

1120  
2400

DM  
SARA/J1



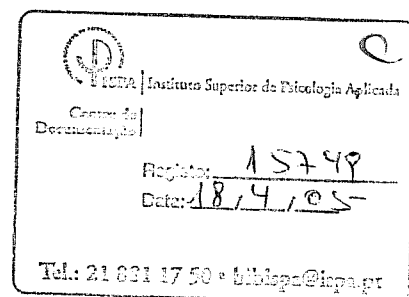
Instituto Superior de Psicologia Aplicada

Mestrado em Etologia 2001/2003

Dissertação para a obtenção do grau de Mestre

Efeitos da distribuição espacial dos ninhos no  
comportamento social do blenídeo *Salaria pavo*

*João Luis Vargas de Almeida Saraiva*



Orientador: Prof. Doutor Rui Filipe Nunes Pais de Oliveira

## AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho não teria sido possível sem a ajuda, colaboração, apoio, paciência e substantivos afins de muitas pessoas, envolvidas ou não no projecto em questão. Acho que seria difícil lembrar-me de todos os que, numa altura ou noutra, estiveram lá quando foi preciso. Se esquecer alguém, lembrem-se que não é de propósito, a memória é que já não é o que era...

Ora aí vamos.

Ao Prof. Doutor Rui Oliveira, pela orientação deste estudo e por toda a ajuda, esclarecimentos e ensinamentos antes e durante este trabalho. Além deste agradecimento institucional, que é da praxe, é-me difícil descrever o quanto tenho aprendido com o Rui, e mais ainda o quanto vou ficando a saber que tenho que aprender. Surpreendo-me com a quantidade de conhecimento que possui, e com a maneira simples e clara que o transmite. Além disso, o sentido de humor e o companheirismo sempre demonstrados ajudam muito a ultrapassar os inevitáveis percalços e dificuldades que vão aparecendo (mesmo que ele não esteja presente tão frequentemente como eu e todos desejaríamos...).

Ao Prof. Doutor Eduardo Barata pela disponibilidade em todos os momentos de dúvida, dificuldade ou necessidade de ajuda. Foram muitas horas de reuniões e discussões sobre problemática metafísica variada (doenças dos peixes, construção de circuitos de água, comportamentos improváveis dos indivíduos, distribuições estatísticas que desafiam a imaginação... houve de tudo um pouco). Se falei há pouco de pessoas que estiveram lá quando foi preciso, o Eduardo foi uma delas, mesmo quando lhe implicava transtorno pessoal ou profissional. Obrigado é pouco.

Ao ISPA e ao CCMar (Universidade do Algarve), por me terem acolhido e permitido levar avante este trabalho. Começando pelo ISPA, gostaria de agradecer a todos os professores e direcção do Mestrado em Etologia 2001/2003. No CCMar, ao João Reis e ao Miguel (Estação do Ramalhete) e, claro, ao Prof. Doutor Adelino Canário.

À Fundação para a Ciência e Tecnologia, por ter financiado este projecto;

A todos os elementos (presentes e ausentes) da Unidade de Investigação em Eco-Etologia, principalmente os da “sala dos carapaus”, onde a falta de espaço está correlacionada com o quadrado da qualidade das pessoas: Albert Ros, Teresa Fagundes (e respectiva F1 - Alberto “Porfírio” Fagundes Ros), David Gonçalves, Joana Jordão, Tânia Oliveira, Katharina Hirschenhauser, Rui Aires, Nídia Castro, Ana Silva, Mariana Simões, Helder Leong. Não vale a pena falar sobre as pessoas em particular porque todas contribuíram muito e todas mereciam mais páginas do que as que poderia escrever. Em especial ao Luís Carneiro... é difícil dizer seja o que for, porque será sempre pouco. Será sempre lembrado como aquela pessoa especial que abria sorrisos nas alturas mais carrancudas, e o vazio que deixou está irremediavelmente condenado a não ser preenchido.

Ao Rui Serrano e Luis Gomes pela preciosa ajuda na realização do trabalho e partilha da estação do Ramalhete durante a parte prática; ao Manel Pinguinhas e ao Zé Nuno pela ajuda durante as filmagens.

À minha mãe pela paciência, ajuda e amor incondicional que demonstrou em todas as fases de... tudo... desde há quase 27 anos a esta parte. Que dizer? Faltam os termos quando as palavras são pequenas. Obrigado por tudo.

À Capoeira, por me ter ensinado que o mundo é uma roda e a vida é um jogo que se joga dentro dela. Em especial ao Mestre Alexandre Batata, por me mostrar o caminho para o crescimento humano e espiritual.

À Soraia (Sereia do Mar) por tudo quanto me ensinou, mesmo sem saber que o estava a fazer. O mundo é um lugar melhor só por estar contigo. Obrigado (e lá está a falta de palavras outra vez...!) pelo apoio no trabalho, pela paciência nas ausências, pela confiança nas dificuldades e pelo amor em todos os momentos.

Ao meu Pai

## ÍNDICE

Nota Prévia.....	1
Resumo.....	2
Introdução.....	3
Material e Métodos.....	10
Resultados.....	13
Discussão.....	22
Conclusões Gerais.....	27
Referências.....	28

## NOTA PRÉVIA

Este estudo foi realizado no âmbito do projecto 'Biologia da reprodução do peixe blenídeo *Salaria pavo* na Ria Formosa: Implicações para a gestão da população e estratégias de conservação' (PNAT /1999 / BIA / 15090) com o apoio de uma bolsa BIC da Fundação para a Ciência e Tecnologia. Os resultados foram apresentados nas seguintes reuniões científicas:

**Saraiva J.**, E. Barata, A.V.M. Canário & R. Oliveira, *Effects of nest spatial aggregation on social behaviour of the peacock blenny*. Poster apresentado no *ASAB Easter Meeting*, Bristol, Reino Unido. (Setembro de 2002).

**Saraiva J.**, E. Barata, A.V.M. Canário & R. Oliveira, *Effects of spatial distribution of nest sites on social behaviour of the peacock blenny*. Poster-talk apresentado no *International Ethological Conference*, Florianópolis, Brasil (Agosto de 2003).

**Saraiva J.**, E. Barata, A.V.M. Canário & R. Oliveira, *Efeitos da distribuição espacial dos ninhos no comportamento social do blenídeo *Salaria pavo**. Apresentação oral no *V Congresso Nacional de Etologia*, Faro, Portugal (Setembro 2003).

O presente manuscrito é apresentado com a estrutura de artigo científico.

## RESUMO

Existe uma população de *Salaria pavo* na Ria Formosa, numa área onde o substrato duro é muito escasso. A maior parte dos locais disponíveis para nidificar são tijolos utilizados pelos cultivadores de ameijoas para delimitar os seus campos. Existe uma competição muito forte entre os machos de *S. pavo* pelos buracos dos tijolos para serem usados como ninhos, e os territórios estão virtualmente ausentes. As fêmeas desta população desempenham o papel principal no cortejamento, o que se pensa ser devido à limitação do território dos machos ao interior da cavidade, bem como à escassez e elevada agregação dos ninhos. De modo a testar esta hipótese, foram colocados oito machos e oito fêmeas maduros em tanques de teste contendo: 1) oito ninhos individuais dispersos e 2) oito ninhos agregados (i.e. um tijolo de oito buracos). Foram aplicados dois métodos de observação: observações focais a cada ninho utilizando uma câmara de vídeo (5 min por ninho), e observações de varrimento, ambas aplicadas duas vezes por dia durante duas épocas de reprodução consecutivas (2001 e 2002). Os dados de varrimento foram interpretados qualitativamente, dando uma compreensão geral dos acontecimentos ao longo da experiência. As observações focais revelaram que as fêmeas cortejaram significativamente mais no tratamento agregado. Os machos ocuparam ninhos em maior percentagem e foram mais fiéis ao seu próprio ninho no tratamento disperso, permanecendo mais tempo dentro do ninho no agregado, o que confirma a elevada competição a que os indivíduos estão sujeitos em condições agregadas. Os nossos resultados sugerem que a agregação dos ninhos é, de facto, um modulador relevante do comportamento social e desempenha um papel importante na reversão dos papéis sexuais nesta população.

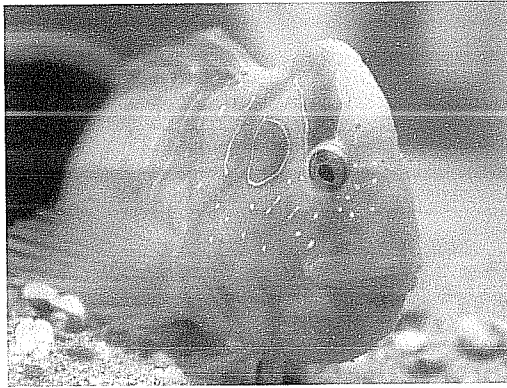
## INTRODUÇÃO

O efeito do ambiente físico nos comportamentos das espécies pode ser determinante e ter consequências importantes. A reversão dos papéis sexuais é uma dessas consequências, que pode surgir quando os machos fornecem os cuidados parentais e o tamanho da postura é limitado, dando origem a competição intra-sexual nas fêmeas por acesso a macho (Krebs & Davies, 1991). Em aves (por exemplo nos Charadriiformes *Phalaropus tricolor*, *P. fulicaria* e *P. lobatus*) as fêmeas competem agressivamente por machos e estes fornecem todos cuidados parentais (Fivizzani *et al.*, 1990). Os peixes teleósteos, com os seus padrões de acasalamento e cuidados parentais altamente diversos, oferecem a oportunidade de compreender melhor o papel da reprodução na evolução das diferenças sexuais. Geralmente, nestes animais a reversão dos papéis sexuais acontece como resultado de um *sex-ratio* operacional (razão entre o número de machos maduros e número de fêmeas maduras) desviado para as fêmeas. Este desvio pode dar-se por causa do limite da capacidade dos machos para cuidar da descendência. Uma comparação entre a máxima taxa reprodutora das fêmeas e a máxima taxa reprodutora dos machos deve prever o sexo com a maior intensidade de competição intra-sexual (Vincent, 1992).

