

Padrões de actividade e estrutura dos territórios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* cuvier (Pisces: Blenniidae) da costa portuguesa(*)

VITOR ALMADA (**)

GUILHERME GARCIA (***)

RICARDO SERRÃO SANTOS (****)

INTRODUÇÃO

Resultando a territorialidade de um complexo de caracteres que evoluem em estreita relação com as condições ecológicas a que cada espécie se adaptou e envolvendo importantes investimentos em tempo, energia e riscos, a comparação de um número crescente de modalidades de organização territorial é um dos terrenos mais promissores em ecologia comportamental.

Os blenídeos constituem nesta perspectiva um *taxon* particularmente interessante. Trata-se de peixes, normalmente bênticos, que apresentam um padrão de comportamento reprodutor notavelmente uniforme. Os machos, pelo menos durante a época da reprodução, defendem um território que inclui o ninho onde as fêmeas vêm desovar vezes sucessivas. Estes machos territoriais asseguram também a defesa e cuidados da postura até à eclosão. Apesar desta uniformidade adaptaram-se a uma multiplicidade de ambientes que variam quer quanto à complexidade do substrato, nível de iluminação, hidrodinamismo, profundidade, povoamento vegetal, etc.

Este trabalho insere-se numa linha de caracterização quantitativa da organização dinâmica dos territórios parentais já anterior-

mente desenvolvida por, entre outros autores, Nursall (1977; 1981) para *Ophioblennius atlanticus* e Santos (1985) para *Parablennius sanguinolentus*.

A comparação de resultados obtidos com metodologias próximas, efectuadas sobre espécies do mesmo *taxon*, que se adaptaram a diferentes condições ecológicas desempenha um papel decisivo para a elucidação das pressões selectivas que actuam na evolução da territorialidade.

(*) Este trabalho não teria sido possível sem o apoio técnico e a colaboração de Miguel Wallenstein, Teresa Bento, Alierta Pereira e José Carlos Silva.

Ao Centro de Apoio Técnico à Educação de Ponta Delgada, onde procedemos ao visionamento dos filmes, agradecemos a colaboração inestimável em relação aos meios técnicos que pôs ao nosso dispor.

Agradecemos ainda o apoio do Dr. Francisco Reiner (Director do Museu do Mar) e dos Drs. Armando Almeida e Margarida Pinheiro que leram e discutiram o manuscrito.

(**) Etólogo, Docente no I. S. P. A.

(***) Colaborador do Museu do Mar — Cascais.

(****) Etólogo, Investigador no Departamento de Oceanografia e Pescas da Universidade dos Açores.

Com este trabalho pretendemos dar uma primeira contribuição para a caracterização quantitativa do padrão de actividades e organização dinâmica dos territórios nos machos parentais de *Parablennius pilicornis*. Trata-se de uma espécie sobre a qual se dispõe de informações muito escassas no que se refere à sua eto-ecologia, por isso decidimos introduzir algumas notas para caracterizar o comportamento dos adultos, em especial dos machos parentais (ver: *Etograma*).

Entre as poucas referências bibliográficas disponíveis saliente-se a de Almeida *et al.* (1980) que descreve a existência de variações nos padrões de coloração. Descrevem igualmente o aspecto dos ovos e fornecem dados relativos ao desenvolvimento embrionário. A própria ocorrência em águas portuguesas só foi estabelecida recentemente (Almeida *et al.*, *op. cit.*) embora se trate de uma espécie relativamente abundante abaixo da zona de rebentação.

MATERIAL E MÉTODOS

As observações na natureza foram efectuadas entre Março e Agosto de 1982 e entre Março e Outubro de 1983 em dois locais distintos: 1) S. Pedro do Estoril, na saliência rochosa conhecida como Pedra do Sal, e 2) Sesimbra no local conhecido como Piscina.

Foram realizados dois tipos de observação: 1) 50 horas de observação livres e com escafandro autónomo, que permitiram localizar ninhos, determinar o período de reprodução e caracterizar os padrões de comportamento da espécie e 2) 17 horas de observações sistemáticas com escafandro autónomo. Estas observações, que decorreram entre Junho e Julho de 1983, incidiram sobre seis territórios cujos machos apresentavam marcas individuais como cicatrizes e irregularidades no padrão de pigmentação. Nestas observações, cuja duração variou entre 10 e 20 minutos, cada território foi divi-

dido de acordo com o seguinte esquema (ver Fig. 2):

- (a) *H*. Cavidade que constitui o ninho. No caso de um dos machos que apresentava dois ninhos estes foram designados como *H1* e *H2*.
- (b) *A*. Área que circunda o ninho até uma distância aproximada de 10 cm.
- (c) *As*. Saliência da rocha dentro de *A* onde o peixe estabelecia um posto de sentinela.
- (d) *B*, *C*, *D* e *E*. Áreas circundando *A*, situadas entre os 10 e os 40 cm a partir do ninho e situadas respectivamente para baixo, para cima, para a direita e para a esquerda.
- (e) *F*. Todo o espaço exterior a estes limites.

Em cada observação os comportamentos, previamente listados e aos quais se tinha atribuído um código abreviado, eram anotados sequencialmente numa pauta para escrita sub-aquática bem como a área em que ocorreram. Para mais completa caracterização dos padrões de comportamento foram feitas observações em aquário e efectuados registos cinematográficos (54 minutos — Super 8) e em *video-tape* (90 minutos — Akai VT300) em especial de sequências de acasalamento e encontros agonísticos (Almada *et al.*, em preparação).

Com base nos registos das observações de campo foram computados os seguintes elementos:

1. Número total de comportamentos por ninho;
2. Número total de comportamentos por unidade de tempo (n.º total de comporta-

mentos por ninho/tempo total de observação por ninho);

3. Percentagem relativa de comportamentos em cada área, por ninho e para o conjunto das observações;

4. Número de visitas a cada área e média de comportamentos por visita, por ninho e para o conjunto das observações;

5. Estrutura do padrão de movimentação. Para este ponto utilizámos o seguinte procedimento: determinaram-se todos os trajectos delimitados pelas mudanças de área que foram classificados nas seguintes categorias:

(a) *movimentos centrais* efectuados entre *H* e *A*, *H* e *As* e *A* e *As*; (b) *movimentos radiais* efectuados entre qualquer das áreas contidas em *A* e *B*, *C*, *D*, *E* e *F*. Estes movimentos foram ainda classificados de acordo com a sua *orientação vertical* (por ex: $A \rightarrow C$, $C \rightarrow A$, etc.) ou com a sua *orientação transversal* (por ex: $A \rightarrow D$, $D \leftarrow A$). Os movimentos transversais foram ainda separados conforme atravessam todo o território (por ex: $D \rightarrow E$, $E \rightarrow D$, etc.) ou se limitam a um trajecto entre uma área central e uma periférica (por ex: $A \rightarrow D$, $D \rightarrow A$, etc.) (ver Fig. 2); (c) *movimentos tangenciais*, todos os que se efectuaram entre as zonas periféricas;

6. Estimativa da distância percorrida por unidade de tempo. Para este ponto utilizámos um procedimento baseado na atribuição convencional de valores numéricos aos trajectos efectuados de acordo com o Quadro VI. A soma total dos valores obtidos para o conjunto dos trajectos *sobre* o tempo total de observação fornece uma estimativa, ainda que grosseira deste parâmetro;

7. Foram ainda calculadas as percentagens relativas de diferentes classes de comportamento nas diferentes áreas.

RESULTADOS

1. ETOGRAMA

NA — designa as *natações* que o peixe realiza sem outra finalidade aparente que não seja o deslocar-se de um local para outro. A natação é do tipo anguiliforme, o que aliás é comum às restantes espécies da mesma família.

AG — *comportamentos agonísticos*. Foram reunidos neste grupo os seguintes comportamentos:

(a) *agressões assimétricas:*

1. *Investida*—natação rápida dirigida contra outro peixe, pode ou não chegar a haver contacto;

2. *Carga* — contacto violento de um peixe em relação a outro após uma investida;

3. *Dentada* — quando um peixe morde outro no corpo ou nas barbatana;

4. *Perseguição em círculo* — muitas vezes a partir de uma posição paralela um dos peixes vira a cabeça para a do outro que se desvia à medida que o primeiro roda no sentido de se aproximar cada vez mais;

5. *Perseguição* — o peixe que agride nada atrás do agredido que entretanto se pôs em fuga.

