

Capacidade de retorno à área vital, padrão de dispersão e organização social em *Blennius Sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae) durante a época de reprodução *

RICARDO SERRÃO SANTOS**

INTRODUÇÃO

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

P. H. KLOFFER (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, 1983). Os machos mais jovens, incapazes de estabelecerem e 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 deste comportamento. São discutidos os diversos estudos sobre orientação com espécies da mesma família e de outras 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 (ver: SANTOS, 1983, Fig. 2). Foram iniciadas em 18 de Maio de 1983 tendo terminado 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 Quinal-

* 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. A Sr.^a D. Allerta Pereira agradeço o apoio prestado na mecanografia do manuscrito. Ao Sr. José Carlos Silva agradeço a realização das figuras incluídas. A Dr.^a Helena Isidro, o Prof. Dr. António Bracinha Vieira e o Dr. Victor Almada fizeram úteis comentários a uma 1.^a versão do manuscrito. A Dr.^a Helen Rost Martins prestou uma colaboração inestimável na preparação da versão inglesa do resumo. O Dr. Humberto Lopes preparou o anestésico utilizado nas experiências.

Ao Prof. Dr. José Avila Martins (Director do D.O.P.) devo a possibilidade de ter levado a cabo este trabalho.

** Universidade dos Açores.

dina, segundo a fórmula proposta por GIBSON (1967b).

Nas marcações foram utilizadas pequenas missangas de cores fixas, cujo peso variava entre 0.007 gr. e 0.363 gr., enfiadas 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 combinação de cores.

Após a marcação os animais recuperavam do efeito do anestésico num recipiente para verificar se esta não tinha provocado alguma lesão grave como infelizmente aconteceu em dois casos.

Depois de devidamente identificados os peixes foram libertados, de acordo com protocolos previamente estabelecidos, ou na poça onde haviam sido capturados (*poça de residência*) ou a uma distância definida da poça de resistência (*poça de largada*).

Nos dias subsequentes, e conforme as condições atmosféricas o permitiam, foram realizadas observações sistemáticas a partir do exterior das poças. As ocorrências foram devidamente registadas. Deste modo pudemos 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 $D = \frac{L_1}{L_2}$ 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 para uma dada área restrita e permite comparar entre si os vários grupos sociais quanto a este factor.

Em apoio à confirmação estatística das hipóteses utilizámos os seguintes testes (segundo SOKAL e ROHLF, 1969; PIERCE, 1970 e SHAVELSON, 1981): (1) Teste de Proba-

bilidade exacta de FISHER |P|; (2) Teste X^2 à homogeneidade das variâncias |BARTLETT X^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 |Fs|.

RESULTADOS E CONCLUSÕES

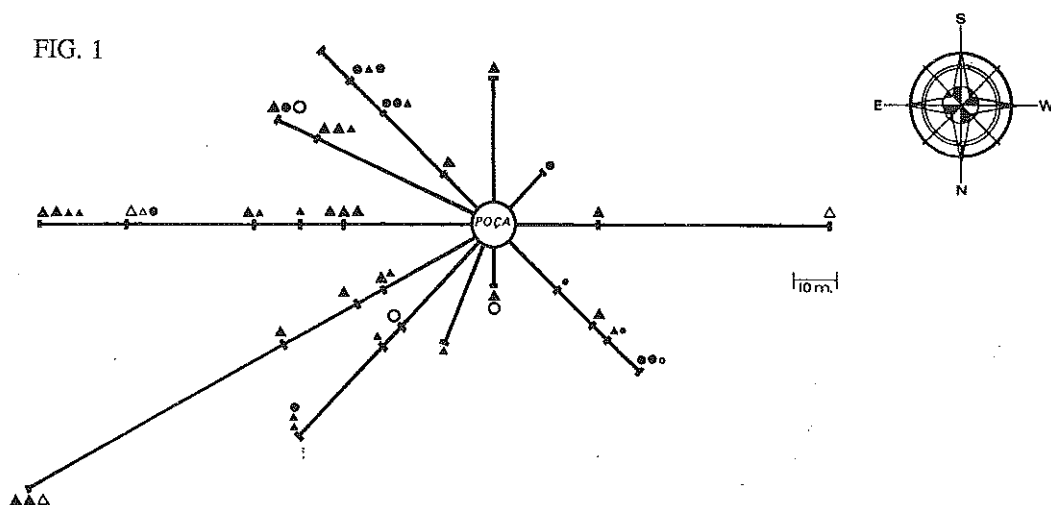
1. Quando afastados da sua poça de residência os peixes conseguem regressar?

