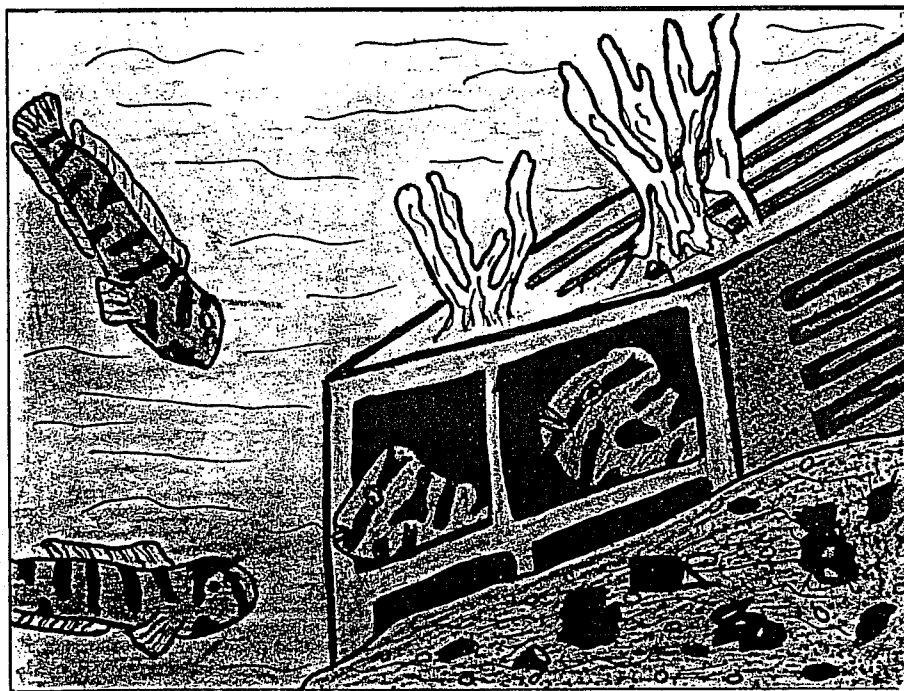


PAULO JOSÉ DE MORAIS SIMÃO BAPTISTA PEREIRA

DM  
PERE/PJ.2

TÁCTICAS REPRODUTORAS  
NUMA POPULAÇÃO DE *SALARIA PAVO*  
(PISCES: BLENNIIDAE)  
DA RIA FORMOSA



DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM ETOLOGIA



INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA

Ref. 9508

Instituto Superior de Psicologia Aplicada  
BIBLIOTECA

**TÁCTICAS REPRODUTORAS**  
**NUMA POPULAÇÃO DE *SALARIA PAVO***  
**(PISCES: BLENNIIDAE)**  
**DA RIA FORMOSA**

**PAULO JOSÉ DE MORAIS SIMÃO BAPTISTA PEREIRA**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM ETOLOGIA**

**INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA**

**LISBOA - 1995**

## AGRADECIMENTOS

Para as seguintes pessoas e instituições vai o meu sincero agradecimento:

Ao Prof. Dr. Vitor Almada (Instituto Superior de Psicologia Aplicada) por me ter proporcionado a participação no Projecto que tornou possível este trabalho; ensinou, criticou, reviu e deu sugestões preciosas, com a maior disponibilidade e apoio.

Ao Dr. Emanuel Gonçalves (Instituto Superior de Psicologia Aplicada) que trabalha nesta população há vários anos e me transmitiu, com grande dedicação e saber, toda a sua experiência, fundamental para quem começa.

À Dr. Elisabet Forsgren (Universidade de Uppsala, Suécia) pela preciosa ajuda na recolha de dados.

Ao Parque Natural da Ria Formosa, na pessoa do Arq.º Nuno Lecoq (Director do Parque), que disponibilizou os meios materiais e humanos necessários à realização deste trabalho.

**“Frecuentemente, al observar de frente a un blenio,  
se tiene la sensación de estar siendo «inteligentemente»  
observado por el propio ejemplar.”**

José M.<sup>a</sup> Cid

## ÍNDICE

RESUMO.....	1
I. INTRODUÇÃO.....	3
II. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
Local de estudo.....	11
Registos durante as observações na preia-mar.....	12
Registos durante as inspeções na baixa-mar.....	15
Análise dos vídeos.....	16
III. RESULTADOS.....	19
IV. DISCUSSÃO.....	39
V. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	49
VI. BIBLIOGRAFIA.....	51

## RESUMO

Foram analisados aspectos do comportamento reprodutor de uma população de *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) que se reproduz numa área onde os locais adequados ao estabelecimento de ninhos se distribuem de forma agregada. Os ninhos são estabelecidos em cavidades de tijolos colocados intertidalmente e os machos parentais permanecem no seu interior durante os períodos de baixa-mar. Nem todas as cavidades são adequadas ao estabelecimento de ninhos e a sua escassez limita o número de machos que guardam ovos, havendo um excedente de machos adultos que não consegue estabelecer ninhos. Outros machos mais pequenos apresentam características fenotípicas e comportamentais muito semelhantes às fêmeas e tentam reproduzir-se entrando sorrateiramente nos ninhos dos machos parentais, no momento em que se encontra uma fêmea no seu interior. A escassez de ninhos limita igualmente as oportunidades para as fêmeas desovarem, traduzindo-se na sua total predisposição para cortejar e desovar. Fizeram-se inspeções ao local em períodos de baixa-mar, para caracterização dos ninhos e respectivos machos ocupantes, e em períodos de preia-mar para registo das actividades comportamentais ocorridas em seu redor. Estas observações foram complementadas com a análise de vídeos filmados a cinco ninhos. Os principais resultados foram: 1) uma sensível redução da área territorial defendida pelos machos parentais, acompanhada de uma extrema redução da agressividade entre machos com ninhos vizinhos. 2) uma forte competição entre machos adultos pela ocupação das cavidades adequadas ao estabelecimento de ninhos. 3) uma intensa competição entre fêmeas associada a uma forte selectividade por parte dos machos na admissão de fêmeas cortejantes aos ninhos. 4) uma distribuição não aleatória das cortes de fêmeas pelos ninhos, havendo ninhos com machos receptivos pouco cortejados e ninhos com machos pouco receptivos mas muito disputados agonisticamente entre fêmeas. 5) uma distribuição não aleatória das actividades agonísticas iniciadas por cada categoria de peixes, em zonas com diferentes distâncias aos ninhos. 6) diferentes níveis de agressividade dos machos parentais para com as fêmeas e para com os machos miméticos nas zonas mais próximas dos ninhos. Nesta população a forte competição intra-sexual nos dois sexos parece ser acompanhada de uma intensa selecção inter-sexual nos dois sentidos. Esta situação só pode ser explicada pela escassez de cavidades adequadas ao estabelecimento de ninhos e por uma elevada variância na qualidade dos indivíduos nos dois sexos.



## I - INTRODUÇÃO

Os blenídeos constituem uma das oito famílias da sub-ordem Blennioidei. São peixes alongados e robustos, com um corpo muito flexível e movimentos natatórios ondulantes. Caracterizam-se pela forma da cabeça, geralmente bolbosa, olhos e lábios proeminentes, presença de uma barbatana anal muito longa, barbatanas pélvicas inseridas anteriormente às peitorais e geralmente apresentam uma única e longa barbatana dorsal (Bauchot & Pras, 1980; Zander, 1986)

O nome desta família, que deriva do grego (viscoso), deve-se ao muco que reveste o corpo destes peixes, geralmente desprovidos de escamas. Raramente apresentam bexiga natatória e se presente está atrofiada incapacitando a manutenção do corpo estabilizado na coluna de água. As deslocções ocorrem junto ao substrato, numa sucessão de impulsos curtos, acompanhados por movimentos ondulatórios do corpo e intervalados por breves pausas sobre o substrato.

A maioria das espécies apresenta um nítido dimorfismo sexual. Os machos tendem a ser maiores do que as fêmeas, desenvolvendo padrões de coloração mais conspícuos durante a época reprodutora.

Outra característica dimórfica generalizada nos blenídeos é a presença de glândulas na barbatana anal e pequenas dilatações nos raios das barbatanas dorsal e anal dos machos (Zander, 1975; Papaconstantinou, 1979). O tamanho destas glândulas varia sazonalmente nalgumas espécies, aumentando durante a época reprodutora, e a sua morfologia difere de espécie para espécie. A função destas estruturas não foi ainda completamente determinada, no entanto, alguns autores sugerem que elas estarão envolvidas na produção de feromonas sexuais (Losey, 1969; Laumen *et al.*, 1974).

A biologia reprodutora da sub-ordem Blennioidei encontra-se bem documentada (Wirtz, 1978; Thresher, 1984), sendo possível estabelecer um conjunto de características comuns a quase todas as espécies: 1) salvo raras exceções, produzem ovos demersais, 2) os ovos são colocados pelas fêmeas em cavidades ou locais defendidos pelos machos, 3) os cuidados parentais a seguir à fertilização são assegurados pelos machos (Breder & Rosen, 1966 ; Thresher, 1984).

A abundância de recursos alimentares durante um período prolongado, permitiu que as fêmeas desenvolvessem uma estratégia de investimento parental distribuída por

uma sucessão de posturas (Ridley, 1978; Perrone & Zaret, 1979). Deste modo, as fêmeas aumentam a probabilidade das suas larvas tirarem vantagem das condições óptimas, quando quer que ocorram (Qasim, 1956). Esta situação obriga a que os machos invistam de modo permanente na reprodução, através da conservação e defesa de uma área que permita o desenvolvimento das posturas e que lhes assegure a paternidade dos embriões (Ridley, 1978; Keenleyside, 1979; Santos, 1985a ). Nas espécies em que as fêmeas só efectuam uma postura por época reprodutora (fam. Stichaedae e Pholidae), os machos não apresentam comportamentos territoriais, o que deverá estar relacionado com a baixa probabilidade de acasalarem mais do que uma vez (Santos, 1985a ).

O facto de os ovos ficarem colados na parede de uma cavidade, terá permitido aos machos de blenídeos, distribuir os cuidados parentais por posturas de várias fêmeas, sem acréscimos sensíveis nos gastos energéticos, levando ao subsequente desenvolvimento de relações poligínicas e poliândricas. Além disso, o facto de não terem de transportar os ovos na boca tê-los-á libertado para outras actividades relacionadas com a reprodução, permitindo-lhes, nomeadamente, o desenvolvimento de padrões de corte (Santos, 1985a , Heymer, 1987).

Durante a época reprodutora, a defesa de um território á volta do ninho, pode ainda permitir a exploração e monopólio de recursos alimentares contidos na área defendida, atenuando os custos associados aos cuidados parentais prolongados (Keenleyside, 1979; Santos, 1985a ). Em várias espécies tropicais de blenídeos, tanto os machos como as fêmeas defendem territórios permanentes ( e.g.: Fishelson, 1975; Nursall, 1977; Marraro & Nursall, 1983; Carlson, 1986; Côte & Hunte, 1989). No entanto, em regiões temperadas, onde as condições climáticas variam substancialmente, factores como a grande sazonalidade e a conseqüente variação na quantidade de alimento disponível ao longo do ano, podem restringir a territorialidade à época reprodutora ( Gibson, 1967; Almada *et al.*, 1983; Almada *et al.*, 1994).

A espécie que nos ocupa, *Salaria pavo* (Risso, 1810), pertence a um dos 15 géneros agrupados por Bath (1976) na tribo Blenniini. Sendo originária do mar Adriático e do mar Negro, encontramos-la distribuída por todo o Mediterrâneo e parte do Atlântico (Zander, 1986). Alguns autores citam a sua presença no Atlântico Norte, do

Canal da Mancha até ao Norte de Inglaterra (Moreau, 1881 *in* Fishelson, 1963; Axelrod & Emmens, 1969), no entanto, estas referências carecem de confirmação recente.

Os machos adultos caracterizam-se pela presença de uma crista adiposa, de cor amarela-alaranjada, no topo da cabeça. O corpo apresenta uma cor verde-acastanhada escurecendo na base da barbatana dorsal. Na região anterior apresenta um padrão de riscas escuras transversais bordadas por uma linha azul muito fina, que se converte em pontinhos à medida que se avança para a região posterior. O ventre é mais claro podendo apresentar tons esbranquiçados ou amarelados. A cabeça apresenta uma risca castanha vertical que parte da crista, atravessa os olhos e termina na mandíbula inferior. De ambos os lados da cabeça, encontra-se um ocelo delimitado por uma linha azul mais ou menos concêntrica, por vezes muito irregular.

Na fêmea adulta, a coloração base é castanho pardo ou ligeiramente esverdeado. À semelhança do macho, apresenta um conjunto de linhas castanhas transversais e descontínuas, bordadas com uma linha azul mais fina e que se converte em pontos na região posterior. Nas fêmeas esta linha é de um azul mais apagado do que nos machos, no entanto o padrão de riscas castanhas contrasta mais nitidamente com o fundo mais claro.

Esta espécie habita em zonas costeiras, preferindo os ambientes rochosos. No entanto, parece adaptar-se facilmente a uma grande diversidade de ambientes que variam tanto na complexidade do substrato como no nível de hidrodinamismo, povoamento vegetal, etc.. (Fishelson 1963; Moosleitner 1980; Westernhagen, 1983; Patzner *et al.* 1986; Rubio, 1991; Almada *et al.* 1994). Desta multiplicidade, de ambientes povoados por *S. pavo* resulta uma grande variabilidade no que respeita à estratégia territorial utilizada pelos machos parentais.

Assim, numa população mediterrânica da costa espanhola, os machos estabelecem territórios permanentes numa região de substrato predominantemente arenoso, com fraco hidrodinamismo e a época reprodutora estende-se ao longo de todo o ano (Rubio, 1991). Numa população do golfo de Trieste, a duração da época reprodutora está limitada a um período mais restrito, desde o princípio de Junho, até meados de Agosto (Patzner *et al.*, 1986). Nesta população, os machos defendem territórios individuais à volta dos ninhos, apenas durante a época reprodutora, tal como é habitual para a maioria dos blenídeos (Wirtz, 1978; Almada *et al.*, 1983; Santos, 1985a; Almada *et al.*, 1987; Thresher, 1984; Heymer, 1987). Por outro lado, estudando uma população da

costa israelita, Fishelson (1963), estabelece a época reprodutora entre os meses de Março e Agosto, tendo, no entanto, verificado que os machos estabelecem territórios permanentes, defendendo uma área à volta da cavidade da rocha onde se encontra o ninho, mesmo fora da época reprodutora. O autor refere que os territórios se encontram em zonas de forte hidrodinamismo, onde, por acção das ondas, o alimento se torna particularmente abundante.

A população de *S. pavo* da Ria Formosa reproduz-se numa zona arenosa onde os únicos abrigos disponíveis para o estabelecimento de ninhos são as cavidades dos tijolos colocados pelo homem para demarcação de viveiros de ameijoas. Ao longo da época reprodutora, que se estende desde meados de Abril a finais de Setembro, o mesmo macho pode estabelecer sucessivamente mais do que um ninho, não se verificando, porém, a defesa de qualquer cavidade fora da época de reprodução (Gonçalves, 1990; Almada *et al.*, 1994).

Apenas algumas cavidades são utilizadas para o estabelecimento de ninhos e a sua reduzida quantidade limita o número de machos que guardam ovos, havendo um excedente de machos adultos que não estabelece ninhos (Almada *et al.*, 1994; Almada *et al.* 1995). Estes machos, aqui designados por flutuantes, apesar de serem mais pequenos do que os machos com ninho, apresentam os caracteres sexuais secundários completamente desenvolvidos.

Uma das características mais salientes nesta população é a extrema redução da territorialidade nos machos parentais, que não defendem qualquer área à volta dos ninhos, estando o território limitado à própria cavidade onde se encontram os ovos (Almada *et al.* 1994). Ao contrário do que acontece com outras populações de *S. pavo*, os machos com ninho raramente cortejam e as iniciativas de corte pertencem quase exclusivamente às fêmeas (Almada *et al.* 1995). Segundo Almada *et al.* (1994), a sensível redução da territorialidade está associada à escassez de cavidades adequadas ao estabelecimento de ninhos e à sua extrema agregação. Estes autores sugerem que a forte competição entre machos, resultante da escassez de cavidades, terá exercido uma forte pressão contra a defesa de um território em redor dos ninhos, impedindo a exibição dos padrões de corte por parte dos machos com ninho. Por outro lado, limitando o número de machos que guardam ovos, a reduzida quantidade de ninhos disponíveis limita o número de oportunidades para as fêmeas desovarem, traduzindo-se

numa intensa competição entre fêmeas pelo acesso a esses ninhos e na sua completa predisposição para desovar. Portanto, a total inversão dos papéis sexuais, com as iniciativas de corte a pertencerem quase exclusivamente às fêmeas, só terá sido possível “devido à pre-existência de um padrão de corte no repertório comportamental das fêmeas e à forte pressão a que são submetidas para encontrarem um ninho no qual possam desovar” (Almada *et al.* 1995).