(b) *combates:*

1. *Combate de bocas* — dois peixes mordem-se na boca mutuamente, podendo manter-se ligados durante alguns segundos. Normalmente um deles procura desalojar o outro, puxando-o;

2. *Carrocel* — quando dois peixes se perseguem em círculo.

(c) *ameaças*:

1. *Baixar de cabeça*—o peixe que ameaça, normalmente virado de frente para o outro, inclina a cabeça para baixo e arqueia o corpo;

2. «*Nodding*» — o peixe levanta e baixa rapidamente a cabeça e, por vezes, a parte anterior do corpo, num ritmo e intensidade variáveis. É um comportamento também nitidamente dirigido a outro peixe;

3. *Meia torção* — neste comportamento, que ocorre normalmente durante encontros agonísticos entre dois peixes que se mantêm em posições relativas próximas, um dos peixes vira a cabeça para o outro. Este comportamento é nitidamente menos estereotipado que noutros blenídeos (Losey, 1976; Almada *et al.*, 1983);

4. *Abrir de boca* — um peixe abre a boca de forma muito pronunciada. É normalmente acompanhado de “*nodding*” e de ondulação lateral do corpo. É também orientado para outro peixe. Durante a execução deste comportamento o branco da garganta torna-se conspícuo;

5. *Pairar* — é um comportamento executado na presença de um conspécífico ou perante intrusos de outras espécies. A parte anterior do corpo é elevada de modo pronunciada em relação ao substrato com o qual pode formar um ângulo de 70°. Este comportamento é executado com a ajuda das peitorais que batem num ritmo intenso. Observa-se também ondulação da caudal. O peixe pode rodar sobre si próprio na vertical, ou avançar. A distância relativa a que é executado varia muito. Em muitas ocasiões o peixe mantém-se afastado do substrato podendo deslocar-se repetidamente em frente do outro nesta posição inclinada.

RO — reunimos sob esta designação todas as situações em que o peixe permanece *imobilizado fora do ninho*.

LP — *comportamentos de limpeza*:

1. *Escavação* — o peixe remove materiais do ninho, normalmente areia, com movimentos das peitorais e/ou da caudal.

2. *Remoção com a boca* — o peixe remove materiais e organismos de dentro da cavidade de nidificação, ou da área adjacente, com a boca. O material é *cuspidado* no exterior.

AL — distinguimos pelo menos três processos de *alimentação*:

1. *Pastar* — o peixe mordisca nas algas de queingere alguns pedaços após mastigar.

2. *Escavar* — o peixe escava na areia com as barbatanas levantando assim algum material e organismos dos quais se alimenta. Este comportamento é por vezes executado em *cooperação com sargos e salmonetes*.

3. *Caçar* — o peixe procura activamente junto ao substrato, cabeça inclinada, pequenos organismos (isópodes e pequenos crustáceos provavelmente). Ao encontrar um investe sobre ele rapidamente e recua um pouco. Este comportamento foi também observado em *P. ruber*. (nossas observações).

CH — *coçar* — natação em que o peixe roça lateralmente, num impulso rápido, uma parte do corpo num elemento do substrato.

Comportamentos parentais

Só encontramos uma vez nesta espécie os comportamentos de ventilação tão frequentes nos machos de outros blenídeos (Wickler, 1957; Fishelson, 1963; Almada *et al.*, 1983; Santos, 1985). A principal actividade realizada no ninho, além da limpeza dos ovos com a boca, é um movimento em que o peixe, ondulando o corpo, roça a parte ventral sobre a massa de ovos à medida que se desloca.

Comportamentos sexuais

Os comportamentos sexuais observados incluem, no macho:

1. *Estremecer* — semelhante ao observado em muitos outros teleósteos.

2. *Pulo* — o peixe efectua uma elevação muito brusca mantendo apenas a extremidade posterior apoiada no substrato. É efectuado muitas vezes quando a fêmea se encontra no ninho ou prestes a entrar.

3. *Condução* («leading») — quando a fêmea se encontra ainda no exterior do ninho o peixe pode nadar alternadamente do ninho para a fêmea regressando em seguida ao ninho. O movimento pode ser repetido várias vezes e o peixe pode efectuar agressões de muito baixa intensidade sobre a fêmea. Se a corte tiver êxito a fêmea vai sendo conduzida por este processo até ao ninho onde entra. Após a entrada no ninho o macho pode permanecer com ela no interior ou manter-se nas imediações, entrando e saindo frequentemente. Durante a fase da desova que pode durar várias dezenas de minutos o macho pula e estremece repetidas vezes e nas suas permanências no ninho roça-se e estremece sobre os locais em que a fêmea esteve imediatamente antes. Deve ser este o processo que conduz à fecundação.

2 — OS NINHOS E A ÉPOCA DE REPRODUÇÃO

Durante as nossas observações *P. pilicornis* ocorreu em condições ecológicas correspondentes às descritas por Almeida *et al.* (1980).

É interessante notar que, embora os peixes não parentais ocorram com frequência em zonas bem iluminadas, os ninhos eram constituídos por cavidades nas paredes verticais da rocha, localizados em zonas sombrias muitas vezes no meio de povoamentos de laminária.

As observações efectuadas sugerem que a época de reprodução se estende de princípios de Maio a finais de Julho⁽¹⁾.

Observámos três machos que no seu território cuidavam de dois ninhos separados entre si de 2/3 cm (um) e de 10/20 cm (dois). Tanto quanto sabemos estes casos nunca foram descritos para outros blenídeos.

Todos os ninhos à excepção de um eram cavidades profundas. O ninho 5 era constituído por uma fenda sem tecto definido.

3 — ORGANIZAÇÃO DOS TERRITÓRIOS

3.1. — Frequências relativas das actividades e distribuição por áreas

3.1.1. A maioria dos machos são mais activos na zona A do território do que nas zonas exteriores (B-C-D-E). As percentagens para aquela zona, não tendo em consideração as actividades dentro do ninho, são para os machos 3, 4, 5, e 7, respectivamente, 61.90%, 55.47%, 52.99% e 53.59%. Apenas no macho 2 a percentagem é mais elevada nas zonas exteriores, sendo de 57.72%.

É de salientar neste ponto que do total de 383 comportamentos computados para a zona A dos distintos territórios 41.78% ocorrem na As. As percentagens por território na zona As são as seguintes: TR 2: 32.20%; TR 3: 46.15%; TR 4: 47.34%; TR 5: 54.93%; TR 7: 32.14%.

Em termos de classe de actividades as percentagens são as seguintes: NA: 43.75%; RO: 34.38%; AG: 7.50%; LP: 6.88%; AL: 6.88% e CH: 0.63%.

3.1.2. A zona exterior mais frequentada pelo macho 2 é a zona C com 51.16%. Na

⁽¹⁾ Observações efectuadas em 1986, em S. Pedro do Estoril, indicaram que alguns machos cuidavam de ovos durante a 1.^a quinzena de Agosto.

