

1120

DM  
PERE/AM.1

INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA  
MESTRADO EM ETOLOGIA

Tese de Mestrado

ESTUDO COMPARATIVO DO COMPORTAMENTO  
REPRODUTOR DE ESPÉCIES DO GÉNERO  
*ACHONDROSTOMA* (PISCES, CYPRINIDAE)

Orientador: Prof. Doutor Vítor Almada

Instituto Superior de Psicologia Aplicada



17074

Ana Martins Pereira - 13488

2007

C,

Instituto Superior de Psicologia Aplicada

17074

23/4/07

## **Agradecimentos**

Ao Prof. Doutor Vitor Almada pela excelente orientação, pelo apoio e disponibilidade que me proporcionou ao longo deste trabalho.

À Mestre Joana Robalo, pela forma como disponibilizou a inclusão neste trabalho de estudos por ela realizados, e pelo incentivo que me transmitiu.

Ao José Faria, pela disponibilidade que mostrou em ajudar-me no que se refere aos esquemas de comportamentos.

## Índice

Introdução.....	1
Metodologia.....	7
Resultados.....	9
Discussão.....	17
Referências bibliográficas.....	25

## Resumo

O presente trabalho pretendeu contribuir para o conhecimento do comportamento reprodutor do género *Achondrostoma* Robalo, Almada, Levy & Doadrio, 2007. Foram analisadas sequências de comportamentos reprodutores em *A. occidentale* (Robalo, Almada, Santos, Moreira & Doadrio, 2005), em *A. oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005) e numa população de híbridos de duas espécies deste género. Descreveram-se os comportamentos observados nos três grupos e, em alguns casos, foram quantificadas as suas durações. Verificou-se que os comportamentos exibidos eram no essencial os mesmos, diferindo na sua frequência. Assim, em *A. occidentale* as desovas duraram menos tempo e as fêmeas foram na maioria dos casos pressionadas contra uma superfície rígida durante as desovas, ao passo que em *A. oligolepis* as desovas foram mais lentas e o comportamento de pressionamento das fêmeas foi observado muito raramente. Por outro lado, observou-se em *A. occidentale* um comportamento das fêmeas provavelmente de chamamento dos machos, o que já tinha sido descrito em *Iberochondrostoma lusitanicum* (Collares-Pereira, 1980), uma espécie próxima filogeneticamente. Em *A. oligolepis*, foi observado um comportamento dos machos de bloqueio do movimento das fêmeas, observado também em machos de *I. lusitanicum* no mesmo contexto e que será provavelmente homólogo. Na população de híbridos, as desovas tiveram durações muito mais curtas, e os comportamentos exibidos foram predominantemente os descritos como mais rápidos. Os resultados foram discutidos em termos de estratégias de reprodução e do papel das fêmeas na evolução dos comportamentos reprodutores, assim como em termos de caracterização do comportamento do clade e das diferenças ecológicas das populações.

## Abstract

This study aims to contribute towards the knowledge of the reproductive behaviour of the genus *Achondrostoma* Robalo, Almada, Levy & Doadrio, 2007. Sequences of spawning behaviour of *A. occidentale* (Robalo, Almada, Santos, Moreira & Doadrio, 2005), *A. oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005) and of an *Achondrostoma* hybrid population were analysed. The observed behaviours were described and in some cases, their durations were quantified. The main differences were found in the frequencies of different behaviours. In *A. occidentale*, spawning lasted less

time and the females were, in most cases, pressed against a hard surface during the spawning process. In *A. oligolepis* the spawning was a slower process and the behaviour of pressing the females was rarely observed. In *A. occidentale* a special female behaviour has been observed, with the likely function of attracting males and initiating courtship. An apparently homologous behaviour had been described in *Iberochondrostoma lusitanicum* (Collares-Pereira, 1980), a phylogenetically related species. In *A. oligolepis* the males presented a behaviour that tends to block the way of females which is almost identical to a behaviour pattern present in the males of *I. lusitanicum*. In the hybrid population, spawning lasted for very short periods of time, and the exhibited behaviours were predominantly the ones described as the fastest. The results were discussed in terms of reproductive strategies and the role of the females in the evolution of these behaviours, as well as in terms of characterizing the behaviour of the clade and the ecological differences of the populations.

## Introdução

Os ciprinídeos constituem a família de peixes de água doce primários maior e com mais sucesso (Nelson, 2006). A família Cyprinidae tem uma distribuição muito abrangente, ocorrendo na Eurásia, África e América do Norte, e está apenas ausente na Austrália, Ilhas oceânicas e América Central e do Sul (Nelson, 2006).

Em relação à sua ecologia, este grupo ocorre em ambientes dulçaquícolas extremamente diversos, desde as torrentes de montanha e habitats árticos, até aos habitats tropicais. Os ciprinídeos revelaram-se extremamente plásticos do ponto de vista de evolução da sua história vital, ocorrendo numa gama surpreendentemente diversa de tamanhos, desde menos de 2 centímetros no estado adulto, até mais de 2 metros e mais de 10 quilogramas de peso (Winfield & Nelson, 1991; Nelson, 2006).

Do ponto de vista trófico, ocupam uma grande diversidade de nichos, existindo espécies omnívoras que se alimentam de insectos e de uma grande diversidade de pequenos organismos, espécies herbívoras, piscívoras, planctívoras, etc. (Winfield & Nelson, 1991; Nelson, 2006).

No que se refere à reprodução, todas as espécies deste grupo são ovíparas e têm fertilização externa. No entanto, têm comportamentos reprodutores muito diversificados - a par de espécies que fazem desovas colectivas, envolvendo agregações de grande número de machos e fêmeas, existem espécies em que os machos defendem territórios de reprodução, cortejando activamente cada fêmea que atraem para a área de substrato que defendem (Breder & Rosen, 1966). Em algumas espécies, os machos constroem ninhos, escavando ou amontoando cascalho, de modo a criar marcas conspícuas no substrato e atraindo fêmeas para essas estruturas. Em certos casos, não se limitam a defender territórios e a construir ninhos, exibindo igualmente cuidados parentais, limpando e defendendo os ovos contidos no ninho (Johnston, 1999). Noutras espécies, o macho, em vez de defender um território no substrato, defende um mexilhão de água doce, e corteja as fêmeas, as quais desovam no sifão inalante do mexilhão, de modo que os embriões se desenvolvem na cavidade paleal do molusco (Smith et al., 2004). Em grande parte das espécies que defendem territórios e constroem ninhos está documentada a existência de "sneakers", machos que aproveitam a actividade de corte

dos outros para lançar esperma junto às fêmeas que desovam, participando assim na fertilização dos ovos (Smith et al., 2004).

É possível, assim, verificar que neste grupo uma grande diversidade de espécies é acompanhada por uma grande diversidade de padrões de comportamento, formas de alimentação e histórias vitais, que tornam os ciprinídeos um dos grupos de peixes mais interessantes para estudos de evolução do comportamento.

Na Península Ibérica a fauna piscícola de água doce é dominada por ciprinídeos e pode ser caracterizada por um elevado nível de endemismos, um pequeno número de géneros e um grande número de espécies por género (Doadrio, 2001).

O reduzido número de géneros e a prevalência de um elevado número de endemismos são resultado do isolamento da Península Ibérica, devido quer à existência de barreiras geográficas que impossibilitaram ou dificultaram seriamente a colonização desta região após a formação dos Pirinéus, quer a estar rodeada de água salgada, impossibilitando a colonização de novas bacias por peixes estenohalinos.