Para responder a esta questão foi testado o comportamento de um grupo de 53 peixes marcados e libertados a diversas distâncias da sua *poça 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 ao comportamento de um *grupo de controle*. Neste caso os indivíduos marcados foram libertados nas poças de residência (Quadro II) que correspondiam a poças de largada do grupo experimental.

A percentagem de retornos à poça de residência no grupo experimental foi bastante elevada: 83 %. Pelo contrário, apenas dois peixes do grupo de controle, cuja poça de residência se situava a 7 m da poça de residência do grupo experimental, foram aqui localizados.

Estes resultados mostram que há uma diferença significativa ($P < 0.001$) no comportamento dos dois grupos (Quadro III). A proporção de retornos de peixes do grupo experimental foi significativamente superior à proporção de peixes do grupo de controle que apareceram nessa poça. Estes resultados parecem comprovar que os peixes: (I) procuram permanecer nos locais habituais de residência; (II) quando obrigados a afastar-se da sua área vital procuram regressar; (III) conseguem orientar-se até à sua área vital readaptando-a.

FIG. 1



Distâncias (em metros) e orientação de largada de peixes do grupo experimental. Machos com mais de 1 ano (M+) que regressaram (▲) e que não-regressaram (△); machos com menos de 1 ano (M0+) que regressaram (▲) e que não-regressaram (△); fêmeas maduras que regressaram (●) e que não-regressaram (○); fêmeas imaturas que regressaram (◐) e que não-regressaram (◑).

QUADRO I

Relação das experiências com os peixes do grupo experimental
(a distância é fornecida em metros e a orientação em pontos cardiais)

N.º	DATA	SEXO E IDADE (ap.)	DISTÂNCIA E ORIENTAÇÃO DE LARGADA		RESP.
1	18-05-83	M (+)	11	N	S
2	20-06-83	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	NNE	S
27	30-06-83	M (+)	30	E	S
28	07-07-83	M (+)	30	E	S

N.º	DATA	SEXO E IDADE (ap.)	DISTÂNCIA E ORIENTAÇÃO DE LARGADA		RESP.
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
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

S — regressou.
N — não regressou ou não foi localizado.
(ap.) — aproximados. (Ver também legenda Fig. 1).

QUADRO II

Relação das 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])

N.º	DATA	SEXO E IDADE (ap.)	DISTÂNCIA E ORIENTAÇÃO DE LARGADA		RESP.
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

(ap.) — aproximados.

S — localizado na PRGE.

N — não localizado na PRGE.

(Ver também legendas Fig. 1 e Quadro I).

QUADRO III

Tabela de contingência relativa às experiências dos grupos experimental e de controlo

	GRUPO EXPERIMENTAL	GRUPO CONTROLO	t
Localizados em PRGE	44	2	46
Não localizados em PRGE	9	14	23
t	53	16	69

P < 0.001

QUADRO IV

Tabela de contingência relativa às experiências do 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	S	t
> 50 m	4	10	14
≤ 50 m	4	35	39
t	8	45	53

P = 0.98

N — não regressaram.

S — regressaram.

QUADRO V

Tabelas de contingência relativas às experiências do grupo experimental; são consideradas, separadamente, e comparadas às diferentes condições sociais (i.e.: sexo e idade ap.)