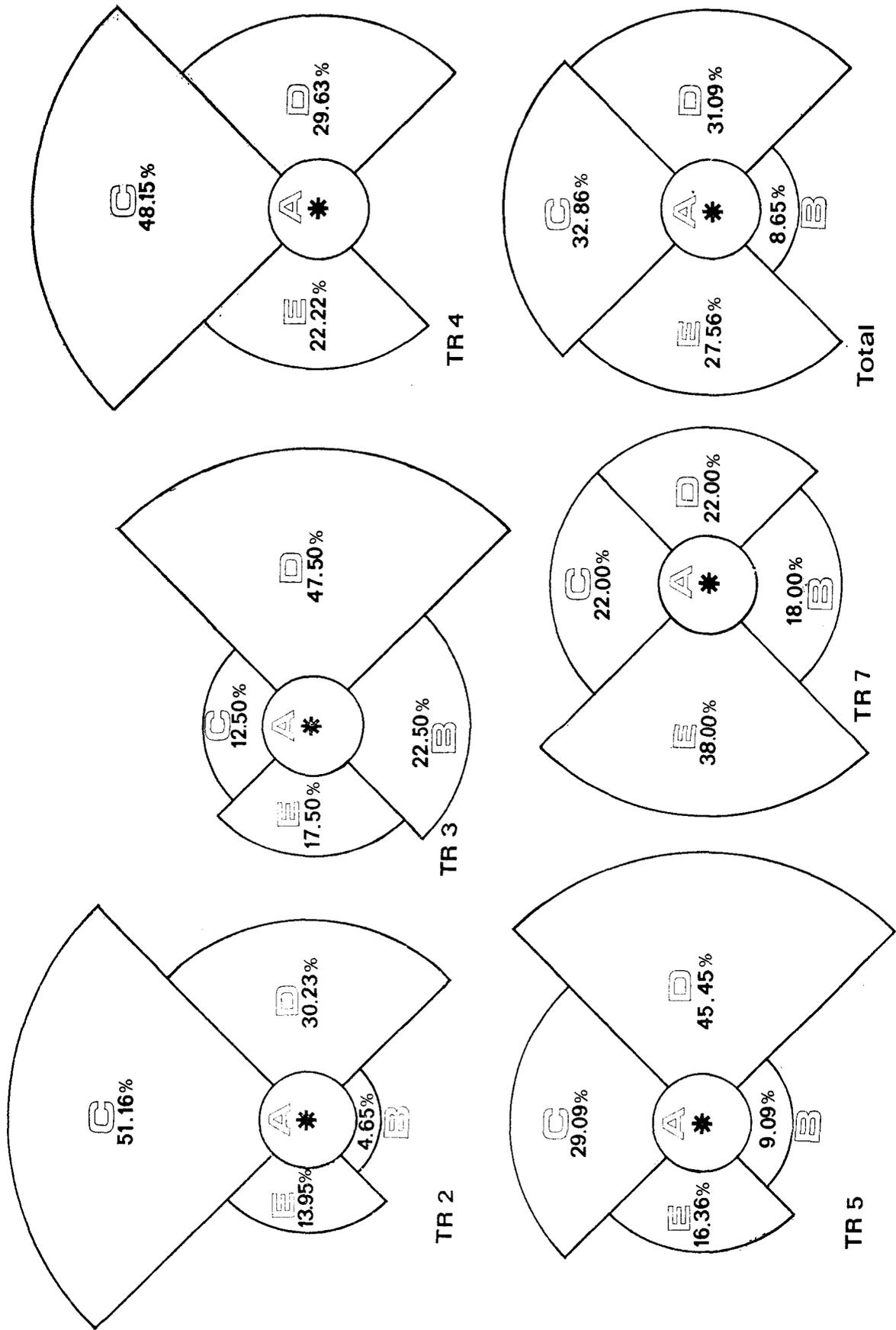
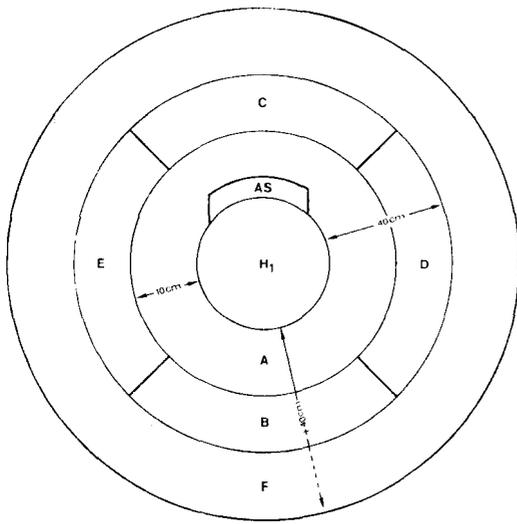
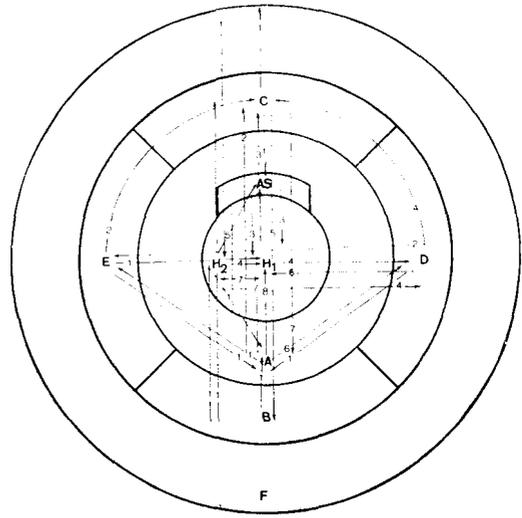


FIG. 1

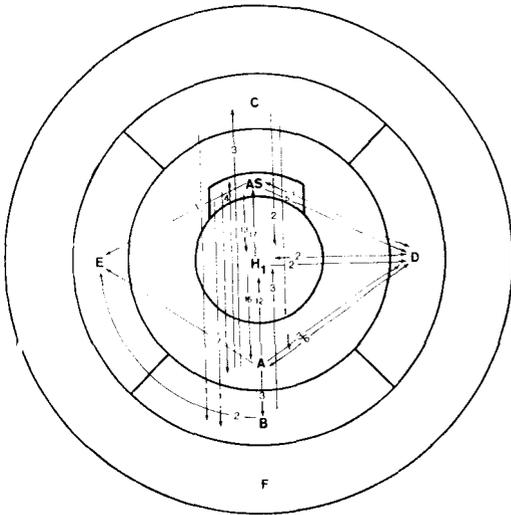
Percentagens relativas das actividades nas zonas exteriores (B-C-D-E) dos diferentes territórios e para o conjunto dos territórios (TOTAL). As áreas dos arcos correspondem às percentagens das actividades para respectivas zonas



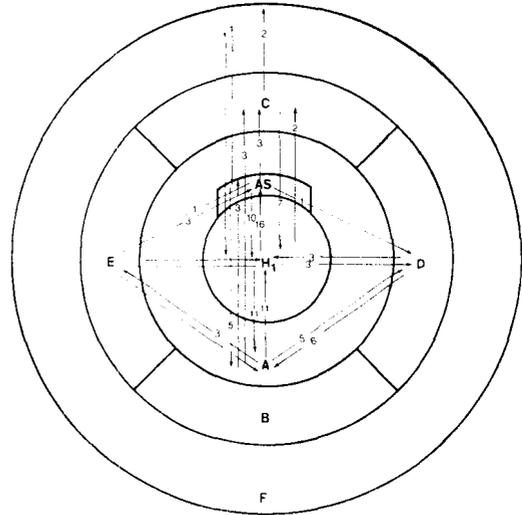
ESQUEMA GERAL DOS TERRITÓRIOS



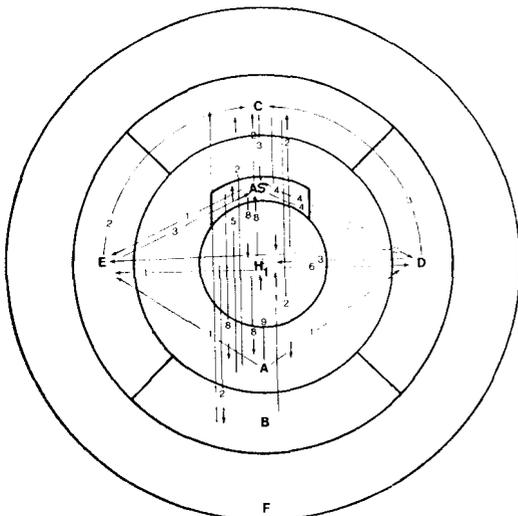
TR 2



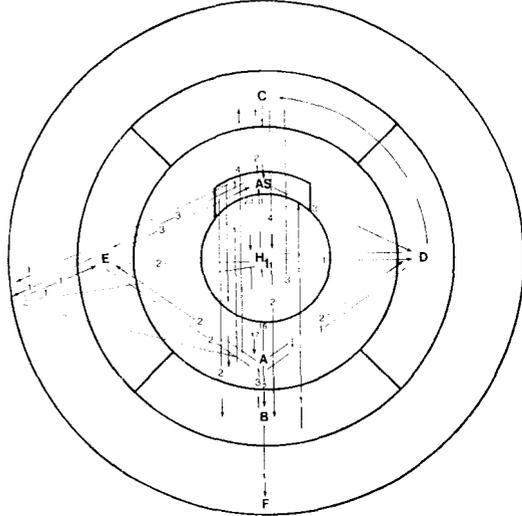
TR 3



TR 4



TR 5



TR 7

FIG. 2 — Esquema geral dos territórios e tipos de movimentos entre áreas e suas frequências para cada território (não está à escala).

