

Biologia i ecologia de *Blennius fluviatilis* (Pisces: blenniidae) al riu Matarranya

M^a Dolors Vinyoles i Cartanyà

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tesisenxarxa.net) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tesisenred.net) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tesisenxarxa.net) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

UNIVERSITAT DE BARCELONA
FACULTAT DE BIOLOGIA
DEPARTAMENT DE BIOLOGIA ANIMAL
SECCIO DE ZOOLOGIA VERTEBRATS

BIOLOGIA I ECOLOGIA DE *BLENNIUS FLUVIATILIS*
(PISCES: BLENNIIDAE) AL RIU MATARRANYA

Memòria redactada per a optar
al grau de Doctor en Ciències
Biològiques presentada per la
Llicenciada en grau M^a Dolors
Vinyoles i Cartanyà.

A handwritten signature in black ink, enclosed within a large, hand-drawn oval. The signature is stylized and includes the name 'DOLORS VINYOLES' written in capital letters.

Conforme, el Director de la
Memòria Dr. Adolfo de
Sostoa Fernández, Professor
Titular del Departament de
Biologia Animal de la Facultat
de Biologia de la Universitat
de Barcelona.

A handwritten signature in black ink, written in a cursive style. The signature appears to read 'Adolfo de Sostoa'.

Barcelona, 30 d'abril de 1993

3.2. SOLAPAMENT I AMPLITUD DE NÍNXOLS TRÒFICS

3.2.1. Anàlisi global

La diversitat tròfica mitjana individual de *Blennius fluviatilis* al riu Matarranya és de 0.66 ($\sigma = 0.3$). La diversitat poblacional estimada, força més elevada, assoleix un valor de 1.61 (E.s = 0.14).

Aquesta diferència entre la diversitat mitjana individual (H') i la poblacional estimada (H_p) és més acusada dins del col·lectiu d'individus joves que no pas als adults (Taula 35). En cada cas respectiu les diferències són estadísticament significatives (Taula 36) i, en termes generals, els joves exploten més heterogèniament un determinat espectre de preses que tendeix a reduir el solapament tròfic intraespecífic (Taula 37 a).

En canvi, si prenem en consideració les diferències intersexuals, no es troben diferències significatives en les diversitats poblacionals estimades i, només dins el sector d'adults, els mascles atenyen una diversitat mitjana individual significativament més baixa que les femelles (Taules 35 i 36).

Tanmateix, el solapament tròfic global és considerable en tots els casos (Taula 37 a).

3.2.2. Variacions estacionals

La diferència entre el valor de la diversitat promig individual i la diversitat poblacional estimada fluctua considerablement en el transcurs del cicle estacional, en la mateixa mesura que es troben també marcades variacions tant en la gamma de recursos explotats, com en la seva homogeneïtat de consum dins la població.

Analitzant l'espectre de variació estacional de la diversitat poblacional (H_p) hom observa l'existència d'uns períodes d'estenofàgia, que coincideixen amb els moments de màxima homogeneïtat intrapoblacional en l'explotació de quironòmids (Figs. 30 i 36). En aquests casos, els valors de la diversitat mitjana individual (H') s'assemblen força a la poblacional (Taula 38).

Contràriament, els moments d'eurifàgia es troben forçats per un baix consum de preses, en especial de quironòmids (veure Taula 21 i Fig. 36), i reverteixen en un consum heterogeni de recursos dins la població. Aquests períodes bàsicament coincideixen amb l'estiatge (juliol-setembre) i part de la tardor (octubre), així com amb la primavera del segon cicle anual de l'estudi (febrer-abril de 1985) (Taula 38).

3.2.2.1. Variacions estacionals condicionades per la talla dels exemplars

Durant part de l'estiatge i la tardor (juliol-octubre de 1984), un dels períodes estacionals de màxima eurifàgia, no es troben diferències significatives en els valors de diversitat tròfica (individual i poblacional) entre els joves reclutes i els individus adults (Taula 39 a i b).

Tot i aquesta coincidència en l'amplitud dels nínxols tròfics, el solapament de dietes entre aquests dos col·lectius queda reduït respecte als períodes d'estenofàgia (Taula 37 b). En aquest sentit, es troba un índex de solapament tròfic considerable durant l'època següent a l'estiatge (Hivern 1985: novembre-gener), quan de fet tampoc no es troben diferències en els valors de diversitat poblacional (Taula 39 a i b).

	H'	Desv.típica	Hp	Error std	Hn	n
Global	0.66	0.30	1.61	0.14	1.59	321
Joves	0.74	0.31	2.15	0.18	2.12	150
Adults	0.60	0.29	1.35	0.16	1.32	171
$\sigma\sigma$	0.63	0.29	1.72	0.17	1.68	172
$\varphi\varphi$	0.71	0.32	1.52	0.21	1.48	149
$\sigma\sigma$ Joves	0.77	0.32	2.19	0.21	2.13	84
$\varphi\varphi$ Joves	0.70	0.29	2.08	0.31	2.03	66
$\sigma\sigma$ Adults	0.49	0.22	1.33	0.20	1.28	88
$\varphi\varphi$ Adults	0.72	0.36	1.34	0.25	1.29	83

Taula 35. Valor de la mitjana de les diversitats individuals (H') i estima de la diversitat poblacional (H_p), en funció del sexe i de la talla dels individus. S'indica també el valor de la diversitat acumulada total de cada mostra (H_n) i el nombre d'exemplars considerats en l'estudi (n).

	Diversitats individuals			Diversitats poblacionals		
	t	g.ll.	sig.	t	g.ll.	sig.
Joves vs Adults	4.07	319	*	3.26	319	*
♂♂ vs ♀♀	-2.43	319	*	0.73	319	ns
Joves: ♂♂ vs ♀♀	1.35	148	ns	0.28	148	ns
Adults: ♂♂ vs ♀♀	-5.00	169	*	-0.03	169	ns

Taula 36. Resultats de la comparació estadística entre els valors de les diversitats tròfiques segons el sexe i la talla dels exemplars, per un nivell de significació de $p < 0.05$ (*).

SOLAPAMENT TROFIC GLOBAL	
Joves vs Adults	0.75
♂♂ vs ♀♀	0.92
Joves: ♂♂ vs ♀♀	0.92
Adults: ♂♂ vs ♀♀	0.92

SOLAPAMENT TROFIC ESTACIONAL: Joves vs Adults	
Estiatge 1984	0.61
Hivern 1985	0.94

SOLAPAMENT TROFIC ESTACIONAL:	♂♂ vs ♀♀
Hivern 1984	0.98
Primavera 1984	0.74
Posta 1984	0.41
Estiatge 1984	0.71
Hivern 1985	0.96
Primavera 1985	0.85
Posta 1985	0.66

Taula 37 a, b i c. Solapament tròfic (índex de Schoener) entre els diferents col·lectius d'individus, tant a nivell global (a) com en determinats períodes estacionals (b i c).

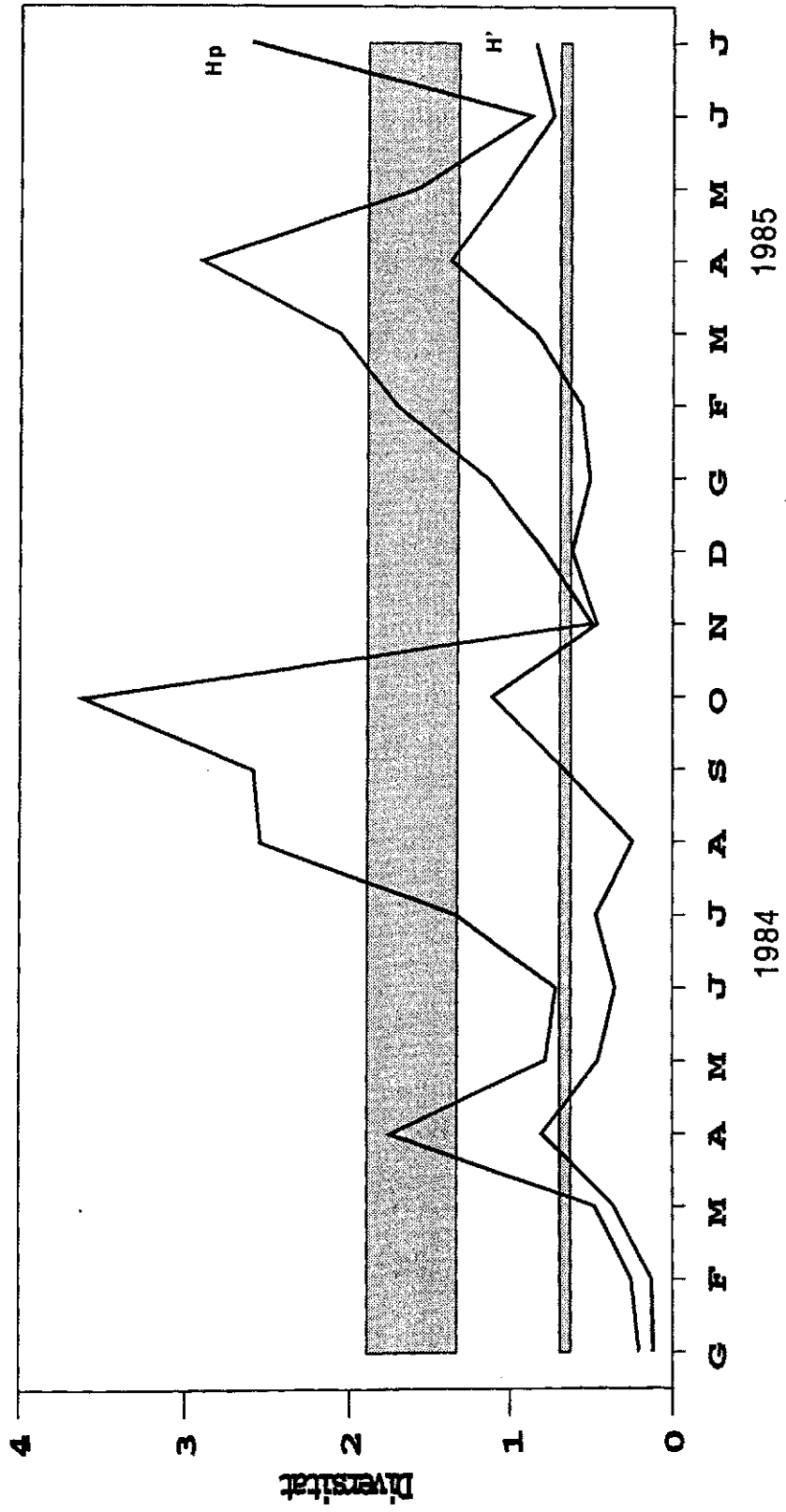


Fig. 36. Espectre de variació de les diversitats tròfiques mitjanes individuals (H') i de les poblacionals estimades (H_p) en el transcurs del cicle estacional. S'indiquen també els límits dels intervals de confiança del 95%, del valor anual d' H' i H_p .