Os ciprinídeos invadiram a Europa no Oligocénico, a partir da Ásia, quando o estreito de Turgai, formação marinha que separava os dois continentes, secou, permitindo a circulação de animais e plantas terrestres e de água doce entre os dois continentes (Briggs, 1995). Os primeiros fósseis deste grupo na Península são do Oligocénico (Cabrera & Gaudant, 1985). No Miocénico, os ciprinídeos tinham já colonizado a parte ocidental da Península, o que foi demonstrado pela presença de fósseis deste grupo em camadas miocénicas na zona de Santarém (Gaudant, 1977). Posteriormente, a orogenia pirenaica foi progressivamente criando uma barreira que isolou a Península Ibérica do corpo principal do Continente Europeu. A evolução dos ciprinídeos da Península parece desta forma ter-se baseado, a partir do Miocénico, nos stocks que tinham anteriormente colonizado a Península, e não na entrada de novas vagas de colonizadores.

Para compreender cabalmente este processo, é importante referir que no Miocénico a inclinação predominante na Península Ibérica era diferente da actual, de modo que grande parte das linhas de água, em vez de drenarem para o mar como fazem hoje, corriam para um grande número de lagos endorreicos no interior da Península. Criou-se

assim uma grande diversidade de ambientes fluviais e lacustres que propiciaram a diversificação das diferentes linhagens de ciprinídeos e a formação de ligações entre bacias hoje isoladas (Robalo et al., 2006). No Pliocénico, a península basculou progressivamente para oeste, de modo que a maior parte das linhas de água passou a correr para o Atlântico, iniciando-se a formação da rede hidrográfica actual.

Encontramos, portanto, na Península uma fauna muito diversificada em número de espécies formadas por um pequeno número de "linhagens fundadoras", num território quase isolado do resto da Europa. Este isolamento, que fez com que a Península, em termos evolutivos, fosse semelhante a uma ilha no que se refere aos seus peixes de água doce, parece ter sido pontualmente quebrado por dois processos diferentes, cuja importância relativa carece ainda de ser avaliada - a captura de rios e as regressões marinhas.

Durante a evolução tectónica de uma área montanhosa como os Pirinéus, acontece com alguma frequência que processos de erosão ou mudanças na inclinação do terreno levam um curso de água que fluía para um determinado rio a mudar de rumo, tornando-se afluente de outro sistema. Esta "captura" de afluentes que pertenciam a outros rios pode ter permitido a passagem de peixes entre áreas que correspondem às zonas francesas e espanholas dos Pirinéus. Este processo foi provavelmente importante na dispersão dos ciprinídeos em muitas áreas da Península.

Por outro lado, o isolamento deve ter sido quebrado em períodos de regressão marinha acentuada, como os que ocorreram durante os máximos glaciares. Com descidas do nível do mar superiores a 120 metros, o que aconteceu durante as grandes glaciações, parte da plataforma continental ficou a descoberto. Deste modo, no que hoje é fundo marinho parecem ter existido planícies costeiras que facilitaram a formação de deltas, para onde convergiram diferentes cursos de água e até alguns grandes rios hoje submersos, dos quais muitos dos rios actuais eram meros afluentes. Este é o caso dos cursos de água do norte de Portugal entre o Douro e o Minho, que parecem ter desaguado num único rio actualmente submerso. No entanto, os contactos proporcionados pelas regressões marinhas parecem ter sido relativamente limitados, sendo especialmente importantes entre zonas adjacentes, como é possivelmente o caso das zonas costeiras do nordeste e do sul de Espanha (Robalo et al., 2007).

Uma parte substancial da diversidade da Península Ibérica corresponde a peixes que tradicionalmente se incluíam no género *Chondrostoma* (Doadrio & Carmona, 2003). O número de espécies que eram incluídas neste género varia na literatura consoante a utilização de dados morfológicos e osteológicos ou dados moleculares (Robalo et al., 2007). Dada esta discrepância, Robalo et al. (2007) reexaminaram este género, utilizando dados moleculares relativos aos genes mitocondriais *cyt b*, 12S, 16S, d-loop, RNAt-Phe e ao gene nuclear beta-actina, e mapearam as características morfológicas tradicionalmente utilizadas no diagnóstico do género (presença/ausência de estojo córneo, posição e arqueamento da boca, número de escamas na linha lateral e número de raios nas barbatanas dorsal e anal). Cruzando estes dois tipos de informação, concluíram que se o género fosse definido exclusivamente com base em características morfológicas, este seria parafilético, dado que verificaram que as características utilizadas tradicionalmente são extremamente lábeis e evoluíram provavelmente diversas vezes, ao passo que se fossem apenas utilizadas características genéticas, esta definição tornar-se-ia pouco operacional, pelo que propuseram a criação de 5 novos géneros, suportados por dados moleculares e morfológicos (Robalo et al., 2007). Destes, três são constituídos por espécies endémicas da Península Ibérica: o género *Achondrostoma*, que inclui as espécies *Achondrostoma arcasii* (Steindachner, 1866), *Achondrostoma oligolepis* (Robalo, Doadrio, Almada & Kottelat, 2005), *Achondrostoma occidentale* (Robalo, Almada, Santos, Moreira & Doadrio, 2005); o género *Iberochondrostoma*, que inclui as espécies *Iberochondrostoma lemmingii* (Steindachner, 1866), *Iberochondrostoma lusitanicum* (Collares-Pereira, 1980), *Iberochondrostoma oretanum* (Doadrio & Carmona, 2003), *Iberochondrostoma almacai* (Coelho, Mesquita, Collares-Pereira, 2005); e o género *Pseudochondrostoma*, que inclui as espécies *Pseudochondrostoma polylepis* (Steindachner, 1865), *Pseudochondrostoma willkommi* (Steindachner, 1866) e *Pseudochondrostoma duriense* (Coelho, 1985).

Embora a caracterização destas espécies em termos genéticos e taxonómicos tenha sido alvo de grande investimento científico, algumas situações continuam ainda por clarificar. Num trabalho que estudou a paleogeografia do género *Achondrostoma*, Robalo et al. (2006) verificaram que *A. oligolepis* e a população do centro de Espanha de *A. arcasii* formam um grupo monofilético. No entanto, verificaram que este clade se

encontra ligado a um outro, também monofilético, composto por duas populações: uma da Estremadura portuguesa, entre Torres Vedras e Mafra, que veio a ser descrita como *A. occidentale* (Robalo et al., 2005) e outra da região da Galiza e Minho, tradicionalmente descrita como *A. arcasii*. Concluem neste trabalho que esta última linhagem deve corresponder a duas novas espécies (uma já descrita) com um ancestral comum que no passado terá tido uma distribuição abrangente, na parte oeste da Península Ibérica, e que estas espécies correspondem a populações isoladas que evoluíram separadamente (Robalo et al., 2006; Doadrio & Carmona, 2004).

Se no que se refere a aspectos da taxonomia ainda há algumas situações a esclarecer, no que respeita à biologia deste grupo, nomeadamente relativamente à reprodução, muito poucos estudos foram feitos. São de salientar os trabalhos realizados sobre comportamento alimentar (Lobón-Cervia & Rincón, 1994), sobre crescimento e reprodução (Rincón & Lobón-Cervia, 1989; Herrera & Fernandez-Delgado, 1994) e sobre utilização de microhabitats em juvenis (Rincón et al., 1992) e em adultos (Grossman & de Sostoa, 1994) em *A. arcasii*; sobre crescimento e reprodução (Velasco et al., 1990; Fernandez-Delgado & Herrera, 2005) em *I. lemmingii*; sobre crescimento e parâmetros populacionais (Lorencio et al., 1985), comportamento alimentar (Magalhães, 1993), comportamento social (Robalo et al., 2003) e utilização de microhabitats (Santos et al., 2004) em *P. polylepis*; e sobre migração e reprodução (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio, 1992) e comportamento alimentar (Bellido et al., 1989) em *P. willkommi*.

Em termos de conservação, este tipo de trabalhos, nomeadamente acerca da ecologia, comportamento reprodutor, história vital, dinâmica de populações e utilização de habitats, é de extrema importância. Também os estudos acerca de filogenia de grupos de espécies podem ser decisivos em termos de estratégias de conservação, já que uma das maneiras de conhecer as estratégias reprodutivas em espécies pouco estudadas é através do conhecimento do comportamento de espécies próximas filogeneticamente (Brooks et al., 1992).

