

1120

DM
ALMA-1

S ✓

Instituto Superior de Psicologia Aplicada

R. Jardim do Tabaco, 34, 1100 Lisboa

**Breves Considerações Sobre a Eco-
Etologia de *Lipophrys trigloides*
(Pisces: Blenniidae)**



Frederico J. O. Almada

ISOPA Instituto Superior de Psicologia Aplicada
Centro de Documentação
Registo: 11767
Data: / /

Instituto Superior de Psicologia Aplicada

R. Jardim do Tabaco, 34, 1100 Lisboa

**Breves Considerações Sobre a
Eco-Etologia de *Lipophrys trigloides*
(Pisces: Blenniidae)**

Relatório para a Conclusão de Mestrado em Etologia

Orientador Científico: Professor Doutor Vitor Almada

Ref. 11767
Instituto Superior de Psicologia Aplicada
BIBLIOTECA

Frederico J. O. Almada

Março, 1999

Agradecimentos

Gostaria de agradecer a todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para a elaboração deste trabalho:

Em primeiro lugar à Calica, namorada e amiga, um agradecimento simples porque não existem palavras que possam descrever o que lhe devo.

À minha mãe, que me proporcionou todas as condições necessárias para poder continuar a ser “psicólogo de peixes”, pelo apoio e compreensão que sempre demonstrou.

Ao Professor Doutor Vitor Almada, orientador desta tese de mestrado, que muito tem contribuído para a minha formação científica e académica.

Aos agora doutores e sempre amigos Mário Cruz, David Gonçalves, Ricardo Matos e Edgar Pereira, cuja amizade, disponibilidade, sugestões e crítica tornaram possível este e outros trabalhos.

Ao João Salgado e ao Carlos Desgarrado pela identificação dos macroinvertebrados bentónicos.

Ao Dr. Ricardo Melo pela ajuda que me prestou na identificação de algas.

ÍNDICE

I - INTRODUÇÃO -----	2
II - MATERIAL E MÉTODOS -----	5
2.1) ÁREA DE ESTUDO -----	5
2.2) ECOLOGIA DE <i>L. TRIGLOIDES</i> -----	5
2.3) PADRÕES DE COMPORTAMENTO DE <i>L. TRIGLOIDES</i> -----	6
2.4) ANÁLISE ESTATÍSTICA -----	7
2.4.1. <i>Análise de tabelas de contingência com estatística de simulação (ACTUS)</i> -----	7
2.4.2. <i>Estatística de simulação para o teste de aderência (ADERSIM)</i> -----	8
III - RESULTADOS -----	8
3.1) ECOLOGIA DE <i>L. TRIGLOIDES</i> -----	8
3.1.1. <i>Reprodução e ecologia dos ninhos</i> -----	8
3.1.2 <i>Caracterização do micro-habitat</i> -----	11
3.1.2.1. <i>Macroalgas</i> -----	11
3.1.2.2. <i>Macroinvertebrados</i> -----	12
3.2) PADRÕES DE COMPORTAMENTO DE <i>L. TRIGLOIDES</i> -----	15
3.2.1. <i>Etograma de L. trigloides</i> -----	15
3.2.1.1 Padrões de repouso -----	15
3.2.1.2 Padrões de locomoção e comportamentos associados -----	16
3.2.1.3 Comportamento alimentar -----	17
3.2.1.4 Comportamentos agonísticos -----	18
3.2.1.5 Comportamentos sexuais e parentais -----	21
3.2.1.6 Outros comportamentos -----	22
3.2.2. <i>Análise de Sequências do Tipo Acção/Resposta</i> -----	22
3.2.3. <i>Frequências de comportamentos agonísticos</i> -----	26
3.2.4. <i>Geometrias preferenciais nas interações agonísticas</i> -----	27
3.2.5. <i>Relação entre a iniciativa numa interação agonística e a condição de vencedor</i> -----	29
IV - DISCUSSÃO -----	31
V - BIBLIOGRAFIA -----	36

I - INTRODUÇÃO

Os peixes, assim como os restantes organismos que habitam o litoral, apresentam um conjunto de adaptações ou exaptações (ver Almada & Santos, 1995), que se manifestam a nível morfológico, fisiológico, comportamental e ao nível da história vital, que lhes permitem sobreviver numa zona limite do seu próprio ambiente.

Os blenídeos são um dos grupos dominantes da ictiofauna residente no litoral do Atlântico NE e Mediterrâneo. A facilidade relativa de trabalhar com indivíduos desta família em condições naturais e em laboratório, o facto de apresentarem padrões comportamentais bastante elaborados e terem normalmente uma área de distribuição inter e/ou subtidal, explicam a abundância de dados, sobretudo no Norte da Europa e Mediterrâneo, acerca do seu comportamento, fisiologia, morfologia e zoogeografia (ver Guitel, 1893; Dunne, 1977; Fives, 1980; Gibson, 1967, 1969, 1972, 1982; Illich & Kortrschal, 1990; Koppel, 1988; Laming *et al.*, 1982; Milton, 1983; Qasim, 1957 e Soljan, 1932).

A sistemática desta família baseia-se em critérios morfológicos como o número de raios das barbatanas e a dentição ou outras características anatómicas (ver Zander, 1986). A maioria dos indivíduos desta família, habitam tipicamente zonas litorais, tropicais e temperadas, de fundos exclusivamente rochosos ou intercalados com fundos arenosos, podendo ser encontrados em profundidades superiores a 50 metros (Zander, 1986). Encontram-se assim associados a substratos fixos particularmente durante a reprodução, altura em que os machos protegem as posturas num ninho. As larvas são pelágicas e o período larvar tem uma duração de aproximadamente dois meses (ver Santos, 1989).

Apesar desta abundância de informação existem algumas espécies para as quais, talvez devido a serem menos abundantes ou menos conspícuas, existem ainda poucos dados. A espécie sobre a qual este trabalho vai incidir, *Lipophrys trigloides*, é um dos blenídeos menos abundantes no litoral Português, cuja

ecologia e comportamento permanecem praticamente desconhecidos. Existem apenas alguns dados acerca da sua ecologia (Zander, 1986) e um pormenor do seu comportamento, que é o facto de poderem permanecer emersos durante a baixa-mar (ver Heymer, 1982).

Os indivíduos de *L. trigloides* encontram-se no litoral rochoso em locais com declive acentuado normalmente abrigados em fendas (Zander, 1986). A área de distribuição de *L. trigloides* engloba o Mediterrâneo, o Mar de Marmara e o Atlântico desde a Grã-Bretanha até ao Senegal, incluindo as ilhas da Madeira, Açores e Canárias (Santos 1992, 1994 e Zander, 1986).

Os indivíduos desta espécie apresentam um dimorfismo sexual acentuado durante a época de reprodução, uma vez que os machos parentais apresentam um padrão de coloração castanho-escuro quase negro. Segundo Zander (1986), a época de reprodução decorre de Fevereiro a Maio, no entanto, as observações efectuadas ao longo deste trabalho sugerem a ocorrência de um período reprodutor mais extenso na costa Portuguesa. Segundo este autor, estes indivíduos podem crescer até cerca de 13 cm de comprimento total. Do ponto de vista alimentar, *L. trigloides* apresenta um comportamento característico de uma espécie omnívora, alimentando-se de mexilhões, outros invertebrados bentónicos e também de algas (Zander, 1986).

Em termos morfológicos é uma espécie extremamente semelhante a um outro blenídeo muito comum na costa Portuguesa, *Lipophrys pholis*, cuja ecologia e padrões comportamentais se encontram amplamente descritos na bibliografia existente (Qasim, 1956; Gibson, 1967, 1968, 1971; Almada *et al.*, 1990). Apesar desta semelhança com outro blenídeo do mesmo género, Bath (1976) refere que *L. trigloides* apresenta alguns caracteres anatómicos particulares, chegando mesmo a sugerir a sua inclusão num outro género. Desta forma, trabalhos cujo objectivo seja desenvolver o que se conhece actualmente acerca de *L. trigloides*, poderão viabilizar estudos comparativos com *L. pholis* e outros blenídeos, que permitam testar o grau de parentesco entre estas duas espécies.

Conforme já foi referido, existe ainda pouca informação acerca desta espécie, nomeadamente no que se refere aos seus padrões comportamentais e ecologia. Com este trabalho pretende-se contribuir para colmatar estas lacunas, aprofundando os conhecimentos acerca da sua etologia e ecologia, particularmente no que se refere aos comportamentos agonísticos intraespecíficos. Este trabalho acenta basicamente na etologia dos adultos de *L. trigloides*, nomeadamente na elaboração do etograma da espécie, e numa abordagem breve à sua ecologia baseada em observações efectuadas em mergulhos com escafandro autónomo. É importante referir ainda que este estudo se insere num outro que visa esclarecer as relações filogenéticas entre os indivíduos da família Blenniidae, o que exige um levantamento detalhado dos padrões de comportamento mais estereotipado.

Assim, e mais concretamente, foram definidos os seguintes objectivos:

- Descrição pormenorizada dos padrões comportamentais de *L. trigloides*;
- Determinação das sequências “acção-resposta” mais frequentes nas interacções agonísticas;
- Frequências de comportamentos agonísticos;
- Relação entre a iniciativa numa interacção agonística e a condição de vencedor;
- Geometrias preferenciais nas interacções agonísticas.
- Caracterização do que aparenta ser o micro-habitat preferencial desta espécie nesta área geográfica.

