

**Daniel Filipe Carvalho Miranda Pires**

**Estudo sobre a reprodução da truta, *Salmo trutta* L.,  
em meio natural, com especial incidência no  
comportamento reprodutor**

Departamento de Zoologia e Antropologia  
Faculdade de Ciências da Universidade do Porto

Fevereiro de 2003

Tese submetida à Faculdade de Ciências da Universidade do Porto  
para obtenção do grau de Mestre em Ecologia Aplicada

"The last word in ignorance is the man who says of an animal or plant: What good is it?"  
Aldo Leopold

"A modest start is for you and me to make our case that you can't eat GNP"  
Eric A. Davidson

"Where did all the blue skies go?  
Poison is the wind that blows from the north and south and east  
Woo mercy, mercy me, mercy father  
Ah things ain't what they used to be, no no  
Oil wasted on the ocean and upon our seas, fish full of mercury  
Ah oh mercy, mercy me  
Ah things ain't what they used to be, no no  
Radiation under ground and in the sky  
Animals and birds who live nearby are dying  
Oh mercy, mercy me  
Ah things ain't what they used to be  
What about this overcrowded land  
How much more abuse from man can she stand?"

Marvin Gaye

## Agradecimentos

Aproveito este espaço para agradecer a pessoas sem as quais este trabalho não poderia ter sido realizado, e a pessoas que me tem apoiado continuamente.

À Junta de Freguesia de Estorãos a autorização para utilização da infra-estrutura da praia fluvial para instalação do sistema de captura de Estorãos.

À Câmara Municipal Ponte de Lima por toda a colaboração prestada.

À Direcção Geral das Florestas, através da Direcção dos Serviços de Caça e Pesca em Águas Interiores, a autorização para a instalação dos sistemas de captura no rio Estorãos, mas lamentamos a posição posteriormente obtida, pois ao revogar a autorização impediu a conclusão dos trabalhos previstos.

Ao Prof. Alexandre Valente por me ter aceitado no seio da sua equipa de trabalho, pela orientação, sugestões e críticas extremamente importantes para a elaboração deste trabalho.

Ao Prof. Vítor Almada cujos conselhos repletos de experiência foram muito importantes para a delineação final deste trabalho.

Ao Prof. Paulo Fontoura pela disponibilização do material de análise de vídeo.

Ao Prof. Emídio Gomes responsável directo pelo meu interesse no estudo de *Salmo trutta*.

Aos Sr. Pedro e Sr. Sá Pereira pela partilha da arte de bem pescar (electricamente).

Aos meus colegas Carla Maia, Hugo Maia, Jorge Silva e Susana Carneiro sem os quais este trabalho seria ainda menos completo, por partilharem os seus conhecimentos comigo e me suportarem durante o trabalho de campo.

À minha família e amigos que contribuem todos os dias para a minha formação:

Aos meus avós responsáveis directos pelo inicio da estória.

Aos meus pais pela educação responsável, pelo constante apoio e motivação;

Ao meu irmão pela Xana e pela estimulação intelectual e sensorial.

Ao meu primo Sérgio pela música.

Aos meus tios Fernando e Iracema, por proporcionarem quer a mim quer aos restantes sobrinhos uma melhor formação.

Aos meus amigos (tribos de Leça e Aveiro) obrigado por reclamarem e exigirem constantemente a minha presença e as desculpas por esta ter sido constantemente negada ao longo deste trabalho. As vossas injúrias foram uma motivação constante..)

À Marina cujo sacrificio foi superior ao meu e cuja existência é, para mim, motivo de um sorriso permanente nos lábios.

## Resumo

A reprodução da truta, *Salmo trutta*, tem sido pouco focada nos estudos sobre esta espécie efectuados em Portugal. No entanto, esta fase do ciclo de vida é crítica para a perpetuação da espécie e o seu estudo pode ser um instrumento útil na gestão deste recurso que apresenta uma importância económica considerável ao nível da pesca desportiva.

No Outono e Inverno de 2001-2002 a reprodução de *Salmo trutta* foi acompanhada no Rio Estorãos, bacia hidrográfica do Lima.

O período reprodutor iniciou-se a 4 de Janeiro de 2002 e prolongou-se até 3 de Fevereiro. O aumento do caudal nos dias anteriores a 4 de Janeiro aparenta ter sido o factor despoletador das actividades reprodutoras.

Detectou-se actividade reprodutora em cinco locais do troço inferior do rio Estorãos. Estes locais estavam situados em zonas com um substrato composto por cascalho e com uma aceleração de corrente coincidindo com descrições anteriores de zonas de desova.

Em dois destes locais efectuou-se o registo vídeo do comportamento reprodutor. No total filmaram-se onze situações de acasalamento consumado.

Nos locais de desova verificou-se a utilização de diferentes tácticas de acasalamento por parte dos machos. Desta forma pudemos distinguir machos dominantes, satélites e furtivos. Nas nossas observações os machos dominantes obtiveram um maior número de posturas. As fêmeas também apresentaram comportamentos diferentes, algumas foram observadas a acasalar por mais que um dia executando várias posturas, enquanto que outras acasalaram apenas um dia e executaram apenas uma postura.

A progressão dos comportamentos, associados à reprodução, observada é semelhante à descrita por outros trabalhos de salmonídeos realizados em meio experimental.

Nas observações foram identificados alguns fenómenos que podem diminuir o sucesso da reprodução, tais como o retardamento da postura e a sobre escavação e a sobreposição de posturas. A intervenção humana, notória nos locais de desova encontrados podem acentuar estes fenómenos.

Estudos mais completos e complementados por outras abordagens, como o seguimento de genitores por telemetria e a avaliação da taxa de eclosão, permitiriam um conhecimento mais aprofundado da reprodução no Rio Estorãos.

## Abstract

The study of *Salmo trutta* reproduction has not been focused in previous studies of Portuguese trout populations. However this life cycle stage is critical for the perpetuation of the species and therefore its study can be a powerful tool for the management of a resource that sport fishing can transform into a considerable local economic value.

Trout reproduction was monitored in the river Estorãos, a tributary of the river Lima's basin, during the autumn and winter of 2001-2002 spawning season.

Spawning activity begun at the 4<sup>th</sup> of January and extended until 3<sup>rd</sup> of February. Increasing water level prior to the 4<sup>th</sup> of January appeared to trigger spawning activity.

Reproductive activities were detected at five different places on the lower stretch of the river, in sites with a current acceleration and a substratum composed by gravel, coinciding with previous descriptions of spawning areas. At two of these sites spawning behaviour was recorded. Eleven spawning acts were recorded.

Males exhibited different mating behaviour and could be distinguished as dominants, satellites and sneakers. Dominant males achieved a greater number of fertilizations.

Females also exhibited different behaviour. Some mated more than one day achieving various spawning acts, while others mated only in a single day and only spawned once.

The observed evolution of mating behaviours is similar to the previous descriptions obtained for salmonid species under experimental conditions.

During our observations some phenomena that may decrease spawning success, such as posture delaying, redd superimposition and over digging were observed. The negative effects of these phenomena are probably increased by the anthropomorphic interventions that are evident in several zones along the river Estorãos drainage.

Complementary studies, namely the use of radio tracking to analyse the progenitor's behaviour or the evaluation of the eclosion rates, may contribute to a more complete knowledge and characterisation of trout reproduction in the river Estorãos.

## Résumé

La reproduction de la truite, *Salmo trutta*, n'a été pas analysée au cours des études effectuées sur les populations des rivières portugaises. Étant ce stage du cycle de vie critique pour la perpétuation de l'espèce, son étude peut être un outil très utile pour la gestion d'une ressource qui, explorée par la pêche sportive, peut présenter une importance économique locale considérable.

Pendant l'automne et l'hiver de 2001-2002 la reproduction de la truite a été suivie dans la rivière Estorãos, bassin versant du Lima.

L'activité reproductrice a commencé le 4 Janvier et a poursuivi jusqu' au 3 Février. L'augmentation du débit avant le 4 janvier, a été, apparemment, le facteur qui a déclenché les activités reproductrices.

Les activités reproductrices ont été détectées sur cinq endroits, au cours de la section aval de la rivière, dont les zones se caractérisaient par l'accélération de la courante et par un substrat de gravier, ce qu'est d'accord avec les descriptions antérieures des frayères des salmonidés.

Sur deux de ces endroits on a effectué l'enregistrement vidéo du comportement reproducteur. Onze situations d'accouplement accompli ont été prises.

Différentes tactiques d'accouplement ont été utilisées par les mâles sur les frayères. De cette façon on a pu distinguer des mâles dominants, des satellites et des mâles furtifs. Les mâles dominants ont accomplis un plus grand nombre de pontes. Les femelles ont aussi montré des comportements différents, les unes restant pendant quelques jours sur les frayères et participant en plusieurs pontes tandis que des autres ne restant plus qu'un jour et ne participant que dans une ponte.

La progression des comportements associés à la reproduction observée est semblable aux descriptions trouvées dans d'autres travaux sur la reproduction des salmonidés effectués en milieu contrôlé.

Nos observations nous ont permis l'identification de situations, telles que le retardement de la ponte, le surcreusement de frayères, qui peuvent réduire le succès de la reproduction. L'intervention anthropique, fortement notée dans la rivière, peut accentuer les effets négatifs de ces phénomènes.

Études complémentaires, tels que le suivi des géniteurs par radio pistage et l'évaluation des taux d'éclosion, peuvent contribuer à approfondir la connaissance de la reproduction de la truite dans la rivière Estorãos.

# Índice

<b>1. Introdução</b> .....	<b>1</b>
<b>2. Descrição do Sítio de Estudo</b> .....	<b>4</b>
<b>3. Materiais e Métodos</b> .....	<b>7</b>
3.1 Metodologia de Campo .....	7
3.2 Tratamento de dados .....	7
3.3 Análise de Dados .....	9
<b>4. Resultados e discussão</b> .....	<b>11</b>
4.1 Duração do período reprodutor .....	11
4.2 Parâmetros Ambientais .....	11
4.3 Caracterização dos locais de desova .....	12
4.4 Observações Gerais.....	17
4.4.1 Identificação dos Indivíduos .....	17
4.4.2 Caracterização das Posturas .....	17
4.4.3 Descrição geral do comportamento nos locais de desova e intervenientes .....	20
4.5 Análise dos comportamentos no Intervalo (-)150 - (+) 60 .....	34
4.5.1 Comportamentos Agonísticos .....	34
4.5.1.1 Perseguição .....	34
4.5.1.2 Ameaça .....	34
4.5.1.3 Ataque.....	35
4.5.1.4 Disputa.....	36
4.5.1.5 Evolução dos comportamentos agonísticos efectuados pelos machos dominantes.....	36
4.5.1.6 Fuga .....	39
4.5.1.7 Análise Geral .....	39
4.5.2 Intrusões .....	40
4.5.2.1 Intrusões curtas .....	40
4.5.2.2 Intrusões prolongadas .....	41
4.5.3 Comportamentos dos reprodutores.....	43
4.5.3.1 Comportamento das Fêmeas .....	43
4.5.3.1.1 Comportamentos mais frequentes.....	43
4.5.3.1.2 Escavar .....	43
4.5.3.1.3 Ausência do ninho.....	44
4.5.3.2 Comportamento dos Machos.....	47
4.5.3.2.1 Comportamentos mais frequentes.....	47
4.5.3.2.2 Comportamento de corte .....	47
4.5.3.2.3 Ausência do ninho.....	48
<b>5. Considerações Finais</b> .....	<b>54</b>
<b>6. Bibliografia</b> .....	<b>56</b>

# 1. Introdução

A truta, *Salmo trutta*, é uma espécie pertencente à família SALMONIDAE cuja repartição geográfica, originalmente restrita aos sistemas aquáticos europeus, está actualmente muito alargada devido a introduções efectuadas pelo homem (Baglinière 1991, Elliot 1994), estando esta espécie amplamente distribuída pelos cinco continentes. Em Portugal a truta encontra-se em alguns rios, ou em troços dos rios, da região situada a Norte do troço superior do rio Zêzere e no rio Sever (DGF 2002).

De entre as espécies incluídas na família SALMONIDAE a truta caracteriza-se por ser a que apresenta uma maior diversidade ecológica, quer entre as diferentes populações quer entre os indivíduos de uma mesma população (Elliot 1994). Evidências desta diversidade são os diferentes tipos de ciclos de vida que se podem encontrar.

O primeiro ano de vida é geralmente vivido no rio onde nasceu. Após este primeiro ano, quatro alternativas de ciclo de vida podem ocorrer: A (1) residência permanente no rio natal, a (2) partida para um local do rio a jusante do local de emergência; a (3) migração para um lago e, finalmente, a (4) migração para o estuário ou para o mar (Elliot 1994).

Contudo, e apesar de existirem populações em que apenas um ecótipo está presente, podemos ainda encontrar populações mistas, isto é, populações onde existem fracções que exibem ciclos de vida diferentes (Baglinière, 1991, Campbell 1977, Elliot 1994).

O polimorfismo encontrado nesta espécie é explicado, em parte, por esta diversidade de estratégias. Além da variabilidade intrínseca, entre indivíduos da mesma coorte e com um mesmo ciclo de vida, temos uma variabilidade mais marcada, resultante do facto que indivíduos da mesma coorte optam por diferentes ciclos de vida, alguns indivíduos tirando partido de meios mais ricos e produtivos, como o estuário ou o mar, vão crescer mais e mais rapidamente que um indivíduo da mesma idade que cresceu numa cabeceira de um rio (Elliot 1994)

Independentemente do padrão de vida seguido, as trutas sobreviventes regressam ao seu ribeiro natal para se reproduzirem (Elliot 1994). A migração e aproximação dos locais de desova estão dependentes de factores abióticos como o caudal e a temperatura da água (Maise & Baglinière 1991, Evans 1994).

As zonas de desova apresentam características propícias ao desenvolvimento de ovos, tais como um substrato composto por cascalho e uma velocidade de corrente adequada que permita a circulação da água entre as pedras, permitindo uma boa oxigenação dos ovos (Crisp & Carling 1989, Barlaup *et al.* 1994, Beall 1994, Elliot 1994).

O comportamento reprodutor é bastante semelhante entre as diversas espécies de Salmonídeos (Barlaup *et al.* 1994), que possuem um ritual de acasalamento idêntico.

Jones & Ball (1954) descrevem da seguinte forma uma sequência típica de acasalamento:

1. a fêmea explora o sedimento, levando a cabo algumas escavações;
2. alguns machos lutam, um deles assume a dominância e corteja a fêmea vibrando contra esta;
3. a fêmea concentra as escavações numa área mais restrita, enquanto que o macho dominante continua a vibrar e repele os outros machos ou fêmeas que se tentam introduzir no local. A fêmea avalia o estado da depressão (sondagens) através da sua barbatana anal e, por vezes, com as barbatanas pélvicas;
4. quando a escavação atinge aproximadamente 7 a 8 cm a fêmea coloca-se dentro dela, o macho alonga-se a seu lado e ambos vibram; para que os ovos e o esperma sejam expulsos, quase simultaneamente, enquanto o par de peixes permanece na depressão com a boca aberta;
5. em seguida a fêmea move-se para montante e executa rápidas escavações deslocando o cascalho, que assim cobre os ovos depositados a jusante e, simultaneamente, pode estar já a começar a preparar o ninho para próximas posturas.
6. O processo pode ser repetido várias vezes e cada ninho pode conter várias posturas.

Os casais de Salmonídeos raramente estão sozinhos nos locais de desova e a competição intra-sexual é intensa. Os machos disputam intensamente a possibilidade de fecundarem uma postura e defendem o território de reprodução enquanto que as fêmeas competem pelas áreas de reprodução (Foote 1990, Beall 1994, Fleming & Gross 1994, Petersson *et al.* 1999).

Ao contrário das fêmeas que, desde que a ovulação se inicia, tem o tempo de reprodução limitado pela viabilidade dos ovos, os machos têm um período de reprodução prolongado. Este facto e a dessincronização do tempo de maturação das fêmeas originam, muitas vezes, uma proporção de sexos elevada a favor dos machos (Beall 1994, de Gaudemar 1998), conduzindo a uma competição intensa entre estes.

Esta competição foi provavelmente responsável pela evolução de táticas alternativas de acasalamento nos machos (de Gaudemar 1998). Os machos podem escolher entre (1) lutar pela dominância ou (2) obter posturas “à socapa” (Pité & Avelar 1996). Desta forma, nos locais de reprodução podemos identificar três tipos de machos, que são (1) os machos dominantes, (2) os machos satélites e (3) os machos furtivos (Beall 1994, Beall & de Gaudemar 1999). Os machos dominantes estabelecem um território em redor da fêmea, protegendo – a dos outros machos que a rodeiam (Jones & Ball 1954, Beall 1994). Os satélites posicionam – se atrás do macho dominante, pondo por vezes em causa a sua dominância, e chegando mesmo, em certas situações, a cortejar a fêmea e a partilhar a postura com o macho dominante (Petersson & Järvi 1997, Beall & de Gaudemar 1999). Os machos furtivos, geralmente de tamanho bem inferior e, por vezes, juvenis que maturam

precocemente, posicionam-se atrás dos machos satélites, raramente participando na corte da fêmea, mas podendo participar na fecundação ao intrometerem-se dissimuladamente no ninho aquando a postura (Beall & de Gaudemar 1999).

Nos locais de desova é pois frequente uma disposição hierárquica dos machos, com o macho dominante no ninho, ao lado da fêmea, os satélites atrás e, atrás destes, os machos furtivos (Jones & Ball 1954, Evans 1994, Beall & de Gaudemar 1999).

Em virtude da intensa competição intra sexual, os eventos agonísticos na época de acasalamento são muito frequentes. Pode observar-se uma gama variada de comportamentos, com graus de agressividade diferentes, desde manobras intimidativas até ataques directos (Jones & Ball 1954, Beall 1994).

Em Portugal os estudos sobre comportamentos de salmonídeos, particularmente sobre a truta, *Salmo trutta*, são escassos, e têm visado unicamente os comportamentos alimentar (Valente & Heland 1990) e migrador (Maia *et al.* 2001), nenhum abordando exclusivamente a reprodução ou o comportamento reprodutor.

O estudo da reprodução, que é um elemento chave do ciclo de vida da espécie, e necessário para perpetuação da mesma, pode ser um instrumento útil na gestão e conservação deste recurso piscícola, sobretudo por se tratar de um recurso com um importante valor económico, nomeadamente ao nível da pesca desportiva e actividades turísticas a ela associadas (Valente 1993).

Apesar da literatura sobre o comportamento reprodutor de salmonídeos ser extensa, muito do trabalho é bastante recente (Jones & Ball 1954, Campbell 1977, Rene *et al.* 1987, Foote 1988, Foote 1990, Fleming & Gross 1992, Barlaup *et al.* 1994, Beall 1994, Fleming & Gross 1994, Bonzom & Beall 1995, Petersson & Järvi 1997, Beall & de Gaudemar 1999, de Gaudemar & Beall 1999, Petersson *et al.* 1999, Berejikian *et al.* 2000, de Gaudemar *et al.* 2000a, García-Vázquez *et al.* 2001, Petersson & Järvi 2001).

Entre os trabalhos referidos, poucos são os que abordam a progressão (de Gaudemar & Beall 1999, Petersson *et al.* 1999, Berejikian *et al.* 2000) dos diferentes comportamento ao longo de uma sequência de acasalamento, e nenhum dos estudos é realizado em meio natural.

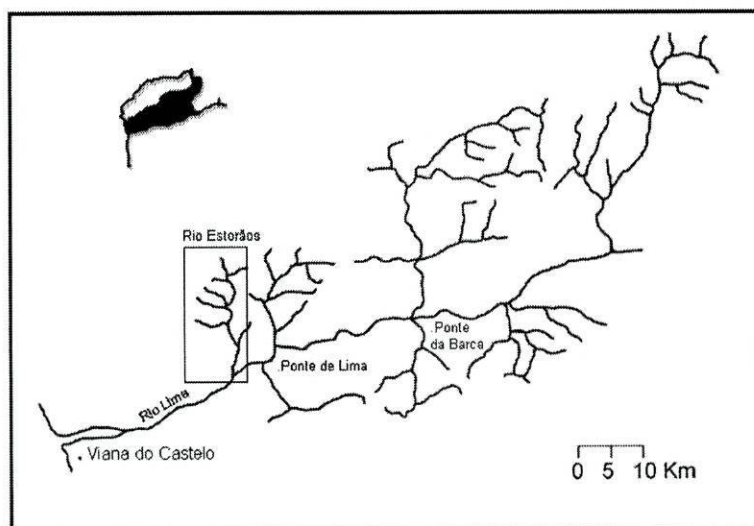
No presente trabalho pretendeu-se contribuir para o conhecimento sobre o processo de acasalamento dos salmonídeos em meio natural, nomeadamente procurando perceber as interacções entre os diferentes indivíduos e a evolução dos diferentes tipos de comportamento ao longo do ciclo de acasalamento.

Os resultados obtidos fornecem ainda informações importantes sobre o período de reprodução da truta no Norte de Portugal e elementos para o inventário e caracterização dos locais de desova do rio Estorãos.

Os resultados obtidos parecem-nos portanto relevantes para caracterização das populações de truta, *Salmo trutta*, em particular as da bacia hidrográfica do rio Lima.

## 2. Descrição do Sítio de Estudo

O rio Estorãos (figura1) localiza-se no Noroeste de Portugal, integrando a bacia hidrográfica do Rio Lima. A sua bacia de drenagem é delimitada pela Serra da Arga, a oeste, pela Serra de Cabração na zona Norte, a Este pela Serra de Formigoso e Antela e a sul pelo Rio Lima.



**Figura 1** – Localização do Rio Estorãos.

Compreendendo uma área total de 5450 ha, a bacia hidrográfica do Estorãos é caracterizada por uma elevada diversidade de parâmetros biofísicos devido, sobretudo, à amplitude hipsométrica (5-823 m) aí encontrada (Alonso *et al.* 2001b).

O troço principal do rio Estorãos nasce na serra da Arga, a 382 metros de altitude e percorre 14482 metros até margem direita do rio Lima sendo o último afluente relevante nesta margem.

Segundo Araújo (2000) os 14482 metros do curso dividem-se em três partes:

- A zona montante, que inclui a nascente, apresentando uma extensão de cerca de 2 km, caracteriza-se pelo elevado declive e leito formado por grandes blocos e cascalho.
- O trecho médio, com cerca de 1,5 km de extensão, com um declive menos acentuado e em que o leito é constituído predominantemente por cascalho grosseiro a médio, encontrando-se também algumas zonas de águas calmas com substrato de areia e vasa.
- O troço final, com cerca de 10 km, em que o declive é menos acentuado, encontrando-se várias zonas de características lânticas e semi-lânticas, de profundidade variável (até 4m), com substrato de vasa, intercaladas com zonas de rápidos com substrato de cascalho e areão.

As margens e áreas circundantes são, no troço superior e médio, principalmente ocupadas por povoamentos de resinosas e mistos de folhosas/resinosas tendo-se verificado nos últimos tempos um aumento as áreas de eucalipto (Alonso *et al.* 2001b). No troço final, e à medida que o declive diminui, a presença de floresta vai alternando com áreas agrícolas. Na parte final deste último troço situa-se a Paisagem Protegida da Lagoa de Bertandos e S. Pedro de Arcos, constituída por áreas agrícolas, bosque, zonas de pastagem e zonas húmidas.

Do ponto de vista hidrológico a bacia hidrográfica do Estorãos é caracterizada por um escoamento superficial bastante elevado (Gomes & Agostinho 2001), em resultado do declive encontrado, da permeabilidade e também da destruição por incêndio de áreas de floresta. Estas características proporcionam elevadas perdas de solo devido à erosão hídrica e consequente deposição de sedimentos nas zonas mais baixas da bacia (Gomes & Agostinho 2001). As mesmas características levam a que as cheias sejam frequentes (Alonso *et al.* 2001a), especialmente no troço final do rio onde o declive é reduzido.

A intervenção humana no rio faz-se sentir negativamente sob vários aspectos. As culturas agrícolas não respeitam o estabelecido na lei e, muitas vezes, o local de cultura estende-se até muito perto da margem, em alguns casos até à margem, reduzindo ou eliminando a obrigatória faixa florestal de protecção. A existência de efluentes provenientes de um lagar de azeite e de uma antiga exploração de volfrâmio constituem focos poluidores crónicos. A existência de quatro açudes, localizados nos troços médio e final, dificultam/limitam as deslocações das espécies piscícolas e, condicionando o fluxo de materiais inertes afectam o habitat piscícola. A descaracterização e erosão das margens, sobretudo no sector terminal do rio, são fruto de uma intervenção recente de abaixamento do leito do rio.

A comunidade piscícola presente no Estorãos (tabela A) é semelhante à da generalidade dos cursos de água portugueses (Geraldès 1999), nomeadamente à encontrada noutros afluentes da bacia hidrográfica do rio Lima (Valente 1993, Maia & Valente 2002).

Os Ciprinídeos constituem a fracção dominante da comunidade (Valente 1993), sendo de realçar que todos os Ciprinídeos são espécies endémicas da península Ibérica, e que alguns têm elevado estatuto de Conservação (SNPRCN, 1991).

Merecem ainda algum destaque a lampreia marinha, recurso com alguma importância económica na região, que utiliza o Estorãos como local de desova (Carneiro 2002), e a enguia. A lampreia é uma espécie considerada vulnerável e a enguia considerada comercialmente ameaçada (SNPRCN, 1991).