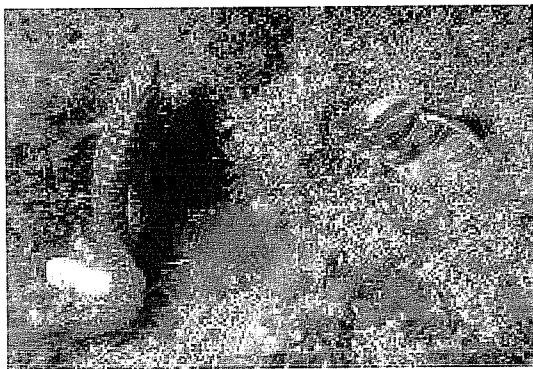
Existem referências de estrangimentos ecológicos causarem a reversão papéis sexuais numa população do peixe blenídeo *Salaria pavo* (e.g. Almada *et al.*, 1995), que noutras populações conhecidas não acontece (e.g. Patzner *et al.*, 1986).

O blenídeo *Salaria pavo* é um peixe bântico que habita costas rochosas do Mediterrâneo e áreas adjacentes do Atlântico (Zander, 1986; Kortschall, 1988) (Fig. 1). Nesta espécie, os machos estabelecem e defendem um território centrado numa cavidade natural da rocha, usada como ninho durante a época de reprodução que pode durar de Maio a Setembro (Fishelson, 1963; Patzner *et al.*, 1986). Tanto os machos como as fêmeas avaliam as características do ninho (dimensão da entrada e volume interno), preferindo ninhos com entradas estreitas e volumes internos pequenos (Kortschall, 1988; Ruchon, *et al.*, 1999). Existe um dimorfismo sexual acentuado, com os machos a atingir maior tamanho que as fêmeas (Almada *et al.*, 1994), tendo cristas cefálicas e

glândulas anais desenvolvidas especialmente na época de reprodução, além de uma coloração nupcial. Todas estas estruturas podem ter um uma função epigâmica na comunicação tanto intra- como inter-sexual, e no caso da glândula anal foi proposta o seu envolvimento na produção de uma feromona sexual (Laumen *et al.*, 1974; Zeeck & Ide, 1996; Barata *et al.*, 2002).



a



b



c

Figura 1 – (a) Macho de *Salaria pavo*, (b) Macho e fêmea em substrato rochoso e (c) fêmea madura. (Foto a: autor; Foto b: Robert Patzner; Foto c: Soraia Santos)

Nesta espécie os machos cortejam activamente as fêmeas. Na presença de uma fêmea, o macho assume uma coloração muito acentuada, com a zona ventral amarela, as barras verticais bem demarcadas e as linhas ao longo do corpo de um azul muito vivo. Mantendo a parte anterior do corpo de fora da cavidade, agita o corpo várias vezes. Pode ainda sair continuando a agitar o corpo e sinalizando a localização do ninho, bem como circundando e conduzindo as fêmeas até ao interior. Uma vez que esta entre completamente (com a cauda primeiro), o macho normalmente sai e executa a 'natação em 8' (Tabela I - etograma), parando por vezes em frente da entrada do ninho e apresentando-se lateralmente com as barbatanas esticadas. Entra depois de cabeça primeiro no ninho, onde ocorre a fertilização (Fishelson, 1963; Patzner *et al.*, 1986).

As fêmeas não habitam cavidades como os machos, mas parecem estar restritas a determinada área com a qual estão familiarizadas. Quando receptivas, assumem uma coloração nupcial com as barras verticais escuras bem evidenciadas e o fundo claro bem brilhante, especialmente na região anterior. O padrão de riscas claras e escuras na região ventral anterior é o sinal mais conspícuo de coloração nupcial nas fêmeas de *S. pavo*. Também apresentam um conjunto de comportamentos de corte elaborados, elevando o corpo e mostrando o abdómen ao macho, enquanto executam movimentos respiratórios intensos e rápidos, abanam as barbatanas peitorais muito rapidamente, e ondula a barbatana dorsal e a cauda (Patzner *et al.*, 1986).

Os ovos são depositos numa camada única nas paredes internas do ninho, com a fêmea pressionando a papila genital de encontro às paredes da cavidade.

Esta espécie tem um sistema de acasalamento promíscuo, com cuidados parentais exclusivamente por parte do macho. De facto, as fêmeas são expulsas da zona do ninho assim que acabam a deposição dos ovos e segundo Patzner *et al.* (1986) nas populações de substrato rochoso geralmente não são aceites outras fêmeas no interior da cavidade enquanto dura o desenvolvimento embrionário, embora haja evidência de posturas múltiplas em diferentes populações (e.g. Oliveira, 1999).

Tabela I – Etograma de *Salaria pavo* (Adaptado de Fishelson, 1963 e Patzner *et al.*, 1986)

Comportamento	Descrição
Aproximação ao ninho	deslocação voluntária de um indivíduo em direcção à entrada do ninho, ficando instantaneamente ou durante um período com a cabeça a menos de metade do seu CT dessa entrada.
Interacção agonística	Incluem-se nesta categoria todo o tipo de ataques, perseguições, dentadas, combates ou outro comportamento claramente agonístico que um indivíduo executa sobre outro.
Dentro do ninho	estado em que um indivíduo se encontra quando tem pelo menos uma fracção do seu corpo no interior de um ninho.
Cortejamento ou Corte - Machos	Inicia-se com uma mudança de coloração, tornando bem evidentes as barras verticais ao longo do corpo, principalmente na cabeça e crista. As linhas azuis ao longo do corpo tornam-se iridiscentes. Com a cabeça fora do ninho, abana o corpo lateralmente várias vezes. Numa segunda fase, pode deixar a cavidade e nadar à volta da fêmea abanando corpo lateralmente (natação em zig-zag). Logo que a fêmea entra no ninho, o macho sai e executa a natação em "8", desenhando aproximadamente esta figura à frente do ninho uma ou várias vezes num raio de 10-20cm, entrando de seguida no ninho. Enquanto dentro do ninho (antes ou depois da fêmea entrar), o macho executa um estremeamento lateral de alta frequência (quivering) que se julga estar associado à libertação de esperma.
Cortejamento ou Corte - Fêmeas	Na presença de um macho, a fêmea muda de coloração, evidenciando o contraste das barras verticais claras e escuras (coloração nupcial). Durante o display nupcial, e normalmente em frente ao ninho a fêmea eleva ligeiramente o corpo, virando o abdómen para o macho. Inicia então movimentos respiratórios muito rápidos e intensos, movimentando rapidamente as barbatanas peitorais.

Existe uma população de *Salaria pavo* na Ria Formosa (36°59' N, 7°51' W), que é uma lagoa costeira de grandes dimensões, formada por uma sucessão de ilhas-barreira arenosas que se estendem ao longo da costa Sul de Portugal. A lagoa está em permanente ligação com o mar aberto. Existem campos de cultivo de amêijoas nas plataformas intertidais vasosas, que são delimitados por pequenos recifes formados por materiais artificiais (e.g. telhas, tijolos, pedras e sacas). Os machos de *S. pavo* usam as cavidades dos tijolos como locais de nidificação (Almada *et al.*, 1994). Esta população de *S. pavo* da Ria Formosa é muito interessante uma vez que é um exemplo de como um habitante de costas rochosas colonizou uma lagoa arenosa, tirando partido do substrato duro artificial disponível. Associado ao facto de os machos dependerem de locais de nidificação artificiais que são um recurso escasso na Ria Formosa, existe um número de características particulares desta população:

1. Uma vez que os buracos dos tijolos que os machos usam como ninhos têm uma distribuição altamente agregada, os machos formam agregações de ninhos tão densas que os territórios estão virtualmente ausentes (Almada *et al.*, 1994).
2. Como o espaço para nidificar é muito escasso, torna-se um factor limitante para a desova das fêmeas no pico da estação reprodutora (Almada *et al.*, 1994; Oliveira *et al.* 1999).
3. Estes dois factores (1. e 2.) em conjunto terão conduzido à inversão dos papéis sexuais na corte, com as fêmeas competindo agressivamente entre elas, cortejando activamente os machos e apresentando uma coloração nupcial (Almada *et al.*, 1995). Os machos assumem geralmente um papel passivo na corte, embora retenham a capacidade de cortejar quando não têm ovos no ninho, e as fêmeas escolhem activamente os machos segundo uma tática "fixed threshold" (Janetos, 1980; Wittenberger, 1983), em que visitam um número variável de machos e acasalam com o último macho visitado (Fagundes *et al.*, in prep.).
4. Existe polimorfismo sexual, com uma proporção de pequenos machos sem caracteres sexuais secundários típicos comportando-se como *sneakers* (Gonçalves *et al.*, 1996). Estes machos *sneakers*

imitam tanto o comportamento de corte das fêmeas como a sua coloração nupcial, e cortejam activamente os restantes machos (*nest-holders*). Quando as fêmeas entram no ninho para desovar, os *sneakers* esgueiram-se para dentro do ninho e tentam roubar as fertilizações. Amostragens biológicas mostraram que estes machos têm testículos maduros e esperma presente nos vasos deferentes, mas não apresentam uma glândula testicular que se julga estar envolvida na produção de muco (Rasotto, com. pess.). Além disso, os seus índices gonadossomáticos são mais elevados do que os dos *nest-holders*, indicando um investimento em gâmetas cedo na ontogenia (Gonçalves *et al.*, 1996). Curiosamente, foram descritos machos *sneaker* para outra população de *S. pavo* que também colonizou uma lagoa costeira em Camargue (Ruchon *et al.*, 1995).

É de referir que, embora haja registos da presença *S. pavo* em zonas de substrato rochoso da área de Lagos, também na costa algarvia (Nieder, 1993) esta é a única população estável de *S. pavo* em Portugal e está descrita como vulnerável no Livro Vermelho dos Vertebrados Portugueses (ICN, 1993).

Estudos de filogenia a partir de DNA mitocondrial revelaram uma homogeneidade muito grande em todas as populações de *S. pavo* ao longo da sua área de distribuição (Almada *et al.*, in prep.). No entanto, a espécie próxima *Salaria basiliscus* pode apresentar capacidade de hibridização com *S. pavo* (Heymer, 1985). Esta espécie próxima de *S. pavo* habita pradarias de *Posidonia oceanica* do Mediterrâneo e os machos podem atingir 18 cm de comprimento (enquanto que *S. pavo* atinge cerca de 12 cm) e a morfologia e coloração são semelhantes nas duas espécies, embora a distinção *in situ* seja relativamente fácil. O comportamento reprodutor é muito semelhante ao observado em *S. pavo* na Ria Formosa, com os machos a assumir um papel passivo e as fêmeas cortejando activamente (Heymer, 1987).