Procurou-se ainda complementar este trabalho com alguns dados sobre:

- Época de reprodução de *L. trigloides*;

II - MATERIAL E MÉTODOS

2.1) Área de estudo

Este trabalho foi desenvolvido na costa do Estoril, nomeadamente numa parede vertical rochosa em Oeiras (38°41' N, 9°21' W), onde foram recolhidos os dados para a ecologia de *L. trigloides*. Esta parede vertical tem uma área de cerca de 18 m² (aproximadamente 6m comprimento por 3 de altura) e está orientada a 310° SE e 160° NW, encontrando-se parcialmente abrigada da acção directa das ondas por uma outra parede com a mesma orientação.

A captura de exemplares para observação em aquário foi efectuada em três locais distintos: na zona adjacente à referida área de estudo, em canais da plataforma rochosa da Parede/Avencas e também em poças e fendas em paredes verticais no Cabo Raso.

2.2) Ecologia de *L. trigloides*

Conforme já foi referido, este trabalho foi realizado numa parede rochosa junto ao Forte de S. Julião da Barra em Oeiras, onde está prevista a construção de uma marina. Os dados foram obtidos através da realização de mergulhos em apneia e com escafandro autónomo que se iniciaram normalmente 1 hora antes do limite da preia-mar e terminaram 1 hora após esse limite.

Procurou-se inicialmente proceder à marcação de diversos ninhos, no entanto, as marcas utilizadas revelaram-se pouco estáveis devido ao hidrodinamismo acentuado e, essencialmente, devido ao facto de toda a superfície da parede rochosa ser de origem biogénica e por isso extremamente frágil.

Nos 9 mergulhos realizados (que corresponderam a cerca de 15 horas de observação), no período compreendido entre Setembro de 1997 e Março de 1998, realizaram-se observações contínuas a machos parentais nos respectivos

ninhos que foram registadas numa placa de acrílico. Foi também efectuada uma contagem mensal de todos os indivíduos avistados nesta parede, indicando se estes se encontravam fora de abrigos ou dentro de um abrigo, e neste último caso se o abrigo tinha ou não ovos. As observações foram interrompidas entre Novembro e Janeiro, uma vez que as condições atmosféricas e o estado do mar não permitiram a realização de mergulhos durante este período.

Em Outubro de 1997 realizaram-se dois mergulhos em que foram recolhidas amostras de bentos, com o objectivo de efectuar uma caracterização breve dos macropovoamentos bentónicos.

Foram ainda efectuadas algumas observações durante as visitas à praia no período de baixa-mar, com o objectivo de complementar os dados sobre a época de reprodução.

2.3) Padrões de comportamento de *L. trigloides*

Os peixes utilizados nesta componente do estudo foram capturados em mergulho com escafandro autónomo, ou em visitas à praia durante a baixa-mar, com o auxílio de camaroeiros. É importante salientar que se usaram apenas indivíduos adultos.

Na realização deste trabalho foram utilizados dois aquários experimentais com uma capacidade de 120 dm³ (dimensões 100x30x40cm) equipados com filtro biológico (um filtro de fundo acoplado a uma bomba de água). Estes filtros encontravam-se cobertos por uma camada de casca-de-ostra triturada não inferior a 6 cm e uma camada de areia fina não inferior a 4 cm. A temperatura da água variou entre os 22°C e 25°C e a densidade foi mantida a 1.024. Os aquários foram iluminados por lâmpadas fluorescentes de 18 W ligadas a um temporizador regulado para um fotoperíodo de 14 horas. Todos os peixes foram alimentados com bivalves e crustáceos congelados.

Numa primeira fase, realizaram-se 15 horas de observações *ad libitum* sensu Martin & Bateson (1993) a um grupo 5 indivíduos de *L. trigloides*, constituído por

dois machos e três fêmeas. Estas observações foram posteriormente completadas com a análise de 8 horas de filmagens contínuas em vídeo distribuídas equitativamente por quatro grupos constituídos por seis peixes (três machos e três fêmeas), os quais foi possível distinguir individualmente pelo seu tamanho ou por marcas naturais facilmente identificáveis. No total, foram observados 29 peixes cuja média dos comprimentos totais foi de 9,15 cm, com um desvio padrão de 2,04 cm. Estas filmagens tiveram dois objectivos: revelaram-se essenciais para descrever os comportamentos mais rápidos, resultando numa descrição detalhada de cada padrão comportamental, de modo a permitir o seu inequívoco reconhecimento sempre que observado; e viabilizaram uma amostragem de sequências de interacções de modo a proceder a uma análise quantitativa dos padrões comportamentais de *L. trigloides*.

Cada um dos dois aquários acima referidos continha sete abrigos que foram, na medida do possível, colocados na mesma posição em ambos. Cada um dos grupos acima referidos teve um período de ambientação de uma semana no aquário em que foi colocado, de modo a não falsear os resultados com observações comportamentais de peixes em situação de *stress*, o que, segundo Alados *et al.* (1996) pode alterar as sequências de comportamentos.

No final de cada série de observações os peixes foram sempre libertados nos locais em que haviam sido capturados.

2.4) Análise Estatística

2.4.1. Análise de tabelas de contingência com estatística de simulação (ACTUS)

Na análise de sequências de comportamentos do tipo acção resposta foi utilizado o programa ACTUS (analysis of contingency tables using simulation - Estabrook & Estabrook, 1989), programa de simulação estatística para a análise de tabelas de contingência. Este programa simula aleatoriamente 1000 tabelas,

todas com um total por coluna e por linha igual ao da tabela original. Cada tabela simulada é comparada com a tabela de dados original. O número de casos, em 1000 simulações, em que os valores simulados não excedem os observados e os casos em que o valor observado não excede os simulados são apresentados em duas tabelas distintas. Em ambas as situações os valores menores do que 50 são significantes para $P < 0.05$. A significância do χ^2 é estimada com base no número de vezes em 1000, em que o valor do χ^2 para as tabelas simuladas é igual ou superior ao da tabela original (Estabrook & Estabrook, 1989).

2.4.2. Estatística de simulação para o teste de aderência (ADERSIM)

Nas interações estudadas, para verificar se existiam diferenças entre as frequências de ocorrência das 5 geometrias de interação consideradas, ou na frequência de ocorrência dos comportamento agonísticos, utilizou-se o programa ADERSIM, de simulação para o teste de máxima verosimilhança (chi-quadrado de aderência). Este programa segue o mesmo racional que o método proposto por Estabrook & Estabrook (1989) (ACTUS) e foi desenvolvido por Almada & Oliveira (1997).

III - RESULTADOS

3.1) Ecologia de *L. trigloides*

3.1.1. Reprodução e ecologia dos ninhos

Nos mergulhos realizados em Oeiras efectuaram-se contagens rápidas de todos os indivíduos de *L. trigloides* encontrados, distribuindo-os por três categorias:

machos parentais em ninhos com ovos; indivíduos em abrigos sem ovos e indivíduos fora de abrigos. Os resultados obtidos encontram-se expressos na tabela I.

Tabela I. Meses em que foram efectuadas contagens de indivíduos de *L. trigloides* em Oeiras.

	Setembro 97	Outubro 97	Fevereiro 98	Março 98
Peixes em ninhos com ovos	9	9	0	8
Peixes em abrigos sem ovos	22	20	3	0
Peixes fora de abrigos	3	11	8	1
Total peixes observados	34	40	11	9

Foram ainda realizadas diversas visitas ao Cabo Raso em períodos de baixamar. Nos ninhos amostrados na zona intertidal, as posturas foram classificadas de acordo com uma escala de desenvolvimento dos ovos também utilizada por outros autores para outras espécies desta família (ver Qasim, 1956). Nestas marés foi possível localizar dois ninhos com ovos ao longo de Janeiro de 98, um deles com ovos num estado intermédio de desenvolvimento, com uma cor castanho-escura, e outro com ovos aparentemente recentes, de cor amarela. No entanto, em Fevereiro ambos os ninhos estavam abandonados e sem ovos o que poderá indicar que ou as larvas eclodiram ou não chegaram a eclodir e os machos parentais acabaram por abandonar os ovos que foram posteriormente predados. No mesmo local, ainda em Fevereiro, localizaram-se mais três ninhos de *L. trigloides*, todos num estado intermédio de desenvolvimento com uma cor castanho-escura.

De forma a sintetizar a informação que existe acerca dos períodos de reprodução desta e de algumas outras espécies de blenídeos em Portugal Continental, cuja área de distribuição inclui o local onde foi realizado o trabalho de campo, apresenta-se a tabela II.

Tabela II. Alguns blenídeos cujos períodos de reprodução são conhecidos para o litoral de Portugal continental (Almada *et al.*, 1983, 1987, 1990, 1993), indicando-se também os meses em que foi possível confirmar a reprodução de *L. trigloides*.

	Jan.	Fev.	Mar.	Abr.	Mai.	Jun.	Jul.	Ago.	Set.	Out.	Nov.	Dez.
<i>P. pilicornis</i>												
<i>C. galerita</i>												
<i>L. canevai</i>												
<i>L. pholis</i>												
<i>L. trigloides</i>												

No entanto, são ainda necessárias observações no período compreendido entre Abril e Agosto e também em Novembro e Dezembro para determinar o período de reprodução completo de *L. trigloides*. Existem três hipóteses para a duração da época de reprodução desta espécie: ou apresenta duas épocas de reprodução distintas, ou se reproduz de Janeiro a Outubro, ou então reproduz-se ao longo de todo o Inverno interrompendo esta actividade apenas no fim do Verão, à semelhança de *L. pholis*.