Destaca-se também, embora pela negativa, a introdução recente da truta arco-íris na bacia do rio Estorãos, embora de momento ainda não seja possível prever os impactos da sua introdução.

A presença abundante do lagostim vermelho, *Procambarus clarkii* espécie exótica e invasora encontrada na bacia do rio Estorãos, é também um aspecto negativo.

A população de truta do rio Estorãos caracteriza-se por apresentar uma população com densidades variáveis (Maia & Valente 2002), elevadas nas zonas a montante e muito baixas nas

zonas a jusante, e exibindo um crescimento geralmente fraco, principalmente constituída por indivíduos de idades 0+, 1+, 2+ e 3+, sendo as duas primeiras classes de idade mais representativas (Valente 1993, Maia & Valente 2002).

Estudos recentes (Maia & Valente, dados não publicados) permitiram evidenciar a plasticidade do ciclo de vida da população de trutas do rio Estorãos, através da confirmação da existência uma fracção, ainda que pequena, migradora. Esta fracção realiza migrações entre o rio Estorãos e o rio Lima e entre o rio Estorãos e o mar.

**Tabela A** – Composição da comunidade piscícola do rio Estorãos e respectivos estatutos de conservação (SNPRCN 1991).

Família	Espécie	Nome comum	Estatuto de Conservação
CYPRINIDAE	<i>Barbus bocagei</i>	Barbo	Não ameaçado
	<i>Chondrostoma duriense</i>	Boga	Não ameaçado
	<i>Chondrostma arcasii</i>	Panjorca	Insuficientemente conhecido
	<i>Squalius carolitertii</i>	Escalo	Não ameaçado
SALMONIDAE	<i>Salmo trutta</i>	Truta	Vulnerável
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Truta arco-íris	
GASTEROSTEIDAE	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Esgana-gata	Insuficientemente conhecido
ANGUILLIDAE	<i>Anguilla anguilla</i>	Enguia	Comercialmente ameaçado
PETROMYZONIDAE	<i>Petromyzon marinus</i>	Lampreia Marinha	Vulnerável

### **3. Materiais e Métodos**

#### **3.1 Metodologia de Campo**

O trabalho de campo teve início em 1 de Novembro de 2001 e terminou em 3 de Fevereiro de 2002.

A primeira tarefa consistiu no reconhecimento de todo o rio, com o objectivo de identificar zonas cujas características, de acordo com as descrições obtidas a partir de bibliografia previamente consultada, pudessem ser consideradas potenciais zonas de desova. Após essa prospecção foi possível seleccionar algumas zonas que passaram a ser vigiadas diariamente.

Paralelamente, e graças a dois dispositivos de controlo de movimentos instalados no rio Estorãos, foi possível recolher informações várias, nomeadamente sobre estado de maturação sexual e sobre a evolução da migração das trutas (Maia & Valente, dados não publicados). Essas informações conduziram a uma monitorização mais frequente dos sítios previamente seleccionados.

Posteriormente, após a detecção das primeiras actividades de reprodução, realizaram-se novas prospecções a fim de localizar outras zonas de desova. Em todos os locais onde se observou actividade reprodutora passou a efectuar-se um controle diário, com um mínimo de uma deslocação ao local por dia, até ao final do período de estudo.

Em dois dos locais, o primeiro a ser observado e o que apresentava melhores condições de observação, foi possível efectuar o registo em vídeo das actividades de reprodução, tendo-se utilizado uma câmara vídeo Sony CCD-TR713E. A recolha de imagens iniciava-se de manhã e terminava ao fim da tarde, durante o período em que as condições de luminosidade permitiam assegurar uma boa qualidade de registo.

Assim que se verificava o final das actividades reprodutoras nos ninhos, era efectuada a caracterização dos locais de desova, dimensionando o ninho (comprimento, largura e profundidade) e registando a velocidade da corrente superficial antes, sobre e após o ninhos.

Ao longo de todo o período de estudo foram registados, num local de referência e três vezes ao dia, a temperatura da água, a profundidade e a velocidade da corrente.

#### **3.2 Tratamento de dados**

A partir dos registos vídeos efectuados procedeu-se a uma análise do comportamento reprodutor.

Primeiramente fez-se uma observação de todo o registo vídeo, para verificar que registos poderiam ser utilizados plenamente, aproveitando-se simultaneamente para fazer uma análise preliminar aos comportamentos registados.

Em seguida, tendo por referência base esta primeira observação e as referências bibliográficas (Jones & Ball 1954, Beall 1994) sobre comportamento reprodutivo de salmonídeos, procedeu-se à elaboração de um etograma, definindo-se as classes de comportamento e seus componentes.

O etograma elaborado (tabela B) é constituído por dois tipos padrão de comportamento, (1) os eventos e (2) os estados. Os primeiros caracterizam-se por serem pontuais e de curta duração, e cujo principal parâmetro de análise é a frequência (Martin & Bateson 1993). Os estados são padrões de comportamento com duração relativamente demorada e cuja característica mais relevante é a duração (Martin & Bateson 1993).

A elaboração do etograma é também requerida para a configuração do software de análise vídeo (The Observer Vídeo-Pro for Windows, Noldus Information Technology)(Noldus *et al.* 2000). Este programa permite que, à medida que se observam as imagens vídeo num monitor externo ou no do próprio monitor do computador, se proceda à caracterização dos comportamentos, por inserção de códigos definidos aquando da configuração.

**Tabela B** – Etograma utilizado na análise dos registos vídeo.

<b>Comportamento</b>	<b>Tipo</b>	<b>Classe</b>	<b>Descrição</b>
Vibrar	Evento	Acasalamento	Macho vibra em direcção à fêmea
Cruzar	Evento	Acasalamento	Macho cruza por cima ou por baixo da fêmea
Escavar	Evento	Acasalamento	A fêmea escava par construir o ninho
Falso orgasmo	Evento	Acasalamento	Fêmea e macho actuam como se fossem acasalar mas apenas o macho liberta gâmetas
Postura	Evento	Acasalamento	Expulsão simultânea dos gâmetas pela parte do macho e da fêmea
Ameaça	Evento	Agonísticos	Movimento lento em direcção a um intruso
Ataque	Evento	Agonísticos	Movimento brusco, de boca aberta, em direcção a um intruso que pode ou não culminar em contacto
Intrusão curta	Evento	Intrusão	Intrusão de curta duração
Ninho	Estado	Acasalamento	Permanência sobre o ninho, construindo o ninho no caso da fêmea ou protegendo-o e cortejando a fêmea no caso do macho
Ausente	Estado		O indivíduo ausenta-se por vontade própria ou sem razão externa aparente
Fuga	Estado	Agonísticos	Ausência em resultado de um evento agonístico
Perseguição	Estado	Agonísticos	Perseguição rápida a um intruso que pode ou não culminar em ataque
Disputa/luta formal	Estado	Agonísticos	Evento agonístico em que os indivíduos se colocam lado a lado com as barbatanas dorsais erectas, movimentando-se lentamente para montante, e que pode evoluir para outras situações tais como perseguições ou ataques
Intrusão prolongada	Estado	Intrusão	Intrusão de longa duração

### 3.3 Análise de Dados

Dado que se optou por não interferir na reprodução, e portanto não se ter procedido à captura dos indivíduos observados, não foi possível a recolha quer de dados biométricos quer de escamas que permitissem saber a idade e o padrão de história de vida dos peixes.

Assim apenas foi possível obter uma estimativa do tamanho dos animais, fazendo uso de objectos de referência recolhidos no local através dos quais se extrapolou posteriormente o comprimento dos peixes.

A diferenciação dos sexos foi baseada na observação dos comportamentos característicos de cada sexo. Nas trutas de tamanho inferior tal procedimento tornou-se difícil uma vez que estas, sejam machos ou fêmeas, raramente conseguem assumir a dominância e, assim, exibir os comportamentos típicos de acasalamento.

A presença no ninho, em termos de percentagem por intervalos de 5 minutos, dos principais intervenientes e os momentos das posturas foram projectados em gráfico a fim de compreender a ocupação das zonas de desova pelos diferentes intervenientes.

A análise dos comportamentos reprodutores estudados foi restringida a um período de duas horas e meia, 150 minutos antes a 60 minutos depois da postura. Este período é referido por certos autores como suficientemente relevante para a análise de cada evento reprodutivo, bem como para a determinação da sequência correcta entre estes (de Gaudemar & Beall 1999).

Dentro deste período a análise foi dissecada em três períodos de 60 minutos. O período designado por 1 refere-se ao espaço de tempo entre os minutos 150 e 90 que antecedem a postura; o segundo período, designado por 2, refere-se aos 60 minutos que antecedem o momento da postura e o terceiro período, designado por 3, aos 60 minutos após a postura.

Para os diferentes comportamentos agonísticos foram determinados os valores médios totais bem como os valores médios referentes a cada tipo de interveniente.

Foi ainda analisada a evolução da frequência, por intervalos de 5 minutos ao longo do período de observação, dos comportamentos agonísticos dos machos que acasalavam com uma fêmea.

Para os comportamentos ausente e fuga foram calculados os valores médios totais para os machos que acasalam e para as fêmeas bem como os valores médios nos diferentes períodos.

Os valores médios dos dois tipos de intrusões (curtas e prolongada) foram determinados mas neste caso a análise é dirigida para os machos, fêmeas e pequenas trutas que não acasalam.

A duração relativa, em intervalos de cinco minutos, de cada estado foi calculada e projectada ao longo do período de duas horas e meia de observação, para os machos e fêmeas que acasalaram. Da mesma forma foi analisada a frequência dos comportamentos escavar, vibrar, cruzar e ausente. Para estes comportamentos foi também analisada a variação das médias totais nos três períodos. Em relação ao comportamento escavar projectou-se ainda a variação da orientação (à frente, atrás, ao lado ou sobre o local de deposição) ao longo do período de estudo. As análises atrás

descritas foram calculadas para o total das posturas e, por vezes, discriminada em posturas de fêmeas de tamanhos diferentes.

A duração das posturas das diferentes fêmeas foi medida e projectada em gráfico segundo uma ordem cronológica.

## 4. Resultados e discussão

### 4.1 Duração do período reprodutor

Os primeiros sinais de actividade reprodutora foram registados a partir do dia 4 de Janeiro de 2002, tendo-se prolongado o período reprodutor até 3 de Fevereiro. Estes resultados encaixam nas descrições conhecidas (Elliot 1994), que limitam a época de reprodução entre Outubro e Março para o hemisfério Norte. Convém referir que no período de estudo a actividade reprodutora foi tardia, já que é nos meses de Novembro e Dezembro que mais frequentemente a reprodução ocorre na maior parte das populações (Elliot 1994).

### 4.2 Parâmetros Ambientais

O período que antecedeu o início da actividade reprodutora, entre os primeiros dias de Novembro e finais de Dezembro, caracterizou-se pela ausência de qualquer precipitação significativa, pelo que o caudal se manteve baixo, oscilando entre 0,62 e 2,43 m<sup>3</sup>/s (figura 2, tabela C). O primeiro aumento de caudal significativo ocorreu no dia 31 de Dezembro de 2001, seguindo-se um outro aumento, maior, no dia 3 de Janeiro, véspera do início das actividades reprodutoras. A partir deste dia o caudal médio diário manteve-se superior a 1,10 m<sup>3</sup>/s, nível encontrado antes do período reprodutor. O fim da actividade reprodutora coincidiu com o maior aumento de caudal até aí verificado.

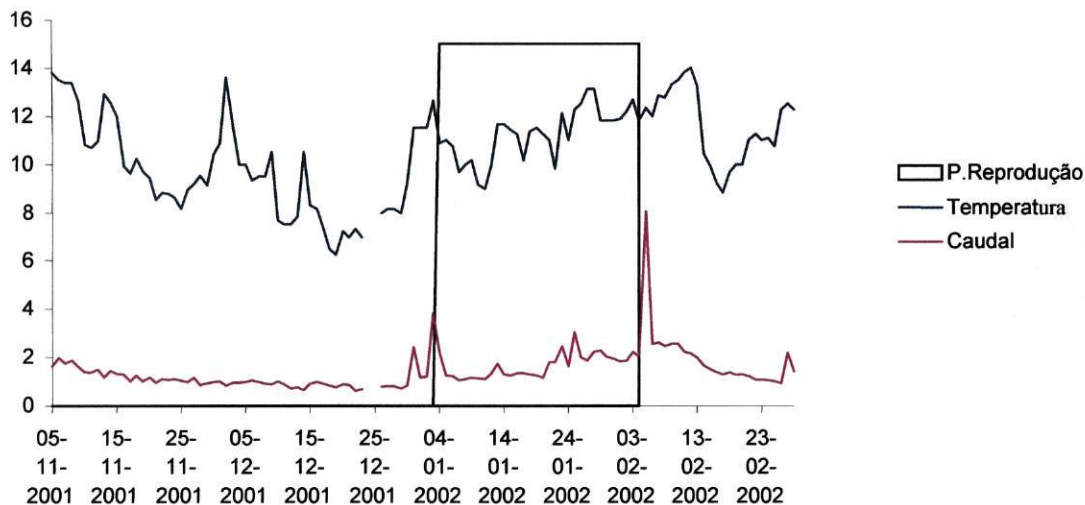
Coincidindo com o aumento de caudal nos dias 31 de Dezembro e 3 de Janeiro verificou-se também um aumento de temperatura da água (figura 2), sendo o que ocorreu no dia 31 de Dezembro o mais significativo.

À semelhança do que ocorreu com o caudal também os valores médios de temperatura (tabela C) aumentaram durante o período reprodutor.

A temperatura média diária oscilou entre os 9 e os 13,13 °C, dias 11 e 28 respectivamente, durante o período em que se registou actividade nos ninhos. Estes valores são ligeiramente mais elevados do que os referidos por Evans (1994) (8-11°C para a truta marisca no País de Gales).

**Tabela C** – Valores médios mensais de caudal e temperatura da água e valores médios para o período de reprodução (PR);

	Novembro	Dezembro	Janeiro	Fevereiro	PR
Temperatura (°C)	10.6 ±1.81	8.76 ±1.74	11.19 ±1.06	11.66 ±1.42	11.23±1.08
Caudal (m <sup>3</sup> /s)	1.27 ±0.3	0.92 ±0.31	1.67 ±0.64	1.97.0 ±1.32	1.26±0.49



**Figura 2** – Evolução dos valores de caudal (m<sup>3</sup>/s) e temperatura (°C) da água do rio Estorãos durante o período de estudo.

Apesar de alguns resultados permitirem associar o início da actividade reprodutora com os valores da temperatura da água (Evans 1994), no período em análise o factor determinante parece ter sido o caudal, uma vez que valores de temperatura semelhantes já se tinham verificado no período que antecedeu à época de reprodução.

### 4.3 Caracterização dos locais de desova

Ao longo deste período foi detectada actividade reprodutora em cinco locais que apresentam diferenças no registo de actividade entre si (tabela D). Todos estes locais estão situados num troço de 1625 metros situado na zona terminal do rio, nas proximidades da aldeia de Estorãos (figura 3)

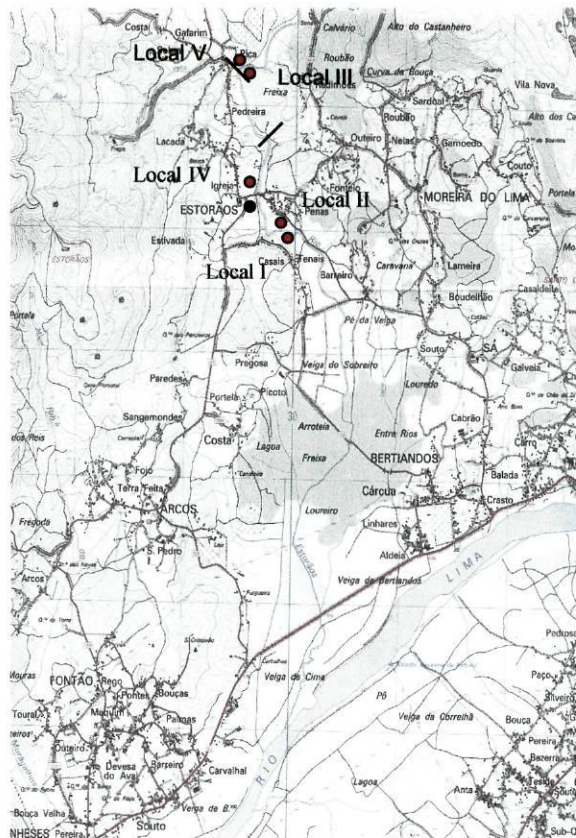
No dia 7 de Janeiro de 2002 percorreu-se integralmente a parte montante do rio, entre Cabração e o local I e durante o restante período reprodutor fizeram-se novas prospecções em algumas zonas situadas nesse troço. Em nenhuma ocasião se detectou sinais de actividade reprodutora em qualquer outro local do rio. Como as densidades de juvenis, no rio Estorãos, são muito superiores na parte montante do que na zona onde os ninhos foram encontrados (Maia & Valente, 2002), a não observação de actividade reprodutora poderá sugerir que a reprodução nas zonas situadas a montante terá ocorrido noutra ocasião.

**Tabela D** – Registo de actividade nos diferentes locais de desova; Legenda; x – observação de actividade.

Data	I	II	III	IV	V	Data	I	II	III	IV	V
04-01-2002	x		x			20-01-2002			x		
05-01-2002	x	x	x			21-01-2002			x	x	
06-01-2002	x	x	x			22-01-2002			x		
07-01-2002	x	x	x	x		23-01-2002			x		
08-01-2002		x	x	x		24-01-2002			x		
09-01-2002	x		x	x		25-01-2002					
10-01-2002			x	x		26-01-2002			x		
11-01-2002			x	x		27-01-2002			x		
12-01-2002			x	x		28-01-2002			x		
13-01-2002			x			29-01-2002				x	
14-01-2002			x			30-01-2002				x	
15-01-2002			x			31-01-2002			x	x	
16-01-2002						01-02-2002			x	x	
17-01-2002	x		x	x		02-02-2002			x	x	
18-01-2002	x		x	x		03-02-2002		x	x		
19-01-2002			x			-	-	-	-	-	-

Na véspera do início das actividades reprodutoras foram visualizadas aglomerações de trutas, tentando transpô-los. Se bem que enquanto as observações duraram não se vislumbrou nenhuma tentativa de transposição bem sucedida, algumas poderão ter sido bem sucedidas pois as observações não foram efectuadas nos períodos de maior caudal. No entanto, dado o carácter torrencial do rio, os níveis de caudal sobem e descem com muita facilidade, o que pode levar a que o nível requerido para transpor estes obstáculos não seja mantido por tempo suficiente, limitando assim a possibilidade de transposição. Poder-se-á pôr a hipótese de alguns indivíduos, por não conseguirem ultrapassar os açudes, ficaram retidos a jusante, nos locais onde observámos os episódios de desova. Por outro lado não se pode descartar a possibilidade da ocorrência de

ocorrência de reprodução a montante do último açude se realizar entre indivíduos que vivem em permanência nesses locais.



**Figura 3** – Localização dos locais de desova e recolha de parâmetros físicos;

Legenda: ● - Local de recolha de parâmetros ambientais; ● - Locais de desova; | - Açudes

O facto de os indivíduos tentarem, sucessivamente, ultrapassar os açudes poderá causar desgastes energéticos importantes, que não sabemos até que ponto afectarão a condição física e o sucesso reprodutivo. Poderá ainda contribuir para agravar esta situação a ocorrência, tal como observado, de interacções agonísticas nas aglomerações a jusante aos açudes.

Os locais de desova encontrados correspondem a pequenas áreas, isoladas, com pequenas porções de substrato adequado que formam um mosaico com outro tipos de substrato. Esta observação confirma a ideia de que as trutas aproveitam todo e qualquer espaço disponível que tenha substrato o suficiente fino para remover (Ottaway *et al.* 1981 citado por Haury *et al.* 1991),

As características das zonas utilizadas pela truta no rio Estorãos contrastam contudo com outras descrições de zonas de desova em que se verifica uma homogeneidade de substrato (Haury *et al.* 1991, de Gaudemar *et al.* 2000b) e que podem atingir extensões consideráveis (Campbell 1977).

O pequeno número de locais de desova encontrado pode ainda indicar, como sugerido por Nihouarn (1893) citado por Haury *et al.* (1991), um agrupamento de reprodutores em determinadas zonas enquanto que outras zonas, também favoráveis, não são ocupadas. Estes fenómenos podem levar a uma competição territorial que pode tornar-se um factor limitante no recrutamento final (Chapman 1966 citado por Haury *et al.* 1991). O aumento de densidade, especialmente de fêmeas, nas zonas de desova aumenta a taxa de sobreposição de ninhos (Beall & Marty 1987), fenómeno que pode provocar um aumento da mortalidade dos ovos (Beall 1994, Largiadèr *et al.* 2001).

Todos os locais partilham, exceptuando o local II, a característica de se situarem em zonas de nítida intervenção antrópica. O local I (Figura 4) fica imediatamente a montante de uma placa de betão (150x150 cm), os locais III e V (Figura 5) a montante de um grande açude e o local IV está situado no início de um pequeno canal.

Em três destes locais (I, III e IV) existem estruturas, como a placa de betão, que alteram as condições hidrodinâmicas do rio e que afectam o transporte e a deposição de sedimentos. Estas estruturas podem, dessa forma, potenciar o colmatar do substrato, pondo em causa a sobrevivência dos ovos, designadamente por impedir a circulação de água entre o sedimento mais grosseiro, dificultando assim a oxigenação dos ovos (Barlaup *et al.* 1994, Massa *et al.* 1998).



**Figura 4** – Localização do local I.

Por outro lado, e como já referido, as zonas de desovas encontram-se entre zonas cujo substrato é, maioritariamente, constituído por material fino, o que pode potenciar ainda mais o colmatar dos ninhos. Neste tipo de cenário, as posturas de fêmeas de menor tamanho poderiam ser menos afectadas uma vez que se encontram em zonas de menor profundidade que as das fêmeas de dimensões superiores (Elliot, 1984 citado por Haury *et al.* 1991, Barlaup *et al.* 1994, DeVries 1997, Hamon *et al.* 1999). De facto a menor profundidade facilita a oxigenação dos ovos e torna mais difícil

o colmatar do substrato. Contudo o carácter torrencial do rio Estorãos pode ser desfavorável para essas mesmas posturas, dado que posturas mais superficiais estão menos protegidos contras as cheias (Haury *et al.* 1991), que as podem arrastar ou destruir (Largiadèr *et al.* 2001).



**Figura 5** – Localização do local III.

Em conformidade com descrições anteriores para os salmonídeos (Jones & Ball 1954, Crisp & Carling 1989, Maisse & Baglinière 1991) os locais de desova caracterizam-se por apresentarem um substrato formado por cascalho e estarem situados em zonas de aceleração de corrente.

A área utilizada em cada um dos locais (tabela E), bem como os valores de profundidade (tabela F) e de velocidade de corrente (tabela G) são, de uma maneira geral, semelhantes aos descritos em estudos anteriores (Plasseraud *et al.* 1990, Haury *et al.* 1991), ainda que não se devam esquecer algumas diferenças metodológicas. A notar que a área de reprodução no local III corresponde a mais que um ninho (observou – se a construção de mais que um ninho, mas não foi possível medir as áreas de cada um).

**Tabela E** – Dimensão (área em m<sup>2</sup>) individual e média dos ninhos nas diferentes áreas de reprodução detectadas no rio Estorãos. Legenda: \* - valor não conta para o cálculo da média

	I	II	III	IV	V	$\bar{x}$
Área total	4.025	2.7225	7.52*	2	0.42	2.29 ( $\pm 1.503$ )

**Tabela F** – Valores de profundidade (cm) individual e média em diferentes zonas dos ninhos nas diferentes áreas de reprodução detectadas no rio Estorãos.

	I	II	III	IV	V	$\bar{x}$
Montante	48.0	24.0	85.0	51.0	19.0	45.40 ( $\pm$ 26.27)
Depressão	52.0	32.0	74.8	60.0	24.0	48.56 ( $\pm$ 20.67)
Elevação	24.5	15.0	57.4	37.0	20.0	30.78 ( $\pm$ 16.97)

**Tabela G** – Valores individuais e médios da velocidade da corrente (cm/s) nas diferentes áreas de reprodução.

	I	II	III	IV	V	$\bar{x}$
Montante	31.97	16.76	23.24	25.24	22.31	23.908 ( $\pm$ 5.496)
Depressão	50.80	62.65	45.00	42.58	40.44	48.294 ( $\pm$ 8.910)
Elevação	99.07	80.36	112.38	45.54	80.67	83.602 ( $\pm$ 25.176)

## 4.4 Observações Gerais

### 4.4.1 Identificação dos Indivíduos

O registo vídeo foi efectuado em nove dias nos locais I, no dia 4 de Janeiro, e III, nos dias 5, 6, 8,9,10, 11, 12 e 14 num total de cinquenta e duas horas.

Ao longo das observações identificaram-se 11 indivíduos (tabela H) de maior tamanho (7 machos, designados A, B, C, E, F, G e H, e 4 fêmeas, designadas A, B, E e F) e 3 de tamanho intermédio (2 fêmeas, designadas C e D e 1 macho, designado D). De salientar ainda pelo seu tamanho a identificação de uma fêmea (H), com cerca de 15 cm, observada no dia 14.

As trutas pequenas (comprimento <28,49 cm) (tabela I), que não foram possíveis de identificar individualmente apresentavam um comprimento médio de 21,13 cm. Estas estimativas de tamanho são, quanto a nós, as menos fiáveis. As trutas identificáveis foram alvo de apenas uma medida num local bastante próximo ao local de referência. Pelo contrário, as pequenas trutas estavam geralmente localizadas num local longe deste e estimativa do comprimento é provavelmente distorcida pelo ângulo de observação.

