea ao macho que guarda; no entanto, não são de excluir outras origens, nomeadamente, pela associação de um macho a uma fêmea que guarda e pela emergência de cuidados parentais em linhagens em que a monogamia era pré-existente.

7. A guarda de ovos e larvas biparental pode ter surgido, tanto pela associação de um parceiro a um progenitor que já praticava este tipo de

cuidado, como pela emergência de cuidados com as larvas, em linhagens em que a guarda de ovos biparental pré-existia.

8. A incubação oral pelo macho surgiu recorrentemente, tanto a partir de formas em que pré-existia guarda de ovos pelo macho, como a partir de formas em que a condição anterior era a guarda de ovos e larvas pelo macho ou biparental.

9. As formas de transporte de ovos sobre o corpo pelo macho e pela fêmea surgem fortemente associadas entre si, indicando estreitas relações entre estes dois modos de cuidado, embora as relações entre ambas as formas de transporte e os demais padrões de cuidados parentais não sejam, ainda, claras.

10. A gestação interna, sob a forma de ovoviviparidade e viviparidade, surgiu repetida e independentemente em linhagens distintas. Na maioria dos casos, a sua evolução parece ter-se dado a partir de formas sem cuidados, não sendo evidentes relações estreitas com quaisquer outros padrões de cuidado parental.

11. Do conjunto das relações de derivação evolutiva propostas, sobressai claramente o facto de ser mais frequente, no plano filogenético, a mudança do sexo que cuida do que a alteração estrutural dos padrões de cuidado propriamente ditos. Assim, tanto no caso das guardas de ovos, como nos casos da guarda de ovos e larvas, das formas de incubação oral e das formas de transporte, observam-se mudanças muito mais frequente quanto ao sexo que cuida, do que transformações que conduzem de um tipo de cuidado a outro.

12. Os resultados deste trabalho apoiam a asserção de que cada padrão de cuidado tem que ser encarado como um complexo de traços comportamentais, anatómicos, bioenergéticos, fisiológicos e ontogénicos, em que os adultos de ambos os sexos, os ovos, embriões e juvenis, têm que ser tidos em conta, assim como o sistema de relações sociais em que a reprodução tem lugar. A transformação de um modo de reprodução noutro, é condicionada pelas mudanças possíveis no quadro das restrições que cada complexo de traços reprodutores impõem.

13. Os resultados deste trabalho confirmam as conclusões de trabalhos anteriores no que se refere à predominância de cuidados masculinos

relativamente aos femininos, nesta classe de vertebrados.

Análise ecológica

Quanto às comparações ecológicas, as principais conclusões são as seguintes:

1. Existe uma diferença significativa na proporção de cuidados femininos em função da latitude, sendo nas condições tropicais que se observa maior predomínio de cuidados masculinos.

2. Na comparação dos ambientes marinhos com os ambientes de água doce, sobressai uma diferença muito significativa na proporção de ocorrências de cuidados estendidos à fase larvar. Estes são relativamente frequentes em águas doces, enquanto nos ambientes marinhos só se observam muito excepcionalmente, e mesmo quando existe cuidado com os ovos, as larvas desenvolvem-se, geralmente, em condições planctónicas.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

1. A consideração conjunta dos resultados filogenéticos e ecológicos, apoia o ponto de vista de que não se pode encarar as transformações evolutivas como o resultado de um determinismo ecológico estrito e mecânico. Pelo contrário, a origem de cada novo modo de reprodução é mais facilmente interpretável se se considerar os condicionalismos impostos pelo modo de reprodução pré-existente e as diferentes linhas de mudança que torna possível. As condições ecológicas parecem poder, por seu turno, facilitar ou dificultar as diferentes transformações evolutivas possíveis, bem como condicionar as oportunidades de radiação e o sucesso relativo dos diferentes modos de reprodução.

2. O conjunto destes resultados, em particular a variação da proporção

dos cuidados masculinos e femininos com a latitude, apoia a hipótese de que a predominância de cuidados masculinos nos peixes ósseos tem uma estreita relação com as particularidades da biologia reprodutiva em ambos os sexos. A existência de fertilização externa, de crescimento indeterminado, o aumento da fecundidade com o tamanho nas fêmeas e a possibilidade destas produzirem em baixas latitudes uma sucessão de posturas na mesma estação, parecem ser traços fundamentais para a compreensão da elevada incidência de cuidados masculinos neste *taxon*. Contrariamente ao que acontece em aves e mamíferos, os cuidados parentais só raramente envolvem, nos peixes ósseos, a alimentação das formas jovens. Assim, dentro de limites amplos, o esforço exigido pelos cuidados parentais não cresce de forma proporcional ao número de descendentes protegidos, tendendo a assumir valores unitários decrescentes à medida que o número de descendentes cuidados aumenta. Nestas condições, o esforço exigido pelos cuidados parentais, não difere muito radicalmente do esforço exigido pela defesa de um território de acasalamento. Se numa dada linhagem emergiu territorialidade masculina ligada à competição pelos locais de postura, ou com uma estratégia de **simples redução de interferências múltiplas**, os machos estarão pré-adaptados para a realização de cuidados parentais, em especial para a guarda de ovos.

No plano etológico, trata-se de estender, com algumas modificações, os comportamentos de defesa do território, à defesa dos descendentes. Do mesmo modo, muitos comportamentos de limpeza dos ovos parecem derivar de comportamentos de preparação dos substratos de postura.

No plano económico, os machos de peixes ósseos estão pré-adaptados para a guarda, já que, por um lado, os custos dos cuidados parentais não crescem de forma linear com o número de ovos, não existindo portanto antagonismo entre cuidar dos ovos já existentes e obter novas posturas. Por outro lado, o sucesso reprodutor dos machos de peixes ósseos não está, em regra, limitado pela disponibilidade de esperma, que é normalmente muito excedentário, mas pela disponibilidade de óvulos acessíveis à fertilização. Assim, as exigências energéticas impostas pelos cuidados parentais não parecem suficientemente importantes para restringir de forma significativa a fecundidade potencial dos machos.

Para as fêmeas, pelo contrário, em baixas latitudes a fecundidade está estreitamente condicionada pela quantidade de alimentos ingeridos, tanto a longo prazo pela oportunidade de crescimento e conseqüente aumento de fecundidade futura, como a curto prazo pelas oportunidades de dispor de recursos materiais e energéticos para produzir novas massas de ovos. As

exigências de tempo, dedicado aos cuidados parentais fazer-se-ão, portanto, sentir de forma muito mais acentuada e negativa no sucesso reprodutor das fêmeas do que no dos machos.

O carácter externo da fertilização, implica que ambos os sexos se encontram presentes quando os zigotos são emitidos, criando assim oportunidades para que em qualquer dos sexos possam emergir cuidados parentais. Pelo contrário, em grupos de animais com fertilização interna, as oportunidades de emergência de cuidados parentais masculinos estão restringidas, à partida, pela existência de um desfazamento entre os momentos de fertilização e de emissão dos descendentes.

Os resultados do presente trabalho sugerem igualmente que, elementos de carácter epigâmico podem ter desempenhado um papel importante na evolução dos cuidados masculinos. As actividades de construção de ninhos podem ter derivado de movimentos inicialmente não orientados como coçar-se, alimentar-se no fundo, entre outros, que ao serem realizados pelo macho na área restrita do seu território, podem tornar o local mais conspícuo e mais atractivo para as fêmeas. O facto de em várias espécies se ter demonstrado experimentalmente que as fêmeas "preferem" desovar em locais que já contêm ovos, sugere um outro elemento epigâmico relevante para a evolução dos cuidados masculinos. Se numa espécie, a presença de ovos num local incrementa as probabilidades de serem colocados mais ovos no mesmo local, um macho que se deixe ficar num local que já contém ovos pode atingir um maior número de fertilizações do que um macho que não permaneça no local de postura. Assim a preferência das fêmeas por desovar onde já há ovos pode alterar radicalmente a relação entre custos e benefícios dos comportamentos reprodutores dos machos, em favor da evolução de cuidados parentais masculinos.

As presentes hipóteses, complementares entre si, parecem fornecer uma explicação mais adequada da origem dos cuidados masculinos nos peixes ósseos, do que outras hipóteses, nomeadamente as que se referem às diferenças de investimento entre sexos, ao grau de certeza de paternidade e às oportunidades de "deserção".

3. A raridade do cuidado com as larvas em ambientes marinhos, sugere que, em muitas circunstâncias, o sucesso evolutivo de linhagens sem cuidados, que dispersam amplamente os seus descendentes, é maior a longo prazo do que o das formas com fraca dispersão e protecção intensiva dos descendentes. Embora algumas das facetas da biologia reprodutiva dos peixes ósseos possam ser

interpretadas de acordo com o modelo r/K , muitos outros aspectos não são adequadamente interpretáveis nesses termos, sendo pelo contrário mais facilmente abordáveis em termos dos modelos estocásticos.

4. Finalmente, discute-se o problema das relações entre a evolução dos traços etológicos e a evolução dos demais caracteres dos organismos. O estudo da evolução dos modos de reprodução nos peixes ósseos, mostra a estreita interdependência dos caracteres comportamentais e dos restantes traços que em conjunto participam no processo de reprodução. Conclui-se que a elevada labilidade dos traços comportamentais, pode fazer deles elementos susceptíveis de transformação evolutiva mais rápida, e portanto capazes de condicionar profundamente a evolução dos restantes caracteres. Aos argumentos habitualmente referidos na literatura, para tentar explicar a importância dos traços etológicos como determinantes da evolução de outros traços, parece relevante acrescentar dois aspectos evidenciados no presente estudo:

a) Ao contrário dos caracteres morfológicos, os traços comportamentais não são "permanentes", podendo acumular-se facilmente no mesmo organismo os determinantes internos para um vasto repertório de traços, sem que o animal esteja sujeito permanentemente aos eventuais impactos negativos da sua presença; ao contrário do que acontece com as estruturas físicas, que não podem desaparecer quando são inconvenientes e impõem custos permanentes de manutenção.

b) Os caracteres etológicos são particularmente fáceis de transferir de contexto, por pequenas modificações dos limiares de resposta dos seus determinantes fisiológicos. A facilidade com que, na evolução dos cuidados parentais nos peixes ósseos, padrões de comportamento que surgiram inicialmente em um sexo, emergem posteriormente no outro, fornece múltiplos exemplos desta condição.