Gonçalves (1990) relatou a presença de outro tipo de machos, que ainda não desenvolveram caracteres sexuais secundários mas que apresentam índices gonadossomáticos superiores aos dos machos com crista. Estes machos, que trataremos por iniciais ou furtivos (*sensu* Santos, 1985b), revelam características fenotípicas muito semelhantes às fêmeas, não estabelecem ninhos próprios e exibem por vezes um padrão de coloração e de comportamentos dirigidos aos machos com ninho, que mimetizam o padrão de corte das fêmeas. Na impossibilidade de obter um ninho, estes machos pequenos parecem tentar fertilizar alguns ovos, entrando nos ninhos dos machos parentais no momento em que se realizam as posturas (Gonçalves *et al.* in press).

Os ninhos constituem, portanto, o principal foco da competição entre os machos e entre as fêmeas de *S. pavo* da Ria Formosa (Almada *et al.* 1994), que condicionará a distribuição dos acasalamentos. Uma distribuição não aleatória da frequência de acasalamentos pode, no entanto, resultar quer das interações intra-sexuais, quer de uma escolha activa dos parceiros sexuais (Searcy 1982). Num sistema em que a poliginia assenta na defesa de um território com ninho e nos cuidados parentais a cargo do macho, as fêmeas podem aumentar o seu sucesso reprodutor escolhendo os machos que apresentem uma maior capacidade de assegurar a sobrevivência dos descendentes (Trivers, 1972). A qualidade dos cuidados parentais deverá ser um dos factores com maior influência nessa escolha. Mas quando essa qualidade não pode ser directamente avaliada, as fêmeas poderão basear a sua escolha em características dos machos parentais ou dos territórios defendidos, associadas a essa qualidade (Bateson, 1983).

De entre as espécies de peixes com cuidados parentais desempenhados pelos machos, a distribuição das desovas pelos ninhos tem sido correlacionada com diversos factores (e.g.: Sargent *et al.*, 1986; Hastings, 1988; Côte & Hunte, 1989). A questão que se coloca é a de saber se a escolha das fêmeas é feita com base nas características dos machos, dos ninhos, ou numa combinação dos dois. Alguns estudos em peixes têm demonstrado a preferência das fêmeas por machos mais robustos, independentemente

do tamanho ou das qualidades dos ninhos, tendo-se verificado, nalguns casos, que o tamanho e a condição física dos machos estão positivamente correlacionados com a capacidade para cuidar dos ovos até à eclosão ( e.g. : Hastings, 1987; Knapp & Kovach, 1991). Noutros casos a qualidade dos machos não parece afectar a escolha das fêmeas, ao contrário das características dos ninhos e dos territórios, que parecem ser determinantes nessa escolha (e.g.: Sargent, 1982). Mais comum parece ser a participação conjunta dos dois factores na determinação da escolha das fêmeas (e.g.: Hastings, 1988; Côte & Hunte, 1989; Hastings, 1992).

Mostrando uma preferência por determinados tipos de ninhos, as fêmeas podem aumentar a pressão competitiva entre os machos forçando-os a competir pelos ninhos preferidos. Se o tamanho dos machos fôr importante nessa disputa, os machos maiores deverão estabelecer os seus ninhos nas cavidades que lhes permitam maximizar o seu sucesso reprodutor, enquanto que os machos mais pequenos poderão ser forçados a adiar o seu esforço reprodutor ou a adoptar tácticas alternativas de reprodução (Rubenstein, 1981). A presença de machos miméticos ou furtivos, tem sido descrita para numerosas espécies de peixes (para revisão ver: Taborsky, 1994). No entanto, na maioria dos estudos feitos, a existência de mecanismos de reconhecimento destes machos miméticos por parte dos machos parentais continua incerta. Se o mimetismo fôr realmente eficaz, os machos com ninho deverão apresentar iguais níveis de agressividade para com os machos cortejantes e para com as fêmeas, já que, são incapazes de distinguir os indivíduos pertencentes a cada uma destas categorias de peixes.

Por outro lado, se o número de acasalamentos fôr limitado pelos machos, estes tenderão a ser selectivos na escolha das fêmeas, desde que estas variem nas qualidades de corte e/ou na fecundidade e que essas qualidades possam ser avaliadas por eles (Côte & Hunte, 1989). Em peixes, o limite no número de fêmeas com as quais cada macho pode acasalar, pode estar associado a custos de ejaculação, a limitações na fertilidade nos machos ou no tamanho da cavidade bucal onde os ovos se desenvolvem (Dewsbury, 1982; Nakatsuru, & Kramer 1982; Berglund & Rosenqvist, 1990). Nestes casos os machos parecem ser o sexo limitante no número de descendentes produzidos e a competição por parceiros sexuais deve ser maior nas fêmeas (Clutton-Brock and Vincent 1991).

Na população da Ria Formosa, a restrição no número de acasalamentos para as fêmeas resulta, porém, da escassez de ninhos disponíveis estando, portanto, associada a elevados níveis de competição entre machos (Almada *et al.* 1994). Ou seja, os machos poderão, por um lado, limitar o potencial reprodutor das fêmeas, devendo estas estar sujeitas a uma forte seleção, e por outro, estar eles próprios condicionados ao número de ninhos existente, à quantidade de ovos que esses ninhos podem conter e à escolha das fêmeas. Portanto, a seleção inter-sexual poderá ocorrer simultaneamente nos dois sentidos, acompanhada de níveis de competição intra-sexual elevados para ambos os sexos.

Numerosos estudos em diversas espécies de peixes, confirmam a existência de uma seleção sexual por parte dos machos, associada a uma elevada competição entre fêmeas (e.g.: Rowland, 1982; Loiselle, 1982; Sargent *et al.*, 1986; Bisazza *et al.*, 1989; Goto, A., 1993; Vincent *et al.*, 1994). No entanto, a ocorrência simultânea de escolha de machos e de fêmeas na mesma população parece ser mais rara (mas ver: Hidaka & Takahashi, 1987).

Neste trabalho, investigou-se a influência das características dos machos, dos ninhos e respectivas interações, na quantidade de ovos defendidos por cada macho, num determinado período da época reprodutora. Foram analisadas as relações entre as características dos ninhos e a frequência de cortes exibidas pelas fêmeas aos respectivos machos. Os níveis de competição intra-sexual nos dois sexos, foram avaliados com base no estudo da distribuição de contactos agonísticos realizados junto aos ninhos, por cada categoria de peixes. A localização das interações agonísticas e a identificação dos respectivos intervenientes, permitiu caracterizar a zona em redor dos ninhos e delimitar a área territorial defendida pelos machos parentais. A existência de mecanismos de reconhecimento de machos iniciais foi testada comparando os níveis de agressividade dos machos parentais com as fêmeas e com os machos iniciais. Duas forças, número/disposição espacial das cavidades adequadas e atração social, são hipotetizadas para explicar a agregação de ninhos.



## II - MATERIAL E MÉTODOS

### Local de estudo:

A população de *Salaria pavo* da Ria Formosa habita as extensas áreas de sapal que o homem utiliza para criação de ameijoas.

A área estudada situa-se junto à Ilha da Culatra, numa região do intertidal protegida da rebentação. O substrato é constituído essencialmente por uma camada de areia e conchas colocada pelos viveiristas, que cobre uma camada inferior de vasa. Esta área plana é interrompida por canais escavados pelos viveiristas onde a água circula continuamente. Ao longo das margens destes canais foram colocados materiais diversos, tais como tijolos, telhas e outros materiais, que evitam o seu assoreamento e delimitam os viveiros.

A diversidade de materiais encontrados nesta região permitiu a colonização de uma grande heterogeneidade de organismos, sendo possível encontrar simultaneamente organismos típicos de substrato móvel nas zonas arenosas dos viveiros e organismos habitualmente associados a zonas de substrato rochoso nas margens dos canais que os delimitam (Gonçalves 1990 ; Almada *et al.* 1994).

Durante a época reprodutora, é junto aos bordos destes canais que se encontra a maior densidade de indivíduos de *S. pavo*. Os materiais que aí ocorrem, além de servirem de abrigo a fêmeas e machos pequenos durante a baixa-mar, são também utilizados para o estabelecimento de ninhos por parte dos machos maiores. Os ninhos são estabelecidos no interior de cavidades de tijolos, permanecendo, na sua maioria, fora de água nos períodos de baixa-mar.

Neste trabalho, as observações de campo realizaram-se ao longo de um canal com cerca de 80 metros de comprimento. Foram efectuadas inspecções na baixa-mar para a caracterização de alguns ninhos e respectivos ocupantes e inspecções na preia-mar para o registo de actividades comportamentais. Foram ainda efectuadas filmagens de vídeo a 5 tijolos com ninhos, escolhidos aleatoriamente entre os tijolos existentes no local.

As observações comportamentais decorreram em dois períodos distintos: de 31 de Maio a 6 de Junho de 1994 e de 7 a 14 de Julho de 1995,

Os tijolos foram previamente marcados a lápis na baixa-mar e a sua localização foi mapeada antes de se proceder a qualquer registo comportamental.

### **Registos durante as observações na preia-mar:**

Em mergulho de apeneia, foram realizadas observações focais a tijolos com ninhos, em registo contínuo (Martin & Bateson 1993), com uma duração de 20 minutos cada.

Observou-se um total de 65 ninhos, distribuídos por 29 tijolos em 1994 e um total de 62 ninhos, distribuídos por 28 tijolos em 1995. Neste último ano, foram ainda observadas 15 cavidades de tijolo ocupadas por machos adultos mas sem a presença de ovos. Para todos os ninhos de 1995 e para alguns de 1994 foram feitas duas observações em dias diferentes fazendo um tempo observação de 40 minutos para cada um desses ninhos. Quando necessário, duplicou-se a frequência de visitas e de interações aos ninhos observados apenas durante 20 minutos, para que todos os ninhos apresentassem frequências relativas a 40 minutos.

As observações decorreram durante os períodos de maré enchente, tendo início logo que o nível da água submergia os tijolos e prolongando-se por cerca de duas horas, tempo para cada observador efectuar observações a 5 tijolos em cada visita.

Antes de se proceder a qualquer registo comportamental, foram efectuadas cerca de 5 horas de observação *ad libitum* (sensu Martin & Bateson 1993) a diversos ninhos, permitindo o estabelecimento de critérios uniformes para todos os observadores.

Cada observador iniciava o registo de comportamentos 3-5 minutos após ter chegado ao local do tijolo escolhido para a observação, permitindo que os peixes se habituassem à sua presença. Durante esse tempo o observador fazia um esquema do tijolo numerando os respectivos ninhos, identificava-o registando o respectivo código marcado na primeira inspecção de baixa-mar e assinalava a data e a hora a que dava início a sua observação.

Os registos foram feitos numa placa de plástico, com o auxílio de um lápis de carvão.

Em cada observação registou-se o número de visitas feitas ao tijolo e a identificação dos visitantes; o número de interações agonísticas e de iniciativas de corte com a identificação dos participantes; o número de fêmeas e de machos pequenos que

entraram no ninho e o tempo de permanência no seu interior; o número de saídas do ninho dos machos ocupantes, a duração e o motivo de cada saída.

Uma visita era registada sempre que um peixe se aproximava do tijolo, parava por breves instantes e dirigia o olhar na sua direcção. A visita não envolve qualquer interacção com os machos parentais sendo contabilizada como visita ao tijolo. Portanto, no caso deste ter mais de um ninho, uma visita ao tijolo é registada como uma visita a cada um dos seus ninhos.

Uma interacção agonística era registada sempre que ocorria uma investida, um ataque ou uma perseguição por parte do peixe iniciador. Estas unidades de comportamento encontram-se descritas por Gonçalves (1990). Alguns comportamentos descritos e considerados agonísticos por este autor, tais como, a ameaça, a exibição de barbatanas, a abertura dos opérculos, o papo inchado e o estremecer, não foram registados nestas observações devido á sua difícil visualização no campo. Portanto, o número de interacções agonísticas calculado deverá ser inferior ao número total de interacções agonísticas ocorrido durante as observações. Contudo, partiu-se do princípio que esta diferença é proporcional para todas as classes de machos e fêmeas, pelo que, as frequências relativas de comportamentos agonísticos entre as diferentes classes de peixes não deverão alterar-se significativamente devido a esta subestimação.

As iniciativas de corte por parte das fêmeas envolvem a seguinte sequência de comportamentos: ao aproximar-se lentamente de um ninho a fêmea adquire um padrão de coloração nupcial, nitidamente mais contrastado do que o padrão de coloração normal. Eleva o corpo exibindo o ventre redondo e esbranquiçado ao macho, executa movimentos respiratórios rápidos e intensos e movimenta as barbatanas peitorais com uma frequência muito elevada (Patzner *et al.*, 1986). Esta sequência, que ocorre muito perto da entrada do ninho, tem a duração de alguns segundos e pode ser seguida de entrada da fêmea no ninho ou ser interrompida quer por afastamento voluntário da fêmea, quer pela ocorrência de interacções agonísticas dirigidas a ela pelo macho ocupante ou por outros indivíduos que se encontrem na vizinhança. Na população da Ria Formosa as cortes de fêmeas não são, geralmente, precedidas de qualquer iniciativa de corte visível por parte do macho (obs. pess.).

A entrada e a permanência de uma fêmea no ninho por mais de 1 minuto era considerada como uma entrada com sucesso, já que, este parece ser o tempo mínimo

necessário para que a fêmea tenha oportunidade de depositar ovos no ninho (Patzner *et al.*, 1986). Uma entrada com sucesso não significa que a fêmea tenha desovado, visto que, uma vez no interior do ninho, a fêmea poderá ou não realizar a postura (Gonçalves, com. pess.).

Os comportamentos de corte por parte dos machos pequenos caracterizam-se por uma sequência de comportamentos semelhante à que foi descrita para as fêmeas. No que respeita às entradas destes machos nos ninhos, fez-se uma descrição do contexto em que ocorreram, registando-se os comportamentos do intruso no momento da sua entrada no ninho, a presença ou ausência de fêmeas no ninho no momento da intrusão e a reação do macho ocupante. A entrada de machos iniciais nos ninhos foi registada apenas nas observações de 1995.

As iniciativas de corte por parte dos machos com ninho iniciam-se com a aproximação de uma fêmea que exhibe o seu padrão de coloração nupcial. O macho muda então de aspecto rapidamente. A barriga e parte ventral da cabeça tomam uma cor amarela, o padrão de riscas azuis torna-se mais brilhante e na crista, os tom amarelados ficam mais vivos. Com a parte anterior do corpo fora do ninho, estremece a cabeça lateralmente, em movimentos rápidos e descontínuos. Nalguns casos o macho sai do ninho, nada junto à fêmea dando solavancos bruscos com o corpo, e volta a entrar no ninho. A fêmea pode desinteressar-se ou avançar em direção ao ninho exibindo o seu padrão de corte. Eventualmente entra de cauda e, nessa altura, o macho sai para executar uma dança em frente do ninho. Passa esporadicamente pela entrada, exhibe lateralmente a cabeça à fêmea e a seguir volta a entrar no ninho (Patzner *et al.*, 1986).

Nas observações de 1995 discriminaram-se os machos residentes no mesmo tijolo em todas as interações em que participaram (agonísticas ou de corte) e classificaram-se por tamanho todas as fêmeas que interagiram com os machos residentes (em contextos agonísticos ou de corte e entradas no ninho). Nas observações de 1994 todas as interações comportamentais foram contabilizadas por tijolo não se discriminando o tamanho das fêmeas, nem qual ou quais dos machos residentes no mesmo tijolo estariam envolvidos em cada interação.

## Registos durante as inspeções na baixa-mar:

Para a caracterização dos ninhos observados nas visitas de preia-mar, realizaram-se inspeções aos respectivos tijolos durante os períodos de baixa-mar, tendo-se registado, para cada tijolo, as seguintes características:

- Distância ao tijolo com ninho mais próximo;
- Número de ninhos existentes no tijolo
- Área da abertura e profundidade dos ninhos;
- Percentagem de ocupação da área interna dos ninhos por ovos
- Distância entre a abertura do ninho e o início do aparecimento de ovos.