QUADRO I

Ocorrências de comportamentos por zonas e por território. São fornecidas também as frequências totais por território, por zonas para o conjunto dos territórios, por zonas centrais (Θ) e por zonas exteriores (Δ). f — frequências. TR — território

TR \ ZONAS	2		3		4		5		7		TOTAL	
	f	%	f	%	f	%	f	%	f	%	f	%
H ₁	25	17.1	75	48.7	66	35.3	55	35.9	177	59.2	398	42.4
H ₂	30	20.5	—	—	—	—	—	—	—	—	30	3.2
AS	18	12.3	23	14.9	32	17.1	25	16.3	52	17.4	150	16.0
A	15	10.3	28	18.2	32	17.1	32	20.9	33	11.0	140	14.9
Θ	88	60.2	126	81.9	130	69.5	112	73.1	262	87.6	718	76.5
B	1	0.7	9	5.8	0	0.0	2	1.3	6	2.0	18	1.9
C	34	23.3	2	1.3	27	14.4	15	9.8	8	2.7	86	9.2
D	12	8.2	14	9.1	13	7.0	20	13.1	6	2.0	65	6.9
E	10	6.8	2	1.3	12	6.4	4	2.6	15	5.0	43	4.6
F	1	0.7	1	0.7	5	2.7	—	0.0	2	0.7	9	1.0
Δ	58	39.7	28	18.2	57	30.5	41	26.8	37	12.4	221	23.5
Total	146		154		187		153		299		939	

QUADRO II

Média de comportamentos por minuto (\bar{X}) e por território para o macho parental respectivo. * Comportamentos, incluindo movimentos de rotação entre áreas e movimentos de entrada no ninho.

TR	Tempo Obs.	Comp.* f	\bar{X} Comp./Min.
2	90	276	3.1
3	80	287	3.6
4	71	323	4.5
5	60	267	4.5
7	100	469	4.7
Total	401	1622	4.0

QUADRO III

Número de visitas por zonas dos territórios (f) e percentagens respectivas (ver legenda Quadro I)

TR ZONAS	2		3		4		5		7		TOTAL	
	f	%	f	%	f	%	f	%	f	%	f	%
H ₁	26	23.9	37	33.3	35	32.4	27	26.7	56	35.9	181	30.9
H ₂	16	14.7	—	—	—	—	—	—	—	—	16	2.7
AS	9	8.3	22	19.8	23	21.3	24	23.8	39	25.0	117	20.0
A	19	17.4	28	25.2	25	23.1	19	18.8	30	19.2	121	20.7
Θ	70	64.3	87	78.4	83	76.9	70	69.3	125	80.1	435	74.4
B	2	1.8	5	4.5	0	0.0	2	2.0	6	3.8	15	2.6
C	17	15.6	4	3.6	9	8.3	12	11.9	8	5.1	50	8.5
D	15	13.8	10	9.0	9	8.3	12	11.9	6	3.8	52	8.9
E	4	3.7	4	3.6	5	4.6	5	5.0	8	5.1	26	4.4
F	1	0.9	1	1.0	2	1.9	0	0.0	3	1.9	7	1.2
Δ	39	35.8	24	21.6	25	23.1	31	30.7	31	19.9	150	25.6
Total	109		111		108		101		156		585	

QUADRO IV

Média de comportamentos por visita (\bar{X}) para cada zona dos diferentes territórios e por cada zona no conjunto dos territórios (Total)

TR AREAS	\bar{X}					\bar{X} TOTAL
	2	3	4	5	7	
H ₁	0.9	2.0	1.9	2.0	3.2	2.0
H ₂	1.9	—	—	—	—	1.9
AS	2.0	1.0	1.4	1.0	1.3	1.3
A	0.8	1.0	1.3	1.7	1.1	1.2
Θ	1.4	1.3	1.5	1.6	2.1	1.6
B	0.5	1.8	0.0	1.0	1.0	0.9
C	2.0	0.5	3.0	1.3	1.0	1.6
D	0.8	1.4	1.4	1.7	1.0	1.3
E	3.5	0.5	2.4	0.8	1.9	1.8
F	1.0	1.0	2.5	0.0	0.7	1.0
Δ	1.6	1.0	1.9	1.2	1.2	1.4

QUADRO V

Frequências (f) dos diferentes tipos de movimento para cada território e para o conjunto dos territórios (definições em MATERIAL E MÉTODOS).

TR TIPOS DE MOVIMENTO	2		3		4		5		7		TOTAL		% ∅
	f	%	f	%	f	%	f	%	f	%	f	%	
RADIAIS centrais (total)	38	37.3	63	59.4	57	55.3	45	46.4	91	62.3	294	53.1	
A ↔ H	17	16.7	28	26.4	22	21.4	17	17.5	33	22.4	117	21.1	
A ↔ As	0	0.0	5	4.7	8	7.8	13	13.4	2	1.4	28	5.1	
As ↔ H	10	9.8	30	28.3	27	26.2	16	15.5	56	38.3	138	24.9	
H ₁ ↔ H ₂	11	10.8	—	—	—	—	—	—	—	—	11	1.9	
RADIAIS periféricos (total)	58	56.9	40	37.7	46	4.7	47	48.5	54	37.0	245	44.2	
» verticais ↔ C	26	25.4	8	7.5	19	18.4	16	16.5	15	10.3	84	15.2	
↔ B	3	2.9	8	7.5	0	0.0	3	3.1	12	8.2	26	4.7	
B ↔ C	1	1.0	0	0.0	0	0.0	1	1.0	0	0.0	2	0.4	0.4
» transversais ↔ D	23		19	17.9	17	16.5	19	19.6	10	6.8	88	15.9	
↔ E	3	2.9	5	4.7	10	9.7	6	6.2	17	11.6	41	0.4	
D ↔ E	2	2.0	0	0.0	0	0.0	2	2.1	0	0.0	4	0.7	0.7
TOTAL	96	94.1	103	97.2	103		92	94.8	145	99.3	539	97.3	
TANGENCIAIS	6	5.9	3	2.8	0		5	5.2	1	0.7	15	2.7	
TOTAL	102		106		103		97		146		554		1.1

QUADRO VI

(a) Distâncias convencionais para cada percurso entre zonas. (b) Distância percorrida por cada peixe durante o tempo total de observação e média da distância percorrida por minuto.

(a)

DISTÂNCIAS CONVENCIONAIS:

A ↔ H; As ↔ H; A ↔ S	→	5 cm
H ₁ — H ₂	→	20 cm
A ↔ (B, C, D, E)	→	20 cm
H ↔ (B, C, D, E)	→	20 cm
B ↔ C; D ↔ E	→	50 cm
F ↔ (B, C, D, E)	→	20 cm
As; A ↔ F	→	40 cm
H → F	→	45 cm
TANGENCIAIS	→	37.4 cm

(b)

TR	DISTANCIA (cm)	TEMPO (minut.)	\bar{X} (cm)
2	2047.4	90	22.7
3	1217.2	80	15.2
4	1330.0	71	18.7
5	1432.0	60	23.9
7	1622.4	100	16.2

zona D ocorrem 30.23% das actividades deste macho e nas zonas B e E, 4.65% e 13.95%, respectivamente (Fig. 1: TR 2).

No macho 4 a zona exterior mais frequentada é também a zona C, enquanto que em D e E as percentagens são de 29.63% e 22.22% respectivamente. Na zona B a actividade é nula (Fig. 1: TR 4).

Nos machos 3 e 5 a zona mais frequentada é a zona D com 47.50% e 45.45% para cada um deles. Nas zonas B, C, e E as percentagens são. 22.50%, 12.50% e 17.50% (TR 3) e 9.09%, 29.09% e 16.36% (Tr 5) respectivamente (Fig. 1).

No macho 7 a zona mais frequentada é a zona E (38.00%) e a menos frequentada é a zona B (18.00%). Nas zonas C e D a percentagem é de 22.00% em cada uma delas (Fig. 1: Tr 7).

Considerando o conjunto dos territórios, verificámos que a zona mais frequentada é a zona B com 8.65% (Fig. 1: total).

Estes dados parecem confirmar, também para esta espécie, a estrutura excêntrica do território já descrita para espécies desta família por Heymer e Ferret, 1976 (*P. rouxi*), Almada *et al.*, 1983 (*Coryphoblennius gale-rita*) e Santos, 1985 (*P. sanguinolentus*).

