



CAPACIDADE DE RETORNO À ÁREA VITAL,
PADRÃO DE DISPERSÃO
E ORGANIZAÇÃO SOCIAL
EM *BLENNIUS SANGUINOLENTUS* PALLAS
(PISCES: BLENNIIDAE)
DURANTE A ÉPOCA DE REPRODUÇÃO

por
RICARDO SERRÃO SANTOS *

RESUMO

Observações e trabalhos experimentais de campo com peixes marcados (N = 69) permitiram caracterizar os modos de utilização do espaço e os padrões de dispersão (movimentação dos animais numa dada área) de diferentes categorias sociais de B. sanguinolentus da ilha do Faial (Açores) durante a época de reprodução.

Um conjunto de 53 experiências com peixes marcados permitiu definir a capacidade de orientação no regresso à área de captura (poça de residência). A percentagem de regressos, para distâncias que variaram entre 10 e 120 m

* Departamento de Oceanografia e Pescas, Universidade dos Açores, 9900 Horta (Açores)

foi de 83%. Não detectámos diferenças significativas entre as diferentes categorias sociais (Teste Prob. Exacta de FISHER: $P = 0.49$ machos adultos v. machos jovens (0^+), $P = 0.32$ machos adultos v. fêmeas e $P = 0.21$ fêmeas v. machos (0^+), nem para as diversas distâncias de largada ($P = 0.98$)).

Estes resultados são examinados e discutidos atendendo aos diferentes processos em que a orientação se deve basear e às funções que serve considerando, separadamente, as estratégias reprodutoras de machos parentais, machos satélites e fêmeas.

ABSTRACT

Spacing and patterns of dispersion are described from field observations of 69 individuals of different social groups of *Blennius sanguinolentus* Pallas, in Faial island, Azores, during the season of reproduction.

Fifty-three individuals were marked and released at distances from 10 to 120m from the capture site (home pool) in order to define the ability of orientation. Forty-four individuals or 83% returned to the home pool. The social group to which the individual fish belongs does not seem to influence the ability to return nor was the distance from the release site to the home pool found to be of importance (Fisher's exact probability test: $P = 0.49$ adult males v. juvenile males (0^+); $P = 0.32$ adult males v. females and $P = 0.21$ females v. males (0^+)).

The mechanisms on which the orientation is based are discussed as well as the function they serve, having in mind separately the reproductive strategies of the parental males, the satellite males and the females.

INTRODUÇÃO

[...] é nos estudos de selecção do habitat que a psicologia e a ecologia se associam de forma mais íntima.

P. H. KLOPPER (1972)

Blennius sanguinolentus é uma espécie que habita as poças da zona interdital do litoral rochoso e que nos Açores se reproduz de Maio a Agosto.

Os machos fundam pequenos territórios para onde atraem as fêmeas para a desova (SANTOS, 1985). Os machos mais jovens, incapazes de estabelecerem e de manterem territórios autónomos, procuram fixar-se como satélites nos territórios parentais (SANTOS, 1984).

Neste trabalho procurámos testar a eficácia comparada na orientação de peixes de diversas categorias sociais (isto é, machos parentais, machos satélites e fêmeas) deslocados para diferentes distâncias das suas áreas vitais.

Os resultados são interpretados tendo em atenção o valor adaptativo desta capacidade. São discutidos os diversos estudos sobre orientação com espécies da mesma família e com outras espécies do litoral rochoso.

É posto em evidência que os indivíduos desta espécie, para se orientarem, necessitam recorrer a vários processos de modo a responderem a exigências eco-etológicas distintas.

MATERIAL E MÉTODOS

As experiências decorreram em enclaves numa plataforma rochosa da zona interdital da ilha do Faial (vd. SANTOS, 1985, Fig. 2). Foram iniciadas em 18 de Maio de 1983 tendo sido concluídas em Agosto do mesmo ano.

Os peixes depois de capturados com pequenos chalavares foram introduzidos em recipientes com água do mar. Nalguns casos foram medidos e marcados no lugar, após o que foram lançados à água. Noutros casos foram medidos, pesados e marcados no laboratório, sendo lançados à água antes de decorridas 24 horas. Todos os peixes marcados foram previamente anestesiados com Quinaldina, segundo a mistura proposta por GIBSON (1967 b).

Nas marcações foram utilizadas pequenas missangas de cores fixas, cujo peso variava entre 0.007 g e 0.363 g, enviadas em fio de nylon de 0.20 mm e cosidas no músculo dos animais à frente na base da dorsal, a meio da dorsal ou no pedúnculo caudal. Devido ao elevado número de peixes marcados, tivemos de proceder nalguns casos a combinações de cores.

Após a marcação os animais recuperaram do efeito do anestésico num recipiente para verificar se aquela não provocara alguma lesão grave, como infelizmente aconteceu em dois casos.

Depois de devidamente identificados os peixes foram libertados, de acordo com protocolos previamente estabelecidos, nas poças onde haviam sido capturados (*poça de residência*) ou a distâncias definidas das poças de residência (*poça de largada*).

Nos dias subsequentes, e conforme as condições atmosféricas o permitiram, foram realizadas observações sistemáticas a partir do exterior das poças. As ocorrências foram devidamente registadas. Deste modo pudémos não só estabelecer o número de regressos conseguidos para as diversas distâncias de largada, como definir o *padrão de dispersão* (D) dos peixes. D foi calculado como o quociente do número de dias úteis de observação que decorreram desde a libertação do peixe na poça de largada até ao último dia da sua permanência na poça de residência (L_1) sobre o número de dias úteis de observação em que o peixe

foi efectivamente localizado na poça de residência (L_2). Os valores de $D = L_1/L_2$ podem pois variar entre > 0 e 1.