Heymer (1985) refere *S. basiliscus* como a única espécie de blenídeos com intersexualidade protogínica, e que esta característica está sob controle social. No entanto, é possível que estas mudanças de sexo sejam na realidade mudanças de uma estratégia de *sneaker* para *nest-holder*, uma vez que

histologicamente não existe confirmação de mudança do sexo, e esta modificação foi avaliada apenas por observações comportamentais. É possível que possa existir um complexo híbrido destas duas espécies (*S. pavo* e *S. basiliscus*) no sistema da Ria Formosa (Almada, com. pess.).

### *Táticas reprodutoras alternativas*

As táticas reprodutoras alternativas (TRA) por parte do machos ocorrem, geralmente em espécies onde os machos competem por acesso a territórios de acasalamento e por atracção a fêmeas. Machos mais pequenos, com menor capacidade competitiva, podem adoptar uma de duas TRA: tornarem-se *sneakers* – interagindo com o par durante a desova e conseguindo a fertilização de parte da postura; ou agirem como satélites, sendo tolerados pelo macho residente e participando na defesa do ninho (Taborsky, 1994).

Estas TRA podem ter histórias de vida diferentes, e são caracterizadas por uma idade na primeira reprodução mais precoce em comparação com os machos dominantes, que atingem a maturidade mais tarde no ciclo de vida (Taborsky, 1994).

A tática de acasalamento que cada indivíduo adopta (e.g. *nest-holder* Vs. *sneaker*) pode ser determinada geneticamente ou determinada por factores ambientais (e.g. estatuto social, densidade populacional, etc.) (Taborsky, 1994).

### *Ecologia e sistemas de acasalamento*

Emlen & Oring (1977) propuseram uma teoria que pretende explicar como é que factores ecológicos podem afectar a intensidade da selecção sexual e o sistema de acasalamento de uma dada espécie. O modo como os recursos e os parceiros estão espacialmente distribuídos afectaria o potencial de monopolização do parceiro entre indivíduos do mesmo sexo (normalmente os machos). Assim, em locais onde recursos como alimento, habitat de reprodução, etc., estejam agregados é possível que poucos indivíduos monopolizem um numero elevado de parceiros.

O *sex-ratio* operacional de peixes que se reproduzam em cavidades, deve ter em consideração a disponibilidade de locais de reprodução, além do número de machos e fêmeas maduros presentes (Oliveira *et al.*, 1999; Hastings, 1988). Logo, em espécies de peixes com cuidados parentais exclusivamente fornecidos pelo macho e que se reproduzam em cavidades naturais, a fecundidade das fêmeas pode ser limitada pelo número de locais de nidificação.

Na população de *S. pavo* da Ria Formosa, tanto a escassez de ninhos (que implica uma elevada densidade de machos competindo pelos mesmos recursos) como a sua distribuição agregada parece estar a contribuir para ausência de territorialidade reprodutiva e para a inversão dos papéis sexuais.

Este estudo foi levado a cabo de modo a testar a hipótese de que a agregação dos ninhos tem um papel relevante nesta inversão.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Protocolo Experimental*

A experiência foi realizada na Estação do Ramalhete – CCMar, Universidade do Algarve, localizada na margem Norte da Ria Formosa. Foi construído um circuito aberto de quatro tanques de água salgada (120 x 100 x 57 cm) no exterior da estação. A água era bombeada para o circuito a partir dos reservatórios que alimentam a estação, e conduzida ao exterior até ao reservatório de drenagem. Dois dos tanques foram destinados a manutenção de *stocks* de indivíduos.

No centro de um dos tanques experimentais foi colocado um tijolo com oito cavidades, fornecendo portanto oito possíveis ninhos altamente agregados, denominado Tratamento Agregado. No outro tanque foram distribuídos uniformemente oito possíveis ninhos individuais feitos de tijolo, denominado Tratamento Disperso (Fig. 2).

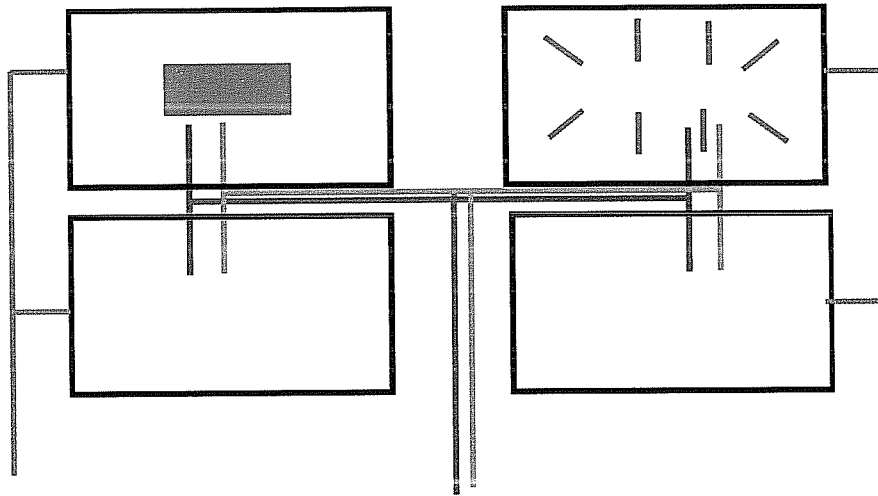


Figura 2 - Planejamento experimental. A azul: entrada de água; a verde: saída de água; a cinza: arejamento; a vermelho: locais de estabelecimento de ninhos.

Dentro de cada cavidade foi inserida uma gaveta de vidro de modo a poder identificar o(s) ocupante(s) do ninho e contar o número de ovos simplesmente retirando-a parcial ou totalmente (i.e., sem manusear directamente o indivíduo). Estas gavetas de vidro eram estanques e foram construídas à medida da cavidade do tijolo. A entrada de cada uma foi parcialmente obstruída uma vez que os machos e principalmente as fêmeas parecem preferir este tipo de entradas (Ruchon, 1999; Oliveira, 1999).

O fundo dos tanques foi coberto de areia marinha, renovada entre cada replicado.

Em cada um dos tanques experimentais foram colocados 8 machos reprodutores e oito fêmeas sexualmente maduras. As amostras foram emparelhadas de modo a serem o mais semelhantes possível entre tanques. Todos os indivíduos foram anestesiados com MS222 para serem medidos e marcados com missangas coloridas, de modo a permitir reconhecimento individual. Os indivíduos foram capturados depois do início da época de reprodução, e a experiência decorreu de Maio a Julho 2001 e em igual período de 2002. As capturas foram realizadas num transecto de tijolos situado numa plataforma intertidal da Ria Formosa e os indivíduos permaneceram pelo menos uma semana em grupos unissexuais em tanques de *stock* antes de iniciarem a experiência. Foram realizados três replicados em 2001 e quatro em

2002, cada um com duração de quatro dias. No final de cada replicado, os indivíduos foram libertados para o habitat natural. Durante o período experimental foram alimentados diariamente com pedaços de mexilhão.

Os comportamentos seleccionados para análise estão descritos no etograma (Tabela I).

### *Amostragens*

#### 1. Amostragens de varrimento (Martin & Bateson, 1993)

Este método foi utilizado duas vezes por dia – às 7:30 e às 17:30, incidindo assim sobre períodos diários descritos por Patzner *et al.* (1986) como os de maior actividade desta espécie. Foram registadas as posições relativas dos indivíduos no tanque e a sua actividade no momento do varrimento. No final, foram identificados os ocupantes dos ninhos e registado o número de ovos por ninho (por contagem aproximada a partir da área coberta). O critério para a determinação da influência da presença de ovos no comportamento dos indivíduos foi a presença simultânea de ovos e macho no interior do ninho no momento da amostragem.

#### 2. Amostragens focais ao ninho

Em paralelo com o método anterior, foram realizadas amostragens focais ao ninho usando uma câmara de vídeo, igualmente às 7.30 e às 17.30.

No tratamento Disperso, colocou-se no centro do écran a entrada do ninho e uma área em redor com cerca de 15 cm de raio. A duração de cada amostragem focal foi de 10 min, sendo que apenas os últimos 5 min foram considerados para análise, dando origem a 40 min úteis de filmagem por sessão. No final de cada amostragem focal, a câmara era deslocada de modo a enquadrar o ninho seguinte, e assim sucessivamente.

No tratamento Agregado, colocou-se a frente do tijolo no campo de visão da câmara, abrangendo os oito ninhos e uma área de cerca de 15 cm de raio à frente das cavidades. A duração da filmagem foi de 40 min por sessão.

Estas filmagens foram posteriormente observadas com o *software* Observer® v. 3 (Noldus, Holanda), com o qual foi realizada também parte da estatística descritiva.

### *Análise estatística*

Os ficheiros resultantes das observações com o Observer® foram exportados para Microsoft Excel® onde foi efectuada a restante estatística descritiva. Os testes estatísticos foram realizados com o *software* Statistica® v.5.0 (StatSoft, E.U.A.). Nos casos onde os pressupostos paramétricos não eram cumpridos utilizou-se estatística não paramétrica.

Para medir a fidelidade ao ninho foi usada a maior frequência relativa de ocupação de cada ninho por cada macho, a partir das duas amostragens diárias no final das observações de varrimento.

Para a análise das amostragens focais padronizaram-se as frequências dos comportamentos de cada indivíduo para o seu tempo de observação real (i.e. o tempo que cada um passou na área focal em frente ou dentro do ninho). Foram considerados negligenciáveis os eventos que possam ter ocorrido fora da área focal (interacções agonísticas e aproximações ao ninho, já que os restantes comportamentos ocorrem, por definição, dentro dessa área). Os resultados apresentados referem-se a médias por replicado, excepto quando especificado em contrário.

## **RESULTADOS**

### *Morfometria*

A Tabela II resume os parâmetros medidos no início de cada replicado para os 56 machos e 56 fêmeas utilizados em cada tratamento neste estudo. Entre tratamentos não houve variação significativa em nenhuma das medidas utilizadas para machos ou fêmeas.