No que diz respeito à ecologia dos ninhos, estes encontravam-se no limite entre a zona intertidal e subtidal. Os ninhos não apresentaram uma distribuição uniforme na parede rochosa onde foram feitas as observações, ocorrendo apenas nos locais com fendas apropriadas em reentrâncias sem luz solar directa ou perto das mesmas.

Aparentemente as fendas apropriadas para os indivíduos desta espécie têm normalmente um diâmetro ligeiramente superior ao diâmetro do corpo do macho parental que as ocupa, de tal forma que o peixe consegue inverter o sentido do corpo no seu interior. Todos os ninhos observados tinham uma profundidade superior ao corpo do peixe.

Os ninhos apresentavam uma densidade de aproximadamente dois ninhos por metro quadrado. No entanto, é importante salientar que existiam muito poucas

fendas com as características acima referidas ainda disponíveis para que outros machos as pudessem ocupar.

3.1.2 Caracterização do micro-habitat

Nos mergulhos efectuados constatou-se que a presença de indivíduos desta espécie em quantidades apreciáveis se restringia à parede vertical onde este trabalho foi desenvolvido. Este facto tornou-se particularmente evidente quando se verificou que, das espécies de blenídeos avistadas naquele patamar (foram também observados *Parablennius gattorugine*, *Lipophrys cainevai* e *Coryphoblennius galerita*), esta era a mais abundante, ao contrário do que ocorre normalmente, uma vez que *L. trigloides* é uma espécie pouco frequente no litoral rochoso. A reforçar esta ideia está o facto de se ter observado neste local uma quantidade extremamente reduzida de indivíduos de *Lipophrys pholis*, que de uma forma geral, é o blenídeo mais abundante da área de substrato rochoso adjacente ao local de estudo. Por esta razão, considerou-se relevante efectuar uma descrição breve das algas e dos invertebrados que foi possível identificar. Com as amostragens realizadas, que tiveram apenas um carácter qualitativo, procurou-se caracterizar o melhor possível os macropovoamentos bentónicos neste local.

3.1.2.1. Macroalgas

Os povoamentos de macroalgas aqui descritos referem-se, às zonas intertidal e subtidal. Como se pode observar na tabela III, foram inventariadas na área de estudo dezassete macroalgas diferentes, embora em dois casos a identificação efectuada apenas permitisse a sua classificação até ao género.

De acordo com as colheitas efectuadas, o grupo melhor representado é o das algas vermelhas (rodofíceas), seguindo-se o das algas verdes (clorofíceas) e o das algas castanhas (feofíceas), este último somente com duas espécies presentes. As macroalgas que parecem ser mais comuns no local são: *Codium*

tomentosum, *Ulva lactuca* e *Corallina elongata*; embora não seja de excluir que noutras épocas do ano o panorama possa ser bastante diferente.

Tabela III. Lista das macroalgas inventariadas na área de estudo.

<i>TAXA</i>
<p>CHLOROPHYCEAE <i>Valonia utricularis</i> <i>Bryopsis</i> sp. <i>Enteromorpha</i> sp. <i>Ulva lactuca</i> <i>Codium adherens</i> <i>Codium tomentosum</i></p>
<p>PHAEOPHYCEAE <i>Halopteris filicina</i> <i>Leathesia difformis</i></p>
<p>RHODOPHYCEAE <i>Ceramium ciliatum</i> <i>Ceramium rubrum</i> <i>Asparagopsis armata</i> <i>Gelidium pusillum</i> <i>Gelidium sesquipedale</i> <i>Lithophyllum incrustans</i> <i>Lithophyllum tortuosum</i> <i>Corallina elongata</i> <i>Jania rubens</i></p>

3.1.2.2. Macroinvertebrados

Como se pode ver na tabela IV, foram inventariados na área de estudo 61 *taxa* de macroinvertebrados, alguns dos quais não foi possível identificar até à espécie e que, por vezes, podem incluir mais do que uma entidade taxonómica diferente. Trata-se de um grupo bastante diverso, que inclui cnidários, poliquetas, oligoquetas, gastrópodes, bivalves, cirrípedes, isópodes, anfípodes, crustáceos, decápodes e equinodermes asteróides e equinóides.

De acordo com as colheitas efectuadas, os poliquetas, os moluscos e os crustáceos parecem ser os grupos melhor representados no local. Os macroinvertebrados mais abundantes na área de estudo deverão ser o poliqueta *Sabellaria alveolata*, o gastrópode *Gibbula umbilicalis*, os bivalves *Mytillus*

edulis e *Musculus discors*, o cirrípede *Balanus perforatus* e o caranguejo *Pachygrapsus marmoratus*. Embora exibam densidades menores do que as espécies referidas anteriormente, apresentam também populações importantes no local o cnidário *Actinia equina*, os poliquetas *Eulalia viridis*, *Scoloplos armiger*, *Lumbriconeris impatiens* e Syllidae, os gastrópodes *Patella vulgata* e *P. aspera*, os bivalves *Modiolus modiolus* e *M. barbatus*, e os isópodes *Dynamene* spp.

Tabela IV. Lista dos macroinvertebrados inventariados para a área de estudo.

<i>TAXA</i>
CNIDARIA
ANTHOZOA
<i>Actinia equina</i>
<i>Bunodactis verrucosa</i>
<i>Anemonia viridis</i>
ANNELIDA
POLYCHAETA
Syllidae n.i.
<i>Perinereis cultrifera</i>
<i>Perinereis oliveirae</i>
<i>Eulalia viridis</i>
<i>Glycera</i> spp.
<i>Scoloplos armiger</i>
<i>Scolelepis fuliginosa</i>
<i>Nerine cirratulus</i>
<i>Polydora polybranchia</i>
<i>Cirratulus cirratus</i>
<i>Sabellaria alveolata</i>
<i>Pomatoceros triqueter</i>
<i>Lumbriconereis impatiens</i>
OLIGOCHAETA
Oligochaeta n.i.

(Continua)

(Continuação)

<i>TAXA</i>
MOLLUSCA
GASTROPODA <i>Acanthochitona crinitus</i> <i>Lepidochitona cinerea</i> <i>Chiton</i> sp. <i>Patella vulgata</i> <i>Patella aspera</i> <i>Gibbula umbilicalis</i> <i>Monodonta lineata</i> <i>Calliostoma zizyphinum</i> <i>Rissoa parva</i> <i>Siphonaria algesirae</i>
BIVALVIA <i>Nucula</i> sp. <i>Mytilus edulis</i> <i>Modiolus modiolus</i> <i>Modiolus barbatus</i> <i>Cerastoderma edule</i> <i>Musculus discors</i>
CRUSTACEA
CIRRIPEDIA <i>Pollicipes cornucopia</i> <i>Elminius modestus</i> <i>Balanus perforatus</i>
ISOPODA <i>Paragnathia formica</i> <i>Cyathura carinata</i> <i>Dynamene</i> spp. <i>Sphaeroma serratum</i> <i>Jaera</i> sp.
AMPHIPODA Gammaridae n.i. <i>Melita palmata</i> <i>Corophium volutator</i>
DECAPODA <i>Palaemon elegans</i> <i>Liocarcinus corrugatus</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Eriphia verrucosa</i> <i>Pachygrapsus marmoratus</i>
EQUINODERMATA
ASTEROIDEA <i>Asterina gibbosa</i>
ECHINOIDEA <i>Paracentrotus lividus</i>

3.2) Padrões de comportamento de *L. trigloides*

A descrição detalhada dos padrões comportamentais de *L. trigloides* constitui o objectivo deste capítulo. Esta inventariação pormenorizada constitui, por um lado, a base de todo o trabalho subsequente de análise de interacções sociais e, por outro, um ponto de partida para futuros estudos comparativos sobre a filogenia dos comportamentos sociais com outros blenídeos.

3.2.1. Etograma de *L. trigloides*

Na descrição dos comportamentos procurou-se sintetizar as observações, de modo a evitar um etograma com um número demasiado elevado de padrões elementares de acção, e ao mesmo tempo detalhar pormenorizadamente os comportamentos que requeriam uma análise mais fina.

Os comportamentos observados¹ foram agrupados nas seguintes categorias:

- Padrões de repouso
- Padrões de locomoção e comportamentos associados
- Comportamento alimentar
- Comportamentos agonísticos
- Comportamentos sexuais e parentais
- Outros comportamentos

3.2.1.1 Padrões de repouso

Repouso (*) - Esta postura verifica-se exclusivamente durante a noite. Caracterizada por uma imobilidade do corpo, diminuição do ritmo respiratório e frequentemente por um escurecimento evidente da epiderme. Peixe com o ventre e zona posterior do corpo apoiados no substrato. O corpo encontra-se frequentemente flectido. As barbatanas ventrais estão recolhidas, as barbatanas

¹ no etograma apresentado todos os comportamentos também observados no meio natural são assinalados com um asterisco (*)

peitorais estão normalmente distendidas formando um ângulo de 50° a 70° com o eixo longitudinal do corpo, podendo estar ambas ou apenas uma delas em contacto com o substrato (se o peixe estiver ligeiramente inclinado lateralmente). As barbatanas dorsal e caudal estão normalmente recolhidas. Adoptam frequentemente posturas tigmotáticas com o corpo em estreito contacto com as irregularidades do substrato. Pode distinguir-se um outro tipo de repouso que se pode observar frequentemente durante o dia (embora também possa ocorrer durante a noite). Neste caso a zona anterior do corpo encontra-se destacada do substrato com as ventrais distendidas e apoiadas no mesmo. Peitorais normalmente distendidas, podendo também estar apoiadas no substrato ou a efectuar alguns movimentos (frequentemente podem observar-se batimentos alternados das peitorais semelhantes à ventilação peitoral). As barbatanas dorsal e caudal podem estar recolhidas ou distendidas podendo esta última estar ligeiramente fechada e levantada.