SUMMARY

OBJECTIVES AND METHODS

This thesis is a comparative study on the phylogeny and ecology of parental care patterns of bony fishes.

Using the published information available, a data base was constructed to study the distribution of parental care patterns in this class, both at the familial and the ordinal level. Nelson's (1984) taxonomy of bony fishes was adopted. The phylogenetic analysis was based on the relationships of the distributions of the different parental care patterns, using the family, and subsequently the order, as the basic taxonomic units.

At the family level, the observed frequencies of the associations of different parental care patterns were compared with the frequencies that would be expected if the associations occurred at random. Separately, the relative frequency of each association was also contrasted with a random model, by means of a contingency table in which all possible combinations of two parental care patterns were included.

At the ordinal level, the frequencies of occurrence of each pair of parental care patterns was analyzed using a non-parametric test (the Spearman Rank Correlation). To access the overall structure of the data, an *r* type factor analysis was also performed.

Ecological comparisons were conducted using the same data base, comparing the distribution of each parental care pattern among marine and freshwater biotops and among low and high latitude forms.

RESULTS

Phylogenetic analysis

1. The taxonomic distribution of the associations of the parental care patterns in bony fishes differs significantly from what would be expected if they occurred at random.

2. The data provide strong evidence of multiple episodes of recurrent evolution of different parental care patterns in the bony fishes.

3. The data clearly show that the emergence of each parental care pattern is strongly dependent upon the antecedent reproductive mode present in each lineage.

4. From form with no care, in several lineages, evolved forms with male care of eggs. This is the most recurrently found transition revealed by the present study. In some cases, however, female care of eggs must have evolved from forms with no care.

5. From forms with male egg guarding evolved recurrently forms with male guarding of eggs and fry.

6. Biparental guarding of eggs seems to have evolved more frequently through the association of a female to a guarding male. Other trajectories must be considered however, namely the association of a male to a guarding female and the evolution of parental care in a monogamous lineage with no care.

7. Biparental guarding extended to fry must have arisen in two different ways: the association of a partner to a fry guarding fish; and the evolution of fry guarding from biparental egg guarding ancestors.

8. Oral incubation by males evolved independently from forms with male

egg guarding and, in other instances, from forms with male egg and fry guarding and forms with biparental egg and fry guarding.

9. Egg caring of eggs attached to external surfaces of the body, by males and females, are strongly associated, indicating probable evolutionary relationships, but the relationships of male and female egg caring to other parental care patterns are, as yet, uncertain.

10. Internal gestation in the female genital tract evolved independently in several lineages, and in most cases must have evolved from forms with no care. Its evolution seems to be largely independent of that of other parental care patterns.

11. From the evolutionary picture that emerges, it is apparent that episodes of change of the caring sex are much more frequent than structural changes in the patterns of parental care.

12. The results of this study clearly indicate that the evolution of the modes of reproduction in the bony fishes needs to be viewed as the evolution of a complex of traits. Ethological, physiological, anatomical and bioenergetic traits of adults of both sexes and the patterns of ontogeny and characters of eggs and fry, must be taken into account, as well as the social context in which reproduction occurs. Each evolutionary episode is strongly determined by the constraints and possibilities of variation, that each reproductive mode provides.

13. The present study confirms the results of previous works, regarding the prevalence of male parental care in the bony fishes.

Ecological analysis

1. There is a significant difference in the proportion of female care in high and low latitudes. In low latitudes the proportion of male care reaches its highest value.

2. The main difference found when comparing marine and freshwater habitats, concerns the care of fry, that is much less common in the sea than in freshwater.

GENERAL CONCLUSIONS

1. Taken together the phylogenetic and ecological results clearly indicate that the evolution of parental care patterns cannot be viewed in terms of a mechanistic model in which the environmental factors are the only determinants of each change. The origin of a new mode of reproduction seems to be strongly dependent on the organization of the antecedent reproductive mode. The main role of the environmental factors, seems to be that of facilitating or making less viable each of the different possible lines of change. In the long run, the ecological factors must also play one important role, differentially filtering the different modes of reproduction, and thus influencing their respective opportunities of radiation.

2. The present results (specially the variation of the proportion of female care with latitude) provide support to a set of hypotheses that relate the prevalence of male parental care in bony fishes, to some basic features of their reproductive biology. These features include the prevalence of external fertilization, the indeterminate nature of growth, the increase of female fecundity with size and, in low latitudes, the capacity of females to mature a succession of egg masses in the same breeding season. As in the bony fishes parental care only very rarely involves feeding of fry, within broad limits the costs of parental care are not proportional to the number of offspring and the per unit cost decreases as the number of cared offspring increases. The costs of guarding are not very different from those required to maintain a territory. If the males of a nonguarding form defend breeding territories in relation to competition to spawning sites, or simply as a strategy minimizing **mutual interferences**, they are pre-adapted to the evolution of guarding.

Many behaviour patterns involved in parental care are probably derived from behavioural elements used in territory defense and spawning site preparation.

On the other hand, the costs of guarding for males don't increase linearly with the number of offspring and, in many cases, guarding eggs and attracting new females are not incompatible.

Finally, the success of males is not usually limited by the availability of sperm, but by the number of ova that they can fertilize. It is unlikely that the energetic requirements of parental care would impair the reproductive success of males, through a lack of energy available to spermatogenesis.

For females, on the contrary, the reproductive success seems to be limited by the number of eggs they can produce. Parental care, in most cases, must restrict the time available for feeding, affecting the female reproductive success in two possible ways: reducing the energy available for growth and the concomitant increase in future fecundity; and in low latitudes, reducing the energy available for maturing new egg batches in the same breeding season. Thus, other things being equal, the costs of parental care make its evolution less likely in females than in males, due to the greater impact of the costs of parental care in the female reproductive success.

External fertilization provides a condition that is absent in organisms with internal fertilization. If fertilization is external, both sexes are present near the moment of zygote formation. The simple fact that in forms with internal fertilization there is a delay between mating and the release of offspring, makes the evolution of male parental care much more unlikely.

In the present study it is also argued that epigamic elements may have played an important role in the evolution of male parental care in bony fishes. Nest building activities must have derived from nonbreeding actions, such as chaffing and feeding on the bottom. It can be supposed that the repeated performance of this acts by males inside their territories could change the appearance of the area, eventually making it more conspicuous and more apt to stimulate the females visually, increasing the probability that they would spawn there. The finding, by several authors, that females of several species "prefer" to spawn in places that already contain eggs, suggests another epigamic element in the evolution of male care. If in a given species the females "prefer" to spawn in places where eggs are already present, males that tend to stay near the eggs instead of leaving, can have a greater chance of achieving new fertilizations, thus shifting the costs/benefit ratio strongly in favor of parental care.

The hypotheses presented above are not mutually exclusive and, taken

together, provide an explanation for the prevalence of male parental care in bony fishes. This set of hypotheses seems to be more apt for an understanding of the evolution of male care, than the hypotheses based on certainty of paternity, mate "desertion", or investment.

3. The extreme scarcity of parental care extended to fry in marine habitats, suggests that in many ecological circumstances lineages with no care that widely disperse their offspring, may have an advantage over forms with extended parental care and low dispersion. It is argued that although some features of the reproductive biology of bony fishes can be explained by the r/K model, many others are better explained in terms of the stochastic model.

4. Finally, the relationship among the evolution of ethological traits and that of other characters, is discussed. The evolution of the modes of reproduction in bony fishes provides an example of the close interdependence of ethological, morphological, physiological and ontogenetic characters, that together participate in the reproductive process. It is concluded that the greater lability of the ethological characters makes them capable of faster evolution than do structural traits.

Thus, behavioural elements must play a decisive role in the course of evolution of other traits. The results of this study suggests two features of behavioural traits that must be added to those commonly referred in the literature, to explain their decisive role in determining the course of evolution.

a) Unlike most morphological traits, ethological characters are not permanent. The internal determinants of a great number of behaviour patterns can accumulate in some organisms without exposing the animal to the eventually negative consequences of their expression. Thus, ethological traits contrast with physical structures, that cannot be removed when they are disadvantageous and require a constant expenditure of resources for their maintenance.

b) Slight modifications of the physiological thresholds of the internal determinants of ethological characters easily lead to their expression in new contexts. The case with which many parental care patterns that were initially expressed by one sex, appear in the behavioural repertoire of the other sex, provides a good example of this process.

REFERENCIAS

- Abel, E.F. (1964) - Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canevae* Vinc. und *B. inaequalis* C.V. Z. Tierpsychol, 21: 205-222.
- Allen, G.R. (1975) - **The Anemonefishes. Their Classification and Biology.** 2ª ed. T.F.H. Publ., Neptune City.
- Almada, V. (1989a) - A propósito do uso de modelos neo-darwinistas em Etologia. **Anál. Psicol.**, VII (1/2/3): 75-84.
- Almada, V. (1989b) - **Eco-etologia de *Salaria pavo* Risso, 1810 (Pisces: Blenniidae) no Parque Natural da Ria Formosa.** Relatório, S.N.P.R.C.N.
- Almada, V.; Dore, J.; Pinheiro, A.; Pinheiro, M. & Santos, R.S. (1983) - Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.)(Pisces: Blenniidae). **Mem. Mus. Mar - Sér. Zool.**, 2 (24): 1-166.
- Almada, V.; Garcia, G. & Santos, R.S. (1987) - Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* (Cuvier) (Pisces: Blenniidae) da costa portuguesa. **Anál. Psicol.**, V (2): 261-280.
- Anthony, J. & Millot, J. (1972) - Première capture d'une femelle de Coelacanthé en état de maturité sexuelle. **C.R. Acad. Sci. - Sér D.**, 224: 1925-1926.
- Armitage, K.B. (1960) - Observations of parental behavior of *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther). **Trans. Kansas Acad. Sci.**, 63: 269-275.
- Aspey, W.P. & Blankenship, J.E. (1977) - Spiders & snails & statistical tales: application of multivariate analyses to diverse ethological data. pp. 75-120. In: Hazlet, B.A.(ed.) - **Quantitative Methods in the Study of Animal Behaviour.** Academic Press, New York.