Tabela II – Dados morfométricos para a população experimental. a) Machos. CS: Comprimento Standard; AC: Altura da crista; LGA: largura da glândula anal; LPG: largura da papila genital. b) Fêmeas. O desenvolvimento do abdômen das fêmeas (Des. Abd.) foi medido numa escala de 0 a 3; % de fêmeas c/ ovos: percentagem de fêmeas que largavam ovos quando pressionadas no abdômen. AGR: tratamento agregado; DISP: tratamento disperso. Os valores apresentados para a estatística T referem-se ao teste T de Student entre tratamentos para as variáveis designadas. Os valores de N referem-se ao número de indivíduos que entraram para a análise.

a) Morfometria dos machos

		CS (cm)	Ac (mm)	LGA (mm)	LPG	Peso (g)
<b>AGR</b>	média	9.81	6.17	3.93	2.47	13.35
	desv. pad.	1.08	1.82	0.91	1.89	4.14
<b>DISP</b>	média	9.90	6.53	3.98	2.41	13.73
	desv. pad.	1.14	2.27	0.85	1.80	4.58
Teste	valor	T= -0.50	T= -0.87	T= -0.33	T= 0.17	T= -0.44
	p-value	0.65	0.39	0.74	0.86	0.66
	N <sub>agr</sub> /N <sub>disp</sub>	56/56	48/55	56/56	47/48	48/55

b) Morfometria das fêmeas

		CS(cm)	Des. Abd	% femeas c/ ovos
<b>AGR</b>	média	6.91	1.77	16.07
	desv. pad.	0.85	0.88	
<b>DISP</b>	média	6.94	1.58	7.14
	desv. pad.	0.93	1.02	
Teste	valor	T= 0.18	T= 1.04	Chi <sup>2</sup> = 2.18
	p-value	0.86	0.3	0.14
	N <sub>agr</sub> /N <sub>disp</sub>	56/56	56/56	56/56

### *Amostragens de varrimento*

Este tipo de amostragem produziu resultados maioritariamente qualitativos, de forma a fazer uma primeira abordagem geral ao comportamento dos indivíduos nos dois tratamentos. Assim, delas se pode extrair que:

1. Existem diferenças ao nível da distribuição espacial tanto dos machos como das fêmeas dentro do tanque. No tratamento disperso, a distribuição é mais espaçada, com os indivíduos percorrendo maiores distâncias em natação, enquanto que no agregado todos se encontram concentrados na entrada dos ninhos.
2. Os machos maiores dominam por vezes mais do que um ninho, chegando a defender metade dos ninhos disponíveis em ambos os tratamentos durante algum tempo. Seja devido à pressão dos outros machos seja devido a terem ovos num dos ninhos, estes indivíduos gradualmente passam a defender um só ninho.
3. A hierarquia de dominância parece estar dependente do tamanho, com os machos mais pequenos a adquirirem ninho e acesso a fêmeas apenas quando os maiores já se estabeleceram.

### *Amostragens focais ao ninho*

A frequência de interacção agonística entre machos não apresenta diferenças entre tratamentos (Fig. 3). No entanto, se se analisar esta variável ao longo das observações, parece haver uma evolução diferente entre tratamentos, nomeadamente a partir do momento em que existem ovos (Fig. 4).

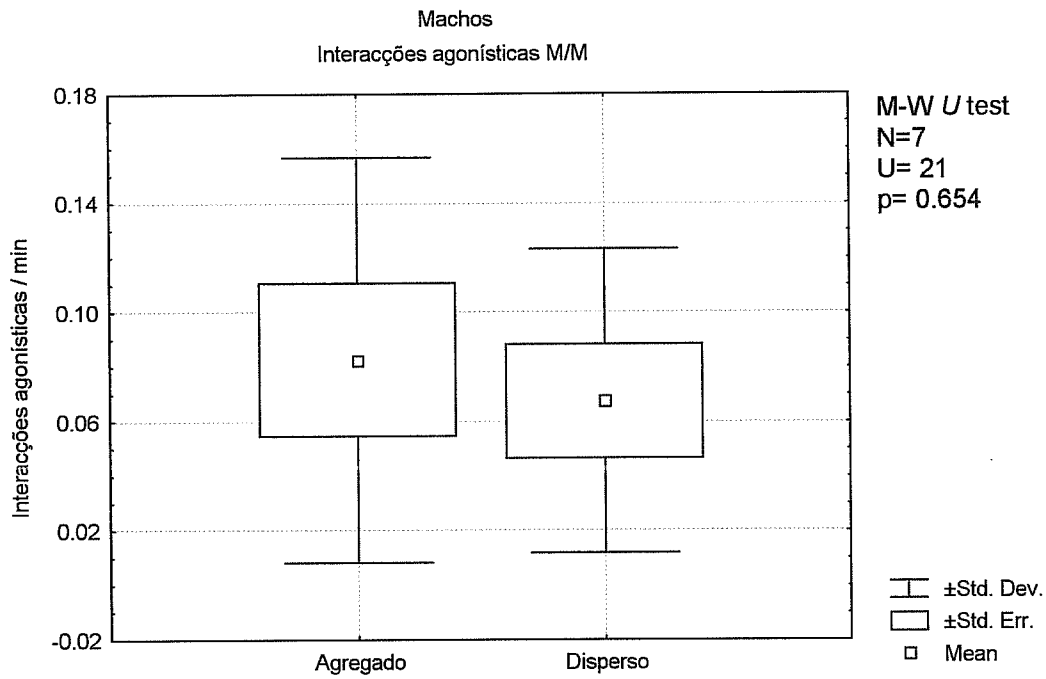


Figura 3 – Interações agonísticas entre machos por minuto nos tratamentos Agregado e Disperso.

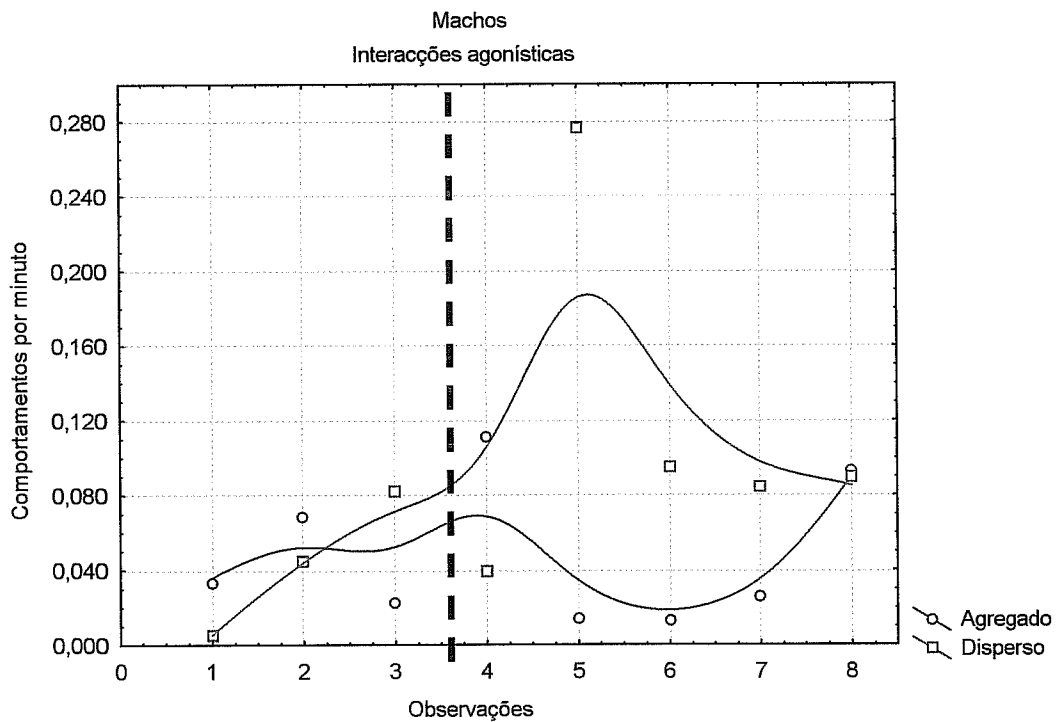


Figura 4 – Interações agonísticas entre machos ao longo dos dias de observação. A linha a tracejado indica o dia médio de aparecimento dos ovos nos dois tratamentos.

Os machos do tratamento Agregado passaram significativamente mais tempo dentro do ninho do que os do Disperso (Fig. 5). Não foram encontradas diferenças significativas entre tratamentos em relação à corte dos machos (Fig. 6).

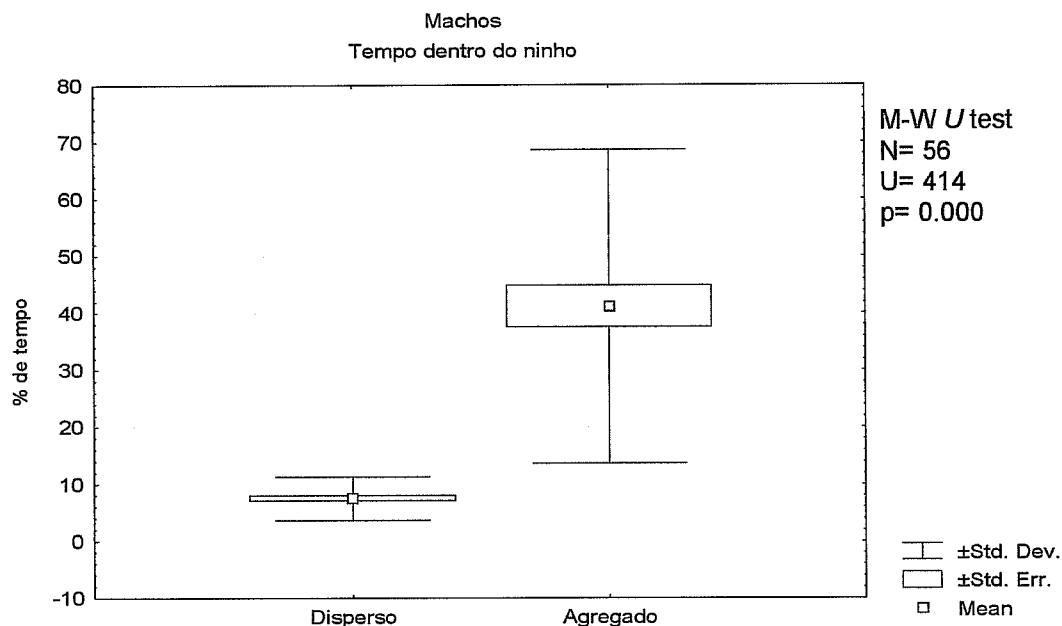


Figura 5 – Percentagem de tempo que os ninhos permanecem ocupados por machos nos tratamentos disperso e agregado. Dados obtidos a partir da média por ninho.