Para os machos A e B e para fêmea A não foi possível obter uma estimativa do tamanho mas consideramos ser aproximado ao dos restantes peixes maiores.

### 4.4.2 Caracterização das Posturas

No total do período analisado foram observadas onze posturas (tabela H), das quais sete foram efectuadas por casais formados por machos e fêmeas grandes, três executadas por casais em que o macho era grande e as fêmeas de tamanho intermédio e apenas uma realizada por um casal formado por indivíduos de tamanho intermédio.

A duração das posturas (tabela J) observadas é variável, tendo sido a postura mais rápida a executada pela fêmea A, enquanto que a mais demorada foi executada pela fêmea F.

Observando a evolução do tempo médio de postura (figura 6) para as fêmeas grandes verificamos que as posturas demoram mais tempo quanto mais tardiamente são efectuadas.

Tabela H – Comprimento e assiduidade dos diferentes indivíduos no local de desova; Legenda: x – indica a observação do indivíduo nesse dia. Os indivíduos assinalados com a mesma cor constituem o par responsável por uma postura desse dia. O macho G apresenta uma cor diferente no dia 5 por ter acasalado com duas fêmeas (B e C).

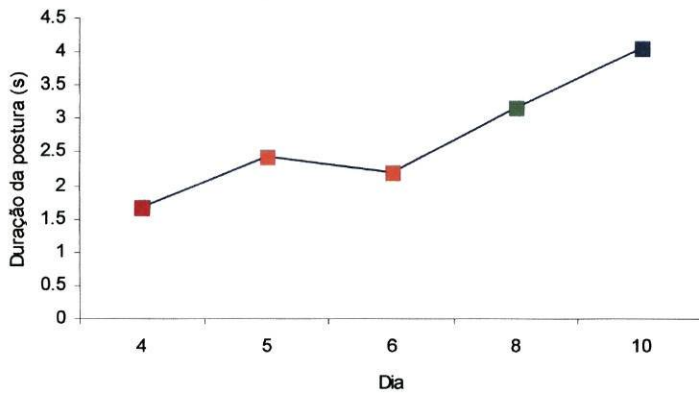
Indivíduo	Dia									Comprimento Estimado (cm)
	4	5	6	8	9	10	11	12	14	
MA	x									
MB	x									
MC		x	x		x	x	x	x	x	44.06
MD		x	x	x	x	x	x		x	33.89
ME		x		x						44.66
MF		x	x		x					47.14
MG		x	x				x		x	47.14
MH						x	x			46.02
FA	x									
FB		x	x							44.66
FC		x	x	x			x			25.60
FD				x	x	x	x			26.21
FE				x						43.69
FF						x	x			45.25
FG									x	15.52

Tabela I - Comprimento médio das pequenas trutas estimado a partir de 272 medições.

Comprimento estimado Pequenas Trutas	
Media	21.13
Max	28.49
Min	13.68

Tabela J – Duração (s) de cada postura.

Fêmea										
A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	B <sub>1</sub>	C <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	C <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	E <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>
1.788	1.556	2.494	2.818	2.358	2.124	2.19	3.168	4.05	2.312	2.838



**Figura 6** – Tempo médio de duração da postura para cada fêmea grande; Legenda: ■ - Fêmea A (n=2); ■ - Fêmea B (n=2; n=1); ■ - Fêmea E (n=1); ■ - Fêmea F (n =1).

Verificou-se também a ocorrência de três falsas posturas no dia 10, entre a fêmea F e o macho H.

A ocorrência de intrusões imediatamente a seguir à postura foi também observada (tabela K). Verificaram-se duas para o período até 15 segundos pós postura, três para o período até 30 segundos e cinco para o período até 60 segundos. Foi o macho D e as trutas pequenas que realizaram estas intrusões.

**Tabela K** – Intrusões após a postura; Legenda: \* - falsa postura

	Tempo			Postura
	15	30	60	
Machos	1*	1	2	F1*, F1, B3
Trutas Pequenas	2	2	3	B1, C1, B1

### 4.4.3 Descrição geral do comportamento nos locais de desova e intervenientes

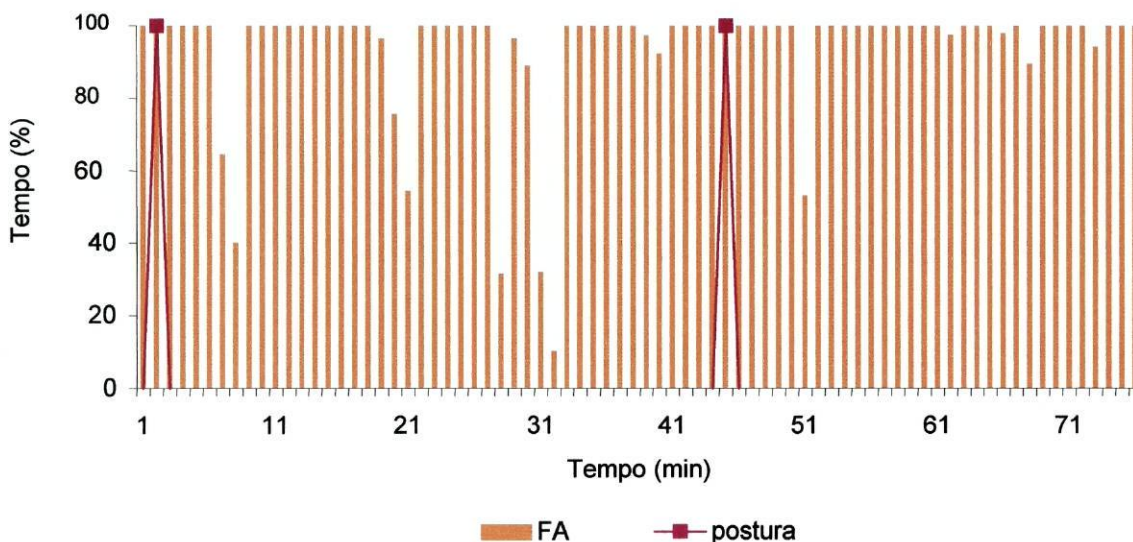
Durante o período em que se registou o comportamento reprodutor (tabela D), apenas nos dias 4, 5, 6, 8, 10, 11 se verificaram posturas e por isso apenas esses foram alvo de uma análise mais minuciosa.

#### 4.4.3.1 Dia 4

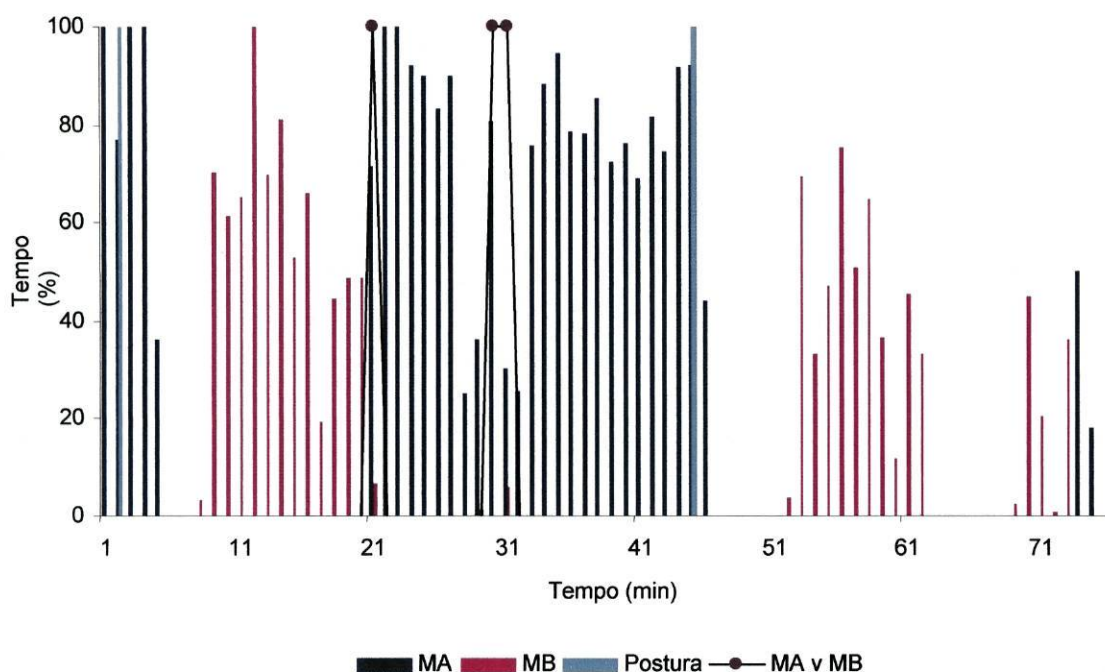
Neste dia, no local I, apenas se identificou uma fêmea (A) (figura 7), e dois machos (A e B) (figura 8).

As duas posturas observadas foram realizadas pelo casal formado entre a fêmea A e o macho A e entre elas decorreu um período de duas horas e trinta e nove minutos.

O início do registo iniciou-se pouco antes da primeira postura, tendo-se por isso perdido a maior parte do comportamento que a antecede. Pouco tempo depois de efectuada a primeira postura o macho A desapareceu. O macho B apareceu após quinze minutos e manteve-se como dominante até duas horas antes da segunda postura. Nessa altura reapareceu o macho A, que após uma luta formal com o macho B, recuperou a dominância. O macho B reapareceu antes da postura, desencadeando mais uma luta formal com o macho A, após a qual desapareceu para apenas aparecer novamente trinta e cinco minutos após a segunda postura, quando o macho A já se encontrava ausente. Até ao final da observação o macho B manteve-se no ninho por algum tempo até ao ressurgimento do macho A, que também desapareceu pouco depois.



**Figura 7** – Ocupação do local de desova pelas fêmeas, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 04 – 01 -2002; Legenda: F – fêmea



**Figura 8** – Ocupação do local de desova pelos machos, em porcentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 04 – 01 -2002; Legenda: M – macho, M v M – disputa entre machos

#### 4.4.3.2 Dia 5

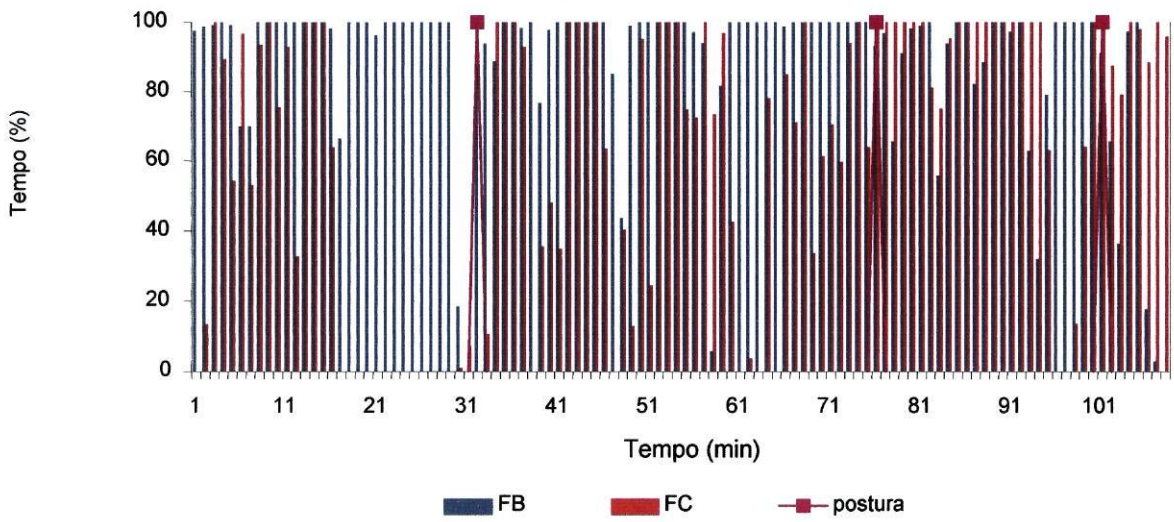
Foram observadas 3 posturas envolvendo o macho G e as fêmeas B e C (figura 9 e 10).

As duas fêmeas construíram o ninho a menos de três metros de distância (figura 11) um do outro. A fêmea B, de maior envergadura, ocupou a área central do local, enquanto que a fêmea C construiu o seu ninho um pouco mais a montante e próximo da margem esquerda. Apesar da curta distância que separava os ninhos estas fêmeas estiveram durante muito tempo em simultâneo nos seus ninho.

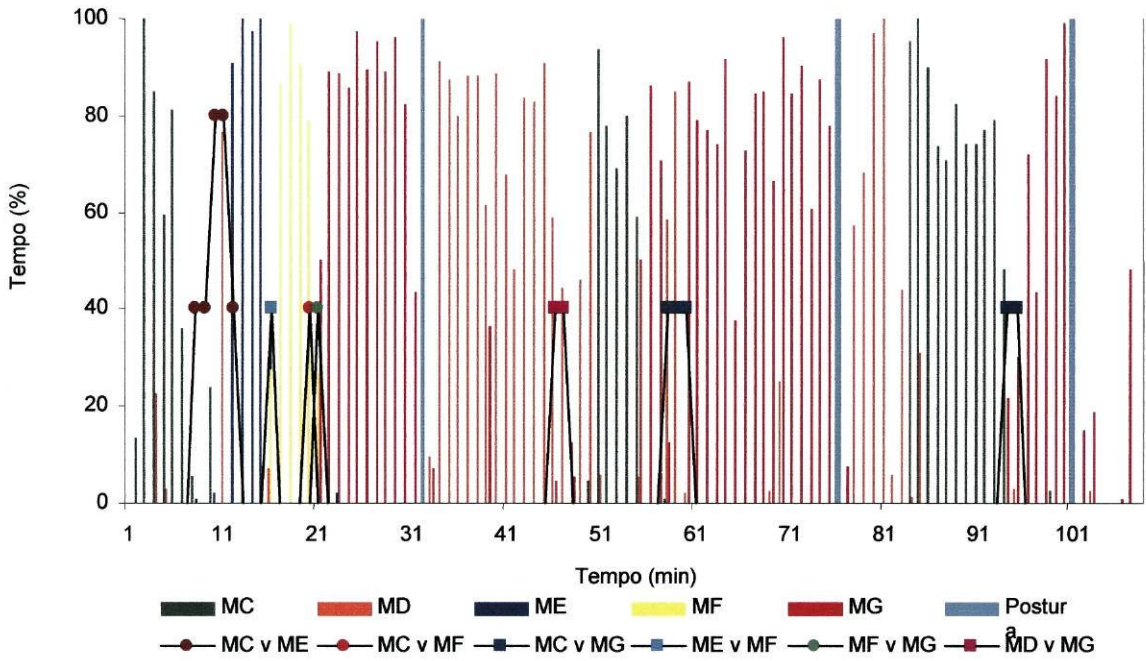
O acesso às fêmeas foi bastante disputado, tendo-se verificado três alternâncias de dominância. O macho C, inicialmente dominante no ninho da fêmea C, perdeu a dominância numa disputa com o macho E. Este após conquistada a dominância na zona passou a cortejar a fêmea B no seu ninho, onde se manteve apenas por aproximadamente trinta minutos. Em seguida perdeu a dominância depois de nova luta formal com o macho F, passando este a cortejar a fêmea B.

O macho C apareceu de novo e envolveu-se numa nova luta forma com o macho F não logrando no entanto ganhar a dominância. Após vinte minutos do aparecimento do macho F apareceu o macho G que ganhou definitivamente a dominância. Passada aproximadamente uma hora a fêmea B acasalou com o macho G.

Após a postura o macho G ausentou-se e apareceu o macho D, que se tornou dominante Desta vez o alvo de corte passou a ser principalmente a fêmea C, que reapareceu após a postura da fêmea B e o afastamento do macho G. Posteriormente o macho C recuperou a dominância e manteve-a até que apareceu de novo o macho G que acasalou desta vez com a fêmea B.

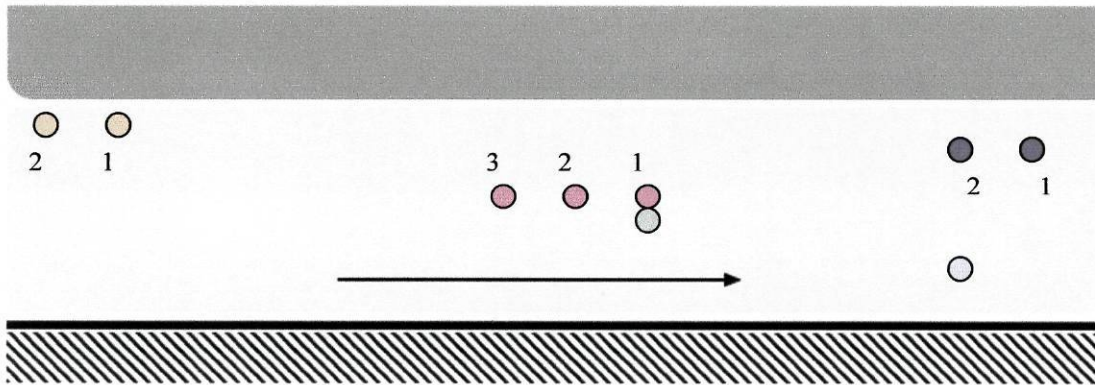


**Figura 9** – Ocupação do local de desova pelas fêmeas, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 05 – 01 -2002; Legenda: F – fêmea



**Figura 10** – Ocupação do local de desova pelos machos, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 05 – 01 -2002; Legenda: M – macho, M v M – disputa entre machos

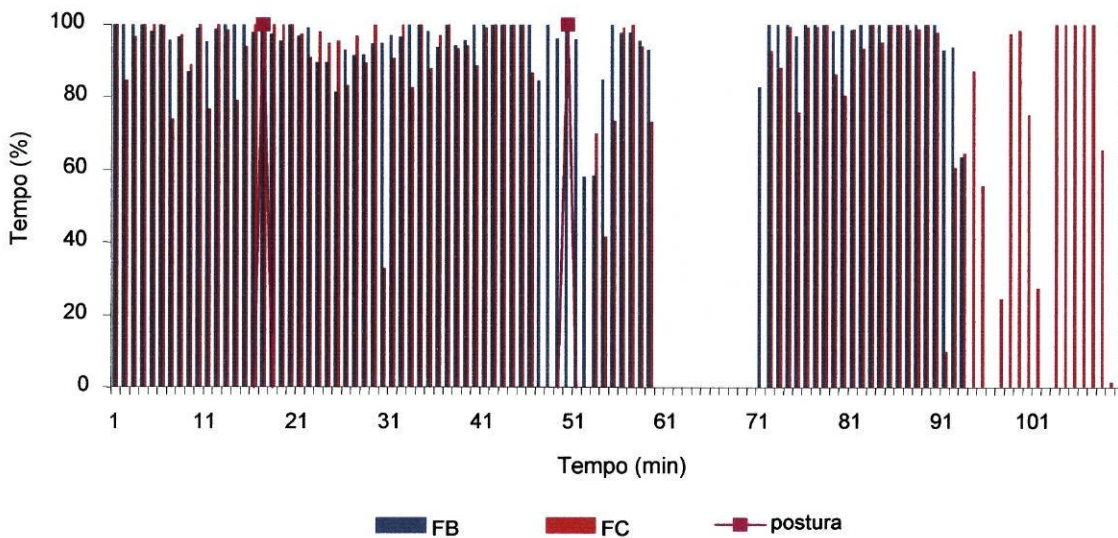
Depois da postura e de nova ausência do macho G, o macho D tornou-se mais uma vez o dominante, mas perdeu em seguida a dominância para o macho C, que a manteve até novo regresso do macho G. A segunda postura da fêmea B dá-se de novo com o macho G, cinco horas e cinquenta minutos após a primeira postura. Após a postura o macho G ausenta-se voltando algumas vezes até ao final da observação.



**Figura 11** – Esquema representativo da localização das posturas no local III; Legenda: → - sentido da corrente; ▨ - açude; □ - margem esquerda; ● - Fêmea B; ○ - Fêmea C; ● - Fêmea D; ○ - Fêmea E; ○ - Fêmea F;

#### 4.4.3.3 Dia 6

As duas fêmeas observadas no dia anterior, B e C estão presentes desde o início da observação (figura 12), e acasalam uma vez cada uma. A fêmea C acasala com o macho G e a fêmea B com o macho C.

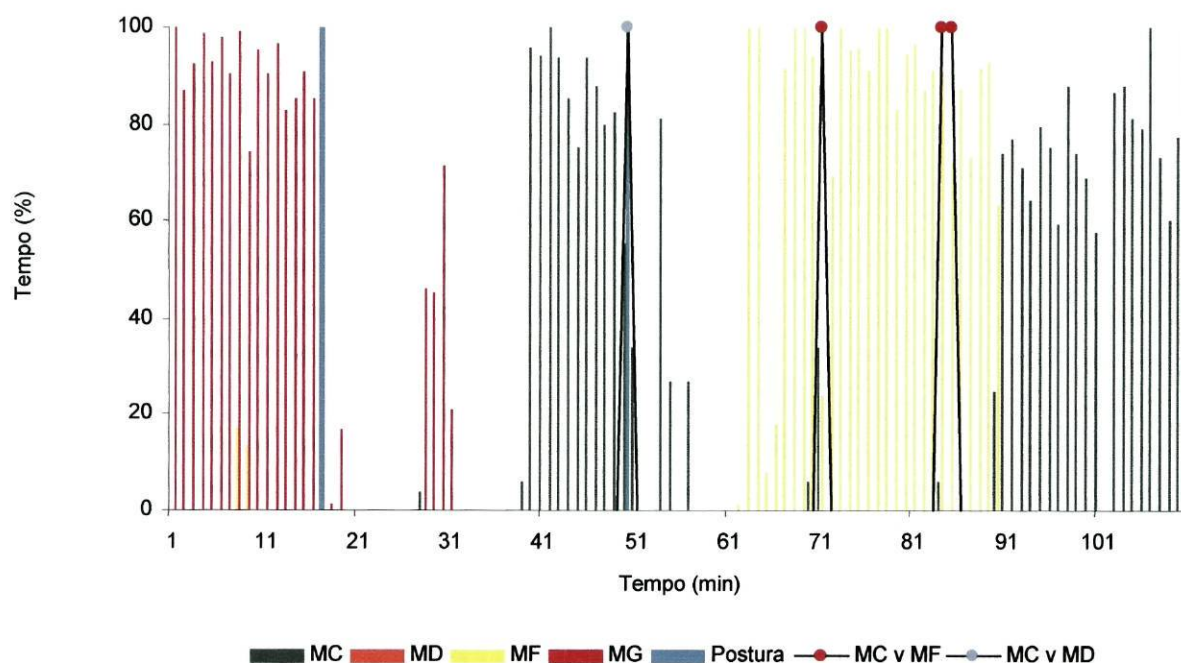


**Figura 12** – Ocupação do local de desova pelas fêmeas, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 06 – 01 -2002; Legenda: F – fêmea.

O macho G manteve a dominância desde o início da observação (Figura 13) até à postura com a fêmea C (Figura 11 e 12). Volvidos dez minutos, após o acasalamento, o macho G ausentou-se, para reaparecer quarenta e cinco minutos depois e ausentar-se definitivamente decorridos vinte minutos.

Após algum tempo, durante o qual nenhum macho esteve presente, apareceu o macho C (Figura 13), que acasalou (Figura 11) com a fêmea B passado uma hora.

Após a postura as trutas identificáveis desapareceram. A fêmea B reapareceu e uma hora e dez minutos depois desapareceu de novo. O macho F foi o primeiro macho a reaparecer e manteve-se no ninho durante uma hora e trinta minutos, tendo desaparecido pouco antes da fêmea B se ausentar. O macho C reapareceu em seguida mantendo-se no local até ao fim do registo.



**Figura 13** – Ocupação do local de desova pelos machos, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 06 – 01 -2002; Legenda: M – macho, M v M – disputa entre machos

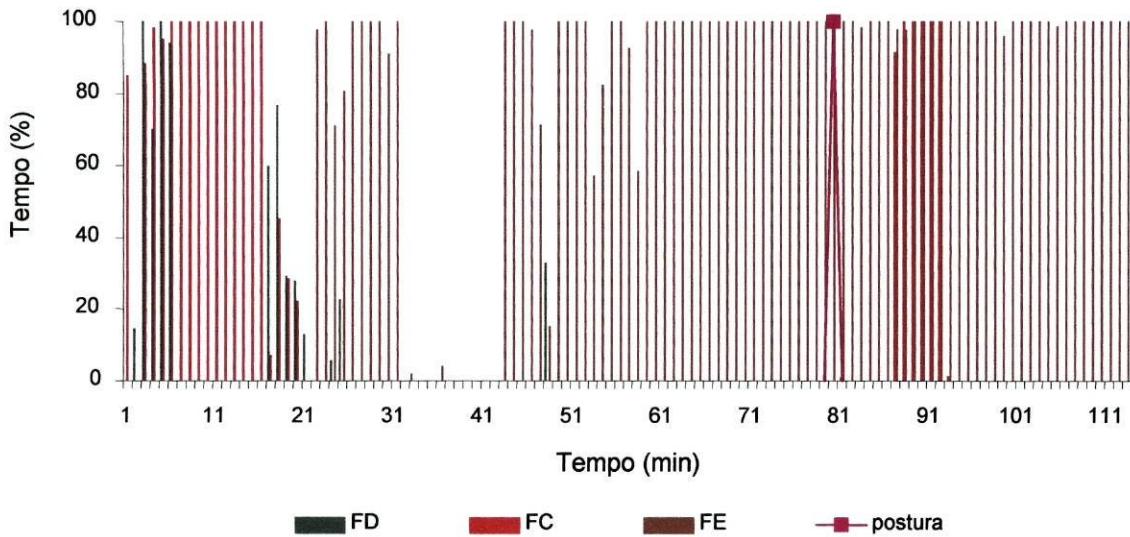
#### 4.4.3.4 Dia 8

Neste dia as fêmeas C, D e E estiveram presentes no local III (figura 14), mas apenas se registou uma postura, entre a fêmea E e o macho E.