3.2.1.2 Padrões de locomoção e comportamentos associados

Reptação (*) - Observado apenas quando o peixe se encontrava emerso, quando entra no abrigo ou quando se está a alimentar. Envolve um encurvamento de todo o corpo e é caracterizada por um apoiar síncrono ou alternado das peitorais e ventrais, ao mesmo tempo que o corpo é flectido em J alternadamente para um lado e para o outro. As barbatanas anal e caudal parecem também contribuir para este movimento. Pode envolver um avanço ou um recuo. Também observado em machos parentais no ninho e junto aos ovos, sendo neste caso denominado roçar (ver comportamentos sexuais e parentais).

Arranque (*) - Comportamento que termina o repouso e que consiste num batimento das barbatanas peitorais, acompanhado de movimentos da barbatana caudal e de uma distensão parcial das barbatanas anal e dorsal. Este comportamento precede a natação e inicia o movimento do corpo.

Natação (*) - Estes peixes recorrem a uma natação anguiliforme com ondulações do tronco e batimentos da barbatana caudal. Normalmente a zona posterior do corpo permanece a um nível mais baixo. A baixas velocidades tanto a barbatana dorsal como as ventrais podem encontrar-se distendidas (comportamento normalmente associado a ameaça). As barbatanas peitorais executam movimentos síncronos ou desencontrados (quando o peixe muda de direcção) e encontram-se tanto mais junto ao corpo quanto maior a velocidade a que o peixe se desloca. Estas deslocações em natação continua ocorrem normalmente junto ao substrato e não excedem percursos superiores a 50 cm, embora estes peixes se desloquem ocasionalmente a distâncias superiores intercalando a natação com paragens mais ou menos longas.

Poisar (*) - O peixe, previamente em natação, cessa os movimentos e entra em contacto com o substrato primeiro com a parte posterior do corpo (anal/caudal) e depois com as barbatanas ventrais e peitorais.

3.2.1.3 Comportamento alimentar

Alimentação (*)- Quando o alimento é avistado o peixe permanece imóvel seguindo-o com o olhar, segue-se uma impulsão rápida dada pelas barbatanas peitorais e caudal e um regresso à postura de repouso inicial após a captura do alimento. Pode também observar-se um mastigar logo seguido de uma rejeição, o que se poderá dever, por exemplo, ao alimento ter sido capturado numa posição pouco vantajosa ou juntamente com a presa terem sido ingeridas porções de sedimento. Quando a presa tem dimensões que não permitem ao peixe engoli-la de uma só vez pode observar-se que este efectua diversas investidas contra o substrato procurando fragmentar o alimento. Foi também observado um movimento de reptação para trás que provocava uma ressuspensão dos alimentos depositados no fundo que eram ingeridos logo em seguida.

3.2.1.4 Comportamentos agonísticos

Aproximação (AP²) (*) - Um peixe aproxima-se lentamente, a uma distância inferior ao comprimento do corpo, de outro.

Afastamento (AF) (*) - Um peixe afasta-se de outro em natação lenta.

Ameaça (AM) (*) - A geometria destas formações pode ser: paralela, anti-paralela, perpendicular, alinhada ou frente-a-frente (ver fig. 1). Normalmente um indivíduo orienta-se na direcção do oponente e distende todas as barbatanas e/ou abre a boca e flecte a parte posterior do corpo. A parte anterior do corpo encontra-se normalmente destacada do substrato com o peixe erguido nas ventrais, i.e. a cabeça encontra-se mais erguida do que no repouso. Este comportamento pode exceder os 10 seg. de duração. Pode incluir uma pequena deslocação (não mais de metade do corpo do indivíduo), junto ao substrato na direcção do oponente. Este impulso é dado por movimentos síncronos ou alternos das barbatanas peitorais, verificando-se também movimentos de pouca amplitude da parte posterior do corpo. Barbatanas ventrais mantêm-se distendidas e em contacto com o substrato. Para além dos comportamentos de ameaça descritos anteriormente foi ainda observado duas vezes um comportamento de possível ameaça que pode ser descrito da seguinte forma: aproximação rítmica de um peixe ao seu oponente com batimentos síncronos das peitorais, permanecendo apoiado nas ventrais entre cada movimento de aproximação. Este comportamento teve uma frequência superior a dois avanços por segundo e ocorreu em séries inferiores a sete. A barbatana dorsal permanece distendida.

² Códigos utilizados para distinguir os diferentes comportamentos agonísticos

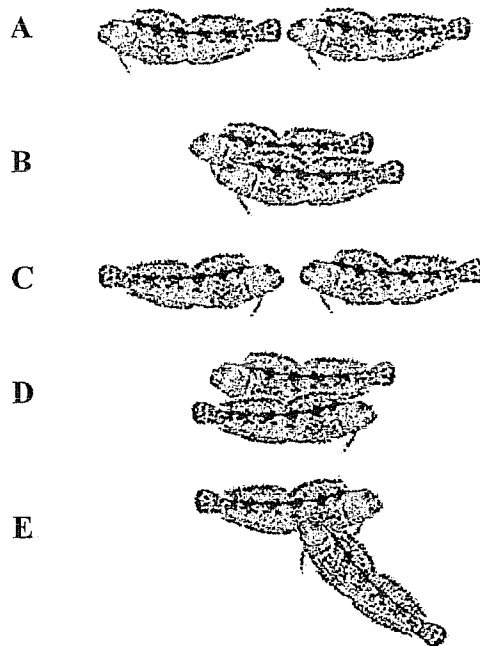


Figura 1. Geometrias de interacção consideradas nos encontros agonísticos: a) alinhada, b) paralela, c) frente a frente, d) anti-paralela ou e) perpendicular

Investida (IN) - Caracterizada por uma natação rápida na direcção de outro indivíduo com as barbatanas ímpares e ventrais tanto mais distendidas quanto menor a velocidade do peixe. O agressor pode apresentar a boca ligeiramente aberta durante a investida. Pode ter início com os peixes a uma distância considerável embora esta distancia não exceda normalmente os 15 cm. O agressor pode parar antes de atingir o local onde o outro peixe se encontra ou encontrava. A este comportamento segue-se normalmente uma fuga por parte do outro peixe.

Perseguição (PS) - Natação rápida em perseguição de outro indivíduo que foge. Esta natação é efectuada com frequentes mudanças de direcção e de velocidade.

Fuga (FG) - Natação rápida junto a irregularidades na topografia do aquário, caracterizada por sucessivas mudanças de direcção.

Submissão (SB) - Caracterizada por um aproximar de toda a zona ventral do substrato com todas as barbatanas recolhidas. Se o peixe está perto de uma reentrância assume uma postura tigmotática. Normalmente este comportamento termina quando o agressor se afasta. Muito semelhante ao repouso embora todas as barbatanas se encontrem recolhidas e mais junto ao corpo, particularmente as peitorais e dorsal. Pode incluir uma rotação longitudinal do corpo resultando num aproximar de um dos flancos do substrato, ficando com o dorso mais próximo do oponente.

Dentada (DT) - Quando existe contacto físico e a boca de um peixe toca noutro mordendo-o. Dada a rapidez deste movimento não foi possível distinguir uma dentada de um toque simples sem abertura de boca, pelo que se optou por considerar apenas este padrão comportamental. Normalmente precede uma fuga por parte do peixe mordido. Podem também ser observadas, embora muito raramente dentadas com preensão.

Combate em círculo (CC) - Quando os peixes, em posição anti-paralela, e com o corpo flectido em C apresentam uma rotação em torno de um eixo central, podendo ocorrer investidas alternadas de ambos, com tentativas de dentada. As barbatanas encontram-se normalmente distendidas. A caudal e peitorais promovem o movimento circular. O combate termina por afastamento, submissão ou fuga do derrotado.

Bater de dentes (BD) - Foi observado apenas em interações agonísticas de alta intensidade e é caracterizado por uma abertura de boca de grande amplitude, aproximadamente 50°, seguida de um fecho rápido que produz um som seco. Os dois peixes aproximam-se frente a frente com as barbatanas

completamente distendidas e com a musculatura tensa. Quando estão a uma distância inferior a metade do comprimento do corpo um do outro, flectem o corpo em J, e executam investidas rápidas com dentadas dirigidas à face do oponente, acompanhadas de bater de dentes. A seguir a estas segue-se um recuo rápido de ambos os peixes para a posição inicial. Nota-se ainda um escurecimento geral do corpo. Já foram observados combates com duração superior a 30 seg. Pode ocorrer isolado ou em séries.

3.2.1.5 Comportamentos sexuais e parentais

Limpeza (*) - Remoção de areia do ninho com movimentos das peitorais e/ou caudal. Detritos de maiores dimensões, como restos de conchas, são removidos com a boca.