Das espécies dos géneros *Pseudochondrostoma*, *Achondrostoma* e *Iberochondrostoma*, apenas em *I. lusitanicum* foi descrito o comportamento reprodutor. Nesta espécie, a territorialidade está ausente e não se observaram comportamentos agonísticos entre

machos durante a reprodução. A estratégia desta espécie corresponde à descrita como mais primitiva em ciprinídeos (Carvalho et al., 2003).

No sentido de contribuir para este tipo de estudos, este trabalho tem como objectivo comparar o comportamento reprodutor de *Achondrostoma occidentale* e *Achondrostoma oligolepis*. Estudou-se ainda o comportamento reprodutor de uma população de híbridos de *A. oligolepis* e de *A. sp.*, a espécie do Minho e Galiza tradicionalmente descrita como *A. arcasii*, mas que constitui uma nova espécie ainda por descrever. Esta população de híbridos ocorre no rio Coura e pensa-se que será devida a uma ligação do rio Âncora com o rio Minho, que permitiu que *A. oligolepis* e a espécie do género *Achondrostoma* da Galiza co-existissem no mesmo habitat, formando uma cintura de híbridos, o que é frequente ocorrer em ciprinídeos (Elvira et al., 1990; Gante et al., 2004).

Dado que *A. occidentale* se encontra criticamente em perigo (Robalo et al., 2005) e segundo o livro vermelho dos vertebrados de Portugal, *A. oligolepis* tem o estatuto de em perigo (Cabral et al., 2005), espera-se que este trabalho, ao proporcionar conhecimentos de base sobre a reprodução destas espécies, possa constituir um contributo útil para as estratégias de conservação destes peixes.

## Metodologia

Quatorze indivíduos adultos de *A. occidentale*, capturados no rio Sizandro, 11 indivíduos adultos de *A. oligolepis*, capturados no rio Zela e 51 indivíduos adultos da população híbrida do rio Coura foram mantidos em cativeiro em aquários de 90, 90 e 400 litros respectivamente, colocados no exterior e, portanto, sujeitos a condições de temperatura e luminosidade naturais. Os aquários, com o fundo com cascalho e com plantas, estiveram equipados com filtros biológicos. Os peixes foram alimentados com ração comercial para peixes de aquário em flocos. Foram efectuadas filmagens com uma câmara Sony Hi8 CCD-V600 no quadro de uma investigação mais alargada, das quais foram utilizadas neste trabalho as correspondentes ao período reprodutor. Das filmagens disponíveis foram seleccionadas para análise fina para *A. occidentale* aproximadamente 5 horas de imagens correspondentes à observação de comportamentos de acasalamento e postura para esta espécie, realizadas nos dias 12, 13 e 14 de Maio de 2004. Nestes dias, as temperaturas registadas foram de 19°C. Para a espécie *A. oligolepis*, foram seleccionadas para análise 2 horas de filmagens, realizadas nos dias 25 e 26 de Abril de 2000, em que a temperatura registada foi de 17 °C. Finalmente, para a população híbrida do rio Coura, foram seleccionadas 3 horas de filmagem de comportamentos reprodutores, realizadas nos dias 8 e 9 de Junho de 2004, em que as temperaturas do aquário eram de 24°C.

Estas imagens foram escolhidas pelo facto de existirem comportamentos de acasalamento e postura focados com nitidez, o que permitiu uma análise detalhada, utilizando-se a imagem parada ou o movimento lento para esclarecer em pormenor os movimentos feitos.

Com estas filmagens foi possível observar 30 sequências reprodutivas completas (isto é, que culminaram numa desova) em *A. occidentale* e na população híbrida do Coura, assim como 17 em *A. oligolepis*.

Nestas sequências foram identificados os comportamentos específicos de machos e fêmeas, assim como quantificados, para cada sequência, o número de indivíduos que participou, a ocorrência e duração dos comportamentos exibidos, a duração da sequência e o local em que foi realizada a postura.

Apesar do dimorfismo sexual nestas espécies não ser muito acentuado, os machos tendem a ter o corpo mais esguio, as barbatanas pares mais longas que as fêmeas e a coloração avermelhada na base das barbatanas tendencialmente mais forte do que as fêmeas (Collares-Pereira, 1983). No entanto, no momento da reprodução, a diferença mais conspícua e que se podia utilizar mais facilmente nas filmagens relacionava-se com o facto de as fêmeas maduras se apresentarem com o abdómen mais dilatado que os machos, devido à presença dos ovos prontos a serem emitidos.

Em todos os casos os comportamentos de desova foram verificados, recolhendo-se após a filmagem a camada superficial do substrato, sendo os ovos aderentes ao areão colhidos e incubados a salvo da predação dos próprios peixes. Em todos os casos se verificou que havia grande número de ovos no areão, e que estes se encontravam fertilizados, pelo menos em grande percentagem, tendo originado embriões viáveis.

Para além de uma análise comparativa descritiva, foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis, através do software SPSS, versão 15. Para comparações múltiplas, foi utilizado o teste não paramétrico descrito por Siegel e Castellan (Siegel & Castellan, 1988). Foi ainda utilizado o teste de qui-quadrado de independência para comparar as frequências dos diferentes comportamentos que ocorreram nas desovas das três populações, assim como a distribuição entre locais e formas de desova nos três grupos. A significância deste teste foi avaliada através de estatísticas de simulação, utilizando o programa TESTMAT (Almada, 1998). Este programa é uma implementação em linguagem C do algoritmo do programa ACTUS desenvolvido por Estabrook e Estabrook (1990). Uma discussão da aplicação deste tipo de algoritmos à análise de dados comportamentais encontra-se em Almada & Oliveira (1997).

## Resultados

O início da reprodução destas espécies em cativeiro é facilmente observável, quer devido a mudanças no comportamento, quer por haver um aumento considerável na actividade destes peixes, tanto em termos de movimentação, como em termos de interações entre indivíduos.

O início das sequências reprodutivas em *A. oligolepis* e em *A. occidentale* parece ser feito tipicamente por machos. Estes aproximam-se de uma fêmea e começam a dar-lhe toques na região ventral ou na cabeça. No entanto, nos híbridos do Minho, em aproximadamente metade dos casos em que foi possível observar quem iniciou as sequências reprodutoras, foram as fêmeas a fazê-lo, aproximando-se dos machos e dando-lhes toques na cabeça. Nos três grupos, o fim das sequências foi determinado pelo afastamento das fêmeas.

A duração das sequências observadas foi diferente nos três grupos: em *A. occidentale*, as sequências em média duraram 15,8 segundos, com um desvio-padrão de 10,4 segundos, em *A. oligolepis* 10,9, com um desvio-padrão de 7,2 segundos, e nos híbridos do Minho 5 segundos, com um desvio-padrão de 2,8 segundos. Por se ter verificado que não havia homogeneidade de variâncias, utilizou-se um teste não-paramétrico para comparação dos três grupos. As diferenças entre grupos são estatisticamente significativas ( $H=33,175$ ;  $p<0,01$ ). Comparando os grupos dois a dois através do teste de comparação de amostras independentes descrito por Siegel e Castellan, constata-se que as diferenças significativas referem-se aos pares *A. occidentale* e a população de híbridos ( $T=190,14$ ;  $p<0,05$ ) e entre população de híbridos e *A. oligolepis* ( $T=142,79$ ;  $p<0,05$ ). Entre *A. oligolepis* e *A. occidentale*, as diferenças não são significativas ( $T=80,76$ ;  $p>0,05$ ).