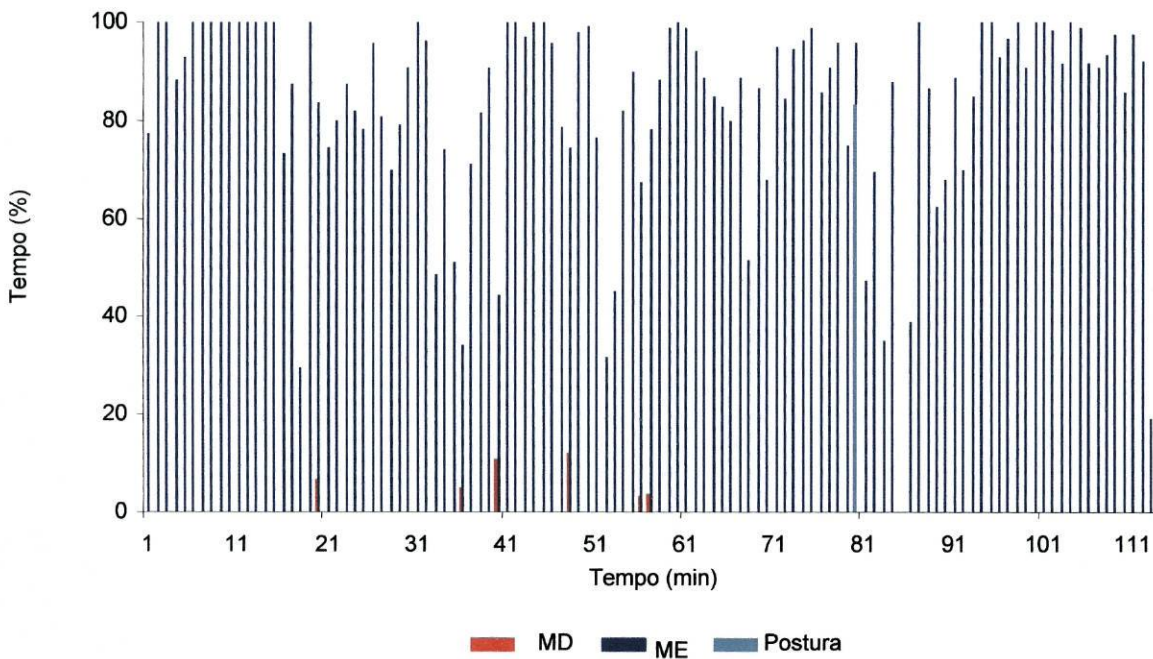
A construção do ninho pela fêmea C evoluiu para um local onde a visibilidade não permitia a observação de todos os comportamentos, pelo que os dados são incompletos.

A fêmea D esteve na zona central do local até que a fêmea E apareceu quatro horas e cinquenta minutos antes da postura. Até à postura a fêmea E ausentou-se por dois períodos de aproximadamente trinta minutos. O ninho construído por esta fêmea situou-se numa zona mais a jusante do ninho da fêmea B (Figura 11).

O macho E (figura 15) manteve-se no ninho como dominante durante todo o tempo de observação, ausentando-se apenas uma vez após a postura durante um período inferior a dez minutos.



**Figura 14** – Ocupação do local de desova pelas fêmeas, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 08 – 01 -2002; Legenda: F – fêmea.

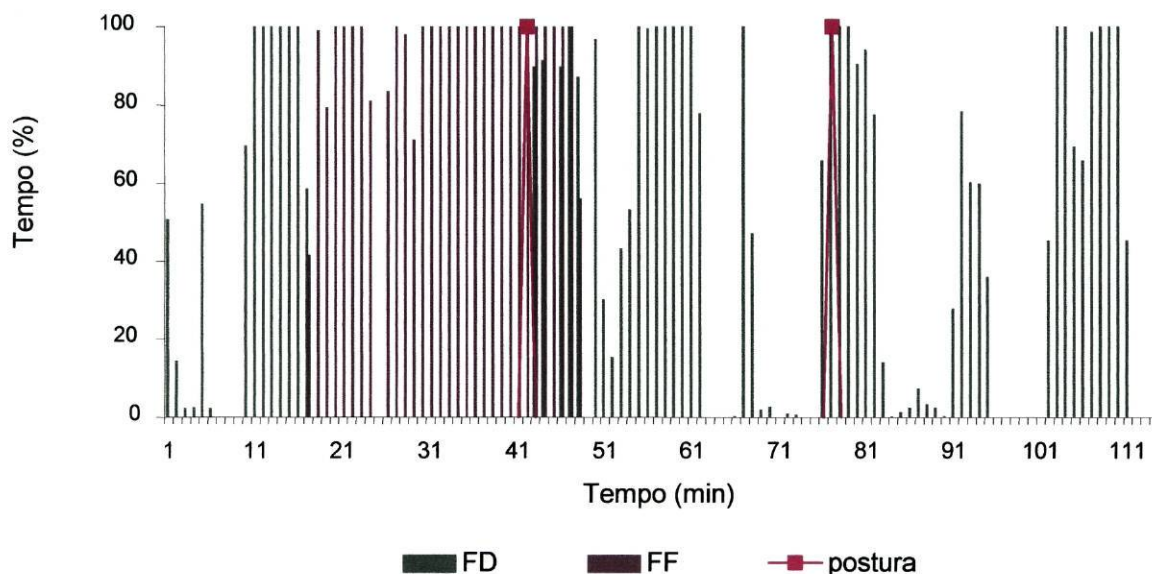


**Figura 15** – Ocupação do local de desova pelos machos, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 08 – 01 -2002; Legenda: M – macho, M v M – disputa entre machos.

#### 4.4.3.5 Dia 10

Outras duas posturas foram observadas neste dia. A primeira entre a fêmea F e o macho H e a segunda entre a fêmea D e o macho D.

A fêmea D foi a primeira a ser observada no local (figura 16), mas desapareceu quando a fêmea F apareceu, duas horas e quinze minutos antes da postura.



**Figura 16** – Ocupação do local de desova pelas fêmeas, em porcentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 10 – 01 -2002; Legenda: F – fêmea.

Até ao aparecimento do macho H a dominância foi alternada entre os machos C e D, se bem que durante alguns períodos se observasse uma dominância partilhada, situação em que ambos se encontravam em simultâneo na área mas sobre locais diferentes (figura 17).

Quando chegaram a fêmea F e o macho H, o macho C desapareceu mas o macho D ainda permaneceu por algum tempo sobre o local onde seria construído o ninho pela fêmea D. A fêmea F construiu o seu ninho na zona onde a fêmea B tinha construído o seu (figura 11).

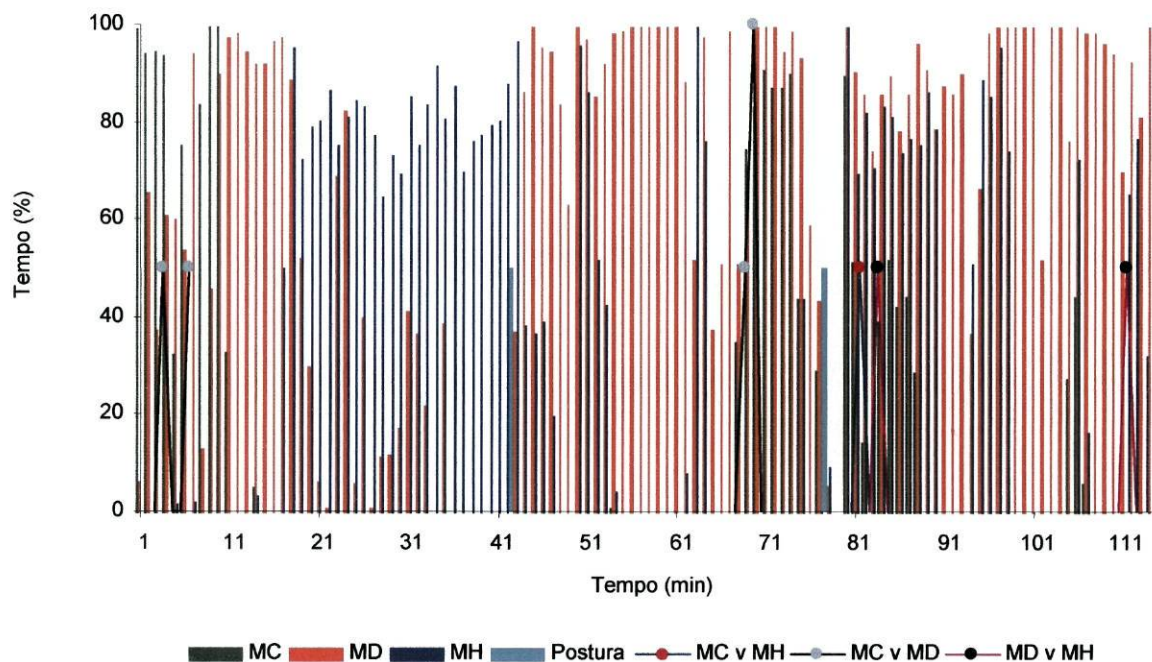
Aproximadamente trinta minutos após a postura o macho H e a fêmea F desapareceram, não voltando esta a aparecer.

A fêmea D reapareceu logo após a postura da fêmea F, tendo construído o seu ninho numa zona mais a jusante (figura 11). Neste período, os dois pares, fêmea F- macho H e fêmea D - macho D, estiveram por momentos, e em simultâneo, sobre os respectivos ninhos.

Desde a chegada e até à sua postura a fêmea D foi cortejada principalmente pelo macho D. Durante o período em que o macho D se manteve localizado sobre o ninho um dos outros, C ou H, estava localizado sobre o ninho da fêmea H. Por vezes os machos C e H deslocavam-se para o ninho situado a jusante, ameaçando a dominância do macho D e provocando o afastamento da fêmea que,

como se verifica na figura 16 teve alguns períodos de ausência, um dos quais bastante perto da postura.

Após a postura a fêmea D ainda esteve algumas vezes no ninho, enquanto que os machos continuaram a alternar a dominância, ou a permanecer em simultâneo na área.



**Figura 17** – Ocupação do local de desova pelos machos, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 10 – 01 – 2002; Legenda: M – macho, M v M – disputa entre machos.

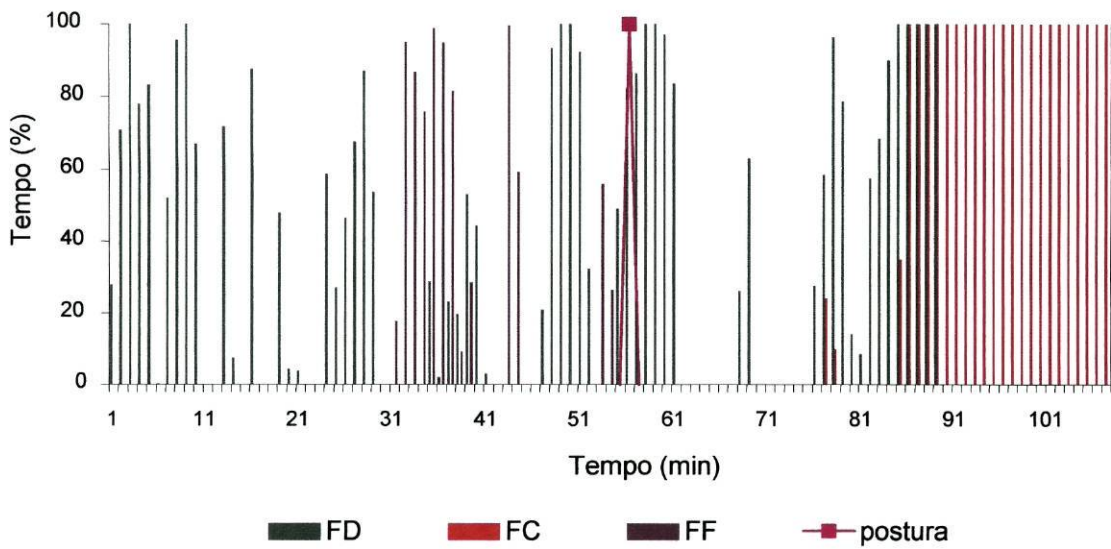
#### 4.4.3.6 Dia 11

A fêmea D acasalou mais uma vez neste dia (figura11), mas desta vez com o macho C. Presente desde o início da observação, a fêmea D ausentou-se em várias ocasiões (figura 18), e por vezes por períodos de cerca de trinta minutos. Vinte e cinco minutos após a postura, a fêmea ausentou-se por um período de setenta minutos e, finalmente, acabou por desaparecer definitivamente ao fim de sessenta minutos.

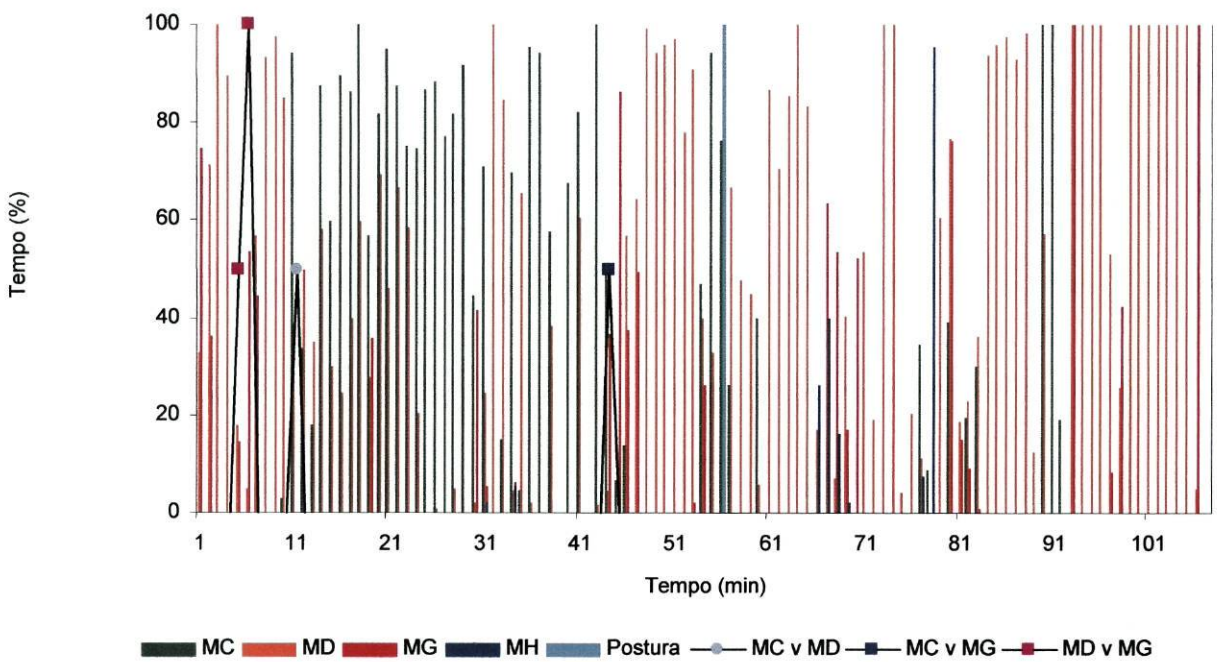
As fêmeas F e C foram também visualizadas.

À semelhança do ocorrido dia 10, a dominância foi alternada, desta vez entre os machos C, D e G (figura 19). Até trinta minutos antes da postura, o macho D parecia manter a dominância, mas perdeu-a quinze minutos antes, após uma ausência da fêmea D, e foi o macho C que acabou por acasalar.

Até ao final a dominância alternou-se ou, à semelhança do ocorrido no dia anterior, os machos ocuparam a área em simultâneo.



**Figura 18** – Ocupação do local de desova pelas fêmeas, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 11 – 01 -2002; Legenda: F – fêmea.



**Figura 19** – Ocupação do local de desova pelos machos, em percentagem de tempo por intervalos de cinco minutos no dia 11 – 01 -2002; Legenda: M – macho, M v M – disputa entre machos.

#### 4.4.3.7 Análise geral

O comportamento observado é, de uma maneira geral, concordante com as anteriores descrições do comportamento de salmonídeos (Greeley 1932, Jones & Ball 1954, Beall 1994, Evans 1994, Beall & de Gaudemar 1999)

Uma fêmea prepara o ninho, um macho conquista a dominância, corteja a fêmea e protege o ninho de intrusos, satélites e furtivos – alguns dos quais serão provavelmente machos precoces –, que tentam aproximar-se do ninho.

Devido à característica física destes locais, principalmente do local III, situado dois metros a montante de um açude considerado intransponível, os machos satélites e restantes intrusos posicionavam-se predominantemente a montante dos ninhos, ao contrário do que é referido na literatura consultada (Jones & Ball 1954, Evans 1994, Beall & De Gaudemar 1999), onde se descreve uma organização hierárquica dos satélites a jusante do ninho.

Quando os machos satélites, ou os intrusos de menor tamanho, se encontravam a montante eram imediatamente detectados, despoletando uma reacção do macho dominante. Desta forma os outros machos grandes estavam normalmente ausentes quando o macho dominante estava presente.

Nas ocasiões em que as trutas pequenas, e por vezes também o macho D, se intrometiam a partir de jusante ou conseguiam manter uma posição nessa zona eram também constantemente ameaçados, ou perseguidos, pelo macho dominante que os procurava escorraçar.

O macho que acasalou maior número de vezes foi o macho G, que garantiu a dominância durante os dois primeiros dias, sendo aparentemente o que detinha a posição hierarquicamente superior. Este macho acasalou quatro vezes, duas com a fêmea B e duas com a fêmea C.

Apesar de outros estudos (Foote 1988, de Gaudemar *et al.* 2000a) demonstrarem uma preferência, por parte dos machos, por fêmeas de tamanho similar ou maior, aparentemente não houve discriminação por parte deste macho. Contudo, no dia 5, quando ambas as fêmeas estavam presentes, preferiu a fêmea B, com a qual acasalou primeiro. Quando reapareceu, após essa primeira postura, a fêmea B mantinha-se no ninho mas ele preferiu cortejar e acasalar com a fêmea C. Além disso no dia seguinte acasalou apenas com a fêmea C, apesar da fêmea B também estar presente. Não sabemos contudo se já teria acasalado com a fêmea B nesse dia, antes do início das observações.

Certos autores apontam para a capacidade do macho de diferentes espécies de salmonídeos terem capacidade de avaliar as fêmeas (de Gaudemar & Beall 1998; Hamon *et al.* 1999) e utilizar essa informação na optimização da procura e escolha das fêmeas. Daí a necessidade de separar as primeiras posturas das últimas, quando se pretende avaliar o grau de atractividade de uma fêmea, uma vez que uma fêmea menor, mas no início da actividade reprodutora, pode ser mais atractiva.

Uma outra situação observada, na primeira postura da fêmea D, poderá indicar uma discriminação pelo tamanho por parte dois machos. Nesse dia encontravam-se na zona de desova os

machos C, D e H e foi com o segundo que ocorreu o acasalamento. Os machos C e H estiveram predominantemente na zona mais central, onde a fêmea F tinha acasalado anteriormente no mesmo dia, e deslocavam-se ocasionalmente ao ninho a jusante, interrompendo a corte do macho D. Os machos C e H, hierarquicamente superiores ao macho D, poderiam, como se veio a verificar no dia seguinte, ter conquistado o acesso à fêmea D. Poderá colocar-se a hipótese de a fêmea, F, de maior tamanho e recém chegada ao local de desova, ter canalizado a atenção dos machos C e H.

Dos restantes machos observados, três (C, D e E) lograram acasalar, sendo dois deles (C e D) supostamente hierarquicamente inferiores. O macho D era claramente mais pequeno e o macho C tinha perdido cedo a dominância para o macho E no dia 5. O macho D, no entanto, só acasalou com a fêmea D que era de tamanho semelhante. Por sua vez o macho C acasalou, logo no dia 6, com a fêmea B e acasalou, no dia 11, com a fêmea D. Isto indica que, apesar de hierarquicamente inferiores, o facto de andarem permanentemente na área (estiveram presentes todos os dias) pode compensar a inferioridade hierárquica destes machos e permitir um acasalamento na ausência temporária de machos dominantes.

Desta forma o macho C teve mais uma postura que o macho E e mais duas que o macho F, que não foi visto a acasalar.

O macho D poderá ter participado em mais duas posturas dado que se introduziu no ninho duas vezes nos momentos imediatos à postura, na terceira postura da fêmea B e na postura da fêmea F. No entanto estas intrusões foram apenas 30 e 60 segundos após a postura e não se conseguiu distinguir se efectivamente houve expulsão de gâmetas. O número de intrusões, por pequenos machos e pelo macho D, é no conjunto baixo (2 até 15 segundos após a postura, 3 até 30 segundos após a postura e 5 até 60 segundos após a postura).

Em estudos de uma população sedentária de trutas (Largiadèr *et al.* 2001) foi encontrada multi-paternidade em todas as posturas analisadas. Considerando as intrusões no período até sessenta segundos depois da postura, apenas em quatro das posturas observadas tal teria sido possível. Todavia não sabemos até que ponto sessenta segundos são ou não um limite realista, até porque os ovos fecundados são rapidamente cobertos pelas fêmeas como indicam as nossas observações, assim como as de outros autores. (Beall 1994).

Outros estudos (García-Vázquez *et al.* 2001) também apontam para a multi-paternidade quando analisado o ninho de uma fêmea, contudo e contrariamente aos estudos de Largiader *et al.* (2001), os autores sugerem que a multi-paternidade seja sobretudo resultado de posturas consecutivas com diferentes machos do que devido a fertilização resultante de intrusões no momento da postura.

Blanchfield & Ridgway (1999) indicam que na espécie *Salvelinus fontinalis* quanto maior é o tamanho da fêmea, maior é a probabilidade de haver fertilização por um macho satélite ou furtivo, dado que fêmeas grandes atraem mais satélites e furtivos do que fêmeas pequenas. Os nossos

resultados estão de acordo com essas observações se considerarmos o período até sessenta segundos pós-postura.

No local I o macho A, de maior tamanho e dominante, foi o que logrou acasalar duas vezes com a fêmea A, a única fêmea detectada.

A fêmea B acasalou com os machos C e F que, curiosamente, são machos grandes que ocupam posições, aparentemente, hierárquicas opostas. No entanto ambos tinham um tamanho semelhante ao da fêmea.

A fêmea C de tamanho intermédio acasalou duas vezes com o macho G, bastante maior que ela.

A fêmea D acasalou duas vezes, uma vez com cada um dos machos C e D, ambos hierarquicamente inferiores mas de tamanho superior ao da fêmea.

As fêmeas E e F acasalaram uma vez cada uma, com os machos E e H respectivamente que possuíam um tamanho semelhante ao delas.

No local I a fêmea A, acasalou duas vezes com o macho A o macho dominante.

O facto de as fêmeas acasalarem com machos de tamanho semelhante ou superior, segundo as nossas observações, não será o resultado de uma preferência por estes machos (Berejikian *et al.* 2000, de Gaudemar *et al.* 2000a) mas parece confirmar a ideia de que a preferência da fêmea se sobrepõem a competição entre machos (Petersson & Järvi 1997, Petersson *et al.* 1999).

Foram observados dois comportamentos distintos no que se refere à permanência das fêmeas na zona de desova. As fêmeas B, C e D foram vistas no local a acasalar em mais que um dia, enquanto que as fêmeas E e F apenas acasalaram num dia.

Evans (1994) afirma ter observado a construção de apenas um ninho mas que podia conter posturas de vários dias. Contudo, não descarta a possibilidade de ter havido construção de mais que um ninho, baseado na observação de uma fêmea que fez uma única postura num ninho não era suficientemente grande para conter todos os ovos daquela fêmea.

Barlaup *et al.* (1994) estimam que uma fêmea de truta marisca constrói em média 5,7 ninhos e faz em média de 1,4 posturas por ninho. Largiadèr *et al.* (2001) referem resultados semelhantes (5-10 ninhos por fêmea e uma postura por ninho). Estes resultados indiciam que certas fêmeas optariam por construir vários ninhos em áreas distintas (Barlaup *et al.*, 1994; Beall, 1994; Largiadèr *et al.*, 2001). Barlaup *et al.* (1994) e Largiadèr *et al.* (2001) sugerem que este comportamento constituiria uma adaptação a locais onde ocorrem grandes flutuações temporais das condições que podem afectar a sobrevivência dos ovos (e.g. aumentos significativos de caudal que podem destruir os ninhos). Este raciocínio poderia explicar o comportamento das fêmeas E e F uma vez que, dado o carácter torrencial do rio Estorãos, aumentos de caudal súbitos e importantes são frequentes.

Largiadèr *et al.* (2001): sugerem no entanto duas outras explicações. Ou (1) os mosaicos de substrato não são grandes o suficiente para depositar todos os ovos ou (2) uma elevada densidade de fêmeas, e consequente competição directa pelos sítios de reprodução, não permitem que a maior parte das fêmeas defenda o local por o tempo suficientes para uma desova completa.