Ventilação (*) - Pode envolver batimentos alternados ou síncronos das barbatanas peitorais e/ou da barbatana caudal. Frequentemente observado em machos parentais dentro dos ninhos, embora este movimento característico das barbatanas peitorais também se possa observar em fêmeas e machos não parentais dentro e fora de abrigos. A ventilação com a barbatana caudal parece ser exclusiva dos machos parentais, conforme foi descrito por Almada *et al.*(1983), para outros blenídeos

Roçar (*) - Consiste num movimento lento de reptação que o macho efectua dentro do ninho, roçando o ventre e/ou o flanco nos ovos. A duração deste comportamento pode exceder 1 minuto.

Corte – Em duas ocasiões em aquário, foi observado um comportamento nas fêmeas que poderá estar relacionado com o acasalamento. Em ambos os casos uma fêmea aproximou-se do macho parental no ninho com um comportamento semelhante ao que foi descrito atrás como variante da ameaça, embora a dorsal tenha permanecido recolhida. Durante estes avanços a fêmea apresentou um

movimento lateral da zona anterior do corpo com uma frequência superior a três por segundo e com uma amplitude inferior a 20°. Quando a fêmea estava já muito próxima do macho parental (a uma distância equivalente a metade do comprimento do corpo), passava a apresentar apenas o movimento lateral da zona anterior do corpo. Não foi ainda observada qualquer resposta do macho parental. Como não se observou uma sequência de acasalamento completa não é possível confirmar se este comportamento faz parte do repertório de corte. No entanto, só foi executado por fêmeas que se aproximaram mais do que era habitual para os restantes peixes do macho parental sem que este tenha reagido.

3.2.1.6 Outros comportamentos

Chaffing (*) - Durante a natação, o peixe roça uma zona do corpo, normalmente o flanco ou o ventre, na superfície do substrato. Pode ser observado em séries embora não se tenham observado séries superiores a 3. Pode também ocorrer, embora pouco frequentemente, em contextos agonísticos normalmente por parte do peixe vencido.

Bocejo - Caracterizado por uma abertura de boca de grande amplitude e pela distensão total de todas as barbatanas, enquanto o peixe permanece em repouso apoiado no substrato. Tem uma duração aproximada de dois segundos.

3.2.2. Análise de Sequências do Tipo Acção/Resposta

As interacções agonísticas de *L. trigloides* foram registadas indicando a resposta do receptor a uma determinada acção do emissor. Por exemplo, uma sequência do tipo: “um indivíduo A ameaça um indivíduo B que contra-ameaça provocando o afastamento de A”; envolve dois pares do tipo acção/resposta: uma “ameaça”-”ameaça” e uma “ameaça”-”afastamento”. Estas sequências encontram-se expressas na tabela V em que as linhas se referem aos padrões de

comportamento efectuados pelo emissor (acção) e as colunas se referem aos padrões de comportamento efectuados pelo receptor (resposta).

Na tabela VI estão indicados os resultados do teste ACTUS aplicado a estes dados, com o objectivo de verificar quais as sequências significativamente mais frequentes e quais as sequências significativamente menos frequentes, do que seria de esperar ao acaso. Os resultados são apresentados na figura 2 sob a forma de diagrama.

Tabela V. Sequências do tipo Acção/Resposta entre indivíduos de *L. trigloides* (AP aproximação; AF afastamento; AM ameaça; IN investida; PS perseguição; FG fuga; SB submissão; DT dentada; CC combate em círculo e BD bater de dentes)

	AP	AF	AM	IN	PS	FG	SB	DT	CC	BD
AP		10	24	4		10				
AF			6	4	2	2		14		2
AM	1	58	70	10		26	10	14		2
IN		22	6	8		24			2	
PS						6				
FG			8					2		
SB			4							
DT		18	14	2		22		2		
CC						2				
BD		2	4			2				4

Tabela VI. Simulações estatísticas produzidas pelo programa ACTUS para as matrizes de interações em grupos de *L. trigloides*. Os valores em cada célula referem-se, por cima, aos casos em que os valores simulados não excederam os observados (§ - significantes a $P < 0.05$), por baixo, aos casos em que os valores observados não excederam os simulados (‡ - significantes a $P < 0.05$). $N = 423$; $\chi^2 = 306,571$; g.l. = 81; $P < 0.001$. (AP aproximação; AF afastamento; AM ameaça; IN investida; PS perseguição; FG fuga; SB submissão; DT dentada; CC combate em círculo e BD bater de dentes).

	AP	AF	AM	IN	PS	FG	SB	DT	CC	BD
AP	1000	827	24 ▲	373	1000	652	1000	1000	1000	1000
	1000	275	991	784	888	463	323	▼ 25	1000	325
AF	1000	1000	933	118	27	990	1000	0 ▲	1000	153
	1000	▼ 0	127	963	996	▼ 33	511	1000	909	975
AM	635	89	143	782	1000	999	26 ▲	538	1000	814
	728	934	885	321	205	▼ 2	992	557	230	406
IN	1000	120	1000	72	1000	10 ▲	1000	1000	81	1000
	1000	926	▼ 1	966	843	992	231	▼ 7	991	356
PS	1000	1000	1000	1000	1000	2 ▲	1000	1000	1000	1000
	1000	221	133	645	1000	999	864	601	1000	878
FG	1000	1000	20 ▲	1000	1000	1000	1000	169	1000	1000
	1000	78	991	479	1000	102	780	961	1000	769
SB	1000	1000	49 ▲	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000
	1000	361	986	742	1000	413	899	737	1000	906
DT	1000	259	879	904	1000	8 ▲	1000	941	1000	1000
	1000	814	166	222	1000	996	228	174	1000	279
CC	1000	1000	1000	1000	1000	80	1000	1000	1000	1000
	1000	578	520	882	1000	986	948	869	1000	961
BD	1000	802	514	1000	1000	781	1000	1000	1000	1 ▲
	1000	409	673	433	1000	499	755	392	1000	1000

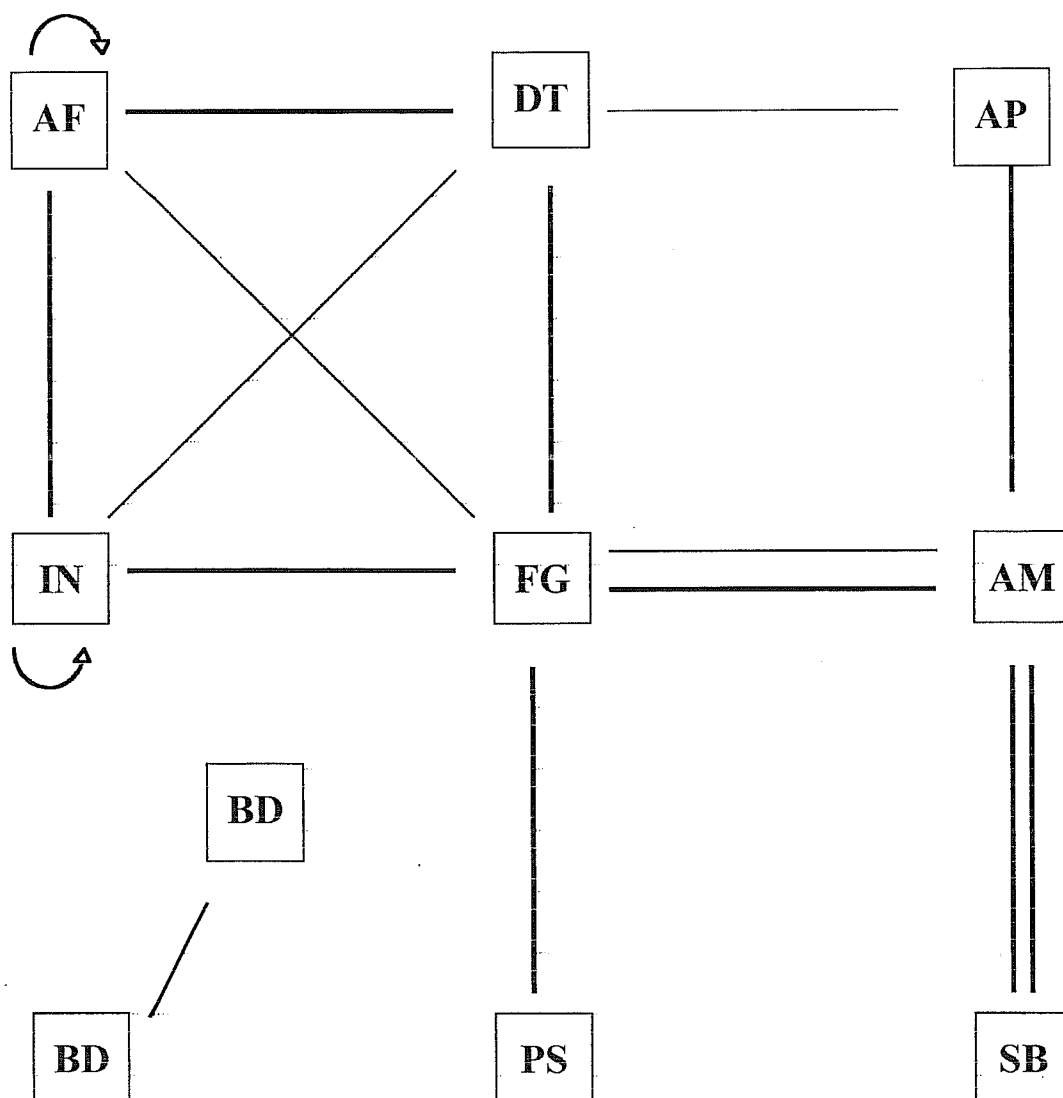


Figura 2. Relações de possível precedência (—) e relações de exclusão (==) entre comportamentos de *L. trigloides* identificadas segundo o método estatístico utilizado (AP aproximação; AF afastamento; AM ameaça; IN investida; PS perseguição; FG fuga; SB submissão; DT dentada; CC combate em círculo e BD bater de dentes).