Em relação à forma como foram realizadas as posturas, verificou-se que estas tanto podem ser feitas movimentando-se as fêmeas de forma a pressionar o seu corpo contra o substrato ou qualquer superfície rígida (este movimento pode ser devido aos machos encaminharem a fêmea neste sentido ou não), como o corpo da fêmea não ser aparentemente pressionado contra qualquer superfície. A distribuição destes dois tipos de comportamento revelou não ser independente entre os três grupos ( $X^2 = 29,67$ ;

g.l.=2;  $p < 0,01$ ; número de vezes que o qui-quadrado observado foi menor ou igual que o simulado: 0). Assim, em *A. occidentale*, constata-se que a frequência das posturas em que a fêmea foi pressionada contra uma superfície foi significativamente alta ( $p < 0,01$ ). Por outro lado, em *A. oligolepis*, aproximadamente metade das posturas foram efectuadas com a fêmea pressionada contra o substrato, e na população de híbridos a frequência deste comportamento foi significativamente baixa ( $p < 0,01$ ) (Tabela 1).

Grupo	Fêmea pressionada contra superfície rígida durante a desova	Fêmea não pressionada contra superfície rígida durante a desova
<i>A. occidentale</i> (N=30)	80%	20%
<i>A. oligolepis</i> (N=17)	47%	53%
Híbridos do Minho (N=30)	10%	90%

Tabela 1 – Forma como foram realizadas as posturas por grupo, em percentagem.

Os locais onde foram realizadas as posturas, independentemente da forma como foram feitas, também variaram entre os três grupos: por um lado, apenas em *A. occidentale* se observaram desovas realizadas em plantas, por outro, nesta espécie não se verificaram desovas na coluna de água, ao passo que nos outros dois grupos tais comportamentos foram observados (Tabela 2).

Grupo	Fundo	Plantas	Coluna de água
<i>A. occidentale</i> (N=30)	80%	20%	0%
<i>A. oligolepis</i> (N=17)	94%	0%	6%
Híbridos do Minho (N=30)	83%	0%	17%

Tabela 2 - Locais onde foram realizadas as desovas por grupo

A proporção de fêmeas e machos que participou nas desovas foi semelhante nos três grupos: para cada fêmea estavam presentes em média 3 machos (Tabela 3). Embora o número de machos por fêmea fosse semelhante nos três grupos, em cada episódio de postura mais do que uma fêmea podia estar a desovar, o que dava origem à formação de grupos maiores. Assim, enquanto em *A. occidentale* o número de peixes que participou nas desovas foi em média 6, e o mais frequente foi estarem 4 peixes envolvidos nas desovas, em *A. oligolepis* e na população híbrida do Minho o número de peixes a participar nas desovas foi em média o mesmo, mas o mais frequente foi estarem respectivamente 6 e 5 peixes envolvidos nas desovas. É interessante referir que o máximo de peixes que participou numa desova em *A. occidentale* foi 10, em *A. oligolepis* foi 11, e na população híbrida do Minho foi 18 (Tabela 3). Nestas situações, em que o número de peixes envolvidos foi grande, tornou-se difícil observar os comportamentos específicos de cada sexo, dado que os movimentos foram muito rápidos e o número de peixes a aproximar-se e a afastar-se foi elevado. A formação destes grupos grandes de peixes ocupou 45% do tempo das sequências em *A. occidentale*, 63% em *A. oligolepis* e 27% na população híbrida do Minho. No entanto, foi possível observar que na população de híbridos do Minho e em *A. oligolepis* estes grupos foram formados, pelo menos algumas vezes, por dois sub-grupos, cada um formado por uma fêmea e vários machos, que se juntaram.

		média	desvio-padrão	moda	máximo	mínimo
Proporção machos/fêmeas	<i>A. occidentale</i>	3,5	1,5	3	8	1
	<i>A. oligolepis</i>	3,2	1,8	5	6	1
	Híbridos Minho	2,9	1,8	1	8	0,5
Nº peixes que participaram na desova	<i>A. occidentale</i>	5,6	2,2	4	10	2
	<i>A. oligolepis</i>	6,1	2,3	6	11	2
	Híbridos Minho	5,5	3,4	5	18	2

Tabela 3 – Medidas descritivas relativas à proporção de machos por fêmea e ao número de peixes que participou nas desovas por grupo

Por os comportamentos observados durante a reprodução nos vários grupos serem muito rápidos e relativamente complexos, optou-se por efectuar uma descrição detalhada, que se encontra na Tabela 4. Na Tabela 5 apresenta-se para os comportamentos quantificados em termos de períodos de tempo a média da percentagem de tempo de desovas a que corresponde e a proporção de desovas em que ocorreu.

Comportamento	Descrição	Espécies em que ocorre
Perseguição	Um ou mais machos nadam atrás de uma fêmea em fuga, mantendo-se numa posição em que a cabeça fica ao nível da zona abdominal da fêmea ou mais atrás	<i>A. occidentale</i> , <i>A. oligolepis</i> e população híbrida do Minho
Natação lado a lado	Um ou mais machos nadam lado a lado com uma fêmea, mantendo o seu corpo ao mesmo nível ou ligeiramente atrás do corpo dela. Durante este movimento, o corpo da fêmea é pressionado pelo do(s) macho(s), que no caso de serem mais que um podem posicionar-se de lados opostos face ao corpo da fêmea ou manter-se no mesmo lado, sendo que neste caso apenas um está em contacto directo com a fêmea	<i>A. occidentale</i> e população híbrida do Minho
Seguir	Um ou mais machos nadam atrás de uma fêmea que se afasta, mantendo-se numa posição em que a cabeça fica ao nível da zona abdominal da fêmea ou mais atrás. Difere da perseguição por que a fêmea em vez de fugir, nadando rapidamente, executa uma natação lenta e sem manobras de fuga	<i>A. occidentale</i> , <i>A. oligolepis</i> e população híbrida do Minho
Como morta	Uma fêmea permanece com a parte ventral do corpo virada para cima ou com o eixo dorso-ventral na horizontal, enquanto machos lhe tocam com o focinho. A fêmea tende a estar parada. Interrompe por vezes a imobilidade, efectuando uma flexão única de grande amplitude do corpo que a faz deslocar-se uma certa distância, voltando a imobilizar-se	<i>A. occidentale</i>
Toque	Macho ou fêmea toca com o focinho na cabeça ou na zona ventral de um peixe de sexo oposto	Apenas foram observadas fêmeas a exhibir este comportamento em híbridos do Minho, que tocam na cabeça dos machos. Nas duas outras espécies estudadas, apenas os machos davam toques nas fêmeas, quer na cabeça quer na zona ventral destas. Muitas vezes um macho que segue uma fêmea efectua repetidamente estes toques. Embora nas filmagens e quando os

		movimentos são muito rápidos seja difícil detalhar em que parte do corpo da fêmea os toques foram efectuados, mesmo com a visualização dos filmes imagem a imagem, tem-se a impressão que em <i>A. occidentale</i> os toques são sobretudo na região abdominal enquanto nos híbridos do Minho são na região da cabeça
Natação em círculos	Macho nada por baixo de uma fêmea, que se encontra parada, fazendo um movimento circular	<i>A. oligolepis</i>

Tabela 4 – Etograma do comportamento reprodutor em *A. occidentale*, em *A. oligolepis* e na população híbrida do Minho.

	Perseguição		Natação lado a lado		Seguir		Como morta	
	média	freq.	média	freq.	média	freq.	média	freq.
<i>A. occidentale</i> (N=30)	13,3	26,7	0,8	20,0	18,1	30,0	5,7	10,0
<i>A. oligolepis</i> (N=17)	6,1	29,4	0,0	0,0	9,1	17,6	0,0	0,0
Híbridos Minho (N=30)	5,2	6,7	2,3	66,7	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabela 5 - Quantificação dos tempos ocupados por cada comportamento por desova nos três grupos.

Nota: os valores apresentados como média correspondem à média da percentagem de tempo ocupada por cada comportamento por desova e os de freq. à percentagem de desovas em que cada comportamento ocorreu.