A

	N	S	t
M (+)	3	19	22
F	4	12	16
t	7	31	38

P = 0.32

B

	N	S	t
M (+)	3	19	22
M (0+)	1	3	14
t	4	22	36

P = 0.49

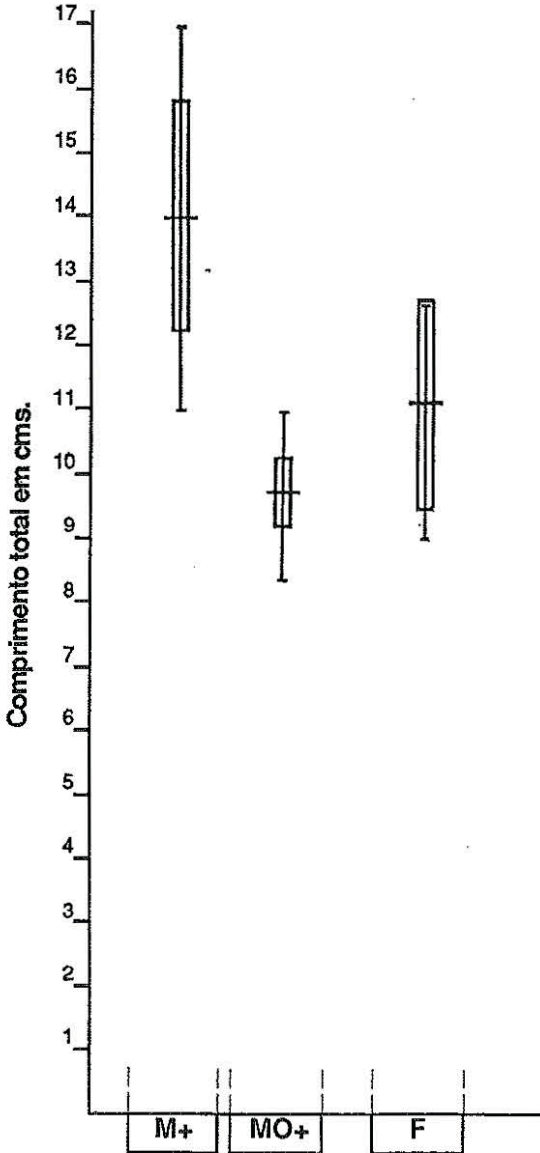
C

	N	S	t
F	4	12	16
M (0+)	1	13	14
t	5	25	30

P = 0.21

FIG. 2

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



2. A capacidade do regresso é independente da distância?

A capacidade de regresso foi medida pelo número de sucessos do grupo. Para testar esta

hipótese considerámos o grupo experimental dividido em dois sub-grupos: (1) constituído pelo conjunto dos indivíduos deslocados para distâncias iguais ou inferiores a 50 m da poça de residência; (2) constituído pelos indivíduos deslocados para distâncias superiores a 50 m e até 120 m.

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.

3. A capacidade de regresso é independente do sexo e da idade (i.e. da categoria social)?

Importa-nos testar estas hipóteses pois as suas soluções constituem importantes chaves para a compreensão da estrutura da organização social desta espécie. As nossas observações sobre o comportamento social de *B. sanguinolentus* permitiram-nos distinguir e caracterizar uma organização social relativamente estruturada durante a época da reprodução. Sob o controlo das relações inter-individuais estabelecem-se entre os habitantes das poças condições sociais distintas (uma análise preliminar sobre este assunto é apresentada por SANTOS, 1984). As categorias sociais assim 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, além disso, características anatómicas distintas.

As fêmeas, como é óbvio, desempenham um papel distinto do dos machos na reprodução, o que as obriga a estabelecer uma estratégia geral de comportamento também diferente (SANTOS, 1983).

Atendendo a estes pressupostos considerámos não só útil, como essencial, testar a dependência entre as respostas dos peixes quando deslocados para fora da sua área vital, e as variáveis sexo e idade (Quadro V).

Não encontramos diferenças significativas entre os machos (M+) 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 regressar à área vital é independente do sexo e da idade sendo executada em proporções equivalentes em qualquer dos três grupos (Quadro V).

4. O padrão de dispersão (D) é independente do sexo e da idade (i.e. 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 (BARTLEIT $X^2 = 6.28$, $0.025 < p < 0.05$; ANOVA: $F = 0.81$; $p > 0.50$) assim como (2) não encontramos correlação entre a distância a percorrer e o tempo consumido no retorno ($r = 0.08$).

QUADRO VI

Valores de D para peixes de diferentes condições sociais.

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

O tempo mínimo de regresso à poça 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 também por três vezes mas por 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 podem ser as mais variadas e extremamente difíceis de controlar; 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 $X^2 = 0.25$, $p > 0.75$) e o teste à diferença entre as médias ANOVA: $F = 17.66$, $p < 0.01$; $w^2 = 0.44$) 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 *TESTE HSD* de TUKEY (Quadro VII).

QUADRO VII

Tabela de comparação entre os diferentes pares de médias de D .

		X D		
		F = .3620	M(+) = .6768	M(O+) = .7500
XD	F	= .3620		
	M(+)	= .6768	.3145*	.3880*
	M(O+)	= .7500		.0735
		.14451 < 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, 1983) de que a área vital utilizada pelas fêmeas durante a época de reprodução é mais extensa do que a 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 reforçar e manter 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 persistência dos blenídeos em estabelecer 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. sphyinx*, e noutras observações sobre *Coryphoblennius galerita*, foi o primeiro autor a realçar a excelente capacidade de orientação em 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 do comportamento exploratório para o 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 estru-

turar 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 de modo significativo 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 mnésicas correspondendo 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 aos diferentes elementos do *habitat*; (2) os tipos de respostas baseiam-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) no que diz respeito às 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 regressos muito significativas. Nestas situações, não pode estar apenas envolvida uma representação da topografia do meio ambiente derivada da experiência passada. HEYMER (1977) considera que *T. tripleronotus* 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 para 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.: *Roccus chrysops*, HASLER, 1971) e de crescimento e o evitamento de predadores (ex.: *Lepomis machrochirus*, GOODYAR & 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 *Blenniidae*, pois deve ter uma importância básica na adopção de uma orientação primária. Ao longo do percurso os peixes devem também 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 verticais dos andares. Dispõe, para o efeito, de padrões de reconhecimento.