A primeira hipótese poderia ser simultaneamente sustentada e contestada pelas nossas observações. De facto, as zonas de postura são de pequena dimensão mas fêmeas grandes, como por exemplo as fêmeas A e B, desovaram 2 e 3 vezes, respectivamente, no mesmo local.

Em relação à segunda hipótese os nossos resultados não são conclusivos, já que não foram nunca observadas interações agonísticas entre fêmeas grandes, pois todas elas apareceram em ocasiões diferentes.

Analisando a duração das posturas verifica-se que é gasto mais tempo pelas fêmeas que só realizaram uma postura (E e F). Partindo do, pressuposto que uma postura mais demorada traduz uma maior postura, ou seja, mais ovos expelidos, podemos concordar com a segunda hipótese de Largiadèr *et al.* (2001). Pode tratar-se de competição por espaço, que é insuficiente. Desta forma as fêmeas que não encontram habitat disponível noutros locais, adiam o momento da sua desova. Assim que encontraram um local adequado desovaram e, nessa desova retardada aproveitam para expelir uma maior quantidade de ovos, em cada por postura, do que as outras fêmeas.

A sobreposição de posturas e a sobre escavação são fenómenos relatados na reprodução de salmonídeos (Beall & Marty 1987, Beall 1994, Beall & de Gaudemar 1999, Largiadèr *et al.* 2001), que podem ter consequências desastrosas para a sobrevivência dos ovos.

Nas nossas observações duas fêmeas (E e F) escavaram no local das posturas da fêmea B, chegando mesmo uma delas (F) a desovar sobre o ninho anteriormente construído pela fêmea B.

A sobre escavação e a sobreposição podem ser resultado da falta de locais de desova, da elevada densidade de genitores ou apenas da dessincronização de tempo de maturação das fêmeas (Beall & Marty 1987, Beall 1994).

A exibição de falsos orgasmos foi também observada. No entanto apenas a fêmea F executou, antes da postura, três falsos orgasmos.

Petersson & Järvi (2001) sugerem que o falso orgasmo resulta de um *bluff*, por parte da fêmea, com intenção de aumentar a diversidade genética ou de controlar a qualidade dos machos participantes. Petersson & Järvi (2001) não afastam contudo a hipótese de ser consequência de uma má interpretação do macho sobre a prontidão para a acasalar da fêmea.

No caso observado dois segundos depois do primeiro falso orgasmo apareceu o macho D, mas após os dois seguintes não apareceu nenhum macho. Na postura efectiva o macho D voltou a intrometer-se no ninho mas, desta vez, bastante mais tarde, ou seja, 30 segundos depois.

Em função das hipóteses antes referidas (Petersson & Jarvi, 2001) o único resultado dos falsos orgasmos observados poderá ser interpretado como “uma tentativa” da fêmea em assegurar a

qualidade dos seus ovos, ao serem fertilizados apenas por um macho dominante, já que o macho D apareceu mais tarde na ocasião da postura.

A territorialidade das fêmeas de salmonídeos em relação às zonas de desova é descrita como frequente (Jones & Ball 1954, Beall & Marty 1987, Foote 1990, Beall 1994), e esta territorialidade é sobretudo orientada para a defesa do local situado à sua frente.

Apesar de se terem observado alguns eventos agonístico entre fêmeas de tamanho diferente, não se visualizou nenhuma disputa entre fêmeas grandes. Pelo contrário, foi observada, por vezes por longos períodos de tempo, a permanência em simultâneo de duas fêmeas (uma grande e outra intermédia) na mesma zona.

Um dos casos ocorreu no dia 5, quando as fêmeas B e C estiveram nos seus ninhos respectivos. O ninho da fêmea C estava localizado à frente do ninho da fêmea B, que efectuou algumas investidas ao ninho da fêmea C, mas não se verificaram interacções agonísticas graves. Apenas o macho G, que assegurou a concretização da postura com a fêmea C, ameaçou por vezes a fêmea B.

Uma evidência de territorialidade foi observada no dia 8. Nesse dia a fêmea D foi vista a iniciar a construção do ninho, mas só viria a efectuar a postura no dia 10. Este adiamento foi forçado pelo aparecimento das fêmeas E e F que acasalaram e mantiveram a dominância, nos dias 8 e 10 respectivamente, nesse local.

Um retardamento da postura, como o referido, pode ter consequências negativas no sucesso reprodutor uma vez que a mortalidade, a malformação e a taxa de infertilidade aumentam com o tempo após a ovulação (de Gaudemar & Beall 1998).

## 4.5 Análise dos comportamentos no Intervalo (-) 150 – (+) 60

### 4.5.1 Comportamentos Agonísticos

De todos os comportamentos agonísticos observados o mais abundante é a perseguição, que atinge valores claramente acima dos outros (tabela L a O). O segundo comportamento mais frequente é a ameaça que se diferencia dos restantes, ataque e disputa que são muito pouco frequentes

#### 4.5.1.1 Perseguição

Analisando a ocorrência de perseguições nos diferentes períodos (tabela L), verificamos que é no período 2 (60-0) que essa é mais significativa. Discriminando os autores e alvos de perseguições (figura 20A) verificamos que, para todos os períodos, as perseguições de machos a pequenas trutas são as mais abundantes. Nos períodos antecedentes à postura, as perseguições de machos a machos e de machos a fêmeas têm também alguma relevância. No período 3 (0-60), para além das perseguições atrás referidas, vemos que as perseguições de fêmeas a pequenas trutas têm alguma importância.

Comparando a participação das fêmeas grandes e intermédias (tabela L) em perseguições, verificamos que as últimas estão mais envolvidas neste tipo de comportamentos e que, maioritariamente, elas são o alvo e não as executantes (figura 20C). Na generalidade dos períodos são os machos que não acasalam com elas os responsáveis pelas perseguições, exceptuando-se o período 2, no qual são as pequenas trutas que exercem mais perseguições sobre as fêmeas intermédias. Quando são as fêmeas que executam a perseguição, os alvos são, geralmente, as pequenas trutas e este comportamento foi mais frequente nos períodos 1 (150-90) e 3. No caso das fêmeas grandes (figura 20B) elas são principalmente perseguidas pelos machos com que acasalam, e tal só acontece nos períodos 1 e 3. Por outro lado elas também só perseguem pequenas trutas, e com mais incidência no período 3.

**Tabela L** – Valores médios ( $\bar{x} \pm IC$ ) do comportamento perseguição, nos períodos 1,2 e 3 , para o conjunto das posturas (A), perseguições envolvendo fêmea grandes (B) e perseguições envolvendo fêmeas intermédias (C) ; Legenda: n – número de observações.

	N	A	n	B	n	C
1	6	57 ± 23.8	4	3.0 ± 3.39	2	11.5 ± 10.77
2	10	76.1 ± 13.4	6	0.2 ± 0.32	4	8.5 ± 12.20
3	10	41 ± 20.16	6	4.5 ± 4.01	4	21 ± 30.08

#### 4.5.1.2 Ameaça

À semelhança do comportamento perseguição, o comportamento ameaça é mais abundante no período 2 (tabela M). Aliás, a distribuição de ambos os comportamentos pelos diferentes períodos têm um padrão semelhante, sendo no entanto os valores médios inferiores no caso das ameaças.

A maior parte das ameaças são efectuadas pelos machos tendo por alvo maioritário o trutas pequenas (figura 21A) e em menor número outros machos e fêmeas.

Entre as fêmeas, são as de tamanho intermédio que mais participam nestes eventos (tabela M). Elas são no geral alvo de ameaças (figura 21C), principalmente dos machos com quem acasalam nos períodos 1 e 2, e dos machos satélites no período 3.

As ameaças das fêmeas intermédias dirigem-se especialmente, para os pequenos intrusos e, particularmente no período 2, para os machos com quem acasalam. As fêmeas grandes (figura 21B) ameaçam principalmente pequenos intrusos e com maior incidência no período 3. As poucas ameaças de que as fêmeas grandes são alvo são principalmente dirigidas pelos machos satélites.

**Tabela M** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento ameaça, nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas (A), ameaças envolvendo fêmeas grandes (B) e ameaças envolvendo fêmeas intermédias (C); Legenda: n – número de observações.

	n	A	n	B	n	C
1	6	15.2 ± 5.93	4	0.5 ± 0.56	2	4.5 ± 0.97
2	10	23.9 ± 9.71	6	0.5 ± 0.43	4	5 ± 8.54
3	10	12.5 ± 5.72	6	1.67 ± 2.51	4	4 ± 5.94

#### 4.5.1.3 Ataque

A frequência de ataques é muito baixa quando comparada com os comportamentos descritos anteriormente (tabela N). É no período 1 que mais ocorrem estes eventos.

Os machos são os que mais ataques executam principalmente sobre trutas pequenas, fêmeas e, em menor número, outros machos.

As fêmeas atacam principalmente trutas pequenas, e em especial nos períodos 2 e 3 (figura 22A).

As trutas pequenas atacam principalmente outras trutas pequenas.

As fêmeas grandes sofrem poucos ataques (tabela N), e em geral apenas por parte dos machos dominantes (figura 22B). Quando atacam, fazem-no no período a seguir à postura e tendo como alvo maioritário as trutas pequenas. As fêmeas intermédias sofrem ataques vindos principalmente dos machos com quem acasalam e das trutas pequenas, principalmente nos períodos 2 e 3 (figura 22C).

**Tabela N** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento ataque, nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas (A), ataques envolvendo fêmea grandes (B) e ataques envolvendo fêmeas intermédias (C); Legenda: n – número de observações.

	n	A	n	B	n	C
1	6	4 ± 1.82	4	0.25 ± 0.49	2	0
2	10	3.4 ± 1.81	6	0	4	2.5 ± 3.04
3	10	2.9 ± 1.53	6	0.7 ± 0.65	4	2.5 ± 3.04

#### 4.5.1.4 Disputa

As disputas, ou lutas formais, são, também, pouco frequentes (tabela O).

Na maioria dos casos são entre semelhantes (entre machos e entre pequenos intrusos) (figura 23A) e ocorrem principalmente no período 3, embora possam ocorrer disputas entre fêmeas e machos

As fêmeas grandes (figura 23B) envolvem-se principalmente em disputas com machos grandes/intermédios mas também com trutas pequenas. As fêmeas intermédias disputam principalmente com os machos que não acasalam (figura 23C).

**Tabela O** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento disputa, nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas (A), disputas envolvendo fêmea grandes (B) e disputas envolvendo fêmeas intermédias (C); Legenda: n – número de observações.

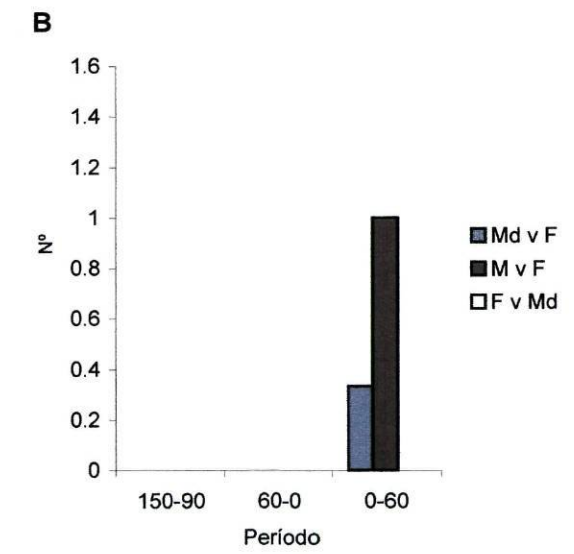
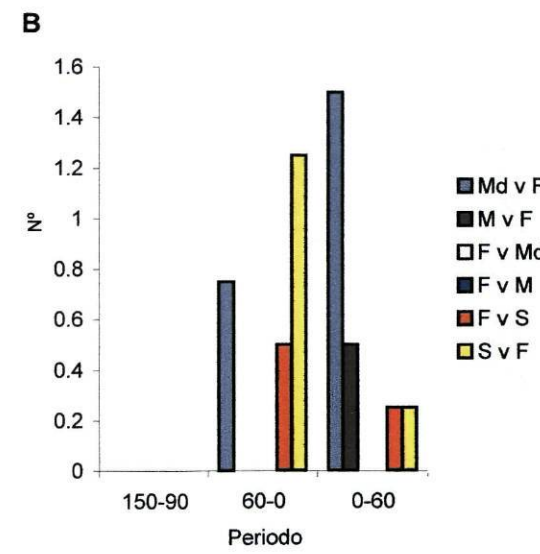
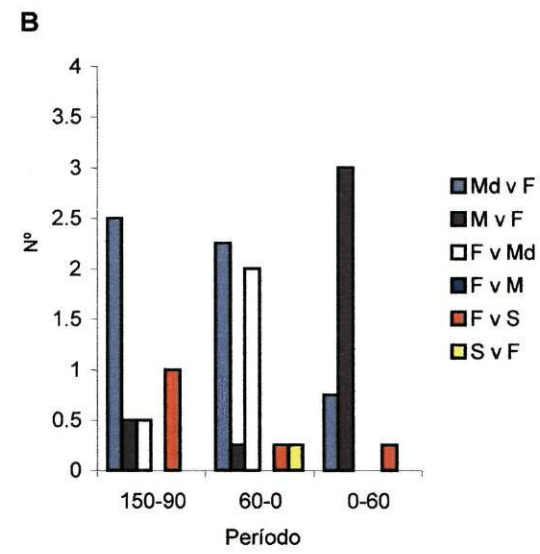
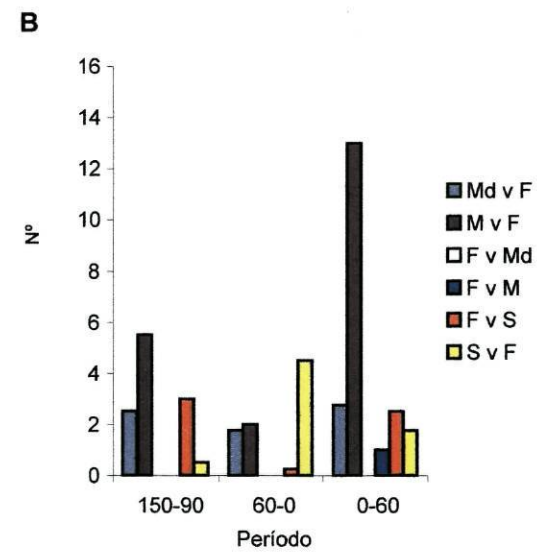
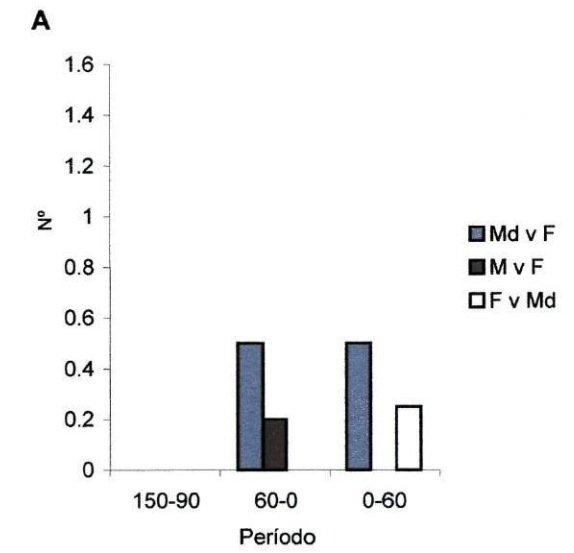
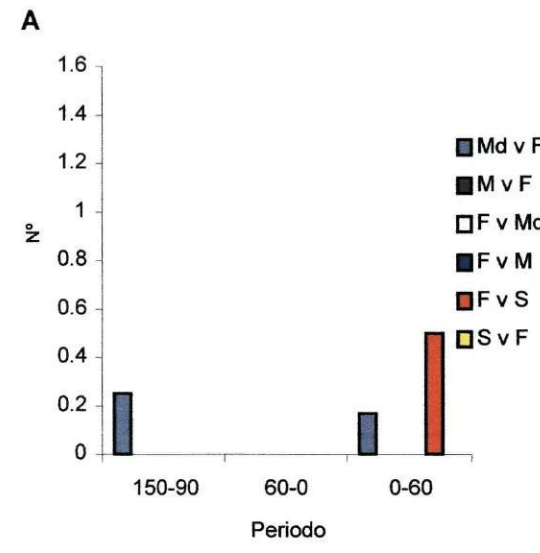
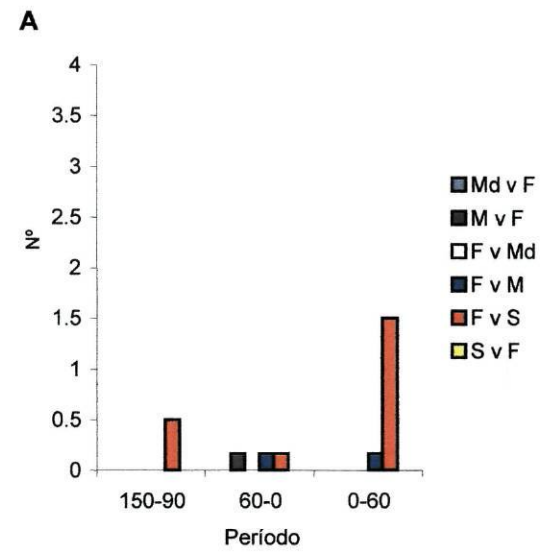
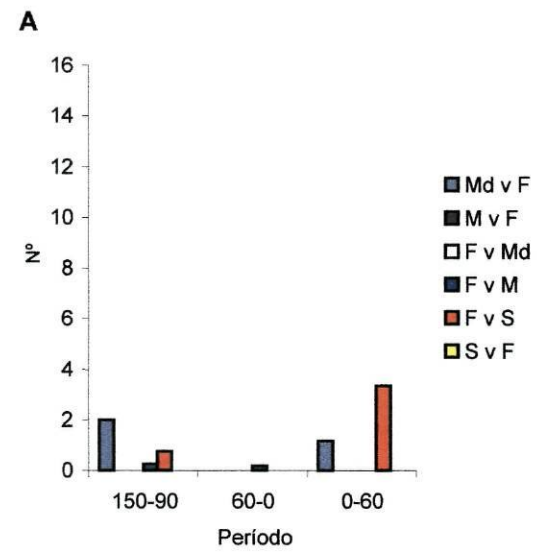
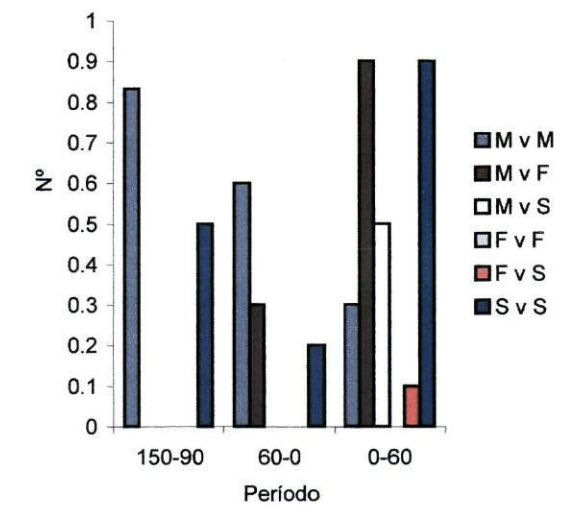
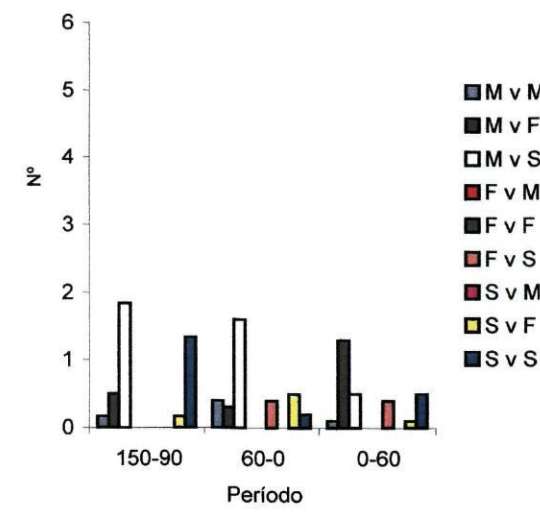
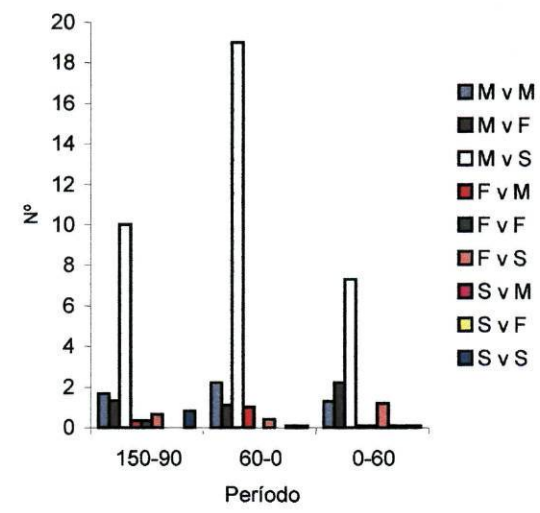
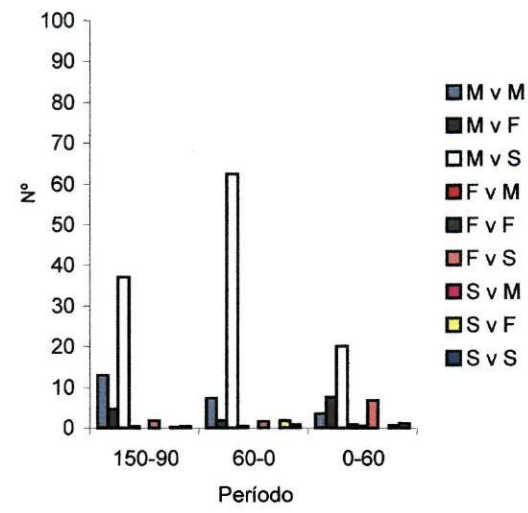
	n	A	n	B	n	C
1	6	1.3 ± 0.97	4	0	2	0
2	10	1.1 ± 1.03	6	0.5 ± 0.44	4	0
3	10	2.7 ± 0.97	6	0.5 ± 0.44	4	1.25 ± 1.86

#### 4.5.1.5 Evolução dos comportamentos agonísticos efectuados pelos machos dominantes

Observando a evolução dos comportamentos agonísticos dos machos dominantes (figura 24A), no conjunto de todas as posturas, depreende-se que o comportamento mais frequente é a perseguição e em seguida a ameaça.

Verifica-se um aumento gradual de interações agonísticas desde o início período 2 até aproximadamente dez minutos antes da postura. Em seguida o número de comportamentos agonísticos declina rapidamente até valores próximo do nulo. Esta evolução é observada quer nos acasalamentos de fêmeas grandes (figura 24B) quer nos de fêmeas intermédias (figura 24C), se bem que no primeiro caso ocorram mais interações agonísticas.

No entanto as posturas da fêmea D (figura 24E) apresentam um padrão muito diferente das da fêmea C (figura 24D) até momentos antes da postura, quando ocorre também um número grande de comportamentos agonísticos, designadamente de perseguições. Neste caso verifica-se actividade agonística mais elevada nos períodos 1 e 3.

