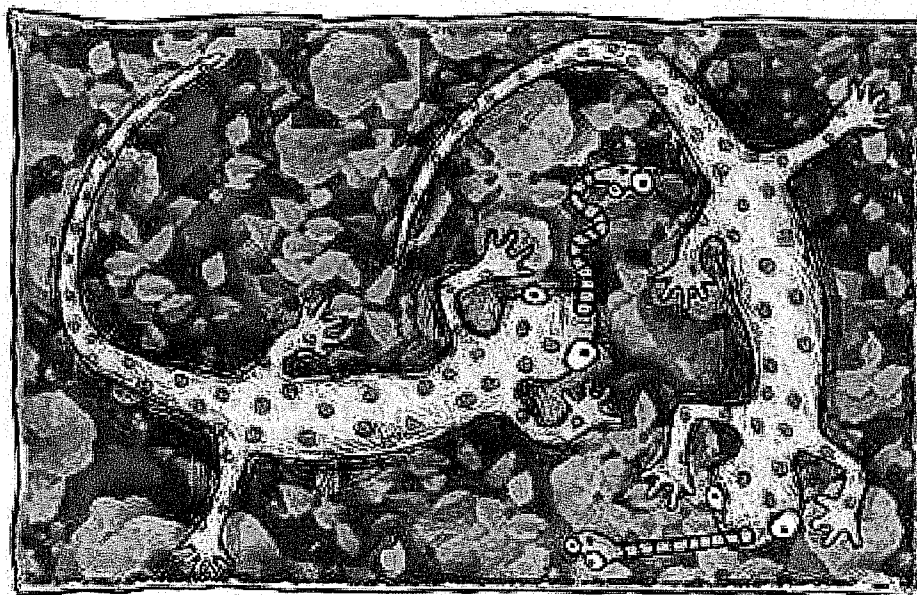


INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA

MESTRADO EM ETOLOGIA 96/98

DM  
ROBA.1

ALGUNS ASPECTOS DO COMPORTAMENTO SOCIAL DO  
TRITÃO-VERDE *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800)  
EM CATIVEIRO



Joana Isabel Espírito Santo Robalo

Dissertação de Mestrado

Lisboa, 1999



C,

Centro de Documentação do I.S.P.A.

Tel. 831 17 00

Reg. 11660

## RESUMO

### Alguns aspectos do comportamento social do Tritão-verde *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) em cativeiro

Descrevem-se os comportamentos sociais observados em grupos mistos de *T. marmoratus* da Serra de Sintra, mantidos num cativeiro de grandes dimensões durante várias semanas. Reconhecem-se padrões de comportamento descritos para esta espécie e para outras do género *Triturus*. Descrevem-se, aparentemente pela primeira vez os seguintes comportamentos: *Walk I*, *Land-over*, *Stand-on*, *Show*, *Erect-body*, *Yawn*, *Circle* e *Dig*. As fêmeas parecem ter um papel mais activo na cõrte do que se considera habitualmente, nomeadamente através de iniciativas como *Walk I*, *Land-over* e *Show*. As frequências dos comportamentos para cada sexo e as principais interacções entre os indivíduos, foram analisadas utilizando uma estatística de simulação. Alguns padrões, habitualmente classificados como comportamentos sexuais masculinos, ocorrem em ambos os sexos e têm possivelmente outras funções sociais. Alguns comportamentos desencadeiam respostas diferentes de acordo com o sexo dos indivíduos intervenientes na interacção.

## ABSTRACT

### **Some features of the social behaviour of the Marbled newt *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800) in captivity**

The social behaviour in groups of both sexes of Marbled newts (*Triturus marmoratus*) from Sintra, kept for a few weeks in a big aquarium, is described. Behavior patterns described for this specie and for other species in this genera, were recognised. The following behaviors are described for the first time: *Walk I*, *Land-over*, *Stand-on*, *Show*, *Erect-body*, *Yawn*, *Circle* and *Dig*. Females seem to have a more active role in courtship than is usually considered, namely in interactions with *Walk I*, *Land over* and *Show*. The behaviour frequencies for each sex and the main interactions among individuals were analysed using simulation statistics. Some elements usually classified as male sexual behaviours occur in both sexes, and are likely to play other social roles. Some behaviors result in different answers, according with the sex of the recipient involved in the interaction.

# ÍNDICE

## Agradecimentos

1. Introdução	2
1.1. Filogenia do género <i>Triturus</i>	4
1.2. Biologia e ciclos reprodutores	4
1.3. Comportamento reprodutor das espécies do género <i>Triturus</i>	7
1.4. Objectivos do presente estudo	13
2. Material e métodos	15
2.1. Breve caracterização da espécie em estudo: <i>T.marmoratus</i>	15
2.2. Capturas	17
2.3. Cativeiro e manutenção	18
2.4. Observações	19
2.5. Análise estatística	22
3. Resultados	24
3.1. Padrões de comportamento	24
3.1.1. Padrões de comportamento previamente descritos para esta espécie	24
3.1.2. Padrões de comportamento previamente descritos para outras espécies do género <i>Triturus</i>	28
3.1.3. Padrões de comportamento não descritos	29
3.2. Frequências de comportamentos	31
3.3. Interações entre os indivíduos	35
4. Discussão	39
5. Referências bibliográficas	44

## ANEXOS

## Agradecimentos

Como a grande maioria dos trabalhos, esta tese contou com a ajuda de inúmeras pessoas, sem as quais a sua realização não seria possível. Esta ajuda, preciosa e indispensável, teve lugar a vários níveis, possibilitando a ultrapassagem, tanto dos obstáculos mais ínfimos, como das barreiras mais intransponíveis. Assim, deixo aqui patente o seu voluntarismo, entusiasmo, apoio, amizade e por vezes simples obrigação moral...

Começo por agradecer ao Professor Doutor Vítor Almada, orientador desta tese e meu amigo, por ter aceite acompanhar-me nesta incursão pelo mundo dos animais cheios de “gosma” e pelo entusiasmo que sempre demonstrou ao longo de todas as etapas do trabalho.

Este trabalho surgiu de forma inesperada, depois de algumas prospecções nos arredores da Costa da Caparica e de Sintra, nas quais participaram alguns voluntários bem intencionados, como o Jorge e a Andreia, o Tiago, a Cristina, a Luisa e o Vasco.

Durante a prospecção teórica foi preciosa a ajuda do Professor Doutor Eduardo Crespo da Faculdade de Ciências de Lisboa que, mais uma vez, me facultou o acesso ao seu arquivo bibliográfico. Neste aspecto, no entanto, o meu maior agradecimento vai para o Dr. Manuel Mouta Faria que, não só me forneceu ampla bibliografia sobre o comportamento deste género, como me deu várias informações úteis no que respeita ao cativo e à manutenção dos animais. Através dele, pude ainda contactar com o Professor Tim Halliday, que deu sugestões bastante relevantes para este estudo, e com a Elsa Froufe, minha companheira da viagem a França para a reunião *Triturus VII*.

A captura dos tritões utilizados neste trabalho decorreu na Serra de Sintra, e não teria sido possível sem a colaboração do Parque Natural de Sintra-Cascais e dos seus funcionários, Dr. João Paulo Fonseca e Filipe. Nas saídas de campo participaram também o Vítor Almada, o Frederico Almada e o David Gonçalves.

Também no que respeita ao cativo, os agradecimentos são mais que muitos. Apesar de ser propriedade do Miguel Repas, o David emprestou-me sem ele saber. Obrigada aos dois. Para a escolha do material de aquarioria tive a ajuda do Ricardo Matos e do Frederico Almada. O meu maior agradecimento vai, no entanto, para o Rui, que viabilizou este trabalho, aceitando este monstro no quarto e participando no seu transporte (embora com ajuda do Vasco!), montagem e manutenção, assim como na alimentação dos bichos.

Queria ainda deixar aqui algumas palavras de agradecimento aos meus colegas de mestrado, Frederico Almada, André Silva, Edgar Pereira, Madalena Gião, Beatriz Silva, Inês Melo, Ana Isabel Magalhães e Inês Moreira, que tornaram estes dois anos um período muito agradável em termos de convivência e aprendizagem. Beijos muito especiais para a Ana Isabel por ter aturado algumas crises de insegurança e sobretudo para a “Inês dos ovinhos” pelas discussões “científicas” (e não só !) hilariantes no bar irlandês. À família da Inês devem-se ainda as poucas imagens de vídeo que pude obter...

Ao longo das várias etapas desta tese recolhi ainda sugestões de muitos amigos, principalmente do João Paulo Fonseca, do André Levy e do Paulo Marques. Não posso esquecer também todo o apoio, paciência e amizade da Teresa Bento, Pedro e Clara Almada, Ana Sá, Maria João Sousa, Rui Malhó, Inácia Oliveira ...

Por fim os agradecimentos mais difíceis, aqueles que englobam todas as categorias supracitadas. Esta tese é parcialmente dedicada aos meus pais, Manuel e Maria do Carmo, e ao meu irmão André, que além da ajuda inqualificável e inquantificável a todos os níveis, têm aturado com paciência e carinho anos e anos de botas enlameadas e de ideias nem sempre muito ortodoxas acerca dos animais que se podem, ou não, manter em casa...acho que neste caso o meu obrigado não chega...

O resto é para ti Rui, companheiro deste e de todos os meus trabalhos...

## 1. Introdução

Os anfíbios encontram-se entre os grupos de animais que apresentam um declínio preocupante nas suas populações. A ocupação de mais de um tipo de habitat e a dependência da água para a reprodução (na maioria das espécies) tornam-nos especialmente vulneráveis. Assim, a persistência dos charcos temporários é considerada como um factor limitante para o desenvolvimento das comunidades de anfíbios (Diaz-Paniagua, 1990). Dada a sua sensibilidade, bem como a das suas presas, a diversos factores físico-químicos, são frequentemente utilizados como bioindicadores da qualidade dos cursos de água (e.g. Griffiths, 1996).

Segundo Nöllert & Nöllert (1995), para além da destruição e alteração dos habitats e da contaminação das águas, podem ainda considerar-se como ameaças para os anfíbios europeus a introdução de espécies não autóctones (principalmente de outros anfíbios e peixes) e a morte de indivíduos nas estradas. Outros factores que podem ser responsáveis pela fragilidade das populações destes animais são os usos vários por parte dos seres humanos, que vão desde a alimentação (no caso das rãs), à sua captura para práticas mágicas tradicionais, para venda no mercado de animais de estimação, etc. Pelo menos, ainda em Portugal, é também frequente que se matem anfíbios devido à crença de que são animais daninhos, venenosos ou de alguma outra forma conotados negativamente. Acresce a este quadro preocupante uma grande falta de conhecimento sobre a situação populacional de muitas das espécies. Segundo os mesmos autores, são ainda de considerar seriamente as modificações que as alterações climáticas globais podem provocar neste grupo.

Os tritões e salamandras são anfíbios, urodelos, de distribuição na sua maioria confinada ao hemisfério Norte, padrões relacionados com a existência de barreiras à sua dispersão, originadas pela deriva dos continentes ou condições climáticas extremas. Apesar disto, no hemisfério Norte a sua distribuição pode ir desde o Equador ao Círculo Ártico, muitas vezes em habitats aparentemente muito desfavoráveis e imprevisíveis, geradores de padrões de histórias vitais complexos (Duellman & Trueb, 1994; Griffiths, 1996).

A Ordem Caudata encontra-se dividida em 9 famílias, embora apenas 4 estejam representadas na Europa. Destas, a família Salamandridae (tritões e salamandras europeus) é a mais numerosa, englobando cerca de 70% das espécies.

Esta compreende cerca de 10 espécies de salamandras e aproximadamente 12 espécies de tritões (género *Triturus*) (e.g. Griffiths, 1996). Portugal continental faz parte da área de distribuição de três espécies do género *Triturus*: *T. helveticus* (Tritão-palmado), *T. boscai* (Tritão-de-ventre-laranja) e *T. marmoratus* (Tritão-verde), ocupando o primeiro uma área restrita no Norte e estando os restantes distribuídos por todo o país (Crespo & Oliveira, 1989). É ainda de referir que existem nos Açores, mais concretamente na Ilha de S. Miguel, algumas populações de *T. carnifex*, introduzido no início do séc. XX (Machado *et al.*, 1997).

No que respeita ao estado de conservação dos indivíduos do género *Triturus* na Europa, o padrão é relativamente claro. A maioria da variação, sub-divisão e especiação ocorre nas regiões do Sul da Europa, zonas em que a protecção dos habitats se revela mais imperativa. As espécies de maiores dimensões são consideradas mais vulneráveis, dada a maior especificidade dos seus habitats. Carecem de particular atenção as espécies que habitam áreas geograficamente monótonas, uma vez que as alterações mais prováveis devem então ocorrer em grande escala, ameaçando a sua sobrevivência. É ainda importante considerar que, embora os ambientes aquáticos sejam popularmente mais associados aos tritões, por causa da reprodução, a maior parte das suas vidas são passadas em terra. Assim, as prioridades de conservação devem contemplar também os habitats terrestres, com especial ênfase para os que se encontram na proximidade de corpos de água adequados para a reprodução destas espécies (Macgregor *et al.*, 1990).

Outro problema muito importante é a comercialização dos indivíduos deste género como animais domésticos, dada a sua beleza, facto que assume proporções de relevo para algumas espécies, mesmo apesar da protecção conferida pela legislação nacional e internacional (Macgregor *et al.*, 1990). Apesar disto, muitos esforços têm sido desenvolvidos para a sua conservação, desde a transferência de indivíduos de determinados locais para outros (Beebe, 1990) ao aperfeiçoamento da reprodução em cativeiro, tendo em vista uma posterior libertação, depois da fase mais crítica de desenvolvimento (Elebert, 1991).

Os indivíduos das espécies deste género têm representado também um excelente modelo para vários tipos de abordagens biológicas, em campos tão variados como a endocrinologia (Uva *et al.*, 1979; D'Istria *et al.*, 1984; Teraevainen *et al.*,

1984), fisiologia (Dore *et al.*, 1985; Vellano *et al.*, 1985; Minelli *et al.*, 1987), toxicologia (Zaffaroni *et al.*, 1979; Zaffaroni *et al.*, 1986), etc.

### 1.1. Filogenia do género *Triturus*

Os tritões deste género são considerados, em muitos aspectos, o grupo ideal para estudos de filogenia (Macgregor *et al.*, 1990; Arntzen, 1995), uma vez que quase todos os aspectos da sua biologia podem ser utilizados de forma a obter uma taxonomia objectiva e informação evolutiva.

Realizaram-se várias tentativas para o estabelecimento da sua filogenia, recorrendo a vários níveis de abordagem (Rafinski & Arntzen, 1987; Arntzen & Sparreboom, 1989; para revisão da literatura ver Halliday & Arano, 1991; Arntzen, 1995) e a técnicas cada vez mais minuciosas. A análise filogenética mais antiga deste género remete-nos para o trabalho de Bolkay (1928 *in* Halliday & Arano, 1991) que, apenas com base em características osteológicas do crânio, o dividiu em 3 grupos: Neotriton (*T. cristatus* e *T. marmoratus*), Paleotriton (*T. boscai*, *T. italicus*, *T. helveticus*, *T. montandoni*, *T. vulgaris* e *T. vittatus*) e Mesotriton (*T. alpestris*). Trabalhos mais recentes (Arntzen & Sparreboom, 1989; Macgregor *et al.*, 1990), combinando dados bioquímicos e etológicos dividem o mesmo género em dois, reconhecendo como subgéneros *Triturus* (“tritões de corpo grande”) (incluindo *T. alpestris*, *T. vittatus*, *T. marmoratus*, *T. cristatus*, *T. carnifex*, *T. dobrogicus* e *T. karelini*) e *Paleotriton* (“tritões de corpo pequeno”) (incluindo *T. boscai*, *T. italicus*, *T. helveticus*, *T. vulgaris* e *T. montandoni*).

As várias abordagens nem sempre produziram resultados concordantes, mas trabalhos como os de Macgregor *et al.* (1990), que promovem uma integração dos vários níveis, podem apresentar algumas sugestões para a solução deste problema.

