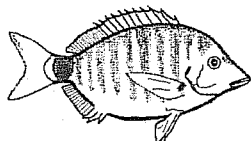


DM
SANT/FA
5

Fernando Miguel Henriques Nunes dos Santos

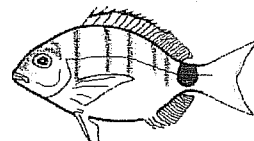
Interacções de limpeza em peixes com
especial referência para *Centrolabrus exoletus* (PISCES:LABRIDAE)



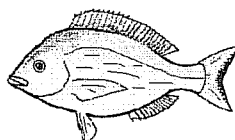
Diplodus pintazzo



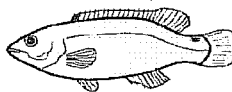
Symphodus roissali



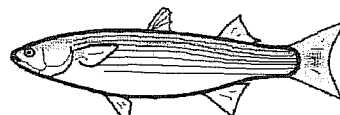
Diplodus sargus



Spondyltiosoma cantharus



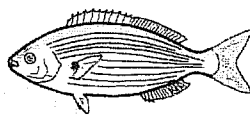
Ctenolabrus rupestris



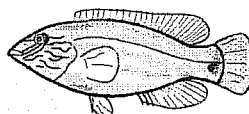
Mugilidae



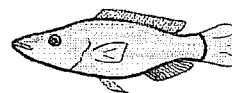
Centrolabrus exoletus



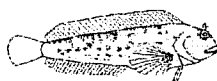
Sarpa salpa



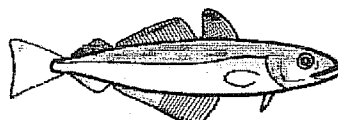
Symphodus melops



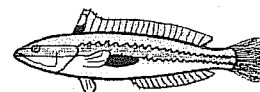
Symphodus rostratus



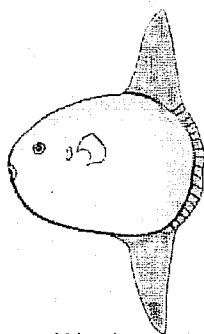
Parablennius pilicornis



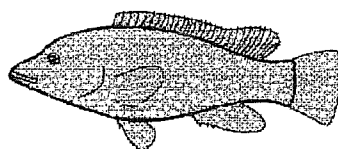
Pollachius pollachius



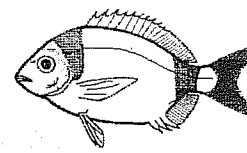
Cortis julis



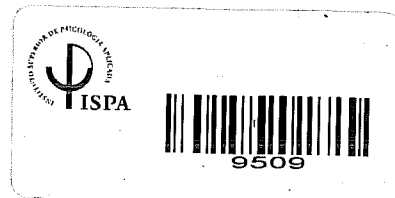
Mola mola



Labrus bergylla



Diplodus vulgaris



Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Lisboa, 1996

Ref. 9509
Instituto Superior de Psicologia Aplicada
BIBLIOTECA

Fernando Miguel Henriques Nunes dos Santos

**Interações de limpeza em peixes com
especial referência para *Centrolabrus exoletus* (PISCES: LABRIDAE)**

Capa por Rita Lourenço e
Miguel Henriques

Dissertação de Mestrado em Etologia

**Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Lisboa 1996**

À Rita Lourenço, a miúda em quem eu penso

Agradecimentos

Ao Professor Doutor Vítor Almada pela orientação e dedicação a este trabalho, pelos seus ensinamentos e pelo contributo na minha formação

Ao Parque Natural da Arrábida, com especial atenção ao Arqtº Eduardo Carqueijeiro, director da área protegida, pela possibilidade de realizar este trabalho

Ao Emanuel Gonçalves, Manuel Eduardo dos Santos, Rita Lourenço e muito especialmente ao Rui Rebelo, pela preciosa ajuda nos comentários e revisão do texto

A todos os companheiros de mergulho, que das mais variadas formas me ajudaram; Jorge Martins, guarda da Natureza, mestre da embarcação e guardião dos mergulhadores; Sandra e Paulo; Barbosa, especialmente pelos seus sumos de fruta e mesa nos nossos pseudo-almoços; Tiago com a sua longa carrinhia, que tanto material transportou; Rita Lourenço e Gonçalo e Raquel especialmente por mergulharem com os seus fatinhos secos ao pé de mim, todo molhado e enregelado

Ao Rui Garcia, pelo processamento informático das imagens utilizadas neste trabalho e à Rita Lourenço pela melhoria e correcção científica destas imagens

Ao Emanuel Gonçalves pelos ensinamentos sobre como filmar peixes loucos em movimento rápido e trajectórias vertiginosas, debaixo de água e com frio

Ao fabuloso vídeo, especial de corrida, do Fernando Lourenço e aos seus interessantes comentários durante o visionamento das imagens subaquáticas como "isto come-se!?"

À Adelaide Clemente e ao Rui Rebelo pela companhia durante alguns jantares, nos momentos mais solitários da fase de redacção deste trabalho

A toda a minha família que compreendeu perfeitamente as minhas ausências durante os últimos tempos. Mas, definitivamente, não agradeço ao Gastão pelas constantes brincadeiras e até artigos roídos

Ao Tio Pedro e à Rita Borges pelos artigos conseguidos em Inglaterra e França; ao Alberto Murta por todos os artigos difíceis e perdidos no IPIMAR; ao Rui Oliveira, Emanuel Gonçalves, Rita Lourenço e Antónia Caria por muitos mais artigos conseguidos e especialmente às funcionárias da biblioteca do IPIMAR que por vezes me deixaram fotocopiar 11 artigos, quando por lei, apenas é permitido 10

Aos magníficos conhecimentos de Alemão do Rui Rebelo, que iam permitindo quase traduzir um artigo neste idioma

A ajuda nas fases menos interessantes deste trabalho, como a introdução de dados no computador, devo-a ao meu tio Pedro e em especial à Rita Lourenço

Por muitos outros motivos tenho que agradecer ao meu amigo Vítor Almada, nomeadamente pelas longas e interessantes pausas no trabalho com o orientador desta tese; à Teresa Almada pela sua compreensão e reconfortantes refeições fora de horas e à Rita Lourenço que ... bem se isto acabar bem até me caso com ela!

Resumo

A interacção de limpeza em peixes é um dos exemplos mais notado e difundido, dos fenómenos classificados como “simbiose” entre vertebrados. Os peixes limpadores alimentam-se de ectoparasitas, tecidos mortos, escamas e muco que encontram na superfície do corpo, boca e cavidade branquial dos seus peixes cliente. Perto de uma centena de peixes marinhos e de água-doce têm sido descritos como limpadores tanto em regiões tropicais como temperadas. Os casos melhor conhecidos pertencem às famílias Labridae, Embiotocidae, Cichlidae e Gobiidae. Alguns destes limpadores são bastante coloridos e recebem os seus clientes em “estações de limpeza”. Os clientes pertencem a quase todas as famílias que habitam nas áreas com limpadores. Em algumas áreas estas interacções de limpeza parecem constituir verdadeiros casos de mutualismo, ambas as partes beneficiando - o limpador com o alimento removido dos clientes que solicitam limpeza, e estes vendo-se livres da acção dos ectoparasitas ou tecidos infectados. Mas noutras áreas, onde os ectoparasitas poderão ser pouco significativos, os limpadores poderão alimentar-se basicamente de escamas e muco, o que torna a relação um caso de comensalismo ou mesmo de parasitismo. Paradoxalmente os clientes parecem solicitar e colaborar em qualquer destes casos de simbiose. A resposta parece dever-se ao facto dos limpadores recompensarem continuamente os seus clientes por intermédio de suave estimulação táctil através dos toque da boca e/ou barbatanas. Desta forma a interacção de limpeza pode continuar sob quaisquer condições, só revelando o seu carácter mutualista quando e onde os peixes de uma área apresentarem grande infestação por ectoparasitas.

Os aspectos que modelam a origem e evolução das interacções de limpeza mostram como pode ser heterogéneo este fenómeno, com notáveis variações entre diferentes regiões da área de distribuição das espécies limpadoras e clientes. O comportamento de limpeza encontrado em Portugal na costa da Arrábida revelou bem esta situação, onde *Centrolabrus exoletus* é o único peixe limpador enquanto *Symphodus melops* e *Ctenolabrus rupestris* conhecidos como limpadores noutras áreas ou em cativeiro, não apresentaram este comportamento. A ocorrência do fenómeno de limpeza em peixes costeiros, nesta área, foi estudada em mergulho com a realização de 50 horas de observação directa. Observou-se um total de 12 espécies a serem limpas por *C. exoletus* que no entanto se revelou um limpador facultativo. Apenas 7% dos actos alimentares foram dirigidos a peixes cliente, mas estes receberam uma incidência de actos de limpeza idêntica (11 hora^{-1}) aos clientes nos recifes de coral tropical onde os limpadores podem ser obrigatórios; facto atribuível à abundância dos limpadores na Arrábida. O estudo das interacções de limpeza na comunidade de peixes da Arrábida permite uma reapreciação do fenómeno das limpezas em peixes.

Preâmbulo

O presente trabalho inclui algum material que resultou do contacto directo com peixes. As observações, realizadas no campo e em ambiente subaquático ocorreram numa área costeira adjacente a um Parque Natural.

Nenhum animal objecto deste estudo, essencialmente peixes, foi sacrificado ou perdeu a vida como resultado da minha vontade em investigar algumas questões que me intrigavam em relação ao seu modo de vida. Mesmo a simples perturbação dos animais reduziu-se ao mínimo, uma vez que pretendia observar comportamentos o mais naturais possível.

O sentimento conservacionista que se impunha para trabalhar na área em questão, e que incluiu a colaboração de funcionários e direcção do Parque Natural, aliou-se à minha postura perante o meio natural, resultando numa abordagem dos problemas que, se por um lado poderá ter sido por isso limitante, foi por outro extremamente gratificante. É bom quando as principais questões que nos inquietam podem ser resolvidas desta maneira. Tive a sorte de ter sido o caso.

Na primeira parte deste trabalho é feita uma revisão bibliográfica sobre o assunto, onde os aspectos marcantes na evolução teórica e trabalho experimental que estiveram subjacentes ao estudo do fenómeno das interacções de limpeza em peixes, são abordados com especial incidência no ambiente marinho. Ainda nesta primeira parte é feita uma breve justificação e enquadramento do caso estudado na costa portuguesa. Na segunda parte é feita uma breve caracterização da área onde foi estudada a ocorrência do fenómeno de limpeza em peixes costeiros; os resultados são apresentados e discutidos, face aos elementos publicados para as espécies em questão, na terceira parte. Uma discussão geral sobre toda a problemática das interacções de limpeza em peixes é feita na quarta parte, onde os elementos resultantes do caso estudado, são confrontados com as ideias que marcam o estado geral da investigação nesta área.

Índice

Agradecimentos

Resumo

Preâmbulo

Parte 1 - Introdução	8
1. Interações de limpeza em peixes	8
1.1. Definições e padrões de comportamento	8
1.2. Um fenómeno de ocorrência generalizada	12
<i>tropicos</i>	
<i>águas temperadas</i>	
<i>Atlântico europeu</i>	
<i>Mediterrâneo</i>	
<i>água-doce</i>	
<i>outros casos para além das interações estritas entre teleósteos</i>	
1.3. Sobre as generalizações - interações nos trópicos vrs. águas temperadas	17
1.4. Sobre os peixes limpadores - sistemática e características	19
1.5. Importância ecológica das simbioses de limpeza nas comunidades de peixes	21
1.6. Evolução	23
2. Enquadramento do presente trabalho	25
Parte 2 - Arrábida	28
1. Localização e enquadramento nacional	28
2. O litoral, substratos e hidrodinamismo	28
3. Fauna e flora subaquáticas	29
Parte 3 - Peixes limpadores na Arrábida	31
1. Introdução	31
2. Métodos	32
3. Resultados	33
4. Discussão	41
Parte 4 - Discussão geral	45
<i>definição de interacção de limpeza</i>	
<i>reconhecimento dos limpadores</i>	
<i>padrões de comportamento dos peixes cliente</i>	
<i>preferências nos peixes limpadores</i>	
<i>enquadramento de C. exoletus entre os restantes limpadores</i>	
<i>características dos limpadores - pré-adaptações para limpar</i>	
<i>origem e evolução dos comportamentos envolvidos nas interações de limpeza</i>	
<i>implicações ecológicas das interações de limpeza em peixes</i>	
Parte 5 - Referências bibliográficas	64

“Em quase todas as comunidades há espécies que retiram benefícios entrando em relação com outras espécies, se bem que estas últimas fiquem, em regra, neutras, não sendo afectadas pelas acções das primeiras.”

(Sacarrão, 1983; referindo-se ao comensalismo)

“Os peixes limpadores constituem, sem dúvida, um exemplo também surpreendente de mutualismo”.

(Sacarrão, 1983; exemplificando o mutualismo)

Parte 1 - Introdução

1. Interações de limpeza em peixes

1.1. Definições e padrões de comportamento

Uma simbiose de limpeza pode consistir na remoção e subsequente ingestão de ectoparasitas, tecidos infectados ou feridos ou outras partículas alimentares por organismos limpadores. Estes removem e ingerem material de outros organismos denominados clientes (Gorlick *et al.*, 1978). Esta relação, embora encontrada entre vários grupos animais, é particularmente conhecida entre peixes marinhos tropicais (Feder, 1966; Losey, 1971). Numa interação típica, o peixe limpador aproxima-se e inspeciona o cliente, picando na superfície do seu corpo¹. Em interações entre peixes tropicais de recife de coral envolvendo limpadores do género *Labroides* (Labridae), onde esta simbiose é considerada mais especializada (Limbaugh, 1961; Hobson, 1969a), um peixe cliente aproxima-se do peixe limpador ou da sua estação de limpeza (território mantido pelo limpador onde decorrem a maioria das interações de limpeza (Potts, 1968)) e assume uma postura de solicitação normalmente com inclinação do corpo para cima e erecção de barbatanas (Losey, 1979). No seguimento desta solicitação, ou mesmo antes, o peixe limpador inicia um comportamento de inspecção, que inclui nadar junto do cliente, orientando-se para ele, contactando-o com a boca, barbatanas pélvicas e/ou barbatana caudal. O limpador pode alimentar-se sobre a superfície do corpo e chegar a entrar na boca ou cavidade branquial de um cliente grande (Losey, 1972). O cliente pode realizar movimentos rápidos de “estremecimento” destinados a assinalar a sua intenção de terminar a interação e afastar-se (Losey, 1979) ou o próprio limpador afasta-se, frequentemente dirigindo-se para outro cliente (Potts, 1973a).

¹ Em muitos peixes, incluindo os limpadores, a cada acto alimentar o peixe realiza um curto movimento de vai-e-vem tocando com a boca no substrato onde se alimenta, dando ao movimento global um aspecto de picada, o que não implica, e normalmente não acontece nas interações de limpeza, a perfuração da superfície do corpo do peixe cliente.

Na simbiose de limpeza entre peixes é fundamental a comunicação entre limpador e cliente, o que inclui reconhecimento, movimentos-sinal por ambos os simbiosistas que favorecem a iniciação, manutenção e finalização da interação. Só assim é possível ao limpador inspecionar o cliente nadando muito perto dele e por vezes tocando-lhe. O cliente adota perante o limpador uma postura invulgar ou padrão de natação, com erecção de barbatanas ou mudanças de coloração, comportamento aparentemente exclusivo do contexto das interações de limpeza (Losey & Margules, 1974).

Têm sido apontados vários critérios que poderão ser utilizados no reconhecimento do limpador pelos clientes: padrões de cores bem marcados dos limpadores (Limbaugh, 1961; Potts, 1968); natação típica do limpador (Randall, 1958; Potts, 1968) ou reconhecimento da própria “estação de limpeza” do limpador (Eibl-Eibesfeldt, 1955; Randall, 1958). Losey *et al.* (1995) evidenciaram como alguns peixes cliente reconhecem de forma “inata” limpadores em cativeiro sem nunca terem tido contacto prévio com qualquer limpador. O reconhecimento é da maior importância uma vez que as relações inter-específicas são com elevada probabilidade de carácter predatório directo ou mais subtil como a lepidofagia (Géry, 1980).

Em 1955 Eibl-Eibesfeldt formulou a teoria da “guild mark” chamando a atenção para as semelhanças no padrão de coloração de vários peixes limpadores pertencentes a regiões zoo-geográficas muito diferentes (e.g. *Labroides dimidiatus* no Pacífico tropical e *Gobiosoma oceanops* no Atlântico tropical Oeste). Segundo este autor, seria possível aos clientes das várias regiões reconhecer os potenciais limpadores por padrões de coloração típicos dos peixes limpadores. Vários autores têm mostrado exemplos concordantes com esta teoria (Potts, 1968, 1973b; Costello, 1993). Lemaire & Maigret (1987) estudando a importância de diferentes estímulos relevantes no reconhecimento do limpador, presença visual do limpador, dança do limpador e toques das barbatanas nos clientes, concluíram ser este último o estímulo mais importante para o reconhecimento. Losey *et al.* (1995) ao mostrar como peixes cliente da família Chaetodontidae criados em laboratório reconhecem os limpadores *Labroides phthirophagus* sem terem tido contacto prévio com qualquer limpador, lança a

problemática da importância da história evolutiva no reconhecimento de alguns dos simbioses envolvidos.

Por outro lado, o reconhecimento de um potencial cliente por um limpador pode ser bastante simplificado. Abel (1971) refere que o início da interacção de limpeza por um cliente, é marcada por paragem de movimento natatório seguida de manutenção de uma postura inflexiva. Estas posturas, consideradas invulgares e reconhecíveis mesmo para um mergulhador humano mais atento (Losey, 1972) parecem ser o suficiente para a generalidade dos peixes limpadores reconhecerem a presença de um potencial cliente. Não são conhecidos casos de limpadores devorados por falsos clientes simulando solicitações, devendo ser muito raros, casos em que um limpador é devorado durante uma limpeza (Lobel, 1976). Nem todas as interacções de limpeza são iniciadas pelos clientes (Wahlert & Wahlert, 1961; Potts, 1968) o que implica algum reconhecimento específico dos potenciais clientes por parte de limpadores. Potts (1973a) verificou como o limpador *Labroides dimidiatus* tem uma estratégia de aproximação e rotina de limpeza particular e ajustada ao tipo de cliente conforme se trate ou não de um peixe piscívoro. Neste último caso observou aproximações cuidadosas pela retaguarda com início de limpeza pela barbatana caudal, progressão pelos flancos até “sinal de intenção” de partida do cliente, normalmente um estremecimento.

As posturas de solicitação efectuadas pelos vários clientes são bastante variadas. Embora tenham por base a paragem de movimento natatório e manutenção de uma postura rígida, são bastante variáveis na sua fase final. Não existe um consenso entre os autores no que respeita à interpretação da causalidade e significação funcional desta variedade de posturas. Vários autores têm referido o seu carácter específico (Wahlert & Wahlert, 1961; Potts, 1968, 1973a) com elementos variando em diversos ângulos em relação à postura normal do peixe, como “cabeça para cima”, “cabeça para baixo”, “corpo de lado” ou ainda abertura da boca e brânquias, sendo estes traços consistentes em cada espécie. Outros autores sugerem pelo contrário algum indeterminismo na forma como a postura rígida evolui, dependendo de factores como centro de gravidade do peixe em questão (Ayling & Grace, 1971) ou acção das correntes predominantes (Potts, 1968). Por outro lado Hilldén (1983) pôde verificar como a mesma espécie

cliente *Labrus bergylta* apresenta mais do que uma postura de solicitação com o mesmo limpador e em situações semelhantes. Oportunamente, Hobson (1971) apontou como todos estes factores podem interagir, sendo algo provável entre uma espécie a postura rígida inicialmente assumida evoluir com maior frequência para uma mesma postura de solicitação final. Podendo ainda admitir-se que estas posturas, depois de uma fase inicial algo livres, tenham tendência para serem ritualizadas com o fim de melhorar a comunicação entre cliente que deseja ser limpo e limpador que deve detecta-lo.

Durante estas posturas particulares dos peixes cliente, os limpadores podem de facto ter acesso à maior parte da superfície do corpo do cliente, podendo tocar-lhe com a boca (executando movimentos de picada destinados a remover partículas) ou com as barbatanas (apenas os limpadores do género *Labroides*). Estes últimos toques têm sido apontados como constituindo um reforço positivo importante na manutenção das posturas dos clientes permitindo assim o contacto por parte do limpador (Losey, 1972, 1979; Losey & Margules, 1974). É interessante como é possível condicionar laboratorialmente alguns peixes pela utilização deste tipo de reforço (Losey & Margules, 1974) ou, como é encontrado na natureza, o que Thresher (1977) chamou “pseudo-limpeza” ao observar de forma consistente várias espécies de peixes da família Scaridae, exibindo postura de solicitação “cabeça para cima” perto de corais-moles (gorgónias) por forma que estas ao ondularem pela acção da água, tocavam levemente nos flancos dos peixes. O simples toque da boca de um limpador poderá constituir reforço positivo para os clientes, devendo os toques com as barbatanas dos limpadores do género *Labroides* serem considerados como suplementares, destinados a reforçar a estimulação táctil e resultando da sua máxima especialização para as interacções de limpeza (Losey, 1979).

A natureza dos materiais removidos pelos peixes limpadores é variada como tem sido revelado pela análise dos seus conteúdos estomacais: ectoparasitas (Randall, 1958, 1962; Youngbluth, 1968; Hobson, 1971; Losey, 1972, 1974), escamas (Hobson, 1965, 1968), muco (Hobson, 1969a; Gorlick, 1980), pedaços de tecidos infectados (Foster, 1985) ou feridos (Limbaugh, 1961; Hobson, 1971; Foster, 1985).

Os limpadores podem mostrar preferências por certos clientes (Potts, 1973a; Darcy *et al.*, 1974). Têm sido apontados factores importantes nesta escolha selectiva: grau de infestação por ectoparasitas (Hobson, 1971), densidade relativa dos clientes (Youngbluth, 1968) ou colaboração diferencial dos clientes em termos de solicitação e postura (Losey, 1971, 1972, 1979; Gorlick, 1984). Gorlick (1984) mostrou como *Labroides phthirophagus* tem preferência por clientes com ectoparasitas. A quantidade de muco das espécies clientes pode ser um factor de escolha importante para os limpadores pois este pode por si só constituir um recurso alimentar valioso (Gorlick, 1980, 1984). Os limpadores podem mostrar ainda preferência por clientes maiores (Grutter, 1995). Sendo difícil estimar a real abundância de ectoparasitas num cliente, esta autora sugere que os limpadores poderão estar realmente a escolher os clientes com maior superfície corporal, como indicador de mais muco e eventualmente ectoparasitas.

1.2. Um fenómeno de ocorrência generalizada

Uma das primeiras observações de interacção de limpeza entre peixes foi descrita em 1918 por Longley, com um peixe da família Gobiidae, *Gobiosoma oceanops*, limpando grandes peixes, possivelmente Scorpaenidae (“rockfish” no original), em águas tropicais das Caraíbas. Em 1940 Weber & Beaufort descrevem comportamento de limpeza para *Labroides dimidiatus* em aquários de Amesterdão. Os peixes deste género viriam a revelar-se, depois de numerosas observações na natureza, como formando as simbioses de limpeza mais especializadas. Novas interacções de limpeza foram sendo descritas em ambiente natural à medida que as técnicas de mergulho com escafandro autónomo se foram desenvolvendo (e.g. Longley & Hildebrand, 1941; Eibl-Eiblsfeldt, 1955; Limbaugh, 1955, 1961). Só por altura dos trabalhos de Randall (1958, 1962) provas directas da remoção de ectoparasitas da superfície de outros peixes surgiram com a análise de conteúdos estomacais. As primeiras revisões dos trabalhos pioneiros e mais antigos surgiram com Feder (1966). Depois dos trabalhos de Limbaugh (1955, 1961) o interesse dos investigadores pelo comportamento de limpeza entre peixes cresceu enormemente e para além de novas descrições de limpadores,

surgem trabalhos de índole mais fenomenológica (Youngbluth (1968); Losey (1971 e 1972); Slobodkin & Fishelson (1974); Darcy (1974)) onde se começa a questionar sobre as implicações da existência destas simbioses na biologia das populações de peixes. A maioria dos trabalhos, no entanto, limita-se à referência a observações ocasionais na natureza e muitas vezes em cativeiro (Paulin, 1993). Usufruindo de todas as facilidades que as águas límpidas e quentes dos mares tropicais conferem, é aqui que têm sido descritos o maior número de casos, chegando mesmo alguns autores à convicção que o fenómeno das simbioses de limpeza entre peixes ocorreria especialmente em ambientes marinhos tropicais (Limbaugh, 1961; Feder, 1966).

trópicos

Limbaugh (1961) alerta para o facto dos exemplos de limpeza entre peixes tropicais serem frequentes, indicando 26 espécies de peixes limpadores, 6 camarões e um caranguejo. Os exemplos distribuem-se pelo Indo-pacífico e pelo Atlântico tropical, nomeadamente mares das Caraíbas e América Central. As espécies mais relevantes tornaram-se as pertencentes ao género *Labroides* no Indo-pacífico e *Gobiosoma* no Atlântico tropical. Nestes casos, os adultos defendem territórios que constituem “estações de limpeza”. Os peixes clientes procuram activamente os serviços dos limpadores dirigindo-se a estas “estações”. Frequentemente os limpadores assinalam ainda a sua presença através de natação com movimentos ondulatórios exagerados - a dança. Desta forma muitos clientes não necessitam de solicitar limpeza, embora esta só ocorra quando estes assinalam a aceitação assumindo uma postura estática. Outros clientes, menos preferidos pelos limpadores, podem ter de solicitar, e muitas vezes são abandonados quando surge um cliente de maior preferência do limpador. As várias espécies de limpadores mostram um grau variado de dependência das interacções de limpeza como recurso alimentar. Na literatura é comum a referência a limpadores obrigatórios e facultativos, sendo que os últimos utilizam outros recursos, normalmente com origem no plâncton ou no bentos. Os juvenis das espécies mais especializadas (*Labroides* e *Gobiosoma*) têm hábitos mais reservados, explorando habitats menos conspícuos bem como clientes diferentes dos dos adultos. A maioria dos restantes limpadores tropicais mostram a curiosa particularidade de só terem

hábitos regulares de limpeza enquanto juvenis, podendo ou não manter “estações de limpeza” (Anexo).

águas temperadas

Limbaugh (1955) apontou os primeiros exemplos de limpadores em águas temperadas, todos na Califórnia. Mais tarde Gotshall (1967), Turner *et al.* (1969) e mais extensamente Hobson (1965, 1968, 1969a, 1971 e 1976) contribuíram para o conhecimento de um número elevado de limpadores no Golfo da Califórnia. (Anexo). Os exemplos distribuem-se por várias famílias, com especial relevo para as famílias Labridae e Embiotocidae. Tem sido possível conhecer entre variadíssimos casos de limpadores de carácter ocasional (Anexo), apenas observados em uma ocasião ou em situações muito particulares, outros que consistentemente apresentam este comportamento e outros ainda em que apenas os juvenis limpam de forma regular como os Labridae *Bodianus diplotaenia* e *Thalassoma lucasanum*. Toma especial relevo o caso de aparente especialização de alguns indivíduos da espécie *Oxyjulis californica* como limpadores interagindo apenas com uma espécie cliente opondo-se a outros especializados noutra espécie ou mesmo não sendo limpadores.

Em águas temperadas da Nova-Zelândia Ayling & Grace (1971) descrevem cinco espécies de limpadores, todos da família Labridae.

McCutcheon & McCutcheon (1964) observam em condições algo particulares limpezas entre peixes do Atlântico temperado. Em condições de cativeiro, durante experiências sobre as respostas a mudanças de pressão em peixes de profundidade, estes autores puderam observar interações de limpeza com cooperação mútua entre o peixe objecto da experiência (*Centropristes striatus* como cliente) e o Ciprinodontídeo *Fundulus heteroclitus*, destinado a servir de alimento, como peixe limpador. Os autores sugerem que os intervenientes devem possuir experiência comportamental em simbioses naturais não sendo no entanto seguro que ocorra entre estas espécies em particular.

Atlântico europeu

Até ao trabalho pioneiro de Potts (1973b), o único caso de comportamento de limpeza envolvendo peixes do Atlântico Nordeste devia-se a observações em aquário do Signatídeo *Entelurus aequoreus* (Wilson, 1962). Embora as observações de Potts ocorram também essencialmente em aquário, onde duas novas espécies de signatídeos e duas outras de labrídeos são comprovadas como podendo mostrar comportamento de limpeza, uma observação na natureza em águas britânicas do labrídeo *Centrolabrus exoletus* comprovou a ocorrência natural do fenómeno. No presente trabalho o comportamento de limpeza desta espécie nas nossas águas pôde ser mais extensamente confirmado. *Ctenolabrus rupestris*, outro labrídeo que Potts (1973b) pôde observar limpando em aquário, foi mais tarde confirmado como limpador ocasional no Mar Negro (Darkov, 1981) e na costa da Suécia (Hilldén, 1983). Várias outras observações de comportamento de labrídeos do Atlântico Norte têm sido feitas em estações de cultura de Salmões na Noruega (e.g. Bjordal, 1988, 1990) e na Irlanda (e.g. Costello, 1991, 1993).

Mediterrâneo

Em 1959 Eibl-Eiblsfeldt descreve comportamento de limpeza na espécie *Coris julis* nas costas de Itália, observações confirmadas também por Abel (*in* Wahlert & Wahlert, 1961) mas não noutros pontos do Mediterrâneo (Wahlert & Wahlert, 1961). Em 1961 Wahlert & Wahlert descrevem o comportamento de limpeza do labrídeo *Symphodus melanocercus*, mais tarde amplamente estabelecido como principal limpador no Mediterrâneo (Potts, 1968, Senn, 1978, Lejeune & Voss, 1979, 1980). Vários autores referem-se ao carácter ocasional que poderá ter o comportamento de limpeza noutra espécie do mesmo género, *Symphodus ocellatus* (Fiedler, 1964; Potts, 1968; Senn, 1978; Darkov, 1981).

água doce

Em 1971, Abel descreve comportamento de limpeza para várias espécies de peixes de água doce da família Cyprinidae da Europa em ambiente natural (Anexo). Em 1956, Wickler tinha já observado um peixe gato, *Corydoras paleatus* limpar *Trichogaster leeri* e *T. trichopterus*, em condições de cativeiro. Novos casos deste comportamento

em espécies dulçaquícolas têm sido descritos, muitos deles em cativeiro, ou pouco explorados quando encontrados na natureza (Spall, 1970; Sulak, 1975; Wyman & Ward, 1972; French, 1980; Witte & Witte-Maas, 1981; Powell, 1984; Darkov & Panyushkin, 1988; Stauffer, Jr., 1991).

outros casos para além das interações estritas entre teleósteos

A simbiose de limpeza entre animais marinhos parece poder ser mais generalizada, não se limitando a peixes teleósteos. Entre os crustáceos numerosos exemplos de limpadores foram descritos (para uma revisão, ver Lindberg & Stanton, 1988); entre o caranguejo *Planes minutus* e a tartaruga marinha *Caretta caretta* (Davenport, 1994); Hobson (1969b) observou as iguanas das Galápagos serem limpas por uma espécie de peixe da família Pomacentridae; o interessante exemplo apresentado por Swartz (1981) com um limpador da família Atherinidae e em que o cliente eram as Baleias cinzentas da espécie *Eschrichtius robustus* que entravam numa lagoa costeira por altura da reprodução; com o peixe do género *Gobiosoma* limpando um polvo (Johnson 1982); o labrídeo *Thalassoma bifasciatum* e a raia *Dasyatis americana* como cliente (Snelson, Jr. et. al., 1990) ou *Labroides dimidiatus* e tubarões de várias espécies (Keyes, 1982). O comportamento de limpeza parece de resto muito generalizado entre os vertebrados sendo por demais conhecidos exemplos como entre garças e crocodilos, garças e hipopótamos e entre primatas (Lemaire, 1987).

A interacção de limpeza entre peixes parece, então, um fenómeno de ocorrência mundial, particularmente conhecido em ambiente marinho nos trópicos (Limbaugh, 1961; Losey, 1971, entre outros), estendendo-se a mares temperados (Ayling & Grace, 1971; Potts, 1973b; Hildén, 1983, entre outros), e aos ambientes de água doce (Able, 1971; Witte & Witte-Maas, 1981; Stauffer, 1991, entre outros). A ausência de casos para águas polares poderá dever-se à escassez de observações ou, como enfatizado por Darkov & Panyushkin (1988), à baixa complexidade das relações de competição pelo alimento e à pouca significância do ectoparasitismo nestas águas.

1.3. Sobre as generalizações - interações nos trópicos vs. águas temperadas

Até ao final da década de 60, o conhecimento sobre novos casos de peixes limpadores marinhos experimentou um especial desenvolvimento nos mares tropicais. Este conhecimento contrastava com a escassez de dados nos mares temperados, levando os investigadores a formarem algumas generalizações que apontavam para marcadas diferenças entre as simbioses de limpeza nos dois ambientes (Limbaugh, 1961; Feder, 1966; Gotshall, 1967; entre outros). Estas generalizações receberam duras críticas, face ao aumento de novos casos de limpadores que se foram conhecendo para os mares temperados (Hobson, 1969a). Segundo Limbaugh (1955, 1961) e Feder (1966), os limpadores nos trópicos:

(1) não são gregários, vivendo solitários ou aos pares, enquanto nos mares temperados são gregários ou formam mesmo grandes cardumes - Esta generalização parece basear-se exclusivamente na comparação dos limpadores tropicais do género *Labroides* com um dos principais limpadores conhecidos até à altura para águas mais frias, *Oxyjulis californica*. Hobson mostra como outros limpadores na Califórnia têm hábitos solitários (e.g. *Phanerodon atripes*), enquanto que muitos dos limpadores tropicais são na realidade bastante gregários (e.g. *Heniochus nigrirostris*). Este autor alerta ainda para o facto de observações de limpezas em que os limpadores se apresentam em agregações em torno de peixes como *Mola mola* na Califórnia (Gotshall, 1967), podem não reflectir de facto um carácter gregário destes limpadores (*Hypsurus caryi* e *Phanerodon atripes*) mas uma agregação oportunista em torno de potenciais clientes de grandes dimensões.

(2) Há mais espécies de limpadores nos trópicos embora os indivíduos sejam menos abundantes - O facto de se conhecerem mais espécies nos mares tropicais (finais dos anos 60) devia-se à maior quantidade de trabalho aqui desenvolvido, situação que poderá estar modificada pois é idêntico o número de limpadores que se conhece hoje nos mares temperados e tropicais (Anexo). Hobson (*op. cit.*) indica ainda alguns exemplos de limpadores na Califórnia pouco numerosos, bem como outros, tropicais, bastante abundantes. Mais uma vez a generalização é baseada exclusivamente no caso do género *Labroides* e na espécie *Oxyjulis californica*.

(3) Nos trópicos os limpadores tendem a especializar-se podendo tornar-se limpadores obrigatórios - Hobson refere que esta observação é válida para os limpadores do

género *Labroides* e *Gobiosoma* mas esquece todos os outros limpadores tropicais que utilizam também outras formas de recursos alimentares distintos dos obtidos por limpeza. Ainda assim Losey (1972) pôde mostrar como em determinadas situações, limpadores do género *Labroides* podem recorrer a alimentação planctónica com taxas até 35% e 46% dos actos alimentares (*L. phthirophagus* e *L. dimidiatus*, respectivamente). Hobson (1969a, 1971) mostra como *Phanerodon atripes*, na Califórnia, enquanto juvenil é um limpador tão especializado como os representantes tropicais.

(4) Os limpadores tropicais exibem danças elaboradas com elementos das paradas sexuais dos machos - Mais uma vez esta generalização parece limitar-se ao género *Labroides*

(5) Os limpadores tropicais são mais coloridos e contrastados que os congéneres de águas temperadas - Hobson lembra como nos trópicos todos os peixes são mais coloridos e contrastados, o que deverá reflectir outros constrangimentos ambientais não relacionados com as limpezas. Aponta ainda alguns exemplos de peixes de águas mais frias na Califórnia, extremamente coloridos e que não evidenciam qualquer comportamento de limpeza.

Apesar destas críticas terem de uma maneira geral grande pertinência, reflectindo de facto como as generalizações foram prematuras face aos poucos conhecimentos que ainda estavam disponíveis na altura, Losey (1979) alerta para o facto de algumas diferenças importantes entre limpadores tropicais e de águas temperadas ainda serem de considerar. Este autor, referindo-se às associações de limpeza estudadas por Hobson (1971), considera que na Califórnia os clientes devem solicitar limpeza aos limpadores, e de certa forma competem por eles, enquanto nos trópicos e com *Labroides*, os limpadores podem perseguir os clientes que muitas vezes não necessitam de solicitar. Sugere também que, sem dúvida alguns limpadores tropicais são mais especializados que os de águas temperadas, mas que o contrário se poderá passar com os clientes, que em águas temperadas serão mais especializados, talvez por encontrarem precisamente limpadores menos dependentes. Não deixa de existir aqui alguma confusão pois Hobson (1971) frisa bem o facto de que os clientes, nas associações estudadas por ele, não solicitam limpeza perante a presença dos

limpadores (*Oxyjulis californica*), o que justifica baseado no facto de, não apresentando todos os indivíduos desta espécie de labrídeo num dado momento apetência para limpar, os clientes deixam que os limpadores tomem a iniciativa. No entanto, uma vez localizado um indivíduo limpador, vários clientes podem aproximar-se rapidamente, aí sim solicitando prontamente.

1.4. Sobre os peixes limpadores - sistemática e características

Estão descritas perto de 100 espécies de peixes que podem estabelecer interações de limpeza (Anexo) com um número ainda maior de espécies cliente. Estes limpadores repartem-se por 21 famílias, sendo que os exemplos marinhos comportam 15 famílias e 77 espécies limpadoras. Para algumas não é possível ter a certeza se o comportamento de limpeza ocorre em ambiente natural, pois entre os trabalhos mais antigos nem sempre as indicações são muito precisas. Entre os casos observados na Natureza em ambiente marinho (68), muitas das observações têm um carácter ocasional, ou seja, depois de observadas por um autor, não voltam a surgir na literatura, apesar da existência de trabalhos subsequentes na mesma área e onde as interações de limpeza foram uma preocupação. Noutros casos, os autores puderam confirmar o carácter ocasional com que ocorre o comportamento, mostrando como pode constituir um epifenómeno da actividade normal de alimentação das espécies. Não considerando estes casos onde não é possível mostrar que o comportamento de limpeza constitui uma actividade regular com possível importância na biologia alimentar dos limpadores ou na actividade dos clientes, restam-nos 27 casos de peixes marinhos que apresentam, pelo menos em determinada área geográfica, interações de limpeza com regularidade e por isso surgindo de forma mais ou menos consistente em vários trabalhos (Anexo). Entre estes, temos um caso em cada uma das famílias Chaetodontidae, Echeneidae e Gobiidae², dois casos entre os Embiotocidae e todos os restantes (17) na família Labridae. Parece assim que o fenómeno de limpezas regulares em peixes marinhos é algo frequente na família Labridae com curiosos casos em outras quatro famílias. Note-

² Na realidade a família Echeneidae comporta oito espécies e todas elas se associam de forma semelhante a grandes hospedeiros, Elasmobranchii ou Cetacea, incluindo o seu alimento ectoparasitas, pelo menos em 6 das espécies. Desta forma este grupo homogéneo deverá ter herdado esta característica, devendo então ser considerado como um caso único para evitar o efeito filogenético (Harvey & Pagel, 1991). Idêntica consideração será de fazer no caso dos Gobiidae, onde o comportamento de limpeza só aparece no género *Gobiosoma*, e neste em quase todas as espécies.

se que a grande maioria dos labrídeos não apresenta contudo comportamentos de limpeza, apontando-se como hipótese mais verosímil o surgimento independente dos vários casos (talvez seja de considerar como única excepção o caso dos representantes do género *Labroides*, todos limpadores). Tomando o exemplo do género *Symphodus*, de oito espécies no Mediterrâneo e Atlântico Nordeste, apenas uma é limpadora; nos géneros *Thalassoma* e *Bodianus*, de maior distribuição, a discrepância é ainda maior - mais de 15 espécies em cada género e apenas 2 de cada limpam regularmente. Os aspectos relacionados com a origem do comportamento voltarão a ser focados na secção 1.6.

As características comuns aos limpadores devem ser encontradas nos representantes das famílias com limpadores, mas especialmente entre os Labridae. Vários autores têm feito referência a numerosas características relacionadas com a biologia e morfologia alimentares que constituiriam pré-adaptações para o comportamento de limpeza (Hobson, 1971; Witte & Witte-Maas, 1981). De uma forma geral, todos os labrídeos se alimentam de invertebrados bentónicos, capturando-os nos mais diversos substratos. Alimentação no plâncton e piscívora também podem ocorrer, sendo a última menos frequente (Hobson, 1968, 1974). A plasticidade alimentar dos labrídeos é notável; Hobson (1974) aponta a característica oportunista de alimentação entre muitos labrídeos tropicais que consiste em aproveitar a perturbação provocada nos substratos por outros peixes. A maioria dos limpadores das restantes famílias partilha em algum grau estas plasticidades alimentares, sendo por vezes denominados “pickers” (Hobson, 1968, 1971). A grande maioria dos peixes tropicais “pickers” têm focinhos alongados e bocas pequenas com dentes projectados destinados a seleccionar e remover pequenas presas de locais onde de outra forma estariam inacessíveis (Hobson, 1968). Estas adaptações funcionam também para remover ectoparasitas de peixes maiores e neste sentido constituem pré-adaptações. De facto muitos dos pequenos peixes de focinho longo dos recifes tropicais são limpadores pelo menos facultativos (Hobson, 1971, Losey, 1972). Na Califórnia esta situação parece verificar-se também, pelo menos em alguns contextos ou em alguns indivíduos (Hobson, 1971). *Oxyjulis californica* e *Brachyistius frenatus* alimentam-se essencialmente no plâncton e nas frondes das macroalgas “kelps”, e só raramente de organismos bentónicos. Ainda assim os peixes

de outras espécies ocorrentes também a meia água, que estes limpadores encontram na canóia dos “kelps”, podem incidentalmente ser limpos apenas por este facto uma vez que estes limpadores são facultativos (Bray & Ebeling, 1975). Os mesmos autores mostram como as dietas destas espécies muito oportunistas pode variar enormemente entre indivíduos o que poderá explicar o facto de encontrarmos exemplares que aparentemente não limpam, outros que limpam apenas certa espécie em determinada altura e outros que podem alternar períodos de limpeza e não limpeza.

Peixes que estejam adaptados a ambos os tipos de alimentação, picar em substratos e picar no plâncton, poderão possuir características especialmente apropriadas para serem limpadores, pelo menos em algum grau ou em determinadas condições (Hobson, 1971).

1.5. Importância ecológica das simbioses de limpeza nas comunidades de peixes

Desde os trabalhos qualitativos de Limbaugh (1961) foi sugerida uma importância fundamental da actividade de limpeza no controlo dos ectoparasitas nas populações de peixes cliente. Tais suposições não foram devidamente documentadas, e de facto não puderam ser confirmadas mais tarde em trabalhos com o necessário controlo (Youngbluth, 1968, Losey, 1972). Hobson (1971) pôde no entanto demonstrar como *Hypsypops rubicunda* ficava infectado quando, guardando os ovos, evitava que o limpador local (*Oxijulis californica*) tivesse acesso a ele. Gorlick *et al.* (1987) puderam mostrar como os limpadores reduzem a biomassa total de ectoparasitas numa população de peixes cliente, alterando a estrutura da população de ectoparasitas de tal forma que cada peixe cliente tem um mesmo número de ectoparasitas mas de tamanho inferior. Não é evidente se este facto traz vantagens claras para os clientes, ou se por outro lado os limpadores estão a utilizar uma estratégia “farming”, libertando os clientes de parasitas grandes e assegurando a continuação deste recurso alimentar pela entrada de novos parasitas. Foster (1985) mostrou como os limpadores podem ser importantes na rápida recuperação de feridas apresentadas por peixes clientes. A baixa mortalidade e elevada recuperação de peixes com feridas que não desenvolvem infecções graves, estaria segundo esta autora relacionada com a actividade de limpeza dos peixes limpadores e com o acréscimo de procura destes por parte de peixes

feridos. A falta de dados sobre a recuperação de feridas em populações sem peixes limpadores, impossibilita a confirmação da hipótese avançada por esta autora.

Limbaugh (1961) sugere, a propósito da aproximação de *Mola mola* às florestas de “Kelps”, que procurariam limpeza, no caso por parte de *Oxyjulis californica*, e que a distribuição de várias espécies de peixes poderá também depender de fenómenos deste género - peixes deslocam-se procurando limpeza. Este autor chega mesmo a atribuir um papel fundamental às limpezas na distribuição e concentração de peixes em algumas zonas. Estas considerações vão mais tarde ser recuperadas por outros autores (Slobodkin & Fishelson, 1974) sendo a diversidade, abundância e distribuição dos peixes nos recifes de coral apontadas como basicamente determinadas pela presença dos limpadores e suas estações de limpeza. As fortes críticas lançadas a perspectivas como esta (Gorlick *et al.*, 1978) baseiam-se principalmente em argumentos como a atracção e concentração dos peixes em determinadas zonas poder depender de características que nada têm a haver com as limpezas, como abrigos e alimento. Tanto clientes como limpadores concentram-se nestes habitats ricos e complexos, que por si só permitem o estabelecimento de numerosas redes de relações inter-específicas que podem incluir, por exemplo, casos de interacções de limpeza.

Inicialmente a simbiose de limpeza entre peixes foi considerada sem restrições como se tratando de um verdadeiro caso de mutualismo, sendo depois acriticamente repetida em textos clássicos (e.g. Brown, 1975). As interacções de limpeza podem ser consideradas como simbioses embora a sua real natureza seja por vezes difícil de precisar (Losey, 1971). Se por um lado parece evidente que limpadores usufruem da ligação ganhando alimento, não é tão evidente que todos os clientes tenham igual benefício com a ligação. O envolvimento dos simbiontes na interacção pode ser considerado de forma diferente quando se dá importância a diferentes factores (Losey, 1972, 1979). Desta forma pode flutuar no seu carácter mutualismo, comensalismo ou mesmo parasitismo. Estes aspectos prendem-se com a origem e possíveis caminhos evolutivos que terão modelado as interacções de limpeza nos peixes.

1.6. Evolução

Têm sido sugeridas diversas hipóteses de evolução dos comportamentos de limpeza. Wyman & Ward (1972) apresentam uma hipótese para duas espécies de ciclídeos. Segundo estes autores, a espécie limpadora estaria a continuar um comportamento que os juvenis da sua espécie apresentam ao alimentarem-se do muco produzido na superfície do corpo dos seus pais. Apesar de bastante pertinente e plausível, não pode ser aplicada a outros peixes, nomeadamente marinhos onde os cuidados parentais de alevins são extremamente raros.

A partir do pressuposto de que os peixes limpadores controlam de facto as ectoparasitoses em muitas populações, a maioria dos autores admite a ideia de evolução da simbiose assumindo-se que se trata de um verdadeiro mutualismo: os peixes clientes, encontrando peixes que ocasionalmente se alimentariam de ectoparasitas (precursores de limpadores), desenvolveriam as respostas simbióticas apropriadas destinadas a maximizar o valor adaptativo da simbiose pois estariam sujeitos a pressões selectivas relacionadas com a vantagem da remoção de ectoparasitas. Esta é também a hipótese de evolução do comportamento considerada por Hobson (1971) sem admitir, no entanto, que um verdadeiro mutualismo está subjacente a todas as simbioses de limpeza. Para este autor, muitos dos limpadores mais ocasionais poderão corresponder precisamente a esta noção de “precursor de limpador”. Sendo a remoção de ectoparasitas uma actividade acidental, que surge durante a rotina de alimentação e quando a superfície de um peixe com ectoparasitas se tornou acessível como outro substrato qualquer.

A investigação das causas próximas que levam os clientes a procurar os limpadores (Losey, 1974, 1979) e o conhecimento da existência de várias espécies que se alimentam de forma mais ou menos parasítica de escamas e pedaços de pele (Marlier & Lelup, 1954; Major, 1973; Brichard, 1978; Lucas & Benkert, 1983), e de muco (Thresher, 1979), tem contribuído para admitir hipóteses alternativas. Losey (1979) sugere que a simbiose de limpeza em peixes surgiu várias vezes (várias origens) e desenvolveu-se com histórias evolutivas também diferentes. Sugere, para o caso das simbioses do Indo-Pacífico tropical, que o sistema responsável pelo reforço positivo

que constitui a estimulação táctil é anterior à própria simbiose de limpeza. Este autor em condições experimentais cuidadosamente controladas, não conseguiu encontrar relação entre os níveis de ectoparasitismo em peixes clientes e a sua procura de limpeza. Pôde no entanto relacionar esta procura com o tempo de privação de obtenção de estimulação táctil entre vários peixes cliente. Formula então a seguinte hipótese: os precursores dos actuais limpadores seriam peixes que ocasionalmente se alimentariam de muco, escamas e da pele de outros peixes. Estes precursores teriam explorado a tendência nos seus clientes para responderem a estímulos tácteis - é de notar o facto curioso, de como Lemaire & Maigret (1987) mostraram, como em cativeiro e com *L. dimidiatus* e clientes mediterrânicos, o estímulo mais importante no estabelecimento das interacções de limpeza era o toque do limpador no cliente, mais importante então que o estímulo visual do próprio limpador ou da sua natação/dança. Este facto permitiria a estes limpadores ter acesso a este tipo de suplemento alimentar e, até à descoberta dos ectoparasitas, recurso de elevado valor mas menos estável e fiável que o muco, escamas ou tecidos. Desde então estes limpadores tornaram-se simbioses cada vez mais especializados. Os clientes por outro lado, não mostraram grandes variações evolucionárias por encontrarem pressões selectivas fracas e frequentemente variáveis. Assim, a remoção de ectoparasitas não constitui a causa próxima do envolvimento dos clientes (nem dos limpadores), nem o real controlo das ectoparasitoses na natureza parece depender dos limpadores (Youngbluth, 1968; Losey, 1972). Neste caso a simbiose toma uma forma de comensalismo ou mesmo parasitismo, havendo que contabilizar custos para os clientes das remoções esporádicas de escamas e tecidos, remoção de muco, gastos energéticos na procura de limpadores, posturas de solicitação, etc. (Losey, 1972). Por outro lado, se os níveis de ectoparasitismo forem elevados poderão encontrar-se efectivamente casos de um verdadeiro mutualismo (Losey, 1974; Hobson, 1971). Desta forma condições ecológicas particulares poderão modelar o verdadeiro teor da simbiose de limpeza.

A facilidade com que os comportamentos de limpeza surgem em cativeiro mostra o carácter lábil desta relação (Snelson *et al.*, 1990). A ideia surge frequentemente nos trabalhos com espécies em cativeiro e coaduna-se bem com a hipótese de Losey sobre origens múltiplas e repetidas nas interacções de limpeza entre conjuntos de um ou

mais limpadores e vários clientes. É curioso como nas experiências em aquários com peixes de água doce provenientes de regiões muito distintas, Darkov & Panyushkin (1988) puderam observar várias combinações de interações de limpeza, notando como eram importantes aspectos como falta de alimento alternativo e oportunidade dos potenciais limpadores observarem outros peixes limpando, o que aparentemente facilitava novas limpezas. É interessante estabelecer um paralelo com acontecimentos idênticos nas culturas de salmões, onde se tem tentado exercer controlo artificial de ectoparasitoses com a utilização de labrídeos sendo que para a maioria destes não há dados seguros do seu comportamento de limpeza na Natureza.

2. Enquadramento do presente trabalho

O presente trabalho surge na sequência do rápido desenvolvimento que teve nos últimos anos a investigação sobre a ecologia e etologia de labrídeos, em consequência do trabalho de Potts (1973b) sobre comportamentos de limpeza em peixes do Atlântico-Nordeste. Na realidade não eram conhecidos quaisquer exemplos de associações de limpeza para águas temperadas na Europa até esta data. Se bem que no trabalho de Potts (1973b) só em situação de cativeiro ficou bem conhecida a possibilidade deste tipo de comportamento para peixes desta área geográfica, alguns trabalhos subsequentes (Hilldén, 1983, na natureza e Bjordal, 1988 em cativeiro) vieram definitivamente despertar o sentido de que o grupo dos labrídeos, mesmo em águas tão setentrionais poderia apresentar exemplos de comportamento de limpeza de outras espécies de peixes.

Concretamente, este recente entusiasmo eco-etológico não surgiu propriamente na linha das grandes questões que marcaram a investigação das simbioses de limpeza em peixes, mas sim no contexto dos criadores de salmões na Europa do Norte e Irlanda. Aí existe de facto, com grande desenvolvimento e importância económica, a exploração de pisciculturas de salmões em gaiolas flutuantes, onde elevadas densidades de salmões são mantidas em várias fases de crescimento até serem comercializados. Um dos principais problemas com que se deparam estas explorações são as doenças infecciosas que facilmente se desenvolvem. Uma das principais situações neste quadro

consiste nas ectoparasitoses provocadas por isópodes caligídeos, com especial relevância *Lepeophtheirus salmonis* (Bjordal, 1988). O tradicional controle destas situações pela administração de químicos parece ter causado, para além dos indesejados custos, algum descontentamento entre os consumidores (Bjordal, 1988). A perspectiva da utilização de um controlo biológico justificou, aparentemente, um forte investimento no estudo e investigação das possibilidades de implementação deste controlo.

O desenvolvimento desta situação conduziu a um rápido e elevado esquema de captura de labrídeos na natureza, estabelecimento dos animais em cativeiro, aclimação e execução de elaborados programas de experimentação para aferição da efectividade do controlo das ectoparasitoses dos salmões pelos vários labrídeos disponíveis (Bjordal, 1988; Treasurer, 1994; Deady *et al.*, 1995a). Em poucos anos (1988-1995) podemos observar o nascimento de um vasto comércio de captura de pequenos labrídeos, que aparentemente poderá ter reorientado parte do sector da pesca tradicional, bem como de um alargado leque de trabalhos de investigação sobre métodos de captura de pequenos peixes, biologia geral de labrídeos, ecologia alimentar e etologia das espécies utilizadas (e.g. Bron & Treasurer, 1992; Darwall *et al.*, 1992; Bjordal, 1993), trabalhos normalmente financiados pelas organizações que tutelam a exploração das culturas de salmões. Por último, podemos já encontrar trabalhos sobre os impactos desta nova pesca, situação dos stocks e possibilidade da sua gestão (Deady *et al.*, 1993).

A novidade e multiplicação de exemplos de peixes limpadores para águas do Atlântico europeu é por si só estimulante, e justificaria sem dúvida retomar a linha de investigação que caracterizou o início e expansão do estudo das simbioses de limpeza em peixes. Os argumentos que apontam para um menor conhecimento deste tipo de casos para águas temperadas, poderiam agora ser de novo explorados, bem como, das consequências ecológicas para as populações locais, ou aspectos da origem e evolução do comportamento. Não é no entanto orientação deste trabalho seguir esta linha de investigação, nem tão pouco contribuir para o sucesso da utilização de labrídeos no controlo de ectoparasitoses de peixes em culturas, mas sim, tentar conciliar

observações na natureza realizadas na costa Ocidental Portuguesa, com este vasto material, essencialmente proveniente de observações em cativeiro, uma vez que os dados disponíveis são algo contraditórios mas susceptíveis de revelar informação pertinente na problemática da variabilidade dos comportamentos apresentados por diversas espécies de labrídeos.

Não existe qualquer referência sobre associações de limpeza em peixes costeiros nas águas portuguesas. No entanto, a nossa costa insere-se numa interessante posição geográfica que reúne elementos faunísticos característicos quer das áreas mais a norte, quer do próprio Mediterrâneo. Todas as espécies de labrídeos que a norte têm sido referidas como limpadores são elementos da nossa fauna, bem como muitos dos peixes que no Mediterrâneo são clientes do labrídeo limpador *Symphodus melanocercus*. Desta forma a costa portuguesa reveste-se de potencial interesse na investigação, em condições naturais, do comportamento interespecífico das espécies de labrídeos e outras que normalmente com elas partilham os mesmos habitats.

Parte 2 - Arrábida

1. Localização e enquadramento nacional

A península de Setúbal é limitada a Sul por um sistema de serras, com origem em movimentações tectónicas do Jurássico. São de especial relevo a Serra da Arrábida, a Serra do Risco e planalto do Zambujal ao Cabo Espichel, sendo a sua orientação geral WSW-ENE (Pedro, 1991). Esta cadeia montanhosa mergulha no mar formando a costa rochosa Arrábida/Espichel com cerca de 20Km (compreendida entre o Cabo Espichel 38° 24'N, 9° 13'W e o Outão 38° 29'N, 8° 56'W) e que em algumas zonas apresenta grandes arribas e falésias (Serra do Risco, Píncaro, 380m, ponto mais alto da costa continental portuguesa) de natureza calcária.

O clima é de um modo genérico mediterrânico se bem que com alguma atlanticidade reflectida no carácter menos extremo do Verão e Inverno (Pedro, 1991).

A orientação particular das cadeias montanhosas na Arrábida oferece uma protecção muito eficaz contra os ventos dominantes no litoral, normalmente do quadrante N e NW, dando à orla marítima um carácter relativamente protegido. Desta forma podemos considerar a costa da Arrábida um troço de características únicas em toda a costa Ocidental Portuguesa.

2. O litoral, substratos e hidrodinamismo

A costa escarpada característica da região mergulha na vertical no Oceano; desta forma a linha de costa é maioritariamente de parede vertical, interrompida donde em onde por pequenas praias de areia, por vezes de calhau rolado. Esta particularidade determina existir na costa da Arrábida uma muito estreita faixa de substrato rochoso sujeito ao regime das marés, o que resulta numa escassez dos povoamentos intertidais. Abaixo do nível de baixa-mar o substrato rochoso, de natureza calcária, prolonga-se por pouca extensão, de algumas dezenas até poucas centenas de metros e tem origem essencialmente nos grandes blocos oriundos das escarpas do litoral. Desta forma a natureza litológica dos fundos é essencialmente arenosa com uma estreita faixa de blocos rochosos junto à linha de costa e a baixa profundidade (até cerca de 10m de profundidade) com distribuição caótica.

A protecção contra os ventos dominantes determina a fraca importância da formação de ondas junto à costa, salvo temporais de ventos de SW que ocorrem com alguma frequência durante o Inverno (Pedro, 1991). Em relação à ondulação é de notar a existência de um gradiente de intensidade decrescente no sentido Espichel-Setúbal (Saldanha, 1974). Desta forma o hidrodinamismo que sujeita as comunidades marinhas da costa da Arrábida é resultante essencialmente das correntes de maré. Estas, bastante intensas e de orientação paralela à costa, resultam da proximidade do Estuário do Sado. A este facto deve-se a existência de numerosas espécies sésseis (e.g. algas, cnidários, ascídeas) consideradas como indicadoras de um hidrodinamismo acentuado (Saldanha, 1974).

3. Fauna e flora subaquáticas

O clima do tipo mediterrânico tem sido apontado como principal responsável pelas características da vegetação terrestre mediterrânica da Serra da Arrábida (Pedro, 1991). De igual modo, Cúmano (1945) fez notar como a orientação a Sul de uma porção de costa e em especial se esta estiver protegida dos ventos a Norte, poderá determinar o carácter mediterrânico das comunidades marinhas. Assim a costa da Arrábida apresenta-se como exemplo desta situação, mas toma especial relevo quando se nota ser este o troço costeiro português mais a Norte com estas características. Este facto poderá associar a presente costa a uma zona de potencial importância zoogeográfica onde os limites setentrionais de espécies de carácter mediterrânico se poderão situar (Saldanha, 1974). Este autor refere a ocorrência de várias espécies mediterrânicas embora surjam também espécies atlânticas e um ainda maior número de espécies atlântico-mediterrânicas.

A maior abundância e diversidade de espécies animais e vegetais marinhas está, na Arrábida, associada aos substratos rochosos. Ocorrendo estes junto à costa e a baixa profundidade, apresentam uma cobertura algal densa durante todo o ano, embora com marcada dominância de determinadas espécies associadas aos factores sazonais (Saldanha, 1974). É também característico uma abundância e diversidade elevadas de

animais sésseis e filtradores como esponjas, cnidários, anelídeos, poliquetas, crustáceos e ascídeas.

A comunidade de peixes é particularmente notável pelas suas formas bentónicas, quer explorando o estreito ambiente intertidal (Bleniidae, Gobiidae e Gobiesocidae), quer o ambiente ciáfilo, abundante graças à natureza dos blocos rochosos de arranjo algo caótico (Muraenidae, Congeridae, Gadidae, Gobiidae, Bleniidae e Scorpaenidae). Outras formas, necto-bentónicas são também interessantes, formando importantes comunidades de elevada diversidade específica que se movimentam entre o povoamento algal. Formam-se frequentemente agrupamentos de indivíduos de várias espécies que se alimentam no substrato e coluna de água (Sparidae, Serranidae, Labridae, Mugilidae, Mullidae e Gadidae). Entre estes devemos destacar um elevado número de espécies da família Sparidae e particularmente da família Labridae. Nestes últimos é de referir a ocorrência de todas as espécies Atlânticas Europeias (*Centrolabrus exoletus*, *Ctenolabrus rupestris*, *Symphodus bailoni*, *S. melops* e *Labrus bergylta*), espécies Atlântico-mediterrânicas (*Labrus bimaculatus*, *Symphodus cinereus*, *S. roissali* e *S. mediterraneus*), e de alguns exemplos de labrídeos considerados estritamente mediterrânicos (*Symphodus rostratus* e *S. ocellatus*). Estes grupos alimentares pluriespecíficos infralitorais são particularmente relevantes no presente trabalho.

Parte 3 - Peixes limpadores na Arrábida

Introdução

Vários labrídeos do Atlântico Europeu têm sido referidos como peixes limpadores. Baseando-se em observações de aquário, Potts (1973b) demonstrou que *Symphodus melops* (L.) e *Ctenolabrus rupestris* (L.) limpavam várias outras espécies de peixes que compartilhavam o mesmo tanque. O mesmo autor, numa tentativa de verificar a ocorrência de tais interações de limpeza em ambiente natural, apenas pode observar um exemplar *Ctenolabrus exoletus* (L.) limpando indivíduos da espécie *Labrus bergylta* Ascanius por duas vezes. Apesar de nenhuma observação directa de limpeza com qualquer das espécies limpadoras nos tanques ter sido feita, Potts alega como prova indirecta da actividade de limpeza em ambiente natural da espécie *S. melops*, a descoberta de larvas do isópode do género *Gnathia* nos conteúdos estomacais desta espécie. Não deixa no entanto de salientar que tais isópodes poderiam ter sido capturados por estes peixes enquanto formas livres, entre fendas no substrato rochoso. Também em situação de cativeiro, Samuelsen (1981) observou interações de limpeza com *C. exoletus* limpando *Lophius piscatorius*. Observações na natureza limitam-se aos casos relatados para *C. rupestris* por Darkov & Mochek (1981) no Mar Negro e por Hilledén (1983) na zona costeira da Suécia.

Estes dados sobre peixes limpadores em águas do Atlântico-Nordeste vieram despertar grande interesse no seu potencial uso no controlo de ectoparasitas de salmões mantidos em estações de criação destinadas ao mercado (para uma revisão, ver Costello, 1991). Os trabalhos pioneiros nas estações de cultura de salmões, revelaram que *C. rupestris*, *C. exoletus*, *S. melops* e também as fêmeas de *Labrus bimaculatus* L. podiam efectivamente retirar ectoparasitas e pedaços de pele da superfície do corpo dos salmões e que as três primeiras espécies podiam de facto controlar os níveis de infestação por ectoparasitas nas culturas de salmão (Costello & Bjordal, 1990). No entanto, estudos sobre conteúdos estomacais de *S. melops* (Deady & Fives, 1995a) e de *C. rupestris* (Sayer *et al.*, 1995) em águas Britânicas não detectaram qualquer ectoparasita na dieta destas espécies, apesar dos elevados números de exemplares envolvidos em ambos os trabalhos e da ampla distribuição das colheitas. Estes factos

mostram que são necessárias mais observações para avaliar a importância relativa do comportamento de limpeza destas espécie em ambiente natural.

Neste capítulo são apresentados os resultados de observações comportamentais de *C. exoletus*, *C. rupestris* e *S. melops* no litoral da Arrábida, com o objectivo de avaliar a importância relativa do comportamento de limpeza entre estes labrídeos. Para o caso de *C. exoletus*, que se revelou o único limpador na área de estudo, a contribuição do comportamento de limpeza na actividade alimentar foi também estudada.

Métodos

Todas as observações ocorreram em mergulho com escafandro autónomo na costa da Arrábida (38° 27'N, 9° 2'W) a profundidades compreendidas entre 1 e 10m, durante os anos 1994-1995. O local de estudo consistia em habitats de plataforma rochosa subtidal, formada por grandes blocos rochosos cobertos por denso povoamento algal que no Verão é dominado pelas algas *Saccorhiza polyschides* e *Cystoseira* spp. As observações decorreram durante o dia, no período entre 11:00h - 17:00h ao longo dos vários meses excepto Janeiro e num total de 50 horas de observação.

Uma interacção/tentativa de limpeza foi registada sempre que um potencial limpador se aproximou da vizinhança de outro peixe e procedeu a uma inspecção da superfície do seu corpo e/ou quando um potencial cliente assumiu uma postura estática perante a aproximação de outro peixe. Se houvesse indicação que a interacção tivesse uma natureza agonística, esta não seria considerada. Durante este trabalho não houve qualquer intenção de determinar até que ponto as interacções de limpeza envolviam remoção de ectoparasitas, escamas, muco ou qualquer outro material cutâneo.

Foram utilizadas duas estratégias de amostragem. Durante as **observações livres**, todas as interacções de limpeza foram registadas. Registou-se a espécie de ambos os participantes bem como estimativa do seu tamanho, com a ajuda de uma régua graduada numa placa de acrílico. Para cada interacção de limpeza, o cliente foi considerado o iniciador se assumiu uma postura estática precedendo qualquer movimento do limpador a ele dirigido. Se um limpador se aproximou de um potencial cliente que não solicitava, então o limpador foi considerado como iniciador. Se depois

de inspecção visual o limpador picou na superfície do corpo do cliente, o número de toques e sua localização, foram registados. O peixe que terminou a interacção foi também anotado. O cliente foi considerado como tendo terminado a interacção se se afastou do limpador que em oposição foi considerado como tendo terminado se se afastou do cliente deixando-o imóvel.

A segunda estratégia de amostragem consistiu em **observações focais** (Martin & Bateson, 1993) de indivíduos seleccionados ao acaso das espécies *S. melops* (n = 16, tempo total 130 min.), *C. exoletus* (n = 17, tempo total 120 min.), *C. rupestris* (n = 16, tempo total 120 min.) e *L. bergylta* (n = 18, tempo total 139 min.). Cada peixe foi observado continuamente durante 10 min. sempre que foi possível ao observador segui-lo e diferenciá-lo dos conspecíficos. Uma vez que qualquer das espécies em questão era muito abundante no local de estudo, a probabilidade de observar o mesmo peixe mais do que uma vez era baixa, sendo assim o risco de pseudoreplicação mínimo. Durante a observação focal, o número de interacções de limpeza em que o peixe se envolveu (como limpador ou cliente) foi registado. Uma vez que ficou claro depois das observações livres que *C. exoletus* era o único limpador no local de estudo, todos os actos alimentares na coluna de água e substratos foram registados por forma a estimar a importância relativa do comportamento de limpeza na actividade alimentar desta espécie. No caso de *S. melops* e *C. rupestris* (potenciais limpadores segundo dados da bibliografia), a identidade de qualquer peixe que se aproximou do sujeito focal menos de 1m foi registada. No caso de *L. bergylta* foram registadas as durações das interacções de limpeza em que o sujeito focal se envolveu.

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

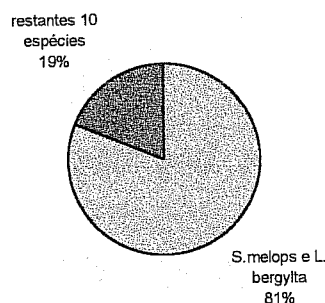
Resultados

Foram observadas 303 interacções de limpeza e em todas elas *C. exoletus* foi o limpador. Apenas em uma observação, um indivíduo *C. rupestris* picou nos tentáculos cefálicos de um *Parablennius gattorugine* (Brunnich) que permanecia imóvel entre as algas onde este labrídeo procurava alimento. É duvidoso se este facto poderá ser classificado como uma limpeza.

Foram observadas 12 espécies de peixes a serem limpas (inspeccionadas e tocadas). Três outras foram apenas aproximadas por *C. exoletus* mas não limpas, quer porque fugiram (*Diplodus puntazzo* (Gmelin)) quer porque atacaram o limpador (*Parablennius pilicornis* Cuvier e *Pollachius pollachius* (L.)). O comportamento de limpeza foi observado durante todo o ano sem aparente declínio no Inverno. A distribuição das interações de limpeza pelas diferentes espécies clientes é apresentada na Tabela 3.1. Existe uma grande variação nas frequências, sendo que o maior número de interações envolvem *S. melops* e *L. bergylta*. Esta variação poderia ser devida às diferentes abundâncias das várias espécies cliente.

Tabela 3.1 - Distribuição das interações de limpeza entre *Centrolabrus exoletus* e as várias espécies cliente.

Espécie cliente	Interações	
	de limpeza	% de interações
<i>Coris julis</i> (L.)	15	6
<i>Ctenolabrus rupestris</i> (L.)	1	0.4
<i>Diplodus sargus</i> (L.)	2	0.8
<i>Diplodus vulgaris</i> (Geoffr.)	9	3.5
<i>Labrus bergylta</i> Ascanius	82	32
<i>Mola mola</i> (L.)	1	0.4
Mugilidae n.id.	2	0.8
<i>Spondylisoma cantharus</i> (L.)	1	0.4
<i>Symphodus melops</i> (L.)	126	49
<i>Symphodus roissali</i> (Risso)	10	4
<i>Symphodus rostratus</i> (Bloch)	2	0.8
<i>Sarpa salpa</i> (L.)	3	1
TOTAL	257	-
Espécies aproximadas mas não limpas		
<i>Diplodus puntazzo</i> (Gmelin)		
<i>Parablennius pilicornis</i> Cuvier		
<i>Pollachius pollachius</i> (L.)		



Usámos as observações focais de *S. melops* e *C. rupestris*, nas quais qualquer peixe que se aproximasse do sujeito focal era registado, por forma a obter uma estimativa da frequência relativa dos encontros destas duas espécies com outros peixes.

Esta metodologia não fornece uma medida da abundância das várias espécies no local de estudo. Em vez disso, pode apenas estimar a frequência relativa com que estes dois labrídeos, que partilham um habitat semelhante com *C. exoletus* e apresentam padrões de movimentação semelhantes, encontram peixes de outras espécies.

Uma correlação positiva elevada (correlação Spearman, $R.S. = 0.88$, $n = 9$, $p < 0.002$) foi encontrada entre as frequências relativas com que as diferentes espécies encontraram os dois labrídeos. Em vista destes resultados, foram utilizadas as médias das frequências dos encontros obtidas nas observações de *S. melops* e *C. rupestris* para calcular frequências esperadas para interações de limpeza com *C. exoletus*, se estas interações se distribuissem aleatoriamente no que respeita às espécies de peixes cliente.

Tabela 3.2 - Frequências observadas e esperadas de interações de limpeza com *Centrolabrus exoletus* para as seis espécies mais frequentemente encontradas com os limpadores. As frequências esperadas foram calculadas assumindo estarem dependentes das abundância dos clientes.

Espécies cliente	Abundância relativa	Interações observadas	Interações esperadas
<i>Coris julis</i> (L.)	0.18	15	36.54
<i>Ctenolabrus rupestris</i> (L.)	0.12	1	24.36
<i>Diplodus vulgaris</i> (Geoffr.)	0.21	9	42.63
<i>Labrus bergylta</i> Ascanius	0.14	63	28.42
<i>Symphodus melops</i> (L.)	0.26	105	52.78
<i>Symphodus roissali</i> (Risso)	0.09	10	18.27
TOTAL	1	203	203

As espécies envolvidas em menos de 5% dos encontros não foram consideradas, deixando assim seis espécies para as quais as frequências esperadas foram calculadas (Tabela 3.2). Em todas elas, as interações de limpeza que envolveram mais do que

um limpador para um mesmo peixe cliente foram consideradas apenas uma vez, e se um mesmo limpador e cliente se envolvera em mais do que uma interacção seguidas, apenas a primeira foi considerada. O teste Chi-quadrado de aderência revelou diferenças significativas entre as frequências observadas e as esperadas ($\chi^2 = 159.113$, d.f. = 5, $p < 0.001$). A inspecção da Tabela 3.2 revela dois grupos distintos de espécies: *S. melops* e *L. bergylta* (grupo 1) foram limpos muito mais vezes que o esperado, enquanto o contrário ocorreu com *C. julis*, *C. rupestris*, *D. vulgaris* e *S. roissali* (grupo 2).

	interacções iniciadas pelos clientes	interacções iniciadas pelo limpador mas rejeitadas pelos clientes	interacções solicitadas pelos clientes mas ignoradas pelo limpador
Grupo I	80% (n=182)	31% (n=36)	10% (n=146)
Grupo II	44% (n=36)	68% (n=19)	7% (n=15)
chi- quadrado	19.67	8.09	0.14
sig.	**	**	n.s

Tabela 3.3 - Diferenças comportamentais entre os dois grupos de peixes cliente considerados.
** - $p < 0.001$ e n.s. - não significativo.

Os dois grupos de espécies cliente também diferiram comportamentalmente (Tabela 3.3). O grupo 1 activamente solicitou limpeza em 80% das interacções ($n = 182$), enquanto o grupo 2 apenas iniciou 44% das interacções ($n = 36$), (teste Chi-quadrado de independência, $\chi^2 = 19.67$, $df = 1$, $p < 0.001$). A acrescentar, o grupo 1 rejeitou apenas 31% das interacções iniciadas por *C. exoletus* ($n = 36$) enquanto a rejeição no grupo 2 atingiu os 68% ($n = 19$), (teste Chi-quadrado de independência, $\chi^2 = 8.09$, $df = 1$, $p = 0.0044$). Nos caso em que os peixes cliente solicitaram limpeza e *C. exoletus* não respondeu, não foram encontradas diferenças significativas entre os dois grupos: 10% para o grupo 1 ($n = 146$) e 7% para o grupo 2 ($n = 15$), (teste Chi-quadrado de independência, $\chi^2 = 0.14$, $df = 1$, $p = 0.7108$).

Estes resultados sugerem diferenças no comportamento dos dois grupos de peixes clientes em relação ao limpador, e não diferentes preferências de *C. exoletus*.

Todas as espécies cliente exibiram uma postura estática de barbatanas ímpares erectas quando solicitaram limpeza aos limpadores, exceptuando *Mola mola* e as tainhas

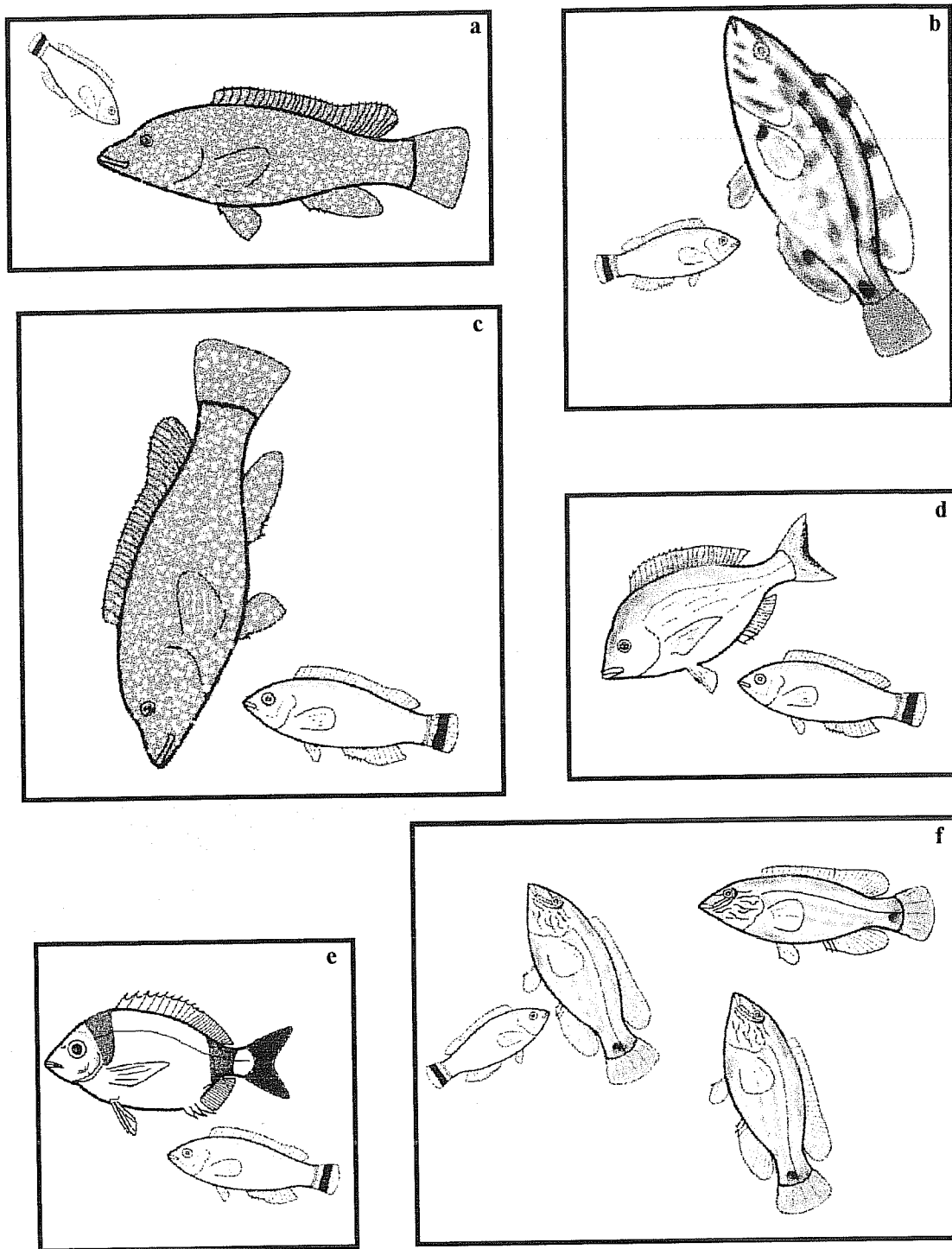


Figura 3.1 - Esquemas de várias interações de limpeza com o limpador *C. exoletus* e diversos clientes em diferentes posturas de solicitação. a) com *L. bergylta*, apenas postura estática; b) com *S. roissali*, postura “cabeça para cima”; c) com *L. bergylta*, postura “cabeça para baixo”; d) com *S. cantharus*, postura “cabeça para baixo” em pequeno ângulo; e) com *D. vulgaris*, apenas postura estática e f) com agrupamento de *S. melops* e várias posturas.

(Mugilidae) que se limitaram a permitir interações iniciadas pelos limpadores. Nota-se uma evidente discrepância na manifestação das posturas de solicitação entre os clientes das famílias Labridae e Sparidae (Tabela 3.4). Enquanto os primeiros frequentemente acrescentam um elemento à postura do tipo “cabeça para cima” ou “cabeça para baixo”, os segundos apenas esporadicamente apresentam o elemento “cabeça para baixo” e sempre num ângulo pequeno (menos de 30°, enquanto no grupo 1 frequentemente atingia 90°). Este caso ocorreu apenas com um exemplar *Spondylisoma cantharus*. Entre os Labridae, a única espécie que não modificou normalmente a postura inicial foi *Ctenolabrus rupestris* mas com esta espécie apenas uma interação foi observada (para visualização das várias posturas nos clientes, veja-se a Figura 3.1).

espécie	cabeça para cima	cabeça para baixo	apenas postura estática	n
<i>C.julis</i>	100%	0%	0%	6
<i>C.rupestris</i>	0%	0%	100%	1
<i>L.bergylta</i>	41%	10%	48%	58
<i>S.melops</i>	82%	0%	18%	112
<i>S.roissali</i>	100%	0%	0%	6
<i>S.rostratus</i>	50%	0%	50%	2
<i>D.sargus</i>	0%	0%	100%	1
<i>D.vulgaris</i>	0%	0%	100%	2
<i>S.cantharus</i>	0%	100%	0%	1
<i>S.salpa</i>	0%	0%	100%	3
labrideos	70%	3%	27%	185
sparídeos	0%	14%	86%	7

Tabela 3.4 - Comparação das posturas de solicitação dos clientes das famílias Labridae e Sparidae, em interações iniciadas pelos próprios clientes.

A localização dos toques dos limpadores na superfície dos peixes clientes foi registada em 128 das interações; a Tabela 3.5 mostra as frequências absolutas destes toques em cada zona. O focinho, pequena zona situada entre os olhos e a boca, foi a região que mais toques recebeu.

localização dos toques	nº
ventre	30
pedúnculo caudal	14
base da barb. dorsal	10
flancos	29
focinho	36
opérculos	9
total	128

Tabela 3.5 - Frequência de toques e sua localização.

Em 232 encontros foi possível estimar os tamanhos dos peixes envolvidos. A espécie limpadora variou entre 4 e 12cm de comprimento, com média de 6.7cm. O comprimento dos clientes situou-se entre 4 e 40cm, com média de 14cm. O tamanho relativo dos peixes em cada interacção foi calculado (comprimento do cliente - comprimento do limpador); registaram-se diferenças de tamanhos desde -4 a +33cm cuja distribuição é mostrada na Figura 3.2. O limpador tem consistentemente menor comprimento que o cliente em cada interacção. Apenas em 5 das interacções o cliente foi um pouco menor que o limpador.

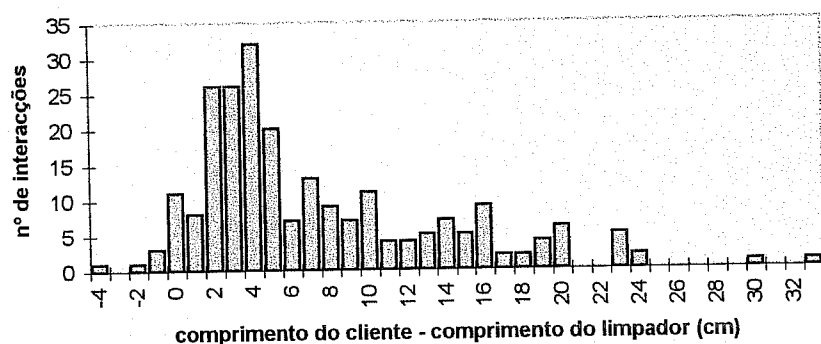


Figura 3.2 - Frequência de interacções por diferença de tamanhos cliente-limpador.

No que diz respeito à importância relativa das interacções de limpeza na actividade alimentar de *C. exoletus*, as observações focais mostraram que a recolha de materiais da superfície do corpo de outros peixes não é a forma dominante de comportamento alimentar nesta espécie (Figura 3.3). A recolha de partículas da coluna de água foi observada a uma taxa de 1.06 min.⁻¹, o que corresponde a 55% do total dos actos

alimentares. A recolha de partículas no substrato rochoso com cobertura algal ocorreu com uma taxa de 0.45 min^{-1} correspondendo a 23% do total. Toques na superfície do corpo de outros peixes ocorreram apenas com uma taxa de 0.14 min^{-1} correspondendo a 7% do total. Do total de 17 peixes observados em focal, apenas 10 se envolveram em interações de limpeza e seis picaram realmente sobre peixes clientes. Outros substratos foram também utilizados em menor frequência tais como areia, pedras, macro-algas e, particularmente interessante, animais como ouriços-do-mar (com cuidadosa inspecção e aparente remoção de pés-ambulacrários) e pepinos-do-mar. Até mesmo uma gorgónia foi cuidadosamente inspeccionada por um labrídeo. As inspecções e movimentos de picar dirigidos à superfície dos peixes clientes não diferiram dos movimentos utilizados na alimentação dos restantes substratos.

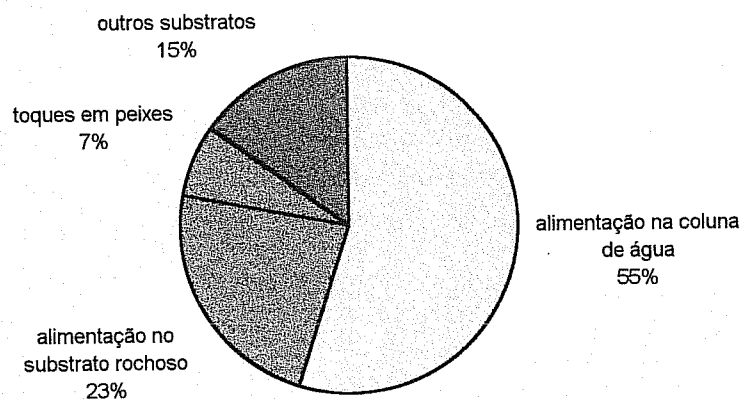


Figura 3.3 - Importância relativa das diferentes fontes alimentares

As taxas de limpeza por *C. exoletus* durante as observações focais de *S. melops*, *L. bergylta* e *C. rupestris*, foram 11 hora^{-1} , 10 hora^{-1} e 0 respectivamente. Quando *S. melops* e *C. exoletus* se encontraram numa vizinhança inferior a um metro, o cliente solicitou limpeza em 80% dos casos e foi limpo em 73% dos casos. Valores equivalentes verificaram-se nos encontros entre *L. bergylta* e *C. exoletus* com 68% e 59% respectivamente. Nos 19 encontros entre *C. rupestris* e *C. exoletus* nenhuma solicitação ou limpeza foi observada. No caso de *L. bergylta* as durações das inspecções foram medidas. As inspecções dos clientes *L. bergylta* classificados como maiores que a média foram significativamente maiores que aqueles classificados como

menores que a média ($n = 10$, mediana = 7s para os peixes maiores e $n = 7$, mediana = 5s para os peixes menores: Teste Mann-whitney U, $Z = -2.07$, $p < 0.038$).

Finalmente é importante referir que em nenhum caso foi observado qualquer peixe solicitar limpeza para *S. melops*, *C. rupestris* ou qualquer outro peixe que não da espécie *C. exoletus*.

Discussão

Os resultados aqui apresentados confirmam definitivamente a observação pioneira de Potts (1973b) sobre o comportamento de limpeza de *C. exoletus* na natureza. Por outro lado, nem *C. rupestris* nem *S. melops* foram observados como peixes limpadores na Arrábida, apesar de ambas as espécies serem muito abundantes. Estes resultados contrastam com estudos anteriores em cativeiro e na natureza por Potts, (1973b), Costello & Bjordal, (1990), Darkov & Mochek, (1981) e Hildén, (1983).

Na discussão sobre comportamento de limpeza de alguns peixes da Califórnia, Hobson, (1971) faz referência para o facto de haver uma considerável variação entre indivíduos do labrídeo da espécie *Oxijulis californica*, com diferentes indivíduos especializados em diferentes espécies clientes. O mesmo autor chama atenção para o facto de que peixes que se alimentam colhendo (picando) pequenos organismos bênticos no substrato e também pequenas presas planctónicas, estão pré-adaptados para limparem. O comportamento alimentar de *C. exoletus* suporta fortemente este ponto de vista. Picar na superfície do corpo de outros peixes é provavelmente uma extensão do comportamento usado para picar nas rochas, algas e equinodermes. Não é difícil conceber que outras espécies de labrídeos, mesmo que não limpem na natureza, possam aprender a recolher alimento de outros peixes fortemente infestados e densamente agregados (salmões nas gaiolas de criação), especialmente se os labrídeos estiverem com fome.

É interessante notar que Deady *et al.*, (1995) referiram que os labrídeos eram menos efectivos quando as redes das gaiolas de criação dos salmões estavam cobertas por

material “fouled” e que era necessário algum tempo até que alguns indivíduos das espécies *S. melops* e *C. rupestris* começassem a limpar. *C. exoletus*, único limpador no nosso local de estudo, era “demasiado eficaz” quando se alimentava na superfície dos corpos dos salmões, removendo escamas do dorso dos salmões (Bjordal, 1988).

No caso da associação de limpeza entre *C. exoletus* e *S. melops* no nosso local de estudo, há outro factor que a poderá ter facilitado. Foi observado frequentemente uma associação de limpeza entre estas duas espécies. Quando *S. melops* se alimentava, grandes quantidades de pequenas partículas eram soltas da cobertura algal das rochas e espalhavam-se na coluna de água. Um indivíduo *C. exoletus* nadando perto, frequentemente seguia e aproximava-se do exemplar *S. melops* que se alimentava, e activamente capturava partículas da nuvem de fragmentos na coluna de água. Esta associação alimentar aumenta a probabilidade de as duas espécies se encontrarem próximas e poderá então facilitar o início de limpeza. Durante as nossas observações, *C. exoletus* envolvidos nestas associações alimentares, frequentemente alternaram entre actos de comportamento de limpeza e captura de partículas ressuspensas na coluna de água.

Estes factos apontam para duas ideias principais:

i) A experiência poderá ter um papel importante na ontogenia do comportamento de limpeza, um ponto também extensamente documentado no que respeita às espécies cliente (e.g. Losey & Margules, 1974; Losey, 1979) e ilustrado pelo desenvolvimento de interacções de limpeza em cativeiro entre espécies de origens geográficas muito diferentes (Wyman & Ward, 1972; French, 1980; Lemaire & Maigret, 1987; Darkov & Panyushkin, 1988). Este papel da experiência no desenvolvimento do comportamento de limpeza dos peixes clientes poderá explicar porque, no nosso local de estudo, os clientes nunca solicitam limpeza quando encontram indivíduos da espécie *C. rupestris*, apesar da sua mancha negra na cauda que é muitas vezes considerada uma “guild mark” de limpador (Potts, 1973b; Costello, 1993);

ii) Os resultados obtidos em estações de criação de peixes e em outras condições de cativeiro poderão ser pobres preditores do comportamento dos labrídeos na natureza e vice-versa. Isto explicaria a ausência de ectoparasitas nas dietas de *S. melops* (Deady & Fives, 1995a) e *C. rupestris* (Sayer *et al.*, 1995) apesar de serem eficientes na remoção de ectoparasitas nas gaiolas de salmões. Explicaria também a variabilidade do comportamento de limpeza em diferentes habitats naturais, um aspecto já apontado por Hobson (1971). Mais observações em condições naturais e experimentação detalhada sobre a ontogenia do comportamento de limpeza são necessárias.

Os dados referentes à localização dos toques dos limpadores nos clientes mostram, como aspecto mais interessante, uma especial incidência na pequena zona do focinho. Estes resultados, algo inesperados, podem ser compreendidos se considerarmos o comportamento relativamente comum em peixes que habitam perto do fundo, e que consiste no rossar do corpo (normalmente os flancos) contra o substrato. Por este processo os peixes poderão libertar-se de alguns parasitas ou outras irritações cutâneas. A área do focinho não é particularmente acessível por este processo, podendo por isso tornar-se mais interessante para os peixes limpadores.

A relação de tamanhos limpador/cliente revelou-se ser outro aspecto interessante do fenómeno de limpeza na área de estudo. É bastante nítido como os encontros entre um limpador maior que o cliente são limitados (5/232, Figura 3.2). A hipótese de estes encontros poderem estar limitados, por razões de risco de predação por parte de peixes grandes sobre outros menores, é considerada e discutida na Parte 4 - "Discussão Geral", altura em que outros dados referentes aos restantes casos descritos é também considerada. Os encontros mais frequentes, por outro lado, contam diferenças de tamanhos de 2 a 5cm sempre a favor do cliente. Estes encontros abundantes deverão relacionar-se com uma maior disponibilidade de clientes de tamanhos pequenos e médios, sendo as grandes diferenças só possíveis com clientes muito grandes, normalmente menos comuns junto ao litoral e a baixa profundidade.

Os resultados mostram também, que na costa da Arrábida, as limpezas correspondem a uma pequena proporção dos actos alimentares dos limpadores, e que *C. exoletus* é

nitidamente um peixe limpador facultativo. No entanto, as taxas de limpeza observadas para *S. melops* (11hora^{-1}) e *L. bergylta* (10hora^{-1}) não são muito diferentes das taxas referidas para os peixes dos recifes de coral (12hora^{-1} ; Gutter, 1995). As densidades dos peixes limpadores nos recifes de coral tendem a ser baixas, os limpadores estão localizados em “estações de limpeza”, e cada peixe pode limpar com uma taxa elevada. No nosso local de estudo, cada limpador é muito menos dependente desta forma de alimentação, mas são muito mais abundantes, e praticamente disponíveis em todo o habitat, o que conduzirá a um semelhante impacto de limpeza nas populações de peixes clientes.

Parte 4 - Discussão geral

Depois de superadas as dificuldades responsáveis pela descoberta tardia do comportamento de limpeza entre peixes (relacionada com problemas de acesso ao meio subaquático), o assunto conheceu a partir da década de 60 uma notável expansão. Com os primeiros trabalhos aconteceu alguma vulgarização, tendendo-se rapidamente para generalizações frequentemente denotando antropomorfização. Não obstante este começo, os últimos quarenta anos foram ricos em investigação cuidada e de excelente nível crítico (cf. Parte 1 - Introdução). Acontece, no entanto, assistirmos à existência de muita literatura que parece não levar em consideração os desenvolvimentos mais recentes dessa investigação. São assim frequentes trabalhos de descrição de novos casos de interações de limpeza com referência e justificação teórica apenas nos primeiros trabalhos sobre o assunto. E não é de todo pouco comum encontrarmos entre a literatura de divulgação as ideias fáceis sobre o assunto que incluem: prestação de serviços; gozar de protecção contra predadores; desempenho de papel sanitário na comunidade; reconhecidos por todos; entre outras.

É agora possível e necessária uma revisão dos assuntos que têm marcado o desenvolvimento deste capítulo do comportamento dos peixes para que possamos compreender melhor, ou pelo menos fazer as perguntas correctas sobre alguns pontos da sua ecologia e evolução. Neste sentido e recorrendo sempre que oportuno ao caso particular estudado na Arrábida, vamos passar pelos pontos mais marcantes das questões que se têm levantado sobre o controlo e função das interações de limpeza em peixes.

definição de interacção de limpeza

Os primeiros autores que elaboraram trabalhos de síntese sobre as simbioses de limpeza não escondem a ideia implícita dos benefícios mútuos que a relação envolve para os participantes. Feder (1966) entre outros, incluía nas suas definições as ideias “remoção de outros **materiais indesejáveis de clientes cooperantes** pelos limpadores”. A ênfase é toda posta em considerar que os peixes limpadores apenas

removem elementos que de alguma forma são prejudiciais ao cliente, que por isso colabora activamente na interacção.

A investigação que se seguiu veio revelar a verdadeira natureza dos materiais removidos - muco, escamas com pedaços de pele agarrada e ectoparasitas. Por vezes os conteúdos estomacais de limpadores não mostravam qualquer ectoparasita. Neste contexto, os autores tornaram-se mais cuidadosos na delimitação das interacções de limpeza (cf. Gorlick *et al.*, 1978, Parte 1 - Introdução). Em todas elas é sempre assumido o contacto entre o limpador e o cliente.

As observações na Arrábida revelaram que em determinadas situações pode-se considerar a existência de interacções deste tipo sem que chegue a existir contacto entre os participantes. Neste caso o peixe cliente pode apresentar a postura rígida característica da solicitação, o limpador aproximar-se até quase contactar o cliente e dirigir o olhar para os seus flancos ou barbatanas. Sem tocar no cliente, o limpador pode efectuar uma aparente inspecção minuciosa, em tudo semelhante às inspecções realizadas sobre os substratos tradicionais onde prospecta pequenas presas. No entanto, muitas vezes, sem chegar a tocar no cliente, o limpador pode afastar-se calmamente, não evidenciando qualquer motivo drástico que o justificasse (frequentemente até dirigindo-se para outro potencial cliente ali perto).

O que é de assinalar nesta situação, é que esta interacção sem toques mas com evidente inspecção minuciosa, não tem motivo para não ser considerada como uma verdadeira interacção de limpeza. De facto houve aproximação dos intervenientes. O cliente assumiu a postura aparentemente reservada para as interacções de limpeza e o limpador aproximou-se o suficiente para permitir o contacto. Efectuou a cuidada inspecção destinada a encontrar as partículas alimentares pretendidas, mas afastou-se sem efectuar a picada. Tudo leva a crer que este limpador não encontrou nada de interessante sobre a superfície do cliente, mas completou-se até ao fim mais uma interacção de limpeza. O facto curioso de *C. exoletus* efectuar inspecções mais prolongadas em clientes maiores, mostra como o limpador trata o peixe cliente como

um substrato de prospecção de presas, sendo que um substrato maior demora mais tempo a processar.

Parece claro que numa interacção de limpeza entre duas espécies pode haver encontros com e sem toques por parte do limpador. A situação evidenciada pelo limpador *C. exoletus* leva mesmo a supor que este, durante as interacções de limpeza procura algo de bastante preciso, e não qualquer material eventualmente sempre presente como muco, escamas ou pedaços de pele. Numa relação nitidamente facultativa, e depois de comprovada a elevada plasticidade alimentar e capacidade de aprendizagem entre peixes como os Labridae, parece provável que *C. exoletus* procure nos vários clientes um recurso alimentar preciso e que esta acção normalmente não provoque descontentamento entre os clientes levando-os à fuga. Estas considerações apontam como provável a captura de ectoparasitas por parte de *C. exoletus*.

reconhecimento dos limpadores

Não podemos dizer com segurança que *Mola mola* tenha reconhecido os vários exemplares *C. exoletus* como peixes limpadores. O facto de termos observado mais do que uma interacção de limpeza com um cliente desta espécie poderá apenas dever-se à sua presença no local perto da costa onde eram abundantes os limpadores. O mesmo já não podemos dizer das restantes 11 espécies cliente, que com maior ou menor frequência solicitaram limpeza na presença de um limpador. Esta situação, como já foi referido, aconteceu apenas com a presença de *C. exoletus*; nunca outro peixe foi solicitado para limpeza. Estes dados apontam fortemente para a possibilidade de um real e eficiente reconhecimento dos exemplares da espécie *C. exoletus* como peixes limpadores pela generalidade dos clientes.

Apesar da opinião defendida por outros autores, nomeadamente envolvendo *C. exoletus* (Potts, 1973b), a utilização de “guild marks” de limpadores parece problemática no contexto das interacções de limpeza na Arrábida (cf. Parte 3 - 4. Discussão). Uma vez que não foi detectado qualquer padrão particular de natação (tal como a dança dos limpadores do género *Labroides*) durante a aproximação dos

limpadores aos clientes, nem parece existir qualquer figura que possa ser equiparada às “estações de limpeza” de alguns limpadores tropicais, afigura-se aparentemente complexo o sistema pelo qual os clientes podem reconhecer os limpadores na Arrábida.

Parece que o reconhecimento aqui só poderá ser feito por aprendizagem durante a ontogenia dos peixes clientes ou eventualmente contar já com uma base genética de reconhecimento, como sugerido por Losey *et al.* (1995). De qualquer forma não parecem existir sistemas facilitadores como cores especiais, danças ou estações de limpeza. Posto desta forma, o problema nunca poderá ser aqui resolvido, pois só o trabalho experimental poderá eventualmente lançar algumas pistas neste sentido. É no entanto pertinente voltar a referir como se tem apresentado variável o comportamento de limpeza na Natureza entre os peixes do Atlântico Europeu (cf. Parte 3 - 4. Discussão). É altamente improvável que *C. exoletus* seja um peixe limpador em toda a sua área de distribuição, pois não foi observado como limpador mais a norte por Hilldén (1983) e apenas numa ocasião em Inglaterra (Potts, 1973b). Se admitirmos que existe uma forte base genética no reconhecimento deste limpador na Arrábida por um tão grande número de espécies cliente, teríamos talvez que admitir também, um elevado número de subespécies comportamentais, o que de resto é imprevisível com espécies não localizadas e com grandes dispersões.

São bastantes os elementos que nos podem levar a considerar a hipótese de uma rápida e eficaz aprendizagem dos clientes, no seio de uma comunidade ictiológica rica e com as características como as que encontramos na Arrábida, conduzindo ao reconhecimento generalizado de *C. exoletus* como peixe limpador. Recordemos como Lemaire & Maigret (1987) estudaram peixes do Mediterrâneo que nunca podiam ter contactado com limpadores do género *Labroides*, e que, tendo sido recolhidos onde não existia o limpador do Mediterrâneo, *Symphodus melanocercus*, poderiam mesmo desconhecer o fenómeno das interacções de limpeza. Estes autores identificaram como principal factor de reconhecimento e desencadeador de respostas conducentes a limpeza com *Labroides dimidiatus*, a estimulação táctil provocada pelos toques das barbatanas deste limpador tropical. Aparentemente, em aquário, e depois desta experiência, os clientes participaram activamente no novo comportamento inter-

específico. Por outro lado, Losey (1979) pôde caricaturizar esta situação ao conseguir, em pouco tempo, induzir um peixe da família Blenniidae, que habitualmente vive em poças de maré ou perto do litoral, ambiente pobre em delicadas estimulações tácteis, a solicitar limpeza para uma variedade de peixes no aquário onde vivia. Hobson (1971) salientou ainda a importância que poderá ter a imitação, ou o aumento de probabilidade de um potencial cliente solicitar limpeza, quando outros à sua volta se encontram envolvidos em interacções de limpeza. Este aspecto pôde também ser comprovado em aquário e com espécies de diferentes ambientes de água-doce por Darkov & Panyushkin (1988). Por fim, se, como Losey (1979) tem mostrado, a estimulação táctil em peixes puder constituir um reforço positivo tão poderoso no condicionamento (Losey, 1974, e outros), não é difícil conceber que, em condições ambientais apropriadas e na presença de uma espécie que reúna as condições para funcionar como peixe limpador, várias espécies de peixes possam aprender a reconhecê-la e a colaborar na formação de um quadro onde as interacções de limpeza sejam um aspecto corrente.

padrões de comportamento dos peixes cliente

Condição necessária para ocorrer uma interacção de limpeza parece ser a colaboração dos peixes cliente. Estes, sendo normalmente maiores que o limpador, podem facilmente recusar uma aproximação exagerada, desencadeando um ataque ou simplesmente afastando-se por intermédio de natação rápida. Potts (1968) verificou que o limpador do Mediterrâneo, *Symphodus melanocercus*, era ameaçado e até perseguido quando se aproximava de choupas, *Spondyllosoma cantharus*, numa atitude idêntica à demonstrada quando tentava limpar outros clientes. O mesmo tipo de reacção tiveram alguns potenciais clientes na Arrábida (cf. Parte 3 - 3. Resultados).

Um aspecto que parece comum aos muitos casos de interacções de limpeza conhecidos é que os clientes assinalam convenientemente a sua “intenção” de envolvimento nestas interacções. A aceitação é assinalada pela paragem de natação e, normalmente, erecção das barbatanas ímpares. Esta postura permite que os dois intervenientes se mantenham juntos, ficando o corpo e barbatanas do cliente expostos às inspecções do limpador. O

comportamento do peixe cliente nesta fase tem sido interpretado não apenas como uma concordância para a interacção, mas mais como uma verdadeira solicitação de limpeza à vista de um limpador, embora a sequência de comportamentos do cliente seja em tudo idêntica, quer no caso em que tomou a iniciativa solicitando, quer quando responde à aproximação dirigida de um limpador. É importante frisar que só faz sentido falar de solicitação por parte de um cliente para interacções iniciadas pelo próprio cliente, interessante lembrar como foi detectada na Arrábida a possibilidade de uma nítida variante desta situação. Em algumas interacções iniciadas pelos limpadores *C. exoletus*, os clientes não responderam tradicionalmente assumindo uma postura estática e favorecendo o contacto e a exposição do seu corpo. Mas também não reagiram negativamente, atacando ou afastando-se rapidamente. Limitaram-se a manter uma natação calma, deslocando-se lentamente e permitindo que o limpador os acompanhasse, podendo então inspeccionar e mesmo tocar na superfície do seu corpo. Esta situação foi classificada como uma permissão de limpeza pelo cliente sem grande entrega ou colaboração, e poderá corresponder a um estado motivacional menos polarizado para o envolvimento numa limpeza. Se o sistema que está subjacente ao envolvimento do cliente na limpeza é a obtenção de estimulação táctil, então parece bastante provável que possamos encontrar estas situações de motivação mais ou menos marcada.