A análise dos dados da tabela 5 mostrou que as frequências relativas dos vários comportamentos diferem significativamente nas três populações ( $X^2 = 34,53$ ,  $p < 0,01$ ; g. l.=6 ; número de vezes que o qui-quadrado observado foi menor ou igual que o simulado: 0). Constata-se que a Natação lado a lado é significativamente alta na população de híbridos ( $p < 0,01$ ) e significativamente baixa quer em *A. occidentale* ( $p > 0,05$ ), quer em *A. oligolepis* ( $p < 0,01$ ). Por outro lado, na população de híbridos, o Seguir é significativamente baixo ( $p < 0,01$ ).

Um dos comportamentos descritos, o “como morta” foi observado apenas em *A. occidentale* no que parece ter sido o início do período reprodutor. Este comportamento foi exibido apenas nas três primeiras sequências observadas, num total de 21 segundos, e tinha já ocorrido em sequências observadas que não culminavam em desovas e, portanto, não referidas aqui.

Embora tenha sido difícil a observação do número de toques envolvidos em cada desova, foi possível verificar que eles estiveram presentes em 50% das desovas observadas em *A. occidentale*, em 94% das desovas em *A. oligolepis* e em 30% das desovas nos híbridos do Minho. Comparando as frequências relativas com e sem toques, verifica-se que a sua distribuição não é homogênea entre as três populações ( $X^2= 25,72$ ;  $p<0,01$ ; g. l.=2; número de vezes que o qui-quadrado observado foi menor ou igual que o simulado: 0).

A natação em círculos foi apenas observada em *A. oligolepis* em sequências que não culminaram em desovas, pelo que não se apresenta aqui qualquer quantificação deste comportamento.

Embora não se tenham observado comportamentos agonísticos especializados entre machos, verificou-se que os machos disputavam a proximidade das fêmeas, empurrando outros machos ou afastando-se e voltando a aproximar-se numa posição mais próxima da fêmea. Este comportamento observou-se sobretudo nos híbridos do Minho, ocorrendo em 70% das desovas, embora também tivesse ocorrido em *A. occidentale*, com uma frequência de 53% e em *A. oligolepis*, em 12% das desovas observadas.

Após as desovas, foram observados nos três grupos, peixes a alimentarem-se dos ovos no substrato, nomeadamente os mesmos peixes que tinham acabado de desovar.

Uma vez descritos os comportamentos observados, vale a pena tentar sistematizar a informação, descrevendo aquilo que são as sequências características ou ilustrativas da reprodução de cada uma das três populações estudadas. Dado o reduzido número de sequências completas analisadas não se tentou uma análise estatística das mesmas,

apresentando-se apenas de forma esquemática os padrões mais frequentemente observados.

Assim, em *A. occidentale* na sequência mais frequentemente observada, um ou mais machos dão toques no abdômen de uma fêmea, que fogia e era perseguida. De seguida a fêmea pressiona o seu abdômen lateralmente no fundo e desova, sendo sempre seguida pelo(s) macho(s), que efectuam o mesmo movimento que a fêmea, embora sem pressionarem o corpo contra o substrato (Figura 1).

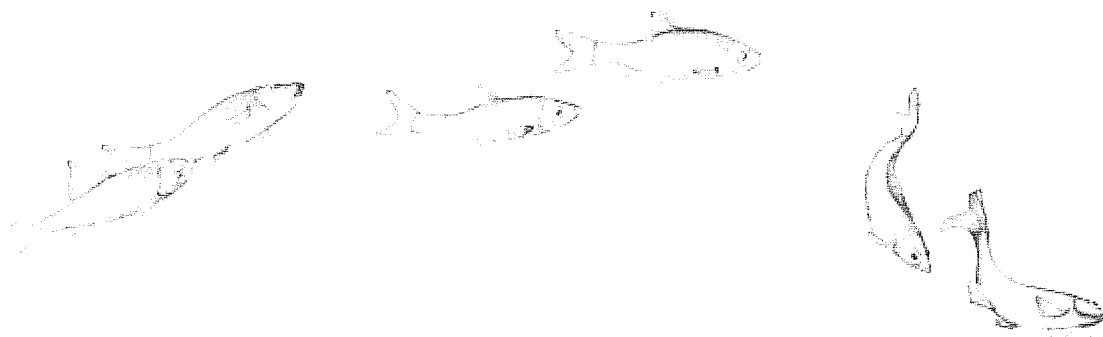


Figura 1 - Sequência característica da reprodução em *A. occidentale*.

Em *A. oligolepis*, a sequência mais frequente foi iniciada por um ou mais machos a darem toques no abdômen da fêmea, que fogia e era seguida ou perseguida pelos machos. De seguida esta fêmea juntamente com o(s) macho(s) desova junto ao substrato (Figura 2).



Figura 1 - Sequência característica da reprodução em *A. oligolepis*.

Na população híbrida do Minho, as sequências foram frequentemente iniciadas por uma fêmea a dar toques na cabeça de um macho, ao que se seguiu a natação lado a lado,

normalmente com dois ou mais machos a nadar ao lado da fêmea. Durante este movimento, os peixes desovaram sem a fêmea ser pressionada contra qualquer superfície rígida (Figura 3).



Figura 3 - Sequência característica da reprodução na população de híbridos do Minho.

## Discussão

Antes de proceder a uma comparação entre as três populações amostradas que ponha a tónica nas diferenças observadas, vale a pena considerar alguns traços comuns observados nos três grupos.

Nos três casos, as desovas não envolvem a formação de territórios por parte dos machos. Estes, pelo contrário, movem-se activamente, seguindo e perseguindo as fêmeas, dando-lhes toques e, mesmo em alguns casos, pressionando-as contra qualquer superfície rígida. Em todos os casos, mais do que um macho pode acompanhar a mesma fêmea e participar na fertilização da postura. Em quase todos os casos, os ovos são emitidos na coluna de água, mas perto do substrato, constatando-se pela inspecção do areão colhido após as posturas que os ovos são adesivos, ficando retidos principalmente entre as pedras do fundo. Não se notou em nenhum dos casos uma preferência por locais com vegetação, embora ela estivesse disponível. O facto de as posturas serem efectuadas sobre cascalho e rochas, podendo mesmo as fêmeas serem pressionadas contra estes objectos e a pouca incidência de posturas em zonas com vegetação, levam-nos a concluir que todos estes peixes se podem classificar como peixes com posturas não guardadas litofílicas (Balon, 1975).

No futuro, será importante investigar quais os tipos de substrato mais favoráveis quer à postura, quer ao desenvolvimento e sobrevivência dos embriões, dado que qualquer estratégia eficaz de conservação destes peixes altamente ameaçados envolve a preservação de áreas adequadas para a desova e desenvolvimento embrionário e larvar.

Infelizmente, este tipo de sistemas de acasalamento, com posturas em grupo e sem territórios nem comportamentos agonísticos especializados, têm sido muito menos investigados, do ponto de vista etológico, do que os casos em que existe territorialidade bem desenvolvida, disputas agonísticas evidentes durante a desova e ornamentação muito evidente num dos sexos com dimorfismo acentuado.

Este enviesamento é compreensível do ponto de vista histórico, dado que as situações que envolvem elevado nível de ornamentação ou de agressão constituíam matéria prima ideal para estudos de selecção sexual, os quais constituíram um dos grandes centros de

interesse dos estudos de comportamento animal do último quartel do século XX (Bateson, 1983; Andresson & Simmons, 2006).

Punha-se uma forte ênfase ou nas capacidades competitivas dos machos, ou na "escolha" que as fêmeas deveriam exercer, conjecturando-se muitas vezes sobre quais os traços que deveriam estar na base das decisões tomadas por elas (Hensen & Warner, 1997). Como nos peixes com desovas em grupo e sem disputas óbvias o dimorfismo é pouco acentuado e a "escolha" das fêmeas e a competição entre machos parecem pouco evidentes, este modo de reprodução, provavelmente o mais comum e mais primitivo em peixes, suscitou muito menos interesse por parte dos etólogos, pois não parecia constituir um bom modelo para o estudo dos temas em voga, centrados na selecção sexual. No entanto, estes sistemas aparentemente "pouco estruturados" merecem ser estudados com muito mais detalhe e atenção, e suscitam várias questões teóricas às quais não se tem dado o devido relevo.