- Auty, E.H. (1978) - Reproductive behaviour and early development of the empire fish *Hypseleotris compressus* (Eleotridae). **Aust. J. Mar. Freshwater Res.**, 25: 585-598.
- Baerends, G.R. & Baerends-van Roon (1950) - An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes. **Behaviour suppl.**, 1: 1-242.
- Baerends, G.P.; Brouwer, R. & Waterbolk, H.T.J. (1955) - Ethological studies on *Lebistes reticulatus* (Peters). I. An analysis of the male courtship pattern. **Behaviour**, 8: 249-334.
- Balon, E.K. (1975) - Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. **J. Fish. Res. Board. Can.**, 32 (6): 821-864.
- Balon, E.K. (1977) - Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl. 1927 (Mbuna, Cichlidae, Lake Malawi), with a discussion on advanced protective styles in fish reproduction and development. **Env. Biol. Fish.**, 2: 147-176.
- Balon, E.K. (1980) - Early ontogeny of the lake charr, *Salvelinus (Cristivomer) namaycush*. pp. 485-562. In: Balon, E.K. (ed.) - **Charrs: Salmonid Fishes of the Genus *Salvelinus***. Perspectives in vertebrate science 1, Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Balon, E.K. (1981) - About processes which cause the evolution of guilds and species. **Env. Biol. Fish.**, 6 (2): 129-138.
- Balon, E.K. (1984) - Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. pp. 35-54. In: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (ed.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. Academic Press, London.
- Bamber, R.N.; Henderson, P.A. & Turnpenny, A.W.H. (1985) - The early life history of the sand smelt (*Atherina presbyter*). **J. mar. Biol. Ass. U.K.**, 65: 697-706.
- Barlow, G.W. (1962) - Evolution of parental behaviour in Teleost fishes. **Abstract. Amer. Zool.**, 2: 504.

- Barlow, G.W. (1964) - Ethology of the asian teleost, *Badis badis*, V. Dynamics of fanning and other parental activities, with comments on the behavior of the larvae and postlarvae. *Z. Tierpsychol.*, 21: 99-123.
- Barlow, G.W. (1973) - Issues and concepts in Ethology. pp. 219-245. *In*: Klaus Immelman (ed.) - **Grzimek's Encyclopedia of Ethology**. Van Nostrand Reinhold Company.
- Barlow, G.W. (1974) - Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *Amer. Zool.*, 14: 9-34.
- Barlow, G.W. (1981) - Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. *Env. Biol. Fish.*, 6 (1): 65-85.
- Barlow, G.W. (1984) - Patterns of monogamy among teleost fishes. *Arch. Fischwiss.*, 35 (1): 75-123.
- Barnard, C.J. (1983) - **Animal Behaviour - Ecology and Evolution**. Croom Helm, London.
- Bateman, A.J. (1948) - Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.
- Bateson, P. (1985) - **Mate Choice**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baylis, J.R. (1978) - Paternal behaviour in fishes: a question of investment, timing or rate? *Nature*, 276: 738.
- Baylis, J.R. (1981) - The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. *Env. Biol. Fish.*, 6 (2): 223-251.
- Blumer, L.S. (1979) - Male parental care in the bony fishes. *Quart. Rev. Biol.*, 54: 149-161.
- Blumer, L.S. (1982) - A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 75: 1-22.

- Bradbury, J.W. & Anderson, M.B. (1987) - **Sexual Selection: Testing the Alternatives**. John Wiley & Sons, Chichester.
- Brawn, V.M. (1961) - Reproductive behaviour of the cod (*Gadus callarias* L.). **Behaviour**, 18: 177-198.
- Breder, C.M. (1936) - The reproductive habits of the North American sunfishes (Family Centrarchidae). **Zoologica**, 21: 1-48.
- Breder, C.M. & Rosen, D.E. (1966) - **Modes of Reproduction in Fishes**. Natural History Press, Garden City.
- Brown, J.A. (1985) - The adaptative significance of behavioral ontogeny in some centrarchid fishes. **Env. Biol. Fish.**, 13 (1): 25-34.
- Burgess, T.J. (1978) - The comparative ecology of two sympatric polychromatic populations of *Xerperes fucorum* Jordan & Gilbert (Pisces: Pholididae) from the rocky intertidal zone of central California. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, 35 (1): 43-58.
- Carlisle, D.B. (1960) - Intertidal territory in fish. **Anim. Behav.**, 8: 106-107.
- Clark, E. & Aronson, L.R. (1951) - Sexual behavior in the guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters). **Zoologica**, 36: 49-66.
- Clifford, H.T. & Stephenson W. (1975) - **An introduction to numerical classification**. Academic Press, New York.
- Cohen, D.M. (1984) - Ontogeny, systematics and phylogeny. pp. 7-11. *In*: Moser, H.G.; Richards, W.J.; Cohen, D.M.; Fahay, M.P.; Kendall, A.W.; & Richardson, S.L. (eds.) - **Ontogeny and Systematics of Fishes**. Amer. Societ. Ichthy. Herpt. - Special publication, 1. Allen Press Inc., Lawrence.
- Conover, W.J. (1980) - **Practical Nonparametric Statistics**. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York.

- Constantz, G.D. (1975) - Behavioral ecology of mating in the male gila topminnow, *Poeciliopsis occidentalis* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). **Ecology**, 56: 966-973.
- Coyne, J.A. & Sohn, J.J. (1978) - Interspecific brood care in fishes: reciprocal altruism or mistaken identity? **Amer. Nat.**, 112: 447-450.
- Crews, D. (1987) - Courtship in unisexual lizards : a model for brain evolution. **Scient. Amer.**, 257 (6): 72-77.
- Cunningham, J.E.R. & Balon, E.K. (1986) - Early ontogeny of *Adinia xenica* (Pisces, Cyprinodontiformes): 3. Comparison and evolutionary significance of some patterns in epigenesis of egg-scattering, hiding and bearing Cyprinodontiformes. **Env. Biol. Fish.**, 15 (2): 91-105.
- Dando, P.R. (1984) - Reproduction in estuarine fish. pp. 155-170. *In*: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (eds.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. Academic Press, London.
- Daniels, R.A. (1979) - Nest guard replacement in the antarctic fish *Harpagifer bispinis*: possible altruistic behavior. **Science**, 205: 831-833.
- Darwin, C. (1874) - **The Descent of Man and Selection in Relation to Sex**. 2nd ed. Hennberry, Chicago. 672 pp.
- Dawkins, R. & Carlisle, T.R. (1976) - Parental investment, mate desertation and a fallacy. **Nature**, 262: 131-133.
- Davenport, J. (1983) - Oxygen and the developing eggs and larvae of the lumpfish, *Cyclopterus lumpus*. **J. mar. biol. Ass. U. K.**, 63: 633-640.
- DeMartini, E.E. (1978) - Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: their costs and benefits. **Anim. Behav.**, 32: 1236-1252.
- DeMartini, E.E. (1987) - Paternal defense, cannibalism and polygamy: factors influencing the reproductive success of painted greenling (Pisces, Hexagrammidae). **Anim. Behav.**, 35: 1145-1158.

- Dominey, W.J. (1981) - Maintenance of female mimicry as a reproductive strategy in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Env. Biol. Fish.*, 6 (1): 59-64.
- Dominey, W.J. (1984) - Alternative mating tactics and evolutionary stable strategies. *Amer. Zool.*, 24 (2): 385-396.
- Downhower, J.F. & Brown, L. (1981) - The timing of reproduction and its behavioural consequences for mottled sculpins *Cottus bairdi*. pp.78-95. *In*: Alexander, R.D. & Tinkle, D.W. (eds.) - **Natural Selection and Social Behaviour**. Chiron Press, New York.
- Dunn, G. & Everitt, B. S. (1982) - **An Introduction to Mathematical Taxonomy**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1970) - **Ethology: the Biology of Behaviour**. Holt Rinehard and Winston, New York.
- Elton, C.S. (1927) - **Animal Ecology**. Sidgwick and Jackson, London.
- Emery, A.R. (1968) - Comparative ecology of damselfishes (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. **Ph.D. dissertation**, Univ. Miami.
- Emson, R.H. (1985) - Life history patterns in rock pool animals. pp. 220-222. *In*: Moore, P.G. & Seed, R. (eds.) - **The Ecology of Rocky Coasts**. Hodder and Stoughton, London.
- Estabrook, C.B. & Estabrook, G.F. - Actus: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. **Manuscript**.
- Ewing, A.W. (1975) - Studies of the behaviour of cyprinodont fish. II. The evolution of aggressive behaviour in the world rivulins. *Behaviour*, 52: 172-195.
- Fishelson, L. (1970) - Protogynous sex reversal in the fish *Anthias squamipinnis* (Teleostei, Anthiidae) regulated by the presence or absence of a male fish. *Nature*, 227: 90.