A forma final da postura apresentada pelos clientes durante a sessão de limpeza não parece apresentar um carácter particular a cada espécie nos exemplos encontrados na Arrábida. Parece sim que face ao “empenho” de um cliente na interacção, a manutenção da postura rígida na coluna de água é difícil quando prolongada por algum tempo³. Esta situação acarreta uma deriva do peixe na água dependente da corrente presente (Potts, 1968). É curioso como a posição típica em que o cliente *Coris julis* é encontrado quando em limpeza é diferente da dos restantes Labridae, facto que poderia ser interpretado no sentido da especificidade já criticada. Este cliente, quando na posição “cabeça para cima” apresenta-se nitidamente encurvado sobre o ventre o que lhe confere uma postura característica. Acontece que este peixe é particularmente

³ Os peixes cliente nesta fase tentam manter a posição na água apenas com movimentos rotativos das barbatanas peitorais, mantendo as ímpares e o corpo imóveis.

comprido quando comparado com os restantes Labridae, não deixando no entanto de ter as barbatanas peitorais bastante à frente. A tentativa de manutenção da posição na água, utilizando apenas as peitorais, poderá neste peixe ser responsável pelo encurvamento ventral do seu corpo.

Desta forma não é surpreendente encontrarmos entre os clientes mais participativos desvios mais marcados da posição normal. Esta situação é particularmente evidente entre os clientes Labridae e pela alternativa de posturas “cabeça para cima” e “cabeça para baixo” num mesmo cliente, *L. bergylta*, facto também já notado por Hilledén (1983). As interacções mais efémeras encontradas com clientes da família Sparidae não permitem mais do que leves afastamentos da posição horizontal, como evidenciado por *Spondylisoma cantharus*, com inclinação da parte anterior do corpo para baixo num ângulo de poucos graus. Na interacção com *Mola mola*, a posição “cabeça para cima” não deve ser interpretada como tendo significado semelhante pois parece ser frequente nesta espécie fora do contexto de limpeza, embora se desconheça o seu real significado.

Estas considerações não invalidam, no entanto, que o estabelecimento corrente das interacções de limpeza numa comunidade ictiológica não possa conduzir à ritualização ontogenética de determinadas posturas para serem utilizadas na comunicação entre clientes e limpador. Esta ritualização parece ter acontecido na Arrábida, com a postura “cabeça para cima” pelo menos com alguns labrídeos. Quando estes peixes solicitam inequivocamente limpeza a um limpador, assumem particularmente depressa e de forma pronunciada a postura “cabeça para cima”. É frequente observar labrídeos como *S. melops* deslocarem-se rapidamente para um aglomerado de peixes onde se encontram limpadores e à chegada ao grupo assumirem prontamente a postura de solicitação. Também pôde ser observado que clientes como *L. bergylta* ou *S. roissali* adoptem esta postura sem a presença de qualquer limpador. Por uma ocasião um exemplar *S. roissali* que tinha adoptado esta postura sem a presença de um limpador perto, prontamente readquiriu a postura normal, nadou rapidamente para um grupo de peixes alguns metros à frente e, adquirindo de novo a postura de solicitação, foi então limpo por um *C. exoletus* que aí se encontrava. Noutras ocasiões foram observados

limpadores que, nadando sozinhos, avistavam a alguns metros de distância um grande *L. bergylta* precisamente com a postura “cabeça para cima”, dirigindo-se então rapidamente até ele para iniciarem a limpeza. Estas observações sugerem fortemente que entre alguns labrídeos a postura “cabeça para cima” assumiu um significado preciso na comunicação com os limpadores, e que a sua utilização, mesmo na ausência de limpadores, pode conduzir à aproximação de limpadores que passem a pouca distância. Esta situação contrasta fortemente com a estudada por Hobson (1971) na Califórnia, onde mesmo na presença de numerosos indivíduos da espécie limpadora, os clientes não solicitam até avistarem uma qualquer interacção de limpeza no seio da agregação de peixes, altura em que se precipitam para o limpador localizado e solicitam activamente. Esta particularidade é justificada pela incerteza que os clientes têm quanto à presença de limpadores de facto, uma vez que apenas parte dos indivíduos da espécie em questão limpam. Na Arrábida, a confiança mostrada pelos clientes evidencia não só como são abundantes os indivíduos da espécie *C. exoletus*, mas também como será regular o comportamento de limpeza entre os vários indivíduos da população.

A finalização das interacções na Arrábida é marcada pelo regular abandono do limpador, evidenciando desinteresse pelo substrato de prospecção que o cliente constitui, depois de o inspecionar e eventualmente esgotar o interesse alimentar. As finalizações bruscas por parte dos clientes, evidenciadas por fugas rápidas, são pouco frequentes e poderão dever-se a eventuais toques dolorosos do limpador.

preferências nos peixes limpadores

Um dos aspectos que mais perturbou os primeiros observadores do comportamento de limpeza entre peixes terá sido a aparente ousadia com que os pequenos limpadores entravam nas grandes bocas abertas de certos clientes como grandes serranídeos que são predadores de topo no recife. Esta situação não tem sido encontrada com outros limpadores pois a diferença de tamanho entre limpador e cliente não é normalmente tão acentuada. É também esta a situação encontrada na Arrábida, onde, sendo os clientes

sempre maiores que o limpador, não são frequentes na área peixes de dimensões que pudessem dar oportunidade para esta particularidade se manifestar.

Exceptuando as cavidades bucais e branquiais, praticamente todas as áreas do corpo dos clientes foram alvo da atenção dos limpadores na Arrábida: flancos; ventre; base das barbatanas dorsal e caudal, opérculos e focinho. Entre estas, a última mostrou uma incidência relativamente acentuada, especialmente tendo em consideração tratar-se de uma pequena área, isto é, a área que fica entre os olhos e a ponta da boca. A hipótese colocada para explicar este facto relacionou-se com inacessibilidade desta pequena área a outros processos de libertação de irritações cutâneas para além das limpezas (cf. Parte 3.4. Discussão). A investigação sobre a direcção dos toques dos limpadores nas várias áreas dos clientes tem sido feita com base em experimentação algo pesada e sem conduzir à clarificação de questões muito interessantes (Potts, 1973b), pelo que não é claro se a direcção dos toques poderá estar relacionada com algum outro factor para além da eventual localização dos ectoparasitas e outras partículas removidas.

Entre os limpadores mais especializados, como os exemplos no género *Labroides*, vários autores têm mostrado como estes apresentam preferências marcadas por certas espécies de clientes (cf. Parte 1 - 1. Interações de limpeza em peixes). Não houve evidências que algo de semelhante ocorresse na Arrábida com o seu limpador. Não sendo *C. exoletus* um limpador muito especializado, poderá sub-explorar esta forma de obtenção de alimento, não optimizando esta actividade prospectora. Esta falta de especialização é também revelada na aparente disponibilidade com que este limpador procura interagir com espécies que não são clientes estabelecidos (e.g. *Pollachius pollachius* e *Parablennius pilicornis*). Não obstante esta aparente promiscuidade, nunca foi observada qualquer tentativa de aproximação aos serranídeos da espécie *Serranus cabrilla*, relativamente frequentes na Arrábida, mas perigosos piscívoros. Outros peixes abundantes na área e pertencentes à família Scorpaenidae, vulgarmente peixes cliente noutros pontos (Hobson, 1971; Potts, 1973a) não foram limpos por *C. exoletus*. Os hábitos dos peixes desta família, impedem encontros frequentes com os limpadores, não deixando no entanto de ser bastante provável que um encontro com

estes peixes durante a actividade alimentar do limpador, quando inspeccionando o substrato junto a pequenas grutas ou fendas, pudesse resultar numa limpeza ocasional.

enquadramento de C. exoletus entre os restantes limpadores

O limpador na Arrábida preenche perfeitamente as expectativas de peixe limpador ao pertencer à família Labridae. Não só é a família onde parece mais comum o aparecimento de limpadores, como é de resto a única família com limpadores regulares representada na comunidade costeira da Arrábida (cf. Parte 1 - 1.4. Sobre os peixes limpadores - sistemática e características).

Os resultados obtidos sobre o comportamento alimentar de *C. exoletus* mostram inequivocamente que este não é um limpador obrigatório na Arrábida. Por outro lado, não nos parece que este comportamento tenha um carácter ocasional na área. Foi observado com regularidade durante todo o ano em que decorreu este trabalho e já tinha sido observado anteriormente noutras ocasiões na mesma área. Houve ainda a oportunidade de observar esta espécie com actividade de limpeza durante uma pequena campanha de mergulhos na Ilha da Berlenga. Ainda que tenha parecido um fenómeno mais discreto, e dadas as diferenças entre as respectivas comunidades ictiológicas, outras observações teriam que ser feitas para concluir da importância desta actividade noutros pontos da costa portuguesa.

C. exoletus será um limpador facultativo onde a actividade de limpeza não está restringida aos juvenis, como em muitas outras espécies. Esta última questão merece uma reflexão, pois quase metade (30/64) dos casos de limpadores encontrados na natureza em ambiente marinho (Anexo) apenas mostram este comportamento enquanto juvenis. Aparentemente esta questão não tem intrigado muito os investigadores, mas não deixa de ser interessante pois é frequente na literatura surgir a descrição da actividade de limpeza de um limpador no estado juvenil (e.g. *Bodianus bilunulatus*) que mantém estações de limpeza e exerce uma intensa actividade de limpeza com numerosos clientes. Para um potencial cliente permitir que outro peixe de uma espécie diferente se aproxime o suficiente e toque no seu corpo, serão precisos vários

requisitos antes que, por aprendizagem, a relação de confiança se estabeleça. Uma condição fundamental poderá ser uma diferença de tamanhos a favor do cliente. Embora o cliente, durante uma limpeza, não esteja particularmente motivado para a alimentação, não nos podemos esquecer que o limpador está precisamente a alimentar-se sobre este. Se o limpador fosse maior que o cliente, a sua simples aproximação poderia desenvolver a fuga do cliente que (com ou sem fundamento) poderia temer uma tentativa de predação. Nestas condições torna-se improvável que se possam iniciar interacções de limpeza. *C. exoletus* pode apresentar 15cm quando adulto. A maioria dos peixes que com este limpador partilham o mesmo habitat e são frequentemente seus clientes nas interacções de limpeza, são quando adultos maiores que *C. exoletus*. Como a maioria dos peixes limpadores são menores que 15cm, qualquer indivíduo da espécie limpadora tem um vasto leque de clientes, adultos e/ou juvenis, para limpar. Se pensarmos num labrídeo idêntico a *C. exoletus*, mas com 40cm quando adulto, poderíamos reparar em como apenas os juvenis desta hipotética espécie encontrariam clientes suficientemente maiores que eles que se sentissem seguros em deixar-se contactar. Uma rápida análise dos tamanhos atingidos pelos peixes limpadores encontrados no ambiente marinho (Anexo), mostra-nos como, de uma maneira geral, os limpadores cujos adultos mantêm esta actividade não ultrapassam o tamanho aproximado de *C. exoletus*, enquanto os limpadores limitados aos estados juvenis ultrapassam largamente estas dimensões em adulto. É claro que não há nada de especial no tamanho 15-20cm⁴; o que é marcante é o tamanho relativo da maioria dos clientes disponíveis no habitat. Os peixes da família Echeneidae alcançam 1m de comprimento mas os seus clientes podem ter 20 ou 30m (e.g. tubarões e cetáceos). Não deixa de ser interessante pensar como serão os mecanismos comportamentais e as relações interespecíficas nas zonas de fronteira das relações de tamanho nestes casos onde apenas podem limpar os exemplares juvenis.

A revelação da existência de um limpador com carácter regular na Arrábida veio mostrar mais um exemplo deste comportamento em ambiente marinho de águas

⁴ Uma vez que para peixes que ultrapassam, quando em adulto, esta ordem de tamanho possa existir uma acentuada mudança de nicho alimentar (Dipper *et al.*, 1977; Deady & Fives, 1995a, 1995b), o abandono do comportamento de limpeza nos peixes adultos poderá relacionar-se, por vezes, apenas com a própria espécie limpadora.

temperadas, talvez o caso de limpeza regular mais setentrional do hemisfério norte. Reforça-se assim a ideia de que terá sido por falta de observações na natureza em águas mais frias que inicialmente o número de casos descritos de limpadores tropicais foi superior. De facto, hoje não é mais evidente tal disparidade (Anexo). Podemos agora reexaminar as outras questões que foram alvo de generalizações sobre a distribuição a nível mundial do comportamento de limpeza (cf. Parte 1 - Introdução).

Em relação à gregaridade dos limpadores de águas temperadas, de facto podemos considerar *C. exoletus* bastante gregário. Os limpadores com “estações de limpeza”, são de facto limpadores mais especializados, para os quais as limpezas constituem uma importante parte da alimentação. Para além dos exemplos tropicais é bem conhecido um exemplo no Mediterrâneo, mas entre os labrídeos do Atlântico Europeu não são vulgares territórios defendidos para protecção de recursos alimentares. A formação de territórios pode surgir, mas é mais comum na época da reprodução. A menor frequência de exemplos de comportamento de limpeza com manutenção de estações de limpeza em águas frias poderá apenas resultar do facto de também aqui haver menos defesa de territórios de recursos alimentares tradicionais (Almada *et al.*, 1992) e, este facto sim, relacionar-se com o tipo de variáveis ambientais fortemente estruturadas em ciclos sazonais.

Em relação à facultatividade dos limpadores de águas mais frias, também aqui o limpador da Arrábida parece confirmar a generalização. Pelos motivos acima referidos, em ambientes mais instáveis será sempre menos corrente encontrarmos espécies mais especializadas.

Em relação à exibição de danças de aproximação aos clientes pelos limpadores tropicais, facto que na realidade se limita aos limpadores mais especializados, também *Symphodus melanocercus* no Mediterrâneo possui este elemento, sendo mais uma vez um limpador bastante especializado ao contrário do limpador da Arrábida.

Um padrão parece surgir com estas considerações - talvez não seja correcto opor limpadores de ambientes tropicais a limpadores de ambientes temperados, mas sim,

opor limpadores muito especializados a outros bastante menos, sendo que por limitações ambientais, os primeiros são mais susceptíveis de evoluir nos trópicos enquanto que os segundos surgem de forma generalizada em todos os ambientes aquáticos.

É ainda curioso notar como um dos poucos labrídeos presentes no Atlântico Europeu que apresenta hábitos territoriais algo marcados mesmo fora da época reprodutora, *Ctenolabrus rupestris*, foi observado na costa da Suécia (Hilldén, 1983) com actividade de limpeza, ainda que muito esporádica, tendo este autor assinalado que os clientes se deslocavam ao território deste peixe. No entanto, dada a sazonalidade importante neste ponto do globo, nos meses de Inverno ocorre um decréscimo assinalável na abundância dos peixes costeiros, havendo indicações de que se deslocarão para águas mais profundas, podendo diminuir a sua actividade, o que torna totalmente diferente este caso do dos limpadores tropicais.

O facto de *C. rupestris* não apresentar comportamento de limpeza na Arrábida, bem como não haver indicação que o limpador da Arrábida, *C. exoletus*, também seja um limpador na costa estudada por Hilldén (*op. cit.*) apesar de abundante, mostra como populações diferentes da mesma espécie podem ter manifestações tão diferentes da possibilidade de limparem outros peixes. Verificamos aqui mais uma vez como a variabilidade ambiental dos mares temperados pode modelar o desenvolvimento dos comportamentos de limpeza.

características dos limpadores - pré-adaptações para limpar

C. exoletus apresenta-se, no sentido de Hobson (1971) especialmente “pré-adaptado” para desenvolver o comportamento de limpeza. Não só se mostrou um “picker” numa variedade alargada de substratos sólidos, vegetais e animais, como apresentou uma notável facilidade em alimentar-se na coluna de água, capturando “partículas” à deriva.

Vários peixes da família Labridae apresentam ainda notáveis provas de alimentação oportunista, envolvendo-se em curiosas associações alimentares. Hobson (1965) refere

o aproveitamento alimentar de *Thalassoma lucasanum* durante a actividade de alimentação de *Balistes verres*, capturando substâncias postas em suspensão por esta espécie na coluna de água, quer pela acção de remoção no substrato, quer na nuvem de fragmentos expelidos pelos opérculos deste peixe quando se alimenta. O mesmo acontece com *Bodianus diplotaenia* quando segue *Scarus perrico* e outros Scaridae (Hobson, 1968), peixes com notável capacidade para fragmentar pedaços de coral vivo, pondo a descoberto numerosas presas normalmente escondidas. Outro caso interessante refere-se aos labrídeos *Halichoeres dispilus* e *H. nicholsi* que, por vezes mantendo-se perto de pequenos grupos de Mullidae da espécie *Mulloidichthys dentatus* quando estes prospectam manchas de fundo arenoso perto de substratos rochosos, capturam pequenas presas que são postas a descoberto por estes salmonetes. Em todas estas situações encontramos pequenos labrídeos que seguem outras espécies que perturbam o substrato durante a sua actividade alimentar, com o fim de capturar presas postas a descoberto.

A observação de associações alimentares na Arrábida com *C. exoletus*, idênticas às descritas por estes autores, vem mostrar como este labrídeo reúne notáveis características que o colocam numa boa posição para desenvolver comportamentos de limpeza sobre outras espécies de peixes com que partilha o habitat. Apesar deste perfil único na Arrábida, não é totalmente claro porque apenas *C. exoletus* é limpador nesta área. Como já referido, noutros pontos da distribuição das espécies, a importância relativa das espécies limpadoras poderá ser diferente, o que remete esta questão para a origem e evolução deste comportamento.

origem e evolução dos comportamentos envolvidos nas interacções de limpeza

A heterogeneidade com que se apresentam as relações entre peixes limpadores e peixes cliente em várias localidades do Atlântico Europeu não torna muito interessante a hipótese de uma base genética forte subjacente à associação de limpeza encontrada na Arrábida. A importância da plasticidade alimentar dos limpadores, bem como do papel da aprendizagem no estabelecimento de novas relações em cativeiro, sugere fortemente a possibilidade de origens múltiplas do fenómeno na natureza, com notáveis exemplos

de convergência evolutiva. A origem monofilética dos limpadores foi já afastada (cf. Parte 1 - Introdução) e é reforçada depois da relação de espécies de labrídeos clientes/limpador encontrada na Arrábida - vários clientes do género *Symphodus* não são limpadores ao contrário de *Symphodus melanocercus* no Mediterrâneo. A base unificadora de todo o fenómeno poderá residir na existência de um sistema de reforço positivo táctil na maioria dos peixes, que repetidamente foi explorado por outros suficientemente plásticos na sua actividade de alimentação, ou por outros que parasiticamente se alimentavam dos primeiros.

A possibilidade de origem dos limpadores em peixes que, explorando parasiticamente outros, estavam por isso próximo deles o suficiente para descobrir a existência de um novo recurso alimentar - os ectoparasitas - (Losey, 1979), tem bastante pertinência mas merece algumas considerações. Para estes precursores de limpadores, a recondução da sua actividade predatória para os ectoparasitas, com a concomitante diminuição de dor provocada nos clientes, bem como dos prejuízos relativos aos materiais retirados (muco, escamas, tegumento), poderia ser acompanhada pela participação dos próprios clientes, hipótese de Losey (*op. cit.*) para os peixes do Indo-pacífico. No entanto, os peixes actuais com comportamento semelhante ao que seria o de estes precursores, como muitos blenídeos e carangídeos, não pertencem a famílias onde os exemplos de limpadores sejam particularmente abundantes. Talvez possamos considerar, ainda que mal conhecido, o peixe-piloto *Naucrates ductor* e os seus "clientes" tubarões como situação excepção nos Carangidae. Entre os Bleniidae é mesmo mais marcante a existência de casos de mimetismo de limpadores Labridae para aproximação a peixes cliente e depredação sobre estes (Hobson, 1969c). É mesmo difícil conceber que de relações interespecíficas tão marcadas negativamente para uma das partes e com especialização tão acentuada na outra, possa evoluir um comportamento como a interacção de limpeza.

Os actuais casos de limpadores podem sim ser encontrados em famílias onde o comportamento, nomeadamente alimentar, é plástico e diversificado (e.g. Labridae, Embiotocidae, Cichlidae) e até em frequentes casos de associação alimentar entre espécies (e.g. Labridae com outros Labridae, com Scaridae, Mulidae e Balistidae), sem

aspectos particularmente negativos para a espécie que de alguma forma é aproveitada pela outra.

Parece, então, que o sistema de reforço positivo causado pelo contacto táctil suave em peixes, poderia ser anterior à existência do comportamento de limpeza como Losey (1979) considerou, tendo passado a ser explorado por peixes de comportamento alimentar diversificado e pouco ou nada adverso aos clientes. O encontro entre estes precursores e um cliente que possa ser tratado como mais um substrato de prospecção alimentar poderia não alterar o comportamento dos clientes numa fase inicial, permitir o desenvolvimento nos precursores dos limpadores de comportamentos ajustados a maximizar a disponibilidade do cliente em pose estática (toques suaves) e, mais tarde, com o estabelecimento do reconhecimento mútuo, possibilitar a colaboração mais activa com solicitação por parte do cliente. As observações de Thresher (1979) sobre a alimentação de juvenis de várias espécies de Pomacanthidae, que nesta altura do desenvolvimento ocupam preferencialmente habitats crípticos como fendas nas rochas, revelaram que estes podem complementar a sua alimentação com discretas bicadas sobre a superfície do corpo de outros peixes temporariamente presentes nas mesmas frestas. As observações deste autor sugerem que nestes breves encontros os juvenis Pomacanthidae alimentam-se do muco segregado pelos peixes das outras espécies que acidentalmente se tornaram um substrato disponível. Estes dados exemplificam bem a possibilidade da origem do comportamento de limpeza em peixes de alimentação plástica e em encontros acidentais com outras espécies.