Não foram considerados os peixes que por alguma razão não conseguiram regressar. Este padrão de dispersão resume, no fim de contas, a movimentação dos peixes numa dada área restrita e permite comparar entre si os vários grupos sociais quanto a este factor.

Em apoio da interpretação das hipóteses utilizámos os seguintes testes estatísticos (segundo SOKAL e ROHLF, 1969; PIERCE, 1970 e SHAVELSON, 1981): (1) Teste de Probabilidade exacta de FISHER [P]; (2) Teste χ^2 à homogeneidade das variâncias [BARTLETT χ^2]; (3) Análise de variância [ANOVA: F]; (4) Testes à diferença entre as médias, para variâncias homogéneas [t] e para variâncias heterogéneas [t']; (5) Teste HSD («*Honestly-significant-difference*») de TUKEY [HSD]; (6) Teste à significância da diferença entre duas variâncias [F_s].

RESULTADOS E CONCLUSÕES

1. Quando afastados da sua poça de residência os peixes conseguem regressar?

Para responder a esta questão testámos o comportamento de um grupo de 53 peixes marcados e libertados a diversas distâncias das suas *poças de residência* (Fig. 1 e Quadro I). O comportamento deste grupo (definido em termos de sucessos (S) e insucessos (N) individuais no regresso à poça), considerado como o *grupo experimental*, foi comparado com o comportamento de um *grupo de controlo*. Neste caso os indivíduos marcados foram libertados nas suas poças de residência (Quadro II) que correspondiam a poças de largada do grupo experimental.

A percentagem de retornos às poças de residência no grupo experimental foi bastante elevada: 83%. Em con-

QUADRO I

Relação das experiências com os peixes do grupo experimental. A distância é fornecida em metros e a orientação em pontos cardeais. (S) regressou. (N) não regressou ou não foi localizado. ap. - aproximados. LARG. - largada. (Ver também legenda Fig. 1).

N.º	Data	Sexo e Idade aproximada	Distância e Orient.	Larg.	Resp.
1	18/05/83	M(+)	11	N	S
2	20/05/83	M(+)	30	S	S
3	03/06/83	M(+)	10	SE	S
4	19/05/83	M(+)	30	ENE	S
5	20/05/83	M(+)	40	ESE	S
6	26/05/83	F	11	N	N
7	27/05/83	F			N
8	15/06/83	M(+)	20	W	S
9	27/06/83	M(+)	50	ENE	S
10	27/06/83	M(0+)	40	ESE	S
11	15/06/83	M(+)	25	NW	S
12	17/06/83	M(+)	50	ESE	S
13	20/06/83	M(+)	100	E	S
14	07/07/83	M(+)	30	E	S
15	20/06/83	M(+)	75	W	N
16	21/06/83	M(0+)	25	ENE	S
17	21/06/83	M(+)	40	ESE	S
18	21/06/83	M(+)	25	ENE	S
19	27/06/83	M(+)	120	ENE	N
20	27/06/83	M(+)	120	ENE	S
21	27/06/83	M(0+)	30	NW	S
22	27/06/83	M(+)	120	ENE	S
23	28/06/83	M(+)	50	E	S
24	28/06/83	M(0+)	50	E	S
25	28/06/83	M(0+)	40	E	S
26	28/06/83	M(0+)	25	ENE	S
27	30/06/83	M(+)	30	E	S
28	07/07/83	M(+)	30	E	S
29	07/07/83	M(0+)	40	SE	S
30	07/07/83	F	40	SE	S
31	07/07/83	F	25	NE	N

CAPACIDADE DE RETORNO A AREA VITAL [...]

N.º	Data	Sexo e Idade aproximada	Distância e Orient. Larg.		Resp.
32	07/07/83	M(0+)	30	SE	S
33	11/07/83	F	10	SW	S
34	12/07/83	M(+)	80	E	N
35	12/07/83	F(-)	30	NW	S
36	12/07/83	F(-)	15	NW	S
37	12/07/83	F(-)	40	NW	N
38	12/07/83	F	80	E	S
39	12/07/83	M(0+)	30	NE	S
40	12/07/83	M(0+)	80	E	N
41	14/07/83	F	50	ESE	N
42	14/07/83	F	50	ESE	S
43	27/07/83	F	30	SE	S
44	27/07/83	M(+)	100	E	S
45	27/07/83	F	40	SE	S
46	27/07/83	M(0+)	100	E	S
47	27/07/83	M(0+)	100	E	S
48	27/07/83	F	30	SE	S
49	27/07/83	M(0+)	60	NE	S
50	27/07/83	F	60	NE	S
51	27/07/83	M(0+)	60	NE	S
52	27/07/83	F	40	NW	S
53	27/07/83	F	40	NW	S

trapaçada, apenas dois peixes do grupo de controlo cuja poça de residência se situava a 7 m da poça de residência do grupo experimental, aqui vieram a ocorrer.

Estes resultados mostram que há uma diferença significativa ($P < 0.001$) entre o comportamento dos peixes dos dois grupos (Quadro III). A proporção de retornos no grupo experimental foi significativamente superior à proporção de peixes do grupo de controlo que vieram a ocorrer nas poças de residência do grupo experimental. Estes resultados parecem comprovar que os peixes: (1) procuram permanecer nos locais habituais de residência; (2) quando

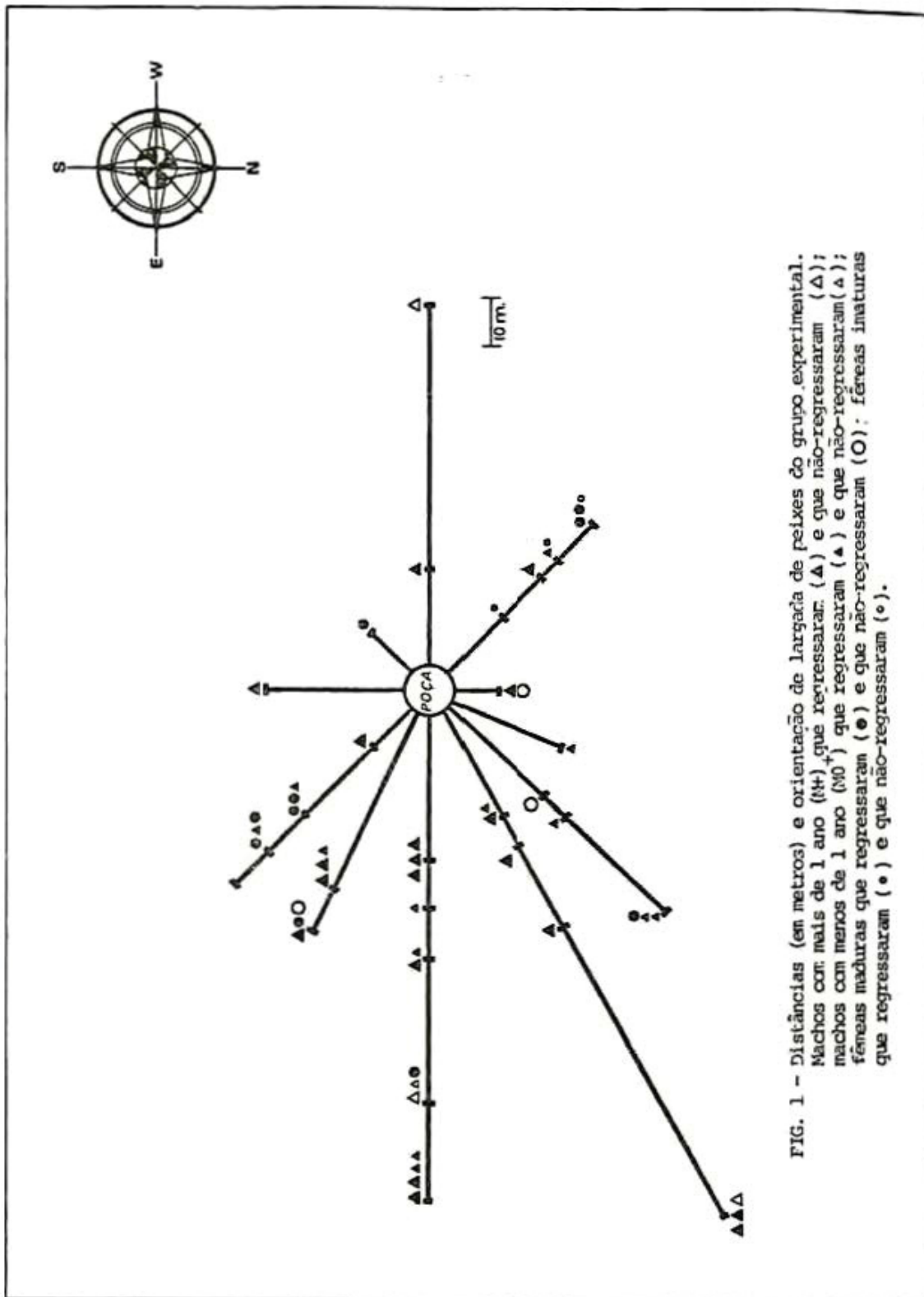


FIG. 1 - Distâncias (em metros) e orientação de largada de pelixes do grupo experimental. Machos com mais de 1 ano (M₊) que regressaram (Δ) e que não-regressaram (\blacktriangle); machos com menos de 1 ano (M₀) que regressaram (\bullet) e que não-regressaram (O); fêmeas maduras que regressaram (\bullet) e que não-regressaram (O); fêmeas imaturas que regressaram (\bullet) e que não-regressaram (O).

QUADRO II

Experiências com os peixes do grupo de controlo. A distância de largada e a orientação são relativas à poça de residência do grupo experimental (PRGE). (S) localizado na PRGE. (N) não localizado na PRGE. (Ver também legendas Fig. 1 e Quadro I).

N.º	Data	Sexo e Idade aproximada	Distância e		Resp.
			Orient.	Larg.	
1	01/07/83	M(0+)	7	SE	N
2	01/07/83	M(0+)	7	SE	N
3	01/07/83	M(+)	7	SE	N
4	01/07/83	M(+)	7	SE	S
5	11/07/83	M(0+)	7	SE	N
6	11/07/83	M(+)	7	SE	N
7	11/07/83	M(0+)	7	SE	N
8	11/07/83	M(0+)	7	SE	N
9	11/07/83	F	7	SE	S
10	11/07/83	M(0+)	7	SE	N
11	19/07/83	M(+)	100	E	N
12	19/07/83	M(+)	100	E	N
13	19/07/83	M(0+)	100	E	N
14	19/07/83	M(0+)	100	E	N
15	19/07/83	M(0+)	100	E	N
16	19/07/83	F	100	E	N

obrigados a afastar-se das suas áreas vitais procuram regressar; (3) conseguem orientar-se até às suas áreas vitais readoptando-as.

2. *A capacidade de regresso à poça de residência é independente da distância de largada?*

Para testar esta hipótese considerámos o grupo experimental dividido em dois subgrupos: (1) constituído pelo conjunto dos indivíduos deslocados para distâncias iguais ou inferiores a 50 m das poças de residência; (2) consti-

tuído pelos indivíduos deslocados para distâncias superiores a 50 m e até 120m.

O teste estatístico aplicado (Quadro IV) não permitiu rejeitar a hipótese nula de que a capacidade de regresso é independente da distância de largada ($P = 0.98$). A capacidade de orientação não foi pois afectada pela distância.

QUADRO III

Tabela de contingência relativa às experiências com os grupos experimental e de controlo.

	Grupo experimental	Grupo de controlo	t
Não-localizados em PRGE	44	2	46
Localizados em PRGE	9	14	23
t	53	16	69

$P < 0.01$

QUADRO IV

Tabela de contingência relativa às experiências com o grupo experimental. > 50 m — largados a mais de 50 m da *poça de residência*. ≤ 50 m — largados a uma distância igual ou inferior a 50 m. (N) não regressaram. (S) regressaram.

	N	S	t
> 50 m	4	10	14
≤ 50 m	4	35	39
t	8	45	53

$P = 0.98$

QUADRO V

Tabelas de contingência relativas às experiências com o grupo experimental

A	B	C																																																
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th></th> <th>N</th> <th>S</th> <th>t</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>M(+)</td> <td>3</td> <td>19</td> <td>22</td> </tr> <tr> <td>F</td> <td>4</td> <td>12</td> <td>16</td> </tr> <tr> <td>t</td> <td>7</td> <td>31</td> <td>38</td> </tr> </tbody> </table> <p>P = 0.32</p>		N	S	t	M(+)	3	19	22	F	4	12	16	t	7	31	38	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th></th> <th>N</th> <th>S</th> <th>t</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>M(+)</td> <td>3</td> <td>19</td> <td>22</td> </tr> <tr> <td>M(0+)</td> <td>1</td> <td>3</td> <td>14</td> </tr> <tr> <td>t</td> <td>4</td> <td>22</td> <td>36</td> </tr> </tbody> </table> <p>P = 0.49</p>		N	S	t	M(+)	3	19	22	M(0+)	1	3	14	t	4	22	36	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <thead> <tr> <th></th> <th>N</th> <th>S</th> <th>t</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>F</td> <td>4</td> <td>12</td> <td>16</td> </tr> <tr> <td>M(0+)</td> <td>1</td> <td>13</td> <td>14</td> </tr> <tr> <td>t</td> <td>5</td> <td>25</td> <td>30</td> </tr> </tbody> </table> <p>P = 0.21</p>		N	S	t	F	4	12	16	M(0+)	1	13	14	t	5	25	30
	N	S	t																																															
M(+)	3	19	22																																															
F	4	12	16																																															
t	7	31	38																																															
	N	S	t																																															
M(+)	3	19	22																																															
M(0+)	1	3	14																																															
t	4	22	36																																															
	N	S	t																																															
F	4	12	16																																															
M(0+)	1	13	14																																															
t	5	25	30																																															

3. *A capacidade de regresso à poça de residência é independente do sexo e da idade (isto é, da condição social)?*

A resposta a esta questão constitui uma chave importante para a compreensão da estrutura social desta espécie. As nossas observações sobre o comportamento social de *B. sanguinolentus* permitiram distinguir e caracterizar uma organização social relativamente estruturada durante a época da reprodução. Sob o domínio das relações inter-individuais estabelecem-se entre os habitantes das poças condições sociais distintas (uma análise preliminar sobre este assunto foi apresentada por SANTOS, 1984). As categorias sociais daí resultantes estão directamente relacionadas com o sexo e a idade.

Os machos de maiores dimensões (M+) (CT: 13.72 ± 1.62 cm; Peso 22.6 ± 8.8 g; N = 32) formam em regra territórios parentais, enquanto os machos mais pequenos (MO+) (CT: 9.64 ± 0.87 cm; Peso 8.09 ± 1.75 g; N = 35) actuam, em muitos casos, como satélites dos machos parentais. A diferença entre as médias dos comprimentos

totais dos dois grupos de machos é significativa ($F_s = 3.15$; $p > 0.02$ e $t'_s = 2.22$; $p > 0.05$) (Fig. 2). Apresentam ainda características anatómicas distintivas.

As fêmeas, emancipadas dos cuidados parentais, não exibem comportamentos territoriais (SANTOS, 1985).

Perante estas condições julgámos vantajoso procurar estabelecer a dependência entre as respostas dos peixes quando deslocados para fora das suas áreas vitais (*home range*) e as variáveis sexo e idade (Quadro V).

Não encontramos diferenças significativas entre os machos (+) e as fêmeas ($P = 0.32$), entre os machos (M+) e os machos (MO+) ($P = 0.49$) e entre as fêmeas e os machos (MO+) ($P = 0.21$). A capacidade de regresso à área vital é independente do sexo e da idade sendo executada em porções equivalentes em qualquer dos três grupos (Quadro V).

4. *O padrão de dispersão (D) é independente do sexo e da idade (isto é, da categoria social)?*

É de salientar neste ponto que: (1) não encontramos diferenças significativas entre os três grupos no que se refere ao tempo de retorno (BARTLETT $\chi^2 = 6.20$, $0.025 < p < 0.05$; ANOVA: $F = 0.81$; $p > 0.50$) assim como (2) não encontramos correlação entre a distância a percorrer e o tempo consumido no retorno ($r = 0.08$).

O tempo mínimo consumido no regresso foi de 3 horas e o tempo máximo de 360 horas.

Com *D* pretendemos definir, de uma forma concisa, a movimentação de cada peixe para uma dada área. O modo como o calculámos ficou descrito em *Material e Métodos*. O método empregue permite caracterizar de modo quantitativo a diferença entre, por exemplo, um peixe que foi assinalado por três vezes em três dias efectivos de observação ($D = 1$) e um outro que foi assinalado

CAPACIDADE DE RETORNO À ÁREA VITAL [...]

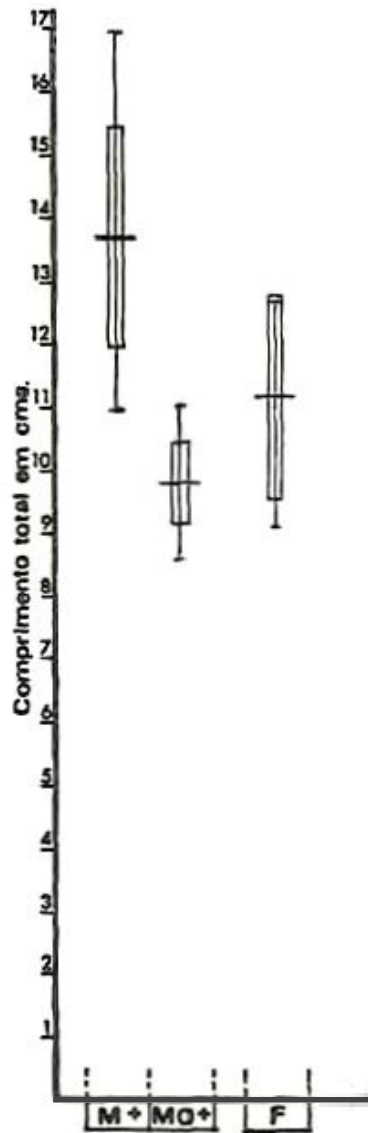


FIGURA 2

Médios, desvios-padrão e limites superior e inferior dos comprimentos totais de três amostras de MM⁺, MMO⁺ e F.

também por três vezes mas para cinco dias efectivos de observação ($D = 0.60$). Como os peixes não foram todos marcados no mesmo dia (ver Quadro I) e além disso não permaneceram na área pelo mesmo período de tempo, ou períodos de tempo equivalentes (as razões a contribuir para isso poderão ser as mais variadas e extremamente

QUADRO VI

Valores de D para peixes de diferentes condições sociais.

N.º	M(+)	M(0+)	F
1	.73	.86	.44
2	.75	.89	.16
3	.50	.93	.30
4	.83	.80	.20
5	.88	.90	.40
6	.93	.90	.70
7	.50	.88	.50
8	.84	.73	.14
9	.50	.80	.50
10	.70	.60	.30
11	.50	.80	—
12	.90	.42	—
13	.67	.71	—
14	.56	.80	—
15	.57	.33	—
16	.64	.80	—
17	.50	.60	—
\bar{x}	.68	.75	.36
s	.16	.17	.18

difíceis de estabelecer; por exemplo, predação, perda de marcação, dispersão, etc.), achámos que aquele quociente era o mais aceitável. Ele define pois a movimentação do peixe durante o tempo em que permaneceu na área que incluía a sua *poça de residência* no início das marcações. O Quadro VI fornece os valores de D para os peixes dos diferentes grupos nos casos em que foi possível calculá-lo. O tempo máximo de permanência na poça foi de cerca de 4 meses.

O teste à homogeneidade das variâncias dos três grupos (BARTLETT $\chi^2 = 0.25$, $p < 0.75$) e o teste à diferença entre

as médias (ANOVA: $F=17.66$, $p < 0,01$; $\omega^2 = 0.44$) mostram que as variâncias são homogêneas mas D é dependente da condição social.

De modo a determinar com maior precisão onde se situavam as diferenças entre as médias aplicámos o *TEST HSD* de *TUKEY* (Quadro VII).

QUADRO VII

Teste HSD de Tukey para os diferentes pares de médias de D .

		\bar{X}_D		
		$F = .3620$	$M(+)= .6768$	$M(0+)= .7500$
\bar{X}_D	$F = .3620$ $M(+)= .6768$ $M(0+)= .7500$	—	.3145*	.3880* .0735 —

$$.14451 < \text{HSD} < .18842; *p < 0.05$$

Efectivamente apenas as diferenças entre machos e fêmeas são significativas. É pois possível concluir que os padrões de dispersão são homogêneos dentro dos grupos sociais, mas que as fêmeas se dispersam de forma diferente dos machos.

Estes resultados confirmam a suposição (SANTOS, 1985) de que as áreas vitais das fêmeas durante a época de reprodução são mais extensas do que as dos machos. Enquanto que os machos para se acasalarem e reproduzirem necessitam estabelecer territórios fixos, as fêmeas, emancipadas dos cuidados parentais, movimentam-se através das poças nos intervalos das diferentes desovas. O facto

de a diferença entre as médias dos valores de D dos dois grupos de machos não ser significativa (HSD: $p > 0.05$) relaciona-se com a restrição das suas movimentações à área de uma poça. Muitos dos MMO⁺ adoptam uma tática satélite e permanecem na vizinhança de um território parental (SANTOS, 1984). Mesmo aqueles que não se vinculam a um território parental permanecem durante tempo considerável na mesma poça onde actuam como satélites condicionais (ou secundários) ou como furtivos na expectativa de entrar num dos ninhos, cuja localização parecem conhecer perfeitamente. Nas suas movimentações utilizam itinerários regulares. Deste modo os padrões de dispersão, para a área de uma poça, tendem a ser muito semelhantes nos três grupos de machos. Em contraste, as fêmeas movimentam-se através de uma zona mais extensa mas retornam com regularidade à poça onde, aparentemente, já desovaram.

Esta estabilidade nos padrões de dispersão, com ligações preferenciais a áreas restritas, contribui certamente para manter e reforçar uma certa inalterância nos encontros inter-individuais e para criar nas poças uma estrutura social estável, onde é dificultada a inclusão e participação de estranhos.

DISCUSSÃO

I

A forte tendência dos blenídeos para estabelecerem locais de residência e localizarem as suas movimentações, mesmo fora da época da reprodução, em áreas restritas foi descrita e analisada por diversos autores.

GUITEL (1893) num conjunto de notáveis e pacientes experiências com 7 machos territoriais de *B. sphynx*, e noutras observações sobre *Coryphoblennius galerita*, foi o primeiro autor a realçar a excelente capacidade de orien-

tação nas espécies deste grupo. Segundo GUITEL, ela fica a dever-se a uma *mémoire des lieux* «bastante desenvolvida» que permite aos peixes «guardar a recordação precisa dos arredores, mesmo que distantes, dos seus ninhos».

PIÉRON (1914), que realizou interessantes trabalhos sobre memória e orientação em diversos grupos zoológicos, chamou também a atenção para a memória topográfica desenvolvida e a capacidade de reconhecimento individual do ninho nos machos de *B. ocellaris*.

ROULE (1926), através de experiências realizadas em cativeiro, mostrou que *B. basilicus* estabelece uma memória topográfica dos arredores da sua área vital, que utiliza nas suas movimentações. GUITEL (1893) tinha já observado que as *performances* alcançadas por indivíduos de diversas espécies durante experiências de regresso ao ninho melhoravam com a repetição.

Em experiências subsequentes, ABEL (1955), GIBSON (1967a), HEYMER (1977) e ALMADA *et al.* (1983) reforçaram a hipótese de memória topográfica como mecanismo de orientação em espécies aparentadas.

ARONSON (1951), após um conjunto de experiências muito elegantes sobre o comportamento de orientação e salto num gobídeo (*Bathygobius soporator*) concluiu que os indivíduos desta espécie dispõem, para se orientarem, de uma representação interna da topografia do espaço onde vivem a qual só poderia ter sido estabelecida durante a maré cheia quando os peixes se podem movimentar através das poças. Para a utilizarem de modo eficaz os peixes não necessitam, no entanto, de ter presente toda a paisagem topográfica mas apenas aspectos locais pelos quais podem ajustar de modo bastante consistente o salto de uma poça para outra.

A importância da mobilidade e do comportamento exploratório no estabelecimento de representações topográficas foi ainda realçada, para os blenídeos, por WICKLER (1957), GIBSON (1969) e ALMADA *et al.* (1983).

Em experiências com um blenídeo da costa americana (*Chasmodes bosquianus*), PHILLIPS (1977) estudou de perto a estrutura do comportamento exploratório e definiu alguns esquemas a partir dos quais se podem estruturar as representações topográficas naquela espécie. Baseado na hipótese muito geral de que o *habitat* em que o animal se move contém factores que são atractivos para o seu habitante, verificou que: (1) espaços abertos são utilizados menos frequentemente do que seria de esperar numa distribuição ao acaso, sendo preferidas áreas perto de objectos e acidentes topográficos; (2) são escolhidos itinerários que se situam perto de refúgios e, (3) são utilizados preferencialmente refúgios perto de itinerários a refúgios situados em áreas abertas. ALMADA *et al.* (1983) por seu lado, mostraram que o comportamento exploratório de *C. galerita* se desenvolve, também, de forma sequencial com avanços para áreas desconhecidas utilizando itinerários e abrigos já familiares.

Este conjunto de dados e observações parece indicar que o estabelecimento de representações topográficas dum *habitat* estruturalmente tão complexo, como é o do litoral rochoso, se prende primariamente com estratégias de protecção e fuga e se baseia em representações de itinerários e de acidentes topográficos. Estas representações internas podem estar organizadas como *mapas cognitivos* (ROITBLATT, 1982; LIEBLICH & ARBIB, 1982).

Mas os peixes não só utilizam representações métricas que correspondem a situações familiares como parecem dispor ainda de um outro tipo de representação mais geral.

ALMADA *et al.* (1983) referem que exemplares de *C. galerita*, introduzidos em poças que desconhecem, utilizam de imediato e de modo coerente acidentes topográficos específicos para os quais se orientam. Estes resultados, aliados a algumas observações de WICKLER (1957), GIBSON (1969) e PHILLIPS (1977), parecem indicar que: (1) os peixes adoptam coerentemente respostas específicas

coadaptadas a diferentes elementos do *habitat*; (2) as respostas devem basear-se em representações ou *padrões de reconhecimento* (LIEBLICH & ARBIB, 1982) que condensam os traços principais dos objectos com significado relevante para o sistema motivacional do animal, nomeadamente para o seu *sistema motivacional de defesa* (MASTERSON & CRAWFORD, 1982) que controla, em particular, as respostas de evitamento, protecção e fuga; (3) esses padrões de reconhecimento integram o mapa cognitivo de que o animal dispõe para se orientar no seu *mundo próprio* (VON UEXKÜLL, 1921) e constituem um meio eficaz de incorporar objectos e situações novas e assim ampliar a sua memória de referência (HONIG em ROITBLATT, 1982).

Se a evidência quanto à utilização de representações topográficas na estratégia de orientação é consistente em numerosos estudos, o mesmo já não acontece no que se refere à utilização de outras chaves.

Ainda que a maioria das experiências não exigisse deslocações a partir de grandes distâncias do ponto de origem, podendo assim estar associadas a níveis de operação baseados na utilização de representações mnésicas daquela natureza, outras parecem contudo exigir outros níveis de controle. Estão neste caso as experiências de HEYMER (1977), algumas das nossas experiências com *B. sanguinolentus* e com *O. a. atlanticus* (SANTOS, em preparação). Nestes casos os peixes foram libertados a distâncias muito consideráveis da sua área vital e do seu território, mantendo contudo proporções de regresso muito elevadas. Nestas situações, não pode estar apenas envolvida uma representação da topografia do meio ambiente derivada da experiência passada. HEYMER (1977) considera que *T. tripteronotus* utiliza a posição solar para uma orientação primária. Nós próprios aceitamos em princípio esta hipótese, sem que no entanto, a possamos apoiar em evidência experimental concreta.

O sistema de orientação por compasso solar é conhecido em numerosas espécies de peixes. HASLER (1971) fornece uma revisão muito completa sobre o assunto. Ele é utilizado quer na migração a grandes distâncias, quer em deslocações mais restritas relacionadas com o acesso a áreas de reprodução (ex.: *Rocus chrysops*, HASLER, 1971) e de crescimento e o evitamento de predadores (ex.: *Lepomis macrochirus*, GOODYEAR & BENNET, 1979). HASLER (1956) demonstrou que para se orientar, *Phonixus* utiliza preferencialmente múltiplas pequenas marcas nas paredes de tanques experimentais e só em casos extremos recorre à posição solar para manter a orientação.

A hipótese de orientação por compasso solar merece ser estudada mais de perto em espécies da família *Bleniidae*, pois deve ter uma importância básica na adoção de uma orientação primária. Ao longo do percurso os peixes devem reafirmar regularmente a sua posição relativamente à posição solar.

Assim, o sistema de orientação de *B. sanguinolentus* pode, aparentemente, assentar em três processos principais: a navegação, a pilotagem e a orientação topográfica.

Na *navegação*, para a qual supomos que utiliza a posição solar, estabelece uma rota em referência à posição final pretendida. Um peixe libertado a oeste da poça de origem deve navegar para leste. É suposto que durante o percurso, dada a sinuosidade da região interdital, são feitos reajustamentos regulares.

Na *pilotagem* (RICHARD, 1975), o peixe procura ao acaso (ou de forma sistemática) elementos conhecidos do *habitat* (que podem ser poças com determinadas características) a partir das quais se orienta (isto é, planeia o movimento seguinte). Com a pilotagem o peixe procura resolver eficazmente problemas de orientação zonal e movimentar-se tendo por referência gradações horizontais e ver-

tais dos andares. Dispõe, para o efeito, de padrões de reconhecimento.

Na *orientação topográfica*, o peixe utiliza um conhecimento prévio da topografia. Neste caso dispõe de uma representação exacta da topografia do ambiente imediato e de uma memória de referência das posições e movimentações anteriores.

II

A relutância dos peixes em permanecerem nas poças de largada associada à forte persistência para regressarem às poças de residência, deve estar amplamente relacionada com factores de pressão intra-específica que, como acontece em muitas outras espécies móveis (BROWN & ORIAN, 1970; PATTERSON, 1980), contribuem para regular a distribuição dos indivíduos no espaço. Do ponto de vista adaptativo o sistema de orientação parece jogar a favor da eficácia individual. Se se afastarem, os peixes podem sempre recorrer aos diferentes processos de orientação de que dispõem e regressarem às suas áreas vitais individuais onde a predictibilidade em relação aos recursos (ou factores atractivos) e fontes de *stress* (ou factores aversivos) é elevada (JANDER, 1977). Nestas áreas do *habitat* podem obter vantagens que seriam difíceis de alcançar em áreas desconhecidas.

O facto de, em *B. sanguinolentus*, os indivíduos detem o controle de processos e mecanismos de orientação relativamente consistentes que lhes permitem iniciar migrações exploratórias sempre além dos limites das áreas vitais ocupadas no momento com uma certeza razoável de poderem regressar ao ponto de partida, assegura um controlo muito eficaz sobre o espaço em que circulam.

Por outro lado a estratégia de protecção e as táticas de reprodução adoptadas nesta espécie, baseadas na adopção de itinerários regulares, de abrigos preferenciais e de

locais de acasalamento, e a capacidade para recorrer eficazmente a processos de orientação, pode ter servido de suporte evolutivo ao tipo de organização social em que vive, a territorialidade, para cuja estabilização durante a época da reprodução contribui secundariamente o sistema de cuidados parentais.

A coesão dos grupos sociais que se formam nas poças que parece depender principalmente da vinculação dos peixes a topografias familiares pode, no entanto, ser secundariamente reforçada por outros mecanismos. É assim provável que as relações inter-individuais beneficiem do fenómeno do inimigo familiar (WILSON, 1975: trad. VIEIRA, 1983) na base do qual se podem apoiar as relações entre machos parentais vizinhos (SANTOS, 1985), e entre machos parentais e satélites (SANTOS, 1984).

Nos blenídeos, nomeadamente em *B. sanguinolentus*, os primeiros intervalos de desenvolvimento, logo após a eclosão, são vividos no mais absoluto anonimato da vida pelágica. A probabilidade de parentes se reunirem na mesma poça é extremamente reduzida. Deste modo o sistema social de *B. sanguinolentus* tem de basear-se na relação entre estranhos não podendo assim beneficiar do efeito estruturante da selecção de parentesco que, como observa FRICKE (1975; 1980) está na origem das organizações sociais em distintos grupos zoológicos que podem tirar proveito das relações de parentesco (por exemplo: mamíferos, aves e insectos sociais).

AGRADECIMENTOS

Este trabalho não teria sido possível sem o apoio técnico de José Fraga e Olavo do Amaral. Agradeço ainda a colaboração de Maria João Viveiros. À Sr.^a D. Alierta Pereira agradeço o apoio prestado na mecanografia do

manuscrito. Ao Sr. José Carlos Silva agradeço a realização das figuras incluídas. Ao Prof. Doutor António Bracinha Vieira e ao Dr. Vítor Almada agradeço o comentário a uma primeira versão do manuscrito. A Dr.^a Helen R. Martins preparou a versão inglesa do resumo.

REFERÊNCIAS

- ABEL, E. (1955) — Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* Pall. und *Tryptergion tripteronotus* (Risso), zwei Mittelmeeresfischen, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. *Sitzungsber. Öst. Akad. Wiss. Math. Naturw. Kl.*, Abt. I (164): 817-854.
- ALMADA, V.; J. DORES; A. PINHEIRO; M. PINHEIRO e R. S. SANTOS (1983) — Contribuição para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces: Blenniidae). *Mem. Museu do Mar - Ser. Zool.*, Vol. 2 (24): 1-170.
- ARONSON, L. R. (1951) — Orientation and jumping behaviour in the gobiid fish *Bathygobius soporator*. *American Museum Novitates*, 1486: 1-22.
- BROWN, J. L. & G. H. ORIANI (1970) — Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 239-262.
- FRICKE, H. W. (1975) — Evolution of social systems through site attachment in fish. *Z. Tierpsychol.*, 39: 206-210.
- FRICKE, H. W. (1980) — Control of different mating systems in a coral reef fish by one environmental factor. *Anim. Behav.*, 28: 561-569.
- GIBSON, R. N. (1967a) — Studies on the movements of littoral fish. *J. Anim. Ecol.*, 36: 215-234.
- GIBSON, R. N. (1967b) — The use of the anaesthetic quinaldine in fish ecology. *J. Anim. Ecol.*, 36: 295-301.

- GIBSON, R. N. (1969) — The biology and behaviour of littoral fish. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7: 367-410.
- GOODYEAR, C.P. & D.H. BENNETT (1979) — Sun compass orientation of immature bluegill. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 108: 555-559.
- GUITEL, F. (1893) — Observations sur les moeurs de trois blennidés: *Clinus argentatus*, *Blennius montagui* et *Blennius sphynx*. *Arch. Zool. Expér. et Gén.*, 3^e sér. (I): 325-384.
- HASLER, A. D. (1956) — Influence of environmental reference points on learned orientation in fish (*Phoxinus*). *Z. Vergleich. Physiol.*, 38: 303-310.
- HASLER, A. D. (1971) — Orientation and Fish Migration. Em *Fish Physiology* (Ed. by W. S. HOAR & D. J. RANDALL), Vol. VI: 429-510.
- HOAR, W. S. & D. J. RANDALL (Ed.) (1971) — *Fish Physiology*, Vol. VI (Environmental Relations and Behavior). Academic Press: XVI+ 559 pp.
- HEYMER, A. (1977) — Expériences subaquatiques sur les performances d'orientation et de retour au gîte chez *Tripterygion tripteronotus* et *Tripterygion xanthosoma* (Blennioidei: Tripterygiidae). *Vie et Milieu-Sér. A*, XXVII (3): 425-435.
- IMMELMANN, K. (Ed.) (1977) — *Encyclopedia of Ethology*. Van Nostrand Reinhold Company (London): XX + 705 pp.
- JANDER, R. (1977) — Orientation ecology. Em *Encyclopedia of Ethology* (Ed. by K. IMMELMANN). Van Nostrand Reinhold Company (London): 145-163.
- KLOPFER, P. H. (1972) — *Habitats et territoires des animaux*. Gauthier-Villars (Paris): XIX + 151 pp
- LIEBLICH, I. & M. A. ARBIB (1982) — Multiple representations of space underlying behavior. *The Behavioral and Brain Sciences*, 5 (4): 627-659.
- MASTERSON, F.A. & M. CRAWFORD (1982) — The defense motivation system: A theory of avoidance behavior. *The Behavioral and Brain Sciences*, 5 (4): 661-696.

- PATTERSON, I. J. (1980) — Territorial behavior and the limitation of population density. *Ardea*, 68: 53-62.
- PHILLIPS, R. R. (1977) — The relationship between social behaviour and the use of space in the benthic fish *Chasmodes bosquianus* Lacepede (Teleostei-Blenniidae). IV. Effects of topography on habitat selection and shelter choice. *Behaviour*, 60 (1-2): 1-27.
- PIERCE, A. (1970) — *Fundamentals of nonparametric statistics*. Dickenson Publishing Company Inc. (Belmont: California): XVIII + 301 pp.
- PIÉRON, H. (1914) — La connaissance par la Blennie de la coquille dont elle a fait son nid. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle*, 1: 13-16-138. Em HENRI PIÉRON (1958) — *De l'actinie à l'homme: Études de psychophysiologie comparée*, 2 Vol. (P.U.F.: Paris): VIII + 306 & 264 pp.
- RICHARD, G. (1975) — *Les comportements instinctifs*. P.U.F. (Paris): 256pp.
- ROITBLAT, H. L. (1982) — The meaning of representation in animal memory. *The Behavioral and Brain Sciences*, 5 (3): 353-406.
- ROULE, L. (1926) — Un cas de mémoire topographique, ou pouvant s'y rapporter, chez *Blennius basilius* Cuvier et Vallenciennes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 51: 368-379
- SANTOS, R. S. (1984) — Contribuição para o estudo do comportamento de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae) do litoral rochoso dos Açores. Tese de investigação — Universidade dos Açores (Ms): 121 pp.
- SANTOS, R. S. (1985) — Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Mem. Museu do Mar-Sér. Zool.*, 3 (29): 1-46.
- SHAVELSON, R. J. (1981) — *Statistical reasoning for the behavioral sciences*. Allyn and Bacon Inc. (Boston): 678 pp.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1969) — *Biometry*. W. H. Freeman and Company (S. Francisco): XII + 776 pp.

- VON UEXKULL, J. (1921)—*Dos animais e dos homens*. (Ed. Port., s/ data). Livros do Brasil, Lda. (Lisboa): 206 pp.
- VIEIRA, A. B. (1983) — *Etologia e ciências humanas*. Imprensa Nacional-Casa da Moeda (Lisboa): 549 pp.
- WICKLER, W. (1957) — Vergleichende Verhaltenstudien an Grundfischen. I. Beiträge zur Biologie, besonders Ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso, im Vergleich zu anderen bodenfischen. *Z. Tierpsychol.* 14: 393-428.
- WILSON, E.O. (1975) — *Sociobiology-The new synthesis*. Harvard University Press: IX + 697 pp.