O primeiro grupo de questões refere-se justamente à ausência de competição especializada entre os machos. Por que razão, em alguns peixes, os machos defendem territórios e/ou lutam activamente para afastar competidores, enquanto noutras espécies, como as que foram objecto do presente estudo, seguem em grupo a mesma fêmea, nadando atrás dela ou lado a lado?

Pode supor-se que o comportamento da fêmea exercerá, no plano evolutivo, um papel que pode influenciar profundamente a evolução do comportamento masculino. Se as desovas se efectuam numa área muito restrita, pode ser viável, para um macho, defender essa área, se ela for muito atractiva para as fêmeas e, se ao "comprometer-se" a permanecer na área e a defendê-la activamente, o macho tiver boas probabilidades de acasalar com fêmeas que a visitem. Se, pelo contrário, o comportamento das fêmeas não se centrar numa pequena área restrita ou em qualquer acidente topográfico, pode ser desfavorável para os machos fixarem-se numa área particular. Desta forma, tornar-se-ia muito mais eficaz detectar as fêmeas que se encontram prontas a desovar e acompanhar os movimentos destas, seguindo-as ou perseguindo-as, de modo a posicionar-se tão perto da fêmea quanto possível quando esta desova, tendo boas probabilidades de fertilizar pelo menos uma parte dos ovos.

Se este modelo de interpretação das trajectórias evolutivas da corte nos peixes, já apresentado por Almada (1990), for válido, concluímos que, mesmo quando as fêmeas não têm comportamentos muito elaborados de corte, os seus movimentos durante a preparação para a desova e a própria postura limitarão de forma decisiva os comportamentos possíveis para os machos.

Se os machos forem obrigados a manter a proximidade das fêmeas, seguindo-as e perseguindo-as activamente, pode atingir-se facilmente uma situação em que comportamentos agonísticos entre machos para afastar competidores sejam selectivamente desfavoráveis. De facto, se uma fêmea se encontra a desovar com vários machos nas suas imediações, todo o tempo que estes perdem, afastando-se dela e combatendo uns com os outros, pode implicar perdas de oportunidades de fecundação mais severas do que as que poderão resultar da presença de outros machos.

Isto explicaria o facto de, nas desovas "lideradas" pelas fêmeas, os comportamentos agonísticos dos machos serem pouco especializados ou não ocuparem uma parte importante do tempo. Esta interpretação é consistente com o facto de, em muitas das espécies em que a desova se efectua numa corrida entre machos e fêmeas, não se observarem comportamentos agonísticos.

Nos três grupos de peixes investigados neste trabalho, verificou-se que os únicos comportamentos agonísticos observados foram tentativas de empurrar o macho que estava mais perto da fêmea, ou mudanças para posições mais favoráveis, comportamentos muito simples que não envolviam distanciamento da fêmea nem perda de posições na natação no encalce desta.

Parece portanto que as observações nos três grupos de peixes estudados neste trabalho são compatíveis com a interpretação apresentada acima.

Se a hipótese que se tem vindo a expor está correcta, as fêmeas, apesar de apresentarem um comportamento pouco conspicuo, não envolvendo paradas elaboradas e movimentos muito estereotipados, terão um papel muito mais importante na evolução do comportamento dos machos do que habitualmente se supõe.

Para além das fêmeas poderem determinar os comportamentos possíveis para os machos, em função dos padrões de orientação e natação durante a desova, têm provavelmente um papel estimulatório muito mais importante do que se poderia supor, dada a falta de exibições elaboradas.

Sabe-se que as fêmeas de ciprinídeos emitem elevadas quantidades de feromonas (esteróides ou os seus metabólitos, envolvidos no desencadear do processo de maturação final dos gâmetas) (Kobayashi et al., 2002; Stacey, 2003; Sorensen & Stacey, 2004). As fêmeas podem portanto sinalizar aos machos a sua prontidão para a postura, não só pela dilatação do abdómen, mas pelos estímulos químicos que emitem. Isto significa que o papel das fêmeas não pode ser medido apenas pelos comportamentos visíveis e mais conspícuos. A dilatação do abdómen e a libertação de feromonas podem estimular os machos a aproximar-se, seguir, perseguir e efectuar toques na zona genital. Estes toques, assim como os movimentos de pressionamento das fêmeas contra objectos, podem por sua vez acelerar o processo de libertação de novas substâncias no corpo nas fêmeas, e fornecer-lhes estímulos que facilitam o início da ovulação.

Em alguns casos, por exemplo em *Iberochondrostoma lusitanicum*, foi descrita uma postura da fêmea em que esta se encontra quase estática, permanecendo praticamente no mesmo lugar com algumas ondulações do corpo. Esta postura parece sinalizar aos machos a sua prontidão para desovar (Carvalho et al., 2003).

Será interessante investigar se os comportamentos observados neste estudo, o Como morta e os Toques que as fêmeas efectuam no corpo dos machos, não poderão funcionar igualmente como indicadores de receptividade e estímulos que promovem os toques, as perseguições e os seguimentos pelos machos.

É interessante verificar a este propósito que, apesar de não se dispor de um indicador objectivo baseado em diferenças de postura, o observador tem muitas vezes a impressão de que é possível distinguir os peixes efectivamente envolvidos numa desova dos outros, os quais se encontram nas imediações mas não participam no processo. Estes últimos normalmente atacam a zona de postura assim que os ovos começam a ser libertados, com comportamentos de vasculhar no fundo com o corpo quase na vertical e a cabeça no substrato. Aliás, nos próprios peixes que participaram na desova, é

perceptível pela diferença dos movimentos, o momento em que a desova termina e os próprios reprodutores se juntam aos restantes peixes que se encontram no fundo a comer os ovos. Esta observação leva-nos a concluir que, para os peixes observados neste trabalho, não existe qualquer espécie de cuidados parentais - todos os ovos que não ficaram "suficientemente bem escondidos" são procurados como alimento pelos peixes, incluindo os próprios indivíduos que acabaram de desovar.

Ao comparar os diferentes comportamentos e a estrutura das sequências, constata-se em primeiro lugar que a organização básica da corte e desova nas populações estudadas segue um padrão geral semelhante ao de *I. lusitanicum*. Os comportamentos observados em todas as populações de *Achondrostoma* estudadas e em *I. lusitanicum* que surgem nos mesmos contextos, e que podem portanto ser considerados homólogos, são toques pelo macho na região abdominal da fêmea, perseguição da fêmea pelos machos e formação de grupos com vários machos acompanhando cada fêmea. O comportamento de Natação em círculos pelo macho em torno da fêmea, observado em *A. oligolepis*, foi observado por Carvalho et al. (2003) em *I. lusitanicum* no mesmo contexto, sendo também presumivelmente homólogo.

Este ponto ilustra uma situação frequentemente encontrada em estudos comparativos deste tipo – a capacidade de produzir um dado padrão de comportamento com a mesma forma ou com variantes homólogas pode estar presente no sistema nervoso de diferentes espécies, embora os mecanismos de controlo destes comportamentos possam diferir de tal modo que um comportamento comum em algumas espécies pode aparecer muito raramente noutras. Obviamente, esta situação não invalida a homologia dos padrões de comportamento em questão, mas acentua a necessidade de distinguir claramente a comparação da estrutura de padrões motores da comparação das suas frequências de ocorrência.

Finalmente, todas as populações desovam contra o substrato ou perto dele e produzem ovos adesivos, como foi já referido, característica também verificadas em *I. lusitanicum*.