	H'	Desv. típica	Hp	Error std	Hn	n
1984						
Gener	0.12	0.05	0.21	0.07	0.19	16
Febrer	0.13	0.02	0.25	0.05	0.24	12
Març	0.36	0.12	0.49	0.26	0.54	13
Abril	0.81	0.29	1.76	0.21	1.63	14
Maig	0.46	0.11	0.79	0.10	0.74	13
Juny	0.36	0.24	0.72	0.33	0.65	14
Juliol	0.47	0.18	1.34	0.52	1.37	15
Agost	0.25	0.08	2.55	0.20	1.97	14
Setembre	0.68	0.13	2.59	0.18	2.28	17
Octubre	1.12	0.30	3.62	0.25	3.12	13
Novembre	0.47	0.11	0.50	0.10	0.50	13
Desembre	0.63	0.17	0.80	0.20	0.77	10
1985						
Gener	0.52	0.06	1.15	0.13	1.09	25
Febrer	0.57	0.19	1.72	0.23	1.63	31
Març	0.85	0.26	2.06	0.13	1.94	22
Abril	1.38	0.25	2.91	0.13	2.77	25
Maig	1.05	0.53	1.59	0.40	1.58	31
Juny	0.74	0.18	0.88	0.16	0.85	14
Agost	0.85	0.13	2.61	0.23	1.97	9

Taula 38. Valors de diversitats tròfiques mitjanes individuals (H') i poblacionals estimades (Hp) en el transcurs del cicle estacional. S'indiquen també els valors de diversitat acumulada total de les mostres (Hn) i el nombre d'especimens considerats en l'estudi (n).

ESTIATGE 1984						
	H'	Desv.típica	Hp	Error std	Hn	n
Joves	0.73	0.31	3.19	0.20	2.80	18
Adults	0.63	0.26	3.27	0.34	2.84	26
HIVERN 1985						
	H'	Desv.típica	Hp	Error std	Hn	n
Joves	0.51	0.11	0.81	0.15	0.80	38
Adults	0.61	0.07	0.59	0.27	0.65	10

	Diversitats individuals			Diversitats poblacionals		
	t	g.ll.	sig.	t	g.ll.	sig.
Joves vs Adults						
ESTIATGE 1984	1.03	42	ns	-0.20	42	ns
HIVERN 1985	-3.74	46	*	0.70	46	ns

Taula 39 a i b. Valors de les diversitats tròfiques calculades per a joves i adults de *Blennius fluviatilis* en diferents moments del cicle estacional (a) i resultats de les corresponents comparacions estadístiques (b), per un nivell de significació de $p < 0.05$ (*).

3.2.2.2. Variacions estacionals en funció del sexe

Generalment no es troben diferències intersexuals significatives en l'amplitud dels nínxols tròfics, considerats a partir dels valors de diversitat poblacional (Hp).

Només a la primavera de 1984 (Taules 40 i 41), que és un dels períodes d'abundància de preses als digestius però marcat per una primera davallada en les proporcions de quironòmids (abril), les femelles tendeixen a ampliar el seu nínxol tròfic i a mostrar un consum més heterogeni de preses reduint-se, en part, el solapament tròfic propi dels mesos precedents (Taula 37 c).

Semblantment, també dins de les èpoques qualificades com d'estenofàgia (períodes hivernals de 1984 i 1985) i enfront d'uns mateixos valors de diversitat poblacional, les femelles tendeixen a tenir una diversitat individual mitjana significativament menor i, en conseqüència, a tenir un consum de recursos quelcom més heterogeni que els mascles (Taules 40 i 41). Així i tot, tal com s'ha comentat en apartats anteriors, els principals ítems d'invertebrats consumits coincideixen als dos sexes. En tot cas les diferències esmentades (Taules 40 i 41), cal atribuir-les a l'aparició d'algunes preses amb caràcter ocasional als digestius de les femelles.

Una situació ben diferent es presenta durant els períodes d'euri-fàgia, condicionada sobretot per les baixes densitats de preses als digestius de l'espècie (estiatge de 1984 i primavera de 1985). En aquests casos no es troben diferències estadísticament significatives ni en els valors de diversitats individuals ni en les poblacionals (Taules 40 i 41). Ambdós sexes parteixen d'una certa heterogeneïtat en l'explotació dels recursos que és, en definitiva, la que explica una disminució relativa en el solapament de dietes (Taula 37 c).

Finalment, l'índex de solapament de Schoener només pot considerar-se baix durant el període de posta i, en especial, al cicle de 1984 gràcies a la pràctica del canibalisme parental per part dels mascles (Taula 37 c). Durant l'època de posta el mascle tendeix a un consum més heterogeni de recursos que no pas les femelles, però les mitjanes de les diversitats individuals només són significativament diferents en el segon dels cicles de posta (1985), coincidint també amb la baixa ocurrència de l'oofàgia respecte al període de posta precedent (Taulas 40 i 41).

	H'	Desv.típica	Hp	Error std	Hn	n
HIV. 84						
σσ	0.14	0.04	0.24	0.05	0.23	22
♀♀	0.07	0.02	0.14	0.07	0.12	6
PRIM. 84						
σσ	0.43	0.13	0.86	0.18	0.82	17
♀♀	0.64	0.25	1.72	0.23	1.60	23
POSTA 84						
σσ	0.33	0.16	1.58	0.36	1.28	12
♀♀	0.48	0.24	0.70	0.30	0.65	17
EST. 84						
σσ	0.69	0.31	3.49	0.23	3.10	29
♀♀	0.63	0.22	2.89	0.19	2.47	15
HIV. 85						
σσ	0.59	0.11	0.74	0.12	0.73	26
♀♀	0.45	0.07	0.75	0.37	0.84	22
PRIM. 85						
σσ	0.94	0.34	2.66	0.18	2.54	44
♀♀	0.88	0.36	2.65	0.18	2.49	34
POSTA 85						
σσ	0.63	0.09	2.06	0.55	1.66	11
♀♀	0.93	0.18	1.03	0.22	1.01	12

Taula 40. Variacions intersexuals en els valors de les diversitats tròfiques al llarg dels cicles estacionals de 1984 i de 1985 (H' = mitjana de les diversitats individuals, Hp = diversitat poblacional, Hn = diversitat acumulada i n = n^o d'exemplars; HIV = hivern, PRIM = primavera i EST = estiatge).

$\sigma\sigma$ vs $\varrho\varrho$	Diversitats individuals			Diversitats poblacionals		
	t	g.ll.	sig.	t	g.ll.	sig.
HIVERN 1984	5.36	26	*	1.16	26	ns
PRIMAVERA 1984	-3.31	38	*	-2.92	38	*
POSTA 1984	-1.91	27	ns	1.87	27	ns
ESTIATGE 1984	0.78	42	ns	2.01	42	ns
HIVERN 1985	5.03	46	*	-0.03	46	ns
PRIMAVERA 1985	0.75	76	ns	0.06	76	ns
POSTA 1985	-4.91	21	*	1.74	21	ns

Taula 41. Resultats de la comparació estadística (test-t) entre els valors de les diversitats mitjanes individuals (H') i de les poblacionals estimades (H_p) en funció del sexe dels exemplars, considerats en diferents moments del cicle estacional (* = significativa per $p < 0.05$).

3.3. COMPOSICIÓ DEL BENTOS I SELECCIÓ TRÒFICA

Considerant globalment tot el període d'estudi de la composició del bentos (entre juny de 1984 i març de 1985), els principals grups d'invertebrats que integren la localitat de Faió són dos: els quironòmids, que representen un 57.27% del total d'invertebrats identificats en els mostratges (4816 indiv./m²) i els efemeròpters, que en constitueixen un 23.05% (1938 indiv./m²) i que pràcticament estan integrats per la família dels cènids (1670 indiv./m²).

La resta de les 25 famílies de macroinvertebrats contribueixen només a un 22.87% de la composició global del bentos però, llevat dels hidroptílids (4.92%), les altres no superen densitats anuals de 250 indiv./m² (menys del 3%).

En el transcurs del cicle estacional es presenten fluctuacions notables envers a aquest patró general i afecten tant els valors de densitats mensuals d'invertebrats, com l'abundància relativa de cada família en particular (Taula 42). Aquestes fluctuacions estan originades per les pròpies alteracions ambientals del curs baix del riu Matarranya i pel cicle d'abundància dels taxons dominants en la composició del bentos: els quironòmids i els efemeròpters (Fig. 37).

Així, d'una banda, les densitats de quironòmids fonamentalment es troben condicionades pel cicle d'emergència del riu de les diverses espècies de larves que componen la família. En canvi, les davallades en la densitat d'efemeròpters més aviat responen a factors relacionats amb les elevades mortalitats poblacionals que segueixen a llurs explosions demogràfiques.

Partint del cicle d'abundància d'invertebrats a l'àrea d'estudi (Fig. 37), hom pot analitzar el comportament tròfic de *B.fluviatilis* en funció d'aquest criteri i establir, per tant: a) Un període d'escassetat de recursos que

comprèn l'estiu i gran part de la tardor (juny-octubre de 1984) i b) Un període caracteritzat, en general, per densitats relativament elevades d'invertebrats en l'estructura del bentos (novembre 1984-març 1985).