### 1.2. Biologia e ciclos reprodutores

Nos salamandrideos, o padrão clássico de reprodução é anual e começa quando factores ambientais, como a temperatura e humidade, desencadeiam as migrações para os corpos de água, nos quais tem lugar a reprodução (e.g. Duellman

& Trueb, 1994). Apesar disto, existem algumas espécies nas quais, populações sujeitas a condições ambientais especiais podem apresentar ciclos reprodutores atípicos, com épocas de reprodução muito curtas (*T. alpestris*, Shabetsberger & Goldschmid, 1994; *T. vulgaris*, Fasola & Canova, 1992), muito alargadas (*T. vulgaris*, Verrell & Halliday, 1985), ou bianuais (*T. cristatus*, Cogălniceanu, 1989; *T. alpestris*, Andreone & Dore, 1992; Duellman & Trueb, 1994). Sob determinadas condições, alguns indivíduos podem mesmo permanecer todo o ano na água (*T. alpestris*, Fasola & Canova, 1992; *T. carnifex*, Silva *et al.*, 1997).

Os indivíduos do género *Triturus* atingem os seus locais de reprodução após migrações, que podem variar de acordo com as características da espécie e dos habitats, mas que nalgumas espécies representam verdadeiros casos de fidelidade (*T. alpestris*, Joly & Miaud, 1989).

O grau de dimorfismo sexual é elevado na maioria das espécies, e durante a época de reprodução os machos desenvolvem caracteres sexuais secundários típicos (cloaca proeminente, colorações em diversas partes do corpo e cristas nalgumas espécies) (Griffiths & Mylotte, 1988; Halliday, 1990). Os períodos de maior actividade de corte e sua duração dependem das espécies (Denoel, 1996) e podem variar ao longo da época de reprodução (Diaz-Paniagua, 1989a).

Na grande maioria dos tritões e salamandras a fertilização é interna. No género *Triturus*, o acasalamento ocorre sem contacto físico entre os indivíduos. O macho deposita o seu esperma numa estrutura denominada espermatóforo, manipulando a fêmea de forma a que esta assegure a sua entrada na cloaca e o seu armazenamento na espermateca até à fertilização dos ovos. O espermatóforo é uma estrutura delicada, composta por uma massa de esperma assente sobre uma base gelatinosa, secretada por um conjunto de glândulas que desembocam na cloaca (e.g. Halliday, 1990). O ritual de acasalamento, que resulta na captura de um espermatóforo por parte da fêmea, é um processo que compreende sinais visuais, químicos e olfactivos (Halliday, 1974), cuja integração resulta numa sequência por vezes muito característica da espécie (Griffiths, 1996).

Após algum tempo, as fêmeas depositam os ovos, um a um, numa ampla variedade de plantas aquáticas ou pedras e tanto o tamanho da postura como a taxa de oviposição se encontram positivamente correlacionados com o tamanho das fêmeas (e.g. *T. vulgaris*, Baker, 1992a). Alguns autores referiram preferências por determinadas plantas, provavelmente devidas às suas características de flexibilidade e

superfície foliar (Díaz-Paniagua, 1986; Miaud, 1995). O comportamento de postura encontra-se descrito para algumas espécies (*T. helveticus* e *T. alpestris*, Miaud, 1994a; *T. marmoratus pygmaeus*, Díaz-Paniagua, 1989b) e engloba uma fase de preparação, na qual a fêmea examina as plantas, tocando-lhes com o nariz. Depois de escolhida a folha, as patas traseiras exercem movimentos que aproximam a planta da cloaca e que dobram a folha, de modo a que esta forme um invólucro em torno do ovo, que é depois colocado numa fase na qual a fêmea permanece imóvel. Este comportamento de envolvimento do ovo revelou-se determinante no aumento da sobrevivência dos embriões na natureza (Miaud, 1994b) e foi por alguns autores considerado como uma forma de cuidado parental por parte da fêmea (Halliday, 1977; Díaz-Paniagua, 1989b).

O desenvolvimento dos embriões sofre um percurso cuja duração pode variar de acordo com vários parâmetros ambientais, que incluem temperatura, pH e salinidade (Duellman & Trueb, 1994), encontrando-se para algumas espécies já descritos todos os estádios do desenvolvimento (*T. alpestris*, Epperlein & Junginger, 1982; *T. boscai*, Barbadillo, 1989). Experiências laboratoriais realizadas em *T. cristatus*, *T. helveticus* e *T. vulgaris*, demonstraram que os ovos de *T. c.* não sofriam qualquer desenvolvimento a pH 4.5, enquanto a 7.5 apresentavam uma taxa de sobrevivência semelhante à das outras espécies (Griffiths & de Wijer, 1994). O mesmo trabalho demonstrou que, embora a temperatura não fosse um factor determinante para a sobrevivência dos embriões, em todas as espécies estudadas, a 12°C o desenvolvimento embrionário normal dura 4 vezes mais do que a 17°C. Nomeadamente, no que respeita ao pH, alguns autores referem que a distribuição diferencial de espécies que ocorrem em simpatria pode ser devida a diferente tolerância aos níveis de acidez dos cursos de água (Griffiths *et al.*, 1993; Griffiths & de Wijer, 1994).

Depois de um desenvolvimento embrionário de duração variável, eclode uma larva que respira através de brânquias (cujo tamanho e superfície dependem do conteúdo da água em oxigénio) e que se alimenta quase indiscriminadamente de invertebrados aquáticos de tamanho apropriado (Santos *et al.*, 1986; Duellman & Trueb, 1994). As suas taxas de crescimento dependem principalmente da temperatura e da disponibilidade alimentar (Duellman & Trueb, 1994), mas o pH da água pode, para algumas espécies, representar um papel determinante (Griffiths, 1993).

Na maior parte dos casos, a metamorfose representa o abandono dos corpos de água e a procura de um abrigo terrestre, onde os juvenis continuam o seu desenvolvimento até à maturação sexual, mas são muitos os casos de neotenia (*sensu* Duellman & Trueb, 1994, *i.e.* qualquer situação em que a reprodução ocorre durante o estado larvar) nas espécies deste género (*T. cristatus* e *T. alpestris*, Fasola & Canova, 1992; *T. alpestris*, *T. vulgaris* e *T. helveticus*, Breuil, 1992; *T. carnifex*, Kalezic *et al.*, 1994; Djorovic & Kalezic, 1996; *T. vulgaris* e *T. alpestris*, Kalezic *et al.*, 1996; Denoel, 1997). A idade da primeira reprodução pode variar de acordo com a espécie e com alguns parâmetros ambientais, assim como acontece com a longevidade dos indivíduos (Elebert, 1992; Caetano & Castanet, 1993; Shabetsberger & Goldschmid, 1994). O caso mais extremo é o de uma população de *T. alpestris* dos Alpes Austríacos em que os indivíduos só atingem a maturidade aos 10 anos de idade, podendo alcançar longevidades de mais de 20 anos (Shabetsberger & Goldschmid, 1994).

Os animais podem estivar ou hibernar em terra, dependendo do clima em que se encontram (e.g. Griffiths, 1996). A fase terrestre representa um aspecto quase desconhecido da sua vida. Aparentemente só se alimentam se as condições de temperatura e humidade forem favoráveis, escondendo-se normalmente entre as raízes da vegetação e pedras, mais ou menos profundamente, de acordo com a humidade (Caetano, 1988; Caetano & Castanet, 1993).

### 1.3. Comportamento reprodutor das espécies do género *Triturus*

Os padrões de acasalamento encontram-se razoavelmente bem estudados para a maioria das espécies do género *Triturus* e envolvem três fases principais (Halliday, 1977; Arntzen & Sparreboom, 1989; Halliday, 1990; Griffiths, 1996) denominadas fase de orientação, de *display*<sup>1</sup> estático e transferência do espermatóforo.

A fase de orientação começa com a aproximação entre os indivíduos. O macho tenta atrair a atenção da fêmea, perseguindo-a, cheirando-a e tomando uma posição característica à sua frente. É nesta fase que ocorre o reconhecimento do sexo e espécie por parte dos indivíduos. Foi provado experimentalmente que os machos

---

<sup>1</sup>Ao longo deste trabalho utilizar-se-à o termo inglês *display* para designar comportamentos de exibição, dado o seu uso tão corrente na literatura etológica.

das espécies *T. montandoni* e *T. vulgaris* não distinguem à distância o sexo de outro tritão, recorrendo apenas à visão, dependendo para isso do olfacto (Cogălniceanu, 1992; 1994), responsável pela maior parte da comunicação entre urodelos (Halliday, 1990; Cogălniceanu, 1994). Entre as características que permitem aos machos de algumas espécies alcançar melhor as fêmeas, Halliday & Joly (1981) propuseram as membranas interdigitais, presentes em machos de algumas espécies deste género (*T. vulgaris* e *T. helveticus*).

Se a fêmea se apresentar receptiva inicia-se a fase seguinte, de *display* estático ou exibição, mais longa e que envolve padrões mais específicos. No total foram já reconhecidos cerca de 12 padrões, que podem ser combinados de formas diferentes dependendo da espécie, do comportamento da fêmea, do suplemento de espermatozoides, da presença ou ausência de machos rivais e do nível de oxigénio dissolvido na água (Halliday, 1977). Este último aspecto assume particular importância, uma vez que a cõrte e o acto de respirar à superfície podem ser encarados como tendências em conflito (Halliday, 1977; Halliday & Worsnop, 1977; Green, 1991a), porque um *display* mais vigoroso obriga a uma taxa de ascensão à superfície maior, o que representa normalmente o fim dessa sequência de acasalamento e a perda da fêmea (e.g. Halliday & Houston, 1991). Assim, por comparação com condições normais, os machos completam uma sequência de acasalamento mais rapidamente quando se encontram em condições aquáticas deficientes em oxigénio (Halliday, 1977). Arntzen & Sparreboom (1989) apresentam um resumo dos comportamentos realizados pelos machos na fase de *display* nas espécies deste género, tendo listado os seguintes padrões: *Fan*, *Wave*, *Whip*, *Flick*, *Lean-in*, *Cat-buckle*, *Rocking*, *Head-bobbing*, *Flurry*, *Wiggle tail bent*, *Retreat display* e *Flamenco*.

No fim desta fase, e mais uma vez dependendo da receptividade da fêmea (a receptividade necessária também varia com a espécie), inicia-se a fase de deposição ou transferência do espermatozóide. Esta fase é a que apresenta uma menor variabilidade entre as espécies do género *Triturus*. O macho afasta-se num padrão de comportamento típico e a fêmea toca a sua cauda com o nariz, o que representa um sinal para a deposição do espermatozóide. Seguem-se, por parte do macho, uma série de comportamentos que induzem a fêmea a passar com a cloaca sobre o espermatozóide e transportá-lo para o interior do tracto reprodutivo. Arntzen &

Sparreboom (1989) apresentam um resumo dos comportamentos exibidos pelos machos durante esta fase: *Creep*, *Touch-tail*, *Brake* e *Push-back*.

Contrastando com a variabilidade e importância, respectivamente reconhecida e atribuída, aos comportamentos dos machos, os comportamentos executados pelas fêmeas têm sido consecutivamente negligenciados. São-lhe frequentemente reconhecidos apenas estados de motivação (negativo, neutro ou positivo), de acordo com a sua resposta à aproximação e corte por parte dos machos (Houston *et al.*, 1977; Halliday, 1977; Denoel, 1996). Isto resulta, segundo vários autores, numa possibilidade de modelização, por manipulação do comportamento da fêmea, com o objectivo de compreender a sua influência no comportamento dos machos (Houston *et al.*, 1977). Esta modelização foi testada, quer por simulação (Halliday & Houston, 1991), quer através do uso de um colete de forças (“strait-jacket”), que manipula o comportamento de uma fêmea anestesiada (Halliday, 1975 *in* Halliday, 1977).

Alguns autores (*T. vulgaris*, Halliday, 1974; *T. cristatus*, Green, 1989; *T. alpestris*, Denoel, 1996) reconhecem nas fêmeas comportamentos “pseudo-masculinos” e “homossexuais”, estes últimos iguais aos heterossexuais mas relativamente a membros do mesmo sexo. No que respeita aos comportamentos “pseudo-masculinos”, assim designados por fazerem parte do repertório comportamental dos machos, estes tanto tiveram lugar relativamente a machos como a outras fêmeas. Denoel (1996) relatou também casos de “homossexualidade recíproca”, uma vez que machos na presença de machos tanto podiam depositar espermatozóides como mimetizar comportamentos típicos de fêmeas. Assim, um macho, quando se aproxima de outro, na maior parte das vezes afasta-se depois de o cheirar, mas pode ficar e cortejá-lo. O mesmo autor observou que machos com caracteres sexuais mais discretos e menos desenvolvidos eram mais frequentemente alvos de corte por parte de outros machos.

Apesar da bibliografia sobre competição sexual estar até hoje muito enviesada para o estudo do comportamento dos machos, existe um interesse crescente pelo comportamento das fêmeas, nomeadamente pela competição sexual entre as mesmas (Ahnesjö *et al.*, 1993), apesar de tudo bastante mais subtil do que a considerada para os machos (Halliday & Tejedo, 1995).

A escolha de parceiros por parte das fêmeas têm sido também um aspecto bastante negligenciado no comportamento das espécies deste género (Verrell, 1989),

e pode representar um papel fundamental na compreensão do comportamento dos machos, visto que várias facetas das estratégias e sequências comportamentais só poderão ser desvendadas à luz da receptividade das fêmeas (Halliday, 1990; Ahnesjö *et al.*, 1993). Alguns trabalhos foram realizados, visando esclarecer o papel das cristas dos machos na selecção por parte das fêmeas e compreender a sua eficácia como um possível “sinal honesto”, revelador da condição física e vigor de corte por parte do macho (e.g. Green, 1991b). Os resultados revelaram que a altura da crista se encontrava fortemente correlacionada com a ingestão de comida, com o vigor de corte do macho e ainda com a preferência da fêmea na fase de transferência do espermatóforo. Adicionalmente, Baker (1992) descobriu que o tamanho da crista desenvolvida por machos de *T. cristatus*, numa dada estação reprodutora, se encontra fortemente correlacionado com a sua condição à chegada ao local de reprodução.

Alguns autores consideram que os padrões de acasalamento dos indivíduos do género *Triturus* apresentam grandes semelhanças com sistemas em *lek* e que os machos usam *displays* visuais para defender territórios (e.g. *T. marmoratus* e *T. cristatus*, Zuiderwijk & Sparreboom, 1986 *in* Halliday, 1990), mas faltam estudos sistemáticos sobre comportamentos agonísticos que confirmem estes dados (Halliday & Tejedo, 1995).

No que respeita a estratégias alternativas de acasalamento, alguns autores documentam a presença de interferência sexual nos tritões deste género, quer por mimetização dos comportamentos da fêmea, quer por cobertura (com os seus próprios espermatóforos), dos espermatóforos depositados por outros (Verrell, 1989; Halliday, 1990; Halliday & Tejedo, 1995). Estes fenómenos são possivelmente favorecidos pelas altas densidades de indivíduos presentes nos corpos de água onde tem lugar a reprodução (Halliday, 1990). Vários estudos (Green, 1991a; Halliday & Tejedo, 1995) indicam que a interferência pode acarretar custos para os machos, uma vez que pode aumentar a duração e intensidade da sequência de acasalamento (e causar consequentemente um dispêndio adicional de energia) e, nalgumas espécies, um decréscimo na receptividade da fêmea. Verrell (1989) argumenta ainda que um indivíduo pode adoptar tanto uma estratégia de corte típica como uma de interferência, dependendo do facto da fêmea estar (ou não) a ser cortejada no momento.

Outro aspecto que tem vindo a ser investigado nas espécies do género *Triturus* é a competição de esperma. Este fenómeno, embora ainda não tenha sido inequivocamente demonstrado em anfíbios, tem grandes probabilidades de ocorrer, dado que as fêmeas podem acasalar com vários machos numa época, que possuem estruturas de armazenamento de esperma, que este continua viável durante o armazenamento e que pode ser posteriormente utilizado com eficácia (Halliday & Verrell, 1984). Alguns trabalhos sugerem que as fêmeas podem recolher esperma de vários machos ao longo de uma época de reprodução (Gabor & Halliday, 1997), facto que ganha particular importância dado a razão operacional dos sexos nos locais de reprodução (Emlen, 1976 *in* Halliday & Verrell, 1984) ser frequentemente enviesada na direcção dos machos (Halliday & Verrell, 1984). O facto das fêmeas recolherem espermatóforos de vários machos, embora tenha sido sugerido que apenas um seria necessário para fecundar uma postura (Halliday & Verrell, 1984), pode ser interpretado tanto como competição entre esperma dos machos, como escolha de parceiros por parte das fêmeas (Halliday, 1977). Esta última sugestão é apoiada por dados que revelam que para *T. vulgaris*, embora a taxa de recolha de espermatóforos seja inferior a 50%, não é igual para todas as sequências consideradas, sendo as que ocorrem tardiamente aquelas que têm mais probabilidades de ser bem sucedidas (Halliday, 1977). Trabalhos mais recentes (Gabor & Halliday, 1997) apresentam uma situação de certa forma contrária, revelando que, aparentemente, as fêmeas de *T. vulgaris* se tornam mais “exigentes” no decorrer da época de reprodução, recolhendo espermatóforos apenas de machos de crista mais alta do que a dos anteriores, mesmo apesar dos trabalhos de Baker (1990) terem revelado a ausência de correlação entre a produção de espermatóforos e o desenvolvimento dos caracteres sexuais secundários nesta espécie. Verrell (1991) havia provado que as fêmeas desta espécie são capazes de distinguir machos de tamanhos diferentes (ou com outras características relacionadas com o tamanho, i.e. tamanho da crista), preferindo a proximidade de machos cujas dimensões sejam semelhantes às suas, o que segundo o autor maximizaria o sucesso da captura do espermatóforo.