- Fishelson, L. (1975) - Observations on behaviour of the fish *Meiacanthus nigrolineatus* Smith-Vaniz (Blenniidae) in nature (Red Sea) and in captivity. **Aust. Jour. Mar. Freshw. Res.**, 26: 329-341.
- Fisher, R.A. (1930) - **The Genetical Theory of Natural Selection**. Oxford University Press, Oxford.
- Fricke, H.W. (1974) - Oko-Ethologie des monogamen Anemonenfisches *Amphiprion bicinctus* (Freiwasseruntersuchung aus dem Roten Meer). **Z. Tierpsychol.**, 36: 429-512.
- Fricke, H.W. (1975) - Evolution of social systems through site attachment in fish. **Z. Tierpsychol.**, 39: 206-210.
- Fricke, H. & Fricke, S. (1977) - Monogamy and sex change by aggressive dominance in coral reef fish. **Nature**, 266: 830-832.
- Fryer, G. & Iles, T.D. (1972) - **The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa**. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Gadgil, M. (1971) - Dispersal: population consequences and evolution. **Ecology**, 52: 253-261.
- Gebhardt, M.D. (1987) - Parental care: a freshwater phenomenon? **Env. Biol. Fish.**, 19 (1): 69-72.
- Gibson, R.N. (1969) - The biology and behaviour of littoral fish. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, 7: 376-410.
- Gibson, R.N. (1982) - Recent studies on the biology of intertidal fishes. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, 20: 363-414.
- Gibson, R.N. (1986)- Intertidal teleosts: life in a fluctuating environment. pp. 388-408. *In*: Pitcher, T.J. (ed.) - **The Behaviour of Teleost Fishes**. Croom Helm, London.

- Giles, N. (1984) - Implications of parental care of offspring for the anti-predator behaviour of adult male and female three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. pp. 275-290. *In*: Potts, G.W. & Wootton, R. J. (eds.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. Academic Press, London.
- Gittleman, J.L. (1981) - The phylogeny of parental care in fishes. **Anim. Behav.**, 29: 936-941.
- Gould, S.J. (1977) - **Ontogeny and Phylogeny**. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Gould, S.J. (1987) - **O Polegar do Panda**. Gradiva, Lisboa.
- Greeley, M.S., Jr.; Marion, K.R. & MacGregor, R., III (1986) - Semilunar spawning cycles of *Fundulus similis* (Cyprinodontidae). **Env. Biol. Fish.**, 17 (2): 125-131.
- Greenwood, P.H.; Rosen, D.E.; Weitzman, S.H. & Myers, G.S. (1966) - Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.**, 31: 341-455.
- Griffith, R.W. & Thomson, K.S. (1973) - *Latimeria chalumnae*: reproduction and conservation. **Nature**, 242: 617-618.
- Gronell, A.M. (1984) - Courtship, spawning and social organization of the pipefish, *Corythoichthys intestinalis* (Pisces: Syngnathidae) with notes on two congeneric species. **Z. Tierpsychol.**, 65: 1-24.
- Gross, M.R. (1982) - Sneakers, satellites and parentals: polymorphic mating strategies in North America sunfishes. **Z. Tierpsychol.**, 60: 1-26.
- Gross, M.R. (1984) - Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. pp. 55-76. *In*: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (eds.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. Academic Press, London.

- Gross, M.R. & Sargent, R.C. (1985) - The evolution of male and female parental care in fishes. **Amer. Zool.**, 25: 807-822.
- Gudger, E.W. (1927) - The nest and nesting habits of the butterfly or gunnel, *Pholis gunnelus*. **Nat. Hist. Amer. Mus.**, 27: 65-71.
- Haberman, S.J. (1973) - The analysis of residuals in crossclassified tables. **Biometrics**, 29: 205-220.
- Hamilton, W.D. (1972) - Altruism and related phenomena, mainly in social insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 3: 193-232.
- Hamilton, W.D. & Zuk, M. (1982) - Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? **Science**, 218: 384-387.
- Hart, J.L. & Tester, A.L. (1934) - Quantitative studies on herring spawning. **Trans. Am. Fish. Soc.**, 64: 307-312.
- Helfrich, P. (1958) - The early life history and reproductive behavior of the maomao, *Abudefduf abdominalis* (Quoy and Gaimard). **Ph.D. dissertation**, Univ. Hawaii.
- Helvey, M. (1982) - First observations of courtship behavior in rockfish genus *Sebastes*. **Copeia**, 1982 (4): 763-770.
- Heymer, A. (1987) - Comportement agonistique, stratégies reproductrices et investissement parental chez *Blennius basiliscus* (Teleostei, Blenniidae). **Rev. Fr. Aquariol.**, 14 (3): 89-108.
- Heymer, A. & DeFerret, C.A. (1976) - Zur ethologie des Mittelmeer-schleimfisches *Blennius rouxi* Cocco, 1833. **Z. Tierpsychol.**, 41: 121-141.
- Hillén, N.-O. (1984) - Behavioural ecology of the Labrid fishes (Teleostei: Labridae) at Tjarno on the Swedish west coast. **Ph.D. dissertation**. University Stockholm.
- Hinde, R.A. (1970) - **Animal Behaviour**. 2nd ed. McGraw-Hill, New York.

- Hinde, R.A. (1982) - **Ethology. Its Nature and Relation With Other Sciences.** Oxford University Press, Oxford.
- Houde, E.D. & Schekter, R.C. (1980) - Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. **Env. Biol. Fish.**, 5 (4): 315-334.
- Hudson, R.C.L. (1977) - Preliminary observations on the behaviour of the gobiid fish *Signigobius biocellatus* Hoese and Allen, with particular reference to its burrowing behaviour. **T. Tierpsychol.**, 43: 214-220.
- Huntingford, F.A. (1984) - **The Study of Animal Behaviour.** Chapman & Hall, London.
- Iman, R.L. & Conover, W.J. (1983) - **A Modern Approach to Statistics.** John Wiley & Sons, New York.
- Itzkowitz, M. (1979) - On the organization of courtship sequences in fishes. **J. Theor. Biol.**, 78: 21-28.
- Jacob, F. (1981) - **O Jogo dos Possiveis.** Gradiva, Lisboa.
- Jacquard, A. (1982) - Towards a "post-darwinism". **Eugenics Soc. Bull.**, 14 (3): 87-91.
- Jones, J.W. & King, G.M. (1952) - The spawning of the male salmon parr (*Salmo salar* Linn.juv.). **Proc. Zool. Soc. Lond.**, 122: 615-619.
- Jones, S.E. & Brain, P.F. (1985) - An illustration of simple sequence analysis with reference to the agonistic behaviour of four strains of laboratory mouse. **Behav. Proc.**, 11: 365-388.
- Keenleyside, M.H.A. (1979) - **Diversity and Adaptation in Fish Behaviour.** Springer-Verlag, Berlin.
- Keenleyside, M.H. & Dupuis, H.M.C. (1988) - Courtship and spawning competition in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). **Can. J. Zool.**, 66 (1): 262-265.

- Keenleyside, M.H.A. & Prince, C.E. (1976) - Spawning-site selection in relation to parental care of eggs in *Aequidens paraguayensis* (Pisces: Cichlidae). **Can. J. Zool.**, 54: 2135-2139.
- Kendall, A.W., Jr.; Ahlstrom, E.H. & Moser, H.G. (1984) - Early life history stages of fishes and their characters. pp. 11-22. *In*: Moser, H.G.; Richards, W.J.; Cohen, D.M.; Fahay, M.P.; Kendall, A.W. & Richardson, S.L. (eds.) - **Ontogeny and Systematics of Fishes**. Amer. Soc. Ichthy. Herpt. - Special publication, 1. Allen Press Inc., Lawrence.
- Kinzer, J. (1960) - Zur Ethologie und Biologie der Gobiiden, unter besonderer Berücksichtigung der schwarzgrundel *Gobius joso* L. **Zool. Beitr.**, 6: 207-290.
- Kirschbaum, F. (1987) - Reproduction and development of the weakly electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) in captivity. **Env. Biol. Fish.**, 20 (1): 11-31.
- Kodric-Brown, A. (1977) - Reproductive success and the evolution of breeding territories in pupfish (Cyprinodon). **Evolution**, 31: 750-766.
- Kortmulder, K. (1972) - A comparative study in colour patterns and behaviour in seven asiatic *Barbus* species (Cyprinidae, Ostariophysi, Osteichthyes). A progress report. **Behaviour suppl.**, 19: 1-331.
- Kraak, S.B.M. (1989) - Female mate choice in a Mediterranean blenny. XXI International Ethological Conference. Utrecht, August 1989, The Netherlands. (Abstract).
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981) - **An Introduction to Behavioural Ecology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krekorian, C. O'Neil & Dunham, D.W. (1972) - Preliminary observations on the reproductive behavior of the spraying characid *Copeina arnoldi* Regan. **Z.Tierpschol.**, 31: 419-437.
- Lagler, K.F.; Bardach, J.E.; Miller, R.R. & Passino, D.R. (1957) - **Ichthyology**. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York.

- Laming, P.R.; Funston, C.W.; Roberts, D. & Armstrong, M.J. (1982) - Behavioural, physiological and morphological adaptations of the shanny (*Blennius pholis*) to the intertidal habitat. **J. mar. biol. Ass. U.K.**, 62: 329-338.
- Lasker, R. (1981) - Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years, 1975 through 1978. **Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer**, 178: 375-388.
- Lassig, B.R. (1976) - Field observations on the reproductive behaviour of *Paragobiodon* spp. (Osteichthyes: Gobiidae) at Heron Island Great Barrier Reef. **Mar. Behav. Physiol.**, 3: 283-293.
- Lassig, B.R. (1977) - Socioecological strategies adopted by obligate coral-dwelling fishes. **Proc. 3rd. Intern. Coral Reef Symp.**, 1: 565-570.
- Lejeune, P. (1985) - Le comportement social des Labridés Méditerranéens. **Cahiers d'Ethol. Appl.**, 5 (2): 1-208.
- Lejeune, P.; Boveroux, J.-M. & Voss, J. (1980) - Observation du comportement reproducteur de *Serranus scriba* Linne (Pisces, Serranidae), poisson hermaphrodite synchrone. **Cybium-3^e série**, 10: 73-80.
- Lewontin, R.C. (1974) - **The Genetic Basis of Evolutionary Change**. Columbia University Press, New York.
- Loiselle, P.V. (1978) - Prevalence of male brood care in teleosts. **Nature**, 276: 98.
- Loiselle, P.V. & Barlow, G.W. (1978) - Do fishes lek like birds? pp.31-76. *In*: Reese, E.S. & Lighter, F.J. (eds.) - **Contrasts in Behaviour**. Wiley and Sons, New York.
- Losey, G.S. (1969) - Sexual pheromone in some fishes of the genus *Hypsoblennius* Gill. **Science**, 163: 181-183.