3.2. — Padrão das visitas e estrutura do padrão de movimentação

3.2.1. O Quadro 1 fornece as frequências e as percentagens de todos os comportamentos observados nas zonas demarcadas dos territórios.

O Quadro II fornece a média de comportamentos por unidade de tempo (minuto) calculada do modo referido em *Material e Métodos*.

3.2.2. O Quadro III fornece as frequências e as percentagens de visitas dos machos parentais por zonas demarcadas dos territórios.

O Quadro IV fornece a média de comportamentos realizados em cada visita. Por vi-

sita entende-se o tempo de permanência numa zona após deslocação de outra zona para essa.

3.2.3. O Quadro V resume as frequências, e respectivas percentagens, de cada tipo de movimento (ver definição em *Material e Métodos*) dentro dos territórios. A Fig. 2 fornece a ilustração gráfica deste Quadro.

O Quadro VI dá a distância percorrida por cada macho durante o tempo total de observação, assim como a distância média percorrida por minuto.

3.3. — Padrões de distribuição de algumas actividades

As Fig. 3 e 4 resumem os padrões de distribuição das actividades em zonas distintas nos territórios parentais (ver legenda).

Passamos, no entanto, a fornecer dados — mais pormenorizados. As percentagens foram calculadas na base das frequências das seis classes de comportamentos e actividades consideradas mais salientes (ver: *Etograma*). Não foram considerados os comportamentos de cuidados parentais já que, ocorrendo basicamente dentro das cavidades de nidificação, a sua computação não preenche o rigor desejável.

NA — as natações constituem a classe de actividades mais frequente, no conjunto das seis classes consideradas, com uma percentagem de 36.55%.

Representam 46.98% das actividades do macho 2, 50.48% das do macho 3, 32.12% das do macho 4, 36.57% das do macho 5 e 26.76% das do macho 7.

Apresentam os seguintes padrões de distribuição nas distintas zonas dos territórios: TR 2: 47.14% na zona A e 52.86% nas zonas exteriores; TR 3: 62.36% na zona A e 37.74% nas zonas exteriores; TR 4: 63.64% na zona A e 36.36% nas zonas exteriores;

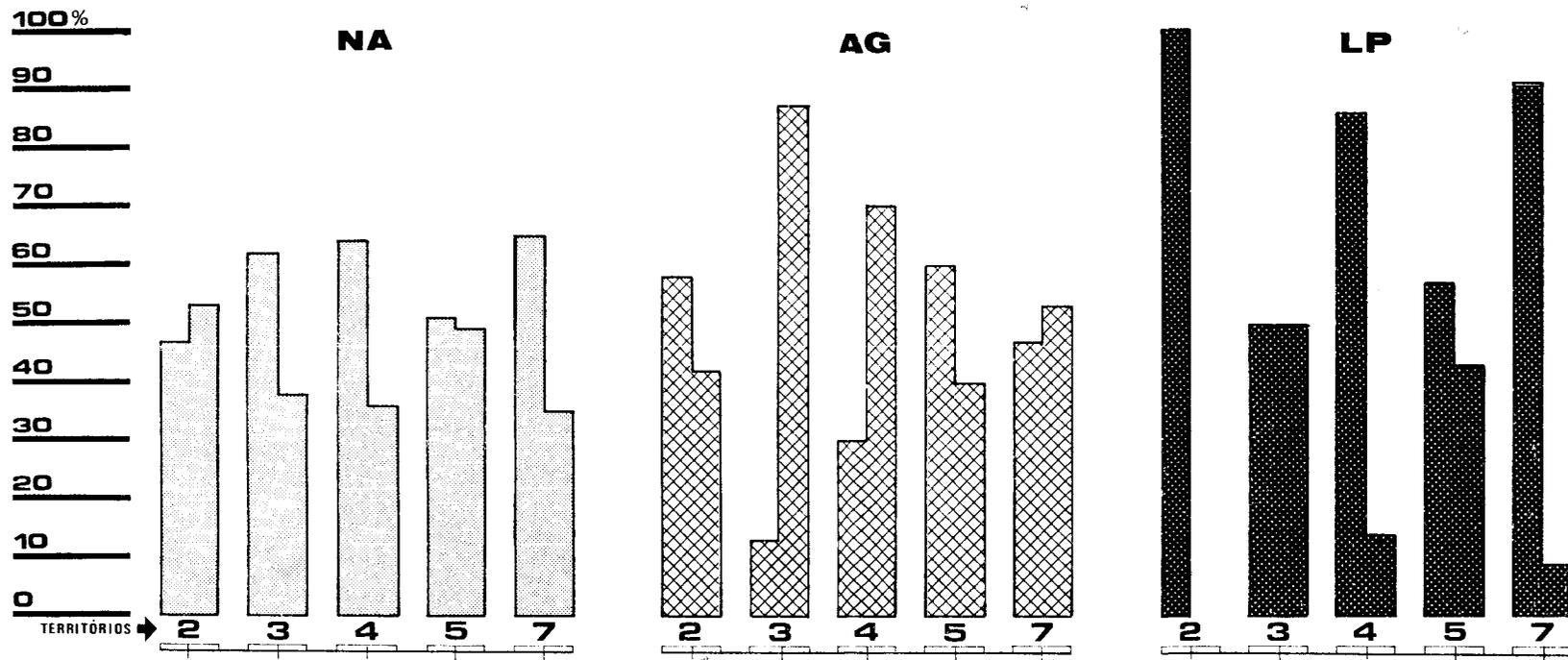


FIG. 3

Percentagens comparadas por classes de actividades na bona A + ninho (parte esquerda da coluna) e nas zonas exteriores (parte direita da coluna).
 NA — natação; AG — comportamentos agonísticos; LP — comportamentos de limpeza.

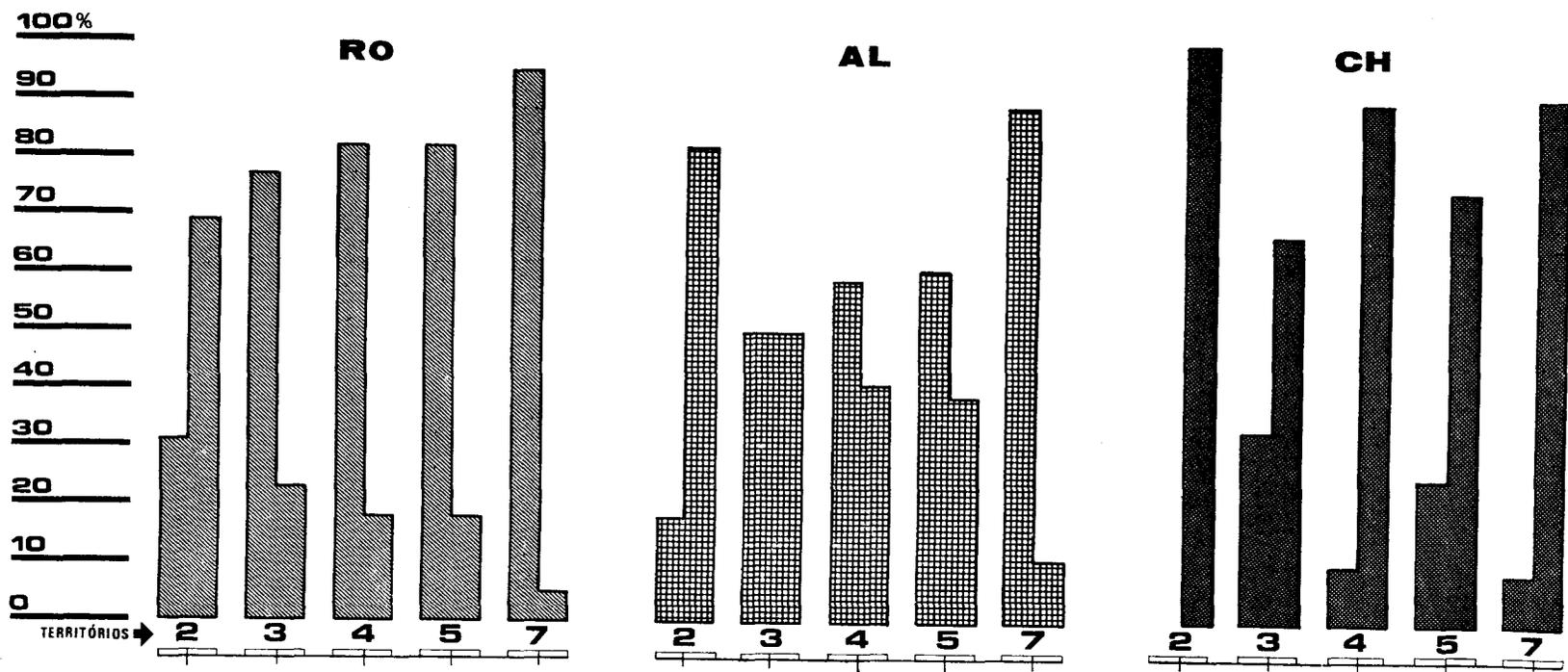


FIG. 4

Percentagens comparadas por classes de actividades na zona A + ninho (parte esquerda da coluna) e nas zonas exteriores (parte direita da coluna).
 RO — imobilizado no exterior do ninho; AL — alimentação; CH — coçar.