3.3.1. Comportament tròfic en períodes marcats per l'escassetesa de recursos

A principis d'estiu (juny), la dieta de *Blennius fluviatilis* està pràcticament constituïda per larves de quironòmids (veure Fig. 30), tot i trobar-se'n una densitat relativament baixa en la composició del bentos (314 quironòmids/m², Fig. 37) i malgrat la presència d'altres grups en el medi com ara efemeròpters, hidrotílids i coríxids, que en cadascun dels casos representen més d'un 10% de la densitat d'invertebrats (Fig. 38).

Durant aquest mes de juny, les proporcions de quironòmids als digestius són més elevades que les obtingudes als mostratges de bentos, aquests darrers amb quantitats més importants d'hidrotílids i efemeròpters (Figs. 30 i 38). Així l'espècie selecciona quironòmids i, d'altra banda, també cal assenyalar que en cap cas consumeix coríxids (Taula 43).

A partir del juny, emergeixen totes les espècies de larves de quironòmids de corrent. Durant el període de juliol a octubre, abans no arriben les pluges de tardor (novembre), la densitat de quironòmids en el medi queda limitada a la permanència d'aquelles espècies que fan generació de bassa, i això també reverteix en una davallada important de les densitats globals d'invertebrats (Fig. 37). Condicionat també per les baixes densitats de cènids, passen a adquirir determinada rellevància famílies com ara els coríxids, hidrotílids, ceratopogònids i èlmids (Fig. 38).

Aquesta època d'escassetesa de recursos coincideix, a més, amb el període d'estiatge (juliol-setembre). Sota els efectes d'aquest estiatge

Individus/m ²	JN	JL	AG	SE	OC	NO	DE	GE	FE	MR
Bythinellidae	0	0	0	0	0	5	0	2	3	0
Ancylidae	0	0	0	0	0	0	0	1	3	10
Physidae	8	10	0	10	2	5	3	0	3	0
Hydracarinae	10	20	0	0	6	10	7	5	20	5
Cyprididae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Cyclopidae	15	20	0	10	0	0	0	0	0	0
Gammaridae	0	0	0	0	0	0	0	3	17	5
Lestidae	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0
Leptophlebiidae	35	20	10	0	0	15	30	18	0	0
Caenidae	25	10	90	85	64	235	917	141	63	40
Baetidae	20	30	25	10	3	25	13	11	3	0
Leuctridae	20	10	0	0	0	0	0	0	0	5
Corixidae	85	20	10	100	10	25	0	0	0	0
Dytiscidae	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
Hydraenidae	0	0	0	0	1	5	3	0	0	0
Dryopidae	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
Elmidae	10	10	15	20	20	30	33	23	20	40
Psychomyiidae	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0
Polycentropodidae	8	0	0	0	0	5	0	7	7	10
Hydropsychidae	15	0	0	0	0	0	27	24	0	0
Rhyacophilidae	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0
Hydroptilidae	73	20	60	30	21	20	10	10	30	140
Tipulidae	0	0	0	0	0	0	10	6	0	0
Limoniidae	0	0	0	0	0	0	30	5	0	0
Simuliidae	20	20	15	0	0	0	30	15	3	0
Ceratopogonidae	45	60	0	10	7	60	13	6	0	5
Chironomidae	314	200	60	125	65	560	1187	923	457	925
Total	703	450	285	400	199	1005	2342	1203	629	1190

Taula 42. Densitats mensuals d'invertebrats en l'estructura del bentos de la localitat de Faió, entre juny de 1984 i març de 1985.

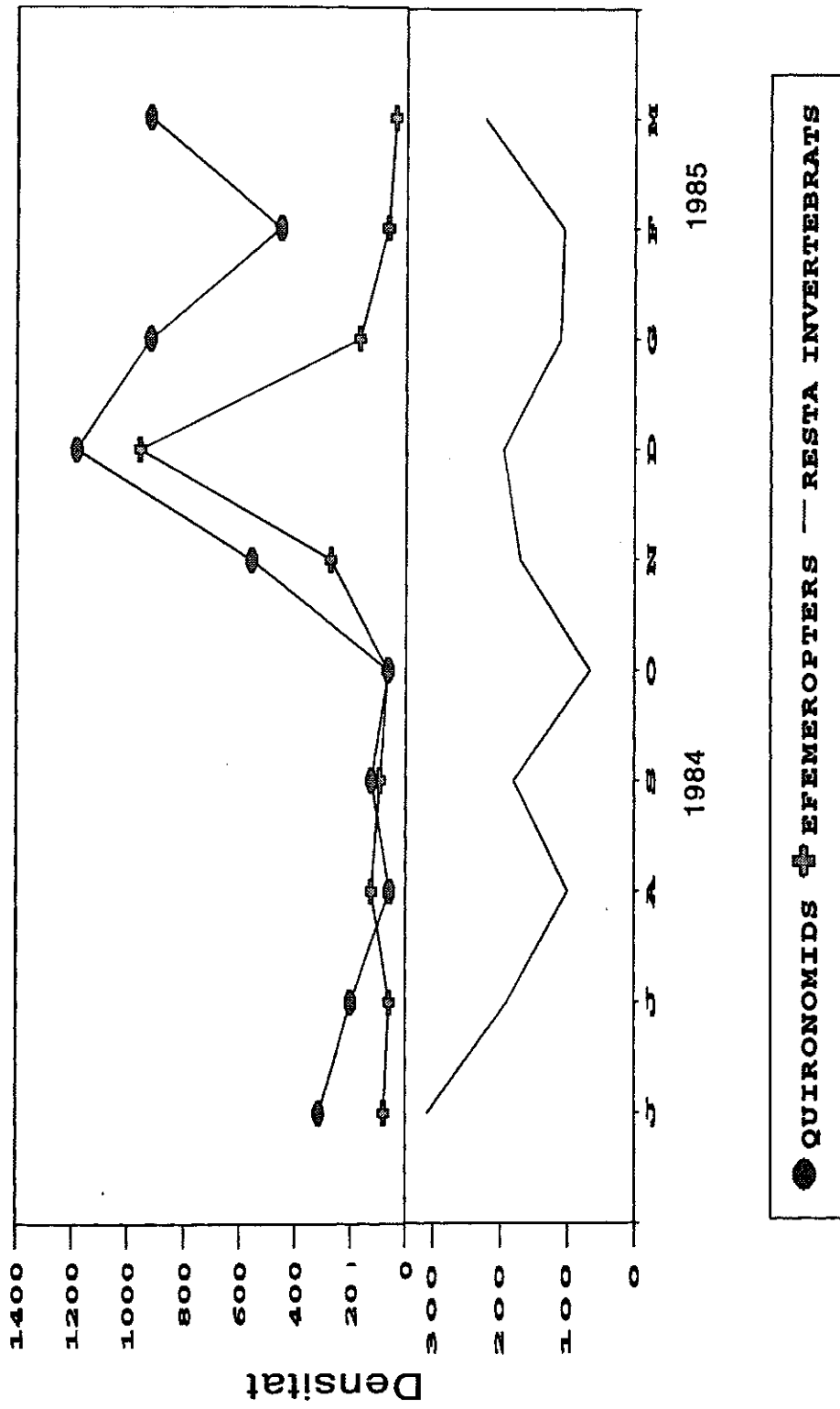


Fig. 37. Densitats dels principals grups d'invertebrats de l'àrea de Faió, expressades com el nombre total d'individus per m².

COMPOSICIO DEL BENTOS

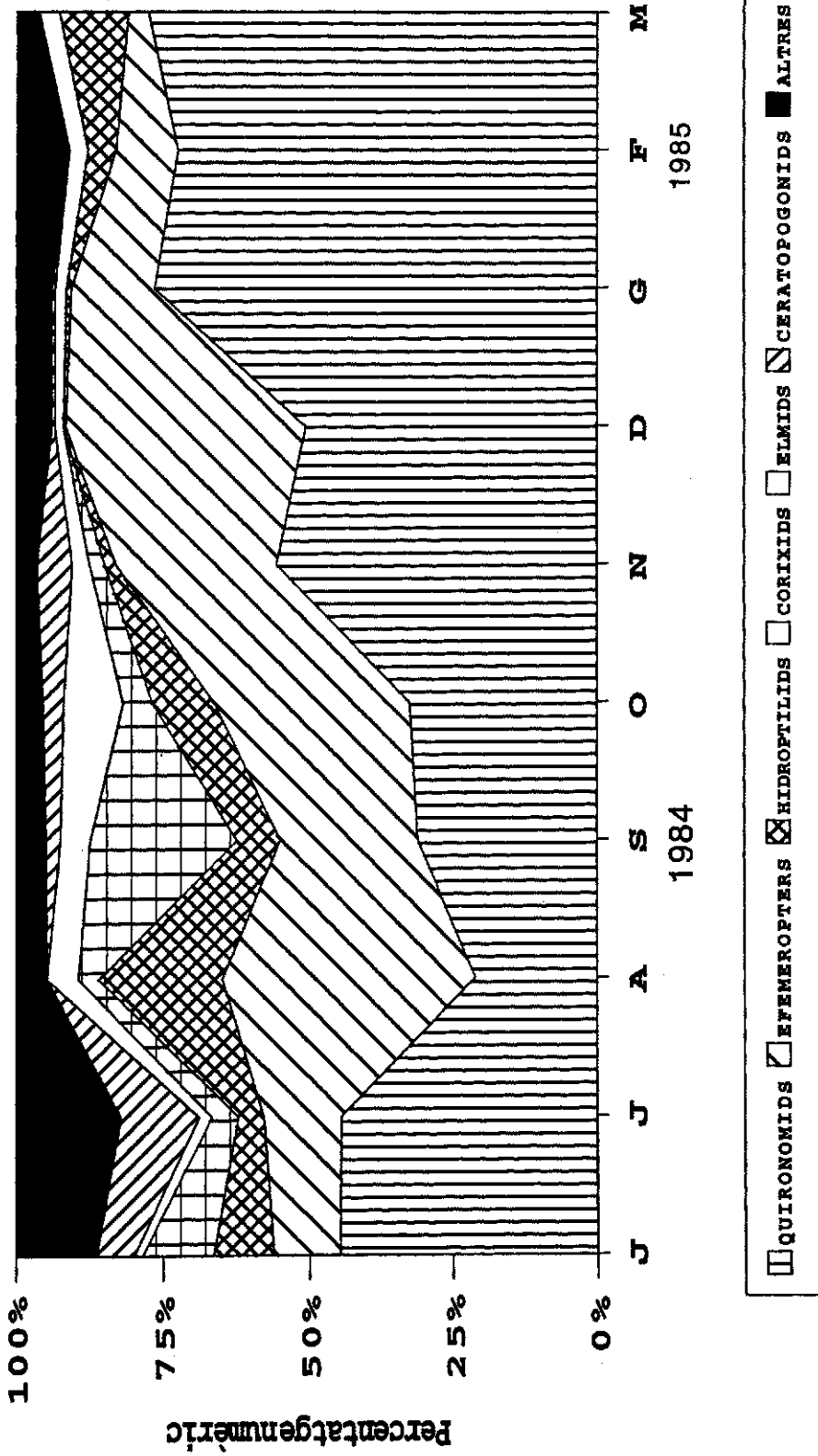


Fig. 38. Composició del bentos a la localitat de Faió entre juny de 1984 i març de 1985. Es representen només els grups d'invertebrats que superen un percentatge numèric superior al 10%.