As sequências de acasalamento foram estudadas qualitativa e quantitativamente para algumas das espécies e subespécies do género *Triturus*, quer de “corpo pequeno” (sub-género *Paleotriton*) (*T. vulgaris*, Halliday, 1974; *T. montandoni*, Pecio & Rafinski, 1985; *T. boscai*; Faria, 1993; 1995), quer de “corpo

grande” (sub-género *Triturus*) (*T.cristatus*, Green, 1989; *T.m.marmoratus*, Horta, 1983, Sparreboom & Teunis, 1990; *T.m.m* e *T.cristatus*, Sparreboom, 1986; Zuiderwijk, 1986; 1990; *T.alpestris alpestris* e *T.a.cyreni*, Denoel, 1996). Foram ainda realizadas algumas comparações, utilizando como base a nomenclatura e descrições de Halliday (1974), com espécies pertencentes a outros géneros (*Paramesotriton*, Sparreboom, 1983; *Cynops*, Sparreboom & Faria, 1997). Apesar disso, nem todas as espécies têm sido estudadas com igual detalhe (Arntzen & Sparreboom, 1989).

Os padrões do comportamento reprodutor das espécies do género *Triturus* são, assim como outras características dos indivíduos, considerados na elaboração da filogenia do género (Halliday & Arano, 1991; Arntzen & Sparreboom, 1989; Macgregor *et al.*, 1990; Griffiths, 1996), sendo os únicos elementos etológicos considerados até agora neste tipo de trabalhos, dada a variabilidade interespecífica dos padrões envolvidos na fase de *display* (Arntzen & Sparreboom, 1989). O maior problema que reserva este tipo de abordagem é a variabilidade do comportamento e as dificuldades na sua descrição qualitativa e quantitativa, sempre parcialmente dependente da subjectividade inerente ao observador (Halliday & Arano, 1991). Assim, a dificuldade na integração de observações de diferentes espécies por diferentes observadores está em compreender se as diferenças encontradas são verdadeiras ou apenas meros reflexos da já referida subjectividade. A variabilidade de padrões incluídos no comportamento sexual representa também um problema, apesar da grande similaridade entre a maioria das espécies deste género, uma vez que são poucos aqueles que podem, com segurança, ser considerados como presentes ou ausentes no repertório de determinada espécie. É ainda de salientar que a presença ou ausência de um padrão de comportamento num estudo, pode dever-se ao estado motivacional dos indivíduos, não reflectindo uma característica da espécie. Segundo Halliday & Arano (1991), outro problema a considerar no uso do comportamento sexual para estudos de filogenia é o facto dos caracteres etológicos poderem encontrar-se fortemente correlacionados com certos caracteres morfológicos, não sendo linear assumir que estes são independentes.

A esmagadora maioria destes estudos foram realizados no laboratório, dadas as dificuldades de observação no campo (Verrell, 1989; Halliday & Tejedo, 1995),

agigantadas para espécies particularmente sensíveis à luminosidade (e.g. *T. marmoratus*, Zuidervijk, 1986). Denoel (1996) observou que, para *T. alpestris*, as interações no laboratório são bastante mais longas do que as que ocorrem na natureza, provavelmente pela ausência de interferências, o que demonstra bem um dos vários tipos de enviesamento possíveis.

A dificuldade dos estudos na natureza, em termos de observações do comportamento não perturbado das espécies, é amplamente conhecida daqueles que pretendem estudar o comportamento de urodelos, nomeadamente das espécies do género *Triturus*. Por outro lado, e certamente em busca de uma objectividade louvável que permita comparação com outras espécies, os estudos em laboratório ocorrem em ambientes muito artificiais, envolvendo encontros entre pares de indivíduos em arenas nuas e quase desprovidas de estímulos. Estes trabalhos forneceram descrições detalhadas de determinados comportamentos e contribuíram amplamente para a elaboração de numerosas propostas de relações filogenéticas entre as espécies, mas dificilmente podem ser interpretados à luz do comportamento de uma espécie no seu habitat natural (e.g. Verrell, 1989). Assim, e de acordo com esta perspectiva, a informação sobre as estratégias de acasalamento em urodelos é ainda incompleta e encontra-se bastante fragmentada, continuando a faltar dados sobre as relações entre comportamentos agonísticos, marcações olfactivas, exclusão espacial e reprodução (Verrell, 1989), bem como estudos que descrevam os comportamentos e a sua dinâmica nos habitats naturais de cada espécie (Halliday, 1990).

#### **1.4. Objectivos do presente estudo**

Este trabalho surge como uma tentativa de encontrar um compromisso viável, entre as exigências impostas pela observação e a criação de cativeiros e situações sociais que reflectam, tanto quanto possível, as condições naturais. Assim, numa situação que pretendeu imitar ao máximo o habitat natural dos animais em estudo, proporcionando-lhes alguma liberdade de movimentos e contacto permanente com vários indivíduos do mesmo sexo e do sexo oposto, foram realizadas observações em indivíduos da espécie *Triturus marmoratus* (Latreille 1800, cuja biologia se descreve sucintamente na secção 2.1. do material e métodos), tendo como principais objectivos:

- enriquecer, na medida do possível, o etograma da espécie, dando particular atenção ao comportamento das fêmeas;
- comparar as frequências relativas dos diferentes comportamentos entre os sexos;
- descrever as interacções principais ou sequências de comportamento mais tipicamente observadas entre machos, entre fêmeas e entre membros dos dois sexos (macho-fêmea e fêmea-macho).

## 2. Material e Métodos

### 2.1. Breve caracterização da espécie em estudo: *T.marmoratus*

*T. marmoratus* é um tritão considerado de “corpo grande”, pertencente ao sub-género *Triturus*. A sua distribuição abranje quase a totalidade da Península Ibérica e grande parte de França (e.g. Griffiths, 1996). São consideradas duas subespécies, *T.marmoratus marmoratus* (Norte da Península e populações francesas) e *T. marmoratus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905; redescrita por Garcia-Paris *et al.*, 1993) (Sul da Península), mas o debate em torno deste estatuto permanece actual (Garcia-Paris *et al.*, 1993; Macgregor *et al.*, 1990).

É um tritão verde com manchas pretas irregulares. As fêmeas podem apresentar uma linha laranja que percorre dorsalmente todo o corpo. Na época de reprodução os machos desenvolvem uma crista de margem inteira, bem saliente, com bandas verticais negras, que se estende até à cauda. Esta última é atravessada horizontalmente por uma lista prateada. Depois da reprodução a crista regride mas continua visível como uma linha dorsal amarela e preta. Em ambos os sexos pode existir um ponteadado branco nos flancos. Segundo Caetano (1988), nalgumas populações a coloração pode sofrer alterações com a idade e os animais mais velhos podem perder as suas tonalidades verdes dorsais, adquirindo tons castanhos uniformes, ou ainda mais escuros.

Em Portugal, a sua época de reprodução varia consideravelmente de acordo com as populações. No Norte do país e a altitudes de 1500m, os tritões encontram-se na água de Maio a Novembro, embora possam estivar em Agosto e Setembro. Também no Norte, mas a 500m de altitude, os tritões estão em fase aquática de Novembro ou Dezembro a Maio. É de realçar que duas populações da mesma zona do país (só variando na altitude) apresentam épocas de permanência na água quase inversas. No Sul, e para populações de charcos a 50m de altitude, os indivíduos estão dentro de água desde Dezembro ou Janeiro a Março (Caetano & Castanet, 1993). A fase terrestre é, à semelhança das outras espécies do género, passada sob pedras ou entre a vegetação, onde os indivíduos podem aguardar a migração para os charcos reprodutores já com os caracteres sexuais secundários bem desenvolvidos (Caetano, 1988).

Durante a fase aquática, esta espécie encontra-se em charcos naturais (permanentes ou temporários), ribeiras e nascentes, mas normalmente em massas de água profundas, ricas em vegetação e com pouca corrente (Caetano, 1988). Segundo um trabalho realizado no Parque Natural de Sintra-Cascais (Marques, 1995), as larvas de *T. marmoratus* ocorrem em linhas de água cuja largura se encontra entre 1.5 e 2.5m e a profundidade entre 0.4 e 0.6m. Os adultos surgem em linhas de água de menor largura (entre 1 m e 1.5m) e profundidade (0.2 e 0.4m), que podem mesmo secar parte do ano. No que respeita aos planos de água, larvas e adultos podem ser encontradas em nascentes, fontes, tanques, poços e charcos.

Estudos realizados no Oeste de França (província de Mayenne), em zonas de simpatria com *T. cristatus* (com o qual chega a hibridizar) (e.g. Francillon-Vieillot *et al.*, 1990), revelaram que as fêmeas de *T. marmoratus* colocam cerca de 400 ovos por ano (Arntzen & Hedlund, 1990) com aproximadamente 2mm de diâmetro (Nöllert & Nöllert, 1995). Assim como em *Triturus cristatus* (e as restantes espécies da superespécie *cristatus*) e devido a uma anomalia genética, apenas 50% dos ovos sobrevivem (Horner & Macgregor, 1985). Após cerca de 15 dias de desenvolvimento embrionário (a 17 °C, para *T. cristatus*, Griffiths & de Wijer, 1994), nasce uma larva, que pode atingir cerca de 80 a 90 mm (Nöllert & Nöllert, 1995). A metamorfose dá lugar a um juvenil, que abandona o meio aquático para levar uma vida terrestre que só terá fim na altura da primeira reprodução (e.g. Caetano, 1988; Griffiths, 1996).

As dimensões dos indivíduos podem variar entre populações. No Norte de Portugal as fêmeas medem (mínimo-máximo) 122-162.5 mm e os machos 108-149.5 mm, enquanto no Sul as fêmeas medem 91-128 mm e os machos 90.5-119.5 mm (Caetano & Castanet, 1993). Dados de uma população espanhola (Doñana) apresentam indivíduos ainda bastante mais pequenos, com fêmeas de 79 mm e machos de 76 mm (Díaz-Paniagua *et al.*, 1996).

Trabalhos realizados por Caetano & Castanet (1993) no Norte (Peneda-Gerês) e Sul (Castro Marim) de Portugal, em populações a várias altitudes, revelaram que os indivíduos das populações de alta altitude no Norte apresentavam maior longevidade (cerca de 15 anos) do que as populações nortenhas de baixa altitude (cerca de 13 anos). Apesar disso, nestas populações, a longevidade era sempre superior à das populações do Sul do país (cerca de 12 anos). Adicionalmente, era nestas últimas que a maturidade sexual era atingida em menor idade (por volta dos 3-4 anos, por oposição aos 5-6 anos no Norte), e a tamanhos menores. Nos tritões de Doñana,

estudados por Díaz-Paniagua *et al.* (1996), a longevidade é ainda menor (cerca de 10 anos).

*T. marmoratus* é considerado uma Espécie Não Ameaçada no Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal (SNPRCN, 1990). No entanto, encontra-se no Anexo III da Convenção de Berna (Espécie de Fauna Protegida) e no Anexo IV da Directiva Habitats (que engloba espécies rigorosamente protegidas, sendo proibidas dentro da sua área de distribuição natural todas as acções que possam resultar na sua perturbação). Apesar da protecção conferida por estas convenções, esta espécie continua a enfrentar problemas associados ao seu comércio para animais domésticos (Macgregor *et al.*, 1990), dada a sua beleza e pouca exigência no que respeita ao cativoiro.

## **2.2.Capturas**

Os tritões utilizados neste trabalho foram capturados com camaroeiros em tanques artificiais na Serra de Sintra, na Área do Parque Natural de Sintra-Cascais (latitude 38°45'N e longitude 9°27'W), local considerado como fazendo parte da área de distribuição de *T. marmoratus pygmaeus* (Garcia-Paris *et al.*, 1993). As capturas decorreram em Novembro e Dezembro de 1997, durante a época de reprodução e apenas foram recolhidos tritões que apresentavam bem desenvolvidos os caracteres sexuais secundários típicos para esta espécie (cloaca e crista bem desenvolvidas para os machos e abdómen dilatado para as fêmeas). Os indivíduos foram posteriormente transportados em caixas de plástico humedecidas para o cativoiro e deixados aclimatar durante cerca de uma semana.

## **2.3.Cativoiro e manutenção**

Foram observados dois grupos de indivíduos, constituídos, respectivamente, por 4 machos e 4 fêmeas e por 3 machos e 5 fêmeas. As medidas de cada indivíduo encontram-se representadas na Tabela 1 (ver anexos).

Cada grupo foi mantido cerca de 8 semanas num aquaterrário de dimensões 100x60x70 cm (profundidade da água 30cm), com grandes pedras e plantas aquáticas (*Ceratophyllum* sp.) (Fig. 1). No cativeiro, os indivíduos dispunham ainda de 4 zonas de areão emerso, para onde se podiam deslocar sempre que assim o desejassem. O aquário tinha ainda uma bomba acoplada a um filtro de fundo, que era desligada cerca de 30 minutos antes e se mantinha assim durante as observações.

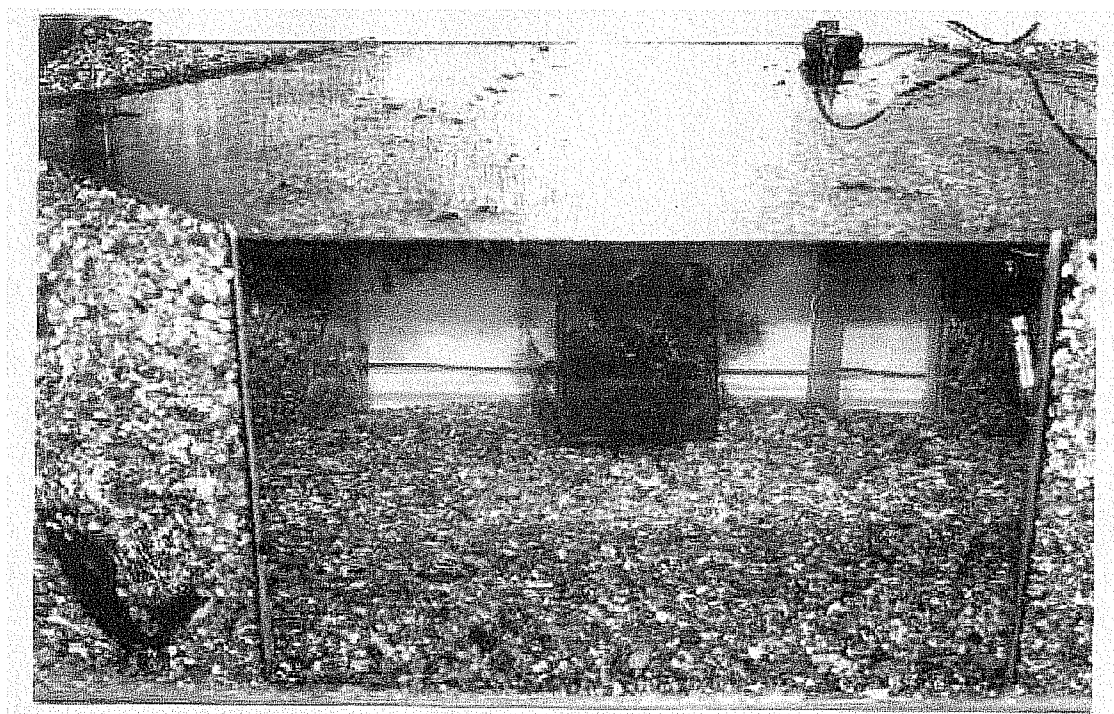


Figura 1: Aquaterrário utilizado para as observações.