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

II

A resistência dos peixes em permanecerem fora das suas áreas vitais e a forte persistência em regressarem à sua poça de residência, deve estar fortemente condicionada a factores de pressão intra-específica que, como acontece em muitas outras espécies móveis (BROWN & ORIANS, 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 a três níveis básicos: sobrevivência, crescimento e reprodução. 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 máxima (JANDER, 1977). Nestas áreas do *habitat* podem obter vantagens que seriam difíceis de alcançar em áreas desconhecidas.

Mas o facto de em *B. sanguinolentus* os indivíduos deterem o controle de processos e mecanismos de orientação relativamente consistentes que lhes permitem iniciarem migra-

ções exploratórias sempre além dos limites das áreas vitais ocupadas no momento com uma certeza razoável de que podem regressar ao ponto de partida, assegura-lhes um controle 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 territórios de acasalamento, e a capacidade dos peixes em recorrerem eficazmente a processos de orientação para se deslocarem de e para as suas áreas vitais, podem ter servido de suporte evolutivo ao tipo de organização social em que vivem, 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 parece assim depender principalmente da vinculação dos peixes a topografias familiares. A vida social 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, 1983) 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 de efeitos de selecção de parentesco que, como observa FRICKE (1975; 1980) estão na origem das organizações sociais em distintos grupos zoológicos que podem tirar proveito das relações de parentesco (por exemplo: mamíferos, aves e insectos sociais).

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 para um dada área) para diferentes categorias sociais de B. sanguino-

lentos da ilha do Faial (Açores) durante a época de reprodução.

Um conjunto de 53 experiências com peixes marcados permitiram definir a capacidade de orientação no regresso à área de captura (poça de residência). A percentagem de regressos, para distâncias que variam entre 10 e 120 m. 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 a: (1) os diferentes processos em que se deve basear a orientação e (2) as funções que servem tendo em atenção separadamente as estratégias reprodutoras de machos parentais, machos satélites e fêmeas.

SUMMARY

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 120 m 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 belong 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.

REFERÊNCIAS

- ABEL, E. (1955) Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* Pall. und *Trypteryon tripteronotus* (RIS-SO), zwei Mittelmeerfischen, 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.
- GLEITMAN, H. & P. ROZIN (1971) — Learning and memory. Em: Fish Physiology (Ed. by W. S. HOAR & D. J. RANDALL), Vol. VI: 191-278.
- GOODYEAR, C. P. & D. H. BENNETT (1979) — Sun compass orientation of immature bluegill. Trans. Amer. Fish. Soc., 108: 555-559.
- GUITEL, P. (1893) — Observations sur les moeurs de trois blenniés: *Clinus argentatus*, *Blennius montagu* et *Blennius sphynx*. Arch. Zool. Exper. et Gén., 3ème sér. (I): 325-384.
- HASLER, A. D. (1956) — Influence of environmental reference points on learned orientation in fish (*Phonizus*). 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 xanthurus* (Blennioïres: 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.
- KLOFFER, 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.

- MASTERTSON, F. A. & M. CRAWFORD (1982) — The defense motivation systems: 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. E. (1977) — The relationship between social behaviour and the use of space in the benthic fish *Chasmodes bosquianus* Lacepede (Teleostei-Bleniidae). 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 Museum d'Histoire Naturelle*, 1: 1316-1318. Em HENRI PIÉRON (1958) — *De actinie à l'homme: Études de psychopysologie comparée*, 2 Vol. (P.U.F.: Paris): VIII + 264 pp.
- RICHARD, G. (1975) — *Les comportements instinctifs*. P.U.F. (Paris): 256 pp.
- 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 poupan't s'y rapporter, chez *Blennius basilius* Cuvier et Valenciennes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 51: 368-379.
- SANTOS, R. S. (1983) — Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Mem. Museu do Mar* (no prelo).
- 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.
- 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 Verhaltstudien an Grundfischen. I. Beiträge zur Biologie, besonders Ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso, im Vergleich zu anderen bodenfischen. *Z. Tierpsychol.* 14: 393-428.
- WINSON, E. O. (1975) — *Sociobiology — The new synthesis*. Harvard University Press: IX + 697 pp.