A percentagem de ocupação dos ninhos por ovos corresponde á proporção da área interna do ninho coberta por ovos, considerada a partir do início das posturas. Esta percentagem, calculada empiricamente com a concordância de todos os observadores, permitiu uma estimativa da quantidade de ovos presente em cada ninho através da aplicação da seguinte fórmula:

$$\text{Quant.ovos} = (D_p - D_o) \times \% \text{ovos}$$

onde  $D_p$ =profundidade do ninho e  $D_o$ =distância entre a abertura do ninho e o início do aparecimento de ovos. Para ser mais exacto, o cálculo desta estimativa deveria considerar a área interna dos ninhos e não apenas a sua profundidade. No entanto, a altura e a largura do interior dos ninhos não puderam ser estabelecidas com exatidão devido à reduzida dimensão da sua abertura. Esta era geralmente mais estreita do que o interior dos ninhos devido à deposição de cimento ou à fixação de moluscos junto à entrada dos ninhos. Contudo, tanto a largura como a altura do interior dos ninhos apresentam uma grande uniformidade por estarem condicionadas às dimensões padronizadas das cavidades dos tijolos. A profundidade apresenta uma maior variabilidade porque muitos dos ninhos são estabelecidos em tijolos quebrados transversalmente.

Em 1995 removeram-se temporariamente alguns dos machos parentais dos ninhos e registaram-se as seguintes características:

- Comprimento padrão ( da extremidade anterior do corpo até à inserção da barbatana caudal )

- Altura da cabeça ( ao nível do osso opercular )
- Altura do corpo ( ao nível da inserção das barbatanas peitorais )
- Peso

Para ter uma estimativa do estado físico dos machos na altura em que foram inspecionados, o registo destas características permitiu o cálculo do factor de condição e da altura da crista, onde se acumulam substâncias adiposas :

$$\text{Fact. condição} = \text{Peso} / (\text{Comprimento padrão})^3$$

$$\text{Altura da crista} = \text{Altura da cabeça} - \text{Altura do corpo}$$

À parte da marcação prévia dos tijolos, todos os registos nas inspeções na baixa-mar foram efectuados nos dias 7 de Junho de 1994 e 15 de Julho de 1995, logo após a conclusão de todas as observações realizadas nos períodos de preia-mar. Portanto todas as perturbações sofridas pela manipulação dos ninhos e dos machos ocupantes durante as inspeções na baixa-mar, ocorreram posteriormente às observações comportamentais.

#### **Análise dos vídeos:**

A observação dos vídeos permitiu a localização dos peixes á volta dos ninhos e das interações por eles iniciadas (agonísticas e de corte).

O campo da imagem foi dividido em três áreas concêntricas, caracterizadas pelas seguintes distâncias ao ninho: zona **A**: 0 a 5 cm; zona **B**: 5 a 10 cm e zona **C**: 10 a 40 cm. Estas distâncias foram calculadas no ecrã, com base em referenciais fornecidos pela própria imagem. A zona **A** corresponde à área que o macho ocupante pode defender retirando do ninho apenas a parte anterior do corpo; a zona **B** corresponde aproximadamente à área em que o macho ocupante pode atacar sem perder o contacto físico com o ninho; na zona **C**, a presença do macho ocupante envolve a sua total perda de contacto com o ninho.

Em registo contínuo (Martin & Bateson 1993), anotou-se a ocorrência de todas as interações agonísticas e de corte iniciadas pelos indivíduos de *S. pavo*, localizando-as em cada uma das zonas definidas e identificando os respectivos intervenientes. Este tipo de registo permitiu a caracterização de cada uma destas zonas, em função das frequências comportamentais observadas.

Simultaneamente, parando a imagem de 20 em 20 segundos e fazendo uma amostragem de varrimento (Martin & Bateson 1993), registou-se a presença de indivíduos de cada uma das categorias de peixes, em cada uma das áreas consideradas. Cada registo assim obtido, constitui um ponto de amostragem.

Para detectar a existência, nos machos com ninhos, de um mecanismo de reconhecimento dos machos pequenos, calculou-se, para uma amostra de 44 machos pequenos e 63 fêmeas, o tempo permanecido por cada indivíduo na área A, e comparou-se os índices de agressividade dos machos parentais ( I ) com as fêmeas e com os machos pequenos. Estes índices foram calculados, através da seguinte fórmula:

$$I = \frac{(\text{N}^\circ \text{ médio de interações agonísticas iniciadas pelo macho parental entre pontos de amostragem})}{(\text{N}^\circ \text{ médio de presenças na zona A por ponto de amostragem})}$$

(Fórmula aplicada separadamente para fêmeas e para machos pequenos)

Foram observados 5 tijolos com 16 ninhos em 5 vídeos com a duração de 60 a 90 minutos cada um, prefazendo um tempo total de 6 1/2 horas de observação.

A análise estatística dos dados foi feita com o auxílio do programa STATISTICA, versão 4.3 (Statsoft Inc.) e utilizando o programa de simulação ACTUS (Estabrook & Estabrook, 1989), programado para a análise de tabelas de contingência. Este programa é utilizado para a análise de tabelas com valores muito baixos, não aceites na aplicação de testes de qui-quadrado. Simula 1000 tabelas com o mesmo número total de casos, atribuindo aleatoriamente cada caso a uma das colunas e uma das linhas, numa probabilidade proporcional aos respectivos totais parciais, e assumindo a total independência entre as linhas e as colunas. Cada tabela simulada desta forma é comparada com a tabela original. O programa calcula separadamente o número de vezes em que o valor observado para cada célula não excedeu os valores calculados para essa célula nas 1000 simulações, e o número de vezes em que os valores simulados para cada célula não excederam o valor observado para essa célula. Em ambas as situações, valores abaixo de 50 são significativos ( $P < 0.05$ ). A significância do qui-quadrado é obtida pelo número de vezes em que os valores de qui-quadrado para as 1000 tabelas simuladas são iguais ou maiores do que o valor de qui-quadrado da tabela original (Estabrook & Estabrook, 1989).



### III - RESULTADOS

Na figura 1 encontram-se representados os tijolos observados na amostra de 1995, indicando-se o número de ninhos estabelecidos em cada tijolo e a distância entre tijolos com ninhos. Apesar de haver tijolos disponíveis, os ninhos só se estabelecem em cavidades de tijolos com uma das extremidades tapada e com uma só abertura para o exterior. Apenas um dos ninhos observados em 1995 apresentava duas aberturas.

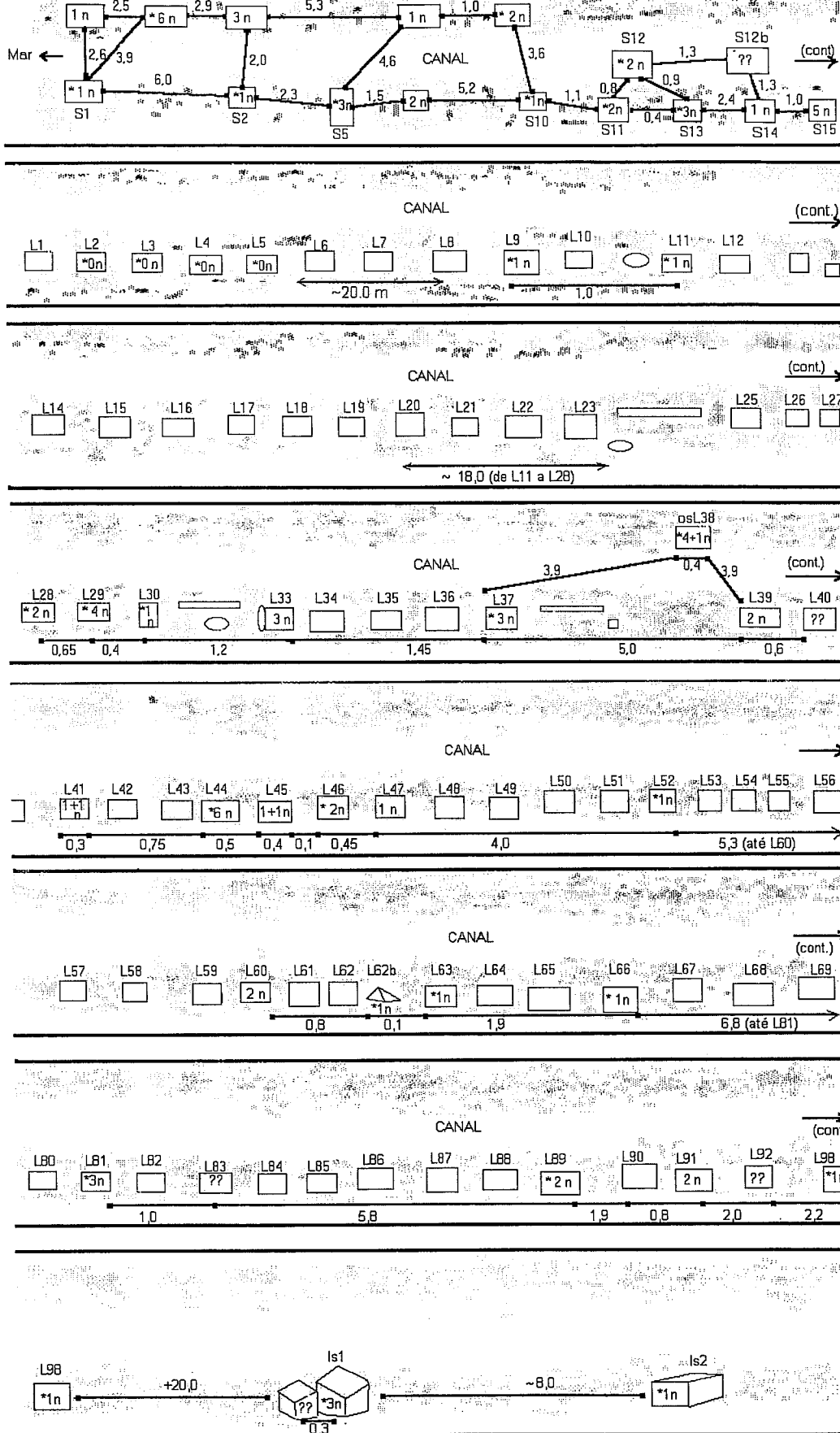
Durante a maré baixa, apenas dois dos tijolos com ninhos se mantinham totalmente submersos, por se encontrarem no leito do canal (tijolos S12 e S12b; ver fig 1). No entanto, mesmo nestes tijolos, a actividade observada durante este período era muito reduzida ou mesmo nula, apesar de muitos indivíduos de *S.pavo* se encontrarem refugiados nos materiais permanentemente submersos que se encontram nas margens do canal. Estes indivíduos eram detectados quando se removiam os materiais sob os quais se abrigavam.

Apesar de se encontrarem, na sua maioria, acima do nível da água, os machos parentais permanecem no interior dos seus ninhos durante a maré baixa, mantendo a sua pele humedecida graças à retenção de pequenos depósitos de água no interior das cavidades. Apenas um dos ninhos inspecionados na maré baixa foi encontrado sem a presença do macho ocupante.

Para além dos machos parentais, raramente se encontraram outros peixes abrigados no interior das cavidades com ovos. No entanto, num dos tijolos inspecionados na maré-baixa foram encontrados dois machos adultos no interior do mesmo ninho, sem que se observasse, na altura, qualquer actividade agonística entre eles.

Os ninhos podem encontrar-se isolados nos tijolos em que apenas uma das cavidades está preenchida com ovos e é ocupada pelo macho parental que os guarda ou, como na maioria dos casos, em tijolos com dois ou mais ninhos estabelecidos em diferentes cavidades ( fig. 2 ). No caso de se estabelecerem em cavidades adjacentes do mesmo tijolo, a distância que separa os ninhos pode estar reduzida à espessura das paredes das cavidades, que nunca ultrapassa 1.5 cm. Assim, os machos ocupantes destes ninhos podem manter o contacto visual e físico entre si sem perderem o contacto

**Fig. 1 (Pág. 21)** | Representação esquemática do canal onde se realizaram as observações de campo de 1995. Indica-se o número de ninhos estabelecidos em cada tijolo, assim como a distância entre tijolos com ninhos. À exceção dos tijolos S12 e S12b, todos os ninhos ficam emersos durante a baixa-mar.



**Legenda:**

- L12 — Identificação do tijolo
- \*3n — Tijolo com ninhos
- Nº de ninhos no tijolo (o *asterisco* significa que o tijolo foi observado na praia-mar)
- 0,5 — Distância ao tijolo com ninho mais próximo (m)
- Margens do canal
- ?? — Tijolo com presença de ninhos incerta
- — Tijolo sem ninhos

com o seu próprio ninho. O número médio de ninhos por tijolo foi de 2,25, atingindo um máximo de 6 ninhos em três dos tijolos observados.

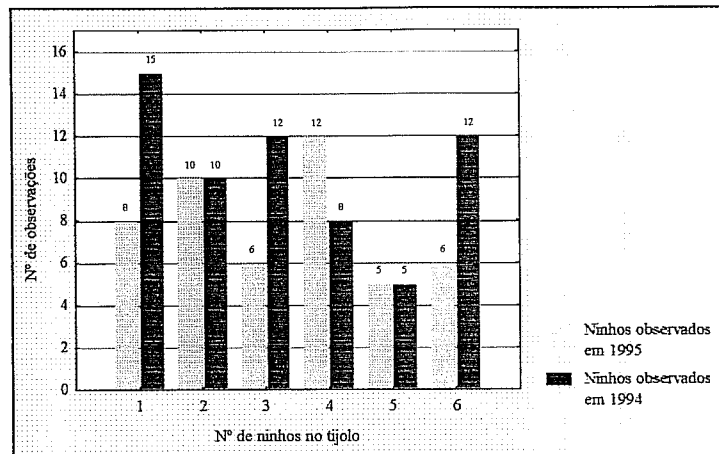


Fig.2 : Número de ninhos observados nas amostras de 1994 e 1995, classificados segundo o número de ninhos estabelecidos no mesmo tijolo. Inspeccionou-se um total de 108 ninhos, distribuídos por 48 tijolos.

A distância mínima observada entre tijolos com ninhos foi de 10 cm ( fig. 1) e, tal como a distância entre ninhos do mesmo tijolo, parece estar limitada apenas por constrangimentos físicos do meio, nomeadamente, pela distribuição espacial das cavidades onde se estabelecem os ninhos.

Estas cavidades apresentam dimensões muito variáveis ( Tabela I ) e a comparação das características dos ninhos com as dos machos que os guardam, revelou uma tendência para o aumento das dimensões dos ninhos com o aumento do tamanho dos machos parentais que os ocupam. Assim, os machos com maior comprimento tendem a ocupar ninhos mais profundos (Correlação de Spearman entre a profundidade dos ninhos e o comprimento dos machos que os ocupam:  $r_s = 0.43$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 41$ ) e com aberturas maiores (Correlação de Spearman entre a área de abertura dos ninhos e o comprimento dos machos que os ocupam:  $r_s = 0.42$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 41$ ). O factor de condição e a altura da crista, por seu lado, não parecem influenciar a distribuição dos machos parentais pelos ninhos com diferentes características ( correlações de Spearman entre o factor de condição dos machos ocupantes ou o tamanho da crista e qualquer das dimensões dos ninhos medidas : sempre não significativas ).

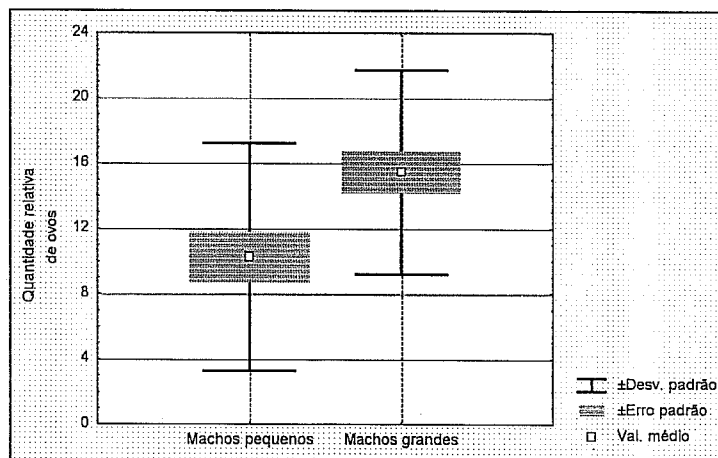
Variável	N válido	Valor médio	Mínimo	Máximo	Desvio padrão
Altura da abertura (cm)	107	2,588	1,0	4,5	0,812
Largura da abertura (cm)	107	2,764	0,5	6,5	1,171
Área da abertura (cm <sup>2</sup> )	107	6,981	0,85	16,34	3,209
Profundidade (cm)	103	19,930	5,5	32,0	6,830

Tabela I - Estatística descritiva das dimensões dos ninhos inspeccionados em 1994 e 1995.