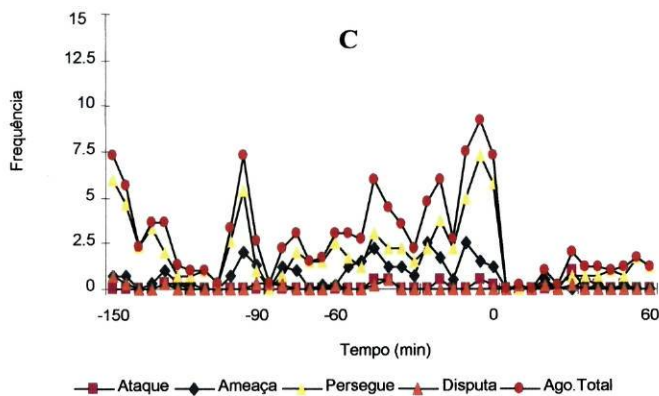
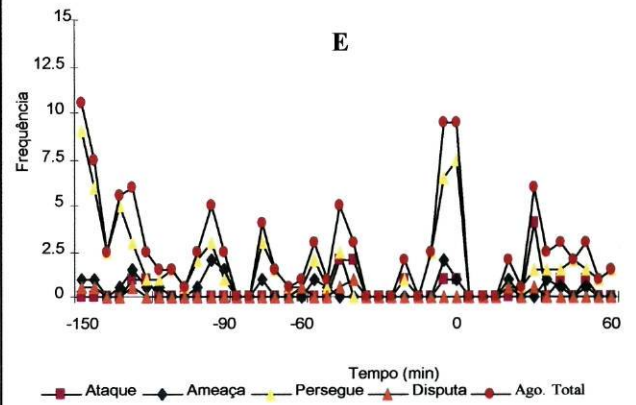
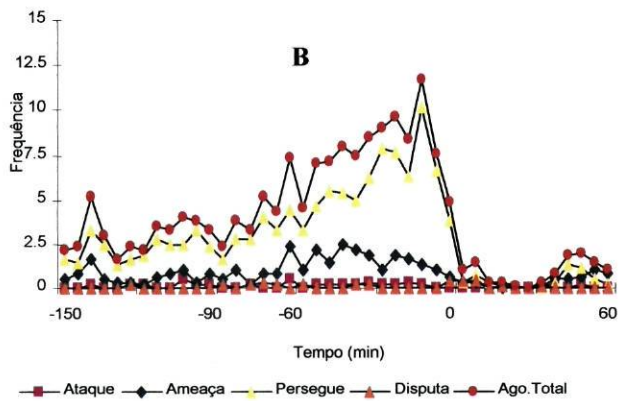
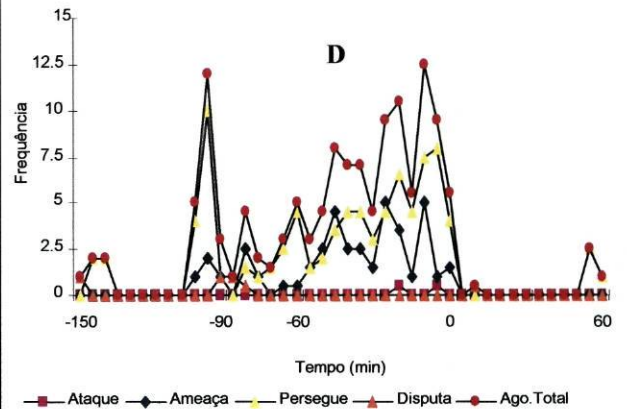
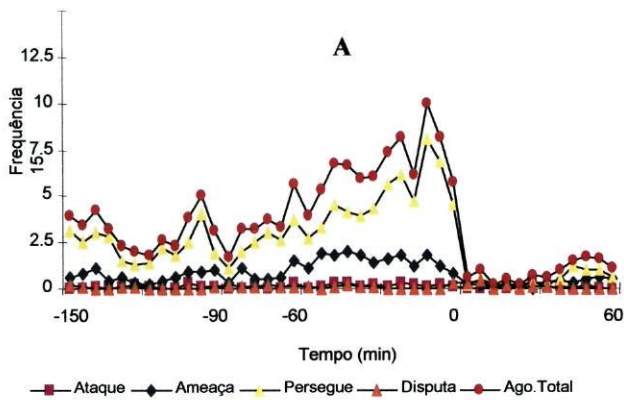


**C** **Figura 20** – Discriminação do tipo de perseguições, nos períodos 1,2 e 3 para o conjunto das posturas (A), perseguições envolvendo fêmea grandes (B) e perseguições envolvendo fêmeas intermédias (C). Legenda: Md – macho dominante; M- macho; F- fêmea; S – pequeno intruso

**C** **Figura 21** – Discriminação do tipo de ameaças, nos períodos 1,2 e 3 para o conjunto das posturas (A), perseguições envolvendo fêmea grandes (B) e perseguições envolvendo fêmeas intermédias (C). Legenda: Md – macho dominante; M- macho; F- fêmea; S – pequeno intruso

**C** **Figura 22** – Discriminação do tipo de ataques, nos períodos 1,2 e 3 para o conjunto das posturas (A), perseguições envolvendo fêmea grandes (B) e perseguições envolvendo fêmeas intermédias (C). Legenda: Md – macho dominante; M- macho; F- fêmea; S – pequeno intruso

**C** **Figura 23** – Discriminação do tipo de disputas, nos períodos 1,2 e 3 para o conjunto das posturas (A), perseguições envolvendo fêmea grandes (B) e perseguições envolvendo fêmeas intermédias (C). Legenda: Md – macho dominante; M- macho; F- fêmea; S – pequeno intruso



**Figura 24** – Evolução dos comportamento perseguição, ameaça, ataque, disputa e agonísticos total executados pelos machos que acasalam por intervalos de cinco minutos para (A) o conjunto de todas as posturas, (B) o conjunto de posturas de fêmeas grandes, (C) para o conjunto de posturas de fêmeas pequenas, (D) para o conjunto de posturas de fêmeas C e (E) para o conjunto de posturas de fêmeas C, nos períodos antecedentes (1 e 2), e posterior (3) à postura.

#### 4.5.1.6 Fuga

Analisando a ocorrência de fugas em consequência de confrontos agonísticos, verificamos que em geral os machos fogem poucas vezes (tabela P) e que os machos que acasalam com fêmeas grandes nunca o fazem. O mesmo se passa com as fêmeas grandes que poucas vezes fogem.

São os indivíduos envolvidos nos acasalamentos de fêmeas intermédias que mais se ausentam em consequência de um evento agonístico. As fêmeas são as que mais fogem, sobretudo nos períodos 1 e 3 (tabela P), enquanto que os machos fazem-no mais no período 3 (tabela P).

**Tabela P** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento fuga nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas (A), para as posturas de fêmeas grandes (B) e fêmeas pequenas (C); Legenda: n – número de observações.

	A			B			C		
	Nº	F	M	Nº	F	M	Nº	F	M
1	6	4.8 ± 5.51	0.5 ± 0.98	4	1.2 ± 1.86	0	2	12 ± 11.75	1.5 ± 2.94
2	10	3.8 ± 3.77	1 ± 1.57	6	0.3 ± 0.65	0	4	9 ± 6.93	2.5 ± 3.71
3	10	1.5 ± 0.98	2.5 ± 4.89	6	0.8 ± 1.28	0	4	13.8 ± 22.44	6.25 ± 12.25

#### 4.5.1.7 Análise Geral

Os comportamentos agonísticos ameaça e perseguição são, como vimos antes, os mais relevantes. Estes são mais executados pelos machos, e maioritariamente dirigidos contra as trutas pequenas, aquando da protecção do ninho.

Os resultados obtidos são geralmente concordantes com os de Petersson & Järvi (1997), exceptuando no que respeita às interacções entre fêmeas. No estudo de Petersson & Järvi (1997), realizado com a truta em meio experimental, foi observado que 71% dos eventos agonísticos eram entre machos, 8,7 % eram dirigidos por machos a fêmeas, 3,9% eram dirigidos por fêmeas a machos e 16,4 % ocorriam entre fêmeas. No entanto no local experimental de Petersson & Järvi (1997) os indivíduos estavam estabulados num local sem possibilidade de fuga, o que poderia aumentar este tipo de interacções.

É no período 2 que se verifica o maior número de comportamentos agonísticos, contrariamente ao aumento de comportamentos agonísticos no período 3 que certos autores (Rene *et al.* 1987, Beall 1994) descrevem para o salmão do Atlântico, *Salmo salar*. Também neste caso, o facto de se tratar um meio experimental pode condicionar as diferenças, já que o macho que acasala normalmente se afasta do local após a postura.

Durante o período 2 o macho dominante é quem mais executa os comportamentos agonísticos, enquanto que no período pós-reprodução os outros machos se tornam os responsáveis pela defesa do ninho, na sequência da ausência do macho dominante. Poderá também ser este facto que leva a um aumento de eventos agonísticos por parte da fêmea nesse período.

Embora certos estudos apontem para uma percentagem elevada de pequenas trutas maduras, a maior parte machos, com marcas de agressões (Bohlin 1975, Broberg *et al.* 2000), no nosso caso tais marcas foram raramente identificadas e o número de ataques efectivos observados foi apenas um. A inexistência destas marcas pode ser aparente, e resultar do ângulo de visão, ou ser real e então evidenciar o insucesso dos ataques (deve-se ressaltar que o culminar das perseguições raramente foi observado)

As fêmeas intermédias são também alvo de algumas agressões, *senso lato*, por parte dos machos. Estas investidas são principalmente observadas após a chegada de um macho de hierarquia superior ao que está com a fêmea. Este tenta imediatamente cortar o acesso à fêmea, investindo sobre ela para provocar a sua fuga.

A mesma razão poderá explicar as investidas de um macho dominante (aqui entenda-se macho que acasalou com a fêmea), como as que se verificaram sobretudo nas posturas da fêmea D. Esta fêmea acasalou com os machos hierarquicamente inferiores observados na zona de desova.

As fêmeas intermédias são as que mais fogem em consequência de eventos agonísticos. Aparentemente o tamanho aparece aqui como um factor vantajoso, dado que as fêmeas grandes são menos vezes alvo de eventos agonísticos e ausentam-se menos em função destes.

A fêmea D foi a que mais se ausentou na sequência de eventos agonísticos, tal pode ser devido ao facto de esta ter acasalado com machos hierarquicamente inferiores, e de tamanho menor, que, provavelmente, terão mais dificuldades em evitar intromissões e interrupções no acasalamento.

Certo autor (Gaudemar 1998) refere como uma vantagem o acasalamento com machos maiores, pelo facto de as fêmeas estarem mais protegidas de interrupções, ou de lesões, durante o acasalamento.

Segundo Beall (1994), e para o caso do salmão do Atlântico, as actividades agonísticas podem interferir com o desenrolar da actividade normal de reprodução, contribuindo para aumentar a taxa de retenção de óvulos e, conseqüentemente, diminuindo o potencial reprodutor. Não faz, no entanto, nenhuma diferenciação em termos de tamanho de fêmeas.

## **4.5.2 Intrusões**

### **4.5.2.1 Intrusões curtas**

As intrusões curtas, ou de pequena duração, são maioritariamente executadas pelas trutas pequenas (tabela Q), e, quer sejam executadas por estas ou por machos ocorrem em maior número nas posturas de fêmeas intermédias (tabelas R e S).

Verificamos que, apesar das diferenças entre períodos serem pequenas que é após a postura, no período 3, (tabela Q) que ocorrem mais intrusões protagonizadas por trutas pequenas, quer se tratem de posturas efectuadas por fêmeas grandes (tabela R) ou intermédias (tabela S).

Considerando os machos, o período onde se verifica a maior ocorrência de intrusões rápidas é o primeiro (tabela Q), embora nas posturas de fêmeas intermédias os valores sejam muito semelhantes para os três períodos (tabelas R e S).

O número de intrusões efectuadas por fêmeas é muito reduzido (tabelas Q, R e S).

**Tabela Q** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento intrusão de curta duração nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas; Legenda: n – número de observações.

	n	Machos	Fêmeas	Pequenas trutas
1	6	7.8±5.60	1.±1.39	6.8±4.94
2	10	5.7±5.92	0.2±0.27	8.1±3.04
3	10	4.6±5.27	0.6±0.74	9.7±3.25

**Tabela R** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento intrusão de curta duração nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas de fêmeas grandes; Legenda: n – número de observações.

	n	Machos	Fêmeas	Pequenas trutas
1	4	6.8±8.4	1.7±2.04	4.5±2.04
2	6	2.6±2.46	0.2±0.36	7±3.65
3	6	1.7±2.56	1.25±1.20	8.2±2.34

**Tabela S** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento intrusão de curta duração nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas de fêmeas intermédias; Legenda: n – número de observações.

	n	Machos	Fêmeas	Pequenas trutas
1	2	10.0±4.00	0	11.5±14.70
2	4	10.3±14.28	0.25±0.49	9.75±5.51
3	4	9±12.27	0	12±7.38

#### 4.5.2.2 Intrusões prolongadas

Similarmente a o referido para as intrusões de curta duração, são as trutas pequenas que executam mais intrusões de maior duração (tabela T) e de forma mais acentuada nas posturas de fêmeas intermédias (tabelas U e V). Da mesma forma as intrusões efectuadas por machos ocorrem em maior número nas posturas de fêmeas intermédias (tabelas U e V).

Verifica-se que é no terceiro período (tabela T) que as trutas pequenas realizam mais intrusões prolongadas. O padrão de variação observado é semelhante nas posturas de fêmeas grandes (tabela U) mas nas posturas das fêmeas intermédias (tabela V) o período 2 revela valores análogos aos do período 3.

Os machos (tabelas T, U e V) realizam, apesar da semelhança dos valores, mais intrusões prolongadas no primeiro período, para o conjunto das posturas. Comparando as posturas de fêmeas grandes com as de intermédias verifica-se que os machos efectuam mais intrusões após a postura, nas primeiras, e nos períodos que antecedem a postura, nas segundas.

As intrusões efectuadas por fêmeas são no geral pouco abundantes, ocorrendo em maior número nas posturas de fêmeas grandes.

**Tabela T** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento intrusão prolongada nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas; Legenda: n – número de observações.

	n	Machos	Fêmeas	Pequenas trutas
1	6	7.6±8.09	2.4±3.86	12.5±7.1
2	10	5.6±4.93	0.4±0.83	10.9±6.50
3	10	7.4±9.4	2.5±2.50	13.8±3.60

**Tabela U** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento intrusão prolongada nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas de fêmeas grandes; Legenda: n – número de observações.

	n	Machos	Fêmeas	Pequenas trutas
1	4	5.7±8.78	4±5.96	12.75±5.79
2	6	2.2±2.15	0.8±1.43	8.7±5.03
3	6	11±17.60	4.5±4.15	13.5±4.63

**Tabela V** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento intrusão prolongada nos períodos 1,2 e 3, para o conjunto das posturas de fêmeas intermédias; Legenda: n – número de observações.

	n	Machos	Fêmeas	Pequenas trutas
1	2	10.5±20.58	0	12±23.52
2	4	9.75±10.60	0	14.25±15.15
3	4	3.75±4.26	0.5±0.57	14.25±6.57

Observando a frequência das intrusões nos diferentes períodos percebe-se melhor a ocorrência dos comportamentos agonísticos. Como é no primeiro período que ocorrem mais intrusões pelos machos, é neste período que ocorrem mais eventos agonísticos (tabelas L a O) entre eles.

Da mesma forma, e em relação às trutas pequenas, verificamos que é no terceiro período que estas executam mais intrusões e que ocorre um elevado número dos principais comportamentos agonísticos de machos para pequenas trutas (tabelas L a O).

Apesar do maior número de intrusões ocorrer no terceiro período, verificamos que os comportamentos agonísticos, designadamente os executados pelos machos dominantes, são mais abundantes no período 2 que no 3.

As intrusões podem contudo estar subestimadas no segundo período pois muitas vezes o macho dominante executava perseguições e ameaças em direcção a alvos que não eram identificáveis, ou que saíam do raio de acção da câmara, e que por isso não eram contabilizados como intrusões. Essas perseguições e ameaças foram contabilizadas como sendo dirigidas, para efeitos de análise, a trutas pequenas pois caso se tratasse de qualquer macho grande este teria sido perfeitamente identificado.

Além disso no período 2 esta discrepância poderá ser mais acentuada pelo facto de a câmara estar mais centrada no casal. Desta forma não há correspondência entre o número de intrusões e de comportamentos agonísticos.

### 4.5.3 Comportamentos dos reprodutores

#### 4.5.3.1 Comportamento das Fêmeas

##### 4.5.3.1.1 Comportamentos mais frequentes

Observando a evolução de cada estado para o conjunto de todas as fêmeas no intervalo 150 minuto antes a 60 minutos depois da postura (figura 25A), verificamos que, na generalidade dos períodos, o estado ninho é o que ocupa uma maior percentagem do tempo. Dos restantes estados, ausência e fuga são os mais significativos.

Analisando a evolução de estados apenas para as fêmeas grandes (figura 25B), podemos verificar que o estado ninho ocupa ainda mais tempo que os outros, seguindo-se o estado ausente. O estado fuga ocupa, para as fêmeas grandes, muito pouco tempo.

Por outro lado, quando se faz a análise separada para as fêmeas intermédias (figura 25C), podemos verificar um aumento do tempo dos estados fuga, ausente, intrusão e localização sobre outros ninhos, especialmente durante as posturas da fêmea D (figuras 25D e 25E).

##### 4.5.3.1.2 Escavar

A frequência do comportamento escavar (figura 27A), mantém-se constante até ao momento da postura. Em seguida, a frequência aumenta bruscamente e estabiliza após aproximadamente trinta minutos, voltando aos valores que se verificavam anteriormente à postura.

Verificando os valores médios para conjunto das posturas (tabela W), nos diferentes períodos, vemos que é no período 3, seguido do período 2, que o comportamento é efectuado um maior número de vezes. As diferenças não são no entanto muito acentuadas.

Comparando o comportamento, entre fêmeas grandes (figura 27B) e intermédias (figura 27C), verifica-se que o padrão é semelhante ao descrito anteriormente, mas as fêmeas grandes são mais activas antes da postura, enquanto que as fêmeas intermédias são muito mais activas nos trinta minutos imediatamente após a postura. Analisando os valores médios (tabela W) verifica-se que, embora se mantenha o padrão obtido na análise conjunta, os valores médios são mais elevados nas fêmeas grandes que nas intermédias.

**Tabela W** – Valores médios ( $\bar{x} \pm IC$ ) do comportamento escavar nos períodos 1, 2 e 3, para o conjunto das posturas (A), para o conjunto das posturas de fêmeas grandes (B) e para o conjunto das posturas de fêmeas intermédias (C); Legenda: n – número de observações.

	n	A		B		C
1	9	35.1±10.61	6	40.5±12.58	3	24.3±15.03
2	10	42.8±7.41	6	47.5±8.81	4	35.8±10.60
3	10	47.4±13.08	6	49.0±20.27	4	45±15.62

Observando o conjunto de todas as posturas (figura 26A) podemos verificar que no período 1 as escavações são mais orientadas para a montante e, numa proporção menor, para os lados. As escavações restritas ao futuro local de deposição, no ninho, são as mais frequentes no período 2. Após a postura o escavar passa a ser outra vez direccionado em movimento mais para frente e para os lados, passando a esporádicas as escavações sobre o ninho.

Centrando-nos apenas no comportamento das fêmeas grandes (figura 26B) identificamos um padrão semelhante ao anterior.

Considerando as fêmeas intermédias (figura 26C), à excepção da segunda postura da fêmea C para a qual não foi possível uma boa descrição da orientação do escavar, temos um padrão diferente do descrito anteriormente. As escavações no ninho são frequentes já no período 1, e no período 2 verificam-se escavações laterais e frontais consideráveis em algumas ocasiões.

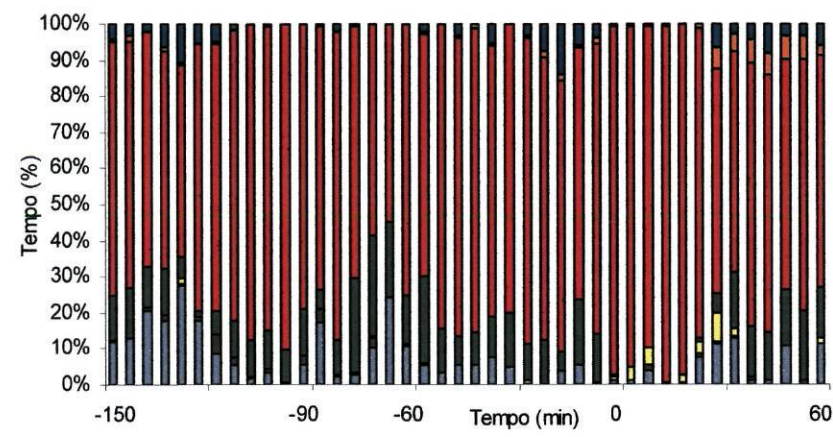
#### 4.5.3.1.3 Ausência do ninho

Analisando a evolução das ausências do ninho, verifica-se que é no intervalo 1 que estas ocorrem com maior frequência (figura 28A; tabela X).

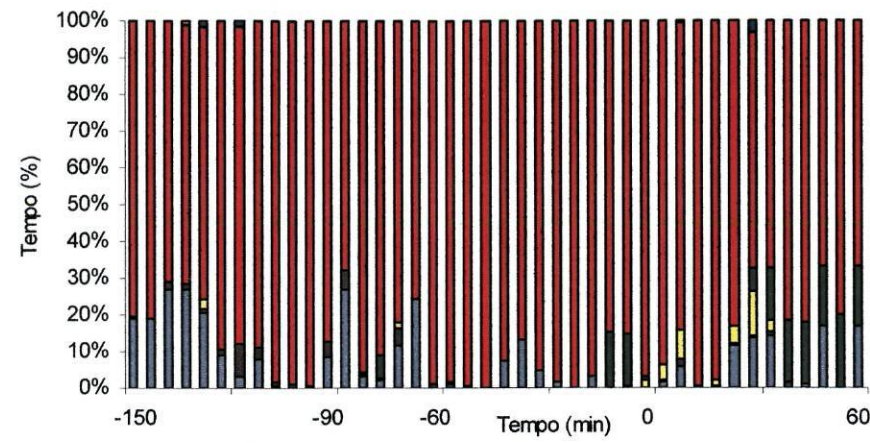
Efectuando uma análise separada para as fêmeas de diferentes dimensões verifica-se o mesmo padrão nos dois grupos de fêmeas (figura 28B e 28C; tabela X), mas os valores médios são ligeiramente superiores, nos intervalos 1 e 2, para as fêmeas intermédias, ou seja, as fêmeas intermédias ausentam-se mais que as fêmeas grandes

**Tabela X** – Valores médios ( $\bar{x} \pm IC$ ) do comportamento ausente nos períodos 1,2 e 3, (A) para o conjunto de todas as posturas, (B) para o conjunto das posturas das fêmeas grandes e (C) para o conjunto das posturas das fêmeas intermédias; Legenda: n – número de observações.

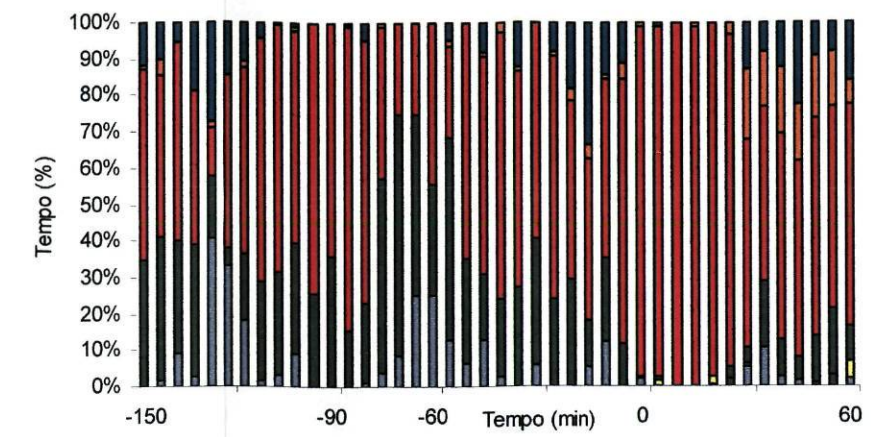
	n	A	n	B	n	C
1	6	2.8 ± 2.05	4	2.0 ± 2.77	2	4.5 ± 0.98
2	10	2.1 ± 1.58	6	1.5 ± 1.41	4	3.0 ± 3.49
3	10	1.5 ± 0.98	6	1.33 ± 1.31	4	1.8 ± 1.67



A



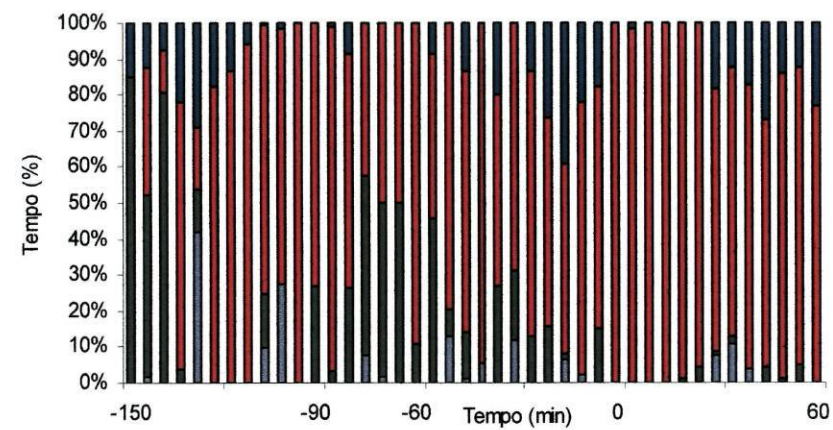
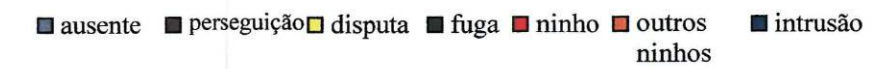
B



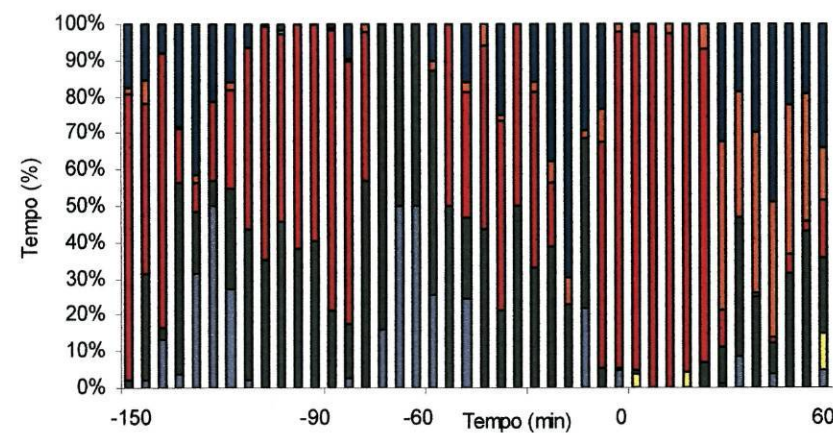
C

**Figura 25** – Evolução da percentagem de tempo que a fêmea dispensa para cada estado por intervalo de cinco minutos, nos períodos antecedentes (1 e 2), e posterior (3) à postura, para (A) o conjunto de todas as posturas, (B) o conjunto de todas as posturas de fêmeas grandes, (C) para o conjunto de todas as posturas de fêmeas intermédias, (D) para o conjunto de todas as posturas de fêmeas C e (E) para o conjunto de todas as posturas de fêmeas D,