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) - **The Theory of Island Biogeography.** Princeton University Press, Princeton.
- MacGinitie, G.E. (1939) - The natural history of the blind goby *Typhlogobius californiensis* Steindacher. **Amer. Midland Nat.**, 21: 489-505.
- Mapstone, G.M. & Wood, E.M. (1975) - The ethology of *Abudefduf luridus* and *Chromis chromis* (Pisces: Pomacentridae) from the Azores. **J. Zool., Lond.**, 175: 179-199.
- Marconato, A. & Bisazza, A. (1986) - Males whose nests contain eggs are preferred by females *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). **Anim. Behav.**, 34 (5): 1580-1582.
- Marliave, J.B. (1981) - High intertidal spawning under rockweed, *Fucus distichus*, by the sharpnose sculpin, *Clinocottus acuticeps*. **Can. J. Zool.**, 59: 1122-1125.
- Marliave, J.B. (1987) - The live history and captive reproduction of the wolf-eel *Anarrhichthys ocellatus* at the Vancouver Public Aquarium. **Int. Zoo. Yh.**, 26: 70-81.
- Marliave, J.B. & DeMartini, E.E. (1977) - Parental behaviour of intertidal fishes of the stichaeid genus *Xiphister*. **Can. Journ. Zool.**, 55 (1): 60-63.
- Marshall, N.B. (1984) - Progenetic tendencies in deep-sea fishes. pp. 91-101. *In*: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (eds.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics.** Academic Press, London.
- Mathisen, O.A. (1962) - The effect of altered sex ratios in the spawning of red salmon (*Oncorhynchus nerka*). pp. 139-247. *In*: Koo, T.S. (ed.) - **Studies of Alaska Red Salmon.** University of Washington Press, Seattle.
- Maxwell, A.E. (1977) - **Multivariate Analysis in Behavioural Research.** Chapman and Hall, London.

- Maynard Smith, J. (1978) - **The Evolution of Sex**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. (1982) - **Evolution and the Theory of Games**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mayr, E. (1957) - Species concepts and definitions. *In: The Species Problem*. Publication 50, AAAS, Washington.
- Mayr, E. (1970) - **Populations, Species and Evolution**. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. (1981) - Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies. *Science*, 214: 510-516.
- McCrimmon, H.R. (1968) - Carp in Canada. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 165: 1-93.
- McElman, J.F. & Balon, E.K. (1980) - Early ontogeny of white sucker, *Catostomus commersoni*, with steps of saltatory development. *Env. Biol. Fish.*, 5 (3): 191-224.
- McInerney, J.E. (1969) - Reproductive behaviour of the blackspotted stickleback, *Gasterosteus wheatlandi*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26: 2061-2075.
- McKaye, K.R. (1977) - Defense of a predator's young by a herbivorous fish: an unusual strategy. *Amer. Natur.*, 111: 301-315.
- McKaye, K.R. (1984) - Behavioural aspects of cichlid reproductive strategies: patterns of territoriality and brood defence in Central American substratum spawners and African mouth brooders. pp. 245-274. *In: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (eds.) - Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London.
- McKenzie, J.A. (1969) - The courtship behaviour of the male brook stickleback, *Culaea inconstans* (Kirtland). *Can. J. Zool.*, 47: 1281-1286.

- Michener, C.D. (1958) - The evolution of social behaviour in bees. **Proceed. Tenth Intern. Cong. Entomol.**, Montreal, 1956, 2: 441-447.
- Michener, C.D. (1969) - Comparative social behavior of bees. **Ann. Rev. Entomol.**, 14: 299-342.
- Michener, C.D. (1974) - **The Social Behavior of the Bees: a Comparative Study.** Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Middaugh, D.P.; Scott, G.I. & Dean, J.M. (1981) - Reproductive behavior of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* (Pisces, Atherinidae). **Env. Biol. Fish.**, 6 (3/4): 269-276.
- Miller, H.C. (1963) - The behavior of the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus), with notes on the behavior of other species of *Lepomis* and the pigmy sunfish, *Elassoma evergladei*. **Behaviour**, 22: 88-151.
- Miller, R.J. (1962) - Reproductive behavior of the stoneroller minnow *Camptostoma anomalum pullum*. **Copeia**, 1962 (2): 407-417.
- Miller, R.J. & Jearld, A. (1983) - Behavior and phylogeny of fishes of the genus *Colisa* and the family Belontiidae. **Behaviour**, 83 (1/2): 155-185.
- Miller, P.J. (1979) - Adaptiveness and implications of small size in teleosts. pp. 263-306. *in*: Miller, P.J. (ed.) - **Fish Phenology: Anabolic Adaptiveness in Teleost Fishes.** Zool. Soc. Lond., 44. Academic Press, London.
- Miller, P.J. (1984) - The tokology of Gobioid fishes. pp. 119-154. *in*: Potts, G.W. & Wootton, R.J. - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics.** Academic Press, London.
- Morris, D. (1952) - Homosexuality in the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). **Behaviour**, 4: 233-261.

- Morris, D. (1954) - The reproductive behaviour of the river bullhead (*Cottus gobio* L.) with special reference to the fanning activity. **Behaviour**, 7: 1-32.
- Morris, D. (1958) - The reproductive behaviour of the ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius* L.). **Behaviour suppl.**, 6: 1-154.
- Moser, H.G.; Richards, W.J.; Cohen, D.M.; Fahay, M.P.; Kendall, A.W., Jr. & Richardson, S.L. (eds.) (1984) - **Ontogeny and Systematics of Fishes**. Amer. Soc. Ichthy. Herpt. - special publication. Allen Press Inc., Lawrence.
- Mota, P.J. (1988) - Estudo comparativo dos comportamentos agonísticos em duas espécies de roedores. **Provas de acesso à categoria de assistente de investigação**. Trabalho de síntese, Universidade de Coimbra.
- Myrberg, A.A., Jr. (1972) - Ethology of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Pisces: Pomacentridae): a comparative analysis of laboratory and field behaviour. **Anim. Behav. Monog.**, 5: 199-283.
- Myrberg, A.A., Jr. & Gruber, S.H. (1974) - The behavior of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. **Copeia**, 1974 (2): 358-374.
- Nelson, J.S. (1984) - **Fishes of the World**. John Wiley & Sons, New York.
- Noakes, D.L.G. (1979) - Parent-touching behavior by young fishes: incidence, function and causation. **Env. Biol. Fish.**, 4: 389-400.
- Noakes, D.L.G. & Barlow, G.W. (1973) - Ontogeny of parent-contacting behaviour in young *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae). **Behaviour**, 45: 221-225.
- Nursall, J.R. (1977) - Territoriality in redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus* - Pisces: Blenniidae). **J. Zool., Lond.**, 182: 205-223.
- Nursall, J.R. (1981) - The activity budget and use of territory by a tropical blennioid fish. **Zool. J. Linn. Soc.**, 72 (1): 69-92.

- Ono, Y. & Uematsu, T. (1957) - Mating ethogram in *Oryzias latipes*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser.*, 6 (13): 197-202.
- Oppenheimer, J.R. (1970) - Mouth breeding in fishes. *Anim. Behav.*, 18: 493-503.
- Papaconstantinou, C.A. (1979) - Secondary sex characters of blennioid fishes (Pisces: Blenniidae). *Thalassographica*, 1 (3): 57-75.
- Patzner, R.A. (1984) - The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). II. Surface structures of the ripe egg. *Zool.Anz.*, 213: 44-50.
- Patzner, R.A. (1988) - Reproduction and development of Blennioid fishes - A bibliography. **Manuscripto.**
- Patzner, R.A. & Seiwald, M. (1987) - The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). VII. Secondary sexual organs and accessory glands of the testis during the reproductive cycle. *Proc. V Congr. Ichthyol. Stockholm, 1985*: 293-298.
- Pelkewijk, J.J.ter & Tinbergen, N. (1937) - Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. *Z. Tierpsychol.*, 1: 193-200.
- Perrone, M. Jr. & Zaret, T.M. (1979) - Parental care patterns of fishes. *Amer. Natur.*, 113: 351-361.
- Phillips, R.R. (1977) - Behavioral field study of the Hawaiian rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blenniidae). I. Ethogram. *Z. Tierpsychol.*, 43: 1-22.
- Pietsch, T.W. & Grobecker, D.B. (1980) - Parental care as an alternative reproductive mode in an antennariid Anglerfish. *Copeia*, 1980: 551-553.
- Polhemus, N.W. (1984) - **Statgraphics - An Interactive Statistical Graphics System in AP.** Statistical Graphics Corporation.

- Potts, G.W. (1984) - Parental behaviour in temperate marine teleosts with special reference to the development of nest structures. pp 223-244. *In*: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (eds.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. Academic Press, London.
- Price, D.J. (1984) - Genetics of sex determination in fishes - a brief review. pp. 77-90. *In*: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (eds.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. Academic Press, London.
- Qasim, S.Z. (1956a) - Time and duration of the spawning season in some marine teleosts in relation to their distribution. **J. Cons. Int. Explor. Mer.**, XXI: 144-155.
- Qasim, S.Z. (1956b) - The spawning habits and embryonic development of the shanny (*Blennius pholis* L.). **Proc. Zool. Soc. Lond.**, 127: 79-93.
- Raney, E.C. (1940) - Nests under the water. **Bull. N.Y. Zool. Soc.**, 43: 127-135.
- Rê, P. (1984) - Ictioplâncton da região central da costa portuguesa e do estuário do Tejo. Ecologia da postura e da fase plactónica de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) e de *Engraulis encrasicolus* (Linné, 1758). **Tese de Doutoramento**, Universidade de Lisboa.
- Reighard, J.E. (1910) - Methods of studying the habits of fishes, with an account of the breeding habits of the horned dace. **Bull. U.S. Bur. Fish.**, XVII (2): 1111-1136.
- Ridley, M. (1978) - Paternal care. **Anim. Behav.**, 26: 904-932.
- Ridley, M. & Retchen, C. (1981) - Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. **Behaviour**, 76: 152-161.
- Robertson, D.R. (1972) - Social control of sex reversal in a coral-reef fish. **Science**, 177: 1007-1009.