Os tritões foram alimentados *ad libitum* com *Artemia salina*, larvas de quiromídeos, minhocas de terra e carne picada e mantidos a temperaturas que variaram entre 14-18.5 °C, com o fotoperíodo natural (ver Tabela 2 nos anexos).

As observações foram realizadas durante os períodos da tarde e noite (das 14h45m às 22h45m, ver Tabela 2 nos anexos), com o auxílio de iluminação vermelha muito fraca, uma vez que esta espécie é particularmente sensível à luz (Zuiderwijk, 1986).

## 2.4. Observações

Para reconhecimento dos padrões de comportamento já descritos e para a descrição dos novos (assinalados na Tabela 1 e em pormenor na secção 3.1.3. dos resultados) realizaram-se cerca de 80 horas de observações *ad libitum*, período também utilizado para o reconhecimento individual de cada tritão, utilizando métodos não lesivos. Para tal recorreu-se a marcas individuais pré-existentes nas cristas (apenas no caso dos machos) e caudas (nos dois sexos).

A bibliografia do género *Triturus* contempla algumas descrições do comportamento reprodutor de *T. marmoratus* (Horta, 1983; Sparreboom & Teunis, 1990<sup>3</sup>) e de *T. cristatus* (cujo comportamento é considerado muito similar) (Green, 1989<sup>2</sup>), mas a maior quantidade de informação encontra-se patente em trabalhos que estabelecem uma comparação entre comportamento e estratégias reprodutoras das duas espécies (Sparreboom, 1986<sup>5</sup>; Zuiderwijk, 1986<sup>4</sup>; Zuiderwijk, 1990<sup>6</sup>). Com base na nomenclatura base de Halliday (1974)<sup>1</sup>, posteriormente alterada e enriquecida pelos autores supracitados, realizou-se uma lista dos comportamentos sexuais e não sexuais referidos, implícita (I) e explicitamente (\*), assim como os nomes que lhes foram atribuídos, nesses trabalhos e neste estudo (Tabela 1).

Os comportamentos listados foram, excepto *Spermatophore deposition* (apenas nos machos) e *Lay egg* (apenas nas fêmeas), considerados como passíveis de ser incluídos no reportório dos dois sexos.

A lista de padrões obtida, foi posteriormente utilizada como base para a realização de aproximadamente 30 horas de observações focais (*sensu* Martin & Bateson, 1993) de 30 m cada, considerando o minuto como a unidade mais pequena. Numa ficha (ver anexos), e para cada período de observação, registaram-se: temperatura, número de animais (quais e a proporção operacional entre os sexos) dentro de água (no início e durante), comportamento à passagem de cada minuto e uma descrição das actividades dos indivíduos (interacções e comportamentos solitários). Sempre que possível foram ainda registadas as posições dos animais focais, assim como outras observações consideradas relevantes. A passagem de cada

minuto foi assinalada por um sinal sonoro emitido por um computador, recorrendo a um *software* especialmente concebido para o efeito por V. C. Almada.

No total, as observações contemplaram aproximadamente a mesma quantidade de tempo para cada indivíduo (ver Tabela 3, nos anexos).

Tabela 1: Lista de padrões referidos na bibliografia (implícita *I* ou explicitamente *\**) para *T. marmoratus* e *T. cristatus* e padrões observados neste estudo, assim como breves definições operacionais. 1-Halliday, 1974 (*T. vulgaris*)(nomenclatura base para os padrões de comportamento do género); 2- Green, 1989 (*T. cristatus*); 3- Sparreboom & Teunis, 1990 (*T. m. marmoratus*); 4- Zuiderwijk, 1986 (*T. cristatus* e *T. marmoratus*); 5- Sparreboom, 1986 (*T. cristatus* e *T. marmoratus*); 6- Zuiderwijk, 1990 (*T. cristatus* e *T. marmoratus*).

Padrões	1	2	3	4	5	6	Este estudo	Definição Operacional
<i>Move-to-the-front</i>	*	*					<i>Move-to-the-front</i>	Um tritão aproxima-se de outro rapidamente e aos saltos com as patas esticadas
<i>Whip</i>	*	Lash	Tail-lash	Coup de queue	Coup de fouet	*	<i>Whip</i>	Um tritão manda correntes de água com um movimento rápido que conjuga a parte posterior do corpo e a cauda
<i>Fan</i>	*	*	I				<i>Fan</i>	Abanar da parte distal da cauda dobrada paralela aos flancos
<i>Wave</i>	*	Waggle					<i>Wave</i>	Vários movimentos da cauda
<i>Creep</i>	*	*	*		Ramper		<i>Creep</i>	Afastar-se com o corpo muito esticado junto ao chão e cabeça levantada depois de display estático
<i>Quiver</i>	*	*						
<i>Tail-touch (f)</i>	*	*	I		*			
<i>Snake</i>	*	*	I					
<i>Push-back</i>	*		I					
<i>Alert posture</i>	I	Ready posture	Exhibition	Exhibition	Exhibition		<i>Alert</i>	Tritão parado com cabeça levantada e patas esticadas
<i>Sniff</i>	I	I	*	Reniflage	Reniflage	*	<i>Sniff I</i> <i>Sniff E</i>	Ver resultados
<i>Lean-in</i>	I	I	*		I	*	<i>Lean-in</i>	Parte posterior do corpo inclinada para cima de outro tritão
<i>Revert cloaca</i>	I							
<i>Perm. pos.</i>	I	I	I	*	*			
<i>Perm. pick up (f)</i>	I			*	*			
<i>Rubbing cloaca</i>	I						<i>Rub</i>	Ver resultados
<i>Breathe</i>	I	I		*			<i>Breathe</i>	Ascensão à superfície para respirar
<i>Trithe (f)</i>	I							
<i>Approach</i>	I	I	I				<i>Approach</i>	Aproximação de outro indivíduo (mais lenta)
<i>Lean after</i>						*		
<i>Cat-buckle</i>		*	*	*	*		<i>Cat-buckle</i>	Corpo arqueado a meio
<i>Rocking</i>		I	*		Balancement		<i>Rocking</i>	Abanar dos flancos coordenado com movimentos das patas e da cauda
<i>Push</i>			*	*		*	<i>Push</i>	Empurrar outro tritão movendo-o
<i>Bite</i>			I			*	<i>Bite</i>	
<i>Handstand</i>			I			*	<i>Handstand</i>	Posição quase vertical, o indivíduo encontra-se apoiado apenas nas patas dianteiras
<i>Guffing</i>		*					<i>Guffing</i>	Libertação de bolhas de ar
<i>Hide-out</i>		*						
<i>Static</i>				Être immobile			<i>Static</i>	
<i>Swim</i>				*			<i>Swim</i>	
<i>Lay egg</i>				*			<i>Lay egg</i>	
<i>Walk</i>				*			<i>Walk I</i>	Ver resultados
<i>Move-away</i>							<i>Move-away</i>	Afastar-se
<i>Land-over</i>							<i>Land-over</i>	Ver resultados
<i>Erect-body</i>							<i>Erect-body</i>	Ver resultados
<i>Stand-On</i>							<i>Stand-on</i>	Ver resultados
<i>Eat</i>							<i>Eat</i>	
<i>Dig</i>							<i>Dig</i>	Ver resultados
<i>Circle</i>							<i>Circle</i>	Ver resultados
<i>Show</i>							<i>Show</i>	Ver resultados
<i>Yawn</i>							<i>Yawn</i>	Ver resultados
<i>Get-out</i>							<i>Get-out</i>	Sair da água

## 2.5. Análise estatística

As folhas de observação foram posteriormente analisadas para determinação da frequência dos comportamentos observados nos dois sexos e para a recolha das interações. Estas últimas foram divididas em três categorias (sub-matrizes) conforme o sexo dos indivíduos envolvidos: m/m, f/f e f/m ou m/f.

De acordo com os comportamentos obtidos, e excluindo os considerados demasiado raros para constarem da análise estatística (ver secção 3.2. nos resultados), foram então construídas matrizes de transição, correspondendo as linhas aos padrões precedentes e as colunas às respostas por parte do outro indivíduo envolvido na interação. Em cada uma das sub-matrizes, foram ainda excluídas as combinações de comportamentos que apresentavam linhas e/ou colunas vazias (por imposição da estatística utilizada, ver secção 3.3. nos resultados).

Os dados dos dois grupos foram previamente analisados em separado, mas dada a ausência de discrepância nos resultados, são aqui considerados em conjunto.

A análise da distribuição das frequências entre os sexos e dos padrões básicos de transições, foi realizada recorrendo ao programa de estatística de simulação TESTMAT, escrito por V. C. Almada, que estende a matrizes de maiores dimensões os procedimentos desenvolvidos por Estabrook & Estabrook (1989) no programa ACTUS.

O método proposto por estes autores aplica-se a tabelas bidimensionais. Consiste na simulação de valores para 1000 tabelas, cada uma com um total igual ao valor presente na tabela dos valores observados, mas com valores independentes de frequências de linhas e colunas. Cada valor é atribuído (de acordo com um gerador de números aleatórios) a uma linha e uma coluna com probabilidades que reflectem as frequências de linha e de coluna. O computador calcula o número de vezes em que as tabelas simuladas apresentam valores superiores ou inferiores do que os valores observados, para cada célula, avaliando a probabilidade da distribuição observada se dever ao acaso.

Os testes de simulação apresentam duas grandes vantagens (Almada & Oliveira, 1997):

-podem determinar a significância de uma tabela de contingência sem as restrições impostas pelo uso da distribuição  $X^2$ ;

-permitem determinar a significância dos desvios entre os valores esperados e as frequências observadas em cada célula da matriz.

A comparação das taxas de actividade entre os sexos realizou-se aplicando o teste de Mann-Whitney do programa STATISTICA (StatSoft, 1995), versão 5, para Windows. Este teste foi aplicado às taxas obtidas dividindo as ocorrências do conjunto dos comportamentos de cada indivíduo pelo tempo total de observação do mesmo (ver Tabela 4, nos anexos).

### 3. Resultados

#### 3.1. Padrões de comportamento

A maioria dos comportamentos observados neste trabalho (sistemática ou ocasionalmente) haviam sido já descritos para algumas populações de *T.marmoratus marmoratus* e/ou de *T. cristatus* (cujos padrões são considerados muito semelhantes), de forma explícita ou implícita (ver referências supracitadas). Apesar disso, foram ainda observados comportamentos já referidos para outras espécies deste género. Adicionalmente descrevem-se novos padrões.

##### 3.1.1. Padrões de comportamento previamente descritos para esta espécie

No que respeita aos comportamentos previamente descritos como integrantes das várias fases da côrte, foram reconhecidos os seguintes elementos. Como formas de orientação já referidas encontram-se presentes o *Approach* e o *Move-to-the-front*.

O *Approach*, embora se encontre implicitamente descrito nalguns dos trabalhos supracitados (Halliday, 1974; Green, 1989; Sparreboom & Teunis, 1990) não foi ainda considerado como padrão de comportamento. Neste trabalho foi registado cada vez que um indivíduo, macho ou fêmea, se aproximou de outro sem apresentar quaisquer dos outros comportamentos já descritos como aproximações (e.g. *Move-to-the-front*).

O *Move-to-the-front*, comportamento descrito para machos de *T.cristatus* (Green, 1989), *T. vulgaris* (Halliday, 1974) e *T. boscai* (Faria, 1993; 1995), como parte da fase de orientação, ocorreu também nos machos desta espécie. Consiste num movimento rápido de aproximação com uma componente de pequenos saltos, normalmente efectuados com as quatro patas esticadas.

Dos comportamentos presentes na fase seguinte da côrte, o *display* estático, reconheceram-se os seguintes elementos previamente descritos: *Fan*, *Wave*, *Whip*, *Lean-in*, *Cat-buckle* e *Rocking*.

O *Fan* é um movimento (tipo batimento) da parte distal da cauda quando esta se encontra dobrada na direcção do flanco. Descrito pela primeira vez para *T. vulgaris* (Halliday, 1974), tem sido reconhecido como o comportamento mais

importante na fase de display estático desse e de outros tritões (*T. helveticus*, *T. montandoni*, *T. alpestris*, *T. italicus* e *T. boscai*; Arnzten & Sparreboom, 1989). Embora apenas tardiamente, acabou por ser reconhecido para *T. cristatus* (Green, 1989), encontrando-se de certa forma implícito na descrição da côrte de *T. marmoratus* realizada por Sparreboom & Teunis (1990). Fora deste género, este movimento pode ainda ser encontrado em *Paramesotriton* (Sparreboom, 1983) e em *Cynops* (Sparreboom & Faria, 1997).

O *Wave*, inicialmente descrito por Halliday (1974) para *T. vulgaris*, compreende vários movimentos de cauda e é por isso considerado como uma postura bastante flexível, de frequência reduzida em *T. helveticus* e *T. montandoni* e aparentemente ausente em *T. italicus*, *T. boscai* e *T. alpestris* (Arnzten & Sparreboom, 1989). Apesar dos mesmos autores referirem algumas dificuldades no reconhecimento deste padrão nos tritões *T. cristatus*, *T. marmoratus* e *T. vittatus*, Green (1989) descreve-o aparentemente como *Waggle* para *T. cristatus*.

O *Whip*, também originalmente descrito por Halliday (1974) para *T. vulgaris*, é um movimento rápido e violento da cauda na direcção do corpo, que produz uma corrente de água na direcção de outro indivíduo, abanando-o por vezes. Este movimento, descrito para *T. marmoratus* (espécie em que é considerado mais intenso) e *T. cristatus* (e.g. Zuiderwijk, 1990), encontra-se aparentemente ausente apenas em *T. boscai* e *T. italicus*, fazendo parte (embora com alterações na sua intensidade, frequência e localização na sequência) do repertório sexual de todas as outras espécies deste género (Arnzten & Sparreboom, 1989).

O *Lean-in*, movimento em que um tritão inclina a parte traseira do seu corpo para outro, por vezes tocando-o com os flancos ou cauda, foi descrito inicialmente para *T. alpestris* e é um elemento frequente na côrte de *T. cristatus* e *T. marmoratus* (Arnzten & Sparreboom, 1989).

O *Cat-buckle* é uma postura considerada típica em *T. cristatus* e *T. marmoratus* no início do display e previamente descrita por vários autores para estas espécies (Sparreboom, 1986; Zuiderwijk, 1986; Green, 1989; Sparreboom & Teunis, 1990). Os indivíduos arqueiam as costas, de forma a que o corpo parece partido no meio (Arnzten & Sparreboom, 1989). Segundo Zuiderwijk & Sparreboom (1986 in Halliday, 1990), esta postura tanto pode ter um carácter sexual como agonístico.

O *Rocking*, padrão que envolve movimentos coordenados da cauda e dos flancos, é considerado como um comportamento de *T.cristatus*, mas também ocorre em *T. marmoratus* (Arnzten & Sparreboom, 1989).

Todos estes comportamentos se encontravam apenas descritos para machos. Este facto apenas se verificou para *Whip* e *Rocking*, uma vez que tanto *Fan* como *Wave*, *Lean-in* e *Cat-buckle* foram observados em fêmeas no decorrer deste trabalho.

No que respeita aos elementos incluídos na fase de transferência do espermatóforo, apenas foi observado o *Creep*, descrito pela primeira vez por Halliday (1974) para *T. vulgaris* e presente em todas as espécies deste género (Arnzten & Sparreboom, 1989). É um dos comportamentos que precede a deposição do espermatóforo. Depois do display, o macho afasta-se da fêmea com o seu corpo muito junto ao substracto e a cabeça levemente levantada, à medida que vai fazendo vários movimentos com a cauda (considerados *Quiver* por Sparreboom & Teunis, 1990 para *T.marmoratus*).

O *Guffing*, descrito apenas para *T. cristatus* (Green, 1989) como a libertação de bolhas de ar pelo macho durante o *Fan*, também pode ocorrer durante os comportamentos que precedem a deposição do espermatóforo (*T. carnifex*, obser.pess.). Neste trabalho, foi observado em ambos os sexos, mas sempre fora dos contextos sexuais.

No que respeita a comportamentos referidos como agonísticos, foram observados *Push*, *Bite* e *Handstand*.

No *Push*, descrito para os machos de *T. marmoratus* e *T. cristatus* (e.g. Zuiderwijk, 1990), um tritão empurra outro, normalmente com a cabeça, alterando assim a sua posição.