BENTOS		BENTOS vs DIETA		DIETA			
Items d'invert. % N ≥ 10		G	g.l.	Items seleccionats RS > 1.96	Items rebutjats RS < -1.96	Items indiferents RS < /1.96/	No consumits
J	Efemeròpters (A) Coríxids (B) Hidroptílids (C) Quironòmids (F)	305.57*	2	F	A C		B
J	Efemeròpters (A) Ceratopogònids (D) Quironòmids (F)	28.06*	2		D	A F	
A	Efemeròpters (A) Hidroptílids (C) Quironòmids (F)	0.64	1			A F	C
S	Efemeròpters (A) Coríxids (B) Quironòmids (F)	0.16	1			A F	B
O	Efemeròpters (A) Elmids (E) Hidroptílids (C) Quironòmids (F)	1.86	2			A F	E C
N	Efemeròpters (A) Quironòmids (F)	288.28*	1	F	A		
D	Efemeròpters (A) Quironòmids (F)	155.90*	1	F	A		
G	Efemeròpters (A) Quironòmids (F)	3.20	1			A F	
F	Efemeròpters (A) Quironòmids (F)	41.28*	1	A	F		
M	Efemeròpters (A) Hidroptílids (C) Quironòmids (F)	204.40*	2	A	C F		

Taula 43. Comportament tròfic de *B. fluviatilis* en períodes marcats per una escassetesa de recursos (juny-octubre de 1984) i en d'altres caracteritzats per una abundància d'invertebrats en el medi (novembre 1984-març 1985). Es compara l'estructura del bentos amb la de la dieta, mitjançant la prova de la G (* sig. $p < 0.001$); ns $p > 0.05$).

(reducció del curs fluvial, condicions físiques i químiques limitants) es van esgotant els recursos tròfics del bentos, fins assolir un mínim de només 199 invertebrats/m² a l'octubre (Taula 42).

En el transcurs de tot aquest període d'estiu i part de la tardor (juliol-octubre), no solen trobar-se diferències significatives entre la composició de la dieta de *B.fluviatilis* i la composició del bentos, tant pel que fa als quironòmids com als efemeròpters ($G, p > 0.05$). Només al juliol es presenten diferències significatives determinades, únicament, per un rebuig de ceratopogònids (Taula 43).

En canvi, entre agost i octubre, pràcticament no tenen cap representació en la dieta alguns grups d'invertebrats que, per la seva densitat en el medi, adquireixen la mateixa importància numèrica dels efemeròpters o dels quironòmids, com ara és el cas dels hidrotílids (agost) i dels coríxids (setembre) (Fig. 38; veure també Fig. 30).

Només a l'octubre, coincidint amb la mínima densitat d'invertebrats del període d'estudi, els peixos ingereixen proporcions semblants de coríxids d'acord també amb la seva baixa ocurrència en l'ambient (< 5%). Tanmateix, també durant aquest mes d'octubre se segueixen rebutjant famílies d'invertebrats com els èlmids i els hidrotílids (Taula 43), fins i tot a costa d'augmentar el consum d'altres preses poc abundants en la composició del bentos, conforme s'han anat esgotant els recursos tròfics del medi (veure Taula 25).

El nombre de preses identificades als digestius és extraordinàriament baix reflectint, en certa manera, les pròpies limitacions del sistema (veure Fig. 34).

3.3.2. Comportament tròfic en períodes caracteritzats per l'abundància d'invertebrats

Al novembre, amb l'arribada de les pluges de tardor, el riu torna a presentar densitats relativament elevades de quironòmids coincidint també amb una diversitat més elevada d'espècies. Juntament amb els efemeròpters (sobretot cènids), els quironòmids proporcionen una disponibilitat tròfica més elevada fins el desembre (Fig. 37).

En una primera fase (novembre-desembre), *B. fluviatilis* explota, quasi de manera exclusiva, la presa dominant: els quironòmids (veure Fig. 30). Per contra, són insignificants les proporcions d'efemeròpters als digestius respecte a les elevades quantitats que en presenta el medi (Fig. 37 i Taula 43).

A partir del gener de 1985 i fins el març, comença a disminuir dràsticament la densitat d'efemeròpters a l'àrea d'estudi (Fig. 37) i llavors, els quironòmids passen a ser la presa dominant en la composició del bentos (Fig. 38). D'aquí que la densitat global d'invertebrats sofreixi una davallada important al febrer (629 indiv/m²), quan en disminueix també l'abundància de quironòmids a causa d'una primera emergència de larves (Fig. 37).

Malgrat tot, sobta especialment que entre gener i març l'ocurrència de preses als digestius sigui francament baixa (entre 9 i 13 per individu) quan, de fet, les densitats de quironòmids no poden considerar-se tan baixes com les de l'estiatge (Fig. 37).

En contrast, al gener s'inicia un procés d'aprofitament dels recursos d'acord amb la seva abundància en el medi, semblant al que ha estat descrit anteriorment per als mesos d'estiatge i part de la tardor. Per tant, no es troben diferències significatives entre l'estructura de la dieta i la del bentos, pel que fa als principals grups d'invertebrats: efemeròpters i quironòmids

(Taula 43; veure Figs. 30 i 38).

En canvi, al mes següent (febrer), les diferències són significatives a causa d'una explotació més important d'efemeròpters per part de la població de peixos (Taula 43). Aquesta mateixa tendència es manté al març, però en aquest cas les diferències vénen reforçades per un rebuig d'hidroptílids que constitueixen, després dels quironòmids, la presa més abundant (Taula 43; veure també Figs. 30 i 38).

Entre febrer i març de 1985, en conseqüència, *B. fluviatilis* selecciona efemeròpters tot i trobar-se densitats força més elevades de quironòmids en l'ambient (Fig. 37). El valor de densitat relativament baix del febrer, si més no, pot considerar-se semblant al d'altres moments del cicle estacional en què els quironòmids són seleccionats i consumits per l'espècie en quantitats importants. Aquest és el cas del juny de 1984 quan, amb 146 quironòmids per digestiu, s'enregistra la xifra més alta de l'estudi enfront a una densitat lleugerament inferior d'aquesta presa en l'estructura del bentos.

El comportament tròfic de l'espècie durant aquest darrer període d'estudi, probablement respongui a la influència d'alguns factors ecològics capaços de limitar la disponibilitat de quironòmids, més que no pas a factors directament relacionats amb l'abundància general d'invertebrats en el medi.

4. DISCUSSIÓ

La predominança de quironòmids que caracteritza la dieta de *Blennius fluviatilis* és comuna en d'altres famílies de peixos d'aigua dolça, com ara és el cas dels ciprínids (MAGALHAES, 1992), dels còtids (ANDREASSON, 1971) i dels cobítids (SMYLY, 1955; SAUVONSAARI, 1971; HYSLOP, 1982; KARAMAN et al., 1987), entre d'altres. Tots aquests autors suggereixen que les variacions estacionals en el seu patró de consum probablement reflecteixin els canvis d'abundància de la presa en el medi, més que no pas les preferències alimentàries dels peixos.

Tanmateix, les marcades fluctuacions estacionals en les densitats d'invertebrats al riu Matarranya i en particular les de quironòmids, el grup dominant en l'estructura del bentos, no sempre es corresponen amb uns mateixos patrons d'abundància en la dieta de *B. fluviatilis*. Segons els nostres resultats, en determinats moments del cicle estacional l'espècie pot presentar: 1) *Selecció per quironòmids*, 2) *Aprofitament dels recursos del bentos d'acord amb la seva abundància numèrica en l'ambient* i 3) *Selecció per efemeròpters*.

1) *Selecció per quironòmids*. L'estratègia tròfica de *B. fluviatilis* no només s'ha d'analitzar en base als factors ambientals i ecològics del sistema, sinó també des de l'òptica d'alguns factors comportamentals que semblantment poden condicionar la disponibilitat de recursos, al marge de la seva abundància pròpiament dita.

En aquest sentit l'activitat alimentària de *B. fluviatilis* no es pot deslligar de la seva dependència del substrat, pel fet de tractar-se d'una espècie d'hàbits eminentment bentònics que tendeix a obtenir l'aliment de

brostejar el fons. En aquests ambients bentònics la majoria d'espècies de quironòmids hi tenen factors de disponibilitat més elevats (MAITLAND, 1965; BLAS et al., 1987) i, en conseqüència, la selecció temporal de quironòmids observada en aquest estudi pot respondre tant a la selecció d'un microhàbitat concret com al mateix comportament tròfic de l'espècie.