- Robertson, D.R. (1973) - Field observations on the reproductive behaviour of a pomacentrid fish, *Acanthochromis polyacanthus*. *Z. Tierpsychol.*, 32: 319-324.
- Robertson, D.R. & Warner, R.R. (1978) - Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean, II: the parrotfishes (Scaridae). *Smiths. Contrib. Zool.*, 255: 1-26.
- Rohlf, F.J. (1987) - **Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System for the IBM PC Microcomputer (and Compatibles)**. Applied Biostatistics Inc, New York.
- Rohwer, S. (1978) - Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *Amer. Natur.*, 112: 429-440.
- Rosen, D.E. & Tucker, A. (1961) - Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, 1961: 201-212.
- Ross, R.M. (1978) - Territorial behavior and ecology of the anemonefish *Amphiprion melanopus* on Guam. *Z. Tierpsychol.*, 46: 71-83.
- Rowland, W.J. (1974) - Reproductive behavior of the fourspine stickleback, *Apeltes quadracus*. *Copeia*, 1974: 183-194.
- Russel, F.S. (1976) - **The Eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes**. Academic Press, New York.
- Sacarrão, G.F. (1970) - Past as a directive factor in evolution. *Arq. Mus. Bocage*, 2ª série, 2 (18): 355-362.
- Sacarrão, G.F. (1982) - **A Biologia do Egoísmo**. Publ. Europa-América, Mem Martins.
- Sacarrão, G.F. (1986a) - **A Adaptação e a Invenção do Futuro**. Publ. Europa-América, Mem Martins.

- Sacarrão, G.F. (1986b) - O abuso da metáfora em Biologia. *Arq. Mus. Bocage*, 2 (3): 41-47.
- Sacarrão, G.F. (1986c) - Saltos ou pequenos passos na evolução das ontogenias? *Bol. Soc. Port. Ciên. Nat.*, XXIII: 115-123.
- Sadovy, Y. & Shapiro, D. (1987) - Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia*, 1: 136-156.
- Sale, P.F. (1980) - Assemblages of fish on patch reefs - predictable or unpredictable? *Env. Biol. Fish.*, 5 (3): 243-249.
- Sale, P.F. (1988) - Perception, pattern chance and the structure of reef fish communities. *Env. Biol. Fish.*, 21 (1): 3-15.
- Santos, R.S. (1985) - Parentais e satélites: táticas alternativas de acasalamento nos machos de *Blennius sanguinolentus*. *Arquipélago - S.C.N.*, VI: 119-146.
- Santos, R.S. (1986) - Capacidade de retorno à área vital, padrão de dispersão e organização social em *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae) durante a época de reprodução. *Psicologia*, V(1): 121-131.
- Santos, R.S. & Almada, V.C. (1988) - Intraspecific variations in reproductive tactics in males of the rocky intertidal fish *Blennius sanguinolentus* in the Azores. pp. 421-447. *In*: Chelazzi, G. & Vannini, M. (eds.) - **Behavioral Adaptation to Intertidal Life**. NATO ASI. Series A: Life Sciences. Vol. 151. Plenum, New York.
- Santos, R.S.; Almada, V. & Santos, A.J.F. (1989) - Field experiments and observations on homing and territoriality in intertidal Blennies. pp.223-232. *In*: Blanchard, R.J.; Brain, P.F.; Blanchard, D.C. & Parmigiani, S. (eds.) - **Ethoexperimental Approaches to the Study of Behaviour**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Santos, R.S. & Vicente, L.A. (1989) - Sobre a questão das estratégias alternativas em Biologia. *Anál. Psicol.*, 1-2-3 (VII): 63-70.

- Sargent, R.C. & Gross, M.R. (1986) - William's principle: an explanation of parental care in teleost fishes. pp. 275-293. *In*: Pitcher, T.J. (ed.) - **The Behaviour of Teleost Fishes**. Croom Helm, London.
- Schenkel, R. (1956) - Zur deutung der phasianidenbalz. **Ornith. Beob.**, 53: 182-201.
- Schultz, L.P. (1948) - The biology of Bikini Atoll with special reference to the fishes. **Ann. Rept. Board Regents Smithsonian Inst.**, 1947: 301-316.
- Sevenster, P. (1951) - The mating of the sea stickleback. **Discovery**, 12:52-56.
- Sevenster-Bol, A.C.A. (1962) - On the causation of drive reduction after a consummatory act. **Arch. néerl. Zool.**, 15: 175-236.
- Shackley, S.E. & King, P.E. (1977) - The reproductive cycle and its control; frequency of spawning and fecundity in *Blennius pholis* L. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, 30:73-83.
- Shapiro, D.Y. (1984) - Sex reversal and sociodemographic processes in coral reef fishes. pp. 103-118. *In*: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (eds.) - **Fish Reproduction: Strategies and Tactics**. Academic Press, London.
- Siegel, S. (1956) - **Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences**. McGraw-Hill, New York.
- Simpson, G.G. (1961) - **Principles of Animal Taxonomy**. Columbia University Press, New York.
- Slater, P.J.B. (1973) - Describing sequences of behaviour. pp. 31-153. *In*: Bateson & Klopfer (eds.) - **Perspectives in Ethology**. Plenum Press, New York.
- Sneath, P.H.A. & Sokal, R.R. (1973) - **Numerical Taxonomy**. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1973) - **Introduction to Biostatistics**. W.H. Freeman and Company, San Francisco.

- Sterba, G. (1967) - **Freshwater Fishes of the World**. Pet Library, New York.
- Sterns, S.C. (1976) - Life-history tactics: a review of the ideas. **Quart. Rev. Biol.**, 51: 3-47.
- Svetovidov, A.N. (1986) - Gadidae. pp. 680-710. *In*: Whitehead, P.J.P.; Bauchot, M.-L.; Hureau, J.-C.; Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.) - **Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean**. Vol. II. UNESCO, Paris.
- Swee, U.B. & McCrimmon, H.R. (1966) - Reproductive biology of the carp, *Cyprinus carpio* L., in Lake St. Lawrence, Ontario. **Trans. Am. Fish. Soc.**, 95: 372-380.
- Taborsky, M. (1984) - Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: their costs and benefits. **Anim. Behav.**, 32: 1236-1252.
- Taborsky, M. & Limberger, D. (1981) - Helpers in fish. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 8: 143-145.
- Tewksbury, H.T. & Conover, D.O. (1987) - Adaptive significance of intertidal egg deposition in the Atlantic silverside *Menidia menidia*. **Copeia**, 1987 (1): 76-83.
- The Open University (ed.)(1981) - **S364 Science: A Third Level Course. Unit 8 - Patterns of Evolution**. The Open University Press, Milton Keynes.
- Thomson, J.M. & Bennett, A.H. (1953) - The oyster blenny, *Omobranchius anolius* (Val.) (Blenniidae). **Aust. J. Mar. Freshw. Res.**, 4: 227-233.
- Thorpe, W.H. (1979) - **The Origins and Rise of Ethology**. Heinemann, London.
- Thresher, R.E. (1984) - **Reproduction in Reef Fishes**. T.F.H. Publications. Hong Kong.
- Thresher, R.E. (1988) - Latitudinal variation in egg sizes of tropical and sub-tropical North Atlantic shore fishes. **Env. Biol. Fish.**, 21 (1): 17-25.

- Tinbergen, N. (1951) - **The Study of Instinct**. Oxford University Press, Oxford.
- Todd, C.D. (1985) - Reproductive strategies of north temperate rocky shore invertebrates. pp. 203-219. *In*: Moore, P.G. & Seed, R. (eds.) - **The Ecology of Rocky Coasts**. Hodder and Stoughton, London.
- Trivers, R.L. (1972) - Parental investment and sexual selection. pp. 136-179. *In*: Campbell, B. (ed.) - **Sexual Selection and the Descent of Man**. Aldine, Chicago.
- Turner, C.L. (1940a) - Pseudoamnion, pseudochorion, and follicular pseudoplacenta in poeciliid fishes. **J. Morphol.**, 67: 59-89.
- Turner, C.L. (1940b) - Follicular pseudoplacenta and gut modifications in anablepid fishes. **J. Morphol.**, 67: 91-105.
- Turner, C.L. (1940c) - Pericardial sac, trophotaeniae, and alimentary tract in embryos of goodeid fishes. **J. Morphol.**, 67: 271-289.
- Turner, C.L. (1940d) - Adaptations for viviparity in jennynsiid fishes. **J. Morphol.**, 67: 291-297.
- Van Vallen, L. (1973) - A new evolutionary law. **Evol. Theor.**, 1: 1-30.
- Vestegaard, K. (1976) - Nest building behaviour in the common goby *Pomatoschistus microps* (Kroyer) (Pisces, Gobiidae). **Dansk Naturalists Forenning Meddeleleser**, 139: 91-108.
- Waddington, C.H. (1957) - **The Strategy of the Genes**. Allen and Unwin.
- Ward, J.A. & Samarakoon, J.I. (1981) - Reproductive tactics of the Asian cichlids of the genus *Etilopius* in Sri Lanka. **Env. Biol. Fish.**, 6 (1): 95-103.
- Warner, R.R. & Robertson, D.R. (1978) - Sexual patterns in the Labroid fishes of the western Caribbean, I: The Wrasses (Labridae). **Smiths. Contrib. Zool.**, 254: 1-27.