Aparentemente, verifica-se que, uma “dentada”, “investida”, ou “perseguição” têm como resposta mais frequente uma “fuga”. Curiosamente, os dados parecem sugerir que só depois de um peixe se começar a afastar do seu oponente é que sofre, normalmente, uma “investida” ou uma “dentada”. Por outro lado, uma “ameaça” não resulta habitualmente numa “fuga”.

Verifica-se ainda que o padrão de resposta mais frequente a uma ameaça é a submissão. O que não seria de esperar é que o oposto também é verdadeiro, isto é, a uma submissão também se segue uma ameaça. Dado que uma aproximação também pode originar uma ameaça, esta pode por sua vez desencadear uma submissão, que por seu turno poderá desencadear uma nova ameaça.

Embora normalmente uma interacção seja finalizada por um afastamento ou por uma fuga, esta última pode também ter como resposta uma ameaça. Esta sequência ocorreu em situações em que os peixes permaneceram próximos durante alguns segundos e um deles fugiu repentinamente sem que o outro indivíduo tenha tido qualquer movimento aparente. Este último distende então as barbatanas adoptando uma postura de ameaça.

Outras relações de possível precedência ou exclusão encontram-se indicadas na referida figura.

3.2.3. Frequências de comportamentos agonísticos

As frequências de ocorrência dos comportamentos agonísticos observados foram determinadas com base no número de interacções em que um dado comportamento surgiu e não no número total de vezes que os peixes executaram esse comportamento. Com esta opção pretendeu-se eliminar o efeito de séries repetitivas de movimentos iguais que poderiam distorcer os resultados. Com o objectivo de avaliar quantos comportamentos é que estariam incluídos numa sequência verificou-se que estas envolviam em média 3,3 comportamentos (uma acção, uma resposta e uma contra-resposta), para um total de 192 sequências analisadas, com um desvio padrão de 1,37. Como as interacções nesta espécie são normalmente curtas, a contagem utilizada neste trabalho corresponde, no essencial, ao número de *bouts* de ocorrência de cada comportamento.

A relação entre as diferentes frequências de ocorrência encontra-se expressa na figura 3.

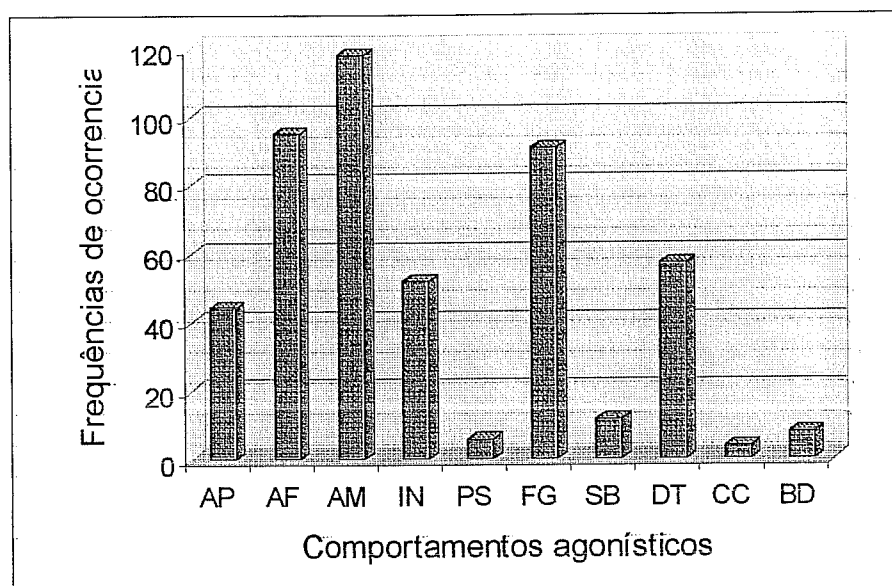


Figura 3. Frequências de comportamentos agonísticos observados em grupos de *L. trigloides* em cativeiro (AP aproximação; AF afastamento; AM ameaça; IN investida; PS perseguição; FG fuga; SB submissão; DT dentada; CC combate em círculo e BD bater de dentes).

Verifica-se que as posturas de “ameaça”, “afastamento” e “fuga” são os comportamentos mais frequentes, o que ilustra bem o facto de os combates serem normalmente directos e rápidos. O “afastamento” e a “fuga” são as duas opções que um peixe que tenha perdido uma interacção tem para evitar uma escalada, pelo que já era de esperar que apresentassem valores elevados.

3.2.4. Geometrias preferenciais nas interacções agonísticas

Registou-se a posição relativa de ambos os peixes no início de cada uma das interacções agonísticas observadas. Estas observações permitiram distinguir 5 geometrias de interacção diferentes: paralela (PR), antiparalela (AP), frente a frente (FF), alinhada cabeça com cauda (TR) e perpendicular (T). A relação entre as diferentes frequências de ocorrência é apresentada na figura 4.

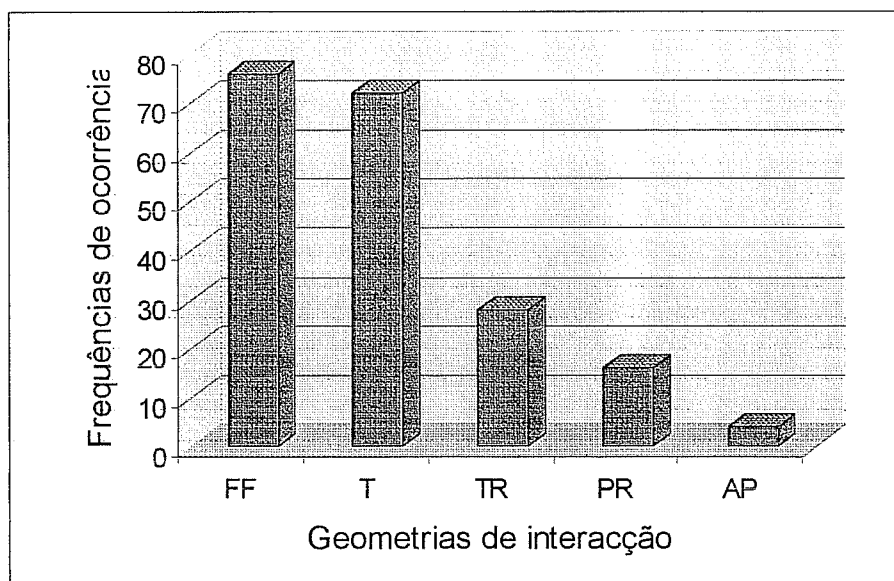


Figura 4. Frequências absolutas de cada uma das geometrias de interações agonísticas observadas (FF frente a frente; T perpendicular; TR alinhada cabeça com cauda; PR paralela; AP anti-paralela).

Para testar a hipótese de que existem geometrias preferenciais nas interações agonísticas entre *L. trigloides* aplicou-se uma análise de simulação ADERSIM (Almada & Oliveira, 1997) para o teste de aderência do chi-quadrado (tabela VII). As frequências esperadas foram calculadas assumindo que todas as geometrias tinham igual probabilidade de ocorrência.

Tabela VII. Análise de simulação ADERSIM para as frequências de ocorrência das diferentes geometrias de interação (* - valores significativamente elevados a $P < 0.05$; ** - valores significativamente baixos a $P < 0.05$ (FF frente a frente; T perpendicular; TR alinhada cabeça com cauda; PR paralela; AP anti-paralela).

	FF	T	TR	PR	AP
Simulados \geq Observados	0*	0*	993	1000	1000
Simulados \leq Observados	1000	1000	16**	0**	0**

Verifica-se que as geometrias frente a frente e perpendicular são significativamente mais frequentes do que as restantes geometrias consideradas ($N = 195$; $\chi^2 = 112,923$; g.l. = 4; $P < 0.001$).

3.2.5. Relação entre a iniciativa numa interacção agonística e a condição de vencedor

As frequências com que os vencedores e os derrotados iniciaram as interacções agonísticas em diferentes contextos encontram-se expressas na tabela VIII.

Considerou-se que um peixe iniciou uma interacção, quando após actividades não agonísticas um peixe realizou um comportamento do repertório agonístico. Considerou-se que houve uma vitória quando um peixe induziu o afastamento ou a fuga do oponente considerado derrotado, após o que o encontro terminou. Assumiu-se que o encontro teve um desfecho inconclusivo (empate) quando ambos os peixes se afastaram simultaneamente não havendo um vencedor e um derrotado.

Na figura 5 apresentam-se os resultados para o desfecho das interacções agonísticas observadas.