En concordança amb els nostres resultats, una dieta selectiva fonamentada en larves de quironòmids també ha estat descrita en d'altres peixos bentònics adaptats a nodrir-se al substrat com *Noemacheilus barbatulus*, tot i no constituir sempre el grup d'invertebrats dominant en l'estructura global del bentos (MAITLAND, 1965; PERRIN, 1980).

Semblantment, LOBON-CERVIA & DIEGO (1988) troben que en un ciprínid com *Barbus bocagei*, que tendeix a explotar els recursos d'acord amb la seva abundància relativa en l'ambient, es presenta una selecció hivernal de quironòmids i plecòpters segons l'espècie abandona la seva posició en la columna d'aigua i passa a ocupar uns hàbitats més restringits (sota caus o amagatalls).

L'existència de selecció tròfica també és freqüent en d'altres peixos bentònics com ara *Cottus gobio* (WELTON et al., 1983), en què el tipus de substrat preferit afecta l'ús de la font tròfica disponible, com també es troba a *N.barbatulus* (WELTON et al., 1991).

Per bé que *B.fluviatilis* al riu Matarranya pot tolerar un ampli rang de microhàbitats i és capaç de modificar-los en funció de la seva disponibilitat (FREEMAN et al., 1990) hom creu, en definitiva, que és la seva dependència del substrat la que determina una selecció de quironòmids i l'explotació d'un nínxol tròfic estret en moments concrets del cicle estacional, particularitzats per l'abundància d'aquest dípter i en general d'invertebrats.

2) *Aprofitament dels recursos del bentos d'acord amb la seva abundància numèrica en l'ambient.* La inestabilitat ambiental a què es troba sotmès un riu típicament mediterrani com el Matarranya, comporta acusades fluctuacions temporals en les densitats de quironòmids i en l'abundància de recursos tròfics en general.

Concretament, l'entrada de l'estiatge determina l'emergència de totes les espècies de quironòmids de corrent i en limita extraordinàriament la seva abundància global en la composició del bentos. Sota els efectes de la dràstica sequera estival (juliol-setembre) i durant l'època de transició a les pluges de tardor (octubre), s'origina un període extremament marcat per la carència de recursos tròfics, al qual s'hi afegeix l'agreujant d'unes condicions ambientals i ecològiques francament limitants: reducció del curs fluvial, elevades temperatures, baixes concentracions d'oxigen i destacades concentracions de peixos. L'impacte de les sequeres estivals resulta en elevades mortalitats de peixos (ROS et al., 1985); al cas concret de la localitat de Faió, determinen que s'hi enregistri la densitat més baixa de la conca (SOSTOA et al., 1990).

En diverses espècies de peixos l'amplitud de la dieta augmenta a mida que en disminueixen els nivells d'aliment del medi coincidint amb els mesos estivals (GROSSMAN et al., 1980), inclús a expenses de modificar l'ús del microhàbitat i en resposta a la severitat dels gradients físics i químics de l'ambient (SCHLOSSER & TOTH, 1984) o bé quan la demanda energètica també és més elevada a causa de l'aparició dels joves reclutes que incrementen les possibilitats de competència (ANGERMEIER, 1982).

D'acord amb aquestes prediccions, i enfront a les condicions ambientals i ecològiques de l'àrea d'estudi durant l'època d'estiatge, *B.fluviatilis* té la capacitat de modificar el seu comportament alimentari a fi d'accedir a tot un seguit d'organismes generalment menys disponibles.

Amplia progressivament el seu nínxol tròfic conforme es van esgotant les possibilitats del sistema i, en la mateixa direcció, el consum de recursos també esdevé més heterogeni dins la població. Explota a l'atzar l'abundància relativa d'invertebrats en el medi i, en un cas extrem, inclús pot incórrer accidentalment en la persecució i captura d'alevins d'altres peixos prop de la superfície o d'altres preses que difícilment li són disponibles (hidroptílids, coríxids, ceratopogònids i èlmids).

El rebuig generalitzat d'aquests grups d'invertebrats respon a les pròpies limitacions morfològiques de l'espècie o bé a factors relacionats amb la mateixa ecologia de les preses. Els hidroptílids, d'una banda, són tricòpters que es troben fortament adherits a les pedres amb la mateixa secreció que els serveix per a construir l'estoig i, atesa la morfologia mandibular d'aquest blènnid, probablement li siguin difícils d'obtenir segons algunes referències generals que proporcionen LINDQUIST & DILLAMAN (1986). D'altra banda els coríxids són hàbils nedadors lligats a la superfície d'on n'obtenen l'aire (brànquia de bombolla) o que viuen camuflats a la vegetació. El consum de ceratopogònids queda limitat per tractar-se d'un invertebrat poc abundant, que segueix unes distribucions contagioses i força localitzades. Finalment, desconeixem les raons que determinen el rebuig d'èlmids, un grup de coleòpters per ara poc estudiat.

3) *Selecció per efemeròpters*. La conca del riu Matarranya va sofrir una sequera remarcable entre els anys 1982-1987, amb severes conseqüències durant els períodes estivals (SOSTOA & LOBON-CERVIA, 1989 a). No és d'estranyar que l'estiatge dràstic del 1984, seguit d'un període de precipitacions mitjanament moderades però altrament sense riuades importants (tardor de 1984 i primavera de 1985), vagi repercutir en unes particulars condicions ambientals i ecològiques al tram baix del riu durant el següent cicle anual del nostre estudi (entre gener i abril de 1985).

Semblantment al que trobem durant l'estiatge, en el transcurs d'aquest període *B. fluviatilis* amplia paulatinament el seu nínxol tròfic i presenta un consum heterogeni de recursos respecte als mesos hivernals precedents (novembre-desembre de 1984), aquests darrers qualificats per una selecció de quironòmids després del pic de precipitacions característic de la tardor. Però també en contraposició als mesos d'estiatge, aquest comportament tròfic sobta especialment enfront d'unes densitats de quironòmids relativament elevades als mostratges de bentos, tot i veure's, aquestes, parcialment condicionades per algunes emergències prematures de larves. En addició, en gran part d'aquest període l'espècie no explota a l'atzar els recursos tròfics del sistema i pot arribar a seleccionar efemeròpters, quan de fet en disminueix sobtadament la seva abundància en el medi, però també quan es produeixen remarcables davallades en la densitat global d'invertebrats.

Al tram baix del Matarranya, típicament ciprínicola, hom hi observa una clara estratificació d'espècies en sentit vertical, és a dir, respecte a la columna d'aigua, que es correspon també amb una determinada segregació tròfica; aquest diferent ús del microhàbitat fa possible la coexistència de la comunitat en un ambient de recursos espacials limitats (GROSSMAN et al., 1987 a). L'escassa profunditat del riu durant aquest darrer període del nostre estudi i la manca de tolls amb refugis on prioritàriament s'hi alberga la comunitat de ciprínids, probablement vagi restringir la disponibilitat de microhàbitats i es vagin generar un seguit d'interaccions biològiques amb repercussions importants per als peixos bentònics. A les limitacions espacials originades per l'efecte de la sequera, cal afegir la notable disminució en l'abundància de recursos tròfics, anteriorment esmentada.

La quantitat disponible d'un recurs per a un organisme resulta de la interacció entre la productivitat del recurs i la intensitat d'ús per part d'altres

organismes (HESPENHEIDE, 1975). Així, els quironòmids, tot i constituir un recurs relativament abundant en la composició del bentos, probablement no vagin ser disponibles per a l'espècie com a resultat de les interaccions biològiques que es van produir al sistema.

Els nostres resultats suggereixen que, sota la pressió de les limitacions espacials i/o tròfiques, els exemplars joves de *B.fluviatilis* (únics supervivents a l'estiatge de 1984), es van veure desplaçats dels seus microhàbitats habituals i van passar a alimentar-se a les zones marginals del riu, on generalment s'hi concentren densitats més elevades d'efemeròpters. Aquesta hipòtesi concorda amb el comportament dels juvenils durant el període d'estiatge, com serà discutit més endavant, i sorgeix també enfront d'unes condicions similars a les descrites.

Per bé que una disminució de recursos tròfics en el medi no implica necessàriament que s'estableixi un procés de competència (ANGERMEIER, 1982), els baixos nombres de preses als digestius de *B.fluviatilis* suggereixen que la disponibilitat d'invertebrats va ser inferior al seu ús potencial per l'espècie. La competència ha estat definida com aquell conjunt d'interaccions biològiques capaces de reduir la taxa de creixement d'una població (HYSLOP, 1982) o d'afectar el seu èxit reproductiu (ANGERMEIER, 1982). A causa de l'escassa suplència alimentària en aquest darrer període d'estudi (gener-abril de 1985), la fecunditat de *B.fluviatilis* es va veure substancialment reduïda respecte a la del cicle anual precedent i, consegüentment, hom pot pensar en un possible procés de competència.

Segons FINGER (1982), els peixos bentònics es troben oberts a la competència directa per l'espai. Si bé els nostres resultats poden trobar-se parcialment condicionats per la petita mida dels exemplars que integren la població durant aquest darrer període d'estudi, altrament també apunten la

possibilitat que *B.fluviatilis* al riu Matarranya sigui una espècie particularment sensible als processos de competència. Tanmateix, es fa difícil predir si és la competència per l'espai la que secundàriament comporta l'explotació de determinats nínxols tròfics o si contràriament és l'abundància dels recursos alimentaris la que condiciona l'ús del microhàbitat.

El curs baix del riu Matarranya constitueix un ambient fluctuant amb acusats canvis temporals en l'abundància d'invertebrats i això, en certa manera, es reflecteix també en la pròpia impredictibilitat de la dieta de l'espècie segons cicles anuals diferents.

L'estratègia tròfica de *B.fluviatilis* respon a la d'un generalista facultatiu, pel fet de presentar la capacitat de consumir una gran varietat de preses en la mesura que li són disponibles i pel fet de poder restringir el seu nínxol tròfic, quan una presa en particular esdevé prou abundant en un ambient concret. Aquesta estratègia alimentària ha estat descrita per a d'altres espècies de peixos (LOBON-CERVIA & DIEGO, 1988) i probablement sigui avantatjosa en ambients que fluctuen dràsticament (GROSSMAN et al., 1980).