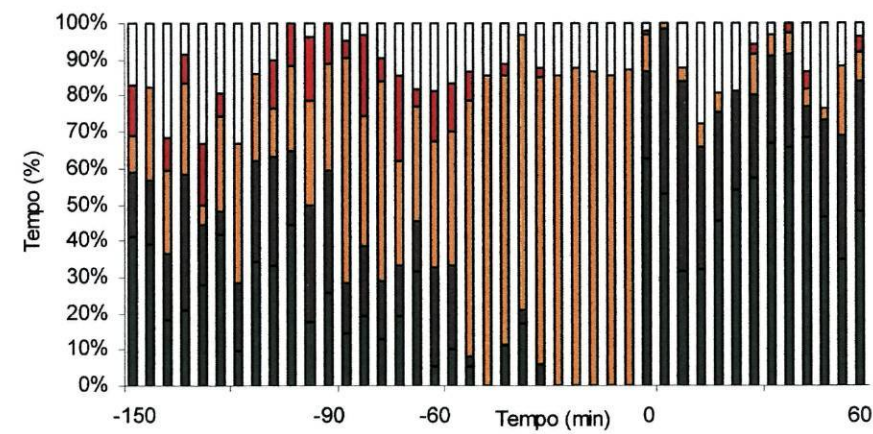
Legenda:



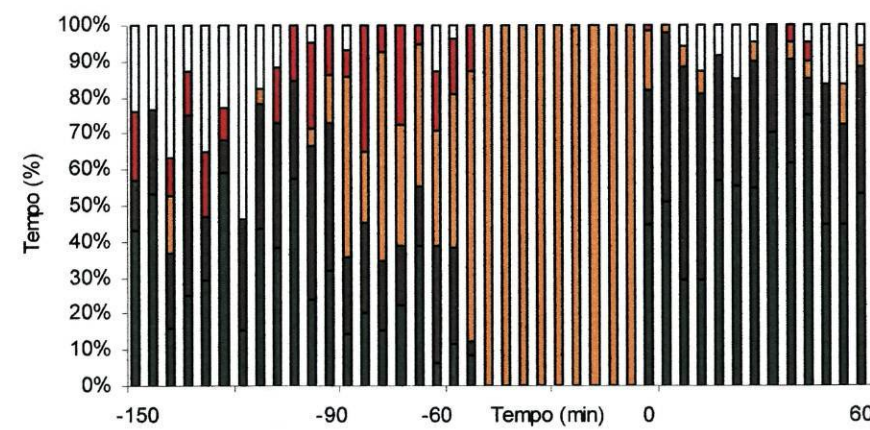
D



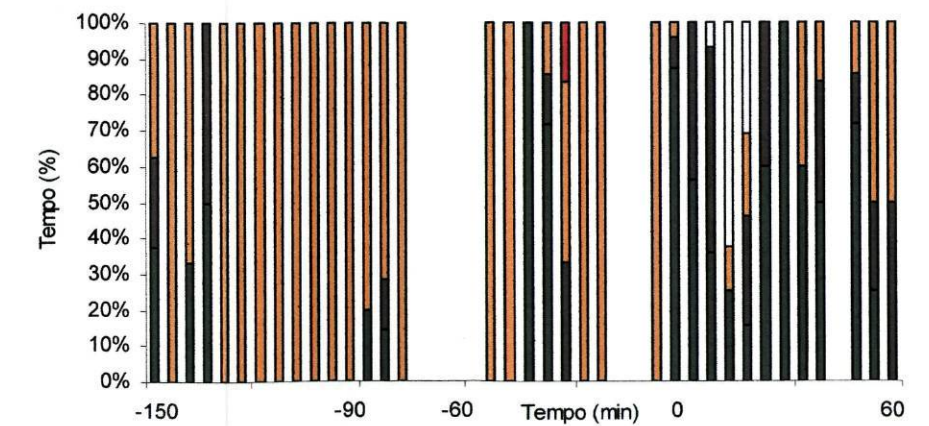
E



A



B

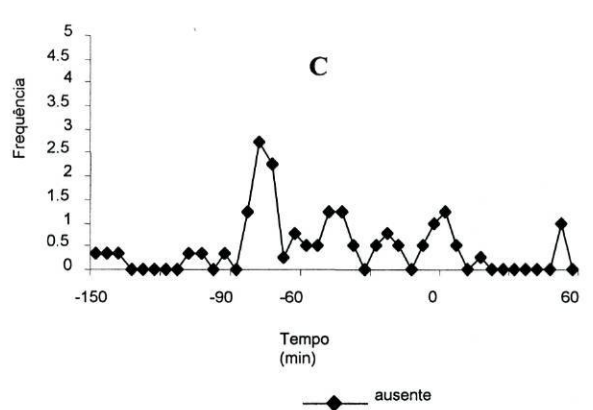
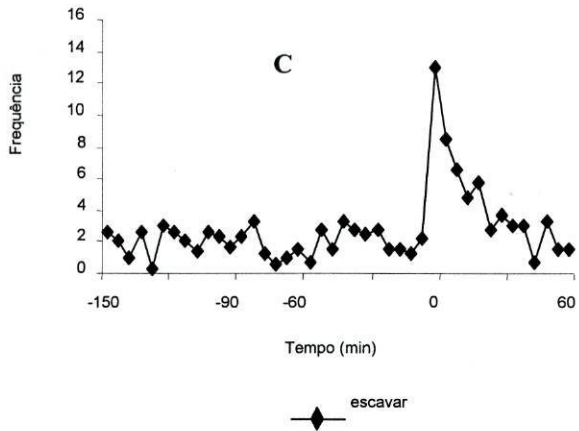
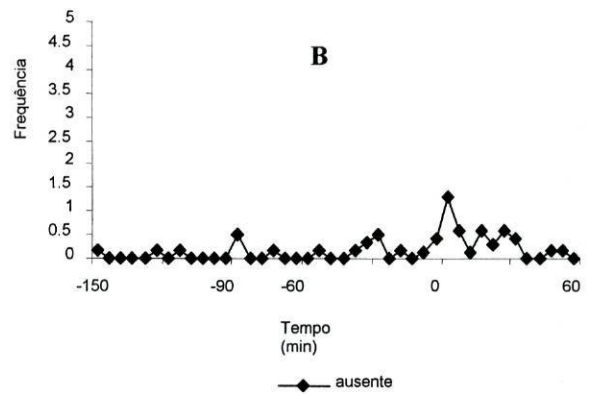
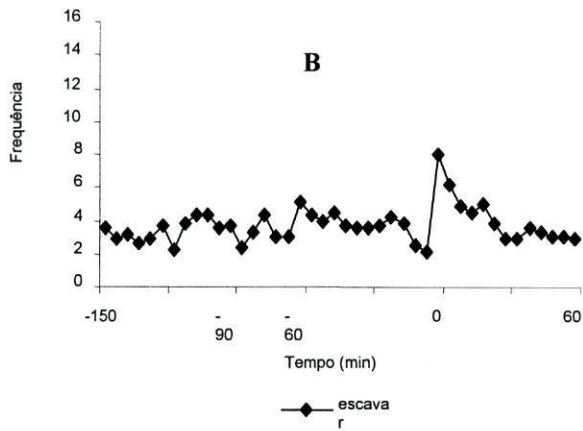
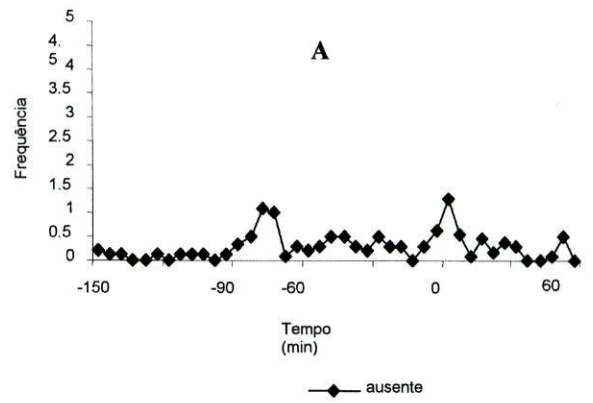
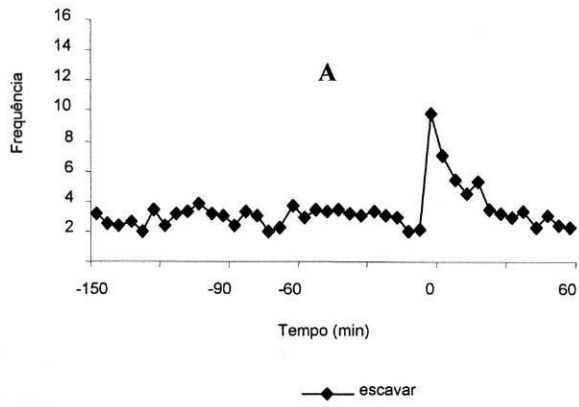


C

**Figura 26** – Evolução da orientação do comportamento escavar, nos períodos antecedentes (1 e 2), e posterior (3) à postura, para (A) o conjunto das posturas, (B) para o conjunto das posturas de fêmeas grandes e (C) para o conjunto das posturas de fêmeas intermédias.

Legenda:





**Figura 27** – Evolução do comportamento escavar por intervalos de cinco minutos para (A) o conjunto de todas as posturas, (B) o conjunto de posturas de fêmeas grandes e (C) para o conjunto de posturas de fêmeas pequenas, nos períodos antecedentes (1 e 2), e posterior (3) à postura

**Figura 28** – Evolução do comportamento ausente executada pelas fêmeas por intervalos de cinco minutos para (A) o conjunto de todas as posturas, (B) o conjunto de posturas de fêmeas grandes e (C) para o conjunto de posturas de fêmeas pequenas, nos períodos antecedentes (1 e 2), e posterior (3) à postura.

## **4.5.3.2 Comportamento dos Machos**

### **4.5.3.2.1 Comportamentos mais frequentes**

#### **4.5.3.2.1.1 Análise geral**

Durante o período 1 (figura 29A) os machos estão maioritariamente ausentes do ninho, já que passam algum tempo em perseguições ou se encontram noutros locais que não o ninho. Verifica-se depois que, para o conjunto das posturas, é no período 2, a presença do macho no ninho é mais elevada.

Após a postura (período 3) o macho passa ainda menos tempo no ninho que no período 1. Neste período para além do estado ausente são os estados perseguição e ocupação do ninho os mais abundantes.

#### **4.5.3.2.1.2 Comportamento nas posturas com fêmeas de diferente tamanho**

Analisando o comportamento dos machos nas posturas com fêmeas grandes (figura 29B) verificamos um padrão semelhante ao anteriormente descrito. Nas posturas com as fêmeas intermédias (figura 29C) as diferenças traduzem-se numa maior permanência sobre outros ninhos e outros locais da zona de desova, nos períodos 1 e 2, respectivamente.

Discriminando as posturas das fêmeas C e D (figuras 29D e 29E), verificamos que o macho está maioritariamente ausente no período 1, na postura com a fêmea C<sup>1</sup>, mas é nesse período que os machos mais tempo estão no ninho, nas posturas da fêmea D.

### **4.5.3.2.2 Comportamento de corte**

#### **4.5.3.2.2.1 Análise Geral**

No que concerne os comportamentos de corte, verificamos que o cruzar e o vibrar (figura 30A; tabelas Y e Z) evoluem de maneira similar, apesar de o segundo revelar valores de frequência mais elevados. Verifica-se um ligeiro aumento ao longo do período 1, seguido de um aumento acentuado no período 2, onde se verificam os maiores valores e frequências, e uma quebra, após a postura, sendo estes comportamentos mínimos ou inexistentes.

---

<sup>1</sup>Só na primeira das posturas da fêmea C foi possível observar completamente o período 1.

#### 4.5.3.2.2 Comportamento nas posturas de fêmeas com diferente tamanho

Comparando o comportamento dos machos nas posturas de fêmeas grandes e intermédias verificamos que nas das primeiras (figura 30B; tabelas Y e Z) o padrão é semelhante ao descrito acima mas que as frequências atingem valores relativamente superiores para os dois comportamentos.

Em contraste, nas posturas das fêmeas intermédias (figura 30C; tabelas Y e Z) verifica-se um padrão de frequência mais irregular, sem distinção de intensidade entre os dois primeiros períodos no caso do comportamento cruzar.

Enquanto que as posturas da fêmea C (figuras 30 D e E; tabelas Y e Z) mostram um padrão semelhantes aos observados para as fêmeas grandes, nas posturas da fêmea D regista-se um padrão distinto, com um maior número de ocorrências de vibrações e cruzamentos no período 150-90.

**Tabela Y** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento cruzar nos períodos 1,2 e 3 para o conjunto de todas as posturas (A), o conjunto de posturas de fêmeas grandes (B), para o conjunto de posturas de fêmeas pequenas (C), para o conjunto de posturas de fêmeas C (D) e para o conjunto de posturas de fêmeas C (E); Legenda: n – número de observações.

	n	A	n	B	n	C	n	D	n	E
1	9	52.1±32.54	6	39.5±24.91	3	77.3±88.18	1	39	2	96.5±138.18
2	10	99.1±31.85	6	112.7±39.68	4	70.2±43.24	2	102.5±24.50	2	55±76.44
3	10	8±11.08	6	8.14±9.38	4	17.75±7.27	2	4.5±8.82	2	9±13.72

**Tabela Z** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento vibrar nos períodos 1,2 e 3 para o conjunto de todas as posturas (A), o conjunto de posturas de fêmeas grandes (B), para o conjunto de posturas de fêmeas pequenas (C), para o conjunto de posturas de fêmeas C (D) e para o conjunto de posturas de fêmeas C (E); Legenda: n – número de observações.

	n	A	n	B	n	C	n	D	n	E
1	9	78.3±57.5	6	74.3±78.7	3	86.3±94.97	1	32	2	113.5±136.21
2	10	164.1.2±53.26	6	201.7±64.98	4	107.8±62.82	2	151.5±36.26	2	61±76.44
3	10	8.2±11.46	6	11.3±19.24	4	3.5±3.44	2	3±5.88	2	4±5.88

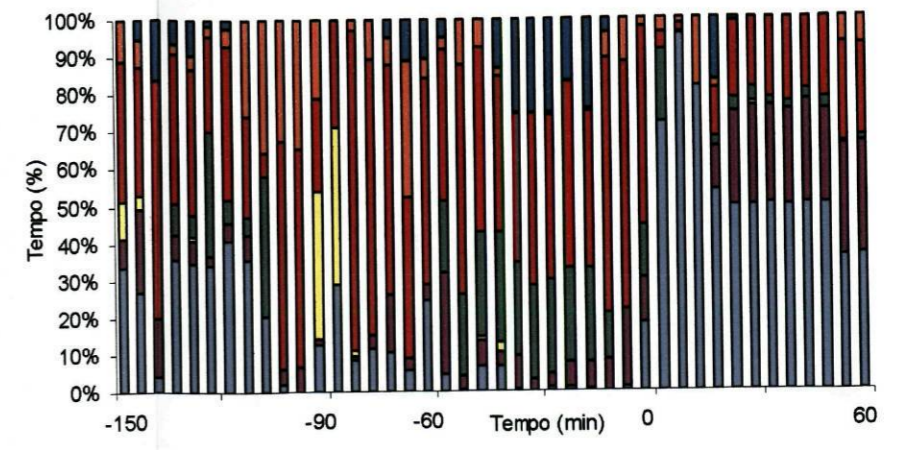
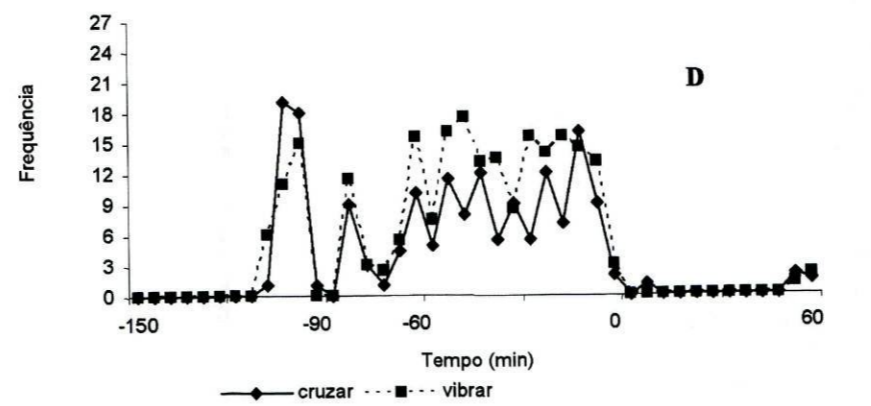
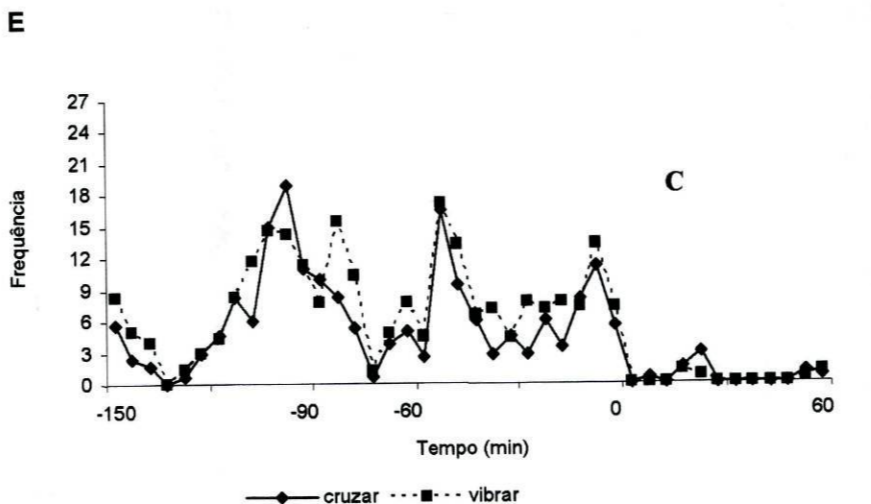
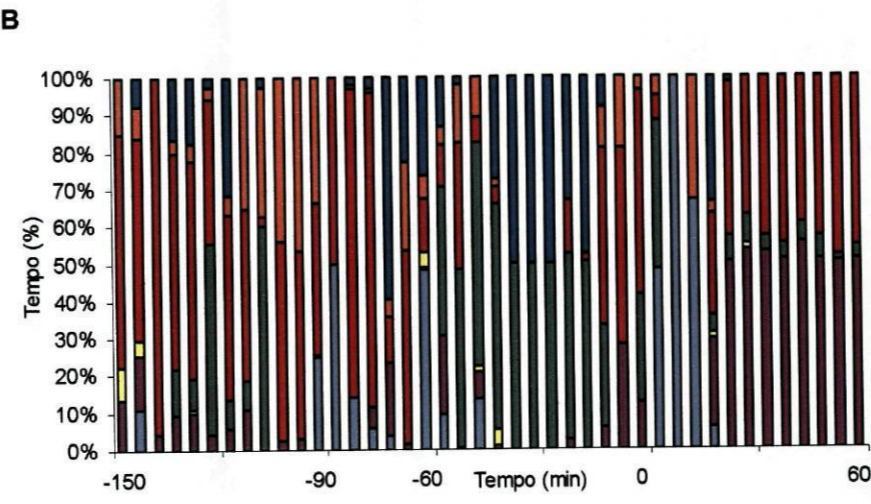
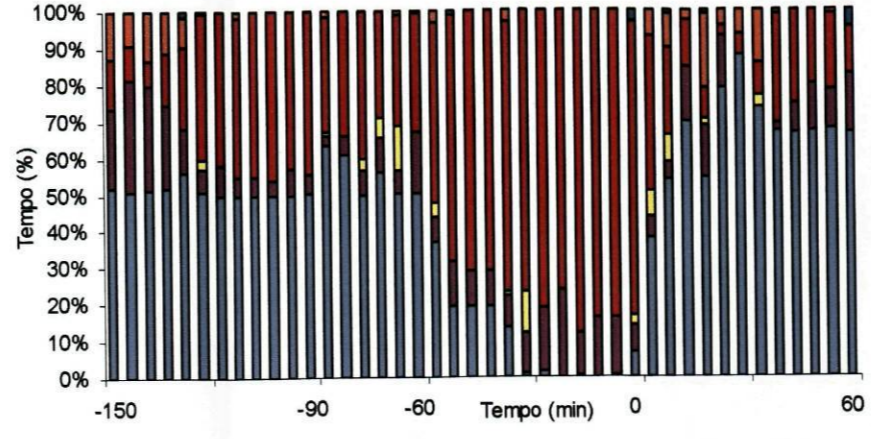
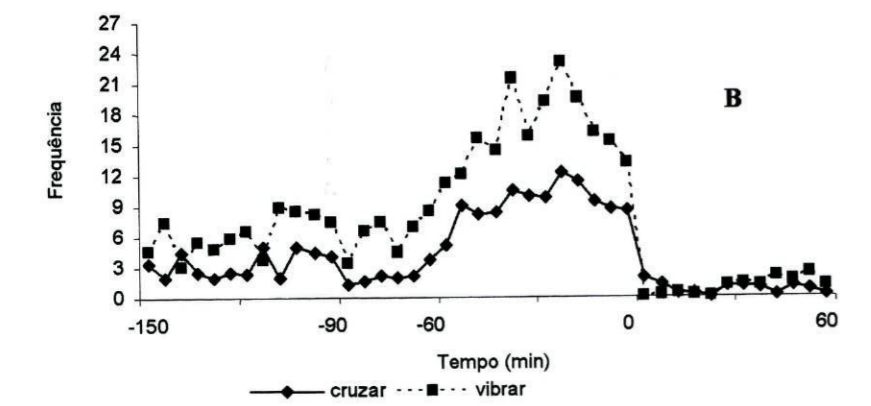
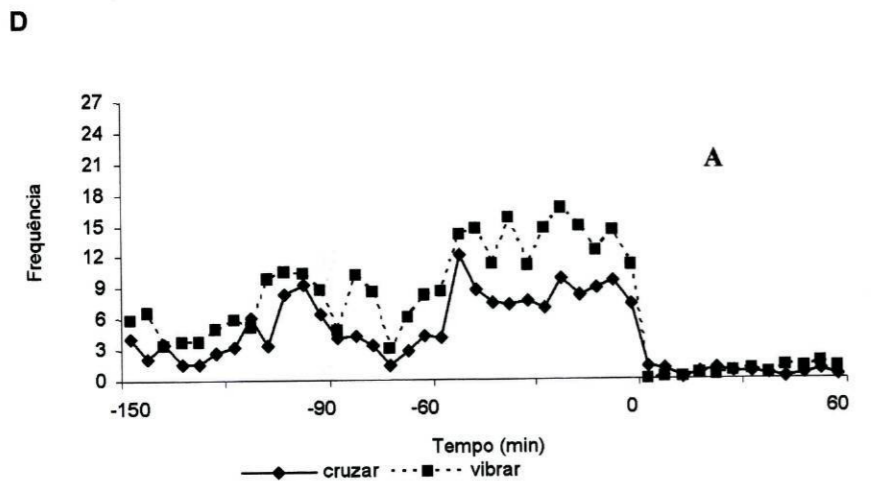
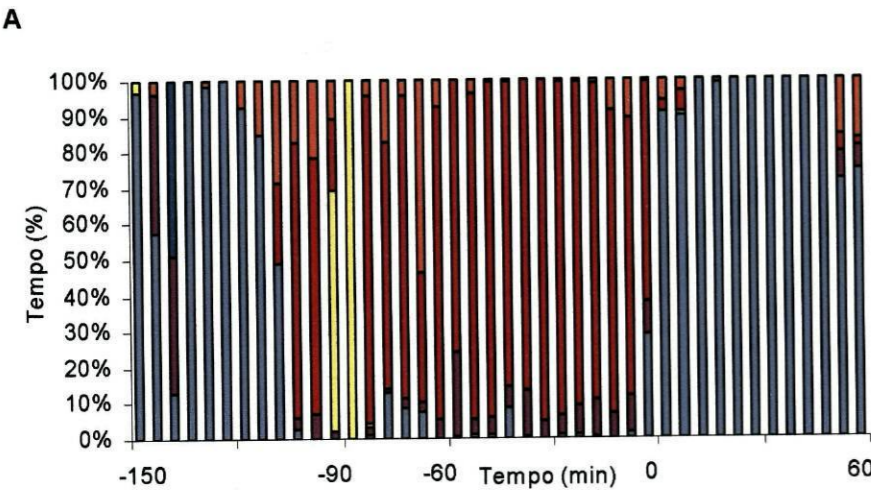
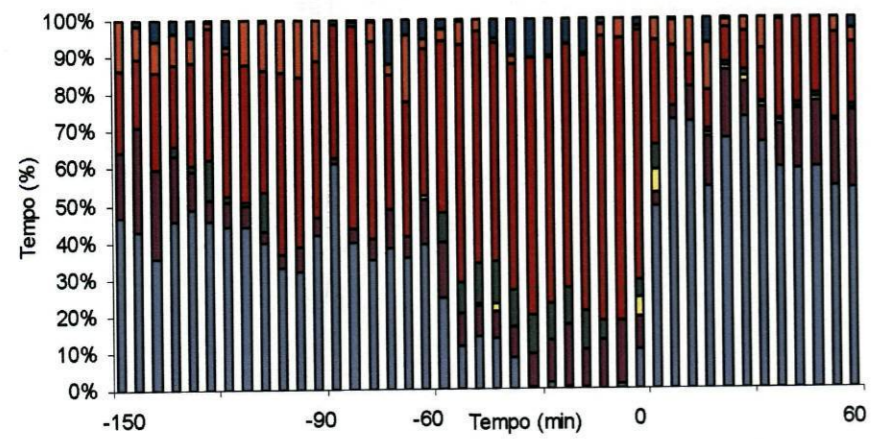
#### 4.5.3.2.3 Ausência do ninho

No conjunto das posturas os machos ausentam-se mais, e com mais frequência, no período 2 (figura 31A; tabela AA), mas nas posturas de fêmeas grandes (figura 31B; tabela AA) é no período 3 que as ausências são mais frequentes e mais prolongadas.