	N válido	$r_{\text{Spearman}}$	Nível de significância
Peso dos machos	41	0.73	$P < 0.001$
Altura da cabeça	41	0.81	$P < 0.001$
Altura do corpo	41	0.79	$P < 0.001$

**Tabela II** : Correlações de Spearman entre o comprimento dos machos e cada uma das características indicadas.

Portanto, o comprimento, que por sua vez está fortemente correlacionado com o peso e com as restantes dimensões do macho (tabela II), poderá condicionar o tamanho do ninho a que os machos têm acesso e, conseqüentemente, influenciar a quantidade de ovos que eles poderão defender. De facto os machos com comprimentos acima da média (10.22 cm), defendem ninhos com quantidades de ovos significativamente maiores do que os machos com comprimentos inferiores ao comprimento médio dos machos com ninho (fig.3).



**Fig.3** : Quantidade de ovos nos ninhos de machos com comprimentos inferiores à média (10.22 cm) (machos pequenos) e nos ninhos de machos com comprimentos superiores ou iguais à média (machos grandes). As duas classes de machos diferem significativamente na quantidade de ovos que os seus ninhos apresentam: Mann-Whitney:  $Z = -2.575$ ,  $P < 0.05$ ,  $N_1 = 19$  machos pequenos,  $N_2 = 22$  machos grandes.

No entanto, apesar de terem mais ovos, os ninhos defendidos pelos machos maiores não diferem dos ninhos dos machos mais pequenos na percentagem de ocupação da área interna por ovos (Mann-Whitney :  $Z = -0.013$ ,  $P = n.s.$ ). Portanto, as diferenças observadas na quantidade de ovos devem-se apenas a diferenças no tamanho dos ninhos defendidos pelos machos com diferentes tamanhos e não a diferenças na proporção da área interna ocupada por ovos, nas duas classes de ninhos.

A percentagem média de ocupação dos ninho por ovos é de 86.6% e, tanto na amostra de 1994 como na de 1995, a maioria dos ninhos encontrava-se totalmente

preenchida por ovos, no momento em que estes foram inspecionados (Fig.4). As paredes das cavidades destes ninhos encontravam-se totalmente forradas por ovos com várias tonalidades, formando um tapete brilhante, com manchas que vão do branco ao amarelo torrado, denunciando a presença simultânea de várias posturas no mesmo ninho, em diferentes estados de desenvolvimento. Apenas a área interna junto à entrada dos ninhos se apresentava invariavelmente sem ovos, provavelmente por incapacidade física das fêmeas em colocarem ovos nesta região ou por se tratar uma zona menos protegida de intrusos.

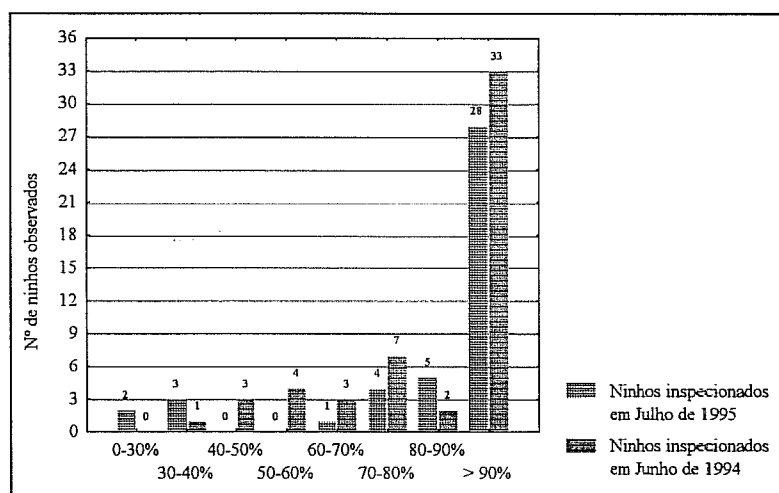


Fig.4 : Distribuição dos ninhos observados em 1994 e 1995 em função da porcentagem da área interna ocupada por ovos. As duas amostras não apresentam diferenças significativas na porcentagem de ocupação dos ninhos por ovos (Mann-Whitney:  $Z=-1.225$ ,  $P=0.22$ ,  $N=53$  para as observações de 1994 e  $N=42$  para as observações de 1995). 63.5% dos ninhos apresentavam-se completamente preenchidos com ovos.

A distância entre o aparecimento dos ovos e a abertura dos ninhos, varia consideravelmente de ninho para ninho ( Média: 4.33 cm; Máx.:10 cm; Mín.:1 cm; Desvio padrão: 1.997) e de forma proporcional ao tamanho da abertura dos ninhos. Assim, considerando apenas os ninhos cuja porcentagem da área interna preenchida por ovos é igual ou superior a 90 %, verifica-se que a distância entre a abertura dos ninhos e o início das posturas está correlacionada com a largura da própria abertura, independentemente da profundidade dos ninhos (Correlação parcial, controlando para a profundidade:  $r = 0.52$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 64$ ).

Poder-se-ia pensar que à medida que os ninhos vão ficando mais cheios as fêmeas vão sendo forçadas a depositar os seus ovos mais junto à entrada do ninho. Sendo assim, esperar-se-ia uma correlação negativa entre a porcentagem de ocupação dos ninhos por ovos e a distância mínima a que os ovos se encontram da entrada dos

ninhos. Tal não se verifica (correlação de Spearman:  $r_s = -0.18$ ,  $P = n.s.$ ,  $N=92$ ). Portanto a distância a que as posturas se iniciam a partir da entrada do ninho, varia proporcionalmente com a largura da abertura e não parece depender nem da capacidade do ninho, nem do espaço disponível para a colocação de mais ovos.

A análise das frequências de interações agonísticas ocorridas nas imediações destes ninhos, permitiu comparar os níveis de competição entre as várias classes de peixes e testar a existência de uma forte selectividade por parte dos machos parentais, na admissão de fêmeas aos ninhos.

Na tabela III, apresenta-se o número total de interações agonísticas, e respectivos intervenientes, registadas em 1994 e 1995, nas observações de preia-mar. Apresenta-se também a análise estatística efectuada à tabela pelo programa ACTUS.

Receptor Iniciador	Machos com ninho	Machos flutuantes (adultos sem ninho)	Machos iniciais (sem crista)	Fêmeas
Machos com ninho (a)	0*	1000	878	20*
(b)	2	<b>69</b>	<b>223</b>	<b>300</b>
Machos flutuantes (adultos sem ninho) (a)	1000	557	24*	0*
(b)	21	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>3</b>
Machos pequenos (a)	531	0*	967	515
(b)	12	<b>1</b>	<b>151</b>	<b>207</b>
Fêmeas (a)	534	0*	0*	1000
(b)	6	<b>0</b>	<b>43</b>	<b>164</b>
	634	1000	1000	0*

\*(significância:  $P < 0.05$ )

**Tabela III** : Número de interações agonísticas iniciadas e recebidas por cada uma das classes de machos e fêmeas consideradas (números indicados a "Bold" no centro de cada célula) e valores obtidos através da análise estatística do programa ACTUS: (a) número de casos em que os valores simulados pelo programa ACTUS não excederam o valor observado nessa célula. (b) número de casos em que o valor observado em cada célula não excedeu os valores simulados para essa célula. A cinzento claro → células com valores observados significativamente altos. A cinzento escuro → células com valores observados significativamente baixos. O qui-quadrado calculado para a tabela de observações ( $\chi^2 = 541.704$ , g.l.=9,  $P < 0.001$ ) nunca foi excedido pelos  $\chi^2$  calculados para as 1000 tabelas simuladas (Para uma informação mais detalhada, consultar "Material e Métodos"). Neste Tabela, reunem-se as observações feitas aos tijolos em Junho de 1994 e Julho de 1995. Estes tijolos receberam um total de 169 visitas de machos flutuantes, 1052 de machos iniciais e 1232 de fêmeas.

Da análise desta tabela, salienta-se os seguintes aspectos:

- 1) O número surpreendentemente elevado de interações agonísticas entre machos adultos com ninho e machos adultos sem ninho, contrastando com o número significativamente baixo de interações que os machos com ninho dirigem a outros

machos com ninho, apesar da proximidade que pode haver entre ninhos. Estes valores sugerem uma elevada competição pelos ninhos entre os machos adultos, e aqueles que defendem um ninho são frequentemente pressionados pelos machos flutuantes, cuja única forma de obterem um ninho é a de expulsar os machos que os ocupam. No entanto, uma vez obtido esse ninho, estes machos deverão tornar-se particularmente pouco agressivos com os machos que ocupam ninhos vizinhos. Muitos dos machos adultos apresentam cicatrizes nas barbatanas e na crista, provavelmente provocadas por confrontos agonísticos com machos rivais na disputa por potenciais ninhos, no entanto, nunca se observou qualquer tomada de ninho bem sucedida por parte de um macho flutuante.

- 2) O número de interações agonísticas dirigidas a fêmeas, tanto pelos machos adultos com ninho, como pelos machos adultos flutuantes, é significativamente menor do que o que seria de esperar se a distribuição fosse aleatória. No entanto, o número de interações agonísticas de machos com ninho dirigidas às fêmeas está correlacionada com o número de cortes de fêmeas ( $r_s = 0.66$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 57$ ) e a percentagem de cortes bem sucedidas ( $n^{\circ}$  total de entradas com sucessos /  $n^{\circ}$  total de cortes) é de apenas 3.9 %. Por outro lado, a observação dos vídeos revelou que todas estas interações ocorrem numa zona muito próxima da entrada dos ninhos e que a maior parte ( 91% ) é dirigida às fêmeas no momento em que estas cortejam. Poder-se-ia pensar que os machos deixam de ser receptivos às fêmeas quando os seus ninhos se encontram preenchidos por ovos. No entanto, considerando apenas os ninhos em que ocorreram cortes de fêmeas, não se encontraram diferenças significativas na percentagem da área interna dos ninhos ocupada por ovos entre os ninhos que tiveram entradas de fêmeas bem sucedidas e os ninhos onde essas entradas não se verificaram (Mann-Whitney U:  $Z = - 0.272$  ;  $P = n.s.$ ; ninhos em que não entraram fêmeas → Média: 87% ; Max: 100% ; Min: 25% ;  $N_1 = 22$  ; ninhos em que entraram fêmeas → Média: 87% ; Max: 100% ; Min: 35% ;  $N_2 = 18$ ). Além disso, na maioria dos casos, uma entrada com sucesso de uma fêmea no ninho era precedida de numerosas tentativas frustradas, por parte de outras fêmeas cortejantes. Portanto, apesar de não terem sido determinados os critérios segundo os quais os machos decidem pela aceitação ou recusa das fêmeas, estes dados sugerem a existência de uma forte selectividade por parte dos machos, relativamente às fêmeas que os cortejam.

Algo surpreendente é o facto de não se verificar um número excessivamente elevado de interações agonísticas dirigidas aos machos iniciais pelos machos com ninhos. Como se irá mostrar, estas interações ocorrem sobretudo numa zona muito próxima da entrada dos ninhos, pouco visitada por machos iniciais relativamente às zonas mais afastadas.

- 3) Os machos iniciais, por sua vez, dirigem um número significativamente elevado de interações agonísticas a outros machos iniciais. No entanto, estes machos são particularmente pouco agressivos com os machos flutuantes, de maior tamanho. Portanto, apesar de competirem entre si pelo acesso aos ninhos, estes machos pequenos não parecem competir com os flutuantes para o estabelecimento de ninhos próprios.

Por outro lado, apesar de não se verificar um número excessivo de interações agonísticas de machos iniciais dirigidas a fêmeas, a frequência com que estas interações ocorrem, está relacionada com a frequência de cortes exibidas pelas fêmeas (correlação parcial entre o número de cortes de fêmeas e o número de agressões que os machos iniciais dirigem às fêmeas, controlando para o número de visitas de machos iniciais:  $r_p=0.63$ ,  $g.l.=2.54$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 57$ ). Alguns destes machos, após terem provocado a interrupção do padrão de corte de uma fêmea, põem-se eles próprios a cortejar o macho que guarda o ninho (fenómeno já descrito para esta população por Gonçalves *et al.*, in press). Na amostra de 1995 foram observadas 59 cortes de machos iniciais aos ninhos. No entanto, nenhuma destas iniciativas resultou numa entrada dos machos miméticos nos ninhos. Estes machos eram mais bem sucedidos quando utilizavam uma tática que consiste em nadar muito rapidamente em direcção ao ninho e entrar sem cortejar, numa altura em que o macho parental parece ocupado com outras tarefas que não a de vigiar a entrada. Utilizando esta tática, foram observadas sete intrusões de machos iniciais aos ninhos observados em 1995. Seis dessas intrusões ocorreram numa altura em que se encontravam fêmeas no interior dos ninhos.

Uma alternativa menos comum, consiste em tentar entrar, acompanhando uma fêmea cuja corte foi bem sucedida. Apenas um dos machos intrusos foi bem sucedido com esta tática, conseguindo permanecer no interior do ninho por um tempo aproximado de 5 segundos.

4) As fêmeas, por seu lado, dirigem preferencialmente as suas interações agonísticas a outras fêmeas, sendo particularmente pouco agressivas quer com machos iniciais quer com machos adultos sem ninho. A frequência de interações agonísticas entre fêmeas é significativamente elevada e reflete a elevada competição entre fêmeas pelo acesso aos ninhos, que parecem ser escassos para a quantidade de fêmeas dispostas a desovar ( correlação de Spearman entre o número de cortes iniciadas pelas fêmeas e o número de interações agonísticas entre fêmeas:  $r_s=0.60$ ,  $P<0.01$ ,  $N=57$ ).

Estes resultados podem ser melhor compreendidos se analisarmos a distribuição espacial das interações agonísticas iniciadas por cada uma das classes de peixes. A localização destas interações permitiu caracterizar três zonas distintas à volta dos ninhos em função da distribuição das frequências agonísticas registadas em cada uma dessas zonas, por cada classe de peixes (Tabela IV).

	Zona A			Zona B			Zona C		
	(a)	<b>(b)</b>		(a)	<b>(b)</b>		(a)	<b>(b)</b>	
<b>R→M</b>	206	<b>14</b>	858	972	<b>9</b>	57	26	<b>6</b>	960
<b>R→m</b>	1000	<b>104</b>	0*	0*	<b>4</b>	1000	0*	<b>9</b>	1000
<b>R→F</b>	1000	<b>90</b>	0*	0*	<b>0</b>	1000	0*	<b>0</b>	1000
<b>M→R</b>	980	<b>10</b>	49*	580	<b>2</b>	667	28*	<b>1</b>	995
<b>M→M</b>	324	<b>3</b>	854	962	<b>4</b>	137	535	<b>1</b>	679
<b>M→m</b>	115	<b>0</b>	1000	779	<b>1</b>	613	937	<b>4</b>	159
<b>m→m</b>	0*	<b>10</b>	1000	685	<b>47</b>	360	1000	<b>195</b>	0*
<b>m→F</b>	35*	<b>16</b>	981	94	<b>6</b>	955	998	<b>41</b>	5*
<b>F→m</b>	113	<b>19</b>	923	999	<b>22</b>	2*	191	<b>22</b>	851
<b>F→F</b>	589	<b>23</b>	507	998	<b>20</b>	5*	20*	<b>14</b>	991

\* (significância:  $P<0.05$ )

**Tabela IV** : Frequência de interações agonísticas registadas nas observações dos vídeos (números a “**Bold**” no centro de cada célula) e identificação dos respectivos participantes em três zonas com diferentes distâncias aos ninhos: Zona A: 0 a 5 cm da abertura dos ninhos; Zona B: 5 a 10 cm da abertura dos ninhos; Zona C: 10 a 40 cm da abertura dos ninhos. Apresenta-se a análise estatística pelo ACTUS: (a)-casos em que os valores simulados não excederam os valores observados; (b)-casos em que os valores observados não excederam os valores simulados. A cinzento claro→ células com valores observados significativamente altos. A cinzento escuro→ células com valores observados significativamente baixos. O qui-quadrado calculado para a tabela de observações ( $\chi^2 = 466.214$ , g.l.=18,  $P<0.01$ ) nunca foi excedido pelos  $\chi^2$  calculados para as 1000 tabelas simuladas (ver: “Material e Métodos”). Legenda: R- macho com ninho; M- macho adulto sem ninho; m- macho inicial; F- fêmea. Não se registaram quaisquer interações agonísticas entre machos adultos sem ninho e fêmeas (M→F), nem quaisquer interações iniciadas por machos iniciais ou fêmeas e dirigidas a machos adultos com ou sem ninho ( m→R, m→M, F→R ou F→M).