Tendeix a explotar l'invertebrat dominant en l'estructura del bentos fet que, d'altra banda, permet una disminució considerable en la despesa de recerca de l'aliment i una maximització de l'energia neta (MAGALHAES, 1992).

No es pot considerar, doncs, que mostri una veritable selecció pels requeriments alimentaris; es tracta, en tot cas, d'una selecció passiva (ALLEN, 1941) pel fet de trobar-se estretament lligada a l'ús del microhàbitat i al propi comportament tròfic, com també ho assenyala MAITLAND (1965) en un altre microdepredador bentònic. En funció

d'ambdós criteris, hom pot apuntar que es tracta d'una espècie dotada d'una considerable plasticitat ecològica, quan a que presenta la capacitat de modificar els seus microhàbitats segons la seva disponibilitat en el medi (FREEMAN et al., 1990) i pel fet de poder modificar el seu comportament alimentari en funció de l'abundància de recursos.

Quan la quantitat d'aliment disponible és limitada i l'espècie tendeix a ampliar el seu nínxol tròfic (p.e, en períodes de sequera), alguns mecanismes de tipus comportamental aconduïxen a minorar el solapament intraespecífic de dietes. Això es fa més palès durant els períodes d'estiatge, quan es presenten: 1) *Diferències alimentàries condicionades per la talla dels individus* i 2) *Diferències tròfiques intersexuals*.

1) *Diferències alimentàries condicionades per la talla dels individus.*

Diversos autors suggereixen que tals diferències en l'activitat alimentària dels membres d'una població operen en direcció a reduir la competència intraespecífica (HELPMAN, 1978; GROSSMAN et al., 1980).

WICKLER (1957 a), descriu diversos aspectes de l'etologia de *B.fluviatilis* i del comportament territorial dels individus reproductors. D'altra banda, GROSSMAN (1980) menciona que la disponibilitat tròfica d'una espècie concreta pot trobar-se alterada secundàriament per factors comportamentals d'agressió, segons els quals els peixos dominants tenen més possibilitats d'obtenir aliment respecte als subordinats. Aquest tipus d'interaccions socials han estat observades en alguns blènnids marins; al cas concret de *B.pholis* el principal factor que les determina són les diferències en la mida dels peixos, si bé també n'hi poden intervenir d'altres, com ara la disponibilitat tròfica i l'espacial (GIBSON, 1967).

Amb el precedent d'una font limitada de recursos alimentaris, les diferències dietètiques observades entre els joves reclutes i els exemplars adults de *B.fluviatilis*, bé poden atribuir-se a les interaccions socials que s'estableixin entre ambdós col·lectius d'individus o bé, més probablement, al component territorialista dels adults enfront a la presència d'altres espècies de peixos que cohabituen a les mateixes àrees. En aquest sentit, cal esmentar que durant els mesos d'estiatge els reclutes es troben freqüentment desplaçats a les zones laterals del riu juntament amb els juvenils d'altres peixos, bàsicament ciprínids (obs. pers.).

Aquestes àrees marginals es troben dominades per bancs de grava i tenen factors de disponibilitat més elevats d'alguns efemeròpters com ara els leptoflèbids i els bètids, els quals aprofiten sorgències d'aigua més oxigenada procedent del nivell freàtic. Endemés, els exemplars petits de l'espècie sovint poden arrecerar-se als forats verticals que queden entre les peces del substrat (obs. pers.). Els adults en canvi, probablement a causa del seu comportament territorial, s'observen ocupant la llera principal del riu i sota còdols de mida més gran que utilitzen com a refugi. En aquestes àrees més profundes, generalment també s'hi troben densitats més elevades de quironòmids.

En tot cas, no es troben diferències en l'amplitud dels nínxols tròfics i, per tant, contràriament al que ha estat descrit en d'altres espècies de peixos (GROSSMAN et al., 1980; MITTELBACH, 1981; MAGALHAES, 1992), els exemplars de mida més gran no tendeixen al consum d'un rang més ampli de preses.

Les diferències observades, doncs, més aviat responen a l'explotació d'uns nínxols alimentaris relativament diferents i apareixen en determinats moments del cicle estacional marcats per una disponibilitat limitada, tant de recursos espacials com tròfics.

2) *Diferències tròfiques intersexuals*. En aquests mateixos períodes de sequera, endemés, també entre sexes s'observa una tendència a disminuir el solapament de dietes. Així els mascles, potser regits per un comportament més agressiu, ingereixen proporcions superiors de preses nedadores i generalment menys disponibles per a un peix bentònic com *B.fluviatilis*, mancat de bufeta natatòria.

No obstant, el principal mecanisme responsable de segregació tròfica intersexual és el canibalisme parental que, sota els primers efectes de l'estiatge, constitueix una font alternativa de recursos coincidint amb part del període de posta, com es discuteix a continuació.

Alguns blènnids i altres famílies de peixos que tenen cura parental de les postes, ingereixen ous en casos de postes parcialment depredades o deteriorades, amb l'objecte de treure'n els ous infertilitzats o que es troben en mal estat (WICKLER, 1957 a).

En el transcurs d'aquest estudi, es localitzaren les àrees de niuada de *B.fluviatilis* i s'evidencià que una part important de les postes es trobaven parcialment o totalment deteriorades per infeccions fúngiques (el 54% dels nius durant l'estiu del 1984 i més del 60% al de 1985; veure Foto 4 a). En contrast, la totalitat dels ous identificats als digestius eren embrionats i, d'altra banda, no es trobaven infectats per fongs (veure Foto 4 b). Conseqüentment, la pràctica canibalística no sembla respondre ni al propi manteniment de la posta ni tampoc a un comportament defensiu de l'espècie enfront de l'esmentat procés de parasitisme.

El canibalisme és un fenòmen normal en algunes poblacions naturals (FOX, 1975) i ha estat àmpliament citat entre els peixos teleostis (NELSON, 1984). El canibalisme filial, en particular, ha estat descrit a *Blennius pholis* (QASIM, 1956 i 1957) i a *B.incognitus* (GOLDSCHMID & KOTRSCHAL, 1981). D'acord amb aquests mateixos autors, els ous

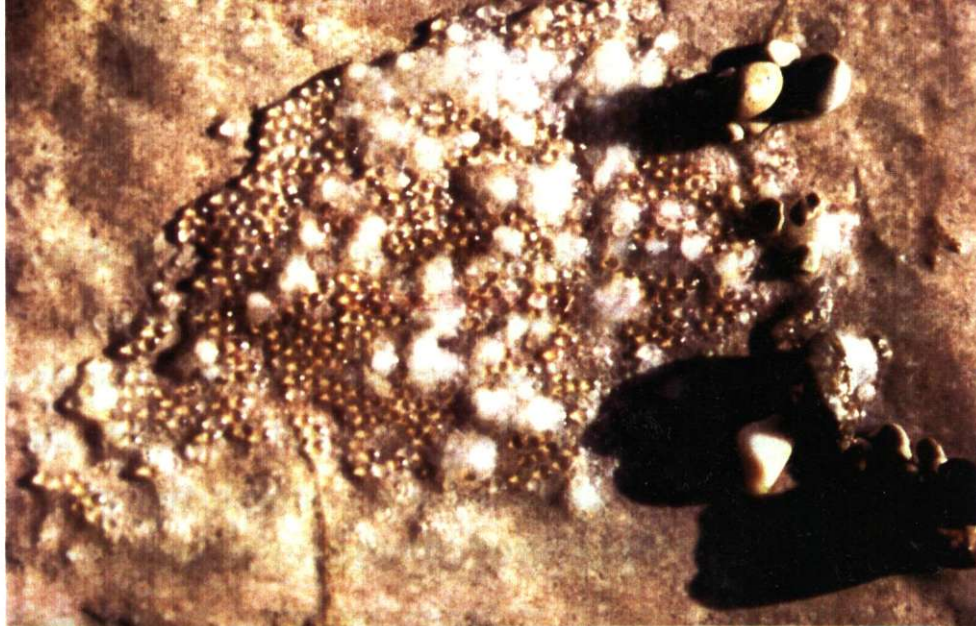


Foto 4 a, b i c. Una posta infectada per fongs (a), una altra en bon estat i amb la major part dels ous embrionats (b) i una de tercera en la que s'hi observen sangoneres (c). Fotografies: Adolf de Sostoa.

ingerits per *B.fluviatilis* pràcticament corresponen a mascles parentals que defensen activament els nius i procedeixen, per tant, de les mateixes postes que són vigilades. Altrament, en cas d'heterocanibalisme, l'ocurrència d'ous als digestius de les femelles reproductores hauria hagut de ser elevada atesa la seva oportunitat d'envair els nius amb tàctiques de festeig, sense ser agredides pels mascles (ROHWER, 1978; MARCONATO & BISAZZA, 1988). El fet que els exemplars immadurs, indistintament del sexe, tampoc no presentin indicis de canibalisme, reforça aquesta mateixa idea i descarta també la possibilitat que els ous ingerits procedixin de postes abandonades pels mascles.

Tot i que diversos autors associen la cura parental amb una reducció de la taxa de canibalisme, sembla ser que les poques oportunitats alimentàries del mascle durant el període de vigilància del niu, constitueixen una de les principals causes del canibalisme filial (ROHWER, 1978; GOLDSCHMID & KOTRSCHAL, 1981; MARCONATO, 1986; BISAZZA & MARCONATO, 1988).

Malgrat tot, segons treballs experimentals de MARCONATO & BISAZZA (1988), quan el mascle parental de *Cottus gobio* abandona el niu llavors les masses d'ous són canibalitzades immediatament pels altres individus; els autors esmenten la possibilitat que el mateix fet pugui desencadenar-se a la naturalesa com a resposta a densitats poblacionals elevades. Aquest mateix comportament també ha estat observat entre exemplars de *B.fluviatilis* mantinguts en captivitat, amb les limitacions que això comporta, indistintament de l'edat o del sexe (obs. pers.). El canibalisme filial evitaria, doncs, el risc d'abandonar la posta en recerca d'aliment i de fer perillar la supervivència del mascle abans de l'eclosió de la niuada (MARCONATO & BISAZZA, 1988).

D'acord amb algun dels seus congèneres marins (*B.pholis*, QASIM 1956 i 1957), a *B.fluviatilis* el consum d'ous se situa principalment a finals del període de reproducció però compta, tanmateix, amb una ocurrència força més elevada (un 30% dels mascles parentals). En canvi, en una espècie d'aigua dolça com *C.gobio*, el canibalisme filial hi té una incidència dramàtica (BISAZZA & MARCONATO, 1988); ja des d'inicis del cicle parental es presenta en un 30% dels individus i progressa considerablement en el transcurs de la fresa, a mida que es deteriora la condició corporal del mascle (MARCONATO, 1986).

A *B.fluviatilis* l'inici del canibalisme coincideix pràcticament amb l'entrada de l'estiatge, quan la disponibilitat tròfica dels mascles es troba doblement afectada per la cura parental i per una baixa densitat de preses en el medi. Si la ingestió d'ous respongués només a les pressions de fam a què es troba sotmès el mascle, podria complir-se la teoria de ROHWER (1978), segons la qual el mascle parental maximitza la seva eficiència ingerint part de la pròpia descendència genètica com una inversió en futures reproduccions. Es a dir, parasitant l'activitat alimentària de què poden gaudir les femelles i garantint la possibilitat de tornar a niar.

GOLDSCHMID & KOTRSCHAL (1981), esmenten que el canibalisme filial de *B.incognitus* ve determinat per les restriccions tròfiques i que pot ser considerat com un mecanisme regulador de la densitat poblacional. Els hàbits canibalístics de *B.fluviatilis* durant part de l'estiatge coincideixen també amb la reclusió d'elevades densitats de peixos en unes mateixes àrees, a causa de l'assecamment parcial del riu. Per bé que en general el canibalisme als peixos es trobi inversament relacionat amb la densitat d'altres recursos alimentaris (SMYLY, 1952; POULSON, 1963; BULKLEY, 1970; CHEVALIER, 1973; FORNEY, 1974; POLIS, 1981),

probablement les deficiències nutritives no sempre constitueixin un factor decisiu a l'hora de desencadenar aquest comportament (SMITH & REAY, 1991). L'efecte d'una densitat poblacional elevada, sovint estretament relacionada amb la limitació dels recursos tròfics, també pot representar en sí mateixa una altra de les causes inductores del canibalisme en peixos entès, en aquest cas, com un mecanisme capaç d'ocasionar canvis ràpids en l'estructura d'edats d'una població, abans que la manca d'algun recurs origini un fort estrès fisiològic (RICKER, 1954; FOX, 1975; SMITH & REAY, 1991).

Malgrat tot, partint d'observacions fetes en captivitat, els hàbits canibalístics de *B. fluviatilis* no només semblen respondre al possible efecte de la densitat poblacional o a la influència de les restriccions tròfiques. A una densitat de 32 indiv./m² semblant a la que es troba a l'àrea de Faió durant l'estiatge (29 indiv./m²), el mascle no consumeix ous de les postes durant el cicle de vigilància del niu. Però també sota el precedent d'una bona suplència alimentària, al final del cicle parental canibalitza els ous abans d'abandonar definitivament les postes i transcorreguts gairebé tres mesos de vigilància sense èxit de desclosa (obs. pers.).

Segons el treball experimental de WICKLER (1957 b), el període d'incubació dels ous dura 14 dies a una temperatura de 20°C i els embrions de *B. fluviatilis* es mostren sensibles a les baixes concentracions d'oxigen. Els llocs de posta d'aquesta espècie tendeixen a establir-se en funció de determinats paràmetres ambientals, entre d'altres la profunditat i probablement la temperatura (FREEMAN et al., 1990), però també n'hi poden haver d'altres que s'hi relacionin, com per exemple la concentració d'oxigen.

Les característiques ambientals del Matarranya durant l'època d'estiatge comporten una dràstica reducció del curs fluvial, que condiciona

el desplaçament d'una part dels peixos durant el cicle parental i que, consegüentment, limita la permanència d'uns llocs de niuada prèviament seleccionats pel mascle. D'altra banda, a les poques àrees que conserven aigua s'hi originen unes condicions ambientals limitants (indicis d'anòxia, elevada temperatura de l'aigua i escassa profunditat del riu), capaces d'impedir la viabilitat de les postes.

El fet que a *B.fluviatilis* el canibalisme no es produeixi durant tot el període de reproducció i que pràcticament coincideixi amb l'entrada de l'estiatge ens suggereix, respectivament, dues possibilitats:

a) *Que acomplert el seu cicle de cura parental, el mascle sempre consumeixi la niuada restant abans d'abandonar-la definitivament.* Un comportament semblant ha estat descrit en diverses famílies de peixos, com ara els gasterostèids (Van den ASSEM, 1967), els cíclids (SCHWANCK, 1986; MROWKA, 1987; LAVERY & KEENLEYSIDE, 1990), els pomacèntrids (OCHI, 1985; PETERSEN & MARCHETTI, 1989; PETERSEN, 1990) i els belòntids (KRAMER, 1973), entre d'altres. Segons ROHWER (1978), el canibalisme filial pot ser més beneficiós al final del període de posta, quan gran part de la niuada ha desclòs i resulta més rentable abandonar la vigilància, cara a una inversió en futures reproduccions.

b) *Que el mascle consumeixi ous de les postes en el propi transcurs de la cura parental.* Es a dir, que ingereixi ous de postes parcialment inviubles quan, transcorregut un període concret de vigilància, no se'n produeixi l'eclosió a causa d'unes condicions ambientals subòptimes. O també, que consumeixi postes senceres i potencialment viables abans d'abandonar-les forçosament, a causa de l'assecamment progressiu d'uns microhàbitats desfavorables que altrament també acabarien comportant el

malguany de la niuada.

Per tant, cal suggerir que els factors ambientals bé podrien assolir certa rellevància dins dels processos desencadenants del canibalisme. El consum de postes que no reeixen a descloure o bé d'aquelles que han de ser abandonades, seria especialment avantatjós en peixos sotmesos a ambients fluctuants com el tram baix del riu Matarranya; és a dir, en sistemes que possiblement no reuneixin sempre unes condicions òptimes com per garantir l'eclosió de la niuada o com per mantenir l'assentament d'uns llocs de posta en el transcurs de la reproducció. Segons DOMINEY & BLUMER (1984), ingerir postes senceres quan finalitza el període de reproducció permet recuperar una part dels recursos invertits i constitueix una bona estratègia per acabar amb la baixa qualitat de la niuada. Però també seria probable que aquest hàbit canibalístic no sempre aparegués coincidint amb l'acabament del cicle reproductor i que pogués produir-se sota l'impacte de determinades condicions ambientals, igualment capaces d'alterar la qualitat de les postes.

En algunes poblacions de *B.incognitus* la taxa de canibalisme varia molt segons la localitat que hom s'atingui a considerar (GOLDSCHMID & KOTRSCHAL, 1981). En d'altres espècies de peixos s'ha descrit que també varia en funció de períodes anuals diferents (FORNEY, 1974). En base als nostres resultats, el canibalisme de *B.fluviatilis* sembla tenir una incidència menor durant el segon cicle reproductiu de l'estudi. Tot i les limitacions que en aquest cas poguessin derivar-se d'una mostra més petita, també cal esmentar que al període de 1985 la captura dels especímens es va efectuar tardanament respecte a l'any anterior, és a dir entre finals de juliol i principis d'agost, quan de fet és més restringida la proporció de mascles que vigilen les postes (obs. pers.). Però també a l'estiu del 1985 es va originar una sequera important, que va resultar en una activitat parental més reduïda

durant l'època de reproducció i en un decaïment del reclutament poblacional (FREEMAN et al., 1990), altrament condicionats per una baixa fecunditat de les femelles (veure Part II: apartat 3.2.4). En tot cas, doncs, la reducció en la taxa de canibalisme observada al cicle anual de 1985 podria associar-se amb una baixa disponibilitat d'ous o, en paraules de FOX (1975), amb una menor disponibilitat de víctimes.

Al marge de si el canibalisme filial és un mecanisme que actua en detriment de la pròpia descendència genètica (ROHWER, 1978) o de si permet recuperar els recursos invertits en niuades perdudes, tant el consum d'ous de les pròpies postes com la cura parental en sí mateixa són factors capaços de minorar el solapament tròfic intraespecífic, intersexual ($\sigma\sigma$ - $\text{♀}\text{♀}$) i intrasexual ($\sigma\sigma$ - $\sigma\sigma$), durant el període de posta. La vigilància del niu restringeix les oportunitats alimentàries del mascle i generalment el condiona a una explotació menys intensa i més heterogènia dels recursos. En concordança amb aquests resultats, els mascles parentals d'altres blènnids redueixen la seva activitat alimentària durant el període de reproducció (GOLDSCHMID & KOTRSCHAL, 1981; MARRARO & NURSALL, 1983). Al seu torn, la cura parental també brinda a les femelles el gaudi d'una disponibilitat tròfica més elevada, coincidint amb una època de considerable desgast fisiològic.

El consum d'efectius de la pròpia espècie confereix avantatges nutritius i proporciona dietes de qualitat prou elevada com per donar un rendiment òptim (MEFFE & CRUMP, 1987; SMITH & REAY, 1991). Els ous de les pròpies postes es presenten, en part de l'estiatge, com una font alternativa de recursos altament nutritiva en vista de les deficiències tròfiques del sistema. Altrament, també és probable que les extremes condicions ambientals que s'hi originen tampoc no garantissin la supervivència dels alevins, en cas de produir-se'n la desclosa. El mascle

aprofitaria, per tant, un recurs al seu abast que no ocasionaria massa alteracions en el reclutament poblacional i que, al capdavant, contribuiria a afavorir la supervivència dels adults.

PART IV: ÚS DE L'HÀBITAT

1.INTRODUCCIÓ

El riu Matarranya és un ambient mediterrani subjecte a extremes fluctuacions en les seves característiques físiques. Les variacions de paràmetres com ara la velocitat del corrent i la profunditat de l'aigua també alteren, en conseqüència, les característiques de l'hàbitat i la seva disponibilitat pels organismes.