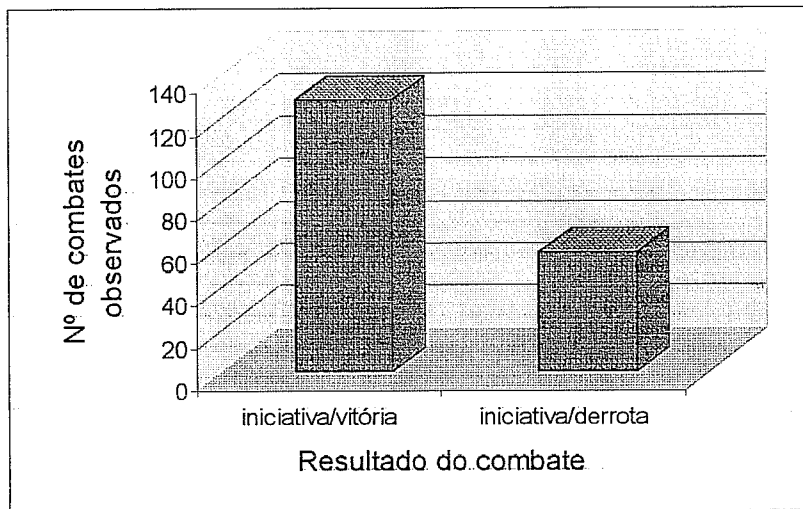


Figura 5. Número de interações agonísticas em que a vitória coube ao peixe que iniciou o combate ou ao peixe que foi desafiado.

Para testar a hipótese de que a condição de iniciar um combate influencia fortemente o resultado final deste, aplicou-se uma análise de simulação ADERSIM (Almada & Oliveira, 1997) (tabela VIII).

As frequências esperadas foram calculadas assumindo que o peixe que toma a iniciativa tinha probabilidades iguais de vencer ou ser derrotado.

Tabela VIII. Análise de simulação ADERSIM para o número de interações em que o peixe que iniciou o combate o venceu ou foi derrotado (* - valores significativamente elevados a $P < 0.05$; ** - valores significativamente baixos a $P < 0.05$).

	Iniciativa \Rightarrow Vitória	Iniciativa \Rightarrow Derrota
Simulados \geq Observados	0*	1000
Simulados \leq Observados	1000	0**

O teste de simulação empregue mostrou que o peixe que toma a iniciativa num combate tem probabilidades maiores de o terminar como vencedor do que como derrotado ($N = 184$; $\chi^2 = 28,17$; g.l. = 1; $P < 0.001$).

IV - DISCUSSÃO

Os peixes constituem um dos grupos do reino animal com maior plasticidade reprodutiva. Possuem fenótipos reprodutivos múltiplos, desde o gonocorismo, passando pela imitação dos caracteres morfológicos e comportamentais femininos por alguns machos (Gonçalves *et al.*, 1996) e acabando no hermafroditismo com mudança de sexo uma vez na vida ou mesmo com mudanças múltiplas de sexo ao longo da vida (Sunobe & Nakazono, 1993).

Esta plasticidade permite que uma determinada população possa ajustar a sua resposta em termos reprodutivos em função do meio em que está inserida. Embora Zander (1986) refira um período de reprodução muito restrito para esta espécie, compreendido entre Fevereiro e Maio, as observações durante as marés e os mergulhos efectuados apontam para uma janela reprodutiva bastante mais ampla. Verifica-se assim que existe uma grande sobreposição entre os meses em que foi possível confirmar a reprodução de *L. trigloides* e as épocas de reprodução conhecidas para outros blenídeos. A espécie com a qual esta sobreposição é mais evidente é *Lipophrys pholis*, que corresponde precisamente à espécie mais aparentada com *L. trigloides*. Esta proximidade filogenética parece ser confirmada tanto em termos morfológicos como moleculares (obs. pess.). Considerando todos estes factores, a hipótese com maior probabilidade de se revelar correcta será um período de reprodução extenso, interrompido apenas durante o Verão.

Conforme já foi referido, os indivíduos de *L. trigloides* ocorrem nas zonas costeiras, em locais com águas pouco profundas. Nas zonas inter e subtidal as algas em particular e os macropovoamentos bentónicos em geral, constituem

micro-habitates para uma abundante e diversa epifauna (Mann & Buxton, 1992), pelo que são áreas de alimentação e nidificação importantes para os juvenis e adultos de diversas espécies. Estas zonas são normalmente essenciais para a sobrevivência das espécies que delas dependem directa ou indirectamente.

Num estudo efectuado por Cordeiro (1976) na zona da Parede, local muito próximo daquele onde foi realizado este trabalho, foram identificadas mais de setenta espécies de algas diferentes, o que corresponde a quatro vezes mais entidades do que as encontradas na área de estudo. Mesmo tendo em conta que as colheitas desta autora tiveram lugar durante todo o ano, ao contrário das realizadas para este trabalho, é possível que a zona em análise tenha na realidade uma abundância de macroalgas bastante superior ao que é aqui referido.

Ainda de acordo com Cordeiro (1976), embora de um modo geral todas estas espécies ocorram nas colheitas ao longo do ano, é na Primavera e no Verão que os povoamentos de macroalgas se apresentam mais desenvolvidos. Nas restantes épocas, muitos destes organismos encontram-se apenas representados por formas microscópicas ou pela sua parte basal (Cordeiro, 1976).

Para a análise de sequências, foram utilizados um total de 423 pares do tipo acção-resposta. No entanto, o tamanho de uma amostra considerada representativa pode ser calculado, segundo Fagen & Young (1978), a partir da fórmula $10R^2$, em que R é o tamanho do repertório agonístico considerado pelo observador. Esta fórmula indica o número de pares de comportamento/resposta necessários, embora $5R^2$ seja considerado um valor aceitável para obter uma amostra representativa. Uma vez que foram considerados 10 categorias comportamentais nesta análise de sequências, o valor de referência a atingir seria pelo menos de 500 pares do tipo acção-resposta. Embora o número de sequências utilizadas se aproxime deste valor de referência as conclusões a tirar deste teste deverão ser acompanhadas de algum cuidado. Vale ainda a pena referir que a estatística de simulação usada não depende do uso da distribuição do chi-quadrado, pelo que os pressupostos e limitações dos

testes convencionais na análise de tabelas de contingência não se aplicam neste caso, o que aumenta a confiança nos resultados obtidos.

Em termos de sinais agonísticos esta espécie apresenta alguns padrões bastante ritualizados, o que seria de esperar em peixes desta família cujo repertório comportamental é bastante desenvolvido (ver Almada *et al.*, 1983; Gonçalves, 1997). A totalidade das interações agressivas ocorreu junto ao substrato sem que tenha sido possível identificar outro factor causal além da aproximação de um peixe a uma distância crítica de outro. Embora não tenha sido quantificada, esta distância crítica pareceu variar entre um comprimento equivalente a meio-corpo e um comprimento equivalente ao corpo do indivíduo.

Nos padrões de ameaça o animal adopta posturas que tendem a maximizar o seu tamanho aparente. É o caso das exhibições de ameaça, com distensão das barbatanas e com abertura de boca. Nestas exhibições o emissor começa por adoptar uma determinada geometria de interacção em relação ao oponente. As ameaças poderão permitir uma avaliação mútua do tamanho do oponente. Verifica-se que as geometrias de interacção com uma probabilidade de ocorrência significativamente elevada envolvem contacto visual directo. Se esta observação estiver correcta então seria lógico pressupor que nestes contextos fossem mais frequentes as exhibições de barbatanas em ameaça do que interações mais intensas, com custos físicos provavelmente superiores. Na realidade, é precisamente isto que acontece nas interações agonísticas entre *L. trigloides*, em que o comportamento mais frequente é a “ameaça”, conforme foi verificado anteriormente.

Keeley & Grant (1993) sugerem, num trabalho com ciclídeos, que os vencedores normalmente atacam primeiro ou então apresentam comportamentos mais violentos do que os derrotados. O peixe que ataca primeiro parece indicar a sua motivação para lutar o que pode constituir um sinal de disponibilidade para escalar o combate. Também no caso de *L. trigloides* parece existir uma relação directa entre a condição de iniciar um combate e um desfecho favorável deste. A influência da iniciativa no desfecho

de um potencial encontro seria relativamente previsível, em grupos em que os indivíduos permanecem juntos durante um período razoável. Estes vão adquirindo informação sobre a capacidade de luta dos outros membros do grupo e, portanto, não faria sentido um indivíduo iniciar um combate cujo desfecho mais provável seria a sua derrota. Este resultado permite pressupor que o início de uma interacção agonística entre dois peixes envolve provavelmente uma avaliação recíproca das capacidades físicas do antagonista (Maynard-Smith, 1989).

As posturas de “submissão” em *L. trigloides* são dirigidas para o substrato. Segundo Tinbergen & Moynihan (1952 in Oliveira, 1995) estas posturas teriam o objectivo de ocultar as principais armas e/ou os estímulos desencadeadores de agressão no oponente, o que se verifica quando estes indivíduos se orientam para o substrato, ocultando a boca e recolhendo as barbatanas. Este tipo de comportamento preserva a região ventral, que é provavelmente a zona mais frágil do corpo destes animais.