Assim, a zona correspondente à área imediatamente adjacente à entrada dos ninhos (Zona A), caracteriza-se pela elevada agressividade exibida pelos machos parentais com todas as classe de peixes visitantes. Não se trata, no entanto, de uma

zona de exclusividade destes machos, visto que ela é frequentemente visitada por machos flutuantes que tentam desaloja-los dos seus ninhos, interagindo com eles numa zona muito perto da entrada (como indica o numero excessivamente elevado de interações agonísticas dirigidas aos machos parentais pelos machos flutuantes na zona A (Tabela IV)). Além disso, trata-se de uma região onde as fêmeas exibem os seus padrões de corte, sendo frequentemente toleradas pelos machos parentais, por alguns segundos, sem serem agredidas. Os machos iniciais também visitam esta região, sendo, no entanto, mais rápidos do que as fêmeas nas incursões a esta área (Fig.5).

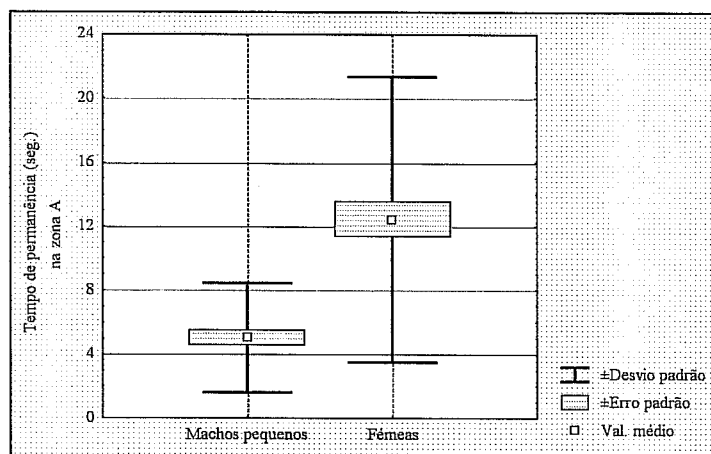
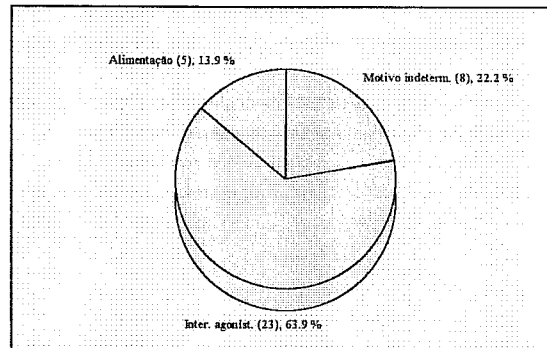


Fig. 5 : Tempo médio de permanência junto à entrada dos ninhos (zona A) para uma amostra de 44 machos iniciais e de 67 fêmeas, recolhida nas observações dos vídeos. As duas classes de peixes apresentam diferenças significativas no que se refere ao tempo que permanecem nesta zona (Mann-Whitney U:  $Z = -5.419$ ,  $P < 0.01$ ).

À frente e à volta desta zona encontra-se uma área que varia entre 5 e 10 cm da entrada dos ninhos (Zona B), caracterizada pelo número significativamente baixo de interações agonísticas iniciadas pelos machos parentais e dirigidas quer às fêmeas quer aos machos iniciais. Subsiste, no entanto, uma certa intolerância por parte dos machos com ninho, relativamente à presença de machos flutuantes nesta região. Trata-se de uma zona habitualmente ocupada pelas fêmeas nas pausas entre cortes sucessivas e onde o elevado número de interações agonísticas iniciadas por elas e dirigidas a machos pequenos e a outras fêmeas sugere que, além de disputarem entre si o acesso aos ninhos, as fêmeas tentam desalojar os machos iniciais que visitam esta área.

Finalmente, as zonas mais afastadas dos ninhos (a mais de 10 cm da entrada dos ninhos) são, sobretudo disputadas pelos machos iniciais que dirigem um número significativamente elevado de interações agonísticas quer a fêmeas quer a outros machos pequenos.

Estas zonas são raramente visitadas pelo machos parentais. Nas observações de 1995 registaram-se apenas 36 saídas dos ninhos, efectuadas por 15 machos parentais e com uma duração média de 14.2 segundos (Min.:2 seg.; Max.:35 seg.; Desvio padrão: 12.49). Na figura 6 destacam-se os motivos destas saídas e as respectivas frequências relativas.



**Fig. 6** : Número (entre parêntesis), motivo e frequência relativa das saídas dos machos parentais dos respectivos ninhos.. Estas saídas foram efectuadas por 15 dos 62 machos parentais observados na amostra de 1995. Todas as interações agonísticas fora do ninho foram dirigidas a machos iniciais. Algumas saídas que não envolveram contactos agonísticos nem episódios alimentares foram incluídas na categoria “Motivo indeterminado”.

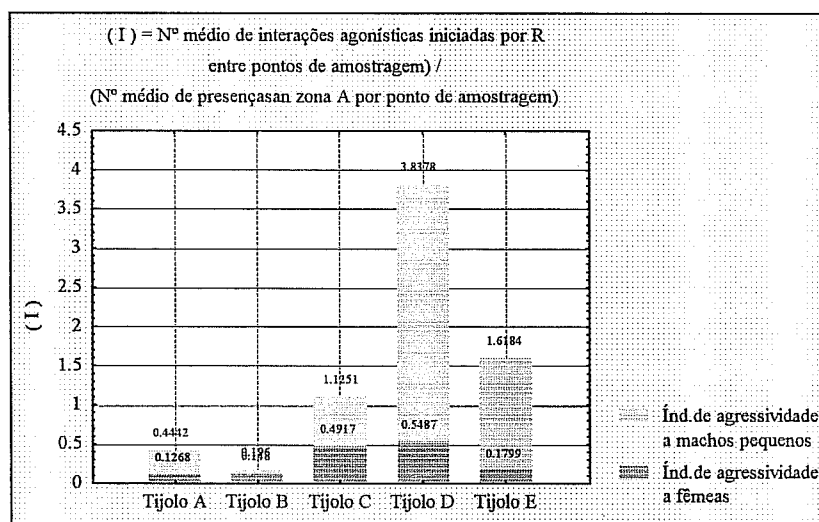
A natureza destes valores parece reforçar a ideia de que os territórios dos machos parentais nesta população de *S. pavo* se limitam a uma área restrita aos ninhos propriamente ditos. Tanto as fêmeas como os machos iniciais podem ser permanecer junto à entrada por alguns segundos, sem serem incomodados pelo macho parental.

A questão que se coloca é a de saber se os machos iniciais são realmente consentidos pelos machos parentais nesta zona, ou se estes não os expulsam, por não os distinguirem das fêmeas. A análise dos vídeos permitiu comparar os níveis de agressividade dos machos parentais com as fêmeas e com os machos iniciais nesta área. Assim, considerando apenas a região perto da entrada dos ninhos, o número de interações agonísticas dirigidas aos machos iniciais pelos machos com ninho, é significativamente maior do que o número de interações agonísticas dirigidas às fêmeas, tendo em conta a frequência com que os indivíduos de cada uma destas categorias de peixes se podem encontrar nesta zona (Tabela V). Estas diferenças de agressividade foram consistentes em todos os tijolos observados em vídeo (Fig.7). Ou seja, apesar de não apresentarem caracteres sexuais secundários desenvolvidos e de mimetizarem o padrão de corte das fêmeas, os machos iniciais parecem ser reconhecidos pelos machos parentais que, não obstante, os toleram junto aos ninhos.

		Machos iniciais	Fêmeas
Presenças na zona A	(a)	11*	997
	(b)	79	84
Nº de interações agonísticas dirigidas por (R) aos visitantes da zona A	(a)	975	13*
	(b)	161	74
		33*	989

\*(Nível de significância:  $P < 0.05$ )

**Tabela V** : Presenças de machos iniciais e de fêmeas junto à entrada dos ninhos (zona A) e número de interações agonísticas dirigidas nessa zona, pelos machos com ninho (R), a cada uma destas categorias de peixes (números a "bold" no centro das células). Os dados foram recolhidos de uma amostra de 5 tijolos com ninhos observados em vídeo (ver "Material e Métodos"). Apresentam-se os resultados da análise estatística feita a esta tabela pelo ACTUS: (a): casos em que os valores simulados não excederam os valores observados; (b): casos em que os valores observados não excederam os valores simulados. A cinzento claro → células com valores observados significativamente altos. A cinzento escuro → células com valores observados significativamente baixos. O qui-quadrado calculado para a tabela de observações ( $\chi^2 = 16.671$ , g.l.=1,  $P < 0.001$ ) nunca foi excedido pelos  $\chi^2$  calculados para as 1000 tabelas simuladas.



**Fig. 7** : Índices de agressividade ( I ) dos machos com ninhos a machos iniciais e a fêmeas, numa amostra de 5 tijolos observados em vídeo. De 20 em 20 segundos o observador parava a imagem registando o número de fêmeas e de machos iniciais presentes na zona A. Cada registo constitui um ponto de amostragem. Entre dois pontos de amostragem, o observador registava o número de interações agonísticas ocorridas nessa zona e os respectivos intervenientes. O cálculo de ( I ) é feito separadamente para os dois sexos (ver "Material e métodos"). O índice de agressividade dos machos parentais é significativamente maior para os machos pequenos do que para as fêmeas (Wilcoxon:  $Z=2.022$ ,  $P=0.043$ ,  $N=5$ ).

Nas observações de campo, os observadores rapidamente se aperceberam de grandes diferenças na frequência de visitas e de cortes feitas aos vários tijolos observados no mesmo dia. Alguns tijolos apresentavam uma grande movimentação em seu redor, enquanto que outros, por vezes vizinhos, eram praticamente ignorados pelas fêmeas e pelos machos pequenos. Estas observações sugeriram a existência de uma seleção intensa por parte das fêmeas, na escolha dos tijolos a visitar e dos ninhos a cortejar. Para determinar os factores que poderão influenciar a distribuição das visitas e

das côrtes de fêmeas, relacionaram-se as características dos ninhos e dos machos ocupantes com as frequências comportamentais registadas à sua volta.

A figura 8 mostra a percentagem média de visitas e de cortes efectuadas por fêmeas às várias categorias de tijolos, classificados segundo o número de ninhos que apresentam.

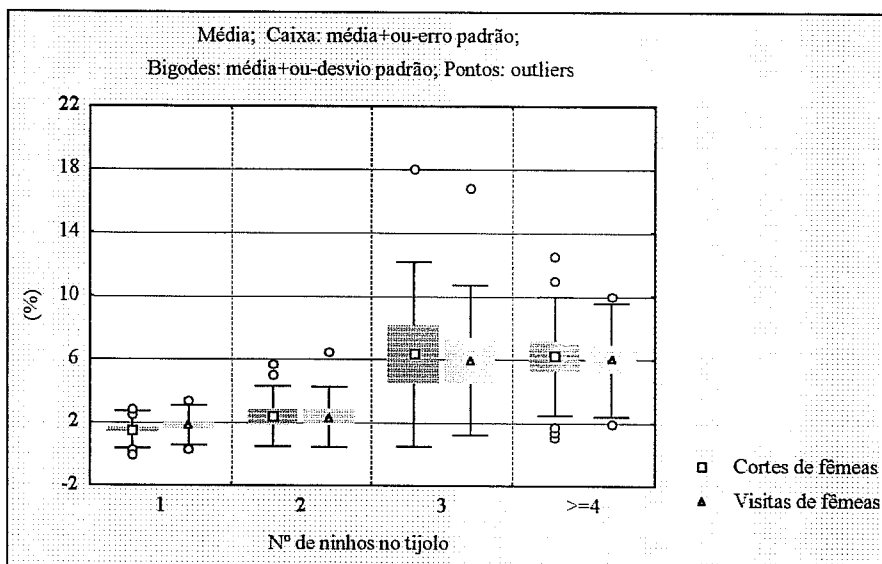


Fig. 8 : Percentagem média, erro padrão, desvio padrão e "outliers", de cortes e de visitas efectuadas por fêmeas a tijolos classificados segundo o número de ninhos por tijolo. Os dados correspondem a 57 tijolos observados em 1994 (29) e em 1995 (28).

% de visitas = (nº de visitas observadas num tijolo / nº total de visitas observadas no ano em que o tijolo foi inspecionado) x 100  
 % de cortes = (nº de cortes observadas num tijolo / nº total de cortes observadas no ano em que o tijolo foi inspecionado) x 100.

A percentagem de visitas de fêmeas a cada tijolo aumenta com o número de ninhos estabelecidos no mesmo tijolo (correlação de Spearman:  $r_s = 0.62$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 57$ ). Como as fêmeas visitam os tijolos para cortejar os machos com ninhos, (correlação entre o número de visitas e o número de cortes;  $r_s = 0.88$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 63$ ), aqueles que têm os ninhos estabelecidos em tijolos com vários outros ninhos parecem ter maior acesso a fêmeas cortejantes do que aqueles que têm o ninho estabelecido isoladamente num tijolo.

No entanto, por haver vários ninhos num tijolo não significa que cada um dos seus machos ocupantes seja mais cortejado do que um macho que ocupe um ninho isolado num tijolo (correlação entre o número de cortes por ninho e o número de ninhos nos tijolos:  $r_s = 0.12$ ,  $P = n.s$ ,  $N = 57$ ). As fêmeas são atraídas para tijolos com muitos ninhos, mas parecem ser selectivas na escolha dos ninhos que cortejam em cada tijolo.

Como já foi referido, o tamanho do macho está relacionado com as dimensões do ninho, podendo ser importante na competição intra-sexual por ninhos de maiores dimensões. No entanto, o tamanho dos machos com ninho não parece relacionar-se com a atractividade para as fêmeas (correlações de Spearman entre o nº de cortes de fêmeas e cada uma das características dos machos com ninho, sempre não significativas - Tabela VI). Este resultado era esperado já que, só muito raramente os machos saem dos ninhos, sendo difícil as fêmeas terem acesso ao seu tamanho.

	N válido	r Spearman	Nível de significância
Comprimento padrão	41	0.07	P = n.s
Peso	41	0.14	P = n.s
Altura da cabeça	41	0.02	P = n.s
Altura do corpo	41	0.06	P = n.s
Altura da crista	41	0.07	P = n.s
Factor de condição	41	0.04	P = n.s

**Tabela VI:** Correlações de Spearman entre a frequência de cortes efectuadas pelas fêmeas e as características dos machos cortejados.

Por outro lado, as dimensões dos ninhos, nomeadamente o tamanho da abertura, podem ser facilmente avaliadas pelas fêmeas que se preparam para cortejar. Apesar de não haver uma correlação significativa entre a largura da abertura dos ninhos e a frequência com que as fêmeas cortejam ( $r_s = -0.03$ ,  $P=0.84$ ,  $N=48$ ), a frequência de cortes de cada tamanho de fêmeas não se distribui aleatoriamente por ninhos com aberturas mais ou menos estreitas. Assim, para ninhos com aberturas largas (largura >3 cm) verifica-se um excesso de cortes de fêmeas grandes e uma escassez de cortes de fêmeas pequenas, enquanto que, para ninhos com aberturas estreitas ( largura  $\leq 1.5$  cm) a situação inverte-se, havendo um excesso de cortes de fêmeas pequenas e uma escassez de cortes de fêmeas grandes ( Tabela VII ).

Este desvio nas frequências de cortes de fêmeas pequenas para ninhos com aberturas estreitas e de fêmeas grandes para ninhos com aberturas largas, poderia dever-se a uma exclusão activa das fêmeas pequenas pelas classes de fêmeas maiores, resultado de uma competição entre os vários tipos de fêmeas por ninhos com abertura larga. Neste caso, esperar-se-ia um elevado nível de agressividade entre fêmeas, na vizinhança destes ninhos. Tal não se verifica: nos ninhos que apresentam aberturas largas (larg.>3 cm) não ocorrem quaisquer interações agonísticas entre fêmeas.