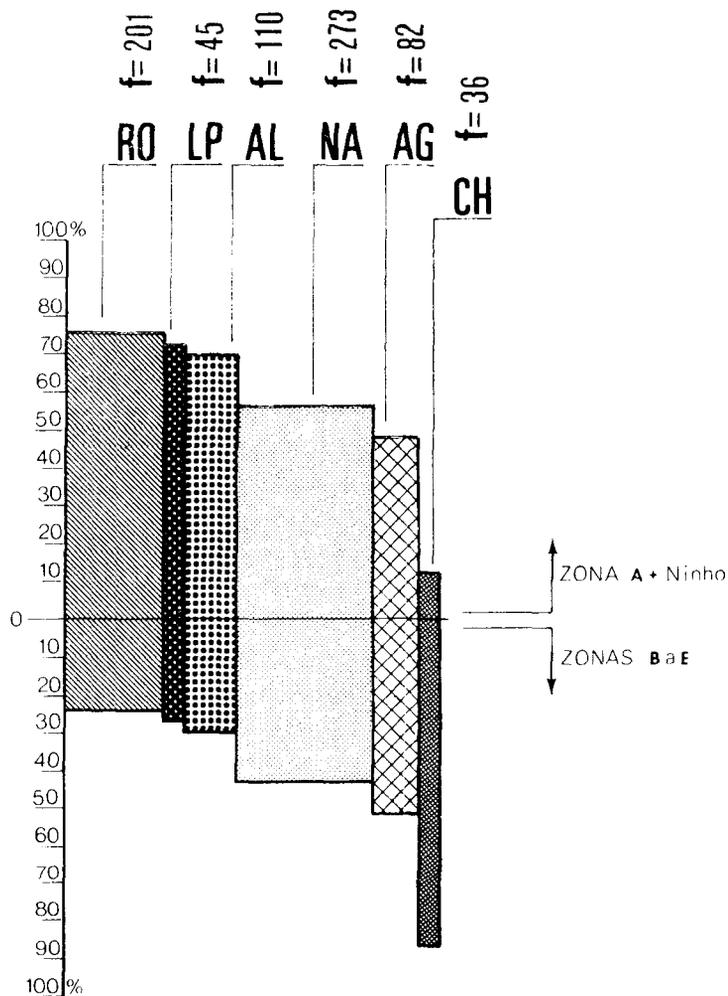


FIG. 5

Percentagens relativas das diferentes classes de actividades (abcissa) e percentagens relativas para cada classe de actividades na zona A + ninho e nas zonas exteriores (B a E) (ordenadas). Estes dados dizem respeito às observações nos cinco territórios. São fornecidas as frequências (f) por classe de actividades.

TR 5: 51.02% na zona A e 48.98% nas zonas exteriores; TR 7: 64.91% na zona A e 35.09% nas zonas exteriores (Fig. 3).

AG — os comportamentos agonísticos constituem 10.98% das actividades no conjunto dos 5 machos.

Representam 14.09%, 7.62%, 10.95%, 7.46% e 8.92% das actividades dos machos 2, 3, 4, 5 e 7, respectivamente.

Apresentam os seguintes padrões da distribuição nas distintas zonas dos territórios:

TR 2: 12.05% no ninho, 38.18% na zona A e 42.86% nas zonas exteriores; TR 3: 12.50% na zona A e 87.50% nas zonas exteriores; TR 4: 30.00% na zona A e 70.00% nas zonas exteriores; TR 5: 10.00% no ninho, 50.00% na zona A e 40.00% nas zonas exteriores; TR 7: 21.05% no ninho, 26.32% na zona A e 52.63% nas zonas exteriores (Fig. 3).

No conjunto dos cinco territórios os comportamentos agonísticos são relativamente mais frequentes nas zonas exteriores onde

ocorrem numa percentagem de 51.22 % (Fig. 5).

LP — os comportamentos de limpeza representam apenas 6.02 % no conjunto das seis actividades computadas.

Correspondem a 2.68 % das actividades do macho 2, 1.98 % das do macho 3, 5.11 % das do macho 4, 5.67 % das do macho 5 e 5.16 % das do macho 7.

Apresentam os seguintes padrões distribuição nos territórios: *TR 2*: 100 % na zona A; *TR 3*: 50.00 % na zona A e 50.00 % nas zonas exteriores; *TR 4*: 42.86 % no ninho, 42.86 % na zona A e 14.29 % nas zonas exteriores; *TR 5*: 23.81 % no ninho, 33.33 % na zona A e 42.86 % nas zonas exteriores; *TR 7*: 54.55 % no ninho, 36.36 % na zona A e 9.09 % nas zonas exteriores (Fig. 3).

As *LP* constituem uma classe de actividades mais características das zonas centrais do território ocorrendo aí 73.33 % das vezes.

RO — as imobilizações fora do ninho, que ocorrem numa percentagem muito superior na zona A (75.12%) em comparação com as zonas exteriores, representam 26.91 % do total das actividades computadas.

Representam 26.17 %, 33.33 %, 28.47 %, 20.90 % e 28.17 % no conjunto dos vários tipos de actividades dos machos 2, 3, 4, 5, e 7, respectivamente.

Apresentam-se distribuídas do seguinte modo nos diferentes territórios: *TR 2*: 30.77 % na zona A e 60.23 % nas zonas exteriores; *TR 3*: 77.14 % na zona A e 22.86 % nas zonas exteriores; *TR 4*: 82.05 % na zona A e 17.95 % nas zonas exteriores; *TR 5*: 82.14 % na zona A e 17.86 % nas zonas exteriores; *TR 7*: 95.00 % na zona A e 5.00 % nas zonas exteriores (Fig. 4).

AL — apenas 30.00 % das actividades relacionadas com a alimentação, que representam 14.73 % do total, ocorrem nas zonas exteriores.

Representam 7.38 %, 3.81 %, 16.06 %, 13.43 % e 25.82 % das actividades dos machos 2, 3, 4, 5, e 7, respectivamente.

Apresentam as seguintes distribuições nos territórios *TR 2*: 18.18 % no ninho e 81.82 % nas zonas exteriores; *TR 3*: 50.00 % na zona A e 50.00 % nas zonas exteriores; *TR 4*: 13.64 % no ninho, 45.45 % na zona A e 40.91 % nas zonas exteriores; *TR 5*: 5.56 % no ninho, 55.56 % na zona A e 38.89 % nas zonas exteriores; *TR 7*: 74.55 % no ninho, 14.5 % na zona A e 10.91 % nas zonas exteriores (Fig. 4).

CH — corresponde a 4.82 % do total das actividades. Ocorre com uma frequência relativa francamente mais elevada nas zonas exteriores (86.11 % das ocorrências) (Fig. 5).

Representa 2.68 %, 2.86 %, 7.30 %, 5.97 % e 5.16 % das actividades dos machos 2, 3, 4, 5 e 7, respectivamente.

Apresenta a seguinte distribuição nos territórios: *TR 2*: 100 % nas zonas exteriores; *TR 3*: 33.33 % na zona A e 66.67 % nas zonas exteriores; *TR 4*: 10.00 % no ninho e 90.00 % nas zonas exteriores; *TR 5*: 12.50 % no ninho, 12.50 % na zona A e 75.00 % nas zonas exteriores; *TR 7*: 9.09 % na zona A, e 90.91 % nas zonas exteriores (Fig. 4).