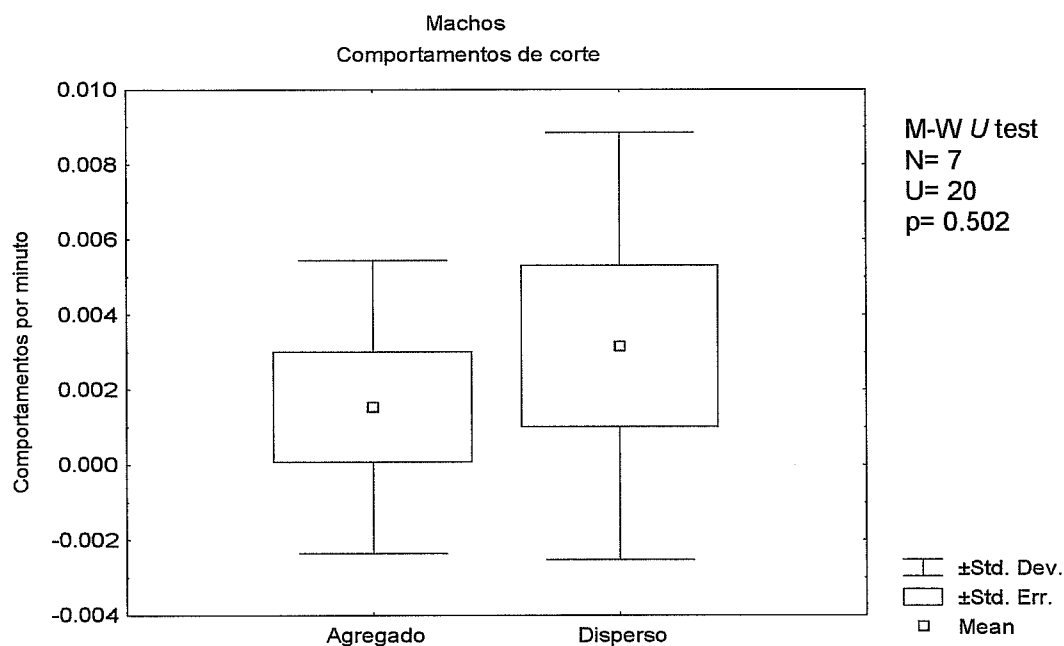


Figura 6 – Comportamentos de corte por minuto efectuados por machos em ambos os tratamentos.

As fêmeas cortejaram significativamente mais no tratamento agregado mas visitaram mais ninhos no disperso. Não apresentaram diferenças entre tratamentos nas interações agonísticas (Figs. 7, 8 e 9).

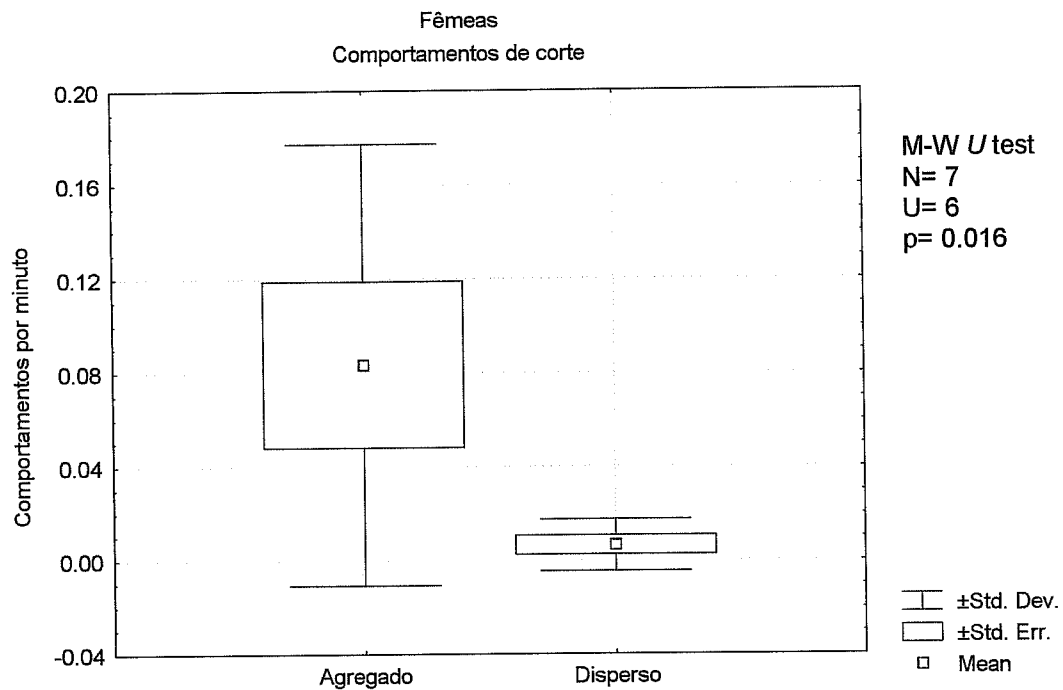


Figura 7 – Comportamentos de corte por minuto efectuados por fêmeas em ambos os tratamentos.

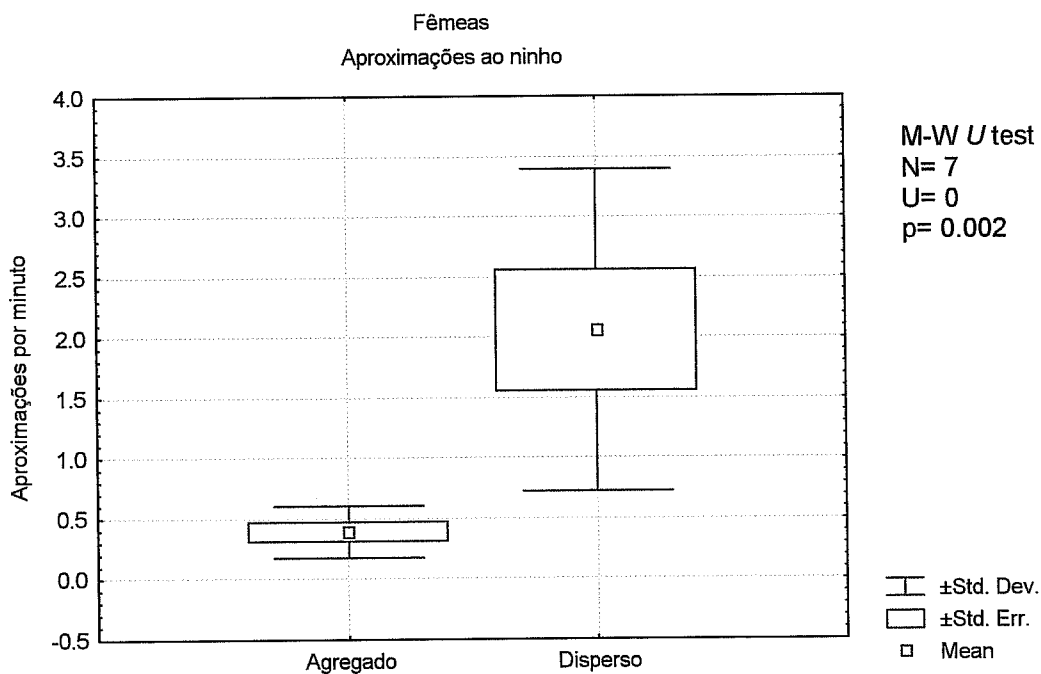


Figura 8- Aproximações ao ninho por minuto realizadas por fêmeas em ambos os tratamentos.

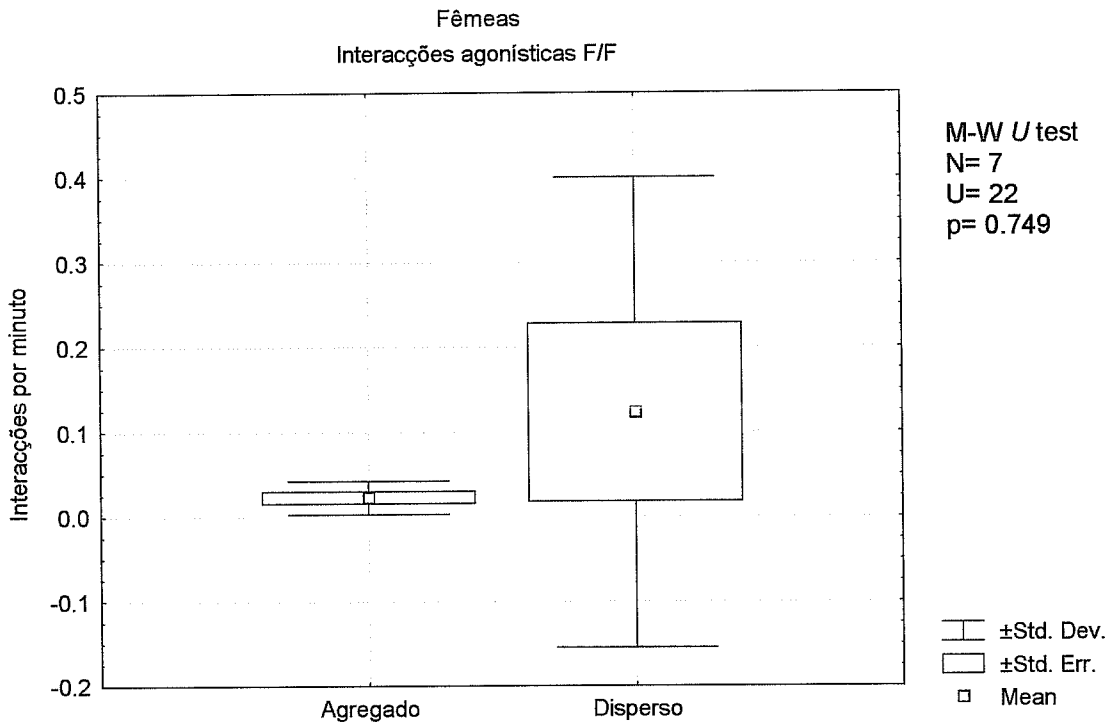


Figura 9 – Interações agonísticas por minuto entre fêmeas em ambos os tratamentos

Não foi encontrada nenhuma correlação entre o número de cortes recebidas pelos machos e qualquer variável morfométrica (Pearson's  $r = 0.19, 0.17$  e  $0.08$  para CS, AC e LGA, respectivamente).