- Werren, J.H.; Gross, M.R. & Shine, R. (1980) - Paternity and the evolution of male parental care. **J. Theor. Biol.**, 82: 619-631.
- Wheeler, A. (1980) - Fish-algal relations in temperate waters. pp.677-698. *In*: Price, J.H.; Irvine, D.E.G. & Farnham, W.F. (eds.) - **The Shore Environment - vol. 2: Ecosystems**. Academic Press, London.
- White, B.N.; Lavenberg, R.J. & McGowen, G.E. (1984) - Atheriniformes: development and relationships. pp. 355-362. *In*: Moser, H.G.; Richards, W.J.; Cohen, D.M.; Fahay, M.P.; Kendall, A.W. & Richardson, S.L. (eds.) - **Ontogeny and Systematics of Fishes**. Amer. Soc. Ichthy. Herpt. - special publication, 1. Allen Press Inc., Lawrence.
- Whitehead, P.J.P.; Bauchot, M.-L.; Hureau, J.-C.; Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.) (1986) - **Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol.II**. UNESCO, Paris
- Whitehead, P.J.P.; Bauchot, M.-L.; Hureau, J.-C.; Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.) (1986) - **Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Vol.III**. UNESCO, Paris.
- Wiepkema, P.R. (1961) - An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). **Arch. Néerl. Zool.**, 14: 103-199.
- Williams, G.C (1966a) - **Adaptation and Natural Selection**. Princeton University Press, Princeton.
- Williams, G.C. (1966b) - Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of lack's principle. **Amer. Nat.**, 100: 687-690.
- Wilson, D.P. (1958) - Notes from the Plymouth Aquarium, III. **J. mar. Biol. Ass. U.K.**, 37: 299-307.
- Wilson, E.O. (1975) - **Sociobiology - The New Synthesis**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachussets.

- Wirtz, P. (1978) - The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces, Blennioidei). **Z. Tierpsychol.**, 48: 142-174.
- Wittenberger, J.F. (1981) - **Animal Social Behaviour**. Duxbury Press, Boston.
- Wootton, R.J. (1976) - **The Biology of Sticklebacks**. Academic Press, London.
- Wyman, R.L. & Walters-Wyman, M.F. (1985) - Chafing in fishes: occurrence, ontogeny, function and evolution. **Env. Biol. Fish.**, 12 (4): 281-289.
- Yamamoto, T. (1969) - Sex differentiation. pp. 117-175. *In*: Hoar, W.S. & Randall, D.J. (eds.) - **Fish Physiology. Vol. III**. Academic Press, New York.
- Zahavi, A. (1975) - Mate selection - a selection for a handicap. **Journ. Theor. Biol.**, 53: 205-214.

ANEXO

TABELA 1 - Posição taxonômica das famílias de peixes ósseos (Classe Osteichthyes) que exibem cuidados parentais e respectiva caracterização, no sistema de classificação seguido neste trabalho. Indica-se igualmente o número total de famílias de cada ordem (TF).

Os símbolos usados para designar as categorias de cuidados parentais encontram-se descritas na tabela 1 (página 41). Quando o sexo que cuida é desconhecido, embora se conheça a forma de cuidado, utiliza-se "?". A categoria GL corresponde a guarda de larvas.

TABELA 2 - Lista de referências bibliográficas referentes à ocorrência de cuidados parentais (incluindo a categoria ausência de cuidados - SC) para algumas famílias de peixes ósseos. Para as restantes famílias que apresentam cuidados parentais e não constam desta tabela, a fonte de informação foi o trabalho de Blumer (1982). As famílias incluídas na presente lista representam casos em que a informação do trabalho de Blumer (1982) era omissa e/ou em que a interpretação era problemática. Os casos particulares serão esclarecidos por meio de observações na própria tabela. Os símbolos usados para designar as categorias de cuidados parentais encontram-se descritos na tabela 1 e GL designa, nesta tabela, apenas guarda de larvas.

FAMÍLIA	TIPO DE CUIDADO	OBSERVAÇÕES	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS
Polypteridae	GO? e GL?	Família não incluída na tabela 4.	Blumer, 1982
Mormyridae	GGM	Família não incluída na tabela 4.	Kirschbaum, 1987
Gymnarchidae	GGM		Baylis, 1981
Cyprinidae	SC	Condição da maioria dos gêneros.	Keenleyside, 1979
Characidae	SC		Sterba, 1967
Bagridae	GGM e GGF	Baylis (1981) indica para esta família guarda de larvas. Dado que o critério de categorização deste autor consiste em indicar para cada família a forma mais avançada de cuidado, é de presumir que a guarda de larvas se segue à guarda dos ovos. Blumer (1982) refere construção de ninho e guarda de larvas, mas refere igualmente transporte de ovos. Na impossibilidade de consultar as fontes primárias, seguiu-se o critério de contabilizar para esta família, separadamente, guarda de ovos e larvas por um lado e transporte de ovos por outro. No entanto, esta interpretação deve ser encarada com reserva dado que se pode vir a concluir que, uma mesma espécie, transporta primeiro os ovos, guardando em seguida as larvas.	Baylis, 1981 e Blumer, 1982
Clariidae	GGM	Baylis (1981) citando Sterba (1967) refere guarda de ovos e larvas pelo macho, nesta família. Blumer (1982), utilizando fontes mais antigas, refere apenas guarda de ovos pelo macho. Gittleman (1981) refere ausência de cuidados numa espécie e guarda masculina noutra espécie, sem especificar a que estádios de desenvolvimento se estende. Optou-se por reter apenas a informação de Baylis (1981), por ser a que se baseia em fontes mais recentes e seguras. (ver nota)	Baylis, 1981
Heteropneustidae	SC	Aparentemente só se encontrou nesta família cuidado parental numa das três espécies do único género que a integra (<i>Heteropneustes fossilis</i>). A atribuição às duas restantes espécies de ausência de cuidados deve ser encarada sob reserva, na medida em que um estudo etológico mais detalhado pode vir a demonstrar a existência de cuidados parentais.	
	GGB		Blumer, 1982 e Barlow, 1964
Ariidae	GGM e GOF	Além das categorias consideradas nesta família, Gittleman (1981) refere uma espécie sem cuidados que não identifica. Na ausência de mais informação e de confirmação por outras fontes, não foi incluída esta ocorrência. (ver nota)	Baylis, 1981

FAMÍLIA	TIPO DE CUIDADO	OBSERVAÇÕES	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS
Plotosidae	GOM	Ridley (1978) refere um caso de guarda de ovos biparental. Como outros autores referem, para a mesma espécie, apenas guarda de ovos pelo macho, a eventual participação da fêmea não foi considerada, uma vez que não foi possível consultar a fonte primária citada por Ridley.	Blumer, 1982 e Thresher, 1984
Doradidae	GOF		Baylis, 1981
Callichthyidae		Além das categorias consideradas nesta família, Gittleman (1981) refere uma espécie sem cuidados que não identifica. Na ausência de mais informação e de confirmação por outras fontes, não foi incluída esta ocorrência. (ver nota)	
Loricariidae	GOM		Baylis, 1981
	TH		Baylis, 1981 e Blumer, 1982
Sternopygidae	SC	Esta família tem 5 gêneros e 11 espécies. Parece provável que a maioria não tenha cuidados parentais, os quais são referidos na literatura consultada apenas para uma espécie referida por Blumer (1982). No entanto, é um caso a encarar com reserva já que o autor citado considera que a documentação é "pobre e questionável".	
Umbridae	SC		Balon, 1975
Salmonidae	SC	Condição provável da maioria dos gêneros.	Keenleyside, 1979
Ophidiidae	SC		Thresher, 1984
Batrachoididae	GOM	Em algumas espécies desta família, por exemplo <i>Opsanus tau</i> (Barlow, 1981), conhece-se apenas guarda de ovos. No entanto, o mesmo autor refere guarda de ovos e larvas no género <i>Amphichthys</i> . Dado que os ovos de <i>Opsanus tau</i> são de grandes dimensões (cerca de 5 mm de diâmetro) e originam directamente formas jovens béticas, não se considerou separadamente para esta família a guarda de ovos, por falta de acesso aos dados sobre o comportamento dos adultos após a eclosão. (ver nota)	Barlow, 1981 e Blumer, 1982
Antennariidae	SC	Condição da maioria dos gêneros.	Thresher, 1984
Gobiesocidae		Além das categorias consideradas nesta família, Gittleman (1981) refere uma espécie sem cuidados que não identifica. Na ausência de mais informação e de confirmação por outras fontes, não foi incluída esta ocorrência. (ver nota)	
Hemiramphidae	SC		Nelson, 1984
Oryziidae	SC		Keenleyside, 1979
Cyprinodontidae	SC	Condição da maioria dos gêneros.	Keenleyside, 1979
Scorpaenidae	SC	Condição predominante, pelo menos nas espécies tropicais.	Thresher, 1984
Cottidae	SC		Marliave, 1981