DISCUSSÃO

1. Padrões de comportamento

1.1. Na maioria dos blenídeos a locomoção faz-se predominantemente por pequenos saltos em que o peixe descola do fundo com um impulso dos barbatanas peitorais e se deixa cair, em seguida, um pouco à frente (Gibson, 1969). A natação propriamente dita restringe-se em geral a situações em que o peixe efectua deslocamentos muito rápidos e/ou por distâncias maiores, como nas perseguições. A locomoção aos saltos ocorre em distintas linhas filogenéticas dentro da família, nomeadamente em *Coryphoblennius galerita* (Almada *et al.*, 1983), *Parablennius sanguinolentus* (Santos, 1985), *Lipophrys pholis* e mesmo em várias espécies relacionadas com os blenídeos.

P. pilicornis não só não usa este modo de locomoção, como parece nadar por períodos mais longos e com movimentos aparentemente mais suaves e compassados. Ao nadar junto às paredes verticais mantém-se de ventre voltado para baixo, o que equivale por vezes a nadar a alguns metros do fundo. Sugerimos que estas particularidades devem estar relacionadas com o facto de se tratar de uma espécie que vive abaixo da zona da rebentação. Almeida *et al.* (1980) referem a sua ocorrência até, pelo menos, 18 metros de profundidade.

Vários autores (p. ex.: Mayer, 1970, e Zander, 1972) têm chamado a atenção para o forte desenvolvimento dos raios das barbatanas e a ocorrência de ganchos em espécies de blenídeos que colonizam ambientes de forte hidrodinamismo, e têm relacionado estes caracteres com os comportamentos que permitem aos peixes resistir às ondas, agarrando-se às rochas. Em contraste Heymer e Zander (1975) referem que *Parablennius rouxi*, espécie que, tal como *P. pilicornis*, coloniza águas relativamente profundas, apresenta barbatanas de estrutura delicada sem os ganchos característicos das espécies litorais. Pensamos que as particularidades que se observam na locomoção de *P. pilicornis* são a manifestação a nível comportamental do mesmo processo de divergência que se observa no plano anatómico entre espécies que vivem na zona da rebentação e espécies que ocorrem em águas mais profundas. Seria por isso interessante dispor de informações detalhadas sobre a anatomia desta espécie.

1.2. Considerações da mesma ordem podem fazer-se a propósito do padrão de ameaça a que chamamos *pairar*. A maioria dos blenídeos investigados efectua movimentos-sinais que, apesar das numerosas variações entre espécies, têm como traço muito comum o facto de serem executados com o animal assente no substrato ou muito perto dele. Normalmente é a cabeça e a parte anterior do corpo que efectuam movimentos

verticais e/ou laterais. Em concordância com este tipo de comportamento, as marcas com funções comunicativas tendem a concentrar-se na cabeça e os movimentos dos olhos adquirem considerável importância na comunicação. Entre os numerosos exemplos podem referir-se *Salaria fluviatilis* (Wickler, 1957), *Salaria pavo* (Fishelson, 1963), várias espécies de *Hypsoblennius* (Losey, 1976, *Lipophrys pholis* (Gibson, 1968), *L. canavae* (Abel, 1964), *Coryphoblennius galerita* (Almada *et al.*, 1983). Esta convergência nos movimentos-sinais parece estar estreitamente relacionada com as restantes particularidades etológicas e morfológicas de peixes especializados na colonização de biótopos sujeitos a forte hidrodinamismo e com substrato rochoso. Os movimentos podem fazer-se com o corpo abrigado numa cavidade e não exigem perda de contacto com o substrato, o que é importante em peixes que vivem em águas agitadas e dependem da capacidade de se prenderem às rochas para se manterem em lugar determinado. Finalmente, conciliam-se facilmente com o esquema de protecção contra os predadores que depende da camuflagem e do desaparecer rapidamente num esconderijo onde o animal se imobiliza.

P. pilicornis embora também apresente movimentos-sinais da mesma ordem, como o *pulo*, o «*nodding*», o *abrir de boca* e o *baixar de cabeça*, utiliza com grande frequência, como padrão de ameaça, o comportamento a que chamamos *pairar*. Esta ameaça é efectuada com o peixe afastado do substrato e em movimento, podendo o peixe *pairar* efectuando repetidos trajectos em que passa em frente de outros peixes, mantendo-se assim por mais de um minuto. É portanto a superfície lateral que é exibida, o que se aproxima um pouco das exibições laterais de peixes nadadores mais activos e que se mantêm mais facilmente em suspensão na água, como os ciclídeos. Parece-nos plausível supor que este tipo de ameaça reflète o mesmo esquema geral de adaptação

a ambientes situados nitidamente abaixo da zona de rebentação e está em estreita relação com o modo de locomoção atrás referido. O facto de *P. pilicornis* poder estabelecer os seus territórios em paredes verticais e de os vigiar frequentemente do exterior do ninho, deve estar igualmente em concordância com o grande desenvolvimento da natação e a modalidade de ameaça que temos vindo a discutir.

1.3. Outra particularidade etológica que distingue *P. pilicornis* da maioria dos blenídeos é a aparente ausência de ventilação parental. A maioria das espécies desta família ventila os ovos com as barbatanas peitorais e a caudal. No género *Tripterygion*, Wirtz (1978) refere que as espécies que nidificam em superfícies expostas, como *T. tripteronotus*, não ventilam, mas *T. melanurus*, que nidifica em cavidades, o faz. A ventilação é particularmente importante em espécies que vivem em águas que permanecem estagnadas ou em que, por outras razões, as concentrações de oxigénio se tornam muito baixas, como ocorre com frequência nas poças interditaís. A ausência de ventilação em *P. pilicornis* pode estar relacionada com a sua ocorrência em águas constantemente renovadas e não sujeitas a sobreaquecimento. Almeida *et al.* (1980) referem os seguintes valores respectivamente para os diâmetros horizontal e vertical dos ovos: 0.76-0.79 mm, e 0.69-0.72 mm. Referem ainda que as larvas nascem num estado atrasado de desenvolvimento e apresentam um comprimento máximo de 2.6 mm. Estes valores significam que, nos ovos desta espécie, a relação superfície/volume é bastante maior do que nos de outros blenídeos e que as trocas gasosas com a água devem ser mais fáceis. A ausência de ventilação pode estar relacionada igualmente com este fenómeno. Seria interessante testar a hipótese de os ovos desta espécie apresentarem membranas menos espessas e mais permeáveis ao oxigénio que os ovos de blenídeos interditaís, frequentemente sujeitos a períodos de emer-

são. Pensamos, em todo o caso, que o prosseguimento de estudos comparativos sobre a presença ou ausência de ventilação e a sua possível relação quer com as condições ecológicas, quer com a estrutura e dimensão dos ovos, seria do maior interesse.

2. Organização dos territórios

2.1. Apesar de no seu esquema geral a organização dos territórios seguir o padrão comum dos blenídeos, há três particularidades notáveis: 1) a existência de territórios com dois ninhos; 2) o elevado número de permanências fora do ninho, embora perto dele (zona A) e 3) a existência de um posto de guarda (que designámos por *As*).

Estas particularidades, muito invulgares nos blenídeos parecem estar relacionadas com as características eco-etológicas atrás discutidas, em particular o maior desenvolvimento da natação e a simplificação dos comportamentos parentais. Nos blenídeos litorais a ventilação consome grande quantidade de tempo e energia. A sua ausência deve permitir que o peixe passe mais tempo fora do ninho e vigie o território de uma posição exterior.

Em termos evolutivos, a existência de dois ninhos no território só é viável se os custos com a defesa de ambos não forem incompatíveis com as exigências de tempo impostas pelos cuidados parentais. Se o esforço requerido para manter dois ninhos se traduzir por cuidados parentais insuficientes, não só esse investimento extra não terá contrapartida em termos de sucesso reprodutor, como pode acabar por pôr em perigo a sobrevivência de ambas as massas de ovos. Numa espécie em que os cuidados parentais são reduzidos pela ausência de ventilação e em que a vigilância se pode fazer do exterior, a posse de dois locais de desova pode tornar-se compensadora. Nas espécies litorais com grandes necessidades de ventilação e menos liberdade de movimentos no exterior

do ninho e/ou com menos possibilidades de vigilância a partir de posições exteriores, parece muito menos provável a ocorrência de territórios com mais de um ninho.