#### *Ocupação dos ninhos, fidelidade ao ninho e presença de ovos*

Os ninhos do Tratamento Disperso foram encontrados mais vezes ocupados do que os do Agregado (Fig. 10). Não houve diferenças no número médio de ovos entre tratamentos nem na fidelidade ao ninho (figuras 11 e 12), mas existe uma correlação positiva significativa entre esta última e o CS dos machos no tratamento Agregado (Pearson's  $r = 0.29, p < 0.05$ ). Não se registaram diferenças no comportamento de corte das fêmeas do tratamento agregado dirigidos aos *nest-holders* antes e depois destes apresentarem ovos no ninho (Fig. 13), mas este factor parece influenciar de forma diferente as interações entre machos se estas forem analisadas ao longo das observações (Fig. 4).

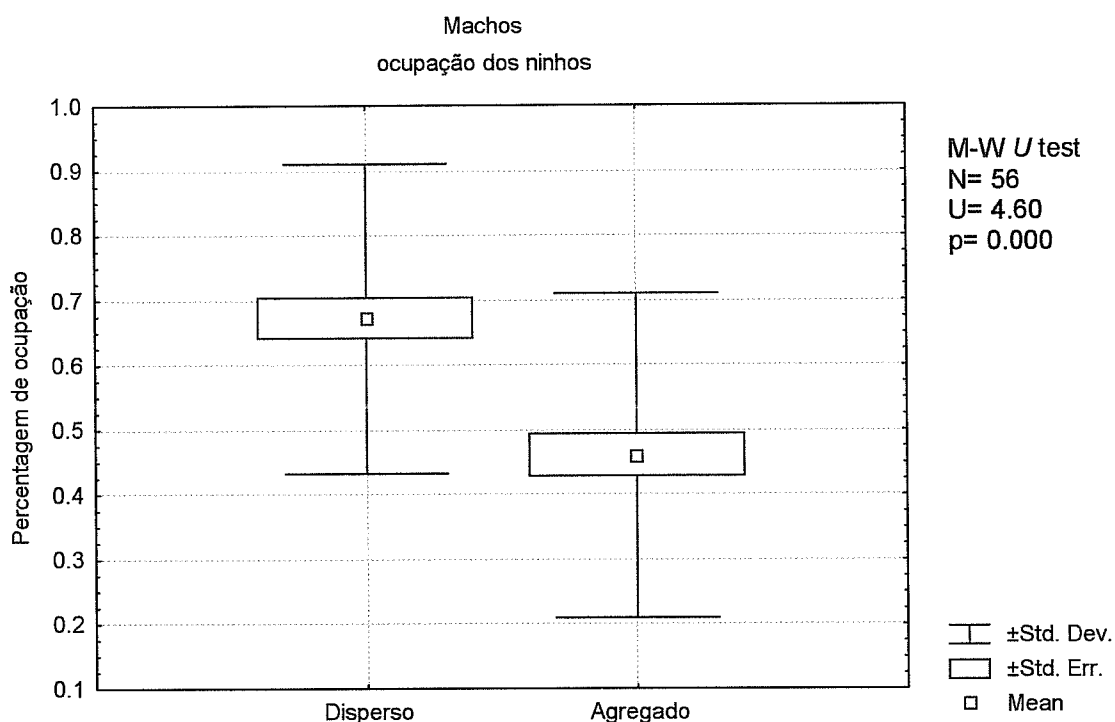


Figura 10 – Percentagem de ocupação dos ninhos nos tratamentos disperso e agregado (valores médios por ninho).

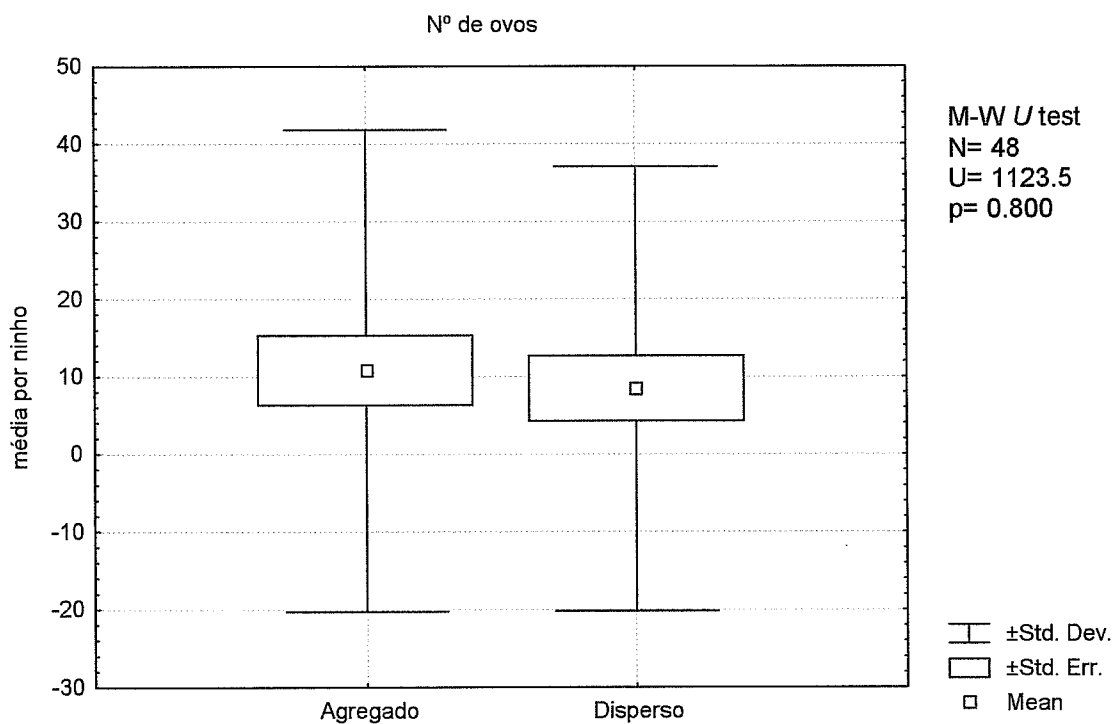


Figura 11 – Numero médio de ovos por ninho em ambos os tratamentos

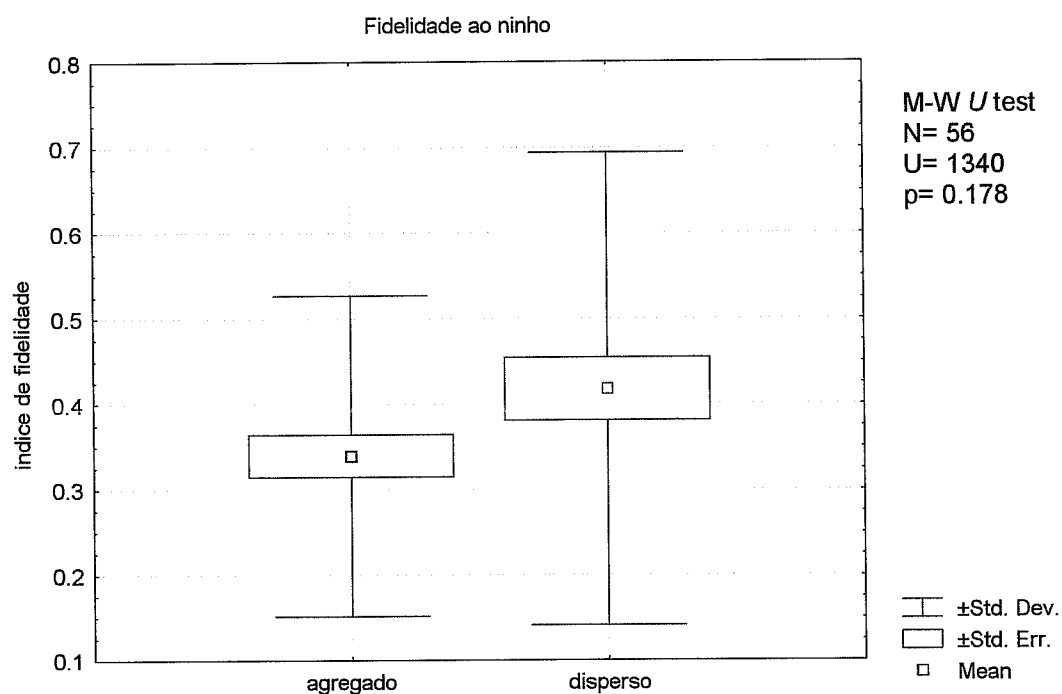


Figura 12- Índice de fidelidade ao ninho em ambos os tratamentos (maior frequência com que cada macho é encontrado em determinado ninho)

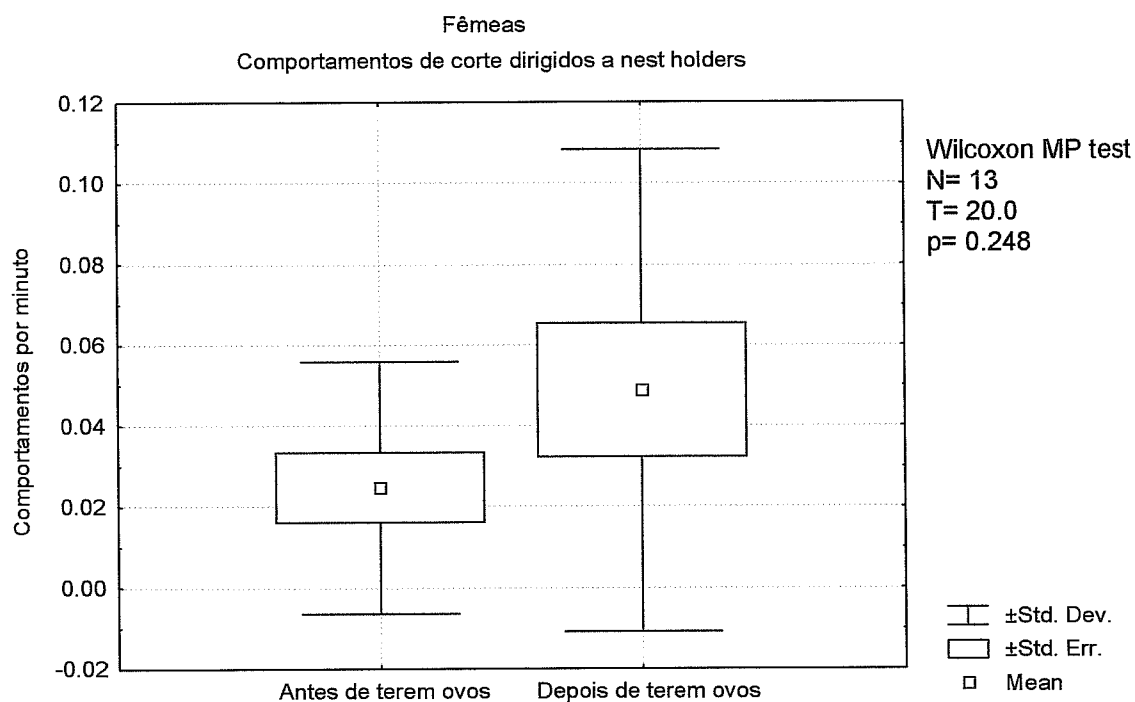


Figura 13 – Comportamentos de corte das fêmeas do tratamento agregado dirigidos a machos com ninho, antes e depois de estes terem ovos. (Foram utilizados nesta análise apenas os machos que viriam a apresentar ovos no ninho.)