	Larg. ≤ 1.5 cm (N=13)	1.5 < Larg. ≤ 3 cm (N=15)	Larg. > 3 cm (N=20)
Cortes de fêmeas pequenas	(a)996 <b>22</b> (b)8*	(a)753 <b>19</b> (b)330	(a)2* <b>6</b> (b)1000
Cortes de fêmeas médias	(a)831 <b>55</b> (b)207	(a)219 <b>57</b> (b)815	(a)528 <b>62</b> (b)530
Cortes de fêmeas grandes	(a)0* <b>5</b> (b)1000	(a)810 <b>29</b> (b)259	(a)988 <b>37</b> (b)16*

\*(Significância:  $P < 0.05$ )

**Tabela VII** : Distribuição das cortes efectuadas por fêmeas grandes, médias e pequenas a ninhos com aberturas estreitas ( largura ≤ 1.5 cm ), médias (1.5 < largura. ≤ 3 cm) e largas (Largura > 3 cm) (números a **bold**, no centro de cada célula). Apresentam-se os resultados da análise estatística feita pelo ACTUS: (a) Casos em que os valores simulados não excederam os valores observados para cada célula; (b) Casos em que os valores observados não excederam os valores simulados para cada célula.  $\chi^2 = 31.248$ , gl = 4,  $P < 0.001$ . Os dados referem-se a 48 ninhos observados em 1995.

Por outro lado, nos ninhos com abertura intermédia (1.5 < largura. ≤ 3 cm), a frequência de interações agonísticas entre fêmeas está correlacionada com a frequência de cortes de fêmeas grandes, quando controlada para o número de visitas ( $r = 0.75$ ,  $P < 0.05$ ,  $N = 15$ ) sugerindo que estas fêmeas competem com outras fêmeas menores pelo acesso a estes ninhos. Nos ninhos com aberturas mais estreitas, as fêmeas maiores são possivelmente excluídas por impossibilidade física de entrarem nos ninhos, não competindo por eles com as fêmeas médias e pequenas. Nestes ninhos, a frequência de interações agonísticas entre fêmeas está correlacionada com o número de cortes de fêmeas médias, quando controlada para o número de visitas de fêmeas, ( $r=0.82$ ,  $P= 0.071$ ,  $N=13$ ), o que indicia uma tentativa por parte das fêmeas médias, de exclusão das mais pequenas dos ninhos com aberturas estreitas. Refere-se que, apesar do elevado índice de correlação, o reduzido tamanho da amostra não permitiu obter um nível de significância abaixo dos 5%, pelo que, a análise destes resultados deve ser feita com as devidas cautelas.

Para além das dimensões da abertura, a quantidade de ovos nos ninhos também poderá exercer um efeito específico sobre a frequência de cortes e de interações agonísticas entre fêmeas (Correlação parcial entre a frequência de cortes de fêmeas e a quantidade de ovos nos ninhos, quando controlada para para a largura das aberturas:  $r=0.42$ ,  $P < 0.01$ ,  $N=42$  ; Correlação parcial entre a frequência de contactos agonísticos entre fêmeas e a quantidade de ovos nos ninhos, quando controlada para para a largura das aberturas:  $r=0.33$ ,  $P < 0.05$ ,  $N=42$  ). Como iremos ver, estas relações também se tornam mais salientes quando consideramos o tamanho das fêmeas.

Assim, os ninhos mais cortejados e disputados agonisticamente pelas fêmeas são de dois tipos (fig. 9 e fig.10 respectivamente): **A** - ninhos com muitos ovos e com uma abertura intermédia; **B** - ninhos com muitos ovos mas com uma abertura estreita.

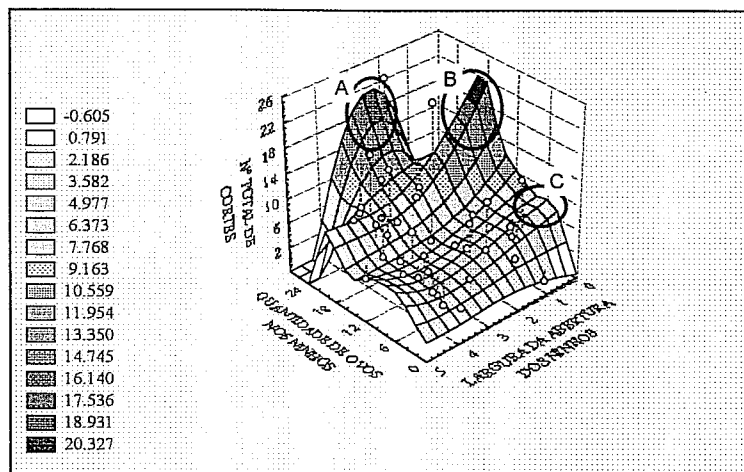


Fig. 9 : Número de cortes efectuadas pelas fêmeas aos ninhos, em função da quantidade de ovos presentes no seu interior e da largura da sua abertura. Os círculos representados assinalam 3 tipos de ninhos.: **A** - ninhos com aberturas medianamente largas e com uma grande quantidade de ovos; **B** - ninhos com abertura estreita e com menos ovos; **C** - ninhos com aberturas estreitas e com poucos ovos. Os dados apresentados referem-se a 42 ninhos inspecionados na baixa-mar e observados nos períodos de preia-mar em julho de 1995. Foram registadas 259 cortes de fêmeas. A superfície representada foi calculada por aproximação aos pontos de observação, pelo método dos mínimos quadrados.

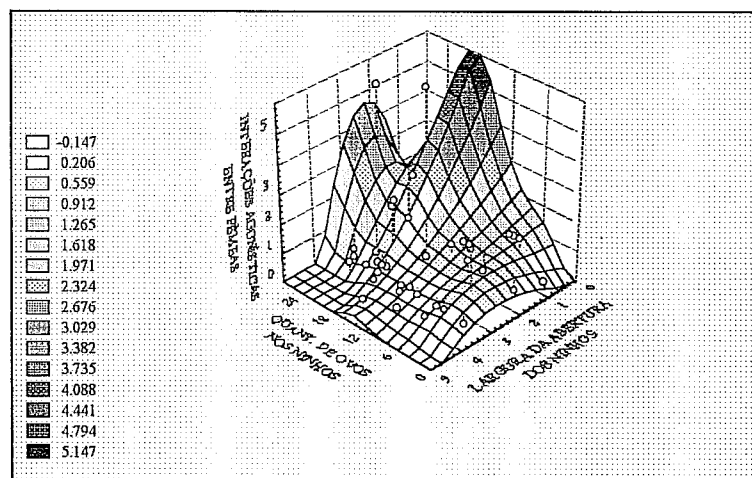


Fig. 10 : Frequência de interações agonísticas entre fêmeas na vizinhança dos ninhos, em função da largura da abertura e da quantidade de ovos nos ninhos. A superfície representada foi calculada por aproximação aos pontos de observação, pelo método dos mínimos quadrados. Os dados apresentados foram recolhidos na amostra referida na fig. 9.

Quando consideramos separadamente os três tipos de fêmeas, verificamos que as fêmeas grandes e médias cortejam sobretudo ninhos com uma grande quantidade de ovos, em que a frequência de interações agonísticas entre fêmeas é bastante elevada (fig. 11 a. e b.). São os ninhos correspondentes aos tipos **A** e **B** respectivamente.

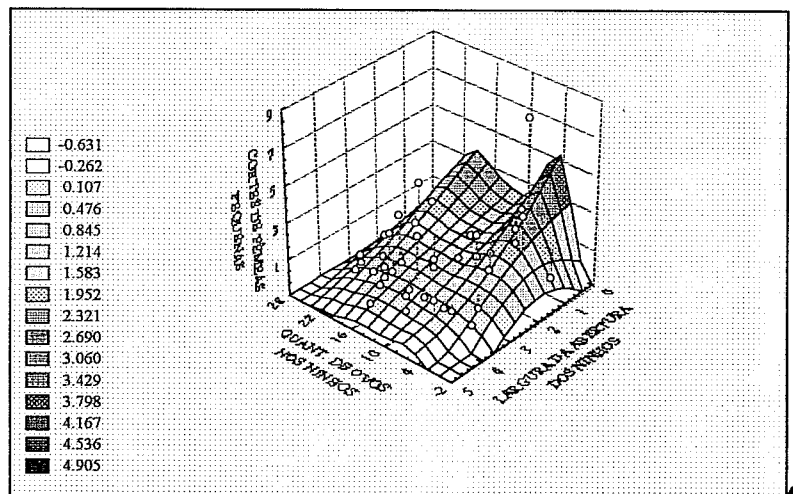
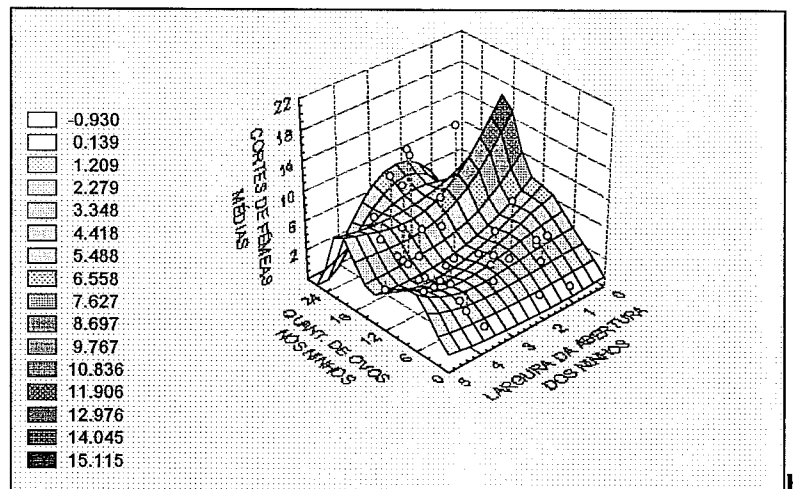
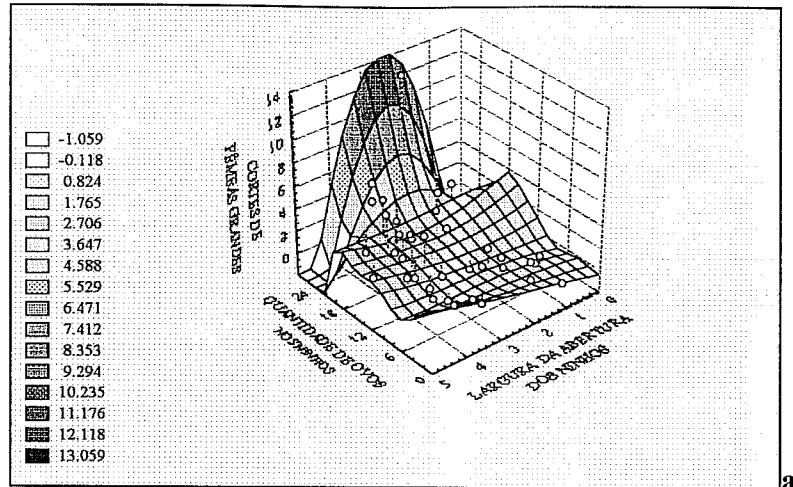


Fig. 11 : Frequência de cortes realizadas aos ninhos por cada classe de fêmeas, em função da quantidade de ovos e da largura da abertura dos ninhos. a)→fêmeas de tamanho grande; b)→fêmeas de tamanho médio; c)→fêmeas de tamanho pequeno. Para a elevada frequência de cortes registada nos ninhos tipo A (ver figura 9) contribuem principalmente as cortes de fêmeas grandes e algumas cortes efectuadas por fêmeas médias. Para a elevada frequência de cortes registada nos ninhos tipo B contribuem principalmente as cortes de fêmeas médias mas também algumas cortes de fêmeas pequenas. Os ninhos tipo C são cortejados principalmente por fêmeas pequenas Os dados apresentados referem-se aos 42 ninhos referidos na figura 9. Registou-se um total de 71 cortes realizadas por fêmeas grandes, 146 por fêmeas médias e 41 por fêmeas pequenas. As superfícies representadas foram calculadas por aproximação aos pontos de observação, pelo método dos mínimos quadrados.

As fêmeas pequenas, por seu lado, raramente cortejam os ninhos mais disputados agonisticamente, preferindo os ninhos em que a abertura é estreita e em que a quantidade de ovos é relativamente pequena (fig. 11 c.). Correspondem aos ninhos assinalados com o círculo C na figura 9.

Parecem, portanto, existir duas alternativas para as fêmeas : ou cortejam os ninhos com mais ovos mas também os mais disputados agonisticamente, ou cortejam ninhos com menos ovos mas em que as disputas agonísticas são menos frequentes.

As fêmeas grandes disputam com as médias os ninhos com mais ovos e parecem excluir as fêmeas pequenas, que eventualmente perdem com maior frequência os confrontos agonísticos. Sendo excluídas destes ninhos, a alternativa para as fêmeas pequenas é cortejarem os ninhos com menos ovos mas menos disputados agonisticamente e entre estes, os que têm aberturas mais estreitas.

Mas se por um lado, as fêmeas pequenas têm a sua escolha limitada pela escolha e exclusão das fêmeas maiores, estas também parecem estar limitadas pelo tamanho da abertura dos ninhos. Assim, as fêmeas grandes, não competindo pelos ninhos com aberturas estreitas, permitem que as fêmeas pequenas cortejam esses ninhos, mesmo que eles apresentem uma quantidade de ovos relativamente grande (fig. 11.c).

Ninhos com aberturas muito largas são pouco cortejados pelas fêmeas, apesar de serem ninhos muito visitados por elas ( fig.12 ). Refere-se que muitos desses ninhos se encontram em tijolos onde existem outros ninhos que apresentam aberturas estreitas e uma grande quantidade de ovos.

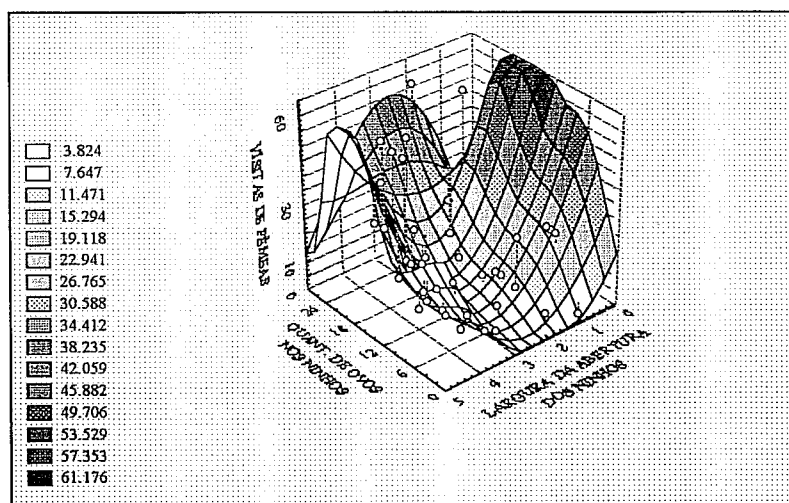


Fig. 12 : Visitas de fêmeas aos ninhos em função da largura da abertura e da quantidade relativa de ovos nos ninhos. Os dados apresentados referem-se aos 42 ninhos referidos na figura 8. A superfície representada foi calculada por aproximação aos pontos de observação, pelo método dos mínimos quadrados.

Tal como as fêmeas cortejantes, também os machos iniciais tendem a visitar mais frequentemente os ninhos que apresentam uma grande quantidade de ovos (correlação de Spearman entre o número de visitas de machos pequenos e a quantidade de ovos nos ninhos:  $r_s = 0.63$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 42$ ). Apesar desta correlação se manter significativa quando controlada para o número de visitas de fêmeas aos ninhos (correlação parcial:  $r = 0.4$ ,  $P = 0.01$ ,  $N = 42$ ), a frequência com que os machos pequenos visitam os ninhos está relacionada com a frequência de visitas de fêmeas, independentemente da quantidade de ovos nos ninhos visitados (correlação parcial entre o número de visitas de machos pequenos e o número de visitas de fêmeas, controlando para a quantidade de ovos nos ninhos:  $r = 0.41$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 42$ ). Portanto, a distribuição das visitas dos machos iniciais pelos ninhos segue de perto a distribuição das visitas de fêmeas e está relacionada com a quantidade de ovos nos ninhos. Provavelmente esta é a distribuição que lhes permite aumentar o número de oportunidades de encontrar uma fêmea no interior dos ninhos e conseguir fertilizar alguns dos gametas por ela depositados.

## IV - DISCUSSÃO

Os principais resultados obtidos neste trabalho indicam:

1. uma sensível redução da área territorial defendida pelos machos com ninho, acompanhada de uma extrema agregação dos ninhos e de uma redução da agressividade entre machos com ninhos vizinhos.
2. uma distribuição não aleatória dos machos parentais pelos ninhos, com particular influência das dimensões dos machos nessa distribuição.
3. uma forte competição entre machos adultos pela ocupação das cavidades adequadas ao estabelecimento de ninhos.
4. uma forte competição entre fêmeas pelo acesso aos ninhos, com elevados índices de rejeição de fêmeas cortejantes por parte dos machos com ninho.
5. uma distribuição não aleatória das cortes de fêmeas pelos ninhos.
6. uma distribuição não aleatória das frequências agonísticas ocorridas entre as várias categorias de peixes nas diferentes regiões à volta dos ninhos
7. a existência de mecanismos de reconhecimento dos machos iniciais por parte dos machos com ninho.