2.2 O território dos machos parentais de *P. pilicornis*, além de conter o ninho ou ninhos, parece assegurar a alimentação ao peixe pelo menos durante a época de reprodução. A frequência elevada das actividades alimentares no conjunto das actividades e o facto de os intrusos serem sistematicamente expulsos, apoia nitidamente esta asserção. Já Santos (1985) chegou a conclusões semelhantes para *P. sanguinolentus*. Qazim (1957) refere que os machos parentais de *L. pholis* apresentam o estômago quase vazio e contendo alguns ovos, provavelmente retirados do próprio ninho. Observações deste tipo fazem pensar que, para os machos parentais de muitos blenídeos, os custos energéticos da protecção dos ovos são extremamente pesados. A existência de espécies como *P. pilicornis* que se alimentam activamente no território, faz pensar que os balanços energéticos das actividades parentais das diferentes espécies podem variar drasticamente em relação com as suas diferenças eco-etológicas.

2.3. Finalmente, a análise dos trajectos efectuados revela outra particularidade da estratégia que preside à organização dos territórios nesta espécie. Os movimentos tangenciais têm uma frequência muito baixa e as visitas a áreas periféricas são quase sempre intercaladas com visitas às áreas centrais, o que é atestado pela baixa frequência dos movimentos que atravessam todo o território e pelo facto de a maioria dos movimentos que incluem uma área periférica incluírem também uma área central. Neste plano, é igualmente interessante constatar que embora as visitas a áreas centrais sejam muito mais numerosas que as visitas a áreas periféricas, o número de comportamentos por visita é próximo, e mesmo por vezes superior, nestas últimas áreas (Quadro V), o que parece indicar que o

peixe efectua visitas às zonas mais exteriores em relação com diversas actividades específicas e que são relativamente raros os movimentos para a periferia e exclusivamente relacionados com o patrulhamento.

Parece haver assim um comportamento que permite ao peixe visitar as diferentes áreas periféricas, estando o menos tempo possível longe do centro.

Pensamos que todas as linhas de trabalho que visam relacionar a diversidade de padrões etológicos no seio de cada grupo taxonómico com o conjunto das adaptações a diferentes condições ecológicas constitui um terreno extremamente promissor em ecologia comportamental. Os blenídeos constituem um material de eleição neste campo pela diversidade de condições a que se adaptaram distintas linhas evolutivas no seio do taxon originando repetidos fenómenos de divergência e convergência.

RESUMO

Observações sub-aquáticas do comportamento territorial e parental de machos de P. pilicornis, realizadas durante os meses de Junho e Julho na Baía de Sesimbra, permitem registar as suas actividades tendo em consideração a sua localização no espaço, por referência ao ninho. Estas observações revelam que: 1) ao contrário do que é conhecido para outros blenídeos um território pode conter pelo menos dois ninhos em cavidades distintas vigiadas e cuidadas pelo mesmo macho; 2) grande parte das actividades do peixe são realizadas fora do ninho. Incluem um patrulhamento muito activo e frequentes permanências num ponto de observação nas imediações do ninho. As actividades, no seu conjunto, concentram-se numa área a partir do ninho (ou ninhos) cujo raio não exceda 20 a 30 cm; 3) ao contrário de outros blenídeos só muito raramente observámos ventilação caudal dos ovos. As

atividades relativas ao ninho e aos ovos são a limpeza, a remoção de materiais e um movimento semelhante ao roçar dos ovos de outros blenídeos, mas frequentemente realizado em natação; 4) os comportamentos agonísticos inter-específicos são predominantes em relação aos intra-específicos, sendo muito raras as interações com outros machos parentais. *Lepadogaster* sp. parece ser um predador importante dos ovos desta espécie, invadindo com frequência os ninhos quando o macho se afasta.

SUMMARY

Underwater observations of territorial and parental behaviour of males of P. pilicornis in the bay of Sesimbra made possible to note their activities and the spacial distribution of activities with reference to the nests. The results can be summarized as follows:

1) *one territory may contain two separate nests, guarded by the same male, which is rare in blennids;*

2) *a large proportion of the activities are performed outside of the nest, and include a very active territorial patrolling and frequent use of an observation site in the vicinity of the nest. The great majority of activities are performed in an area less than 20 to 30 cm around the nest (or nests);*

3) *in contrast to other blennids, egg ventilation with the tail was very rare. Predominant parental activities were: nest cleaning, removal of materials, and an egg rubbing movement similar to that observed in other blennies, but often performed in association with swimming;*

4) *interspecific aggression was more frequent than intraspecific aggression, and interactions between parental males were very rare. Lepadogaster sp. seems to be an important egg predator, and intrudes the nests when the males are out.*

BIBLIOGRAFIA

- ABEL, E. F. (1964) — «Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canavae* Vinc. und *Blennius inaequalis* C. V.». *Z. Tierpsychol.*, 21: 205-222.
- ALMADA, V.; J. DORES; A. PINHEIRO; M. PINHEIRO e R. S. SANTOS (1983) — «Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galeria* (L.) (Pisces: Blenniidae)». *Mem. Museu do Mar — Ser. Zool.*, 2 (24): 1-166.
- ALMEIDA, A. J.; J. A. GOMES e P. RÉ (1980) — «Trois Blenniidae nouveaux pour la faune du Portugal (Pisces: Perciformes)». *Tethys*, 9 (3): 235-241.
- DENOIX, M. (1984) — Zur Biologie des Schleimfisches *Parablennius pilicornis* Cuvier 1829 (Blenniidae, Perciformes) unter besonderer Berücksichtigung der sekundären Geschlechtsmerkmale des Männchens nach Hormonbehandlung. Tese de Doutorado, Universidade Eberhard Karls de Tübingen.
- FISHELSON, L. (1963) — «Observations on littoral fishes of Israel. I — The behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei: Blenniidae)». *Israel J. Zool.*, 12: 67-80.
- GIBSON, R. N. (1968) — «The agonistic behaviour of juvenil *Blennius pholis* L. (Teleostei)». *Behaviour*, 30: 192-217.
- GIBSON, R. N. (1969) — «The biology and behaviour of littoral fish». *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7: 367-410.
- HEYMER, A. von e FERRET C. A. (1976) — «Zur ethologie des Mittelmeer-schleimfisches *Blennius rouxi* Cocco, 1833». *Z. Tierpsychol.*, 41: 121-141.
- HEYMER, A. von e ZANDER C. D. (1975) — «Morphologische und ökologische Untersuchungen an *Blennius rouxi* Cocco, 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae)». *Vie et Milieu*, 25: 311-333.
- LOSEY, G. S. (Jr.) (1976) — «The significance of coloration in fishes of the genus *Hypsoblennius*». *Gill. Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 75: 183-198.
- MAYER, R. F. (1970) — «Quelques particularités morphologiques chez les Blennies (Pisces, Blenniidae) de la Mer Noir et leur role dans le comportement de ceux-ci». *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*, vol. X: 241-250.
- NURSALL, J. R. (1977) — «Territoriality in Redlip blennies (*Ophioblennius atlanticus* — Pisces: Blenniidae)». *J. Zool., Lond.*, 182: 205-223.

- NURSALL, J. R. (1981) — «The activity budget and use of territory by a tropical blennid fish». *Zool. J. Linn. Soc.*, 72: 69-92.
- QAZIM, S. Z. (1956) — «The spawning habits and embryonic development of the shanny (*Blennius pholis* L.)». *Proc. Zool. Soc. London*, 127: 79-93.
- SANTOS, R. S. (1985) — «Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae)». *Mem. do Museu do Mar — Ser. Zool.*, 3 (29): I — 46.
- WICKLER, W. von (1957) — «Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen I. Breitage zur Biologie, besonders zur Ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso im Vergleich zu einigen anderen Bodenfischen». *Z. Tierpsychol.*, 14: 393-428.
- WIRTZ, P. (1978) — «The behaviour, of the Mediterranean *Triptygion species*». *Z. Tierpsychol.*, 48: 142-174.
- ZANDER, C. D. (1972) — «Breitage zur Oekologie und Biologie von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres». *Helgol. Wiss. Meeresunt.* 23: 193-231.