FAMÍLIA	TIPO DE CUIDADO	OBSERVAÇÕES	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS
Cyclopteridae	SC	Esta condição (ausência de cuidados) pode ser eventualmente secundária, ocorrendo acompanhada de parasitismo de incubação nas câmaras branquiais de crustáceos decápodes.	Balon, 1975
	GGM		Ridley, 1976
Percichthyidae	SC	Condição da grande maioria das espécies.	Russel, 1976
Percidae	SC		Keenleyside, 1979
Apogonidae	IB	Embora Blumer (1982) refira cuidados femininos, Thresher (1984) chama a atenção para o facto de que muitas das antigas descrições de incubação oral pela fêmea nesta família, serem de interpretação duvidosa, parecendo em alguns casos ter havido erros na identificação do sexo que incubava. A única espécie em que refere incubação oral pela fêmea, <i>Phaeoptyx affinis</i> , apresenta também incubação oral pelo macho. Numa outra espécie do mesmo género, como em vários outros membros da família, os indivíduos formam pares, pelo menos durante a época de reprodução. Pareceu, portanto, preferível considerar a incubação oral feminina como um caso provável de incubação oral biparental.	Thresher, 1984
Sparidae	SC	Condição de toda a família com excepção de 2 espécies do género <i>Spondylisoma</i> .	Thresher, 1984
Labridae	SC	Condição da grande maioria dos géneros desta família, com excepção de algumas espécies europeias.	Hillidén, 1984 e Thresher, 1984
Zoarcidae	GGM		Barlow, 1984
Pholididae	SC	Embora só sejam conhecidos cuidados parentais em algumas espécies, há que interpretar com grande reserva a categoria ausência de cuidados (SC) nesta família, dado que o facto de não se encontrar um progenitor junto dos ovos em capturas limitadas, não permite excluir a possibilidade de estudos mais detalhados sobre as espécies menos conhecidas, virem a revelar a presença de cuidados parentais.	Burgess, 1978
	GGM e GGB		Gibson, 1969 e Gibson, 1982
Dactyloscopidae	T?	Embora não se tenha podido verificar a fonte primária, Matarese et al. (in Moser, 1984) citam um trabalho de Dawson (1982) segundo o qual o transporte é masculino.	Barlow, 1981
Labrisomidae		Nelson (1984) refere espécies com gestação interna, tanto nesta família como na família Clinidae, coexistindo, em ambas as famílias, com uma grande maioria de espécies com guarda de ovos pelo macho (Thresher, 1984). A presença simultânea destes dois tipos de cuidados, que é no conjunto rara em duas famílias estreitamente aparentadas, é digna de nota. Seria importante em trabalhos futuros averiguar até que ponto as linhas com gestação interna de ambas as famílias têm, de facto, origens distintas como considera Nelson.	
Gobiidae	SC	Condição possivelmente secundária.	Gibson, 1982

FAMÍLIA	TIPO DE CUIDADO	OBSERVAÇÕES	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS
Anabantidae		Além das categorias consideradas nesta família, Gittleman (1981) refere uma espécie sem cuidados que não identifica. Na ausência de mais informação e de confirmação por outras fontes, não foi incluída esta ocorrência. (ver nota)	
Belontiidae	GGM e GGB		Ridley, 1978 e Blumer, 1982
Channidae	GGM		Ridley, 1978 e Barlow, 1984
	1?	Trata-se de incubação realizada pelo macho, seguida de guarda de larvas biparental. Foi excluída da análise por se tratar de um único relato de um aquarista.	Ettrich, 1982 in Barlow, 1984
Balistidae	GOF e GGF		Barlow, 1984
Tetraodontidae	SC		Thresher, 1984

NOTA: Se se incluíssem esta(s) categoria(s) no tratamento de dados, o efeito seria o de reforçar ainda mais as conclusões fundamentais desta Tese.

TABELA 3 - Frequências esperadas das associações individuais dos diferentes pares possíveis de cuidados parentais, ao nível das famílias, assumindo que ocorrem ao acaso.

	SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM
GI	11.76											
GCM	33.59	1.34										
GCF	8.40	0.33	0.96									
GCB	9.24	0.37	1.05	0.26								
GGM	15.11	0.60	1.72	0.43	0.47							
GGF	4.20	0.17	0.48	0.12	0.13	0.22						
GGB	9.24	0.37	0.48	0.26	0.29	0.47	0.13					
IM	6.72	0.27	0.77	0.19	0.21	0.34	0.10	0.21				
IF	2.52	0.10	0.29	0.07	0.08	0.13	0.04	0.08	0.06			
IB	1.68	0.07	0.19	0.05	0.05	0.09	0.02	0.05	0.04	0.01		
TM	4.20	0.27	0.48	0.12	0.13	0.22	0.06	0.13	0.10	0.04	0.02	
TF	3.36	0.23	0.38	0.10	0.11	0.17	0.05	0.11	0.08	0.03	0.05	0.05

TABELA 4 - Frequências esperadas das diferentes associações calculadas com base na hipótese das relações entre elas serem aleatórias (independência entre linhas e colunas).

	SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM
SC	0.00											
GI	1.26	0.00										
GCM	5.37	1.43	0.00									
GCF	2.84	0.76	3.22	0.00								
GCB	2.53	0.67	2.86	1.52	0.00							
GGM	2.68	0.72	3.04	1.61	1.43	0.00						
GGF	2.21	0.59	2.51	1.33	1.18	1.25	0.00					
GGB	2.68	0.72	3.04	1.61	1.43	1.52	1.25	0.00				
IM	2.37	0.63	2.68	1.42	1.26	1.34	1.11	1.34	0.00			
IF	1.11	0.29	1.25	0.66	0.59	0.63	0.52	0.63	0.55	0.00		
IB	0.79	0.21	0.89	0.47	0.42	0.45	0.37	0.45	0.39	0.18	0.00	
TM	0.79	0.21	0.89	0.47	0.42	0.45	0.37	0.45	0.39	0.18	0.13	0.00
TF	0.63	0.17	0.72	0.38	0.34	0.36	0.29	0.36	0.32	0.15	0.11	0.11

TABELA 5 - Frequências esperadas das diferentes associações calculadas com base na hipótese das relações entre elas serem aleatórias (independência entre linhas e colunas). As assimetrias entre as duas metades da matriz resultam da introdução de um termo de correcção descrito no texto.

	SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
SC	0.00	1.32	6.54	3.14	2.76	2.95	2.39	2.59	2.57	1.15	0.81	0.81	0.65
GI	1.50	0.00	1.74	0.84	0.74	0.79	0.64	0.79	0.69	0.31	0.22	0.22	0.17
GCM	6.38	1.49	0.00	3.56	3.13	3.34	2.70	3.34	2.91	1.30	0.92	0.92	0.73
GCF	3.38	0.79	3.92	0.00	1.66	1.77	1.43	1.77	1.54	0.69	0.49	0.49	0.39
GCB	3.00	0.70	3.49	1.67	0.00	1.57	1.27	1.57	1.37	0.61	0.43	0.43	0.34
GGM	3.19	0.75	3.71	1.78	1.56	0.00	1.35	1.67	1.46	0.65	0.46	0.46	0.37
GGF	2.63	0.62	3.05	1.47	1.29	1.38	0.00	1.38	1.20	0.54	0.38	0.38	0.30
GGB	3.19	0.75	3.71	1.78	1.56	1.67	1.35	0.00	1.46	0.65	0.46	0.46	0.37
IM	2.81	0.66	3.27	1.57	1.38	1.47	1.19	1.47	0.00	0.57	0.41	0.41	0.32
IF	1.31	0.31	1.53	0.73	0.64	0.69	0.56	0.69	0.60	0.00	0.19	0.19	0.15
IB	0.94	0.22	1.09	0.52	0.46	0.49	0.40	0.49	0.43	0.19	0.00	0.14	0.11
TM	0.94	0.22	1.09	0.52	0.46	0.49	0.40	0.49	0.43	0.19	0.14	0.00	0.11
TF	0.75	0.18	0.87	0.42	0.37	0.39	0.32	0.39	0.34	0.15	0.11	0.11	0.00

$X = 169.4437$

G.L.=144

TABELA 6 - Valores dos desvios normais das frequências observadas das diferentes associações relativamente às frequências esperadas, expressos em unidades Z. As assimetrias entre as duas metades da matriz resultam da introdução de um termo de correcção descrito no texto. Consideram-se significativas as associações que satisfazem um determinado nível de significância em ambas as metades da matriz. Os valores críticos de Z para os diferentes intervalos de confiança são os seguintes: $Z = \pm 1.96$ para $p < 0.05$; $Z = \pm 2.58$ para $p < 0.01$ e $Z = \pm 3.3$ para $p < 0.001$.

	SC	GI	GCM	GCF	GCB	GGM	GGF	GGB	IM	IF	IB	TM	TF
SC	0.00	1.63	2.10	0.56	0.85	-0.63	-1.02	-0.63	-1.11	-1.19	-0.99	0.23	0.49
GI	1.36	0.00	1.07	0.19	0.33	-0.95	-0.85	-0.95	-0.88	-0.58	-0.48	-0.48	-0.43
GCM	2.20	1.39	0.00	1.50	1.22	-0.85	-1.89	-1.48	0.73	-0.30	-1.07	0.09	-0.95
GCF	0.39	0.25	1.22	0.00	2.00	-1.46	-0.39	-1.46	-0.48	-0.40	-0.74	-0.74	-0.66
GCB	0.66	0.38	0.93	1.97	0.00	-1.37	-0.26	-0.50	-1.28	-0.83	-0.70	-0.70	-0.62
GGM	-0.76	-0.93	-1.02	-1.47	-1.37	0.00	1.54	3.68	0.49	-0.86	-0.72	0.85	1.11
GGF	-1.14	-0.83	-2.00	-0.42	-0.27	1.51	0.00	1.51	-0.20	0.67	1.06	1.06	1.34
GGB	-0.76	-0.93	-1.63	-1.47	-0.49	3.68	1.54	0.00	0.49	0.46	0.85	-0.72	-0.64
IM	-1.23	-0.86	0.46	-0.50	-1.28	0.47	-0.19	0.47	0.00	2.00	2.64	-0.67	-0.60
IF	-1.27	-0.58	-0.48	0.33	-0.85	-0.89	0.63	0.40	1.92	0.00	1.92	-0.45	-0.40
IB	-1.07	-0.49	-1.17	-0.77	-0.72	-0.74	1.01	0.77	2.53	1.91	0.00	-0.38	-0.34
TM	0.07	-0.49	-0.10	-0.77	-0.72	0.77	1.01	-0.74	-0.69	-0.45	-0.38	0.00	2.79
TF	0.32	-0.43	-1.04	-0.69	-0.64	1.03	1.27	-0.66	-0.62	-0.40	-0.34	2.78	0.00