O *Bite*, ou morder, como o próprio nome indica, encontra-se descrito para *T. marmoratus* e *T. cristatus* (e.g. Zuiderwijk, 1990). Alguns autores consideram que assume um papel de maior relevo em *T.marmoratus* na altura da reprodução (Bölano, 1984; Zuiderwijk, 1990).

Durante o *Handstand*, descrito para as duas espécie por Zuiderwijk (1990), o indivíduo apresenta o seu corpo quase na vertical, apoiado apenas nas patas dianteiras.

Todos estes elementos foram descritos como fazendo parte apenas do reportório comportamental dos machos, mas neste trabalho o *Push* foi também observado em fêmeas.

Foram ainda considerados os seguintes comportamentos, que por serem evidentes, não carecem de descrição: *Breathe*, *Static*, *Swim*, *Lay Egg*, *Walk* e *G-Out*.

Os comportamentos *Alert* e *Sniff*, apesar de previamente descritos, sofreram pequenas alterações de definição neste trabalho.

O *Alert*, implícito no trabalho de Halliday (1974) para *T. vulgaris* e presente nas descrições do comportamento de *T. marmoratus* e *T. cristatus* (Sparreboom, 1986; Zuiderwijk, 1986; Green, 1989; Sparreboom & Teunis, 1990), é um padrão considerado de exibição ou alerta. O indivíduo mantém as patas da frente esticadas, apresentando a zona do pescoço e a cabeça afastadas do solo. Neste trabalho considerou-se *Alert* como englobando também outras posturas, dentro do mesmo contexto, em que o indivíduo apresenta esticadas as patas de trás ou as 4 patas em simultâneo. Este comportamento ocorreu nos dois sexos.

O *Sniff*, encontra-se referido implícita ou explicitamente para todos os trabalhos de descrição de comportamentos considerados, tanto para machos como para fêmeas. A confirmação de que um indivíduo se encontra a cheirar é, na maior parte das vezes obtida através da observação dos movimentos do zona gular. Neste trabalho esta categoria encontra-se subdividida, conforme o indivíduo cheira outros indivíduos (*Sniff I* – ver Fig. 2) ou elementos presentes no ambiente (*Sniff E*), como plantas, pedras ou o próprio substrato.



Figura 2: *Sniff I*. O indivíduo da esquerda é um macho, o da direita uma fêmea

### 3.1.2. Padrões de comportamento previamente descritos para outras espécies do género *Triturus*

Neste trabalho foram ainda observados comportamentos patentes no reportório de outras espécies deste género, mas que ainda não tinham sido descritos para *T. marmoratus*. Foi o caso do *Rubbing cloaca*, descrito de forma implícita para as fêmeas de *T. vulgaris* (Halliday, 1974) na fase em que pretendem desprender a parte basal do espermatóforo. Neste trabalho foi denominado *Rub*, comportamento que engloba o esfregar de qualquer parte do corpo em elementos do ambiente, tendo sido observado em ambos os sexos de *T. marmoratus* e em indivíduos de outras espécies deste género (*T. carnifex*, *T. boscai*, *T. helveticus*, observ. pess.).

Ocasionalmente e fora dos períodos de observação, foram ainda registados para os machos de *T. marmoratus* dois comportamentos que envolvem movimentos da cauda: o *Wiggle tail bent* e o *Flamenco*.

O *Wiggle tail bent*, movimento ondulatório lento (tipo vermiforme) da parte distal da cauda, foi primeiro descrito por Wambreuse & Bels (1984 in Arnzten & Sparreboom, 1989) para *T. helveticus* e para *T. vulgaris*. Trabalhos posteriores referem a sua presença ainda em *T. italicus* (Giacoma & Sparreboom, 1986 in Arnzten & Sparreboom, 1989) e em *T. boscai* (Faria, 1993; 1995). Segundo Arnzten & Sparreboom (1989), este movimento tanto pode ocorrer durante o *display* estático como depois da deposição do espermatóforo como forma de atracção da fêmea (ver também Faria, 1995).

O *Flamenco*, nome utilizado para um comportamento da cõrte de *T. boscai* (e.g. Faria, 1993; 1995) consiste num movimento da parte branca que estes machos apresentam na ponta da cauda. A cauda é mantida quieta numa posição oblíqua ou perpendicular ao resto do corpo, enquanto a ponta se move de um lado para o outro. Este comportamento é considerado um comportamento de atracção da fêmea e embora já tenha sido visto ocasionalmente em *T. marmoratus* (Faria, com.pess.; Halliday, com. pess.), nunca tinha sido descrito na literatura para esta espécie.

### 3.1.3. Padrões de comportamento não descritos

Os seguintes padrões de comportamento são descritos aparentemente pela primeira vez para este género:

*Walk I* – um tritão caminha sobre o corpo de outro tritão, normalmente numa marcha lenta;

*Land-over* – um indivíduo que estava a nadar aterra sobre o o corpo de outro;

*Stand-on* – um indivíduo fica momentaneamente, por vezes durante alguns minutos, com o seu corpo sobre partes do corpo de outro conspécifico (Fig. 3);

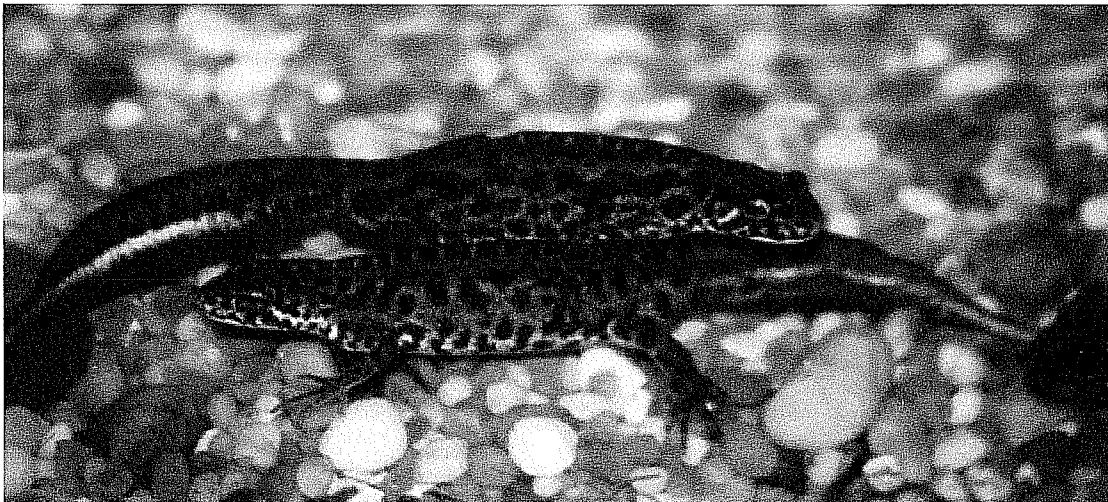


Figura 3: *Stand-on* entre dois machos.

*Show* – um tritão orienta o seu flanco, ou mais frequentemente a cloaca, para o nariz de outro. Esta postura ocorre frequentemente com o animal apoiado apenas pelas patas da frente (ver Fig. 4). A orientação da cauda pode variar, encontrando-se por vezes levantada;



Figura 4: Uma fêmea (indivíduo à direita) faz *Show* a um macho.

***Erect-body*** – nesta postura, o animal assume uma postura bípede, com o corpo levantado e suportado apenas pelas patas traseiras e cauda. Este padrão ocorre frequentemente antes do início de movimentos como nadar;

***Yawn*** – fora de qualquer contexto agonístico óbvio, o animal abre totalmente a boca, para a fechar lentamente depois. Este processo pode demorar alguns segundos e o resto do corpo pode assumir várias posições. Este comportamento foi também observado em *T. carnifex* (ver Fig. 5);



Figura 5: *Yawn* em *T. carnifex*.

**Circle** – um tritão enrola o seu corpo perpendicularmente ao substracto, de forma a completar um círculo, tocando com o nariz na região da cloaca ou do início da cauda.

**Dig** – o indivíduo escava o substracto, fazendo pequenos buracos, por vezes debaixo de pedras. No caso dos buracos permanecerem por algum tempo são por vezes ocupados pelos tritões.

Todos estes padrões, à excepção de *Circle* (que só foi observado em machos), ocorreram nos dois sexos.

### 3.2. Frequências de comportamentos

As frequências absolutas dos vários comportamentos em ambos os sexos encontram-se presentes na Tabela 2 e na Fig. 6.

Foi registado um total de 2620 actos comportamentais, 1576 desempenhados pelos machos e 1044 pelas fêmeas. O teste de Mann-Whitney aplicado às taxas de actividade revelou uma actividade superior por parte dos machos ( $n_1=7$ , máx.=2.69, mín.=0.98, med.=1.75;  $n_2=9$ , máx.=1.5, mín.=0.28, med.=1.02;  $U=84$ ;  $Z=2.6$ ;  $P=0.009$ ).

O teste de simulação descrito no material e métodos foi aplicado à frequência para cada sexo de todos os comportamentos com excepção de *Creep*, *Bite*, *Eat* e *G-Out*, que, por serem tão raros, foram excluídos da análise estatística. O  $X^2$  obtido foi de 393.27 para 28 graus de liberdade e foi igualado ou excedido zero vezes em 1000 simulações, sendo portanto significativo a  $p<0.001$ . A Tabela 7 representa os comportamentos que foram significativamente mais frequentes nos machos (+*m*) ou fêmeas (+*f*) e/ou menos frequentes nas fêmeas (-*f*) ou machos (-*m*) do que seria de esperar ao acaso.

Tabela 2: Frequência absoluta dos comportamentos nos dois sexos e totais por comportamentos e por sexos

	<b>machos</b>	<b>Fêmeas</b>	<b>Total</b>
<b><i>Move-to-the-front</i></b>	26	0	26
<b><i>Whip</i></b>	37	0	37
<b><i>Fan</i></b>	17	2	19
<b><i>Wave</i></b>	15	37	52
<b><i>Creep</i></b>	1	0	1
<b><i>Alert</i></b>	205	61	266
<b><i>Sniff I</i></b>	132	23	155
<b><i>Sniff E</i></b>	11	48	59
<b><i>Lean-in</i></b>	29	2	31
<b><i>Rub</i></b>	16	4	20
<b><i>Breathe</i></b>	97	38	135
<b><i>Approach</i></b>	302	135	437
<b><i>Cat-buckle</i></b>	15	1	16
<b><i>Rocking</i></b>	5	0	5
<b><i>Bite</i></b>	2	0	2
<b><i>Handstand</i></b>	10	0	10
<b><i>Guffing</i></b>	3	1	4
<b><i>Static</i></b>	192	192	384
<b><i>Swim</i></b>	83	131	214
<b><i>Lay egg</i></b>	0	16	16
<b><i>Walk</i></b>	52	71	123
<b><i>Walk I</i></b>	8	26	34
<b><i>Move-away</i></b>	245	190	435
<b><i>Land-over</i></b>	14	21	35
<b><i>Erect-body</i></b>	20	8	28
<b><i>Stand-on</i></b>	10	3	13
<b><i>Eat</i></b>	2	0	2
<b><i>Dig</i></b>	8	5	13
<b><i>Circle</i></b>	5	0	5
<b><i>Show</i></b>	7	22	29
<b><i>Yawn</i></b>	1	4	5
<b><i>Get-out</i></b>	1	1	2
<b><i>Push</i></b>	5	2	7
<b>Totais</b>	<b>1576</b>	<b>1044</b>	<b>2620</b>

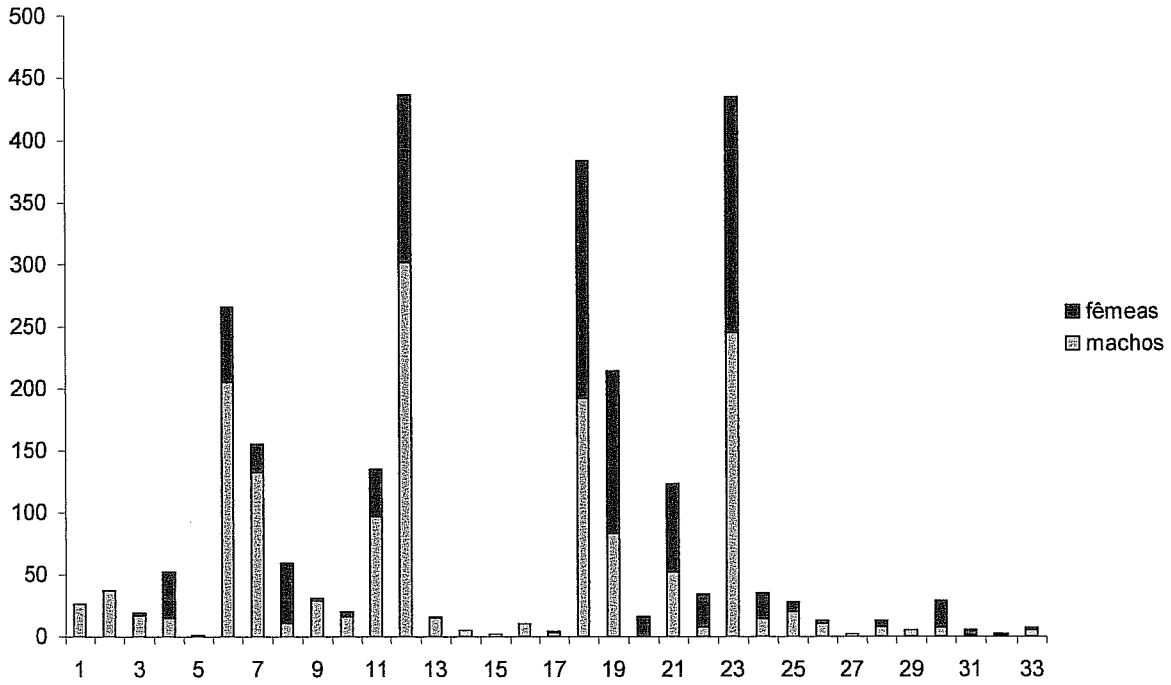


Figura 6: Frequências de cada comportamento nos machos (verde) e fêmeas (azul). Os números representam: 1-*Move-to-the-front*; 2-*Whip*; 3-*Fan*; 4-*Wave*; 5-*Creep*; 6-*Alert*; 7-*Sniff I*; 8-*Sniff E*; 9-*Lean-in*; 10-*Rub*; 11-*Breathe*; 12-*Approach*; 13-*Cat-buckle*; 14-*Rocking*; 15-*Bite*; 16-*Handstand*; 17-*Guffing*; 18-*Static*; 19-*Swim*; 20-*Lay egg*; 21-*Walk*; 22-*Walk I*; 23-*Move-away*; 24-*Land-over*; 25-*Erect-body*; 26-*Stand-on*; 27-*Eat*; 28-*Dig*; 29-*Circle*; 30-*Show*; 31-*Yawn*; 32-*Get-out*; 33-*Push*.

Tabela 3: Diferenças significativas entre os sexos na frequência dos comportamentos. +*m*, comportamentos significativamente mais frequentes nos machos; +*f*, comportamentos significativamente mais frequentes nas fêmeas; -*m*, comportamentos significativamente menos frequentes nos machos; -*f*, comportamentos significativamente menos frequentes nas fêmeas.