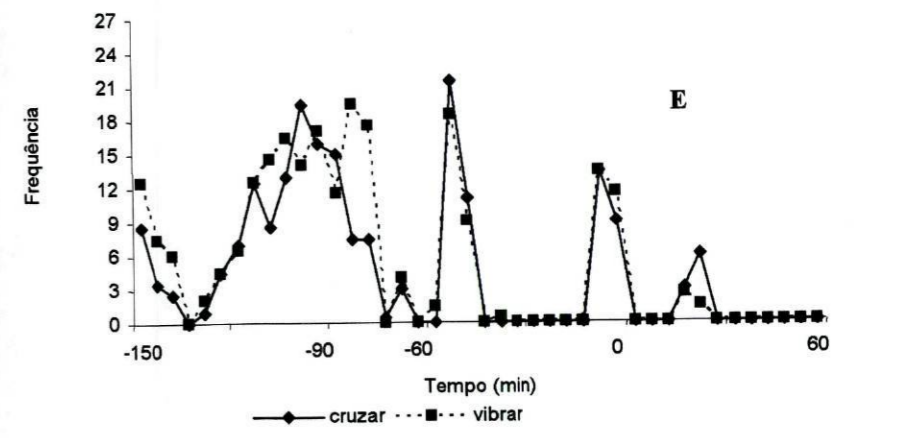
Além disso a comparação entre machos e fêmeas mostra que, quer nas posturas com fêmeas grandes ou intermédias (figura 32), que os machos se ausentam mais que as fêmeas.

**Tabela AA** – Valores médios ( $\bar{X} \pm IC$ ) do comportamento ausente nos períodos 1,2 e 3, (A) para o conjunto de todas as posturas, (B) para o conjunto das posturas das fêmeas grandes e (C) para o conjunto das posturas das fêmeas intermédias; Legenda: n – número de observações.

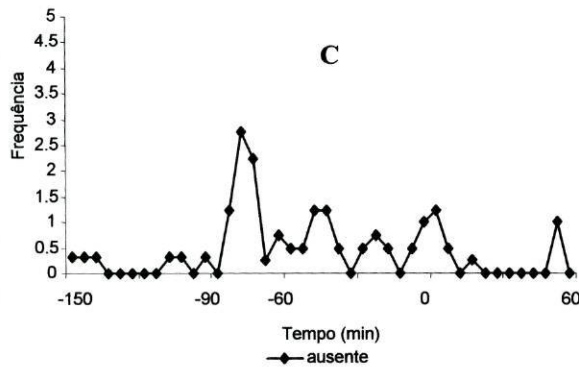
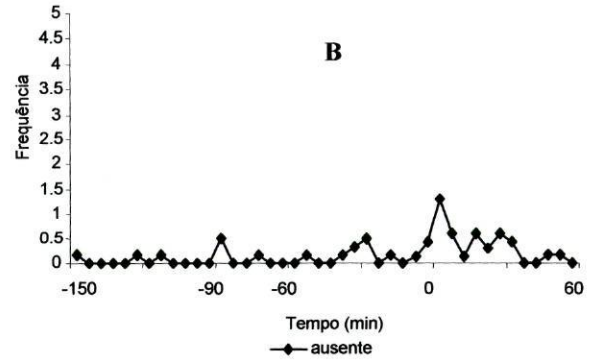
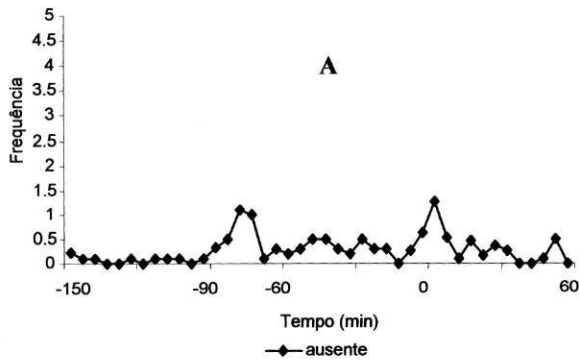
	n	A	n	B	n	C
1	6	1.0 ± 1.24	4	0.25 ± 0.49	2	2.5 ± 2.94
2	10	4.0 ± 3.17	6	1.8 ± 1.28	4	7.25 ± 6.99
3	10	3.6 ± 1.34	6	4 ± 1.89	4	3 ± 1.96



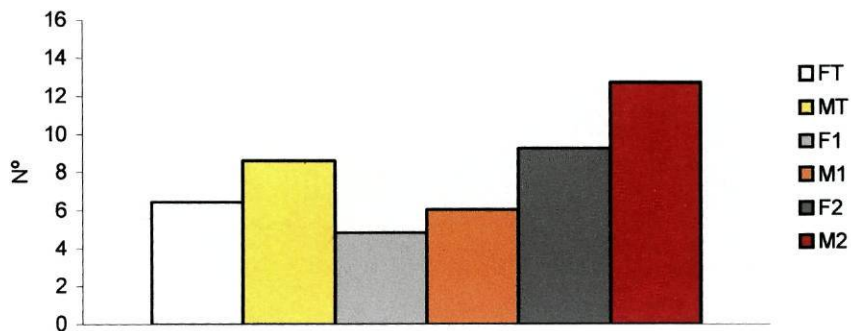
**C**  
**Figura 29** -Evolução da percentagem de tempo que o macho dispensa para cada estado por intervalo de cinco minutos, nos períodos antecedentes (1 e 2), e posterior (3) à postura, para (A) o conjunto de todas as posturas, (B) o conjunto de todas as posturas de fêmeas grandes, (C) para o conjunto de todas as posturas de fêmeas intermédias, (D) para o conjunto de todas as posturas de fêmeas C e (E) para o conjunto de todas as posturas de fêmeas D.  
 Legenda:  
 ■ ausente ■ perseguição ■ disputa ■ fuga ■ ninho ■ outros ■ intrusão ninhos



**Figura 30** - Evolução das frequências dos comportamentos dos machos cruzar e vibrar por intervalos de cinco minutos, nos períodos antecedentes (1 e 2), e posterior (3) à postura, para (A) o conjunto de todas as posturas, (B) o conjunto de posturas de fêmeas grandes, (C) para o conjunto de posturas de fêmeas pequenas, (D) para o conjunto de posturas de fêmeas C e (E) para o conjunto de posturas de fêmeas C.



**Figura 31** - Evolução do comportamento ausente executada pelos machos por intervalos de cinco minutos para (A) o conjunto de todas as posturas, (B) o conjunto de posturas de fêmeas grandes e (C) para o conjunto de posturas de fêmeas pequenas, nos períodos antecedente (1 e 2), e posterior (3) à postura.



**Figura 32** – Número de ausências média executados por machos (M) e fêmeas (F) para o conjunto das posturas (T), posturas de fêmeas grandes (1) e posturas de fêmeas pequenas (2).

Os padrões de evolução dos comportamentos, observados ao longo dos três períodos, são bastante semelhantes quer aos referidos por de Gaudemar & Beall (1999), mas obtidos em meio experimental e com o salmão do Atlântico, *Salmo salar*, quer aos relatados num estudo sobre o salmão do pacífico, *Oncorhynchus tshawytscha*, mas que apenas abrange apenas os períodos 2 e 3 (Berejikian *et al.* 2000).

A principal diferença em relação aos resultados de de Gaudemar & Beall (1999) verifica-se no menor número de ausências dos machos que registamos durante o período 3, nas posturas com as fêmeas intermédias.

Num outro estudo em meio experimental, envolvendo exclusivamente trutas mariscas, Petersson & Järvi (1997) afirmam que a frequência dos comportamentos de corte decrescem à medida que o momento da postura se aproxima, enquanto que Berejikian *et al.* (2000) e de Gaudemar & Beall (1999) relatam que os comportamentos de corte continuam em crescendo até ao momento da postura.

As nossas observações são concordantes com as de Petersson & Järvi (1997), já que também podemos observar uma diminuição da frequência dos comportamentos de corte nos últimos vinte minutos ante da postura nos acasalamentos que envolveram fêmeas grandes.

É notória a semelhança do padrão escavar que observamos com o referido por de Gaudemar & Beall (1999), ao ponto do tempo de estabilização da frequência de escavar, após a postura, ser, tal como o que observamos, de trinta minutos. Contudo existe uma diferença acentuada para a diferença de valores referentes às escavações entre os períodos 2 e 3, que são pouco notórias nas nossas observações ao inverso do que ocorre nas desses autores.

As fêmeas intermédias começam a escavar no ninho no período 1 muito mais cedo do que as fêmeas grandes, facto que pode suscitar duas interpretações.

A primeira é que as fêmeas intermédias demoram mais tempo a escavar o ninho, e que o período de 150 minutos antes não é suficiente para se observar todo o processo de construção do ninho.

A segunda é que o processo de construção do ninho teria sido retardado. O facto de estas fêmeas se ausentarem mais do ninho, principalmente na sequência de comportamentos agonísticos, e a presença de outras fêmeas, mais atractivas para os machos, as relegar para segundo plano, são duas possíveis explicações.

A hipótese de que a fêmea demoraria mais tempo na construção do ninho não parece ser credível, de um ponto de vista evolutivo, pois não se vislumbra nenhuma vantagem. Além disso, uma fêmea pequena constrói um ninho com dimensões menores. Finalmente, podemos verificar que o tempo de normalização da frequência de escavar, após a postura, é semelhante nos dois tipos de fêmeas.

A segunda hipótese é sustentada por algumas das observações realizadas na primeira postura da fêmea C.

Nessa postura o pico de actividades de comportamentos de corte (cruzar e vibrar) ocorre no período 2 tal como se verifica nas posturas de fêmeas grandes, indicando que não haveria atraso no processo de acasalamento e que a fêmea estaria pronta para acasalar. No entanto o acasalamento da fêmea C só aconteceu mais tarde porque o macho G estava a acasalar com a fêmea B e não permitia, entretanto, que esta acasalasse com qualquer outro macho. Esta situação ilustra pois uma situação de retardamento resultante de interrupções agonísticas e, simultaneamente, do facto da fêmea C se tratar “de uma segunda escolha” para o macho G.

Nas posturas da fêmea D, para além do processo de escavação no ninho se terem iniciado mais cedo, o comportamento de corte dos machos é mais abundante antes do período 2. Poderíamos então pensar que o processo de acasalamento estaria numa fase mais avançada mas ao ser interrompido a postura foi retardada. Interrupções, como as causadas por comportamentos agonísticos resultam, como anteriormente referido, numa maior frequência de ausência das fêmeas intermédias, facto que poderá ser mais relevante no caso da fêmea D dado que esta acasalou com machos hierarquicamente inferiores.

Desta forma a segunda explicação poderá ser suportada, de maneiras diferentes, pela observação das posturas das duas fêmeas

## 5. Considerações Finais

No geral os nossos resultados estão de acordo com as descrições anteriores sobre a reprodução e o comportamento reprodutivo de salmonídeos, e da truta, *Salmo trutta*, em particular.

Neste trabalho contribuímos para a delimitação do período reprodutor de *Salmo trutta*, fazendo-o pela primeira vez para os sistemas dulciaquícolas portugueses. Esta delimitação é, no entanto, efectuada num ano em que a precipitação Outonal foi muito baixa. Dado que os nossos resultados apontam para uma relação entre o caudal e o início das actividades reprodutoras, acreditamos que em condições de pluviosidade outonal mais próximas dos valores médios o período reprodutor se iniciará mais cedo, se obviamente os outros parâmetros, como a temperatura, assim o permitirem. Todavia o estudo em condições menos frequentes é também importante, sobretudo numa época em que as alterações climáticas parecem decorrer a um ritmo mais acelerado, pois permitem-nos apreciar os ajustes na resposta a possíveis alterações climáticas.

Registámos, nas nossas observações, alguns fenómenos naturais, relatados noutros estudos, e que podem contribuir para um menor recrutamento/produção piscícola, tais como a sobre escavação, a sobreposição de posturas e o retardamento do momento da postura. Apesar de poderem ser observados em meios inalterados, estes fenómenos parecem ser potenciados por alterações do habitat introduzidas pelo Homem. A fragmentação do habitat, com consequente descaracterização física do rio e aumento dos constrangimentos à mobilidade, quer dos peixes quer dos sedimentos, pode contribuir para aumentar os efeitos nocivos de alguns eventos naturais. A descaracterização física pode ter influências nos fluxos genéticos, por um lado ao isolar fracções de populações e por outro ao perturbar o desenvolvimento de certas tácticas de acasalamento dos machos.

A maior parte das vezes, confirma-se que o par que acasala se forma dentro do período das duas horas e meia anterior à postura, pelo que nos parece que a metodologia utilizada é adequada para analisar, em meio natural, as interações do par em acasalamento e compreensão da evolução dos comportamentos por eles manifestados.

Os resultados conseguidos assemelham-se aos obtidos, com o mesmo tipo de abordagem, noutros estudos experimentais mas identificamos também algumas situações diferentes.

Os estudos em meio experimental controlado permitem a compreensão de fenómenos particulares em situações em que se eliminam certos factores externos a esse fenómeno. A aplicação de metodologias semelhantes em meio natural permitem testar os resultados obtidos em meio experimental e identificar possíveis alterações em relação a esses resultados.

No caso particular deste estudo, possíveis fenómenos de retardamento de posturas e acasalamentos foram aparentemente identificados através da metodologia empregada.

Convém, contudo, afirmar que as observações feitas têm algumas limitações:

- as observações não são em número muito elevado;
- as filmagens foram executadas de fora de água;
- as filmagens abrangem apenas o período diurno;
- os recursos materiais e humanos eram escassos (os registos vídeo foram efectuados por uma pessoa).

Estas contrariedades impediram a obtenção de mais e melhores resultados, e impedem que se extraiam conclusões definitivas ou se possam fazer mais generalizações.

Um registo de imagem recorrendo a câmaras subaquáticas complementaria a observação exterior, permitindo a obtenção de mais dados, tais como a evolução da avaliação do ninho pela fêmea e uma confirmação mais evidente da expulsão de gâmetas.

Um acompanhamento de vinte e quatro horas permitiria saber com exactidão o número de posturas efectuadas por cada indivíduo. O acompanhamento dos reprodutores por telemetria permitiria esclarecer a utilização de diferentes locais de desova por um mesmo indivíduo.

Uma caracterização mais completa da reprodução exigiria também ser complementada com um outro tipo de abordagem, designadamente a apreciação do sucesso reprodutivo através do conhecimento de taxas de fertilização e eclosão dos ovos. Esta última avaliação é quanto a nós bastante importante pois a bacia hidrográfica do Estorãos apresenta níveis de erosão considerável, e, como se referiu, alguns ninhos estavam situados em locais com propensão para a sedimentação o que pode prejudicar o sucesso das posturas.

Os estudos em meio natural têm grandes inconvenientes, uma vez que estão dependentes de factores (e.g. ambientais, comportamentais) cujo controlo é quase, senão mesmo, nulo. No entanto, parece-nos, que com estudos realizados *in loco* podemos fazer uma verdadeira avaliação/caracterização dos fenómenos e contribuir para um gestão adequada dos recursos naturais.

## 6. Bibliografia

- Alonso, J., J. P. Araújo, M. Sousa, J. Agostinho, G. Rodrigues, & S. Pereira. 2001a. Caracterização bio-física e dinâmicas sócio-económicas da Paisagem Protegida de Bertandos e S. Pedro D'Arcos (PPLBSPA). *in* Seminário sobre Conservação de zonas húmidas - Resumo das comunicações. Escola Superior Agrária de Ponte de Lima, Refóios.
- Alonso, J., P. Barbosa, & F. Morais. 2001b. A bacia hidrográfica do rios Estorãos: Condições naturais, ocupação humana e uso do solo. *in* Seminário sobre Conservação de zonas húmidas - Resumo das comunicações. Escola Superior Agrária de Ponte de Lima, Refóios.
- Baglinière, J. L.. 1991. La truite commune (*Salmo trutta* L.): son origine, son aire de répartition, ses intérêts économique et scientifique. *In* J. L. Baglinière & G. Maisse, editors. La truite: biologie et écologie. pp. 47-96. INRA, Paris.
- Barlaup, B. T., H. Lura, & H. Saegrov. 1994. Inter- and intra-specific variability in female salmonid spawning behaviour. *Canadian Journal of Zoology* **72**:1994.
- Beall, E. 1994. Les phases de la reproduction. Pages 123-140 *in* J. C. Gueguen & P. Prouzet, editors. Le saumon atlantique.
- Beall, E., & B. de Gaudemar. 1999. Plasticité des comportements de reproduction chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) en fonction des conditions environnementales. *Cybiu* **23**:9-28.
- Beall, E., & C. Marty. 1987. Optimisation de la reproduction naturelle du saumon atlantique en chenal de fraie: influence de la densité des femelles. Pages 231-238 *in* M. Thibault & R. Billard, editors. Restauration des rivières à saumons. INRA, Paris.
- Berejikian, B. A., E. P. Tezak, & A. L. LaRae. 2000. Female mate choice and spawning behaviour of chinook salmon under experimental conditions. *Journal of Fish Biology* **57**:647-661.
- Blanchfield, P. J., & M. S. Ridgway. 1999. The cost of periheral males in a brook trout mating system. *Animal Behaviour* **57**:537-544.

- Bohlin, T. 1975. A note on the aggressive behaviour of adult males sea trout towards "precocious" males during spawning. *Reports of Institute of Freshwater Research, Drottningholm* **54**:118.
- Bonzom, J. M., & E. Beall. 1995. Modification du comportement de reproduction de la femelle saumon (*Salmo salar*) en fonction de la taille du mâle. Pages 149-161 in J. Nuñez de Murga, M. Nuñez, P. D. Garcia Brull, & L. Orti Morales, editors. Motivacion. Graphiques Machi, Valencia.
- Broberg, M. M., E. E. Nielsen, & C. Dieperink. 2000. Incidence of physical injury of mature male parr in a natural population of brown trout. *Journal of Fish Biology* **57**:1610-1612.
- Campbell, J. S. 1977. Spawning characteristics of brown trout and sea trout *Salmo trutta* L. in Kirk Burn, River Tweed, Scotland. *Journal of Fish Biology* **11**:217-229.
- Carneiro, S. 2002. Comportamento migratório e reprodutor da lampreia marinha (*Petromyzon marinus*) no rio Estorãos (Rio Lima). Tese de Mestrado. Universidade do Porto, Porto. 51 pp.
- Crisp, D. T., & P. A. Carling. 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *Journal of Fish Biology* **34**:119-134.
- DeVries, P. 1997. Riverine salmonide egg burial depths: review of published data and implications for scour studies. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* **54**:1685-1698.
- DGF. 2002. <http://www.dgf.min-agricultura.pt>
- Elliot, J. M. 1994. Quantitative Ecology and the Brown Trout, 1 edition. Oxford University Press, Oxford. 286 pp.
- Evans, D. M. 1994. Observations on the spawning behaviour of male and female adult sea-trout, *Salmo trutta* L., using radio-telemetry. *Fisheries Management and Ecology* **1**:91-105.
- Fleming, I. A., & M. R. Gross. 1994. Breeding competition in a pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural selection. *Evolution* **48**:637-657.
- Foot, C. J. 1988. Male mate choice dependent on male size in salmon. *Behaviour* **106**:63-80.

- Foote, C. J. 1990. An experimental comparison of male and female spawning territoriality in a Pacific salmon. *Behaviour* **115**:283-314.
- García-Vázquez, E., P. Morán, J. L. Martínez, J. Pérez, B. De Gaudemar, & E. Beall. 2001. Alternative mating strategies in Atlantic salmon and Brown trout. *The Journal of Heredity* **92**:146-149.
- de Gaudemar, B. 1998. Sexual selection and breeding patterns: insights from salmonids (Salmonidae). *Acta Biotheoretica* **46**:235-251.
- de Gaudemar, B., & E. Beall. 1998. Effects of overripening on spawning behaviour and reproductive success of Atlantic salmon females spawning in a controlled flow channel. *Journal of Fish Biology* **53**:424-446.
- de Gaudemar, B., & E. Beall. 1999. Reproductive behavioural sequences of single pairs of Atlantic salmon in an experimental stream. *Animal Behaviour* **57**:1207-1217.
- de Gaudemar, B., J. M. Bonzom, & E. Beall. 2000a. Effects of courtship and relative mate size on sexual motivation in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **57**:502-515.
- de Gaudemar, B., S. L. Schroder, & E. Beall. 2000b. Nest placement and egg distribution in Atlantic salmon redds. *Environmental Biology of Fishes* **57**:37-47.
- Geraldes, A. 1999. Peixes de Água Doce. João Azevedo Editor, Mirandela. 65 pp.
- Gomes, A., & J. Agostinho. 2001. Caracterização hidrológica da bacia do rio Estorãos. *in* Seminário sobre Conservação de zonas húmidas - Resumo das comunicações. Escola Superior Agrária de Ponte de Lima, Refóios.
- Greeley, J. R. 1932. The spawning habits of brook, brown and rainbow trout, and the problem of egg predators. *Transactions of the American Fisheries Society* **62**:239-248.
- Hamon, T. R., C. J. Foote, & G. S. Brown. 1999. Use of female nest characteristics in the sexual behaviour of male sockeye salmon. *Journal of Fish Biology* **55**:459-471.
- Haury, J., D. Ombredane, & J. L. Baglinière. 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo salar* L.) en cours d'eau. *In* J. L. Baglinière & G. Maisse, editors. La truite: biologie et écologie. pp. 47-96. INRA, Paris.
- Jones, J. W., & J. N. Ball. 1954. The Spawning Behaviour of Brown Trout and Salmon. *British Journal of Animal Behaviour*:103-114.

- Largiadèr, C. R., A. Estoup, F. Lecerf, A. Champigneulle, & R. Guyomard. 2001. Microsatellite analysis of polyandry and spawning site competition in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Genetic selection Evolution* **33**:S205-S222.
- Maia, C, Araújo, R, Faria, R & Valente, A. 2001. Movimentos de truta (*Salmo trutta* ) no Rio Estorãos (Bacia Hidrográfica do Rio Lima) in Seminário sobre Conservação de zonas húmidas - Resumo das comunicações. Escola Superior Agrária de Ponte de Lima, Refóios.
- Maia, C., & A. Valente. Dados não publicados.
- Maia, C., & A. Valente. 2002. The brown trout *Salmo trutta* L. populations in the river Lima catchment. *Limnetica* **17**:119-126.
- Maisse, G., & J. L. Baglinière. 1991. Biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières françaises. Pages 25-46 in J. L. Baglinière & G. Maisse, editors. La truite: biologie et écologie. INRA, Paris.
- Martin, P., & P. Bateson. 1993. Measuring Behaviour, Second edition. Cambridge University Press, Cambridge. 222 pp.
- Massa, F., C. Grimaldi, J. L. Baglinière, & P. Prunet. 1998. Évolution des caractéristiques physico-chimiques de deux zones de frayères à sédimentation contrastée et premiers résultats de survie embryo-larvaire de truite commune (*Salmo trutta*). *Bulletin Français Pêche Pisciculture* **350-351**:359-376.
- Noldus, L. P. J., R. J. H. Trienes, A. H. M. Hendriksen, H. Jansen, & R. G. Jansen. 2000. The Observer Video-Pro: new software for the collection, management, and presentation of time-structured data from videotapes and digital media files. *Behavior Research Methods, Instruments & Computers* **32**:197-206.
- Petersson, E., & T. Järvi. 1997. Reproductive behaviour of sea trout (*Salmo trutta*) - The consequences of sea-ranching. *Behaviour* **134**:1-22.
- Petersson, E., & T. Järvi. 2001. 'False orgasm' in female brown trout: trick or treat? *Animal Behaviour* **61**:497-501.
- Petersson, E., T. Järvi, H. Olsén, I. Mayer, & M. Hedenskog. 1999. Male-male competition and female choice in brown trout. *Animal Behaviour* **57**:777-783.

- Pité, M. T., & T. Avelar. 1996. Ecologia das populações e comunidades. Fundação Calouste Gulbekian, Lisboa.315 pp.
- Plasseraud, O., P. Lim, & A. Belaud. 1990. Observations Préliminaires sur le fonctionnement des zones de frayères de la truite commune (*Salmo trutta fario*) dans deux cours d'eau Ariégeois (le Salat et L'Alet). *Bulletin Français Pêche Pisciculture* **318**:4-13.
- Rene, F., E. Beall, & C. Marty. 1987. Analyse sequentielle du comportement de reproduction du saumon Atlantique *Salmo salar* L. dans des conditions variables de sex-ratio. *Bulletin de la Société Française pour l'étude du comportement animal* **2**:119-128.
- SNPRCN. 1991. Livro Vermelho de Vertebrados de Portugal. SNPRCN.55 pp.
- Valente, A. 1993. Biologia e dinâmica das populações de truta - de - rio, *Salmo trutta* L., da bacia hidrográfica do rio Lima. Tese de Doutoramento. Universidade do porto, Porto.244 pp.
- Valente, A., & M. Heland. 1990. Observation sur le comportement alimentaire de la population de truites communes, *Salmo trutta* L., dans la rivière Estorãos, Portugal. *Bulletin Français Pêche Pisciculture* **318**:132-144.