O género *Achondrostoma*, de acordo com Robalo et al. (2007), constitui um clade irmão do género *Pseudochondrostoma*, sendo o clade mais abrangente *Achondrostoma-Pseudochondrostoma* irmão do clade *Iberochondrostoma*. Como não se conhece o

comportamento reprodutor de *Achondrostoma arcasii*, de nenhuma das espécies de *Pseudochondrostoma*, nem de nenhuma das restantes espécies de *Iberochondrostoma*, parece prematuro tentar mapear a evolução dos caracteres comportamentais ligados à reprodução na filogenia deste grupo. Por outro lado, uma das espécies chave para o conhecimento dos comportamentos de *Achondrostoma* corresponde às populações do Minho e Galiza que não sofreram introgressão de *A. oligolepis*, para as quais não se dispõe de quaisquer dados etológicos.

Na impossibilidade de realizar uma análise evolutiva detalhada dos padrões comportamentais observados, as comparações entre as populações estudadas terão que permanecer num nível muito elementar, até se dispor da informação actualmente em falta.

Parece no entanto interessante sublinhar algumas diferenças. De um modo geral, a corte e a desova nos híbridos do Minho pode ser caracterizada por movimentos muito rápidos e breves, concluindo-se cada acto de postura muito rapidamente. Em favor desta interpretação, apontam os resultados referentes à duração das desovas, significativamente baixa nos híbridos do Minho, e a frequência significativamente alta da Natação lado a lado, que só é possível se os machos nadarem suficientemente depressa para alcançarem as fêmeas e acompanharem os seus movimentos. Por outro lado, comportamentos mais lentos como o seguir são significativamente mais baixos neste grupo e o presumível comportamento de chamamento por parte das fêmeas, o Como morta, não se observa nesta espécie. Para além do comportamento dos híbridos envolver essencialmente movimentos de grande velocidade, o tamanho dos grupos envolvidos nas desovas é maior que nas restantes populações. É igualmente interessante notar que nos híbridos do Minho ocorre uma percentagem significativamente mais elevada de desovas sem a fêmea ser pressionada, das quais uma parte ocorre na coluna de água.

Comportamentos mais rápidos e número mais elevado de peixes envolvidos levam a um tipo de postura frenética e de grande brevidade, o que ainda é acentuado pelas fêmeas darem toques nos machos.

Impõe-se investigar de forma comparativa a morfologia destes peixes do Minho e o seu grau de dimorfismo sexual quando comparados com as restantes espécies de *Achondrostoma*. O rio Minho e os seus afluentes são rios com correntes tipicamente muito fortes, dado que se situam numa região fortemente acidentada e de pluviosidade muito elevada. As formas de *Achondrostoma* desta bacia tendem a ter o corpo muito alongado, aparentemente ajustado ao hidrodinamismo acentuado dos cursos de água em que habitam (Casado, 1995). Seria interessante averiguar se a predominância de comportamentos rápidos no acasalamento e desova não estará correlacionada com a forma do corpo e com pressões selectivas no sentido de abreviar ao máximo o tempo em que os peixes se encontram a desovar. Seria igualmente interessante comparar o tamanho relativo das barbatanas peitorais e pélvicas de machos e fêmeas nas diferentes populações. Collares-Pereira refere que os machos de *Achondrostoma* tendem a ter as barbatanas pares comparativamente mais longas que as fêmeas, o que provavelmente é um traço importante num sistema de desova em que os machos têm de se manter perto das fêmeas, acompanhando as suas manobras rápidas (Collares-Pereira, 1983). Seria interessante averiguar se a maior incidência do comportamento de Natação lado a lado é acompanhada de um maior desenvolvimento das barbatanas pares dos peixes do Minho, que pode possibilitar a manutenção da posição junto da fêmea. De facto, como no género *Achondrostoma* os machos são tipicamente mais pequenos que as fêmeas e, para uma configuração corporal semelhante, peixes maiores nadam mais depressa, parece plausível considerar que os machos tipicamente mais pequenos dependam mais de barbatanas pares maiores para poderem manobrar e acompanhar os movimentos durante a desova.

Finalmente, existem diferenças que vale a pena salientar entre *A. oligolepis* e *A. occidentale*. *A. occidentale* foi a única espécie em que as fêmeas apresentaram o comportamento Como morta e onde estas foram mais frequentemente pressionadas contra o substrato para desovarem. Por outro lado, *A. oligolepis* parece apresentar uma posição intermédia entre os peixes do Minho e *A. occidentale* no que se refere à frequência de comportamentos de pressionamento das fêmeas durante a postura. Também foi unicamente nesta espécie que se observou o comportamento Natação em círculos, provavelmente homólogo ao de *I. lusitanicum*.

Ao concluir as comparações esboçadas acima, impõe-se uma nota de precaução. Uma vez que não foi possível controlar o número de peixes sexualmente activos em cada grupo e os próprios tamanhos dos grupos, é forçoso admitir que parte das diferenças encontradas reflectam diferenças no espaço disponível para os peixes se movimentarem ou no estado motivacional dos indivíduos sujeitos a densidades diferentes. Para minimizar estas causas de erro, durante todo o trabalho pôs-se mais ênfase nas proporções relativas do que nos valores absolutos das ocorrências e suas durações. Por outro lado, embora se trate de uma apreciação subjectiva, a impressão que fica é que mesmo no aquário mais pequeno não pareciam detectáveis perturbações de comportamento que parecessem resultantes do confinamento. Por outro lado, os comportamentos de acasalamento considerados foram basicamente elementos simples e estereotipados, não se tendo especulado sobre as motivações subjacentes e suas possíveis variações. Finalmente e como já se referiu, em cada momento de desova, apenas uma parte dos peixes se envolvia, o que homogeneizava efectivamente as densidades de peixes a desovar ou em acasalamento em relação às diferenças de tamanhos dos grupos. Com estas considerações não se pretende negar a necessidade de padronizar tamanhos de aquários, tamanhos de grupos e sex-ratio em futuros trabalhos, mas exprimir a convicção de que presumivelmente, os resultados apresentados não serão meros artefactos.

Quando se considera o conjunto dos resultados apresentados neste trabalho, o que sobressai acima de tudo é a quantidade de questões que é necessário investigar no futuro para se poder chegar a uma compreensão cabal da diversidade de formas dos comportamentos reprodutores em *Achondrostoma*. Até que ponto as diferenças de comportamento entre as populações seguem linhas filogenéticas ou, pelo contrário, diferiram durante o tempo de isolamento a que estiveram sujeitas, respondendo a pressões selectivas distintas, como as que se relacionam com os regimes hidrológicos dos cursos de água em que cada população vive? Até que ponto as diferenças observadas são reflexos mecânicos das diferenças globais de morfologia e natação entre os peixes das diferentes populações? Como varia a expressão do dimorfismo sexual entre as populações?

## Referências bibliográficas

- Almada, V. C. (1990). *Etologia da Reprodução e Cuidados Parentais nos Peixes Ósseos - Contributos Para uma Abordagem Filogenética e Ecológica*. (Tese de doutoramento). Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- Almada, V. C. & Oliveira, R. F. (1997). Sobre o Uso de Estatística de Simulação em Estudos de Comportamento. *Análise Psicológica*, 15(1): 97-109.
- Anderson, M. & Simmons, L. W. (2006). *Sexual selection and mate choice*.  
Arnoldsville: Elsevier.
- Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32(6): 821-864.
- Bateson, P. (1983). *Mate choice*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bellido, M., Hernando, J. A., Fernández-Delgado, C. & Herrera, M. (1989). Alimentación de la boga del Guadiana (*Chondrostoma polylepis willkommi*, Stein. 1866) en la interfase río-embalse de la Sierra Boyera (Córdoba. España). Doñana, *Acta Vertebrata*, 16(2): 189-201.
- Breder, C. M. & Rosen, D. E. (1966). *Modes of reproduction in Fishes*. New York: Natural History Press.
- Briggs, J. C. (1995). *Global biogeography - developments in paleontology and stratigraphy*. Arnoldsville: Elsevier.
- Brooks, D. R., Mayden, R. L. & McLennan, D. A. (1992). Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 55-59.
- Cabral, M.J., Almeida, J., Almeida, P.R., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N., Oliveira, M.E., Palmeirim, J.M., Queiroz, A.I., Rogado, L. & Santos-Reis (eds.) (2005).

*Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*. Lisboa: Instituto de Conservação da Natureza.

Cabrera, L. & Gaudant, J. (1985). Los ciprinidos (Pisces) del sistema lacustre Oligoceno-Mioceno de los Monegros (Sector SE de la Cuenca del Ebro, provincial de Lleida, Tarragona, Huesca y Zaragoza). *Acta Geologica Hispanica*, 20(3/4): 219-226.

Carvalho, V., Robalo, J. I. & Almada, V. C. (2003). A description of the reproductive behaviour of the endangered Iberian cyprinid *Chondrostoma lusitanicum* Collares-Pereira 1980 in captivity. *Etologia*, 10: 23-25.

Casado, M. P. (1995). *Sistemática del género Rutilus Rafinesque, 1829 en la Península Ibérica* (Tese de doutoramento). Universidad Complutense de Madrid.

Collares-Pereira, M. J. (1983). Estudo sistemático e citogenético dos pequenos ciprinídeos Ibéricos pertencentes aos géneros *Chondrostoma* Agassiz, 1835, *Rutilus* Rafinesque, 1820 e *Anaocypris* Collares-Pereira, 1983. (Tese de doutoramento). Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

Doadrio, I. (2001). *Atlas y libro rojo de los peces continentales de España*. Madrid: Dirección General de la Naturaleza - Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Doadrio, I. & Carmona, J. A. (2003). Testing freshwater Lago Mare dispersal theory on the phylogeny relationships of Iberian cyprinid genera *Chondrostoma* and *Squalius* (Cypriniformes, Cyprinidae). *Graellsia*, 59: 457-473.

Doadrio, I. & Carmona, J. A. (2004). Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Chondrostoma* inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 802-815.

Elvira, B., Rincón, P. A. & Velasco, J. C. (1990). *Chondrostoma polylepis* Steindachner x *Rutilus lemmingii* (Steindachner) (Osteichthyes, Cyprinidae), a new natural hybrid from the Duero River basin, Spain. *Journal of Fish Biology*, 37: 745-754.

Fernández-Delgado, C. & Herrera, M. (2005). Age structure, growth and reproduction of *Rutilus lemmingii* in an intermittent stream of the Guadalquivir river basin, southern Spain. *Hydrobiologia*, 299(3): 207-213.

Gante, H. F., Collares-Pereira, M. J. & Coelho, M. M. (2004). Introgressive hybridisation between two Iberian *Chondrostoma* species (Teleostei, Cyprinidae) revisited: new evidence from morphology, mitochondrial DNA, allozymes and NOR-phenotypes. *Folia Zool.*, 53(4): 423-432.

Gaudant, J. (1977). Contributions a la paleontologie du miocene moyen continental du bassin du Tage: II. Observations sur les dents pharyngiennes de poissons cyprinidas-Povoa de Santarem. *Ciencias da Terra*, 3: 129-141.

Grossman, G. D. & de Sostoa, A. (1994). Microhabitat use by fish in the upper Rio Matarrana, Spain, 1984-1987. *Ecology of Freshwater Fish*, 3(4): 141-152.

Herrera, M. & Fernández-Delgado, C. (1994). The age, growth and reproduction of *Chondrostoma polylepis willkommi* in a seasonal stream in the Guadalquivir River basin (southern Spain). *Journal of Fish Biology*, 44: 11-22.

Johnston, C. E. (1999). The relationship of spawning mode to conservation of North American minnows (Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, 55: 21-30.

Kobayashi, M., Sorensen, P. W. & Stacey, N. E. (2002). Hormonal and pheromonal control of spawning behaviour in the goldfish. *Fish physiology and biochemistry*, 26: 71-84.

Lobón-Cervia, J. & Rincón, P. A. (1994). Trophic ecology of red roach (*Rutilus arcasii*) in a seasonal stream; an example of detritivory as a feeding tactic. *Freshwater Biology*, 32(1): 123-132.

- Lorencio, G. C., Hortal, G. & Gutierrez, M. (1985). The influence of some environmental factors on growth of Iberian nase, *Chondrostoma polylepis* (Steindachner, 1875) in three reservoirs of western Spain. *Cybium*, 9(3): 225-232.
- Magalhães, M. F. (1993). Feeding of an Iberian stream cyprinid assemblage: seasonality of resource use in a highly variable environment. *Oecologia*, 96: 253-260.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world*. 4th Edition. New York: Ed. Wiley.
- Rincón, P. A. & Lobón-Cervia, J. (1989). Reproductive and growth strategies of the red roach, *Rutilus arcasii* (Steindachner, 1866), in two contrasting tributaries of the river Duero, Spain. *Journal of Fish Biology*, 34(5): 687-705.
- Rincón, P. A., Barrachina, P. & Bernat, Y. (1992). Microhabitat use by 0+ juvenile cyprinids during summer in a Mediterranean river. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 125(3): 323-337.
- Robalo, J. I., Almada, V. C. & Faria, C. (2003). First description of agonistic behaviour in *Chondrostoma polylepis* (Pisces: Cyprinidae) with notes on the behaviour of other *Chondrostoma* species. *Etologia*, 11: 9-13.
- Robalo, J. I., Almada, V. C., Sousa-Santos, C., Moreira, M. I. & Doadrio, I. (2005). New species of the genus *Chondrostoma* (Actinopterygii, Cyprinidae) from western Portugal. *Graellsia*, 96: 19-29.
- Robalo, J. I., Sousa-Santos, C., Almada, V. C. & Doadrio, I. (2006). Paleobiogeography of two Iberian endemic cyprinid fishes (*Chondrostoma arcasii*-*Chondrostoma macrolepidotus*) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Journal of heredity*, 97(2): 143-149.
- Robalo, J. I., Almada, V. C., Levy, A. & Doadrio, I. (2007). Re-examination and phylogeny of the genus *Chondrostoma* based on a mitochondrial and nuclear data and the definition of 5 new genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42: 362-372.

Rodriguez-Ruiz, A. & Granado-Lorencio, C. (1992). Spawning period and migration of three species of cyprinids in a stream with Mediterranean regimen (SW Spain). *Journal of Fish Biology*, 41: 545-556.

Santos, J. M., Godinho, F. N. & Ferreira, M. T. (2004). Microhabitat use by Iberian nase *Chondrostoma polylepis* and Iberian chub *Squalius carolitertii* in three small streams, north-west Portugal. *Ecology of Freshwater Fishes*, 13: 223-230.

Siegel, S. & Castellan, N. J. Jr. (1988). *Nonparametric Statistics for the behavioral sciences*. 2nd Edition. Singapore: McGraw-Hill International editions.

Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P. & Przybylski, M. (2004). The reproductive biology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *J. Zoo. Lond.*, 262: 107-124.

Sorensen, P. W. & Stacey, N. E. (2004). Brief review of fish pheromones and discussion of their possible uses in the control of non-indigenous teleost fishes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 38: 399-417.

Stacey, N. (2003). Hormones, pheromones and reproductive behaviour. *Fish Physiology and Biochemistry*, 28: 229-235.

Velasco, J. C., Rincon, P. A. & Lobon-Cervia, J. (1990). Age, growth and reproduction of the cyprinid *Rutilus lemmingii* (Steindachner, 1866) in the River Huebra, central Spain. *Journal of Fish Biology*, 36(4): 469-480.

Winfield, I. J. & Nelson, J. S. (Eds.) (1991). *Cyprinid fishes: Systematics, biology and exploitation*. London: Chapman & Hall.