Neste quadro, apresenta-se então como bastante compreensível que o fenómeno das limpezas entre peixes surja repetidamente em vários habitats, ricos em diversidade específica e em que algumas espécies sejam relativamente abundantes, sem carecer forçosamente de uma base unificadora filogenética. Os exemplos conhecidos distribuem-se de forma pouco consistente pelos vários grupos de peixes e até com heterogeneidade dentro de uma mesma espécie. É no entanto de referir a proximidade de várias das famílias com mais representantes limpadores (e.g. Labridae, Cichlidae, Embiotocidae todos pertencentes à superfamília Labroidei) sendo interessante pensar que poderá de facto existir importância da história filogenética destes grupos mas ao

nível da herança dos traços que marcaram a plasticidade alimentar, que apenas terá constituído a pré-adaptação para as limpezas.

Por fim, coloca-se ainda mais uma questão referente à aparentemente generalizada aceitação dos peixes para serem limpos, o que acontece entre as próprias famílias com limpadores bem como em muitos outros casos. Salvo pouquíssimas excepções⁵, os indivíduos das espécies limpadoras não são também clientes, não se estabelecendo assim esta relação intraespecificamente. A variedade de grupos com peixes cliente não parece reflectir qualquer mecanismo especial, podendo relacionar-se em grande medida com a sua diversidade nas comunidades ictiológicas onde estão inseridas. Sendo o mecanismo táctil a causa próxima do comportamento cooperante dos clientes, e sendo este generalizado (Losey, 1979) para um determinado limpador, os seus clientes possíveis serão aqueles com que partilha o habitat, numa dimensão onde os encontros são frequentes. Desta forma parece estranho como não se estabelecem limpezas entre indivíduos da mesma espécie. Esta foi de facto a situação encontrada na Arrábida. Embora não seja clara a solução desta questão, o que é um facto é que peixes cliente e os peixes limpadores representam papéis muito diferentes, baseados em motivações distintas - enquanto os primeiros procuram estimulação táctil, os segundos encontram-se num contexto alimentar. Por outro lado, entre indivíduos da mesma espécie poderão existir alguns obstáculos ao relacionamento como cliente-limpador. Se entre espécies limpadoras que defendem territórios de limpeza (estações de limpeza) este facto é um evidente obstáculo, entre os limpadores gregários com *C. exoletus* já não é tão evidente. No entanto, considerando a semelhança entre a postura estática de barbatanas erectas na solicitação de um cliente com as posturas de ameaça, e considerando que a comunicação intraespecífica é particularmente forte, esta pode ser aqui considerada como um factor limitante ao estabelecimento de comportamentos de limpeza entre indivíduos da mesma espécie. É ainda de salientar a importância que terá no desenvolvimento de uma interacção de limpeza a regularidade comportamental de uma espécie limpadora, para que por aprendizagem grande parte da população de clientes comece sistematicamente a colaborar na simbiose.

⁵ *Oxijulis californica* na Califórnia, o caso excepção apontado por Hobson (1971), tem no entanto uma pequena diferença - nem todos os indivíduos desta espécie são limpadores.

Os casos esporádicos em que surgem limpezas entre indivíduos da mesma espécie (e.g. *S. ocellatus* no Mediterrâneo; *C. rupestris* no Mar Negro e *Oxijulis californica*) podem reflectir precisamente a dificuldade em superar a agressão intraespecífica. Estes casos parecem estar sujeitos a permanecer com carácter ocasional, sendo os casos de limpadores regulares conhecidos menos ambíguos quanto à possibilidade de limpeza dentro da própria espécie. Por outro lado, pelo próprio sistema de génese das interacções de limpeza, o desenvolvimento do comportamento numa espécie, com carácter regular, poderá conduzir à sua adopção pela generalidade dos indivíduos da espécie, e pela adesão das restantes espécies da comunidade a seus clientes. Factores como repetição, aprendizagem e reconhecimento de um limpador deverão modelar o processo. É então compreensível a existência, nos mais variados ambientes naturais, de uma espécie limpadora e numerosas outras cliente, situação bem evidente na Arrábida. Embora *C. exoletus* pareça particularmente pré-adaptado para limpar, alguma componente estocástica poderá ter tido influência na origem do fenómeno na Arrábida, pois outros peixes, nomeadamente labrídeos, apresentam comportamento compatível com o papel de limpador, situação aliás que é uma realidade noutros pontos da distribuição destas espécies.

implicações ecológicas das interacções de limpeza em peixes

A escassez do substrato rochoso e sua concentração junto à costa na Arrábida, associada à exuberância dos seus povoamentos bentónicos que usufruem da elevada luminosidade existente (cf. Parte 2 - Arrábida) é por si justificativa da riqueza das comunidades ictiológicas que, numa vasta área arenosa, encontram neste habitat condições especialmente favoráveis. Não é assim necessário atribuir à existência das interacções de limpeza um papel determinante na abundância e distribuição dos peixes na área. A costa da Arrábida constitui assim um excelente suporte para a crítica das primeiras ideias sobre a implicação das interacções de limpeza na distribuição e abundância de peixes (Limbaugh, 1961; Slobodkin & Fishelson, 1974). Os aspectos relacionados com estas características ecológicas prendem-se com particularidades do

próprio habitat, podendo as interações de limpeza usufruir precisamente das complexas e diversificadas relações aqui possíveis.

Em relação aos benefícios que os peixes clientes retirariam das interações de limpeza, a questão é ainda mais paradigmática, pois os numerosos trabalhos conduzidos quer em ambiente natural quer em cativeiro, mostraram situações muito diversificadas que apontam para uma falta total de homogeneidade no que se tem chamado “simbiose de limpeza”. A investigação sobre quais as causas próximas que movem os peixes clientes para esta interação poderá ter explicado como conciliar a evolução e manutenção de variadíssimos casos de interações de limpeza, em contextos também variados, com benefícios mais ou menos comprovados para os clientes, suspeitas fortes de ausência destes benefícios, ou até prováveis prejuízos, embora não suficientes para aparentemente modelar a evolução da relação.

Não é mais possível considerar quaisquer consequências universais das interações de limpeza na ecologia das comunidades de peixes, sendo apenas claro que em um ou outro caso, onde as condições ambientais parecem particulares, este fenómeno poderá ganhar um novo sentido no efectivo controlo de ectoparasitas ou recuperação de ferimentos do tegumento dos peixes clientes. Assim, considerando o fenómeno das limpezas como uma “simbiose” no sentido lato (Tavares & Sacarrão, 1979), esta só raramente consistirá num caso de mutualismo. Na grande maioria dos exemplos tratar-se-á sim de comensalismo, não sendo seguro que casos de verdadeiro parasitismo não possam ocorrer.

A tradicional classificação do fenómeno de limpeza entre peixes como um caso verdadeiro de mutualismo, associada à frequente utilização indiscriminada dos termos “simbiose” e “mutualismo” (Odum, 1959), podem ser responsáveis pela má compreensão do fenómeno, pelo que poderá ser recomendado abandonar a utilização destes termos, optando por outros, talvez menos comprometidos, como “interação de limpeza”.

Parte 5 - Referências bibliográficas

- ABEL, E. F., 1971. Zur ethology von putzsymbiosen einheimischer Süßwasserfische in natuelichen Biotop. *Oecologia* (Berl.), 6: 133-151.
- ABLE, K. W., 1976. Cleaning behavior in the cyprinodontid fishes: *Fundulus majalis*, *Cyprinodon variegatus* and *Lucania parva*. *Chesapeake Science*, 17(1), 35-39.
- ALMADA, V. C.; E. J. GONÇALVES; R. F. DE OLIVEIRA & E. N. BARATA, 1992. Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Lipophrys pholis* (PISCES: BLENIIDAE). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdon*, 72, 187-197.
- AYLING, A. M. & R. V. GRACE (1971). Cleaning symbiosis among New Zealand fishes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 5(2), 205-218.
- BARTMANN, W., 1973. Eine Putzsymbiose zwischen stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) und Hecht (*Esox lucius* L.) im Aquarium. *Zeitschrift Tierpsychologie*, 33(2), 153-162.
- BJORDAL, A., 1988. Cleaning symbiosis between wrasses (Labridae) and lice infested salmon (*Salmo salar*) in mariculture. *Int. Con. Explor. Sea, CM*. 17, 1-8.
- BJORDAL, A., 1990. Sea lice infestation on farmed salmon: Possible use of cleaner-fish as an alternative method for de-lousing. *Can.-Tech.-Rep.-Fish.-Aquat.-Sci.* no. 1761.
- BJORDAL, A., 1993. Capture techniques for wrasse (Labridae). *Ices C. M.*, 1993/B:22, 3pp.
- BOHLKE, J. E. & J. E. MCCOSKER., 1973. Two additional West Atlantic gobies (genus *Gobiosoma*) that remove ectoparasites from other fish. *Copeia*, 1973(3), 609-610.
- BON, J. E. & TREASURER, J. W., 1992. Sea lice (Caligidae) on wrasse (Labridae) from selected British wild and salmon-farmed sources. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdon*, 72, 645-650.
- BRAY, R. N. & A. W. EBELING, 1975. Food, activity, and habitat of three "picker-type" microcarnivorous fishes in the kelp forests off Santa Barbara, California. *Fishery Bulletin*, 73(4), 815-829.
- BRICHARD, P., 1978. *Fishes of Lake Tanganyika*. T. F. H. Publications, Neptune City U. S. A., 448pp.

- BROCKMANN, H. J. & J. P. HAILMAN, 1976. Fish cleaning symbiosis: notes on juvenile angelfishes (*Pomacanthus*, Chaetodontidae) and comparisons with other species. *Zeitschrift Tierpsychologie*, **42**(2), 129-138.
- BROWN, J. L., 1975. *The evolution of behavior*. Norton, New York.
- COSTELLO, M. J. & A. BJORDAL, 1990. How good is this natural control on sea-lice? *Fish Farmer*, **13** (3), 44-46.
- COSTELLO, M. J., 1991. Review of the biology of wrasse (Labridae: Pisces) in Northern Europe. *Progress in Underwater Science*, **16**, 29-51.
- COSTELLO, M. J., 1993. Controlling sea-lice infestations on farmed salmon in Northern Europe: Options and the use of cleaner fish. *World aquaculture*, **24** (1), 49-55.
- CRESSEY, R. F. & E. A. LACHNER, 1970. The parasitic copepod diet and life history of diskfishes (Echeneidae). *Copeia*, **1970**(2), 310-318.
- CÚMANO, H., 1945. Considerações zoogeográficas sobre a fauna equinológica de Portugal. *Arquivos do Museu Bocage*, **16**, 71-83.
- DARCY, G. H.; E. MAISEL & J. C. OGDEN, 1974. Cleaning preferences of the Gobies *Gobiosoma evelynae* and *G. prochilos* and the juvenile wrasse *Thalassoma bifasciatum*. *Copeia*, **1974**(2), 375-378.
- DARKOV, A. A. & A. D. MOCHEK, 1981. Cleaning symbiosis in Black Sea fishes. *Journal of Ichthyology*, **20** (4), 152-155.
- DARKOV, A. A. & S. N. PANYUSHKIN, 1988. Cleaning symbiosis in six freshwater fish species. *Journal of Ichthyology*, **28** (4), 161-167.
- DARWALL, W. R. T.; M. J. COSTELLO; R. DONNELLY & S. LYSAGHT, 1992. Implications of life-history strategies for a new wrasse fishery. *Journal of Fish Biology*, **41** (supplement B), 111-123.
- DAVENPORT, J., 1994. A cleaning association between the oceanic crab *Planes minutus* and the loggerhead sea turtle *Caretta caretta*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **74**, 735-737.
- DEADY, S. & J. M. FIVES, 1995a. The diet of corkwing wrasse, *Crenilabrus melops*, in Galway bay, Ireland, and in Dinard, France. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **75**, 635-649.
- DEADY, S. & J. M. FIVES, 1995b. The diet of ballan wrasse, *Labrus bergylta*, and some comparisons with the diet of corkwing wrasse, *Crenilabrus melops*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **75**, 651-665.

- DEADY, S.; S. J. A. VARIAN & J. M. FIVES, 1993. The impact of a new fishery on wrasse populations in a small bay in the West of Ireland. *ICES C. M.*, 1993/G:31, 19pp.
- DEADY, S.; S. J. A. VARIAN & J. M. FIVES, 1995. The use of cleaner-fish to control sea lice on two Irish salmon (*Salmo salar*) farms with particular reference to wrasse behaviour in salmon cages. *Aquaculture*, **131**, 73-90.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1955. Über Symbiose, Parasitismus and andere zwischenartliche Beziehungen bei tropischen Meeresfischen. *Zeitschrift Tierpsychologie*, **12**, 203-209.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1959. Der Fisch *Aspidontus taeniatus* als nachahmer des Putzers *Labroides dimidiatus*. *Zeitschrift Tierpsychologie*, **16**(1), 19-25.
- FEDER, H. M., 1966. Cleaning symbiosis in the marine environment. Vol. 1, Pp. 327-380 in *Symbiosis*, S. M. Henry, (ed.), Academic Press, New York.
- FIEDLER, K., 1964. Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung *Crenilabrus* (Labridae, Perciformes). *Zeitschrift Tierpsychologie*, **21**, 521-591.
- FOSTER, S. A., 1985. Wound Healing: A possible role of cleaning stations. *Copeia*, **1985**(4), 875-880.
- FRENCH, D. P., 1980. Cleaning behavior in sunfish hybrids under laboratory conditions. *Copeia*, **4**, 869-870.
- GÉRY, J., 1980. Un nouveau poisson characoïde occupant la niche des mangeurs d'écailles dans le haut rio Tapajoz, Brésil: *Bryconexodon juruena* n.g. sp. *Revue Française d'aquariologie herpétologie*, **7**(1), 7-8.
- GORLICK, D. L., 1980. Ingestion of host fish surface mucus by the Hawaiian cleaning wrasse, *Labroides phthiophagus* (Labridae), and its effect on host species preference. *Copeia*, **1980**(4), 863-868.
- GORLICK, D. L., 1984. Preference for ectoparasite-infected host fishes by the Hawaiian cleaning wrasse, *Labroides phthiophagus* (Labridae). *Copeia*, **1984**(3), 758-762.
- GORLICK, D. L.; P. D. ATKINS & G. S. LOSEY, JR., 1978. Cleaning stations as water holes, garbage dumps, and sites for the evolution of reciprocal altruism? *The American Naturalist*, **112**(984): 341-353.
- GORLICK, D. L.; P. D. ATKINS & G. S. LOSEY, JR., 1987. Effect of cleaning by *Labroides dimidiatus* (Labridae) on an ectoparasite population infecting *Pomacentrus vaiuli* (Pomacentridae) at Enewetak Atoll. *Copeia*, **1987**, 41-45.
- GOTSHALL, D.W. 1967. Cleaning symbiosis in Monterey bay, California. *California Fish and Game*, **53** (1), 125-126.

- GRUTTER, A. S., 1995. Relationship between cleaning rates and ectoparasite loads in coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, **118**, 51-58.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D., 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, New York, 239 pp.
- HILLDÉN, N-O, 1983. Cleaning behaviour of the goldsinny (Pisces, Labridae) in Swedish waters. *Behav. Processes*, **8**, 87-90.
- HIXON, M. A., 1979. The halfmoon, *Medialuna californiensis*, as a cleaner fish. *California Fish and Game*, **65**(2), 117-118.
- HOBSON, E. S., 1965. Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California. *Copeia*, **1965**(3), 291-302.
- HOBSON, E. S., 1968. Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. *United States Fisheries and Wildlife Services*. Res. Rep., **73**, 92p.
- HOBSON, E. S., 1969a. Comments on Certain Recent Generalisations Regarding Cleaning Symbiosis in Fishes. *Pacific Science*. **23**, 35-39
- HOBSON, E. S., 1969b. Remarks on aquatic habits on the Galapagos marine iguana, including submergence times, cleaning symbiosis and the shark threat. *Copeia*, **1969**(2), 401-402.
- HOBSON, E. S., 1969c. Possible advantages to the blenny *Rumula azalea* in aggregating with the wrasse *Thalassoma lucasanum* in the tropical Eastern Pacific. *Copeia*, **1969**(1), 191-193.
- HOBSON, E. S., 1971. Cleaning symbiosis among California inshore fishes. *Fishery Bulletin*. **69** (3), 419-523.
- HOBSON, E. S., 1974. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fishery Bulletin*, **72**(4), 915-1031.
- HOBSON, E. S., 1976. The Rock wrasse, *Halichoeres semicinctus*, as a cleaner fish. *California Fish and Game*, **62**(1), 73-78.
- JOHNSON, W. S., 1982. A record of cleaning symbiosis involving *Gobiosoma* sp. and a large carabbean octopus. *Copeia*, **1982**(3), 712-714.
- JOHNSON, W. S. & P. RUBEN, 1988. Cleaning behavior of *Bodianus rufus*, *Thalassoma bifasciatum*, *Gobiosoma evelynae*, and *Periclimenes pedersoni* along a depth gradient at Salt River Submarine Canyon, St. Croix. *Environmental Biology of Fishes*, **23**(3), 225-232.
- KEYES, R. S., 1982. Sharks: An unusual example of cleaning symbiosis. *Copeia*, **1982**(1), 225-227.

- LEJEUNE, P. & J. VOSS, 1979. A propos de quelques poissons de la Méditerranée, *Symphodus (Crenilabrus) melanocercus* (Risso, 1810). *Revue Française de Aquariologie*, **6**(1), 30-32.
- LEJEUNE, P. & J. VOSS, 1980. Observation *in situ* des comportements agonistiques territoriaux et reproducteurs du poisson nettoyeur Méditerranéen *Symphodus (Crenilabrus) melanocercus* (Risso, 1810). *Annales d'Institut Océanographique*. Paris, **56**(1), 5-12.
- LEMAIRE, P. & J. MAIGRET, 1987. Importance relative des différents stimuli dans le comportement de Nettoyage de *Labroides Dimidiatus* (Cuv. et Val., 1839). *Annales d'Institut Océanographique*. Paris, **63** (1), 69-83.
- LIESKE, E. & MYERS, R., 1994. *Coral reef fishes, Indo-Pacific & Caribbean*. Harper Collins Publishers, London, 400pp.
- LIMBAUGH, C., 1955. *Fish life in the kelp harvesting*. IMR Reference 55-9. University of California Institute of Marine Research. 158 pp.
- LIMBAUGH, C., 1961. Cleaning symbiosis. *Scientific American*, **205**, 42-49.
- LINDBERG, W. J. & G. STANTON, 1988. Bryozoan-associated decapod crustaceans: Community patterns and a case of cleaning symbiosis between a shrimp and crab. *Bulletin of Marine Science*, **42**(3), 411-423.
- LOBEL, P. S., 1976. Predation on a cleaner fish (*Labroides*) by a hawkfish (*Cirrhitus*). *Copeia*, **1976**(2), 384.
- LONGLEY, W. H., 1918. haunts and habits of tropical fishes. Observations of an explorer, equipped with a diving hood, in the unknown world of coral Labyrinths at the bottom of the sea. *American Museum Journal*, **8**, 78-88.
- LONGLEY, W. H. & S. F. HILDEBRAND, 1941. Systematic catalogue of the fishes of Tortugas, Florida. *Carnegie Institution Washington Publ.*, 535, 331 pp.
- LOSEY, G. S., 1971. Communication between fishes in cleaning symbiosis. Pp. 45-76 in *Aspects of the biology of symbiosis*, T. C. Cheng (ed.). University Park Press. Baltimore.
- LOSEY, G. S., 1972. The ecological importance of Cleaning Symbiosis. *Copeia*, **1972**(4), 820-833.
- LOSEY, G. S., 1974. Cleaning symbiosis in Puerto Rico with comparison to the tropical Pacific. *Copeia*, **1974**(4), 960-970.
- LOSEY, G. S., 1979. Fish cleaning symbiosis: Proximate causes of host behaviour. *Animal Behaviour*, **27**, 669-685.