O combate com “bater de dentes” surge como um dos comportamentos mais raros, pressupõe contacto directo, mas cuja execução não revela assimetria até ao momento da sua conclusão. De facto, o carácter do comportamento pouco frequente e de execução simultânea por ambos os oponentes (que se podem avaliar em termos de potencial ou motivação), parece apontar para uma resolução última do conflito através de uma escalada acentuada. Após este comportamento existem duas respostas comportamentais possíveis: uma que visa manter o confronto e, eventualmente, vencê-lo (“bater de dentes” – única resposta que ocorre mais vezes do que seria de esperar ao acaso); e outra que procura escapar a um desfecho mais desfavorável (“afastamento” e “fuga” – que terminaa interacção). Este tipo de respostas pode também indicar que, durante a execução deste comportamento, existe uma avaliação clara do potencial de cada um dos oponentes.

Nas interacções agonísticas mais prolongadas é possível observar uma alteração dos padrões de coloração ficando os antagonistas, de um modo geral, mais

escuras. A intensidade desta coloração pode variar rapidamente (em alguns segundos) e pode funcionar como um sinal social indicador da motivação agonística do indivíduo. No entanto, esta mudança de cor pode também ser observada quando o peixe permanece algum tempo numa zona escura. Da mesma forma, quando um indivíduo perde um confronto, adopta em geral uma coloração mais clara, ficando com um padrão de maior contraste entre as zonas claras e escuras do corpo.

Alguns dos comportamentos agonísticos descritos foram também observados em mergulho em situações que envolviam a disputa de alimentos e o acesso a abrigos, pelo que não deverão ser artefactos da observação em aquário, podendo desempenhar um papel importante na sobrevivência destes indivíduos. Deste tipo de comportamentos foram apenas observados em meio natural, “ameaças” e “afastamentos”, precisamente os mais frequentes nas interações observadas em aquário, e também “aproximações”. O que deverá constituir um artefacto da observação em aquário é a frequência com que estas interações agonísticas ocorrem, dado que as condições em aquário são muito diferentes das que se observam em meio natural. É importante salientar que na natureza os indivíduos de *L. trigloides* parecem dispender grande parte do seu tempo em repouso em abrigos ou em alimentação.

O carácter preliminar dos resultados aqui apresentados torna essencial a continuidade de duas vertentes deste trabalho: as observações comportamentais em laboratório, visando uma amostragem mais representativa das interações agonísticas; e as observações destes peixes no seu meio natural, com o objectivo de aprofundar os nossos conhecimentos acerca da sua eco-etologia.

V - BIBLIOGRAFIA

- Alados, C.L.; Escos, J.M. & Emlen, J.M. 1996. Fractal structure of sequential behaviour patterns: an indicator of stress. *Animal Behaviour*, (51): 437-443.
- Almada, V.C.; Barata, E.; Gonçalves, E. & Oliveira, R. 1990. On the breeding season of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae) at Arrábida, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **70**: 913-916
- Almada, V.C.; Dores, J.; Pinheiro, A.; Pinheiro, M. & Santos, R.S. 1983. Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Memórias do Museu do Mar*, série zoológica (II), **24**: 1-167
- Almada, V.C.; Garcia, G. & Santos, R.S. 1987. Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* Cuvier (Pisces: Blenniidae) da costa Portuguesa. *Análise Psicológica* (V), **2**: 261-280
- Almada, V.C. & Oliveira, R. 1997. Sobre o uso de estatística de simulação em estudos de comportamento. *Análise Psicológica*, (XV), **1**: 97-109
- Almada, V.C.; Oliveira, R.; Gonçalves, E.; Almeida, A. & Barata, E. 1993. A new Northern limit for the distribution range of *Lipophrys canevai* (Pisces: Blenniidae) in the Atlantic ocean. *Arquivos do Museu Bocage*, nova série (II), **23**: 403-408
- Almada, V.C. & Santos, R.S. 1995. Parental care in the rocky littoral: adaptation and exaptation in Atlantic and Mediterranean blennies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **5**: 23-37

- Bath, H. 1976. Revision der Blenniini (Pisces: Blenniidae). *Senckenbergiana Biologica*, **57**: 167-234
- Cordeiro, M.S. 1976. *Contribuição para o estudo da vegetação marinha da praia das Avencas - Parede (andar litoral)*. Relatório de estágio de licenciatura, FCUL, Lisboa.
- Dunne, J. 1977. Littoral and benthic investigations on the West coast of Ireland – VII. (Section A: faunistic and ecological studies). The biology of the shanny, *Blennius pholis* L. (Pisces) at Carna, Connemara. *Proceedings of the Royal Irish Academy (B)*, **77**: 207-226
- Eastabrook, C.B. & Eastabrook, G.F. 1989. ACTUS: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. *Historical Methods*, **22**: 5-8
- Fives, J.M. 1980. An account of the eggs and developmental stages of montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* (L.), with notes on the reproductive behaviour of the adults. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**: 749-757
- Gibson, R.N. 1967. Experiments on the tidal rhythm of *Blennius pholis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **47**: 97-111
- Gibson, R.N. 1968. The agonistic behaviour of juvenile *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Behaviour* **132**: 192-217
- Gibson, R.N. 1971. Factors affecting the rhythmic activity of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Animal Behaviour* **19**: 336-343.
- Gibson, R.N. 1972. The vertical distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *Journal of Animal Ecology*, **41**: 189-207
- Gibson, R.N. 1982. Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **20**: 363-414

- Gonçalves, E.J. 1997. *Etologia, Ecologia e Biologia da Reprodução de Blenióides (Teleostei, Blennioidei)*. Tese de Doutoramento, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa. pp. 142
- Gonçalves, E.J.; Almada, V.; Oliveira, R.F. & Santos, A.J. 1996. Female mimicry as a mating tactic in males of the Blenniid fish *Salaria pavo*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 76: 529-538
- Guitel, F. 1893. Description des orifices génito-urinaires de quelques *Blennius*. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 3e série* 1: 611-658
- Heymer, A. 1982. Le comportement pseudo-amphibie de *Coryphoblennius galerita* et *Blennius trigloides*. *Revue Française d'Aquariologie* 9(3): 91-96
- Illich, I.P. & Kotrschal, K. 1990. Depth distribution and abundance of northern Adriatic littoral rocky reef blennioid fishes (Blenniidae and *Tripterygion*). *Marine Ecology (PSZNI)*, 11(4): 277-289
- Keeley, E.R. & Grant, J.W.A. 1993. "Visual information, resource value, and sequential assessment in convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contest". *Behavioural Ecology* (4): 345-349
- Koppel, V.H. 1988. Habitat selection and space partitioning among two Mediterranean blenniid species. *Marine Ecology (PSZNI)* 9: 329-346
- Laming, P.R.; Funston, C.W.; Roberts, D. & Armstrong, M.J. 1982. Behavioural, physiological and morphological adaptations of the shanny (*Blennius pholis*) to the intertidal habitat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 62: 329-338
- Mann, B.Q. & Buxton, C.D.; 1992. Diets of *Diplodus sargus capensis* and *Diplodus cervinus hottentotus* (Pisces: Sparidae) on the Tsitsikamma coast, South Africa. *Koedoe* 45 (2): 27-36.

- Martin, P. & Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide* 2nd edition. Cambridge University Press, 222 pp. Cambridge
- Maynard Smith, J. 1989. *Evolution and the theory of Games*. Cambridge University Press. 224 pp. Cambridge
- Milton, P. 1983. Biology of littoral blennioid fishes on the coast of south-west England. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **63**: 223-237
- Oliveira, R.F. 1995. *Etologia social e endocrinologia comportamental da tilápia oreochromis mossambicus (Teleostei, Cichlidae)*. Tese de doutoramento. Faculdade de Ciências de Lisboa. pp. 488
- Qasim, S. Z. 1956. The spawning habits and embryonic development of the shanny (*Blennius pholis* L.). *Proceedings of the Zoological Society of London* **127**: 79-93
- Qasim, S. Z. 1957. The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Proceedings of the Zoological Society of London* **128**: 161-206
- Fagen, R.M. & Young, D.Y. Temporal patterns of behaviour: durations, intervals, latencies and sequences. Ed. by P.W. Colgan. Cap. 4, pp. 79-114
- Santos, R.S. 1989. Observações sobre os intervalos de desenvolvimento de *Parablennius sanguinolentus* (Pallas) (Pisces: Blenniidae) dos Açores: períodos embrionário, larvar e juvenil. *Arquivos do Museu bocage*, (I)**19**: 293-310
- Santos, R.S. 1992. *Behavioural ecology, phenology and ethology of intertidal Blenny, Parablennius sanguinolentus parvicornis (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes 1836) (Pisces: Blenniidae) from the Azores*. Tese de Doutoramento, Universidade de Liverpool. pp. 293

- Santos, R.S.; Nash, R.D. & Hawkins, S.J. 1994. Fish assemblages on intertidal shores of the island of Faial, Azores. *Arquipélago Life and Marine Sciences*, (12), A: 87-100
- Soljan, T. 1932. *Blennius galerita* 1. Poisson amphibien des zones supralittorale de l'Adriatique. *Acta Adriatica*, (I)2: 1-15
- Sunobe, T. & Nakazono, A. 1993. Sex changes in both directions by alteration of social dominance in *Trimma okinawae* (Pisces: Gobiidae). *Ethology*, (94): 339-345
- Zander, C.D. 1986. Blenniidae. Pp. 1096-1112. In: Whitehead, P.J.P.; M.L. Bauchot; J.-C. Hureau; J. Nielsen & E. Tortonese (Eds.) 1986. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris