



PARENTAIS E SATÉLITES:
TÁTICAS ALTERNATIVAS
DE ACASALAMENTO NOS MACHOS
DE *BLENNIUS SANGUINOLENTUS* PALLAS
(PISCES: BLENNIIDAE)

por
RICARDO SERRÃO SANTOS*

RESUMO

*Observações animal-focal/grupo-focal, realizadas durante os meses de Junho, Julho e Agosto, sobre o comportamento de peixes marcados permitiram definir a existência e caracterizar a natureza de duas categorias de táticas territoriais e reprodutoras em machos *B. sanguinolentus* dos Açores (Ilha do Faial).*

Os grandes machos reprodutores (CT : 13.72 ± 1.62 cm; $n = 32$) estabelecem territórios parentais com base numa cavidade natural que serve de ninho e onde as fêmeas vêm desovar. Alguns dos machos de menores dimensões (CT : 9.64 ± 0.87 cm; $n = 35$) vinculam-se a territórios

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

parentais onde actuam como satélites permanentes. Estes machos que se dedicam de forma muito activa à defesa dos territórios parentais, quer em relação a machos das mesmas dimensões quer em relação a machos maiores nomeadamente parentais vizinhos, são incapazes de fundar territórios autónomos e de defender e manter um ninho no caso de este ser abandonado pelo macho parental. Participam na corte às fêmeas e procuram introduzir-se activamente no ninho nas fases de acasalamento dos machos parentais.

Amostragens biológicas mostram que as gónadas dos machos satélites estão desenvolvidas e o esperma circula nos vas deferens.

As unidades sociais compostas por um macho parental e um macho satélite são muito estáveis durante toda a época de reprodução.

ABSTRACT

*Animal-focal/group focal samplings of the behaviour of tagged fish during the months of June, July and August permitted a description of two types of territorial and reproductive behaviour of males of *B. sanguinolentus* in the Azores archipelago (Faial Island).*

The big reproductive males (TL: 13.72 ± 1.62 cm; n=32) establish parental territories with base in a natural cave which serves as nest where the females lay their eggs. Some small males (TL : 9.64 ± 0.87 cm; n = 35) join the parental territory where they act as permanent satellites. These males defend their parental territory very actively both in relation to males of the same size and to larger males, which are mainly parental neighbours. They are incapable of founding their own territory and they are not able to defend or maintain the parental nest when this is abandoned by the male parent. They participate in the court-

ship of the females and try to enter the nest during the mating phase of the parental males.

The gonads of the satellite males were mature and sperm was found in vas deferens.

The social units composed of a parental and a satellite male are very stable during the whole period of reproduction.

INTRODUÇÃO

Nas espécies em que o sucesso reprodutor dos machos depende da posse de um local para o acasalamento e reprodução, eles são obrigados a competir entre si pela sua apropriação. Aqueles que, por este feito, ficam afastados da sua posse passam a constituir uma população flutuante (Wilson, 1975) mas biologicamente preparada para a fecundação. Estes machos, cuja atractividade sexual aparece diminuída perante as fêmeas optam por tácticas sexuais que dispensam a posse autónoma de um local. Muitas destas tácticas são provavelmente eficazes (JONES & KING, 1952 referido por WIRTZ, 1978; DOMINEY, 1980, 1981; MONTGOMERY, 1983).

KEENLEYSIDE (1979) cita espécies pertencentes a diversas famílias, cuja unidade reprodutora básica é constituída por um macho e uma fêmea que seleccionam e preparam o local onde depositam os zigotos que em seguida abandonam (*Petromyzonidae: Lampetra planeri* (ver também: MALMQVIST, 1983), *Atherenidae: Leuresthes tenuis*, *Salmonidae* e *Percidae*), em que é comum poder observar-se um ou mais machos de menores dimensões que procuram aproximar-se do par no momento da desova e realizar furtivamente a fecundação de alguns gâmetas.

Nas espécies em que os machos fundam e defendem territórios parentais o papel dos machos excedentes é por

vezes mais complexo. MORRIS (1952) observou que os machos do esgana-gata de dez espinhos (*Pygosteus pungitius*) impedidos de construir ninho e estabelecer um território exibem comportamentos «homossexuais» ou de «pseudo-fêmeas» nos territórios de machos dominantes. Com esta atitude procuram entrar nos ninhos e aí fecundar alguns gâmetas. Fora dos territórios parentais exibem regularmente comportamentos de corte dirigidos a fêmeas que pretendem conduzir para ninhos imaginários. Machos sub-adultos de *Trypterigion spp.* do Mediterrâneo procuram introduzir-se junto de pares no momento do acasalamento aparentemente com o mesmo intuito (WIRTZ, 1978). KEEN-LEYSIDE (1972) refere a mesma situação para *Lepomis megalotis*. DOMINEY (1980; 1981) descobriu que os machos de *Lepomis macrochirus* adoptam dois tipos de estratégia (machos dominantes que nidificam e machos que mimam fêmeas — *female mimic* —) que não constituem intervalos distintos de desenvolvimento. Um indivíduo não pratica ambas as estratégias. Opta por uma delas durante toda a sua vida. DOMINEY (1980) relaciona este fenómeno com um eventual determinismo genético cuja ontogenia é ainda desconhecida.

Em todos os casos até ao momento referidos o macho dominante não partilha o seu território com os outros machos. Estes procuram infiltrar-se durante o acasalamento mas em seguida abandonam a área. Não participam em nenhuma actividade parental ou territorial. Vagueiam entre os territórios prontos a tirarem partido de situações em que as fêmeas desovam.

WIRTZ (1982), numa discussão geral sobre este tipo de tácticas e sua terminologia, reservou o nome de *sneaker* para «qualquer macho que rouba fertilizações a outro macho que já investiu no acasalamento». Nós designamos os machos nestas condições por *machos furtivos*.

Uma variante desta táctica (que observações adequadas talvez venham a revelar ser a mais comum) é o caso em

que os machos excedentes permanecem na imediata vizinhança do território parental, ou mesmo no seu interior, onde são relativamente tolerados. Estes machos são designados por *satélites* (WIRTZ, 1982; SANTOS, 1984).

Há exemplos de satélites em labrídeos do género *Crenilabrus* (WIRTZ, 1982). Nestas espécies os satélites colaboram na defesa agressiva do território parental onde provavelmente fecundam alguns gâmetas. Num outro labrídeo do Atlântico ocidental, *Halichoeres maculipinna* (TRESHER, 1979 referido por WIRTZ, 1982), o território do macho dominante é partilhado com um a três machos sub-adultos que participam na defesa do território. Se o macho dominante abandona o território é substituído por um dos satélites.

Em alguns territórios parentais de *B. sanguinolentus* é também comum observar-se a presença de machos de menores dimensões. Alguns destes machos funcionam como satélites. A sua presença nesta família permaneceu desconhecida até ao momento.

Neste trabalho propomo-nos analisar as frequências relativas das actividades mais salientes dos machos satélites comparando-as com as dos machos parentais. Com esta análise julgamos poder demonstrar que não só os satélites beneficiam com a associação, pois assim conseguem fecundar alguns gâmetas, como também os machos parentais lucram com as atitudes agressivas dos satélites dirigidas contra invasores do território.

MATERIAL E MÉTODOS

As observações de campo decorreram em enclaves da região interdita do litoral rochoso da Ilha do Faial (Açores). Foram iniciadas em Junho de 1983, tendo terminado em Agosto do mesmo ano.

Seleccionámos três poças de observação designadas pelos números 1, 7 e 99. As observações principais foram focalizadas em três unidades sociais distintas compostas por um macho parental e um macho satélite permanente. As actividades do grupo de indivíduos da região da poça onde as unidades sociais estavam espacialmente integradas também foram consideradas, assim como o comportamento de qualquer um dos membros da unidade social noutras regiões da poça. Deste modo utilizámos um misto de amostragem animal-focal/grupo focal (ALTMANN, 1974) relativa às ocorrências de todos os comportamentos observáveis.

Realizámos ainda um conjunto de observações menos sistemáticas relativamente a outras unidades sociais. Foi assim amostrado o comportamento de onze machos satélites e vinte machos parentais durante 30 horas de observações.

A grande maioria dos peixes podia ser identificada individualmente através de marcações realizadas para o efeito segundo o método utilizado por SANTOS (1984).

Nas pautas de observação registámos, por ordem de ocorrência, todos os comportamentos e actividades dos peixes tendo em consideração, sempre que possível, a sua distância e orientação em relação ao centro de territórios parentais. Cada pauta permitia registar um máximo de 34 unidades de comportamento. No final de cada observação/pauta anotávamos o tempo de observação respectivo. Neste artigo foram apenas consideradas as frequências relativas das actividades. Os dados foram processados num computador MINC 23.

DEFINIÇÕES

GRUPOS DE IDADE E TIPOS SOCIAIS

Estão em curso contagens dos anéis de crescimento dos otólitos de modo a definir idades individuais aproximadas e poder assim relacioná-las estatisticamente com as classes de pesos e comprimentos. Este método foi utilizado com sucesso em espécies aparentadas: *B. pholis* por QAZIM (1957); *Coryphoblennius galerita* por FIVES (1980) e *B. incognitus* por KOTRSCHAL & GOLDSCHMID (1981).

Os dados até ao momento recolhidos parecem confirmar as classificações que a seguir fornecemos.

GRUPOS DE IDADE E SEXO

Machos maduros

a) Nos machos adultos (MM+) os dois primeiros raios transformados da barbatana anal formam duas massas volumosas de cor negra que apresentam à superfície uma rede de canais brancos muito finos. O seu aspecto é muito conspícuo, mas a sua função fisiológica não é evidente. A coloração destes peixes é bastante uniforme com base no castanho e no negro. A média dos comprimentos totais é de 13.72 cm ($s = 1.62$) e a dos pesos é de 22.6 g ($s = 8.8$) ($N = 32$) (vd. Fig. 1). Só os machos deste grupo conseguem estabelecer territórios parentais.

b) Nos machos adolescentes (MMO+) as glândulas anais não estão desenvolvidas e não sobressaem por isso no ventre do animal. As gónadas estão desenvolvidas e o esperma aparece nos *vas deferens*. A coloração é muito variável quer de indivíduo para indivíduo, quer no mesmo indivíduo. A média dos comprimentos totais (que é significativamente diferente da dos MM+ (Teste de Student:

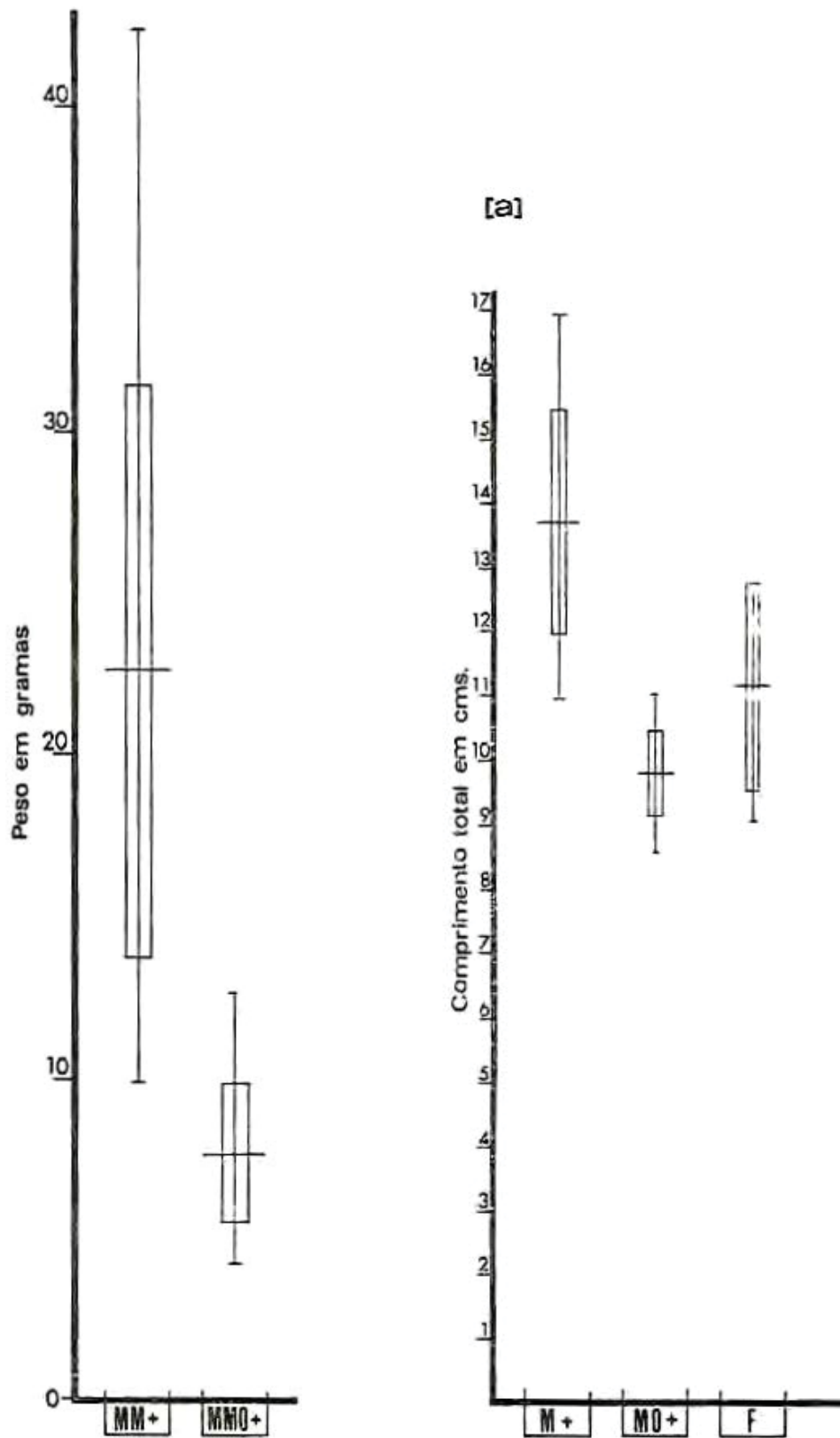


FIGURA 1

- [a] Médias, desvios-padrão e limites inferior e superior dos comprimentos totais em amostras de MM+ (n = 32), MMO+ (n = 35) e FF (n = 72).
- [b] Médias, desvios-padrão e limites inferior e superior dos pesos em amostras de MM+ (n = 29) e MMO+ (n = 25).

$t = 2.22$, $p < 0.05$), numa amostra de 35 exemplares é 9.64 cm ($s = 0.87$) e a dos pesos de 8.09 g ($s = 1.75$) (vd. Fig. 1).

Fêmeas maduras

O padrão de coloração é mais desenhado. De salientar a sua estrutura na face onde listas castanhas contrastam com listas mais claras. A média dos comprimentos é 11.09 cm ($s = 2.02$) (vd. Fig. 1).

Imaturos

Os exemplares mais pequenos são sexualmente imaturos.

TIPOS SOCIAIS

Machos parentais

Ocupam um território com base numa cavidade natural (buraco na rocha ou espaço debaixo de uma pedra) onde atraem fêmeas para a desova e onde cuidam dos ovos (SANTOS, 1985). Todos eles pertencem ao grupo dos MM+.

Machos satélites

MMO+ que se vinculam a territórios parentais. As nossas observações principais incidiram sobre machos satélites que permaneceram no mínimo durante duas semanas consecutivas ligados ao mesmo território parental. Este tipo de machos é incapaz de fundar territórios autónomos. Quando o macho parental abandona o ninho (o que apenas ocorre em condições provocadas experimentalmente) revelam-se incapazes de defender eficazmente a postura em relação a predadores. Em situações normais participam activamente na defesa do território contra intrusos. Deste modo impedem a presença e permanência

de outros machos, nomeadamente outros satélites. Tivemos, no entanto, ocasião de observar que um território pode estar ocasionalmente ocupado por mais de um satélite. Nestas condições são frequentes os combates intra-específicos que conduzem normalmente ao abandono do território por parte de um deles. Os machos satélites procuram activamente penetrar no interior do ninho em situações de acasalamento do macho parental. Nestas condições o padrão de coloração clareia de forma acentuada.

Machos furtivos

MM+ e MMO+ que não possuem territórios e que circulam em áreas livres e através dos territórios de outros machos, onde penetram frequentemente. Raramente entram nos ninhos, mas se isso acontece são rapidamente expulsos.

ACTIVIDADES E COMPORTAMENTOS

Num trabalho anterior (SANTOS, 1985) fornecemos um etograma parcial mas detalhado da espécie. Assim, neste artigo vamos apenas caracterizar resumidamente as actividades e comportamentos, que identificaremos por uma designação de código. O leitor deve reportar-se a SANTOS (1985) para uma descrição mais pormenorizada.

NA: inclui a *natação*, o *afastamento*, a *fuga* e o «*chaffing*» — natação em que o peixe roça lateralmente, num impulso rápido, uma parte do corpo num elemento do substrato —.

AG: agressões intra e inter-específicas. São excluídas as agressões a fêmeas. Inclui a *investida*, a *marrada* e a *intimidação* ou *ameaça*.

PE: inclui as *perseguições*.

AC: *combates*. Sequências agonísticas prolongadas em que os peixes exibem comportamentos agressivos directos,

com frequentes perseguições em círculo. Um combate é constituído por várias sequências, intercaladas por imobilizações no substrato em posições relativas próximas. No fim de um combate é comum a execução de *natação vai-não-vai* por parte do peixe que se afasta. Neste tipo de comportamento o peixe lança-se em direcção ao opo- nente, como numa investida rápida, mas nada de regresso ao ponto de onde partiu, ou mais atrás. Pode ser executada em sequência, mas conduz normalmente ao abandono da contenda.

Considera-se um combate terminado quando os peixes passam a executar outras actividades ou então se imobilizam a uma distância considerável um do outro. Só obser- vámos combates entre satélites.

SA: inclui a *natação em laço*, comportamento cons- pícuo de corte, mas aparentemente com funções intimida- tórias para outros machos da poça.

LP: comportamentos de limpeza. Inclui a *escavação* e a *remoção com transporte*.

OS INDIVÍDUOS: SUA HISTÓRIA E CARACTERÍSTICAS

SE01 — Satélite: poça 1; ninho 4; vermelho (a) na dorsal. Foi capturado no dia 27/06/83 na poça 1. Marcado e libertado a 30 m NW regressou à poça onde passou a frequentar o território 5 (veja SANTOS, 1985; Fig. 4). A partir do dia 12/07/83 passou a frequentar o território 4, que adoptou até final das observações. CT: 10.02 cm (27/06); 10.28 cm (21/07); 10.97 cm (27/08). Peso: 9.3 g. (27/06); 9.7 g (21/07); 11.7 g. (27/08).

SE02 — MO+: poça 1; vermelho (b) na dorsal. Foi captu- rado no dia 28/06/83 na poça 1, marcado e liber- tado a 50 m E. Regressou à poça 1. Nunca fre- quentou qualquer território específico. Perma-

neceu na poça até ao dia 08/09/83. CT: 10.04 cm (28/06); 11.21 cm (27/08). Peso: 8.6 g (28/06); 1.00 g (27/08).

- SB01* — MO+: poça 1; branco a meio da dorsal. Foi capturado no dia 07/07/83 na poça 1, marcado e libertado a 30 m SE. Regressou à poça de origem. Não frequentou nenhum território específico. Permaneceu na poça até ao dia 27/07, altura em que foi capturado para identificação das gónadas CT: 0.06 cm (07/07); 9.07 cm (27/07).
- SS02* — Satélite: poça 1; ninho 4; sem marcação. Satélite condicional do ninho 4. Aparentemente permaneceu durante três dias no território 4 onde combateu frequentemente com o SE01. Era muito menos activo que este e ocupou sempre um local fixo dentro do território.
- SV01* — Satélite: poça 1; ninho 1; verde e castanho na dorsal. Foi capturado no dia 06/06/83 na poça 1 e aí libertado. Foi satélite no território 1. Após o abandono deste território pelo parental PA01 no dia 28/06, em consequência de experiências de retorno (SANTOS, 1984), passou a frequentar o território 1 e mais dois territórios adjacentes (n.ºs 2 e 11). Foi observado na poça pela última vez no dia 11/07.
- SX00* — MO+: poça 7; territórios 1, 8, 9 e 10.
- SX01* — MO+: poça 7; territórios 1, 3 e 8.
- SZ02* — Satélite: poça 7; territórios 6 e 9; azul escuro e amarelo na dorsal. Foi capturado no dia 11/07 na poça 7, marcado e aí libertado. Permaneceu na poça até 25/07. CT: 10.46 cm. Peso: 9.3 g.
- SC01* — Satélite: poça 99; território 1; castanho e branco na dorsal. Foi capturado e marcado no dia

PARENTAIS E SATÉLITES

18/07/83. Mostrou sempre uma forte ligação ao território 1 ao qual permaneceu vinculado até final das observações (10/08). CT: 10.28 cm. Peso: 9.9g.

SC02 — Satélite: poça 99; território 1; preto na dorsal. Foi capturado e marcado no dia 18/07/83. Satélite condicional (ou secundário) do dia 28/07 a 08/08. Tal como SS02 tinha um local fixo dentro do território e a sua actividade era muito reduzida. CT: 10.07 cm. Peso: 8.2 g.

SC03 — Satélite (?): poça 99; território 1; sem marcação. Satélite (?) condicional durante 2 dias. Actividade extremamente reduzida. Quando agredido fugia.

PA01 — Parental: poça 1; território 1; verde na dorsal. Foi marcado no dia 06/06/83. Libertado a 20 m W conseguiu regressar. Libertado no dia 27/06 a 50 m ENE voltou a regressar (veja SANTOS, 1984). No dia 28/08 abandonou o território que, no entanto visitava regularmente. Abandonou a poça no dia 09/07/83. CT: 13.37 cm.

PA04 — Satélite: poça 1; território 4; amarelo e verde na dorsal. Foi marcado no dia 17/06/83. Permaneceu no território até final das observações (11/08). CT: 15.04cm.

PA05 — Parental: poça 1; território 5; amarelo na dorsal. Abandonou o território após uma segunda experiência de retorno. Na poça 99, onde então ficou, nunca fundou território nem actuou como satélite. CT: 11.00 cm.

PA06 — Parental: poça 1; ninho 6; amarelo, verde e rosa na dorsal. Marcado no dia 21/06/83 permaneceu até final das observações. CT: 14.24 cm.

PA18 — Parental: território 18; sem marcação.

- PA21* — Parental: poça 1; território 21; castanho, encarnado e azul na dorsal. Marcado no dia 27/06/83 permaneceu na poça até, pelo menos, ao dia 9 de Setembro. CT: 13.85 cm (27/06); 14.03 cm (27/08); 15.34 cm (08/09). Peso: 20.6 g (27/06); 23.3 g (27/08); 25.07 g (08/09).
- PA13* — Territorial: poça 1; ninho 13; sem marcação. Não acasalou mas manteve uma forte ligação ao território. Não limpou a entrada do ninho que estava coberta por tufo de algas.
- PC01* — *PC02* — *PC03* — *PC04* — *PC05* — Parentais: poça 99; territórios 1, 2, 3, 4 e 5; sem marcação.

RESULTADOS

1. ASPECTOS GERAIS:

UMA PERSPECTIVA DINÂMICA E ALGUNS EXEMPLOS

As poças do médio-litoral rochoso constituem o cenário ecológico onde os grandes machos competem de modo agressivo pela ocupação de locais para o acasalamento, a desova, a fecundação e o desenvolvimento dos embriões aos quais fornecem cuidados parentais específicos (SANTOS, 1985).

Do conjunto de MM+ que durante a época de reprodução conseguem estabelecer um território apenas uma parte (de que desconhecemos a percentagem, mas que é certamente elevada) ascende à condição parental. *PA13* foi um macho que permaneceu durante toda a época de reprodução com uma ligação muito marcada por uma cavidade, que exibia comportamentos de defesa territorial mas que nunca acasalou.

A par destes machos existe uma população dispersa de MM+. Aqueles que conseguem fixar-se como satélites

passam a actuar de modo agressivo contra todos os machos nas mesmas condições biológicas que estacionam no território ou simplesmente nadam através dele. Nunca atacam o parental dono do território nem as fêmeas. Em contrapartida atacam e/ou ameaçam outros parentais que invadem o território.

A sua ligação ao território é tão forte que aí permanecem mesmo quando o parental o abandona. Quando isto acontece os MMO+ que vagueiam pela poça, assim como indivíduos de outras espécies, invadem o ninho na intenção evidente de devorar a postura. Nesta situação o satélite procura, a todo o custo, defendê-la. A sua atitude é, no entanto, ineficaz. O satélite é incapaz de defender eficazmente uma postura, assim como é incapaz de fundar um território autónomo. São exemplo disso SV01 (território 1) e SE01 (território 5).

A grande maioria dos territórios parentais não possuem satélites talvez porque a cavidade de nidificação não permite uma fácil incursão ao seu interior. Outros, talvez por razões inversas, parecem ser bastante disputados. Nalguns territórios estão presentes um satélite principal e um satélite secundário ou condicional. Nestas condições, que podem manter-se por vários dias, observam-se combates frequentes. Nestes casos os satélites ficam na contingência de terem de lutar regularmente para conservarem o seu estatuto privilegiado dentro do território parental (ex.: SE01 *versus* SS02 e SC01 *versus* SC02). O satélite condicional acaba normalmente por abandonar o território.

Durante o período de observação só registámos intrusões dentro do ninho por parte de satélites principais. Houve casos de satélites que permaneceram cerca de 60 segundos dentro do ninho durante o acasalamento do parental.

Observámos, ainda que raramente, uma ou outra intrusão por parte de um macho furtivo, sem vínculo à área, certamente sem sucesso porque imediatamente banido.

2. ACTIVIDADES INTER-TERRITORIAIS E INTRA-TERRITORIAIS

2.1. A Fig. 2 mostra de forma muito clara que os satélites frequentam territórios particulares.

78.22% das actividades de SE01 ocorrem dentro dos limites do território 4. Os restantes 21.78% estão divididos por cinco territórios com uma maior incidência no território 6.

No satélite SC01 a imagem de uma ligação preferencial é ainda mais pronunciada: 97.42% das suas actividades ocorrem no território 1, enquanto os restantes 2.58% estão repartidos por cinco territórios (Fig. 2).

No satélite SZ02 a preferência não é tão marcada: 31.25% das suas actividades ocorrem no território 9, 21.88% no território 6, 15.63% no território 4 e no território 10 e os restantes 15.63% nos territórios 2, 7 e 8.

2.2. A actividade dentro dos territórios é monopólio quase exclusivo dos machos parental e satélite (veja Fig. 3).

No território 1 (poça 99), 64.26% das actividades cabem a SC01 e 25.67% a PC01 (Fig. 3). Ao satélite condicional SC02 apenas cabem 8.37%.

No território 4, poça 1, deparamos com uma situação muito similar. 67.16% do total das actividades pertencem ao satélite SE01, 25.25% ao parental PA04 e apenas 5.64% ao satélite condicional (Fig. 3).

Estes resultados mostram de forma muito clara a situação privilegiada dos satélites dentro dos territórios.

3. PADRÕES DAS ACTIVIDADES

NA: É o tipo de actividade mais frequente dos satélites SC01, SC02 e SE01 para os quais representa, respectivamente, 50.99%, 49.18% e 59.12% do total das actividades.

PARENTAIS E SATÉLITES

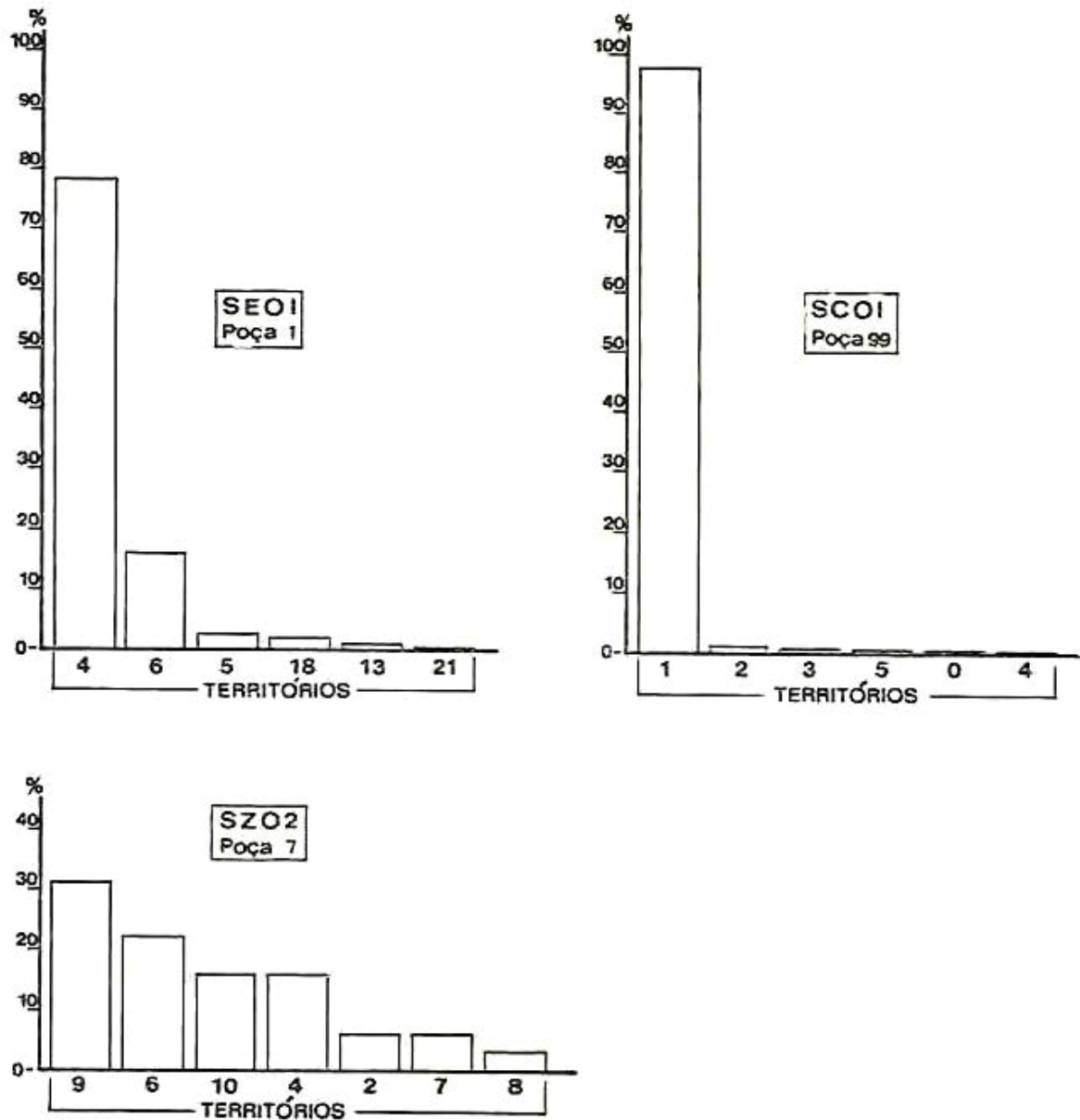
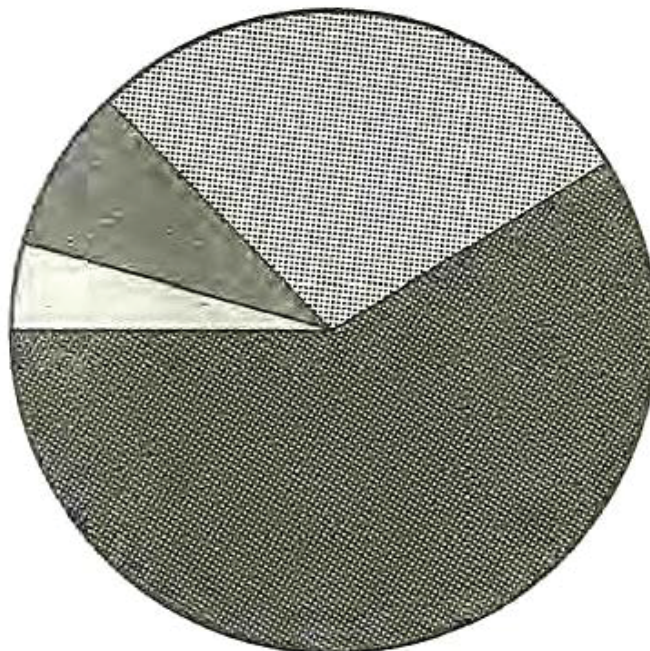


FIGURA 2

Distribuição percentual das actividades de SEO1, SCO1 e SZO2 por distintos territórios

Assume menor relevo e dimensão no conjunto das actividades dos parentais (PC01: 13.26%; PA04: 23.30%) uma vez que estes permanecem muito tempo dentro dos ninhos.

**POÇA 1
Território 4**



SC01 67.16%
f=274



PA04 25.25%
f=103



SS02 5.64%
f=23

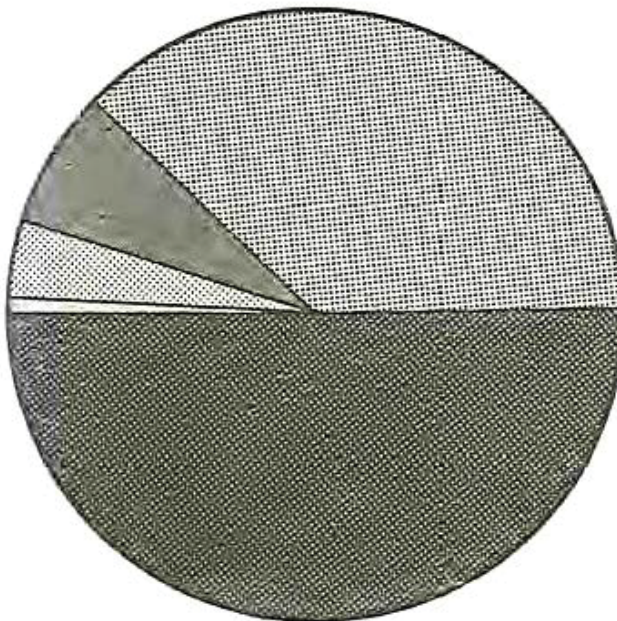


SB02 0.98%
f=4

PA21 0.49%
f=2

PX06 0.49%
f=2

**POÇA 99
Território 1**



SC01 64.26%
f=453



PCC1 25.67%
f=181



SC02 8.37%
f=59



PCC3 0.85%
f=6

SC03 0.71%
f=5

PX00 0.14%
f=1



FIGURA 3

Relação percentual das actividades exibidas por diferentes machos no território 4 da poça 1 e no território 1 da poça 99. As áreas dos círculos são proporcionais ao número de actividades dos machos respectivos no cômputo geral das actividades no território.

PARENTAIS E SATÉLITES

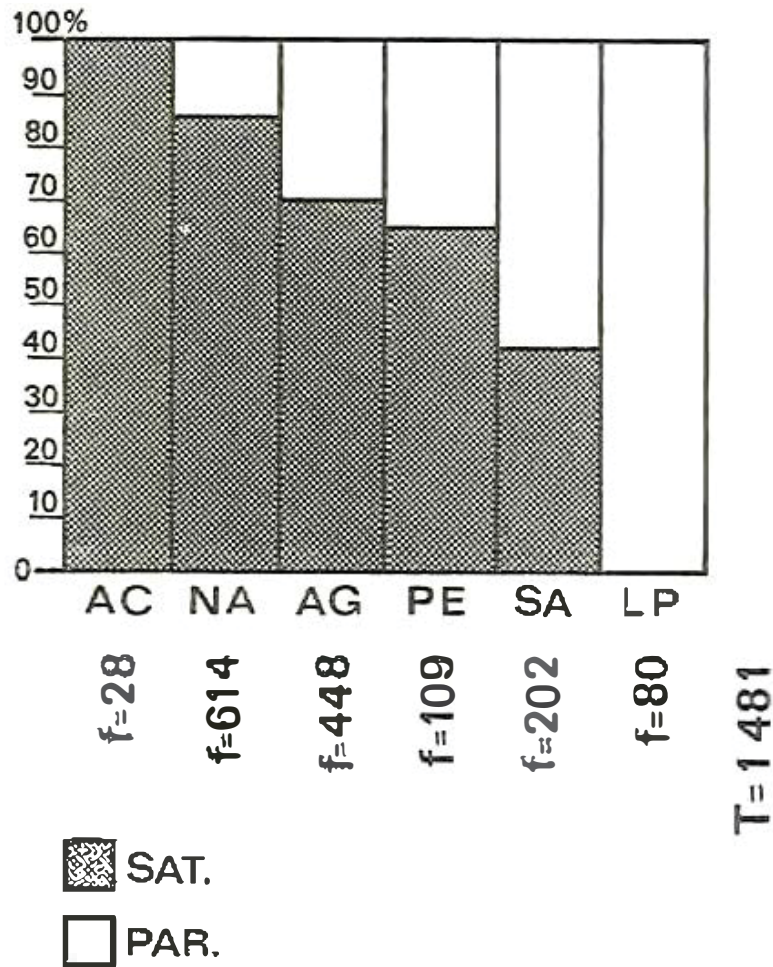


FIGURA 4

Percentagens comparadas por actividade dos machos parentais (branco) (n = 20) e dos machos satélites (ponteado) (n = 11). São fornecidas as frequências absolutas (f) para cada actividade.

AG: São as actividades mais frequentes dos parentais (PA04: 40.78%; PC01: 44.20%). 50% são dirigidas a satélites. Se atendermos a que os satélites estão sempre dentro do território torna-se evidente que, em tempo relativo, são menos agredidos que outros indivíduos ao alcance do raio de acção agonística dos parentais.

As AG são o segundo tipo de actividade mais frequente dos satélites (SC01: 36.64%; SC02: 30.51%; SE01: 28.10%).

Nunca são dirigidas aos parentais nem às fêmeas. Estes valores mostram o contributo significativo dos satélites para a defesa agressiva do território. Da habilidade do satélite em expulsar do território outros machos furtivos depende de facto a conservação da sua condição social.

PE: As perseguições são cerca de 1.5 vezes mais frequentes nos satélites que estiverem implicados em 60.57% do seu total. Este facto prova que os satélites, não só agridem mais vezes que os parentais, como se afastam mais durante as agressões.

AC: O facto de os satélites serem os únicos a combaterem dentro dos territórios (100% das AC) representa talvez um dos aspectos mais salientes do esforço destes machos.

Os combates, que constituem situações agonísticas das mais intensas, implicam um investimento físico considerável em que o animal se arrisca a ficar lesionado. O peixe sujeita-se ao combate em ocasiões de competição intra-específica em que a sua posição é posta em causa de modo agressivo por outros machos da mesma condição biológica. Todos os combates ocorrem com satélites condicionais ou secundários.

É interessante salientar que 47.83% das actividades de SS02 (satélite condicional) são combates.

SA: Os comportamentos de corte representam uma percentagem importante das actividades dos parentais (PA04: 12.62%; PC01: 13.81%) sendo, no quadro geral das observações, o segundo grupo de actividades mais frequente destes machos ($f = 114$; 25,56%) (Fig. 4).

Os satélites também os exibem com certa frequência (43.56% do total das SA; 4.16% e 8.47% das actividades exibidas, respectivamente por SC01 e SC02). Estas observações parecem pois confirmar que os satélites procuram atrair as fêmeas activamente. No entanto, isso parece não

ser a regra uma vez que a percentagem de SA é nula nos machos SE01 e SS02.

LP: As LP têm um papel de relevo no esforço reprodutor dos machos parentais. Através delas é assegurada a limpeza da cavidade de nidificação, desocupando-a de materiais de modo a manter livre espaço para a desova e proteger o desenvolvimento embrionário, e a natureza conspícua do território (veja SANTOS, 1985).

Correspondem a 17.94% do total das actividades dos machos parentais. Os satélites nunca as executam o que permite caracterizá-las como tipicamente parentais.

CONCLUSÕES E DISCUSSÃO

A — Que benefícios? Para quem?

Os factores relacionados com a presença de satélites nos territórios parentais não estão devidamente esclarecidos. Presumimos que existe uma relação entre o tipo de estrutura das cavidades de nidificação, o grau de esforço exigido para a sua defesa e a presença de satélites no território. Nos ninhos com abertura estreita um pequeno esforço agressivo pode ser suficiente para impedir a intrusão de estranhos. Nos ninhos com entrada larga, ou com duas aberturas, a exclusão dos machos furtivos mostra-se inviável e neste caso um macho furtivo pode passar a actuar como satélite.

Isto parece permitir supor que os machos que seleccionam para a nidificação uma cavidade estreita estarão em vantagem em relação aos outros machos já que asseguram melhor e com menos esforço a paternidade dos embriões à sua guarda. Nesta perspectiva a associação entre um parental e um satélite parece conformar-se à situação do *parasita*: a exclusão do satélite não é consumada porque

o esforço exigido excede os custos resultantes da sua presença. O facto de os satélites serem alvo de agressões territoriais da parte do parental (50% das AG) mostra, aparentemente em apoio desta hipótese, que este se esforça por impedir a permanência do satélite sem o conseguir.

O peso de outros factores permite, no entanto, apagar o valor explicativo desta hipótese. A coesão socio-espacial entre machos parentais e machos satélites, e o tipo de associação que daí resulta, parece, pelas razões que em seguida apontamos, harmonizar-se com a situação em que o macho parental auferir de um benefício líquido (WIRTZ, 1982) e que DOMINEY (1981) confirma como a hipótese que se aplica ao tipo de associação entre as duas categorias de machos reprodutores de *Lepomis macrochirus*.

Primeiro: como os donos dos territórios com satélites acasalam mais vezes (SANTOS, em preparação) é lícito supor que o roubo de fecundações pode ser largamente compensado por uma taxa mais elevada de acasalamentos e que a partilha do território não implica uma redução do sucesso reprodutor destes machos. Segundo: os satélites participam de forma muito activa na defesa do território. Eles não só agredem mais vezes que os parentais (71% das AG, PE e AC), como têm encontros agonísticos mais violentos (100% das AC) e se afastam mais durante as agressões (60.55% das PE). Além disso, é durante os acasalamentos que são mais activos. Desta associação os parentais retiram benefícios evidentes.

Os parentais que têm de interromper frequentemente o acasalamento para afastar intrusos arriscam-se a que a fêmea abandone o ninho. Esta tarefa é então garantida pelos satélites que, de modo a reduzirem a competição no roubo de fecundações, se vêm compelidos a excluir de modo agressivo outros machos da vizinhança do ninho.

Para os MMO+ a táctica satélite parece constituir o meio mais eficaz de obter acesso à fecundação de alguns gâmetas. Até que ponto o esforço associado ao desem-

penho deste papel afecta a sua eficácia futura como reprodutores não é de todo evidente. Sabemos, no entanto, que a redução na taxa de crescimento de alguns machos empenhados na reprodução é recuperada nos meses imediatamente subsequentes. A diferença no crescimento (peso e comprimento) de SE01 (satélite) e SE02 (MO+ não satélite) até finais de Agosto não é significativa. Se o mesmo se puder confirmar para outros casos torna-se evidente que os satélites não estarão em inferioridade competitiva na estação seguinte. A experiência adquirida como satélites virá certamente beneficiá-los.

Para o dono do território as vantagens resultantes da presença do satélite parecem exceder largamente eventuais desvantagens que daí possam advir (como seja cuidar de embriões cuja paternidade não lhe pertence) conformando assim esse tipo de associação com a hipótese do benefício líquido (WIRTZ, 1982).

B — *Altruismo recíproco ou benefício individual?*

A adopção de uma tática satélite por parte dum macho flutuante constitui uma opção vantajosa pela seguinte ordem de razões:

- (i) através dela o satélite passa a dispor de informação actualizada sobre o momento aproximado da desova uma vez que permanece junto ao ninho e assiste à entrada da fêmea. Este facto vai contribuir certamente para uma melhor sincronização do estado de excitação e motivação sexual do satélite com o do casal no ninho;
- (ii) conhecendo a topografia do território assim como a sua anatomia funcional o satélite pode escapar, de modo mais eficiente, à carga do parental;

- (iii) a condição anterior pode ser reforçada pelo facto de ter fecundado alguns gâmetas. Os dois efeitos reunidos, de *residência* e de *vinculação*, podem contribuir para intensificar assimetrias em contextos agonísticos com intrusos, com vantagem para o satélite.

Os benefícios que o macho parental parece obter com a presença do satélite não derivam da sua ajuda directa, mas são a consequência indirecta do facto de o satélite procurar activamente impedir que outros machos 'flutuantes' ocupem uma posição favorável no território ou simplesmente cheguem dentro do ninho e fiquem assim aptos a disputar fecundações. O facto de o satélite ser agonisticamente mais activo quando há fêmeas no ninho parece apoiar esta ideia.

O macho parental por seu lado não expulsa definitivamente o satélite atendendo aos prejuízos imediatos que isso comportaria. A defesa absoluta do território por parte do macho parental tenderia a reduzir de forma significativa a sua eficácia reprodutora. A ocorrência regular de agressões dirigidas a satélites por parte de parentais cujo sucesso reprodutor foi evidente, mostra contudo que a exclusão é ensaiada.

Ao parental colocam-se as seguintes opções, ou se reproduz, isto é, atrai fêmeas, acasala e cuida dos ovos, ou dedica o seu tempo a lutar para afastar intrusos.

A táctica da 'tolerância' parece ser a que efectivamente opera maiores vantagens. Numa população em que a presença de machos 'furtivos' no território seja frequente, compensa ser tolerante.

Os parentais que utilizam comportamentos 'não-tolerantes' arriscam-se a perder as fêmeas e a não cuidar convenientemente dos ovos, pois investem o seu tempo e energia na exclusão de intrusos.

Esta relação socio-espacial entre satélite e parental é interpretada por TABORSKY (1983) no seu estudo sobre *Crenilabrus ocelatus* como altruísmo recíproco.

Este tipo de associação pode ser explicado no presente caso através da vantagem individual que oferece, constituindo assim um exemplo particular de mutualismo (cf. KREBS and DAVIES, 1981: 24).

O benefício líquido que o macho parental aparentemente auferir porvém do facto de o macho satélite procurar elevar a sua probabilidade de fecundar alguns gâmetas à custa de impedir que outros machos da sua condição social os fecundem.

Nesta perspectiva, os machos parentais mais tolerantes em relação à presença de satélites (isto é, aqueles que mantêm índices ponderados de agressividade) podem vir a obter um maior sucesso reprodutor. Consequentemente os satélites com maior sucesso serão aqueles que se associam a machos parentais tolerantes.

C — *Táticas subordinadas ou equivalentes?*

O último aspecto de relevo que seria de discutir neste trabalho liga-se com a interpretação destas táticas no ponto de vista da sua posição evolutiva.

Entre outros aspectos seria interessante procurar estabelecer se ambas as táticas são equivalentes, isto é, se são igualmente eficazes, ou se pelo contrário os satélites são subordinados que estão a fazer o Melhor de uma Má Posição (*the Best of a Bad Situation*: GROSS, 1984, 58).

Este e outros aspectos relacionados com esta matéria serão analisados num próximo trabalho uma vez que o material recolhido está ainda em fase de interpretação e análise.

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 senhora D. Alierta Pereira agradeço o apoio prestado na mecanografia do manuscrito. Ao senhor José Carlos Silva agradeço a realização das figuras incluídas.

Agradeço ainda os comentários inestimáveis do Prof. Doutor António Bracinha Vieira e Prof. Doutor Vasco Garcia.

Ao Dr. Eduardo Isidro agradeço o apoio na realização dos programas para o processamento dos dados num computador MINC 23 e à Dr.^a Helen Rost Martins a colaboração prestada na preparação da versão inglesa do resumo.

REFERÊNCIAS

- ALTMANN, J. (1974)—Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-269.
- DOMINEY, W. J. (1980)—Female mimicry in male bluegill sunfish—a genetic polymorphism? *Nature*, 284: 546-548.
- DOMINEY, W. J. (1981)—Maintenance of female mimicry as a reproductive strategy in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Env. Biol. Fish.*, 6 (1): 59-64.
- FIVES, J. M. (1980)—Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland—XI. The biology of Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* L. (Pisces), on the Connemara coast. *Proc. Royal Irish Acad. -B*, 80 (4): 61-77.

PARENTAIS E SATÉLITES

- GROSS, MART R. (1984)—Sunfish, Salmon and the evolution of Alternative Reproductive strategies and tactics in fishes. Em: *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. (G. Potts and R. Woother, eds.), pp. 55-75. Academic Press, London.
- JONES, J. H. & G. M. KING (1952)—The spawning of the male salmon parr (*Salmo solar* Linn. Juv.). *Proc. Zool. Soc. London*, 122: 615-619.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. (1972)—Intraspecific intrusions into nests of spawning longear simfish (Pisces: Centrarchidae). *Copeia*: 272-278.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. (1979)—*Diversity and adaptation in fish behaviour*. Springer-Verlag (Berlin), XIII + 204 pp.
- KOTRSCHAL, K. & A. GOLDSCHMID (1981)—Population structure of *Blennius incognitus* Bath 1968 (Pisces: Teleostei: Blenniidae) during the reproductive period with comments on age and growth of small benthic fishes. *Marine ecology*, 2 (3): 225-240.
- KREBS, J. R. e N. B. DAVIES (1981)—*An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications: X + 292 pp.
- MALMQVIST, BJÖRN (1983) — Breeding behaviour of brook lampreys *Lampreta planeri*: experiments on mate choice. *Oikos*, 41: 43-48.
- MONTGOMERY, W. L. (1983) — Parr Excellence. *Natural History*, 92(6): 58-67.
- MORRIS, D. (1952)—Homossexualidade nos esgana-gatas-de-dez-espinhos (*Pygosteus pungitius*). Em: DESMOND MORRIS (1973)—*Reprodução das espécies* (Ed. Europa-América): 17-51.
- MORRIS, D. (1973) — *Reprodução das espécies- Formas de comportamento sexual*. Publicações Europa-América: 660 pp.
- QAZIM, S. Z. (1957)—The biology of *Blennius pholis* (L.). *Proc. Zool. Soc. London*, 128: 161-208.
- 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.
- TABORSKY, M. (1983)— Territory holders, sneakers and satellites: alternative male strategies in a mediterranean wrasse (Abstract: Abstracts of the XVIIIth Intern. Ethol. Conf. in Brisbane-Australia, 1983). *Newsletter of the International Association of Fish Ethologists*, 7 (3) 1984: 32-33.
- TRESHER, R. E. (1979)— Social behaviour and ecology of two sympatric wrasses (Labridae: *Halichoeres spp*) off coast of Florida. *Mar. Biol.*, 53: 161-172.
- WILSON, E. O. (1975)— *Sociobiology -The New Synthesis*. Harvard University Press: IX + 697 pp.
- WIRTZ, P. (1978)— The behaviour of the Mediterranean *Tripterygion* species (Pisces: Blennioidei). *Z. Tierpsychol.*, 48: 142-174.
- WIRTZ, P. (1982)— Territory holders satellite males and bachelor males in a high density population of waterbuck (*Kobus ellipsiprymus*) and their associations with conspecifics. *Z. Tierpsychol.*, 58: 277-300.