## DISCUSSÃO

Segundo vários autores (Rosenqvist, 1990; Berglund, 1991; Almada et al., 1995), em espécies com reversão dos papéis sexuais assume-se que as fêmeas são mais activas na corte e serão também o sexo onde se regista maior competição intra-sexual. Por outro lado, Oliveira (1999) refere que na população estudada o principal factor limitante para a taxa de reprodução seria o espaço de desova, detido pelos machos. Portanto, neste estudo, seria de prever que nas condições agregadas as fêmeas cortejassem mais, mas a competição intra-sexual não seria necessariamente maior uma vez que a disponibilidade de ninhos era igual entre tratamentos. De facto, assim acontece já que as fêmeas cortejaram mais no tratamento agregado mas não competiram significativamente mais nesta situação. O “valor intrínseco” do ninho numa situação de agregação pode ser avaliado também por:

1. ser mais fácil ocupar um ninho na condição dispersa, já que a frequência de ocupação dos ninhos dispersos foi maior,
2. os machos permanecerem mais tempo dentro do seu ninho na situação agregada evitando perder o ninho, já que o vizinho mais próximo está contíguo e machos grandes podem dominar mais do que um ninho.

Ao contrário do que seria de esperar , a frequência de cortes efectuadas pelos machos não foi significativamente maior no tratamento disperso, onde existe o território necessário para a realização da exibição típica desta espécie. Possivelmente, a duração dos replicados não foi suficiente para despoletar os comportamentos de corte. O numero de ovos nos dois tratamentos não foi diferente, portanto aparentemente esta ausência de diferenças nestes comportamentos dos machos juntamente com a menor frequência de corte das fêmeas neste tratamento não teve influência na taxa de reprodução. Kraak (1994) refere que, em *Aidablennius sphyinx*, o facto de os machos cortejarem ou não também não tem qualquer efeito no seu resultado reprodutivo.

As fêmeas do tratamento disperso aproximaram-se mais frequentemente dos ninhos do que as do agregado. Estes peixes possuem uma visão bastante desenvolvida (Gonçalves, 2000) e é provável que usem pistas químicas para determinar a existência de machos num médio-longo alcance, enquanto que confiam principalmente em pistas visuais para seleccionar um parceiro sexual a curta distância (Gonçalves *et al.*, 2002). Portanto, uma fêmea que se aproxime de um ninho na situação agregada pode na realidade estar a inspeccionar mais do que uma cavidade ao mesmo tempo. De facto, devido à alta agregação, pode mesmo ser que inspeccione vários ou até a totalidade dos ninhos presentes! Assim, este resultado pode ser interpretado como uma economia de esforço por parte das fêmeas do tratamento agregado, já que as do disperso inequivocamente necessitam de se deslocar à entrada do ninho específico para o inspeccionar.

A correlação entre fidelidade ao ninho e CS nos agregados confirma que os machos maiores são os primeiros a escolher o ninho, apontando para uma vantagem de tamanho na competição por ninhos neste tratamento, que não existe (pelo menos tão claramente) no disperso. Estes resultados vêm confirmar as observações de varrimento, onde se verificou uma dominância de machos maiores sobre os mais pequenos, nomeadamente no acesso a ninhos (e possível acesso posterior a posturas). De facto, virtualmente todos os modelos da evolução de comportamentos agonísticos assumem que o tamanho está correlacionado positivamente com a probabilidade de vitória em interações agressivas (Parker, 1974; Parker & Rubenstein, 1981; Godin, 1997). Nesta espécie, maiores dimensões estão normalmente associadas a maiores oportunidades de acasalamento, seja por vantagem por acesso a ninho (como demonstrado neste estudo), seja por preferência das fêmeas por este traço (e.g. Ruchon, *et al.*, 1999; Oliveira *et al.*, 1999), embora não tenhamos encontrado aqui esta relação.

A tendência para os machos serem mais fiéis ao seu ninho no tratamento disperso parece demonstrar que, embora não haja diferenças nas interações agonísticas entre tratamentos, neste caso os machos mais pequenos têm oportunidade de manter o seu ninho sem serem expulsos pelos maiores.

Curiosamente, não se registou qualquer correlação entre caracteres sexuais secundários e atractividade dos machos (medida pelo número de cortes recebidas das fêmeas). Seria de esperar que o tamanho do corpo ou principalmente as dimensões da crista influenciassem a escolha das fêmeas, como se verificou em outros estudos com esta espécie. Ruchon (1999) encontrou preferência de fêmeas por machos maiores numa população de condições aparentemente idênticas à da Ria Formosa e, Gonçalves *et al.* (2002) refere uma correlação entre a dimensão da crista dos machos de *S. pavo* e o tempo de corte das fêmeas, sugerindo uma função de sinalização para este traço. De facto, estruturas tão conspícuas são normalmente tidas como ornamentos sexuais ou sinais de qualidade para parceiros (Zahavi, 1975; Andersson, 1994). No entanto, Fagundes *et al.* (in prep.) também não encontrou preferências das fêmeas por machos com cristas maiores na população da Ria Formosa, num estudo em que comparou, na natureza, machos que receberam ovos e machos que, apesar de também terem sido cortejados, não os receberam. Barlow & Siri (1997) mostraram que há por vezes uma interpretação exagerada da função deste tipo de traços, e que nalguns casos a explicação mais parsimoniosa de estruturas deste tipo é a de reconhecimento sexual. Para a população da Ria Formosa, Gonçalves *et al.* (2002) sugere que a reversão dos papéis sexuais, com os machos sendo mais selectivos que as fêmeas, pode diluir o efeito da preferência destas por maiores cristas.

Ao contrário do que seria de esperar, não foram encontradas influência da presença de ovos no comportamento das fêmeas. Vários autores referem a presença de ovos como factor de atractividade do ninho (e.g. Constanz, 1985; Marconato & Bisazza, 1986; Unger & Sargent, 1988; Ruchon, 1999). Existem quatro benefícios possíveis em acasalar com machos que já tenham ovos:

- 1) Machos que guardem ovos demonstram ser pais de sucesso (Ridley, 1978);

- 2) Desovar entre outros ovos dilui o risco de predação ou canibalismo (Rowher, 1978; Ridley & Rechten, 1981; Carlisle, 1982):
- 3) Machos com muitos ovos podem estar mais preparados para cuidar deles do que machos com poucos ovos (Coleman et al., 1985; Petersen & Marchetti, 1989);
- 4) Um macho com muitos ovos parece ser atraente para outras fêmeas, e “copiando” as escolhas de outros uma fêmea pode produzir descendência de boa qualidade genética, herdando os traços desejáveis do macho (Ridley, 1978; Losey et al., 1986).

É possível que este resultado não significativo se deva à relativamente curta duração dos replicados. No entanto, Jamieson & Colgan (1989) referem que não existe efeito da presença de ovos no interesse das fêmeas para o esganagata (*Gasterosteus aculeatus*), mas sim um melhor desempenho na corte por parte dos machos que obtêm mais visitas, cortes e desovas subsequentes (precisamente devido ao melhor desempenho e não ao facto de terem ovos no ninho). No nosso caso, controlou-se este efeito usando para a análise apenas os machos que *a posteriori* viriam a ter ovos. Devido às baixas frequências de corte dos machos em qualquer dos tratamentos deste estudo, não é possível determinar se existe o efeito referido por Jamieson & Colgan.

Analisando o efeito da presença de ovos na evolução das interações agonísticas entre machos, verifica-se que a partir do momento que existem posturas, os machos dos dois tratamentos comportam-se de modos opostos: os do tratamento agregado reduzem as interações agonísticas, enquanto que os do disperso aumentam-nas. Nas condições agregadas, onde o território é reduzido ao interior da cavidade, os machos parentais (i.e., com ovos) evitam correr o risco de perder o ninho permanecendo no seu interior (Almada *et al.*, 1994). Por outro lado, no tratamento disperso os machos passam mais tempo no exterior, havendo mais probabilidade de ocorrerem interações. Possivelmente, uma vez que existam posturas no ninho, os machos parentais tornam-se mais agressivos para as defender.

Os resultados são consistentes com a teoria dos *chorus*, onde se prevê vantagem dos machos em agregarem-se: o *sex-ratio* operacional tende a aumentar com a dimensão do *chorus* (grupo), logo os machos têm maiores probabilidades de se reproduzir (Ryan et al., 1981).

Nesta população, a agregação é um constrangimento. No entanto, Oliveira et al. (1999) refere que nos primeiros meses da época de reprodução os machos que têm ovos têm um número maior de vizinhos que outros que ainda não se reproduziram. Pode acontecer que machos reprodutores sejam atractivos para outros machos que mais tarde se vão estabelecer nas proximidades (i.e. a hipótese *hotshot* - Arak, 1982; Beehler & Foster, 1988). Observações não publicadas do autor sugerem ainda que, havendo possibilidade de escolha entre ninhos dispersos e agregados na presença de fêmeas maduras, os machos preferem estabelecer-se nos ninhos agregados.