- LOSEY, G. S. & L. MARGULES, 1974. Cleaning symbiosis provides a positive reinforcer for fish. *Science*, **184**, 179-180.
- LOSEY, G. S.; J. L. MAHON & B. S. DANILOWICZ, 1995. Innate recognition by host fish of their cleaning symbiont. *Ethology*, **100**, 277-283.
- LUCAS, J. R. & BENKERT, K. A., 1983. Variable foraging and cleaning behavior by the juvenile Leatherjackets, *Oligoplites saurus* (Carangidae). *Estuaries*, **6**(3), 347-350.
- MAJOR, P. F., 1973. Scale feeding behavior of the Leatherjacket, *Scomberoides lysan* and two species of the genus *Oligoplites* (Pisces: Carangidae). *Copeia*, **1973**(1), 151-154.
- MARLIER, G. & N. LELUP, 1954. A curious ecological "niche" among the fishes of lake Tanganyika. *Nature*, **174**, 78-80.
- MARTIN, P. & P. BATESON, 1993. *Measuring behaviour - An Introductory guide*. Cambridge University press. Cambridge, 2nd ed., 222 pp.
- MCCOURT, R. M. & D. A. THOMSON, 1984. Cleaning behavior of the juvenile Panamic sergeant major, *Abudefduf troschelii* (Gill), with a resume of cleaning associations in the Gulf of California and adjacent waters. *California Fish and Game*. **70**(4), 234-239.
- MCCUTCHEON, F. H. & A. E. McCUTCHEON, 1964. Symbiotic behavior among fishes from temperate ocean waters. *Science*, **145**(3635):, 948-949.
- MOOSLEITNER, H., 1980. Cleanerfish and cleanershrimps in the Mediterranean. *Zool. Anz.*, **205**(3/4), 219-240.
- MINSHULL, J. L., 1985. Cleaning behaviour between the cichlid fish *Tilapia rendalli rendalli* Boulenger 1896 and the cyprinid, *Labeo cylindricus* Peters, 1852. *Journal of Limnology of the Society of South-Africa*, **11**(1), 20-21.
- ODUM, E. P., 1959. *Fundamentos da Ecologia*. Fundação Calouste Gulbenkian, 2ª edição, Lisboa, 595pp.
- PAULIN, R., 1993. A cleaner perspective on cleaning symbiosis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **3**, 75-79.
- PEDRO, J. G., 1991. *Vegetação e Flora da Arrábida*. Serviço Nacional de Parques, Reservas e Conservação da Natureza, Lisboa, 131pp.
- POTTS, G. W., 1968. The ethology of *Crenilabrus melanocercus*, with notes on cleaning symbiosis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48**, 279-293.

- POTTS, G. W., 1973(a). The ethology of *Labroides dimidiatus* (Cuv. & Val.) (Labridae, Pisces) on Aldabra. *Animal Behaviour*, **21**, 250-291.
- POTTS, G. W., 1973(b). Cleaning symbiosis among British fish with special reference to *Crenilabrus melops* (Labridae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **53**, 1-10.
- POWELL, J., 1984. Observations of cleaning behavior in the Bluegill (*Lepomis macrochirus*), a Centrarchid. *Copeia*, **1984**(4), 996-998.
- RANDALL, J. E., 1958. A review of the Labrid fish Genus *Labroides*, with descriptions of two new species and notes on ecology. *Pacific Science*, **12**, 327-347.
- RANDALL, J. E., 1962. Fish service stations. *Sea Frontiers*, **8**, 40-47.
- RIBBINK, A. J., 1984. The feeding behaviour of a cleaner and scale, skin and fin eater from Lake Malawi (*Docimodus evelynae*; Pisces, Cichlidae). *Netherland Journal of Zoology*, **34**, 182-196.
- RIBBINK, A. J. & D. S. C. LEWIS, 1982. *Melanochromis crabo*, sp. nov.: A cichlid fish from Lake Malawi which feeds on ectoparasites and catfish eggs. *Netherland Journal of Zoology*, **32**, 72-87.
- SACARRÃO, G. F., 1983. *O Meio Biológico*. Secretaria de Estado do Urbanismo e Ambiente - Comissão Nacional do Ambiente, Lisboa, 158pp.
- SALDANHA, L., 1974. Estudo do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da costa da Arrábida (Portugal). Tese de doutoramento, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- SAMUELSEN, T. J., 1981. Der Seeteufer (*Lophius piscatorius*, L.) in Gefangenschaft. *Zeitschrift des Kolner Zoo*, **24** (1), 17-19.
- SAYER, M. D. J.; R. N. GIBSON & R. J. A. ATKINSON, 1995. Growth, diet and condition of goldsinny on the west coast of Scotland. *Journal of Fish Biology*, **46**, 317-340.
- SENN, D. G., 1978. Zur Biologie des Putzerfisches *Crenilabrus melanocercus* (Risso). *Senckenbergiana maritima*, **11**(1/2), 23-38.
- SIKKEL, P. C., 1986. Intraspecific cleaning by juvenile salema, *Xenestius californiensis* (Pisces: Haemulidae). *California Fish and Game*, **72**(3), 170-172.
- SLOBODKIN, L. B. & L. FISHELSON, 1974. The effect of the cleaner-fish *Labroides dimidiatus* on the point diversity of fishes on the reef Front at Eilat. *The American Naturalist*. **108**(961), 369-376.

- SMITH-VANIZ, W. F., 1986. Carangidae. in: *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Vol II, UNESCO, Paris, 815-844.
- SNELSON, F. F. JR.; S. H. GRUBER; F. L. MURRU & T. H. SCHMID, 1990. Southern stingray, *Dasyatis americana*: Host for a symbiotic cleaner wrasse. *Copeia*, **1990**(4), 961-965.
- SPALL, R. D., 1970. Possible cases of cleaning symbiosis among freshwaters fishes. *Trans. American Fishery Society*. **99**, 599-600.
- STAUFFER, J. R., 1991. Description of a facultative cleanerfish (Teleostei: Cichlidae) from lake Malawi, Africa. *Copeia*, **1991**(1), 141-147.
- SULAK, K. J., 1975. Cleaning behavior in the centrarchid fishes, *Lepomis macrochirus* and *Micropterus salmoides*. *Animal Behaviour*. **23**, 331-334.
- SWARTZ, S. L., 1981. Cleaning symbiosis between topsmelt, *Atherinops affinis*, and the gray wale, *Eschrichtius robustus*, in Laguna san Ignacio, Baja californias sur, Mexico. *Fishery Bulletin*, **79**(2), 360.
- TAVARES, C. N. & SACARRÃO, G. F., 1979. *Curso de Biologia*. Vol. 2, Ministério da Educação e Investigação Científica, Lisboa, 387pp.
- THRESHER, R. E., 1977. Pseudo-cleaning behavior of Florida reef fishes. *Copeia*, **1977**(4), 768-769.
- THRESHER, R. E. 1979. Possible mucophagy by juvenile *Holacanthus tricolor* (Pisces: Pomacanthidae). *Copeia*, **1979**(1), 160-162.
- TREASURER, J. W., 1994. Prey selection and daily food consumption by a cleaner fish, *Ctenolabrus rupestris* (L.), on farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture*, **122**, 269-277.
- TURNER, C. H.; E. E. EBERT & R. R. GIVEN, 1969. Man-made reef ecology. *California Department of Fish and Game, Fish Bulletin*, **146**, 1-221.
- WAHLERT, G. von & H. von WAHLERT, 1961. Le comportement de nettoyage de *Crenilabrus melanocercus* (Labridae, Pisces) en Méditerranée. *Vie Milieu*, **12**, 1-10.
- WEBER, M. & L. F. DE BEAUFORT, 1940. *The fishes of the Indo-australian Archipelago*. Chapter 8, 508 pp.
- WICKLER, W., 1956. Eine Putzsymbiose zwischen *Corydoras* und *Trichogaster*. *Zeitschrift Tierpsychologie*, **13**, 46-49.
- WILSON, D. P., 1962. *Zeus faber* and *Cepola rubescens* in captivity. *Bulletin de l'Institut Oceanographique de Monaco*, No spécial 1A, 35-40.

WITTE, F. & E. L. M. WITTE-MAAS, 1981. Haplochromine cleaner fishes: A taxonomic and eco-morphological description of two new species. *Netherlands Journal of Zoology*, **31**(1), 203-231.

WYMAN, R.L. & J.A. WARD, 1972. A cleaning symbiosis between the cichlid fishes *Etroplus maculatus* and *Etroplus suratensis*. I. Description and possible evolution. *Copeia*, **4**, 834-837.

YOUNGBLUTH, M. J., 1968. Aspects of the ecology of the cleaning fish, *Labroides phthirophagus* Randall. *Zeitschrift Tierpsychologie*, **25**, 915-932.

ANEXO

Anexo - a) Peixes limpadores marinhos, "?" indica informação não encontrada na fonte, em restrição é assinalado quando apenas os juvenis são limpadores; b) Peixes limpadores de água-doce.

Família	Espécie	local	Referência	restrição	carácter	adulto(cm)	Notas
Atherinidae	<i>Atherinops affinis</i>	Califórnia	Swartz, 1981	-	ocasional	?	cliente-baleia
Carangidae	<i>Oligoplites saurus</i>	Flórida	Lucas & Benkert, 1983	juvenis	ocasional	30	cliente-tainhas
Carangidae	<i>Naukrates ductor</i>	Circum-global	Smith-Vaniz, W. F., 1986	-	desconhecido	70	cliente-tubarões
Chaetodontidae	<i>Heniochus nigrirostris</i>	Califórnia	Hobson 1965, 1968	-	regular	13	estações limpeza
Chaetodontidae	<i>Chaetodon miliaris</i>	Pacífico tropical	Losey, 1972	-	ocasional	13	
Chaetodontidae	<i>Heniochus dipheutes</i>	Pacífico tropical	Lieske & Myers, 1994	juvenis	ocasional	18	
Chaetodontidae	<i>Heniochus acuminatus</i>	Pacífico tropical	Lieske & Myers, 1994	juvenis	ocasional	25	
Cyprinodontidae	<i>Fundulus heteroclitus</i>	cativeiro	McCutcheon & McCutcheon, 1964	-	(cativeiro)	-	
Echeneidae	<i>Remora remora</i>	Circum-global	Cressey & Lachner, 1970	-	desconhecido	70	cliente-tubarões
Echeneidae	<i>Remora osteochir</i>	Circum-global	Cressey & Lachner, 1970	-	desconhecido	35	cliente-tubarões
Echeneidae	<i>Remora brachyptera</i>	Circum-global	Cressey & Lachner, 1970	-	desconhecido	35	cliente-tubarões
Echeneidae	<i>Phtheircithys lineatus</i>	Circum-global	Cressey & Lachner, 1970	-	desconhecido	30	cliente-tubarões
Echeneidae	<i>Echeneis naucrates</i>	Circum-global	Cressey & Lachner, 1970	-	desconhecido	100	cliente-tubarões
Embiotocidae	<i>Brachyistius frenatus</i>	Califórnia	Limbaugh 1955, 61; Hobson 1971	-	regular	14	
Embiotocidae	<i>Phanerodon atripes</i>	Califórnia	Gotshall 1967; Hobson 1971	juvenis	regular	20	
Embiotocidae	<i>Embiotoca jacksoni</i>	Califórnia	Limbaugh, 1955	?	ocasional	?	
Embiotocidae	<i>Damalichthys vacca</i>	Califórnia	Limbaugh, 1955	juvenis	ocasional	?	
Embiotocidae	<i>Hypsurus caryi</i>	Califórnia	Gotshall, 1967	juvenis	ocasional	?	
Embiotocidae	<i>Phanerodon furcatus</i>	Califórnia	Hobson, 1971	juvenis	ocasional	20	
Gobiidae	<i>Gobiosoma digueti</i>	Califórnia	Hobson, 1968	-	regular	5	estações limpeza
Gobiidae	<i>Gobiosoma punctulatum</i>	Califórnia	Hobson, 1969a	-	regular	5	estações limpeza
Gobiidae	<i>Gobiosoma randalli</i>	Atlântico tropical	Bohlke & McCosker, 1973	-	regular	4	estações limpeza
Gobiidae	<i>Gobiosoma oceanops</i>	Atlântico tropical	Bohlke & McCosker, 1973	-	regular	5	estações limpeza
Gobiidae	<i>Gobiosoma genie</i>	Atlântico tropical	Bohlke & McCosker, 1973	-	regular	5	estações limpeza
Gobiidae	<i>Gobiosoma evelynae</i>	Atlântico tropical	Bohlke & McCosker, 1973	-	regular	4	estações limpeza
Gobiidae	<i>Gobiosoma illecebrosum</i>	Atlântico tropical	Bohlke & McCosker, 1973	-	obrigatório	4	estações limpeza
Gobiidae	<i>Gobiosoma prochilos</i>	Atlântico tropical	Bohlke & McCosker, 1973	-	regular	4	estações limpeza
Grammatidae	<i>Gramma</i>	?	Wahlert & Wahlert, 1961	?	ocasional	?	-
Haemulidae	<i>Anisotremus virginicus</i>	Atlântico tropical	Eibl-Eibisfeldt, 1959	juvenis	ocasional	40	
Haemulidae	<i>Xenostius californiensis</i>	Califórnia	Sikkel, 1986	juvenis	ocasional	?	

Labridae	<i>Oxyjulis californica</i>	Califórnia	Limbaugh 1955, 61; Hobson 1971	-	regular	22
Labridae	<i>Halichoeres semicinctus</i>	Califórnia	Hobson, 1976	-	ocasional	15
Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>	Califórnia	Hobson 1965, 1968	juvenis	regular	40
Labridae	<i>Thalassoma lucasanum</i>	Califórnia	Hobson 1965, 1968	juvenis	(-) regular	25
Labridae	<i>Pseudolabrus miles</i>	Nova-Zelândia	Ayling & Grace, 1971	juvenis	regular	?
Labridae	<i>Coris sandogeri</i>	Nova-Zelândia	Ayling & Grace, 1971	-	regular	?
Labridae	<i>Halichoeres sp.</i>	Nova-Zelândia	Ayling & Grace, 1971	-	obrigatório	?
Labridae	<i>Coris picta</i>	Nova-Zelândia	Ayling & Grace, 1971	-	regular	?
Labridae	?	Nova-Zelândia	Ayling & Grace, 1971	-	regular	?
Labridae	<i>Labroides dimidiatus</i>	Pacífico tropical	Randall, 1958	-	regular	11
Labridae	<i>Labroides phthyrophagus</i>	Pacífico tropical	Randall, 1958	-	obrigatório	10
Labridae	<i>Labroides bicolor</i>	Pacífico tropical	Randall, 1958	-	regular	12
Labridae	<i>Labroides sp.</i>	Pacífico tropical	Randall, 1958	-	regular	12
Labridae	<i>Bodianus bilunulatus</i>	Pacífico tropical	Lozey, 1972	juvenis	ocasional	55
Labridae	<i>Thalassoma duperrey</i>	Pacífico tropical	Hobson 1974; Lieske & Myers 1994	juvenis	regular	25
Labridae	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	Pacífico tropical	Lozey, 1974; Darcy et al., 1974	juvenis	regular	18
Labridae	<i>Bodianus rufus</i>	Atlântico tropical	Johnson & Ruben, 1988	juvenis	regular	40
Labridae	<i>Coris julis</i>	Atlântico tropical	Eibl-Eibisfeldt, 1959	?	ocasional	25
Labridae	<i>Symphodus melanocercus</i>	Mediterrâneo	Wahlert & Wahlert, 1961	-	regular	14
Labridae	<i>Fissilabrus</i>	Mediterrâneo	Wahlert & Wahlert, 1961	?	ocasional	?
Labridae	<i>Symphodus ocellatus</i>	?	Wahlert & Wahlert, 1961	juvenis	ocasional	12
Labridae	<i>Symphodus melops</i>	Mediterrâneo	Fiedler, 1964; Moosleitner, 1980	-	ocasional	-
Labridae	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	cativeiro	Potts, 1973b	-	(cativeiro)	18
Labridae	<i>Centrolabrus exoletus</i>	Suécia, Mar Negro	Darkov, 1981; Hildén, 1983	-	ocasional *	15
Labridae	<i>Labrus bimaculatus</i>	Inglaterra *	Potts, 1973b	-	ocasional	-
Labridae	<i>Labrus bergylla</i>	cativeiro	Bjorndal, 1988	fêmea	(cativeiro)	-
Labridae	<i>Bodianus axillaris</i>	cativeiro	Costello & Bjorndal, 1990	juvenis	(cativeiro)	-
Labridae	<i>Diproctacanthus xanthurus</i>	Pacífico tropical	Lieske & Myers, 1994	juvenis	ocasional	20
Labridae	<i>Larabicus quadrilineatus</i>	Pacífico tropical	Lieske & Myers, 1994	?	ocasional	8
Labridae	<i>Labropsis micronesia</i>	Pacífico tropical	Lieske & Myers, 1994	juvenis	ocasional	12
Labridae	<i>Labropsis xanthonota</i>	Pacífico tropical	Lieske & Myers, 1994	?	ocasional	12
Labridae	<i>Bodianus pulchellus</i>	Pacífico tropical	Lieske & Myers, 1994	juvenis	ocasional	12
Labridae	<i>Holacanthus tricolor</i>	Atlântico tropical	Lieske & Myers, 1994	juvenis	ocasional	15
Pomacanthidae	<i>Holacanthus tricolor</i>	Atlântico tropical	Thresher, 1979	juvenis	ocasional	20
Pomacanthidae	<i>Holacanthus bermudensis</i>	Atlântico tropical	Thresher, 1979	juvenis	ocasional	38
Pomacanthidae	<i>Holacanthus ciliaris</i>	Atlântico tropical	Thresher 1979; Lieske & Myers 1994	juvenis	ocasional	45
Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i>	Califórnia	Hobson, 1969a	juvenis	ocasional	?
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus auratus</i>	Califórnia	Limbaugh, 1961	juvenis	ocasional	?

Pomacanthidae	<i>Pomacanthus arcuatus</i>	Flórida	Brockmann & Hailman, 1976	juvenis	ocasional	50
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus paru</i>	Flórida	Brockmann & Hailman, 1976	juvenis	ocasional	30
Pomacentridae	<i>Chromis punctipinnis</i>	Califórnia	Turner et al. 1969	?	ocasional	?
Pomacentridae	<i>Microspathodon chrysurus</i>	Atlântico tropical	Ciardelli, 1967	juvenis	ocasional	21
Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i>	Califórnia	Hobson 1968, 1969a; McCourt, 1984	-	ocasional	14
Scaridae	<i>Scarus sp.</i>	Pacífico tropical	Losey, 1972	juvenis	ocasional	>30
Scorpididae	<i>Medialuna californiensis</i>	Califórnia	Hixon, 1979	adulto	ocasional	25
Syngnathidae	<i>Entelurus aequoreus</i>	cativeiro	Potts, 1973b	-	(cativeiro)	-
Syngnathidae	<i>Syngnathus typhle</i>	cativeiro	Potts, 1973b	-	(cativeiro)	-
Syngnathidae	<i>Syngnathus acus</i>	cativeiro	Potts, 1973b	-	(cativeiro)	-

* os dados fornecidos pelo presente trabalho alteram a ocorrência na natureza, bem como o carácter, que é regular com que ocorre na Arrábida

Família	Espécie	local	Referência	Notas
Callichthyidae	<i>Corydoras paleatus</i>	cativeiro	Wickler, 1956	
Centrarchidae	<i>Lepomis macrochirus</i>	natureza	Sulak, 1975; Powell, 1984	
Centrarchidae	<i>Lepomis megalotis</i>	cativeiro	Spall, 1970	
Centrarchidae	<i>Lepomis cyanellus</i>	cativeiro	Spall, 1970	
Centrarchidae	<i>Pomoxis anularis</i>	cativeiro	Spall, 1970	
Cichlidae	<i>Eitropus maculatus</i>	cativeiro	Wyman & Ward, 1972	juvenis
Cichlidae	<i>Haplochromine cnester</i>	natureza	Witte & Witte-Maas, 1981	Lago Victória**
Cichlidae	<i>Haplochromine teunisrasai</i>	natureza	Witte & Witte-Maas, 1981	Lago Victória**
Cichlidae	<i>Pseudotropheus pursus</i>	natureza	Stauffer, 1991	Lago Malawi**
Cichlidae	<i>Docimodus evelynae</i>	natureza	Ribbink, 1984	Lago Malawi**
Cichlidae	<i>Melanochromis crabro</i>	natureza	Ribbink & Lewis, 1982	Lago Malawi**
Cyprinidae	<i>Rutilus rutilus</i>	natureza	Abel, 1971	
Cyprinidae	<i>Rhodeus amarus</i>	natureza	Abel, 1971	
Cyprinidae	<i>Scardinus erythrophthalmus</i>	natureza	Abel, 1971	
Cyprinidae	<i>Blica bjoerkna</i>	natureza	Abel, 1971	
Cyprinidae	<i>Perca fluviatilis</i>	natureza	Abel, 1971	
Cyprinidae	<i>Tinca tinca</i>	natureza	Abel, 1971	
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	cativeiro	Darkov & Panyushkin, 1988	
Cyprinidae	<i>Abramis brama</i>	cativeiro	Darkov & Panyushkin, 1988	
Cyprinidae	<i>Barbus tetrazona</i>	cativeiro	Darkov & Panyushkin, 1988	
Cyprinidae	<i>Labo cylindricus</i>	cativeiro	Minshull, 1985	juvenis

Cyprinidae	<i>Pimephales notatus</i>	cativeiro	Spall, 1970
Cyprinodontidae	? vários casos	natureza	Arndt, 1973 in Lemaire; Able, 1976
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	cativeiro	Bartmann, 1973
Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	cativeiro	Darkov & Panyushkin, 1988

** povas indirectas da ocorrência na Natureza, facultadas pela análise de conteúdos estomacais