O tamanho dos territórios deve resultar de um compromisso entre os gastos com a sua manutenção, associados às tensões inter-territoriais e ao tempo utilizado no patrulhamento e defesa da área territorial, e os benefícios decorrentes da sua posse (Krebs & Davies 1993). Esta relação dependerá, entre outros factores, da quantidade e distribuição de recursos disponíveis, da densidade de competidores e da pressão de predadores

Na época reprodutora, a defesa de uma área exclusiva à volta dos ninhos, permite a exploração e monopólio dos recursos alimentares contidos na região a que o macho está obrigatoriamente vinculado, e satisfaz a necessidade de um local para a exibição de padrões de corte, que assinalam a presença do macho, tornando o seu ninho conspícuo (Santos 1985a ; Keenleyside 1989). Além disso, a estratégia territorial permite manter à distância machos rivais e potenciais predadores de ovos (Almada *et al.* 1992).

Na população de *S. pavo* da Ria Formosa os territórios limitam-se aos ninhos propriamente ditos e nenhuma destas condições se verifica. Ou seja, os machos com ninho raramente cortejam, os episódios alimentares são escassos e os machos competidores, tanto os flutuantes como os iniciais, são tolerados em zonas muito próximas dos ninhos. Esta situação é particularmente invulgar nos blenídeos e só pode ser justificada pelos elevados custos associados à defesa de uma área territorial mais ampla.

A escassez de cavidades adequadas ao estabelecimento de ninhos terá levado os machos a ocupar cavidades adjacentes num mesmo tijolo, desde que essas cavidades apresentassem as condições necessárias para o desenvolvimento dos ovos. A defesa de qualquer área à volta dos ninhos, envolveria constantes disputas agonísticas entre os machos que pretendessem estabelecer ninhos vizinhos e cujos territórios se sobreporiam por completo. Os custos associados a essas lutas, terão conduzido a uma sensível redução da agressividade entre os machos com ninhos no mesmo tijolo, e à consequente redução da área territorial.

No entanto, o facto de existirem ninhos isolados em que o padrão de distribuição das actividades agonísticas dos machos decresce rapidamente com a distância ao ninho, sugere a existência de outros factores, para além da proximidade entre ninhos, cuja influência no comportamento territorial dos machos se manifesta na reduzida dimensão dos seus territórios.

Nestes ninhos, a redução da territorialidade poderá estar associada à elevada pressão competitiva exercida pela presença constante de machos iniciais junto dos ninhos.

Nalguns casos a exibição de comportamentos de corte e a semelhança fenotípica dos machos iniciais com as fêmeas, poderá impedir o seu reconhecimento por parte dos machos parentais e explicar a sua proximidade aos ninhos (Wirtz, 1978; Taborsky, 1994). No entanto, as observações comportamentais realizadas em vídeo revelaram que os machos parentais se comportam de forma diferente na presença de fêmeas e de machos miméticos, sendo mais agressivos com estes últimos.

Na população da Ria Formosa, a frequência de visitas realizadas aos tijolos por estes machos foi surpreendentemente alta (Média de 0.6 visitas por minuto de observação) e a ocorrência frequente de agressões dirigidas pelos machos com ninho,

poderá resultar num deficiente desempenho dos cuidados parentais, envolvendo custos elevados no que respeita ao normal desenvolvimento dos ovos.

Num dos ninhos isolados, observou-se o seguinte: numa altura em que uma fêmea se encontrava com o macho no interior do seu ninho, este saiu para expulsar e perseguir 4 machos iniciais que se aproximavam do ninho. Com este comportamento, o macho evitou uma possível intrusão dos machos iniciais no seu ninho no momento em que a fêmea desovava. No entanto, numa das suas saídas, ele acabaria por perder a fêmea, que saiu do seu ninho no momento em que ele regressava. Agarrando-a pela cauda, o macho tentou, deliberadamente, fazer com que a fêmea regressasse ao ninho, mas em vão. Para além deste caso, outros seis machos foram observados em perseguição a machos pequenos, que tentavam entrar nos seus ninhos no momento em que as fêmeas se encontravam no seu interior. Todas estas saídas envolveram a perda das fêmeas, que saíram dos ninhos antes dos machos regressarem.

Assim, nesta população, a presença frequente de machos furtivos junto aos ninhos parece colocar duas opções aos machos parentais: ou se reproduzem, cuidando convenientemente dos ovos e mantendo as fêmeas nos os ninhos enquanto desovam, ou dedicam o seu tempo em actividades relacionadas com a expulsão de intrusos. Para um macho parental poderá ser preferível correr o risco de alguns dos seus ovos serem fertilizados por machos furtivos do que arriscar-se a perder as posturas que possui, ao tentar expulsá-los persistentemente das zonas adjacentes ao ninho.

É interessante verificar que, na zona de 5 a 10 cm da entrada dos ninhos, grande parte das agressões aos machos iniciais são dirigidas pelas fêmeas. Duas explicações são sugeridas para justificar esta agressividade. Por um lado, os machos iniciais, sendo mais jovens que os machos parentais (Gonçalves *et al.*, in press), ainda não “demonstraram” as suas capacidades de sobrevivência, até à altura de poderem estabelecer ninho próprio. Não podendo avaliar a qualidade da progenitura destes machos, as fêmeas terão maior sucesso se as suas posturas forem fertilizadas por machos cuja posse dos territórios confirma a sua capacidade competidora (Wirtz, 1978). Uma segunda hipótese é a possível ausência de um reconhecimento dos machos iniciais por parte das fêmeas, que os tomam por eventuais competidores no acesso aos ninhos. Em qualquer dos casos, a expulsão frequente de machos furtivos das zonas próximas dos ninhos, reduz os riscos de fertilizações furtivas e portanto, as fêmeas,

exibindo elevada índices de agressividade com esses machos, poderão substituir parcialmente os machos parentais nessa tarefa.

Ao contrário das fêmeas, os machos iniciais disputam entre si as zonas mais afastadas dos ninhos. Uma situação que se compreende se considerarmos os diferentes níveis de agressividade que os machos com ninho exibem, a estas duas categorias de peixes. Contudo, se são reconhecidos pelos machos parentais, quais as vantagens para os machos iniciais, que resultam da exibição de padrões de corte semelhantes ao das fêmeas? Para além da atração do parceiro sexual, da sua identificação e da sincronização dos comportamentos sexuais, a exibição de padrões de corte está normalmente associada a uma função de apaziguamento do parceiro sexual, que possibilita a aproximação dos dois intervenientes no momento da cópula ou da desova (Tinbergen 1953). A aproximação dos machos iniciais aos ninhos deverá ser, pois, facilitada pela exibição de corte, que reduz a agressividade dos machos parentais, e poderá permitir-lhes avaliar melhor as condições que encontrarão se entrarem nos ninhos. Nestas condições, um macho inicial que corteje poderá evitar intrusões desnecessárias e será mais eficiente na sincronização da sua entrada com o momento de desova da fêmea, do que um macho que não exiba padrões de corte.

A inexistência de uma área defendida pelos machos ocupantes à volta dos respectivos ninhos, permite aos machos flutuantes circular livremente junto aos ninhos. Estes machos são particularmente agressivos com os machos que possuem ninho. Os machos parentais, por seu lado, raramente saem dos seus ninhos para atacar um macho flutuante que se aproxime. Apesar de serem agressivos com estes machos, os ataques são geralmente dirigidos do interior do ninho. Esta estratégia defensiva poderá ser a mais apropriada numa situação em que a reduzida dimensão das aberturas dificulta a entrada de um macho flutuante no ninho, quando o macho parental se mantém no seu interior. Com a cabeça virada para a abertura e com as paredes da cavidade a envolvê-lo, o macho ocupante impede a entrada do macho flutuante, mordendo-o e protegendo o corpo das agressões do oponente. Pelo contrário, a eventualidade de uma saída, no momento em que se aproxima um macho flutuante, facilitará a este último a entrada rápida no ninho, do qual poderá ser depois difícil desalojar.

Por outro lado, a ausência de defesa de uma área à volta do ninho, terá forçado os machos a manter-se na guarda dos ninhos à custa de reservas alimentares

acumuladas no período que antecede o seu estabelecimento (Almada pers. com.). Nalgumas espécies de peixes, os machos estabelecem ninhos em áreas que não são as preferidas para a alimentação, enquanto as fêmeas exploram regiões mais produtivas (Zander, 1990). Esta poderá ser a situação da população de *S. pavo* da Ria Formosa, já que os episódios alimentares observados junto aos ninhos são raros e a região onde se encontram os tijolos não é utilizada fora da época reprodutora, indicando uma possível separação entre habitats de alimentação e de reprodução (Almada *et al.* 1994). Nestas circunstâncias, os benefícios alimentares que a defesa de uma área territorial poderia envolver, são atenuados e provavelmente não compensam o esforço suplementar requerido nessa defesa.

Aparentemente, os únicos locais que satisfazem as condições necessárias para o estabelecimento de ninhos na região, são os tijolos colocados junto aos canais. Estes tijolos emergem de uma zona plana, parecendo ser facilmente localizados pelas fêmeas. Assim que o nível de água submergia a região, era possível observar um conjunto de indivíduos de *S. pavo*, perfeitamente orientados, nadando na direcção dos tijolos. Esta aparente localização dos ninhos envolve um reconhecimento da região, provavelmente baseado numa eficiente utilização da memória topográfica, referida também para outros blenídeos (Gibson 1967; Heymer 1977; Almada *et al.* 1983). Por outro lado, uma vez chegadas à zona dos tijolos, as fêmeas apresentam uma elevada predisposição para desovar, avaliada pela frequência de cortes observada. Esta elevada predisposição, associada à aparente conspicuidade dos ninhos, terá então possibilitado a ausência da exibição de padrões de corte por parte dos machos, sem qualquer prejuízo no seu acesso às fêmeas.

Portanto, num ambiente sujeito a uma constante pressão competitiva de machos furtivos, associada a uma provável escassez de alimentos e a uma facilitada localização dos ninhos por parte de fêmeas cortejantes, a disparidade entre os benefícios decorrentes da posse de uma área exclusiva em redor dos ninhos e os custos que lhe estão associados, terá desfavorecido o desenvolvimento de uma estratégia territorial mais ampla nos machos parentais.

Num habitat com recursos escassos e distribuídos irregularmente, espera-se que os indivíduos se distribuam de forma agregada, com densidades elevadas nos locais onde a disponibilidade dos recursos é maior (Bietz 1981). Moosleitner (1980) refere

que, numa população de *S. pavo* da costa grega, a distribuição dos machos e dos respectivos ninhos parece estar sujeita à distribuição de refúgios, podendo encontrar-se zonas onde a densidade toma valores surpreendentemente elevados. Na população estudada, a extrema agregação de ninhos poderá, também, ser facilmente explicada pelo padrão de distribuição das cavidades adequadas ao estabelecimento de ninhos (Almada *et al.* 1994).

No entanto, se da proximidade de conspecíficos resultarem vantagens selectivas, a agregação poderá resultar de uma atracção social entre indivíduos (Zahavi, 1971). Os efeitos destas duas forças podem não ser mutuamente exclusivos mas como ambas produzem o mesmo resultado, a sua distinção não deverá ser fácil no campo.

Na população de *S. pavo* da Ria Formosa a agregação de ninhos parece trazer vantagens aos machos que os ocupam, nomeadamente, por serem os ninhos mais visitados pelas fêmeas. Por outro lado, a proximidade entre ninhos poderá facilitar a sua defesa contra os machos flutuantes, já que, nos tijolos com vários ninhos a expulsão destes machos é frequentemente provocada, não pelo macho do ninho visitado, mas sim pelo macho do ninho vizinho, a quem o macho flutuante expõe, por vezes, o flanco.

A evidência destas vantagens selectivas para os machos que ocupam ninhos agregados não é, contudo, suficiente para demonstrar que a agregação resulta de uma atracção entre conspecíficos, uma vez que, as vantagens encontradas poderão ser, não uma causa, mas sim uma consequência da própria agregação. A hipótese causal prevê que os machos compitam entre si pela obtenção dos ninhos agregados, só podendo ser testada no início do período de estabelecimento dos ninhos.

A distribuição dos machos parentais parece ser, sobretudo, condicionada pelas dimensões das cavidades disponíveis, nomeadamente pela profundidade e pelo tamanho da abertura. Estas, por sua vez, limitam a quantidade de ovos que os machos podem guardar num determinado período da época reprodutora. Assim, os machos maiores defendem cavidades maiores e apresentam, em média, uma quantidade de ovos superior à dos machos menores. Esta associação entre o tamanho dos machos e a quantidade de ovos nos ninhos, parece, no entanto, resultar apenas da vantagem competitiva dos machos maiores pelo acesso a ninhos mais profundos, que levam mais ovos, e não de uma preferência das fêmeas pelos machos maiores, que não são forçosamente os mais cortejados.

No momento em que decorreram as observações, grande parte dos ninhos apresentava-se completamente preenchida por ovos. Os machos eram particularmente agressivos com as fêmeas cortejantes, e apenas uma pequena parte das fêmeas conseguiu entrar nos ninhos depois de cortejar. A entrada de uma fêmea no ninho era geralmente precedida de numerosas recusas dos machos a outras fêmeas que o cortejavam, sugerindo a existência de um mecanismo de escolha exercida pelos machos, que limita o número de oportunidades de desova para as fêmeas. A selecção masculina, com a conseqüente competição entre fêmeas pelo acesso aos ninhos, pode explicar a predisposição das fêmeas para cortejar (Almada *et al.* 1995).

Contudo, nalguns ninhos pouco visitados, os machos eventualmente cortejavam as fêmeas que se aproximavam e mesmo havendo ninhos com espaço disponível para a deposição de mais ovos, a maioria das fêmeas concentrava-se em ninhos muito disputados agonisticamente e com machos pouco receptivos às suas iniciativas de corte. A excepção vai para as fêmeas mais pequenas, cujas cortes se distribuíram principalmente por ninhos menos disputados.

A presença de um mecanismo de escolha nas fêmeas, tornou-se evidente numa das observações feitas a um tijolo com um ninho pouco visitado. Apesar do macho observado ter cortejado duas das fêmeas que se aproximavam, estas ignoraram-no por completo, cortejando um macho que ocupava uma das cavidades de um tijolo vizinho. Este segundo macho, que nunca foi observado a cortejar, acabou por ser agressivo para ambas as fêmeas, não permitindo que entrassem no ninho. O investimento energético suplementar, associado a esta estratégia das fêmeas, só pode ser justificado pelas qualidades dos machos ou dos ninhos escolhidos, que resultam numa maior taxa de sobrevivência para as posturas.

Os critérios utilizados pelas fêmeas na escolha dos parceiros sexuais continuam por esclarecer e a sua determinação requer um método experimental que está fora do âmbito deste trabalho. No entanto, os dados aqui apresentados indicam que a distribuição das cortes de fêmeas está relacionada com algumas características dos ninhos cortejados, nomeadamente com a quantidade de ovos e com a largura da abertura dos ninhos.

Numa população em que os cuidados parentais estão associados a elevados custos energéticos para os machos, a sua manutenção na guarda de um ninho pode ser feita à custa do canibalismo dos seus próprios ovos (Rohwer 1978). Como já foi

referido, na população da Ria Formosa, os machos parentais restringem a sua alimentação durante a época reprodutora. Gonçalves (1990) verificou mesmo a presença de ovos de Blenniidae nos conteúdos digestivos de alguns machos parentais, sugerindo que estes constituem parte da sua alimentação durante o período de guarda ao ninho. Nestas circunstâncias, a quantidade de ovos nos ninhos pode ser determinante para a taxa de sobrevivência das posturas feitas por cada fêmea, uma vez que, quanto mais ovos houver no ninho, menor é a probabilidade da sua postura ser ingerida pelo macho parental (Rohwer 1978; Ridley and Rechten 1981).

Por outro lado, dado que o mesmo macho pode sucessivamente estabelecer mais do que um ninho ao longo da época reprodutora (Almada *et al.* 1994), a reduzida quantidade de ovos no ninho poderá significar o final da guarda do respectivo macho a esse ninho. Consequentemente, as fêmeas podem reduzir a probabilidade dos seus ovos serem abandonados pelos machos parentais, colocando as posturas em ninhos com muitos ovos.