## CONCLUSÕES GERAIS

O ambiente físico onde se encontra a população de *S. pavo* da Ria Formosa difere de outras populações conhecidas da espécie em dois aspectos principais:

1. A disponibilidade de locais de nidificação é escassa;
2. Onde existem, os locais adequados estão muito agregados.

Como foi demonstrado neste estudo, a própria agregação pode levar a que, embora haja possíveis ninhos presentes, não se encontram disponíveis já que machos maiores monopolizam mais do que uma cavidade, pelo menos numa fase inicial. Deste modo, este estudo permitiu determinar que a agregação dos ninhos exerce um efeito modulador importante no comportamento social de *S. pavo*, que se faz sentir nomeadamente ao nível dos comportamentos de corte das fêmeas e do tempo que os machos passam dentro do ninho. Como observado por Almada *et al.* (1994) existe uma redução na frequência de comportamentos agressivos após o estabelecimento de ninhos (i.e. aparecimento de ovos), embora na nossa análise não haja pontos amostrais suficientes para que a diferença estatística seja significativa.

Foi demonstrado que a reversão dos papéis sexuais é plástica para as fêmeas em relação à agregação dos ninhos, já que as fêmeas do tratamento disperso cortejaram significativamente menos do que as da condição agregada. É interessante verificar que existe uma avaliação em tempo real das condições do meio, e conseqüente afinação das exibições comportamentais.

Devido a constrangimentos metodológicos de vários tipos, não foi possível prolongar os replicados por mais tempo. Seria interessante fazê-lo, já que algumas perguntas ficaram sem uma resposta definitiva.

## REFERÊNCIAS

- Almada, V.C., Gonçalves, E.J., Santos, A.J., & Baptista, C. (1994) Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. *Journal of Fish Biology* 45: 819-830
- Almada, V.C., Gonçalves, E.J., Oliveira, R.F., & Santos, A.J. (1995) Courting females: ecological constraints affect sex roles in a natural population of the blenniid fish *Salaria pavo*. *Animal Behavior* 49: 1125-1127
- Andersson, M. (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press, New Jersey. 327
- Arak, A. (1982) Sneaky breeders. In *Producers and scoungers: strategies of exploitation and parasitism* (Barnard, C.J., ed.), pp. 154-194. Croom Helm, London
- Barata, E.N., Nogueira, R., Serrano, R., Gomes, L. & Canário, A.V.M. (2002) A pheromonal role for the anal gland of male peacock blennies (*Salaria pavo*) in female attraction. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 132: S64-S65.
- Barlow, G.W., & Siri, P. (1997) Does sexual selection account for the conspicuous head dimorphism in the Midas cichlid? *Animal Behaviour* 53: 573-584
- Beehler, B.M. & Foster, M.S. (1988) Hotshots, hotspots and female preferences in the organization of lek mating systems. *American Naturalist* 131: 203- 219
- Berglund, A. (1991) Egg competition in a sex-role reversed pipefish: subdominant females trade reproduction for growth. *Evolution* 45: 770-774
- Carlisle, T.R. (1982) Brood success in variable environments: implications for parental care allocation. *Animal Behaviour* 30: 824-836
- Coleman, R.M., Gross, M.T. & Sargent, R.C. (1985) Parental investment decision rules: a test in bluegill sunfish. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 18: 59-66
- Constanz, G.D. (1985) Allopaternal care in the tessellated darter, *Etheostoma olmstedi* (Pisces: Percidae). *Environmental Biology of Fishes* 14: 175-183

- Emlen, S.T., & Oring, L.W. (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223
- Fagundes, T., Gonçalves, D. & Oliveira, R.F. (in prep.) Female mate choice and mate search tactics in a sex role reversed population of the peacock blenny *Salaria pavo* (Risso, 1810)
- Fivizzani, A.J., Oring, L.W., Halawani M.E., Schlinger, B.A. (1990) Hormonal basis of male parental care and female intersexual competition in sex-role reversed birds. In: *Endocrinology of Birds: Molecular to Behavioral* (M. Wada et al., ed.) Japan Scientific Society Press, Tokyo. 315pp
- Fishelson, L. (1963) Observations on littoral fishes of Israel. I. Behavior of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae). *Israel Journal of Zoology* 12: 67-80
- Godin, J.J. (1997) *Behavioural Ecology of Teleost Fishes*. Oxford University Press. 384pp.
- Gonçalves, E.J., Almada, V.C., 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 UK* 76: 529-538
- Gonçalves, D., Oliveira, R.F., Korner, K., Poschadel, J.R., Schupp, I. (2000) Using video playbacks to study visual communication in a marine fish, *Salaria pavo*. *Animal Behaviour* 60: 351-357
- Gonçalves, D.M., Barata, E.N., Oliveira, R.F. & Canário, A.V.M (2002) The role of male visual and chemical cues on the activation of female courtship behaviour in the sex-role reversed blenny, *Salaria pavo*. *Journal of Fish Biology* 61: 96-105
- Hastings, P.A. (1988) Female mate choice and male reproductive success in the angel blenny, *Coralliozetus angelica* (teleostei: Chaenopsidae). *Animal Behaviour* 36: 115-124
- Heymer, A. (1985) Morphologie, coloration, intersexualité et anatomie des organes reproducteurs chez *Blennius basiliscus* (Teleostei, Blenniidae). *Rev. Fr. Aquariol.* 12: 39-52

- Heymer, A. (1987) Comportement agonistique, stratégies reproductrices et investissement parental chez *Blennius basiliiscus* (Teleostei, Blenniidae). *Rev. Fr. Aquariol.* 14: 89-108
- Instituto para a Conservação da Natureza (1993) *Livro Vermelho dos Vertebrados Portugueses*. ICN, 52 pp.
- Jamieson, I.G., & Colgan, P.W. (1989) Eggs in the nest of males and their effect on mate choice in the three spined stickleback. *Animal Behaviour* 38: 859- 865
- Janetos, A.C. (1980) Strategies of female choice: a theoretical analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 7: 107-112
- Kortschall, K. (1988) Blennies and endolithic bivalves: differential utilization of shelter in Adriatic *Blenniidae* (Pisces, Teleostei). *Marine Ecology* 9 (3): 253-269
- Kraak, S.B.M. (1994) Female mate choice in *Aidablennius sphinx*, a fish with paternal care for eggs in a nest. Tese de Doutorado. Univ. Groningen, Holanda
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1991) *Behavioural Ecology* (3<sup>a</sup> ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford. 482 pp
- Laumen, J., Pern, U. & Blum, V. (1974) Investigations on the function and hormonal regulations of the anal appendices in *Blennius pavo*. *Journal of Experimental Zoology* 190: 47-56
- Losey (1986) Copying others, an evolutionary stable strategy for mate choice: a model. *The American Naturalist* 128(5): 653-666
- Marconato, A. & Bisazza, A. (1986) Males whose nests contain eggs are preferred by female *Cottus gobio* L. (Pisces: Cottidae). *Animal Behaviour* 34: 1580- 1582
- Martin, P. & Bateson, P. (1993) *Measuring behaviour- an introductory guide* (2<sup>a</sup> ed.) Cambridge University Press. 221pp
- Nieder, J. (1993) Juvenile blennies (*Coryphoblennius galerita* and *Lypophrys pholis*, Pisces, Blennidae) in small tide pools on the Algarve coast of southern Portugal: result of low tide-lottery or strategic habitat selection?, *Bonner Zoologische Beiträge* 44: 133-140]

- Oliveira, R.F., Almada, V.C., Forsgren, E., & Gonçalves, E.J. (1999) Temporal variation in male traits, nesting aggregations and mating success in the peacock blenny. *Journal of Fish Biology* 54: 499-512
- Parker, G.A. (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. 47: 223-243
- Parker, G.A. & Rubenstein, D.I. (1981) Role assessment, reserve strategy and the acquisition of information in asymmetric animal contests. *Animal Behaviour* 17: 224-228
- Patzner, R.A., Seinwald, M., Adlegasser, M., & Kaurin, G. (1986) The reproduction of *Blennius pavo*. V. Reproductive behavior in the natural environment. *Zoologischer Anzeiger* 216: 338-350
- Petersen, C.W. & Marchetti, K. (1989) Filial cannibalism in the cortex damselfish *Stagastes rectifraenum*. *Evolution* 43: 158-168
- Ridley, M. (1978) Paternal care. *Animal Behaviour* 26: 904-932
- Ridley, M. & Rechten, C. (1981) Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. *Behaviour* 76:152- 161
- Rosenqvist, G. (1990) Male mate choice and female-female competition for mates in the pipefish *Nerophis ophidion*. *Animal Behaviour* 39: 1110-1115
- Rowher, S. (1978) Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *American Naturalist* 112: 429- 440
- Ruchon, F. Laugier, T., & Quignard, J.P. (1995) Alternative male reproductive strategies in the peacock blenny. *Journal of Fish Biology* 47: 826-840
- Ruchon, F., Laugier, T., Quignard, J. P. (1999) A field experiment to test nest choice in the peacock blenny, *Liphphrys pavo* (Teleostei, Blenniidae). *Vie et Milieu* 49 (2/3) : 145-154
- Taborsky, M. (1994) Sneakers, satellites and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Advances in the Study of Behavior* 23: 1-100
- Unger, L.M., & Sargent, R.C. (1988) Allopaternal care in the fathead minnow *Pimephales promelas*: females prefer males with eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.

- Vincent, A.C.J. (1992) Prospects for sex role reversal in teleost fishes. *Netherlands Journal of Zoology* 42(2-3): 392-399
- Wittenberger, J.F. (1983) Tactics of mate choice. In: *Mate Choice* (P. Bateson, ed) Cambridge University Press, pp: 433-447
- Zahavi, A. (1975) Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*. 53: 205-214
- Zander, C.D. (1986) Blenniidae. In: *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean* (Whitehead, P.J.P. *et al.*, eds) Paris: UNESCO, pp. 1096-1112
- Zeeck, E., & Ide, V. (1996) The role of sex pheromones in the reproductive behavior of *Blennius pavo* (Risso). In: *Fish Pheromones: Origins and Modes of Action* (Canário, A.V.M., & Power, D.M., eds.), pp 33-38