Comportamentos	Machos	Fêmeas
<i>Move-to-the-front</i>	+ <i>m</i> (p<0.05)	- <i>f</i> (p<0.001)
<i>Whip</i>	+ <i>m</i> (p<0.01)	- <i>f</i> (p<0.001)
<i>Fan</i>		- <i>f</i> (p<0.05)
<i>Wave</i>	- <i>m</i> (p<0.01)	+ <i>f</i> (p<0.01)
<i>Alert</i>	+ <i>m</i> (p<0.001)	- <i>f</i> (p<0.001)
<i>Sniff I</i>	+ <i>m</i> (p<0.001)	- <i>f</i> (p<0.001)
<i>Sniff E</i>	- <i>m</i> (p<0.001)	+ <i>f</i> (p<0.001)
<i>Lean-in</i>	+ <i>m</i> (p<0.05)	- <i>f</i> (p<0.001)
<i>Rub</i>		
<i>Breathe</i>		- <i>f</i> (p<0.05)
<i>Approach</i>	+ <i>m</i> (p<0.01)	- <i>f</i> (p<0.01)
<i>Cat-buckle</i>		- <i>f</i> (p<0.05)
<i>Rocking</i>		
<i>Handstand</i>		- <i>f</i> (p<0.05)
<i>Guffing</i>		
<i>Static</i>	- <i>m</i> (p<0.01)	+ <i>f</i> (p<0.01)
<i>Swim</i>	- <i>m</i> (p<0.001)	+ <i>f</i> (p<0.001)
<i>Lay egg</i>		
<i>Walk</i>	- <i>m</i> (p<0.01)	+ <i>f</i> (p<0.01)
<i>Walk I</i>	- <i>m</i> (p<0.01)	+ <i>f</i> (p<0.01)
<i>Move-away</i>		
<i>Land-over</i>		+ <i>f</i> (p<0.05)
<i>Erect-body</i>		
<i>Stand-on</i>		
<i>Dig</i>		
<i>Circle</i>		
<i>Show</i>	- <i>m</i> (p<0.01)	+ <i>f</i> (p<0.01)
<i>Yawn</i>		
<i>Push</i>		

### 3.3. Principais interações

Na Tabela 4 encontram-se representados os resultados significativos para um total de 3361 interações, entre indivíduos do mesmo sexo (m/m e f/f) e de sexos diferentes. Nas sub-matrizes foram, por imposição da estatística utilizada, eliminados os seguintes comportamentos (para os dados absolutos de cada submatriz ver Tabelas 5, 6 e 7 nos anexos):

- m/m: *Fan, Wave, Creep, Sniff E, Rub, Rocking, Bite, Guffing, Lay egg, Eat, Dig, Circle, Yawn e Get-out*;
- m/f: *Creep, Rub, Bite, Guffing, Stand-on, Eat, Dig, Circle, Yawn, Get-out e Push*;
- f/f: *Move-to-the-front, Whip, Fan, Creep, Cat-buckle, Rocking, Bite, Handstand, Guffing, Erect-body, Eat, Dig, Circle, Yawn, Get-out e Push*.

No que respeita às interações entre machos, para um  $N=1120$ , o  $X^2$  obtido foi de 585.35 para 324 graus de liberdade e foi igualado ou excedido zero vezes em 1000 simulações, sendo portanto significativo a  $p<0.001$ . Para as interações entre indivíduos de sexos diferentes ( $N=1857$ ), o  $X^2$  obtido foi de 1319.46 para 441 graus de liberdade e foi igualado ou excedido zero vezes em 1000 simulações, sendo portanto significativo a  $p<0.001$ . Por fim, para as interações entre fêmeas ( $N=384$ ), o  $X^2$  obtido foi de 298.69 para 169 graus de liberdade e foi igualado ou excedido zero vezes em 1000 simulações, sendo portanto significativo a  $p<0.001$ .

Tabela 4: Resultados significativos (positivos (+) e negativos (-)) para as interações entre machos (m/m), entre fêmeas (f/f) e entre machos e fêmeas (m/f), assim como as respectivas significâncias.

	<i>Move-to-the-front</i>	<i>Whip</i>	<i>Fan</i>	<i>Alert</i>	<i>Sniff I</i>	<i>Lean-in</i>	<i>Approach</i>
<i>Move-to-the-front</i>					(-)m/f (p<0.01)		
<i>Whip</i>					(-)m/f (p<0.05)		
<i>Fan</i>							
<i>Alert</i>				(+)m/m(p<0.05)	(-)mf(p<0.05); (-)m/m(p<0.05)		
<i>Sniff I</i>				(-)m/m(p<0.05)		(+)m/m(p<0.01)	
<i>Lean-in</i>				(-)m/f(p<0.05)			
<i>Approach</i>		(-)m/f(p<0.001)	(-)m/f(p<0.01)		(-)m/f(p<0.001) (-)f/f(p<0.05) (-)m/m(p<0.01)		(-)m/f(p<0.05) (-)m/m(p<0.05)
<i>Head-buckle</i>							
<i>Head-tilt</i>							
<i>Headstand</i>							
<i>Whimpering</i>		(+)m/f(p<0.001) (+)m/m(p<0.05)	(+)m/f(p<0.001)		(+)m/f(p<0.001) (+)m/m(p<0.001)	(+)m/f(p<0.001)	
<i>Whim</i>							
<i>Yawn</i>							(+)m/f(p<0.05)
<i>Walk</i>	(+)m/f(p<0.01)			(+)m/f(p<0.05)	(+)m/f(p<0.001) (+)f/f(p<0.01)		
<i>Walk I</i>							
<i>Move-away</i>	(+)m/f(p<0.001)						(+)m/f(p<0.001); (+)m/m(p<0.001)
<i>Head-over</i>							
<i>Howl</i>				(+)f/f(p<0.05)	(+)f/f(p<0.05)		
<i>Shake</i>							

Tabela 4 (cont.): Resultados significativos (positivos (+) e negativos (-)) para as interações entre machos (m/m), entre fêmeas (f/f) e entre machos e fêmeas (m/f), assim como as respectivas significâncias.

	<i>Cat-buckle</i>	<i>Rocking</i>	<i>Handstand</i>	<i>Static</i>	<i>Swim</i>	<i>Lay egg</i>	<i>Walk</i>
<i>Move-to-the-front</i>				(+)m/f(p<0.05)	(+)m/f(p<0.05)		(+)m/f(p<0.05)
<i>Whip</i>				(+)m/f(p<0.001)			
<i>Spin</i>				(+)m/f(p<0.001)			
<i>Alert</i>					(+)m/f(p<0.05)		
<i>Stiff I</i>				(+)m/m(p<0.05)			(+)m/f(p<0.05)
<i>Lean-in</i>				(+)m/f(p<0.001)			
<i>Leathe</i>							
<i>Approach</i>	(-)m/f(p<0.05)		(-)m/f(p<0.05)	(+)m/f(p<0.001) (+)f/f(p<0.001) (+)m/m(p<0.001)	(+)m/f(p<0.001) (+)m/m(p<0.05)	(+)m/f(p<0.05)	(+)m/f(p<0.05)
<i>Cat-buckle</i>				(+)m/f(p<0.001)			
<i>Knocking</i>				(+)m/f(p<0.01)			
<i>Handstand</i>				(+)m/f(p<0.001)			
<i>Static</i>	(+)m/f(p<0.001)	(+)m/f(p<0.01)	(+)m/f(p<0.001)	(-)m/f(p<0.001) (-)f/f(p<0.001) (-)m/m(p<0.001)	(-)m/f(p<0.001) (-)m/m(p<0.05)		(-)m/f(p<0.001)
<i>Swim</i>				(-)m/f(p<0.01) (-)f/f(p<0.05)	(+)m/f(p<0.05) (+)f/f(p<0.001) (+)m/m(p<0.001)		
<i>Lay egg</i>							
<i>Walk</i>				(-)m/f(p<0.001)			
<i>Walk I</i>				(+)m/m(p<0.01)			
<i>Move-away</i>							
<i>Hand-over</i>				(+)f/f(p<0.05)			
<i>How</i>				(+)m/m(p<0.05)			
<i>Push</i>							

Tabela 4 (cont.): Resultados significativos (positivos (+) e negativos (-)) para as interações entre machos (m/m), entre fêmeas (f/f) e entre machos e fêmeas (m/f), assim como as respectivas significâncias.

	<i>Walk I</i>	<i>Move-away</i>	<i>Land-over</i>	<i>Erect-body</i>	<i>Stand-on</i>	<i>Show</i>	<i>Push</i>
<i>Move-to-the-front</i>							
<i>Whip</i>		(-)m/f(p<0.01)					
<i>Fan</i>		(-)m/f(p<0.05)					
<i>Alert</i>	(+)m/f(0.05)						
<i>Sniff I</i>						(+)f/f(p<0.05)	
<i>Lean-in</i>		(-)m/f(p<0.05)					
<i>Breathe</i>				(+)m/f(p<0.05)			
<i>Approach</i>	(-)m/f(p<0.05) (-)f/f(p<0.05)	(-)f/f(p<0.05)					
<i>Cat-buckle</i>							
<i>Rocking</i>							
<i>Handstand</i>							
<i>Static</i>	(+)f/f(p<0.05)	(+)m/f(p<0.05); (+)f/f(p<0.01) (+)m/m(p<0.01)	(+)m/m(p<0.01)		(+)m/m(p<0.01)		
<i>Swim</i>		(+)m/f(p<0.05)					
<i>Lay egg</i>							
<i>Walk</i>							
<i>Walk I</i>						(+)m/f(p<0.05)	
<i>Move-away</i>		(-)m/f(p<0.001) (-)f/f(p<0.05) (-)m/m(p<0.001)					
<i>Land-over</i>							
<i>Show</i>	(+)m/f(p<0.01)					(+)m/f(p<0.05)	
<i>Push</i>		(+)m/m(p<0.05)					(+)m/m(p<0.05)

#### 4. Discussão

Os trabalhos anteriores consideraram apenas encontros discretos entre indivíduos de sexos diferentes ou iguais, mas sempre de forma padronizada e em curtos períodos de tempo. Desta forma, os padrões de comportamento sexual e agonístico das espécies do género *Triturus* foram descritos em circunstâncias que não permitiam outro tipo de contactos sociais entre os indivíduos. Este facto, associado à quase ausência de descrição dos comportamentos das fêmeas, levou a um desconhecimento (salvo raras excepções) da forma como os indivíduos se relacionam entre si em condições naturais.

A espécie *Triturus marmoratus* foi já estudada em cativeiro e na natureza, apenas no que respeita ao seu ritual de acasalamento. O facto desta espécie cortejar à noite e ser muito sensível à luz torna muito difícil as observações no seu *habitat* natural. Este trabalho apresenta uma abordagem intermédia, simulando em cativeiro as condições de um charco de reprodução, o que permite uma descrição mais fiável dos comportamentos e das interacções entre indivíduos, mantendo-os simultaneamente em melhores condições. Desta forma, apesar do descrito por Sparreboom (1986) e por Waight (1995) para esta espécie, os machos mantidos neste cativeiro não perderam as cristas. Segundo estes autores, a regressão dos caracteres sexuais secundários nos machos e o cessar dos comportamentos sexuais nos dois sexos pode ser devido ao *stress* da captura e manipulação, minimizado neste tipo de trabalho.

Outro aspecto inovador desta abordagem foi o pressuposto de que os comportamentos descritos para os machos poderiam ser considerados como passíveis de ocorrer nas fêmeas e vice-versa (à excepção de *Lay egg* e *Spermatophore deposition*). O primeiro caso revelou-se verdadeiro, mesmo para comportamentos descritos como de exibição (*Alert*), sexuais (*Fan*, *Lean-in*, *Cat-buckle*) e agonísticos (*Push*). Este fenómeno havia já sido referido por vários autores (*T. vulgaris*, Halliday, 1974; *T. cristatus*, Green, 1989; *T. alpestris*, Denoel, 1996), mas interpretado à luz de conceitos de pseudo-masculinidade e homossexualidade. Denoel (1996) considerou ainda a existência de homossexualidade recíproca, uma vez que machos na presença de machos tanto podiam depositar espermátóforos como mimetizar comportamentos típicos de fêmeas. Importa referir que segundo estes autores estes comportamentos ocorreriam em indivíduos mantidos isolados (relativamente ao sexo oposto) o que não

se verifica neste caso. Assim, todos estes aspectos em torno da distribuição dos comportamentos pelos sexos podem sugerir que, mesmo comportamentos considerados até agora estritamente sexuais, podem desempenhar outros papéis sociais (nomeadamente agonísticos) nas interacções entre os indivíduos.

Dos comportamentos já descritos para *T. marmoratus* e/ou para *T. cristatus*, reconheceram-se o *Move-to-the-front*, o *Fan*, o *Whip*, o *Lean-in*, o *Cat-buckle*, o *Rocking*, o *Creep*, o *Guffing*, o *Push*, o *Bite* e o *Handstand*. Além destes, foram ainda considerados os previamente descritos *Wave*, *Alert* e *Sniff*, embora com algumas alterações nas suas definições operacionais. No que respeita a comportamentos já descritos para outras espécies do género *Triturus*, foram considerados o *Rub*, o *Wiggle tail bent* e o *Flamenco*.

Apesar do repertório comportamental de *T. marmoratus* incluir, na sua grande maioria, comportamentos já descritos para esta espécie ou para outras espécies deste género, novos elementos são identificados, como é o caso de *Walk I*, *Land-Over*, *Stand-On*, *Show*, *Erect-Body*, *Yawn*, *Circle* e *Dig*. No caso dos três primeiros, poder-se-ia argumentar que seriam devidos ao acaso, à medida que os animais se movem no aquário, mas isso parece muito pouco provável, dadas as dimensões do cativeiro. Assim, e uma vez que envolvem contacto entre os tritões, podem considerar-se como padrões passíveis de desempenhar um papel relevante nas relações sociais entre os indivíduos.

Uma análise das frequências dos comportamentos nos dois sexos corrobora a hipótese de que comportamentos como *Move-to-the-front*, *Whip*, *Fan*, *Lean-In* e *Cat-buckle*, previamente descritos para os machos, são mais frequentes neste sexo. O mesmo acontece para o comportamento de exibição *Alert* e para o supostamente agonístico *Handstand*. Por outro lado, as fêmeas desempenham mais frequentemente comportamentos que envolvem movimentos relativamente solitários no aquário como *Swim* e *Walk* ou iniciativas de contacto social como *Walk I*, *Land-Over* ou *Show*, estas últimas passíveis de ter alguma importância no seu comportamento sexual e/ou agonístico. Adicionalmente são ainda responsáveis pela maior parte dos comportamentos *Static* e *Wave*. Relativamente a alguns comportamentos descritos para os machos, nomeadamente *Rocking* e *Push*, respectivamente descritos como

sexual e agonístico, não foi possível retirar quaisquer conclusões, provavelmente devido às baixas frequências da sua ocorrência.

No que respeita aos comportamentos *Sniff* existe uma nítida separação entre os sexos. Assim, apesar de ambos desempenharem *Sniff I* e *Sniff E*, os machos tendem a cheirar outros indivíduos, enquanto as fêmeas cheiram principalmente materiais presentes no ambiente do cativo (pedras, plantas, solo, etc). Segundo Halliday & Tejedo (1995), a comunicação entre os indivíduos deste género, por recorrer a sinais olfactivos discretos, tem sido sucessivamente negligenciada, desconhecendo-se a complexidade das suas interações sociais. Assim, embora o comportamento *Rub* não esteja especialmente representado e não existam diferenças significativas entre os sexos na sua frequência, é possível que os tritões, nomeadamente os machos, possam deixar marcas no ambiente, como aliás havia sido sugerido por Gauss (1961 in Halliday, 1977) para *T. cristatus*.

Relativamente a esta análise e a esta abordagem, importa ainda referir dois aspectos. Foi registado um nível bastante baixo de sequências sexuais padrão durante as observações. Assim, em aproximadamente 30 h de observações focais foi observado apenas um *Creep* e no total de horas de observação raramente as sequências ultrapassaram a fase de *display* estático. Apesar disso as fêmeas depositaram ovos férteis, mesmo depois de várias semanas de cativo. De acordo com a bibliografia sobre esta espécie, o mesmo acontece na natureza, devido a vários factores, como interferência, etc.. Num trabalho realizado em Mayenne (França) (Zuiderwijk, 1990), que consistiu em observações de *Triturus marmoratus* na natureza, durante cerca de dois meses da sua época de reprodução, apenas se registaram 9 encontros de corte de maior duração. Destes, apenas 6 terminaram com a recolha do espermatóforo por parte da fêmea, sendo os restantes interrompidos por outros indivíduos.

Outro aspecto diz respeito aos níveis de actividade serem diferentes entre os sexos, o que se reflecte no número absoluto de actos comportamentais. Assim, como o nível de actividade (e conseqüentemente o número de comportamentos desempenhados) é mais elevado nos machos, uma abordagem baseada na simples comparação de padrões individuais de comportamento entre os sexos pode induzir em alguns erros, uma vez que um baixo número de ocorrências de determinado tipo de

comportamento nas fêmeas pode não significar uma frequência relativa baixa, mas um mero reflexo de um nível de actividade inferior.

No que se refere à análise das principais interacções entre os indivíduos, apesar de existirem diferenças evidentes de acordo com o sexo dos intervenientes, estão patentes alguns aspectos comuns. Na generalidade das aproximações (*Approach*), não há resposta por parte do receptor (*Static*), comportamento que representa também a principal postura das fêmeas relativamente à maioria dos padrões sexuais exibidos pelos machos (*Whip, Fan, Lean-in, Cat-buckle e Rocking*). Estes padrões, por sua vez, não parecem ser desencadeados por nenhum comportamento especial por parte das fêmeas. Por outro lado, a movimentação das fêmeas pelo terrário (*Walk*) suscita posturas de exibição (*Alert*) por parte dos machos.