Nas fêmeas pequenas, a menor capacidade competitiva poderá inflacionar os custos associados às frequentes disputas pelos ninhos com mais ovos, remetendo-as para ninhos com menos ovos mas menos disputados agonisticamente.

Alguns investigadores têm demonstrado, para diferentes espécies, a preferência das fêmeas por ninhos com muitos ovos (eg.: Ridley & Rechten, 1981; Marconato & Bisazza, 1986; Kraak & Videler, 1991). Contudo, no nosso estudo não se encontraram evidências de que as fêmeas escolhem activamente os machos, com base neste critério. Os ninhos podem apresentar mais ovos por serem os mais cortejados à partida e nesta situação, a distribuição da quantidade de ovos nos ninhos pode ser uma consequência da distribuição das cortes (e subsequentes desovas) e não uma das suas causas explicativas. Esta é uma forte objecção às hipóteses até aqui colocadas, e só pode ser testada através de um método experimental controlado ou um de um acompanhamento da evolução dos ninhos, desde o momento em que são estabelecidos, até à fase em que se apresentam com muitos ovos. A sua confirmação indicar-nos-á que a quantidade de ovos não é importante na escolha dos ninhos pelas fêmeas. No entanto, não compromete a existência dessa escolha.

Independentemente da quantidade de ovos no seu interior, os ninhos com aberturas largas são pouco cortejados, apesar de serem geralmente ocupados por machos maiores. Wirtz (1978) refere que a realização de posturas no interior de

cavidades onde a turbulência das águas é reduzida, está associada a uma maior probabilidade dos ovos serem fecundados e a uma maior eficácia na defesa contra machos competidores e predadores de ovos. Na população de *S. pavo* da Ria Formosa, o par formado no momento da desova corre o risco de alguns dos seus ovos serem fecundados pelos machos furtivos. Ao que conseguimos apurar, estes machos parecem tentar obter fertilizações furtivas utilizando várias táticas alternativas: entrando nos ninhos depois de cortejar o macho parental (não observado por nós mas descrito por Gonçalves *et al.* in press); entrando nos ninhos de rompante sem cortejar; entrando nos ninhos acompanhando uma fêmea ou ejaculando junto à entrada (observado em vídeo). Excepto para a primeira tática, a probabilidade de sucesso para estes machos está provavelmente associada ao tamanho da abertura dos ninhos, já que, uma abertura estreita dificultar-lhes-á a entrada nos ninhos e deverá reduzir a quantidade de esperma que entra quando eles ejaculam junto à entrada. O reduzido número de entradas de machos pequenos nos ninhos, impossibilitou a identificação dos factores associados ao sucesso destas intrusões. Mas a confirmação desta hipótese poderá explicar a tendência para as fêmeas evitarem ninhos com aberturas muito largas

A hipótese de que as fêmeas tenderiam a procurar os mesmos machos em sucessivos acasalamentos, também não deverá ser ignorada. O manter-se no ninho, num ambiente em que a competição é elevada, é indicador de uma elevada eficácia na defesa e conservação das posturas e, do ponto de vista evolutivo, a utilização deste critério na escolha dos machos será, sem dúvida, vantajosa para as fêmeas.



## V - CONSIDERAÇÕES FINAIS

Na população de *Salaria pavo* da Ria Formosa, a escassez de ninhos limita o número de oportunidades de desova para as fêmeas, levando-as a competir entre si pelo acesso a esses ninhos. Contudo, as fêmeas não deixam de ser selectivas na escolha dos ninhos a cortejar.

Por outro lado, da escassez de cavidades resulta também uma elevada competição entre os machos e a quantidade limitada de ovos que cada um pode guardar, levá-los-á a ser selectivos na escolha das fêmeas. Portanto, nesta população, a selecção inter-sexual parece ocorrer em ambos os sentidos, sendo acompanhada por uma forte selecção intra-sexual nos dois sexos.

Segundo Bateson (1983), a ocorrência simultânea de escolha nos dois sexos deve estar associada a baixos custos na procura de parceiros sexuais alternativos e a uma elevada variância na qualidade dos indivíduos nos dois sexos. Dada a proximidade entre os ninhos por um lado, e a predisposição das fêmeas para desovar por outro, a primeira condição parece ser verificada para ambos os sexos, na nossa população. No entanto, a confirmação da segunda condição requer uma avaliação cuidadosa do sucesso das posturas realizadas por cada tipo de fêmeas e guardadas por cada tipo de machos. Por outro lado, o mesmo autor refere que, da existência de escolha sexual simultânea nos dois sexos, pode resultar uma estratégia caracterizada por um sistema de acasalamentos emparelhados (“assortative matings”), entre machos e fêmeas de qualidade idêntica. Contudo, se a existência de uma escolha sexual mútua fôr acompanhada por uma forte selecção intra-sexual, aquela associação pode vir a ser alterada já que, as características mais atractivas para cada sexo podem não ser as que conferem maiores vantagens na competição intra-sexual pelo acesso a parceiros sexuais.

A adaptação aos constrangimentos ecológicos verificados na região, envolveu um considerável reajustamento nas tácticas reprodutoras adoptadas pelos indivíduos de cada categoria, resultando num sensível afastamento desta população, aos padrões gerais do comportamento reprodutor dos blenideos. O seu estudo constitui, assim, uma excelente oportunidade para o esclarecimento relações existentes entre os diferentes mecanismos de selecção sexual, as tácticas reprodutoras associadas e os condicionalismos ambientais de que resultam.



## VI - BIBLIOGRAFIA:

- 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 Behaviour **49**, 1125-1127.
- Almada, V. C.; Gonçalves, E. J.; Santos, A. J.; Baptista, M. C. 1994. - Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nests sites are very scarce. Journal of Fish Biology **45**, 819-830.
- Almada, V.; Dores, J.; Pinheiro, A.; Pinheiro, M. & Santos, R. S. 1987. - Padrões de actividade e estrutura dos territórios parentais de *Parablennius sanguinolentus* Cuvier (Pisces: Blenniidae). Portugaliae Zoologica **1**, 329-341.
- Almada, V.; Dores, J.; Pinheiro, M.; Santos, R. S. 1983. - Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). Mem. Museu do Mar- Ser. Zool., Vol. **2** (24): 1-170.
- Almada, V.; Gonçalves, E. J.; de Oliveira, R. F. & Barata, E. N. 1992. - Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, **72**: 187-197.
- Axelrod, H. R. & Emmens, C. W. 1969. - Exotic Marine Fishes. Eds T.F.H. London.
- Bateson, P. 1983 - Mate choice. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bath, H. (1976) - Revision der Blenniini (Pisces: Blenniidae). Senckenbergiana biol., **57** (4/6): 167-234.
- Bauchot, M.L. & Pras, A. 1980. - Guide des Poissons Marins d'Europe. Delachaux & Niestlé, Paris.
- Berglund, A. & Rosenqvist, G. 1990. - Male limitations of female reproductive success in a pipefish: effects of body size differences. Behav. Ecol. Sociobiol. **27**, 129-133.
- Bietz, B. F. 1981. - Habitat availability, social attraction and nest distribution patterns in longear sunfish (*Lepomis megalotis peltastes*). Environment Biology of Fishes **6**, 193-200.

- Bisazza, A.; Marcenato, A.; Marin, G. 1989. - Male mate preference in the mosquito fish *Gambusia holbrooki*. Ethology, **83**: 335-343.
- Breder, C. M. & Rosen D. E. 1966. - Modes of Reproduction in Fishes. New York: Natural History Press.
- Carlson, B. A. 1986. -The mating system of the spotted coral blenny, *Exallias brevis*. In Indo Pacific Fish Biology. Taniuch, T.; Matura, K. (eds). pp: 934-935.
- Clutton-Brock & Vincent, A. C. J. 1991. - Sexual selection and the potencial reproductive rates of males and females. Nature **351**, 58-60.
- Côte, I. M. & Hunte, W. 1989. - Male and female choice in redlip blenny: why bigger is better. Animal Behaviour **38**, 78-88.
- Dewsbury, D. A. 1982. - Ejaculate cost and mate choice. Amer. Natur., **119**: 601-610.
- Estabrook, C. B. & Estabrook, G. F. 1989. - Actus: a solution to the problem of small samples in the analysis of two-way contingency tables. Historical Methods ,**22**: 5-8.
- Fishelson, L. 1963. - Observations on littoral fishes of Israel. I. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei: Blenniidae). Israel J. Zool. , **12**: 67-80.
- Gibson, R. N. 1967. - Studies on the movements of littoral fish. J. Anim. Ecol., **36**: 215-234.
- Gonçalves. E. J. 1990. - Eco-etologia de *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) na Ria Formosa. Relatório de Estágio da Licenciatura em Recursos Faunísticos e Ambiente da F. C. Lisboa.
- Gonçalves. E. J.; Almada, V. C.; Oliveira, R. F. & Santos, A. J. in press. Female mimicry as a mating tactic in males of the blenniid fish *Salaria pavo*. J. Mar. Biol. Ass. U.K.
- Goto, A. 1993. - Duration of male mating activity and male mate choice in the river sculpin, *Cottus hangiongensis*. Jap. J. Ichthyol., **40**: 269-273.
- Hastings, P. A. 1988. - Female choice and male reproductive success in the angel blenny, *Coralliozetus angelica* (Teleostei: Chaenopsidae). Animal Behaviour, **36**: 115-124.
- Hastings, P. A. 1987. Mating systems and mate choice in tube blennies (Blennioidea: Chaenopsidae). Ph. D. Thesis, Univesity of Arizona, Tucson.

- Hastings, P. A. 1992. - Nest-site as a short-term constrain on the reproductive success of paternal fishes. Environ. Biol. Fish., **34**: 213-218.
- Heymer, A. 1977. - Expériences subaquatiques sur les performances d'orientation et de retour au gîte chez *Tripterygion tripteronotus* et *Tripterygion xanthosoma* (Blennioidei: Tripterygiidae). Vie et Milieu-A, XXVII (3): 425-435.
- Heymer, A. 1987. - Comportement agonistique, stratégies reproductrices et investissement parental chez *Blennius basiliscus* (Teleostei, Blenniidae). Revue Française d'Aquariologie, **14**: 89-108.
- Hidaka, T.; Takahash, S. 1987. - Reproductive strategy and interspecific competition in the lake-living gobiid fish *Chaenogobius isaza*. J. Ethol., **5**: 185-196.
- Keenleyside, M. H. A. 1979. - Diversity and Adaptation in Fish Behaviour. Springer-Verlag, Berlin.
- Knapp, R. A.; Kovach, J. T. 1991. - Courtship as an honest indicator of male parental quality in the bicolor damselfish *Stegastes partitus*. Behav. Ecol., **2**: 295-300.
- Kraak, S. B. M. & Videler, J. J. 1991. - Mate choice in *Aidablennius sphinx* (Teleostei: Blenniidae); females prefer nests containing more eggs. Behaviour, **119**: 243-266.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1993. - An Introduction to Behavioural Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Laumen, J.; Pern, U. & Blum, V. 1974. - Investigations on the function and hormonal regulation of the anal appendices in *Blennius pavo* (Risso). J. Exp. Zool., **190**:47-56.
- Loiselle, P. V. 1982. - Male spawning-partner preference in an arena-breeding teleost, *Cyprinodon macularius* Girard (Atherinomorpha: Cyprinodontidae). Am. Nat., **120**: 721-732.
- Losey, G. S. 1969. - Sexual pheromones in some fishes of the genus *Hypsoblennius* Gill. Science, **163**: 181-183.
- Marconato, A. & Bisazza, A. 1986. - Males whose nests contain eggs are preferred by female *Cottus gobio* (Pisces: Cottidae). Animal Behaviour, **34**: 1580-1582.
- Marraro, C. H. & Nursall, J. R. 1983. - The reproductive periodicity and behaviour of *Ophioblennius atlanticus* at Barbados. Can. J. Zool., **61**: 317-325.

- Martin, P. & Bateson, P. 1993. - Measuring Behaviour. An Introductory Guide. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Moosleitner, H. 1980. - Zentrale Laichstelle ermöglicht *Blennius pavo*, Risso 1810 (Blenniidae, Perciformes, Teleostei) die Besiedlung von Sandgrund. Zoologischer Anzeiger, **204**: 82-88.
- Nakatsuru, K. & Kramer, D. 1982. - Is sperm cheap ? Limited male fertility in the lemon tetra (Pisces: Characidae). Science, N. Y., **216**: 753-754.
- Nursall, J. R. 1977. - Territoriality in Redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus*-Pisces: Blenniidae). J. Zool. Lond., **182**: 205-223.
- Papaconstantinou, C. A. 1979. - Secondary sex characters of blennioid fishes (Pisces: Blenniidae). Thalassographica, **1** (3): 57-75.
- Patzner, R. A. ; Seiwald, M.; Adlgasser, M. & Kaurin, G. 1986. - The reproduction of *Blennius pavo*. V. Reproductive behaviour in natural environment. Zoologischer Anzeiger, **216**: 338-350.
- Perrone, M. & Zaret, T. M. 1979. - Paternal care patterns of fishes. Am. Nat., **113**: 351-361.
- Qasim, S. Z. 1957. - The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). Proc. Zool. Soc. London, **128**: 161-208.
- Ridley, M. & Rechten, C. 1981. - Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. Behaviour , **76**: 152-161.
- Ridley, M. 1978. - Paternal care. Anim. Behaviour, **26**: 904-932.
- Rohwer, S. 1978. - Parent cannibalism of offspring and egg stealing as a courtship strategy. Amer. Natur., **112**: 429-439.
- Rowland, W. J. 1982. - Mate choice by female sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*. Anim. Behav., **30**: 1093-1098.
- Rubenstein, D. I. 1981. - On the evolution of alternative mating strategies. In: Limits to Action: The Allocation of Individual Behavior (Ed. J. E. R. Staddon), 65-100. New York: Academic Press.
- Rubio, P. N. 1991. - Peces intermariales de la costa suroccidental de Andalucía. Tese de Doutoramento. Facultad de Biología Universidad de Sevilla.

- Santos, R. S. 1985a. - Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). Memórias do Museu do Mar. Série Zoológica , **3** (29): 1-46.
- Santos, R. S. 1985b. - Parentais e satélites: tácticas alternativas de acasalamento nos machos de *Blennius sanguinolentus*. Arquipélago - S. C. N., **VI**: 119-146.
- Sargent, R. C.; Gross, M. R. & Van den Berghe, E. P. 1986. - Male mate choice in fishes. Anim. Behav., **34**: 545-550.
- Sargent, R. G. 1982. - Territory quality, male quality, courtship intrusions and female nest-choice in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Animal Behaviour , **30**: 364-374.
- Searcy, W. A. 1982. - The evolutionary effects of mate selection. An. Rev. Ecol. Syst. ,**13**: 57-85.
- Taborsky, M. 1994. - Sneakers, satellites and helpers: parasitic and cooperative behaviour in fish reproduction. Advances in the Study of Behavior , **23**: 1-100.
- Thresher, R. E. 1984. - Reproduction in Reef Fishes. Neptune city: T. F. H. Publications, Hong Kong.
- Tinbergen, N. 1953. - Social Behaviour in Animals. Methuen, London, p. 150.
- Trivers, R. L. 1972. - Parental investment and sexual selection. *In*: Sexual Selection and the Descent of Man ( Ed. B. Campbell). 136-179. Chicago: Aldine.
- Vincent, A.; Ahnesjoe, I.; Berglund, A. 1994. - Operational sex ratio and behavioural sex differences in a pipefish population. Behav. Ecol. Sociobiol., **34**: 435-442.
- Westernhagen, H. V. 1983. - Observation on the reproductive and larval biology of *Blennius pavo* (Pisces: Teleostei). Helgol. Meers., **36**: 323-335.
- Wirtz, P. 1978. - The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces, Blennioidei). Z. Tierpsychol., **48**: 142-174.
- Zahavi, A. 1971. - The function of pre-roost gatherings and communal roosts. Ibis, **113**: 106-109.
- Zander, C. D. 1986. - Blenniidae. pp 1096-1112. *In*: Whitehead, P. J. P.; Bauchot, M. L.; Hureau, J. C.; Nielsen, J.; Tortonese, E. (eds) - Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. Paris: UNESCO.

- Zander, C. D. 1975. - Secondary sex characteristics of Blennioid fishes (Perciformes). Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **39**: 717-727.
- Zander, C. D. 1990. - Habitat and prey dependent distribution of sand gobies, *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae: Teleostei), in the SW Baltic. Zoologischer Anzeiger, **5/6**: 328-341.