No que respeita a interacções entre machos, as frequentes posturas de exibição *Alert* parecem desencadear uma resposta semelhante no outro interveniente. Este comportamento surge ainda como resposta a ascensões para respirar (*Breathe*) por parte de outros machos. O facto de um indivíduo cheirar outro (*Sniff I*) pode levá-lo a desempenhar comportamentos considerados sexuais (*Lean-in*), mas que podem, neste caso, desempenhar um papel agonístico. Por seu lado, um comportamento marcadamente agonístico como *Push* tanto pode induzir o outro indivíduo a terminar a interacção (*Move-away*) como a empurrar também. Em interacções em que um macho anda sobre outro (*Walk I*), normalmente não existe resposta por parte do receptor (*Static*).

Entre fêmeas, embora menos frequente, o *Sniff I* pode desencadear comportamentos de exibição (*Show*), que por seu turno podem desencadear comportamentos de exibição de outro tipo (*Alert*).

Adicionalmente, determinados comportamentos dos emissores parecem induzir respostas semelhantes nos receptores. Além dos já referidos *Alert* e *Push*, este fenómeno ocorre também com o *Show* (nas interacções m/f) e com o *Swim* (em todos os tipos de interacções consideradas).

A territorialidade nesta espécie, tem sido um fenómeno referido e defendido por alguns autores, mas permanece ainda como um aspecto que, de certa forma, aguarda confirmação. Neste trabalho, embora não existam dados que permitam corroborar ou negar esta hipótese, pode salientar-se o seguinte: os resultados obtidos

para as frequências dos comportamentos *Approach* e *Static* (respectivamente mais e menos frequentes nos machos do que nas fêmeas) parecem mostrar que os machos se movem bastante, tomando a maioria das iniciativas nas interações, enquanto as fêmeas permanecem mais sedentárias (à semelhança do descrito por Halliday, 1974 para *T. vulgaris*). Registou-se ainda um baixo nível de actividades marcadamente agonísticas e a análise estatística da frequência de comportamentos como *Bite* e *Push* foi mesmo, respectivamente impossível e inconclusiva, dada a sua raridade.

Apesar deste tipo de observações, com grupos mistos em cativeiro durante várias semanas, resultar aparentemente num baixo número de interações de âmbito estritamente sexual, parece representar um terreno propício à identificação de outras características do comportamento social, ausentes nos encontros padronizados macho/fêmea que se utilizam frequentemente no estudo dos comportamentos sexuais das espécies do género *Triturus*.

## 5. Referências bibliográficas

- Almada, V.C., & Oliveira, R.F. (1997).** Sobre o uso de estatística de simulação em estudos de comportamento. *Análise Psicológica*, série XV, 1, 97-109.
- Ahnesjö, L., Vincent, A., Atalo, R., Halliday, T., & Sutherland, W.J. (1993).** The role of females in influencing matting patterns. *Behavioral Ecology*, 4(2), 187-189.
- Andreone, F., & Dore, B. (1992).** Adaptation of the reproductive cycle in *Triturus alpestris apuanus* to an unpredictable habitat. *Amphibia-Reptilia*, 13, 251-261.
- Arntzen, J.W. (1995).** European newts: a model system for evolutionary studies. *Scientia Herpetologica*, 26-32.
- Arntzen, J.W., & Sparreboom, M. (1989).** A phylogeny for the Old World newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data. *J. Zool.*, 219, 645-664.
- Arntzen, J.W., & Hedlund, L. (1990).** Fecundity of the newts *T. cristatus* and *T. marmoratus* and their natural hybrids in relation to species coexistence. *Holarctic Ecology*, 13, 325-332.
- Baker, J.M.R. (1990).** Body size and spermatophore production in the Smooth newt (*T. vulgaris*). *Amphibia-Reptilia*, 11, 173-184.
- Baker, J.M.R. (1992a).** Egg production in the Smooth newts (*T. vulgaris*). *Herpetological Journal*, 2, 90-93.
- Baker, J.M.R. (1992b).** Body condition and tail height in Great crested newts, *T. cristatus*. *Anim. Behav.*, 43, 157-159.
- Barbadillo, L.J. (1989).** Descripción del desarrollo embrionario de *T. boscai*, Lataste 1879 (Urodela, Salamandridae). *Rev. Esp. Herp.*, 3(2), 209-220.
- Beebee, T. (1990).** Crested newts rescues: how many can be caught? *Brit. Herp. Soc. Bull.*, 32, .
- Bolaño, J.S. (1984).** Sobre comportamiento agresivo de *Triturus marmoratus* en época de celo. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11(2), 311-312.
- Breuil, M. (1992).** La néoténie dans le genre *Triturus*: mythes et réalités. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 61, 11-44.

- Caetano, M.H. (1988).** Estudos sobre a biologia das populações portuguesas de *T. marmoratus* (Latreille, 1800) e *T. boscai* (Lataste, 1879). Morfologia, ecologia, crescimento e variabilidade. Dissertação de Doutoramento. Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- Caetano, M.H., & Castanet, J. (1993).** Variability and microevolutionary patterns in *T. marmoratus* from Portugal: age, size, longevity and individual growth. *Amphibia-Reptilia*, 14, 117-129.
- Cogălniceanu, D. (1989).** Reproduction twice a year of the Crested newt in captivity. *Brit. Herp. Soc. Bull.*, 30
- Cogălniceanu, D. (1992).** A comparative ethological study of female chemical attractants in newts (Genus *Triturus*). *Amphibia-Reptilia*, 13, 69-74.
- Cogălniceanu, D. (1994).** The relative importance of vision and olfaction in mate recognition in male newts (Genus *Triturus*). *Herpetologica*, 50(3), 344-349.
- Crespo, E.G., & Oliveira, M.E. (1989).** *Atlas da distribuição dos anfíbios e répteis de Portugal continental*. Lisboa: Serviço Nacional de Parques Reservas e Conservação da Natureza.
- Denoel, M. (1996).** Etude comparée du comportement de cour de *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) et *Triturus alpestris cyreni* (Wolterstorff, 1932) (Amphibia, Caudata): approche évolutive. *Cahiers d'Etologie, Collection Enquêtes et Dossiers*: 21, Vol 16(2).
- Denoel, M. (1997).** Un cas de néotenie dans un bâtiment désaffecté, chez le triton alpestre, *Triturus alpestris apuanus* (Salamandridae). *Alytes*, 15(2), 99-103.
- Diaz-Paniagua, C. (1986).** Selection de plantas par la ovoposition en *T. marmoratus*. *Rev. Esp. Herp.*, 1, 317-327.
- Diaz-Paniagua, C. (1989a).** Actividad diaria de dos especies de tritones (*T. marmoratus* Y *T. boscai*) durante su periodo de reproduccion en el Sudoeste de España. *Rev. Esp. Herp.*, 3(2), 283-287.
- Diaz-Paniagua, C. (1989b).** Oviposition behavior of *T. marmoratus pymaeus*. *Journal of Herpetology*, 23(2), 159-163.
- Díaz Paniagua, C. (1990).** Temporary ponds as breeding sites of amphibians at a locality in southwestern Spain. *Herpetological Journal*, 1, 447-453.

**Díaz Paniagua, C., Mateo, J. A., & Andreu, C. (1996).** Age and size structure of populations of small marbled newts (*Triturus marmoratus pygmaeus*) from Doñana National Park (SW Spain). A case of dwarfism among dwarfs. *J. Zool.*, 239, 83-92.

**D'Istria, M., Pierantoni, R., Citarella, F., Fasano, S., Vellano, C., Peyrot, A., & Delrio, G. (1984).** The effects of thyroidectomy on androgen and prolactin receptors in the dorsal skin and caudal fin of *Triturus cristatus carnifex*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 53, 1, 153-158

**Djorovic, A., & Kalezic, M.L. (1996).** Paedomorphosis and morphometric variability: ontogenetic allometry in European newts of the genus *Triturus*. *Spixiana*, 19(3), 315-326.

**Dore, B., Geraci, M., Usai, P., Scotta, A., & Negro, L. (1985).** Renal alkaline phosphatase and osmoregulatory adaptations in amphibians. 2. Seasonal variations and action of arginine-vasotocin and prolactin in *Triturus cristatus carnifex* Laur. (Urodela) kidney. *Bol. Zool.*, 52(3-4), 259-262

**Duellman, W. E. & Trueb, L. (1994).** *Biology of amphibians*. London: John Hopkins University Press

**Elebert, E. (1991).** Precocious newts. *Brit. Herp. Soc. Bull.*, 35, 17-19.

**Epperlein, H.H., & Junginger, M. (1982).** The normal development of the newt, *Triturus alpestris* (DAUDIN). *Amphibia-Reptilia*, 2, 295-308.

**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.

**Faria, M.M. (1993).** Sexual behaviour of Bosca's newt, *T. boscai*. *Amphibia-Reptilia*. 14, 169-185.

**Faria, M.M. (1995).** A field study of reproductive interaction in Bosca's newt, *T. boscai*. *Amphibia-Reptilia*, 16, 357-374.

**Fasola, M., & Canova, L. (1992).** Residence in water by the newts *T. vulgaris*, *T. cristatus* and *T. alpestris* in a pond in Northern Italy. *Amphibia-Reptilia*, 13, 227-233.

**Francillon, H., Arntzen, J.W., & Géraudie, J. (1990).** Age, growth and longevity of sympatric *T. cristatus*, *T. marmoratus* and their hybrids (Amphibia, Urodela): A skeletochronological comparison. *Journal of Herpetology*, 24(1), 13-22.

**Gabor, C.R., & Halliday, T.R. (1997).** Sequential mate choice by multiple mating Smooth newts: female become more choosy. *Behavioral Ecology*, 8(2), 162-166.

- Garcia-Paris, M., Herrero, P., Martin, C., Dorda, J., Esteban, M., & Arano, B. (1993).** Morphological characterization, cytogenetic analysis, and geographical distribution of the Pygmy Marbled Newt *Triturus marmoratus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905) (Caudata: Salamandridae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 63, 3-14.
- Green, A.J. (1989).** The sexual behaviour of the Great crested newt, *T. cristatus* (Amphibia: Salamandridae). *Ethology*, 83, 129-153.
- Green, A.J. (1991a).** Competition and energetic constraints in the courting Great crested newt, *Triturus cristatus* (Amphibia: Salamandridae). *Ethology*, 87, 66-78.
- Green, A.J. (1991b).** Large male crests, an honest indicator of condition, are preferred by female smooth newts, *T. vulgaris* (Salamandridae) at the spermatophore transfer stage. *Anim. Behav.*, 41, 367-369.
- Griffiths, R.A. (1993).** The effect of pH on feeding behaviour in newt larvae (*Triturus*: Amphibia). *J. Zool. Lond.*, 231, 285-290.
- Griffiths, R.A. (1996).** *Newts and salamanders of Europe*. London: T & AD Poyser Natural History.
- Griffiths, R.A., & Mylotte, V.J. (1988).** Observations on the development of the secondary sexual characters of male newts *T. vulgaris* and *T. helveticus*. *Journal of Herpetology*, 22(4), 476-480.
- Griffiths, R.A., & de Wijer, P. (1994).** Differential effects of pH and temperature on embryonic development in the British newts (*Triturus*). *J. Zool. Lond.*, 234, 613-622.
- Griffiths, R.A., de Wijer, P., & Brady, L. (1993).** The effect of pH on embryonic and larval development in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*. *J. Zool. Lond.*, 230, 401-409.
- Halliday, T.R. (1974).** Sexual behaviour of the Smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae). *Journal of Herpetology*, 8(4), 277-292.
- Halliday, T.R. (1977).** The courtship of european newts. An evolutionary perspective. In D.H. Taylor, & S.I. Guttman (Eds.), *The reproductive biology of amphibians* (pp 185-232). New York: Plenum Press.
- Halliday, T.R. (1990).** The evolution of courtship behavior in newts and salamanders. *Advances in the study of behaviour*, 19, 137-169.

- Halliday, T., & Worsnop, A. (1977).** Correlation between activity and breathing rate in the Smooth newt, *T. vulgaris* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Journal of Herpetology*, 11(2), 244-246.
- Halliday, T.R., & Joly, P. (1981).** The functional significance of foot-webbing in European newts (*Triturus*). *British Journal of Herpetology*, 6, 131-132.
- Halliday, T.R., & Verrell, P.A. (1984).** Sperm competition in amphibians. In R.L. Smith (Ed.), *Sperm competition and the evolution of animal mating systems* (pp 487-508). New York: Academic Press.
- Halliday, T.R., & Arano, B. (1991).** Resolving the phylogeny of the European newts. *TREE*, 6(4), 113-117.
- Halliday, T.R., & Houston, I. (1991).** How long will newts wait? An experiment to test an assumption of a causal model of the courtship of the male Smooth newt, *Triturus v. vulgaris*. *Behaviour*, 116 (3-4), 278-291.
- Halliday, T., & Tejedo, M. (1995).** Intrasexual selection and alternative mating behaviour. In H. Heatwole & B.K. Sullivan (Eds.), *Amphibian biology* (vol 2, *Social behaviour*, pp.). Surrey Beatty & Sons.
- Horner, H.A., & MacGregor, H.C. (1985).** Normal development in newts (*Triturus*) and its arrest as a consequence of an unusual chromosomal situation. *J. Herpetol.*, 19(2), 261-270.
- Horta, N (1983).** Notes sobre el comportamiento de *T. marmoratus marmoratus* (Latreille, 1800) (Amphibia, Caudata): Conducta sexual. *Bull. Cat. Ictio. Herp*, 3, 5-9.
- Houston, A.I., Halliday, T.R., & McFarland, D.J. (1977).** Towards a model of the courtship of the Smooth newt *Triturus vulgaris*, with special emphasis on problems of observability in the simulation of behaviour. *Med. & Biol. Eng. & Comput.*, 15, 49-61.
- Joly, P., & Miaud, C. (1989).** Fidelity to the breeding site in the alpine newt *Triturus alpestris*. *Behavioural Processes*, 19, 47-56.
- Kalezic, M.L., Cvetkovic, D., Djorovic, A., & Dzukic, G. (1994).** Paedomorphosis and differences in life-history traits of two neighbouring Crested newts (*Triturus carnifex*) populations. *Herpetological Journal*, 4, 151-158.
- Kalezic, M. L., Cvetkovic, D., Djorovic, A., & Dzukic, G. (1996).** Alternative life-history pathways: paedomorphosis and adult fitness in European newts (*Triturus vulgaris* and *T. alpestris*). *J. Zoo. Syst. Evol. Research*, 34, 1-7.

- Machado, E., Silva, L., & Elias, R. (1997).** Distribution of *Triturus carnifex* (Amphibia: Salamandridae) on São Miguel Island (Azores). *Arquipélago. Life and Marine Sciences*, 15A, 97-102.
- Macgregor, H.C., Sessions, S., & Arntzen, J.W (1990).** An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions. *J. Evol. Biol.*, 3, 329-373.
- Marques, M.J. (1995).** Determinação de áreas prioritárias para a conservação da herpetocenose do Parque Natural de Sintra-Cascais. Relatório de Estágio. Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- Martin, P., & Bateson, P. (1993).** *Measuring behaviour*. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Miaud, C. (1994a).** Analyse quantitative du comportement de ponte du Triton palme (*Triturus helveticus*) et du Triton alpestre (*Triturus alpestris*) (Amphibia, Urodela). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 71-72, 23-31.
- Miaud, C. (1994b).** Role of wrapping behavior on egg survival in three species of *Triturus* (Amphibia, Urodela). *Copeia*, 1994 (2), 535-537.
- Miaud, C. (1995).** Oviposition site selection in three species of European newts (Salamandridae) Genus *Triturus*. *Amphibia-Reptilia*, 16, 265-272.
- Minelli, G., Franceschini, V., Del-Grande, P., & Ciani, F. (1987).** Newly-formed neurons in the regenerating optic tectum of *Triturus cristatus carnifex*. *Basic. Appl. Histochem.*, 31 (1), 43-52.
- Nöllert, A., & Nöllert, C. (1995).** *Los anfibios de Europa: identificación, amenazas, protección*. Barcelona: Ediciones Omega, S.A..
- Peccio, A., & Rafinski, J. (1985).** Sexual behaviour of the Montandon's newt, *Triturus montandoni* (Boulenger) (Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 6, 11-22.
- Rafinski, J., & Arntzen, J.W. (1987).** Biochemical systematics of the old world newts, genus *Triturus*: allozyme data. *Herpetologica*, 43(4), 446-457.
- Santos, F.J., Salvador, A., & Garcia, C. (1986).** Dieta de larvas de *Pleurodeles waltl* Y *T. marmoratus* (Amphibia: Salamandridae) en simpatria en dos charcos temporales de Leon. *Rev. Esp. Herp.*, 1, 295-313.

- Schabetsberger, R., & Goldsmith, A. (1994).** Age structure and survival rate in Alpine newts (*T. alpestris*) at high altitude. *Alytes*, 12(1), 41-47.
- Silva, L., Elias, R., Machado, E., Macedo, A., Sousa, F., Rebelo, J., & Nunes, A. (1997).** Comparative study of three *Triturus cristatus* (Amphibia: Salamandridae) populations from São Miguel Island (Azores). *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 49(275), 89-98.
- SNPRCN (1990).** *Livro vermelho dos vertebrados de Portugal*. (Vol.1). Lisboa: Serviço Nacional de Parques Reservas e Conservação da Natureza.
- Sparreboom, M. (1983).** On the sexual behaviour of *Paramesotriton caudopunctatus* (Liu & Hu) (Amphibia: Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 4, 25-33.
- Sparreboom, M. (1986).** Note préliminaire sur le comportement sexuel du Triton creté (*T. cristatus*) et du Triton marbré (*T. marmoratus*) dans des conditions expérimentales. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 40, 36-42.
- Sparreboom, M. (1996).** Sexual interference in the sword-tailed newt, *Cyanops ensicauda popei* (Amphibia, Salamandridae). *Ethology*, 102, 672-685.
- Sparreboom, M., & Teunis, B. (1990).** The courtship display of the Marbled newt *Triturus marmoratus*. *Amphibia-Reptilia*. 11, 351-361.
- Sparreboom, M., & Faria, M.M. (1997).** Sexual behaviour of the Chinese fire-bellied newt, *Cynops orientalis*. *Amphibia-Reptilia*, 18, 27-38.
- StatSoft, Inc. (1995).** STATISTICA for Windows (computer program manual), Tulsa, Oklahoma.
- Teraevaeinen, T., Antila, E., & Saure, A. (1984).** Metabolism of C sub (19)-steroids in testicular tissue of the newt *Triturus vulgaris*, during and after breeding. *Experientia*, 40(6), 547-549
- Uva, B., & Deplano, S. (1979).** Some effects of testosterone on the mesonephros of *Triturus italicus*. *Boll. Zool.*, 46(1-2), 117-120.
- Vellano, C., Emilio-Andreoletti, G., Mazzi, V., Colucci, D., & Peyrot, A. (1985).** Effects of permanent deafferentation of the anterior preoptic area on serum aldosterone levels in the crested newt (*Triturus cristatus carnifex* Laur.). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 60(1), 104-108.
- Verrell, P.A. (1989).** The sexual strategies of natural populations of newts and salamanders. *Herpetologica*, 45(3), 265-282.

**Verrell, P.A. (1991).** Proximity preferences in female smooth newts, *T. vulgaris*: do they reveal complex mating decisions? *Copeia*, 3, 835-836.

**Verrell, P.A., & Halliday, T. (1985).** Reproductive dynamics of a population of Smooth newts, *Triturus vulgaris* in Southern England. *Herpetologica*, 41(4), 386-395.

**Waight, V. (1995).** Captive maintenance of adults and juveniles of the genus *Triturus* during the terrestrial phase. *Alytes*, 13(2), 77-80.

**Zaffaroni, N.P., Arias, E., Capodanno, G., & Zavaneila, T. (1978).** The toxicity of manganese ethylenebisdithiocarbamate to the adult newt, *Triturus cristatus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 20(2), 261-267.

**Zaffaroni, N.P., Zavanella, R., Cattaneo, A., & Arias, E. (1986).** The toxicity of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid to the adult crested newt. *Environ. Res.*, 41(1), 79-87.

**Zuiderwijk, A. (1986).** Interaction et accouplement du Triton creté et du Triton marbré (Urodela, Salamandridae). Méthodes d'observation. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 40, 28-35.

**Zuiderwijk, A. (1990).** Sexual strategies in the newts *T. cristatus* e *T. marmoratus*. *Bjdragen tot de Dierkunde*, 60 (1), 51-64.

## Anexos

Tabela 1: Medidas dos indivíduos utilizados neste trabalho. SVL – Snout vent length – Comprimento desde o rostro até ao fim da cloaca; TL – Total length – Comprimento total; TH - Tail height – Altura da cauda; W - Weight – Peso.

Grupo	Sexo	Nome	SVL(mm)	TL(mm)	TH(mm)	W(g)
I	M	Pintas	57	113	14	7.2
I	M	Mcortado	65	117	11	8.6
I	M	MA	65	117	15	9.4
I	M	MB	60	116	12	7.6
II	M	M1	68	122	12	
II	M	M2	62	110	13	
II	M	M3	60	110	9	
I	F	Fcortada	65	130	15	13.2
I	F	Fperfeita	75	141	13	14.3
I	F	Fpequena	70	124	8	7.9
I	F	Frecortada	65	123	14	12.4
II	F	Fesquisita	60	122	12	
II	F	FsemCortes	65	120	9	
II	F	FdoisCortes	67	127	12	
II	F	FCortada2	65	121	9	
II	F	FumCorte	65	120	8	

Tabela 2: Tempo total de observação para cada indivíduo

Nome	Tempo de observação (minutos)
<b>Pintas</b>	120
<b>Mcortado</b>	180
<b>MA</b>	150
<b>MB</b>	120
<b>M1</b>	120
<b>M2</b>	150
<b>M3</b>	60
<b>Fcortada</b>	120
<b>Fperfeita</b>	120
<b>Fpequena</b>	90
<b>Frecortada</b>	120
<b>Fesquisita</b>	120
<b>FsemCortes</b>	150
<b>FdoisCortes</b>	90
<b>FCortada2</b>	90
<b>FumCorte</b>	120

Tabela 3: Caracterização dos períodos de observação dos dois grupos. A negrito estão assinalados os períodos e temperaturas limite.

GRUPO I				
OBSER.Nº	DIA	PERIODO	TEMP.	FOCAL
1	30/12	16h00-17h00	16.5	Pintas
2	30/12	17h05-17h35	16.5	Mcortado
3	5/1	19h10-19h40		MA
4	5/1	19h45-20h15		Mcortado
5	9/1	18h00-18h30	16.0	Fcortada
6	9/1	18h30-19h00	16.0	Fperfeita
7	10/1	17h20-17h50	16.0	Mcortado
8	10/1	18h00-18h30	16.0	MA
9	11/1	18h00-18h30	16.0	Fpequena
10	11/1	18h30-19h00	16.0	Pintas
11	11/1	19h10-19h40	16.0	MA
12	11/1	19h50-20h20	16.0	Frecortada
13	13/1	18h45-19h15	16.0	MA
14	13/1	19h30-20h00	16.0	Pintas
15	13/1	20h45-21h15	16.0	Fcortada
16	13/1	21h20-21h50	16.0	Mcortado
17	14/1	18h30-19h00	16.0	Mcortado
18	14/1	19h15-19h45	16.0	Fperfeita
19	15/1	18h50-19h20	15.0	MB
20	16/1	20h45-21h15	15.5	Fperfeita
21	16/1	21h15-21h45	15.5	Frecortada
22	17/1	19h00-19h30	15.0	Fperfeita
23	17/1	19h30-20h00	15.0	MA
24	18/1	19h00-19h30	15.0	Pintas
25	18/1	19h30-20h00	15.0	Frecortada
26	19/1	18h45-19h15	15.5	Mcortado
27	25/1	18h15-18h45	15.0	Fcortada
28	25/1	18h45-19h15	15.0	Frecortada
29	25/1	20h30-21h00	15.0	MB
30	25/1	21h00-21h30	15.0	Fcortada
31	25/1	21h45-22h15	15.0	Fpequena
32	25/1	<b>22h15-22h45</b>	15.0	Fpequena
33	27/1	18H30-19H00	<b>14.0</b>	MB
34	27/1	19H00-19H30	<b>14.0</b>	MB

<b>GRUPO II</b>				
<b>OBSER.Nº</b>	<b>DIA</b>	<b>PERIODO</b>	<b>TEMP.</b>	<b>FOCAL</b>
1	18/2	18h10-18h40	18.0	M1
2	18/2	18h45-19h10	18.0	M2
3	19/2	16h00-16h30	18.0	M3
4	19/2	16h30-17h00	18.0	Fesquisita
5	24/2	15h30-16h00	15.0	FsemCortes
6	24/2	16h00-16h30	15.0	Fesquisita
7	24/2	16h40-15h10	15.5	FdoisCortes
8	24/2	17h15-17h45	15.5	FCortada2
9	25/2	<b>14h45-15h15</b>	15.0	Fesquisita
10	25/2	15h20-15h50	15.5	M2
11	25/2	15h50-16h20	15.5	M1
12	25/2	16h30-17h00	15.5	FCortada2
13	1/3	15h40-16h10	16.5	M2
14	1/3	16h30-17h00	16.5	FumCorte
15	4/3	17h00-17h30	17.0	M3
16	4/3	17h45-18h15	17.0	M1
17	4/3	18h30-19h00	17.0	FdoisCortes
18	4/3	19h00-19h30	17.0	M2
19	5/3	17h30-18h00	18.0	FCortada2
20	5/3	18h00-18h30	18.0	FsemCortes
21	5/3	18h30-19h00	18.0	M2
22	5/3	19h15-19h45	18.0	M1
23	11/3	19h45-20h45	<b>18.5</b>	Fesquisita
24	11/3	21h15-21h45	<b>18.5</b>	FsemCortes
25	12/3	17h45-18h15	18.0	FsemCortes
26	12/3	18h15-18h45	18.0	FumCorte
27	12/3	18h50-19h20	18.0	FsemCortes
28	12/3	19h30-20h00	18.0	FumCorte
29	13/3	18h15-18h45	17.0	FumCorte
30	13/3	18h50-19h20	17.0	FdoisCortes

Tabela 4: Taxas utilizadas para o teste de Mann-Whitney (ocorrências do conjunto dos comportamentos de cada indivíduo/tempo total de observação para esse indivíduo).

<b>Machos</b>	<b>Fêmeas</b>
1,758333	0,675
1,444444	0,775
1,493333	0,277778
0,983333	1,366667
2,691667	1,016667
2,233333	1,5
1,75	1,333333
	0,833333
	1,158333

Tabela 5: Sub-matriz das interações entre machos (valores absolutos)

*Move-to-the-front*; *W-Whip*; *Al-Alert*; *SI-Sniff I*; *Le-Lean-in*; *Br-Breathe*; *A-Approach*; *Ca-Cat-buckle*; *Ha-Handstand*; *Sta-Static*; *Sw-Swim*; *Wl-Walk*; *Wi-Walk I*; *M-A-M-away*; *L-o-Land-over*; *Ebd-Erect-body*; *S-n-Stand-on*; *Sh-Show*; *Pu-Push*

total	M	W	Al	SI	Le	Br	A	Ca	Ha	Sta	Sw	Wl	Wi	M-A	L-o	Ebd	S-n	Sh	Pu
<i>move-to-the-front</i>			3	4	1	1	1			9	1			3					
<i>Whip</i>		1	2	5	1		1			6			1	7					
<i>Alert</i>		1	12	4	1	3	10	1	1	25		1	2	20			1		
<i>Sniff I</i>		4	4	12	8	4	5	1	1	51	1	1	1	36	1		1	2	1
<i>Lean-in</i>		1	1	6	1	1	1			7			1	4					1
<i>Breathe</i>			3				1			4									
<i>Approach</i>		4	21	22	6	7	15	6	1	122	13	5	4	83		3	2	1	
<i>Cat-buckle</i>	1			1			1			8			1	5					
<i>Handstand</i>			1							4				1					
<i>Static</i>	4	13	23	60	5	14	15	5	2	16	2		7	107	8	3	10	2	4
<i>Swim</i>			1	4		1	4			4	6	1		5					
<i>Walk</i>			1	2		1		1		1		1		3					
<i>Walk I</i>		1				1		1	1	15				3					
<i>M-away</i>	2	1	10	9		2	29			18	2		2	3	1				
<i>Land-over</i>			1	3						6				7					
<i>Erect-body</i>			1				1							4					
<i>Stand-on</i>			1		1					7		1	1	4					
<i>Show</i>				1						4									
<i>Show</i>										1				5					1

Tabela 6: Sub-matriz das interações entre machos e fêmeas (valores absolutos)

*Move-to-the-front*; *W-Whip*; *F-Fan*; *Wa-Wave*; *Al-Alert*; *SI-Sniff I*; *SE-Sniff E*; *Le-Lean-in*; *Br-Breathe*; *A-Approach*; *Ca-Cat-buckle*; *Ro-Rocking*; *Ha-Handstand*; *Sta-Static*; *Sw-Swim*; *Lay-Lay egg*; *Wl-Walk*; *Wi-Walk I*; *M-A-M-away*; *L-o-Land-over*; *Ebd-Erect-body*; *S-n-Stand-on*; *Sh-Show*.

total	M	W	F	Wa	Al	SI	SE	La	Bre	Ap	Cat	Ro	Ha	Sta	Sw	Lay	Wl	Wi	M-A	L-o	Ebd	Sh	
<i>move-to-the-front</i>		1			4				1					21	6		6		10				2
<i>Whip</i>										1				31			1		2				
<i>Fan</i>					2									22					2				
<i>Wave</i>					2	4				3				7				1	6				1
<i>Alert</i>				2	6	4		2	3	4	2			36	9	1	8	6	27	1	1	1	1
<i>Sniff I</i>		1		4	6	12	2	1	5	5	2			55	8	2	12	6	52	1	1	1	1
<i>Sniff E</i>					1	3	1			3	1			2					6				1
<i>Lean-in</i>			1			1			1	2				33			1		5	1			
<i>Breathe</i>					1									2					1				1
<i>Approach</i>	2			8	27	22	5	6	10	17	4			169	31	8	28	3	106	4	2	6	6
<i>Cat-buckle</i>				1	1	1	1							23			2	2	10				
<i>Rocking</i>														8									
<i>Handstand</i>					1									13					2				
<i>Static</i>	4	33	24	7	34	81	4	33	9	23	27	7	15	13	4	1	3	12	143	7	3	6	6
<i>Swim</i>	1				7	7	1		3	6			1	8	7				25	1			
<i>Lay egg</i>						1			1	3				2					4				
<i>Walk</i>	6	1			10	18		3		8	3			3			4	2	15				1
<i>Walk I</i>					1	4	3				3			12			1		11				3
<i>M-away</i>	8				11	9	3	1	1	28	1			18	2	1	2		5	1			
<i>Land-over</i>				2	4	4								11			2		14				
<i>Erect-body</i>						1				1				3	1				1				
<i>Show</i>					2	4	1							3			1	4	6				2

Tabela 7: Sub-matriz das interações entre fêmeas (valores absolutos)

Wa-Wave; Al-Alert; SI-Sniff I; SE-Sniff E; A-Approach; Sta-Static; Sw-Swim; Lay-Lay egg; WI-Walk; Wi-Walk I; M-A-M-away; L-o-Land-over; S-n-Stand-on; Sh-Show.

f/f total	Wa	Al	SI	SE	A	Sta	Sw	Lay	WI	Wi	M-A	L-o	S-n	Sh
<b>Wave</b>	1	1				2					2			
<b>Alert</b>			1			4	1			1	6	1		1
<b>Sniff I</b>		1	3			7		2	3	2	7			3
<b>Sniff E</b>						2	1				1		1	1
<b>Approach</b>	2	3	3		1	56	8	5	6		21	1		4
<b>Static</b>	3	4	12	3	8	13	3		1	9	54	4		4
<b>Swim</b>			1	1		2	8	2			10			
<b>Lay egg</b>			2			1	2				3			
<b>Walk</b>			4		1	2				1	3			
<b>Walk I</b>				1	1	6	1		1		4			
<b>Move-away</b>					2	8			1	1		1		
<b>Land-over</b>		1			1	11					4			
<b>Stand-on</b>						4					2			
<b>Show</b>		2	3	1		1					1			