Alguns estudis realitzats en diferents trams del mateix riu, posen de manifest que els peixos ocupen un ampli rang de microhàbitats en base als canvis de disponibilitat que s'esdevenen en el medi. En totes aquestes espècies (ciprínids, salmònids i esòcids), la composició del substrat només afecta l'ús del microhàbitat en la mesura que influeix sobre d'altres variables, com ara la profunditat i la velocitat del corrent (GROSSMAN et al., 1987 a i b).

No obstant, el tipus de substrat influeix la selecció de l'hàbitat en alguns peixos bentònics com *Noemacheilus barbatulus* i *Cottus gobio* (WELTON et al., 1983; WELTON et al., 1991) o com *Cottus gulosus* i *Rhinichthys osculus* (BALTZ et al., 1982).

Altres estudis han posat de manifest que algunes espècies de peixos seleccionen el lloc de posta en base a unes característiques ambientals determinades, com ara l'estructura de la vegetació (HAGEN et al., 1972), la velocitat del corrent (TAUTY & GROOT, 1975; WEBSTER & EIRIKSDOTTIR, 1976; BIETZ, 1981), la proximitat dels predadors al refugi (HIXON, 1981), la presència de determinats substrats algals (CLARKE, 1979; FOSTER, 1977) o la composició del substrat (WINN, 1956; HAGELIN & STEFFNER, 1958; COLGAN & EALEY, 1973; BIETZ, 1981).

Segons WICKLER (1957 a), el mascle de *Blennius fluviatilis* construeix el niu sota una pedra. Partint d'aquestes descripcions, hom creu que una de les principals causes que actualment amenacen les poblacions d'aquesta espècie són les alteracions del substrat derivades de l'activitat humana (extraccions d'àrids, regulació dels rius). Tanmateix, encara no han estat descrits els seus requeriments de nidificació.

En aquest estudi utilitzem tècniques d'observació dels peixos sota l'aigua per descriure l'ús del microhàbitat de *B.fluviatilis* al riu Matarranya i quantifiquem, d'altra banda, les característiques del lloc de niuada. A aquests efectes ens proposem d'assolir els següents objectius:

1) Es troba *B.fluviatilis* estadísticament sobrerrepresentada en determinats microhàbitats o ocupa a l'atzar els microhàbitats disponibles?.

2) L'ús d'un microhàbitat concret, es manté al marge de les fluctuacions ambientals que s'esdevinguin en l'ambient?.

3) Afecta l'activitat reproductiva l'ús del microhàbitat, independentment dels canvis que es produeixin en la disponibilitat del microhàbitat?.

4) L'ús del microhàbitat, es troba condicionat per la talla o pel sexe dels exemplars?.

5) Selecciona el mascle de *B.fluviatilis* un lloc de posta en funció d'unes característiques ambientals determinades o aprofita a l'atzar els llocs disponibles en el medi?.

2.MATERIAL I MÈTODES

2.1. ÚS DEL MICROHÀBITAT

L'estudi del microhàbitat de *B.fluviatilis* es va realitzar en una secció de riu de 30 m de longitud, que incloïa una de les seves àrees de nidificació. Les observacions, que s'efectuaren entre abril de 1984 i novembre de 1985, abastaren diferents èpoques de l'any i un dels cicles reproductius de l'espècie. Així, es van poder considerar les possibles variacions en l'ús del microhàbitat tant al llarg de les estacions (primavera, finals d'estiu, tardor i hivern), com durant el període de posta (juny de 1984).

Les mesures es van prendre sota l'aigua, sempre en exemplars que es comportaren normalment i que, per tant, no semblaren afectats per la presència de l'observador. Les variables mesurades en cadascuna de les observacions del microhàbitat ocupat pels peixos, es van establir seguint la metodologia de GROSSMAN & FREEMAN (1987) i van ser les següents:

- 1) Sexe i longitud total de l'exemplar (mm).
- 2) Profunditat de la columna d'aigua (cm).
- 3) Distància del peix al substrat (cm).
- 4) Velocitat del corrent davant del peix (cm/seg), obtinguda per mitjà d'un correntímetre de pressió (March-McBirney).
- 5) Velocitat del corrent promig a un 60% de distància de la profunditat total (de la superfície al substrat).
- 6) Presència i tipus de refugis a un metre de distància a l'entorn del peix; distància del peix al refugi.

7) Composició del substrat, expressada en 7 categories, en una àrea de 400 cm² al voltant del peix, segons estimes visuals.

Aquestes categories, fora dels percentatges corresponents a les algues i la matèria orgànica, es fonamentaren en el diàmetre màxim de les partícules sedimentàries, segons el barem que s'exposa a continuació:

a) Roca amb amagatall o sense (llosa) > 30 cm.

b) Pedra ≤ 30 cm > 2.5 cm.

c) Grava ≤ 2.5 cm > 0.2 cm.

d) Sorra ≤ 0.2 cm.

e) Llim o matèria particulada d'origen inorgànic.

Durant cada període de mostratge (d'1 a 3 dies de durada), es quantificà també la disponibilitat del microhàbitat una vegada finalitzades les observacions dels peixos. A aquests efectes es repetiren algunes de les mesures detallades anteriorment (profunditat, velocitat promig del corrent i composició del substrat), en quadrats escollits a l'atzar dins l'àrea d'estudi. Totes les observacions es van fer en hores de llum.

A fi de realitzar les pertinents anàlisis paramètriques de les dades, les mesures lineals es transformaren en logaritmes naturals i els percentatges en l'arc sinus de l'arrel quadrada.

A partir d'aquí se seguiren procediments separats per a testar: a) Les possibles diferències en l'ús del microhàbitat de *B.fluviatilis* entre els diversos períodes de mostratge i b) Per a determinar si l'espècie aprofita a l'atzar la disponibilitat del microhàbitat en cadascun dels períodes esmentats.

En el primer dels casos s'efectua, per a cada variable, un test de Kruskal-Wallis i s'inclouen, en la resta d'anàlisis, només aquelles que

proporcionen diferències significatives. Per a determinar si el conjunt d'aquestes variables segueix essent estadísticament diferent entre els diversos períodes de mostreig, es realitza una anàlisi multivariant de la variància (MANOVA). En cas de presentar-se'n, s'efectua una anàlisi canònica discriminant (CAD) i així es determina quines de les variables considerades expliquen una part més important de les diferències. En aquest cas, també s'aplica un test de Kruskal-Wallis per saber si les diferències observades se segueixen mantenint dins l'espai canònic i, per tal d'identificar les diferències entre dates, s'aplica un test de Tukey-Kramer de comparacions de rangs múltiples (ZAR, 1984).

Hom segueix el mateix procediment estadístic per a avaluar les diferències en la disponibilitat del microhàbitat al llarg del període d'estudi, és a dir, utilitzant les dades mesurades als quadrats a l'atzar.

Les possibles diferències en l'ús del microhàbitat condicionades per la talla o pel sexe dels exemplars es testen per mitjà d'una anàlisi univariant (Test de Kruskal-Wallis, per a més de dos grups o test de Wilcoxon, per a dos grups) atès que, en cap cas, es trobà més d'una variable que presentés diferències significatives dins d'una donada talla o sexe, en una data determinada.

En el segon dels casos, és a dir, per a avaluar si *B.fluviatilis* usa o no a l'atzar la disponibilitat del microhàbitat en cadascuna de les dates considerades, se segueix la tècnica proposada per GROSSMAN & FREEMAN (1987).

Així, s'efectua una anàlisi de components principals (PCA) sobre les dades de disponibilitat de microhàbitat obtingudes dins d'una mateixa data de mostreig; es conserven els eixos amb valors propis més grans que 1 i que també són significativament més elevats que la resta de components (Test d'esfericitat de Bartlett; PIMENTEL, 1979). Aquests components

representen eixos independents que descriuen models de variació en la disponibilitat del microhàbitat dins l'àrea d'estudi. Es representa la distribució de valors de les mostres de disponibilitat en cada component i es descriuen, així, les abundàncies relatives dels diversos microhàbitats. Semblantment, computem els valors de les observacions de *B.fluviatilis* en cada eix de microhàbitat.

Si l'espècie ocupa el microhàbitat a l'atzar, la seva distribució de valors no ha de diferir significativament de la que segueixen els valors de microhàbitat dins de cada component. Per a testar cadascuna d'aquestes distribucions s'efectua la prova de la ji-quadrat (X^2) i si les diferències són significatives es divideix l'anàlisi per a determinar quines categories de valors contribueixen més a explicar les diferències observades (ZAR, 1984).

Finalment, obtenim les mitjanes dels valors que proporcionen la major part de les diferències, a fi de caracteritzar l'ambient i l'ús que en fa l'espècie.

2.2. SELECCIÓ DEL LLOC DE POSTA

Les observacions dels nius es van fer el 21-22 de juny de 1984 i el 27-28 de juny de 1985. En cada cas se seleccionaren dues seccions de riu, per tal de poder comparar les dades dins d'un mateix període de mostratge.

Al cicle de 1984 les dues seccions prospectades tenien una longitud de 6 m i una amplada màxima que oscil.lava entre els 15 (secció 1) i els 20 m (secció 2).

Al següent període de posta (1985), aquestes seccions s'havien assecat i es van escollir dues noves àrees de mostratge que se situaven, aproximadament, uns 200-300 m riu amunt respecte a les seccions originals. En aquest cas les seccions tenien una longitud i una amplada màxima de

14.5 x 4 m (secció 1) i de 12 x 5 m (secció 2).

Les postes es van localitzar aixecant totes les pedres que excedien uns 15 cm de llargària, atès que rarament s'observaren masses d'ous sota pedres de mida més petita. La majoria de les postes identificades eren vigilades pel mascle.

Les mesures preses en cadascun dels llocs de posta foren les següents:

- 1) Longitud i amplada màxima de la pedra del niu (cm).
- 2) Velocitat promig del corrent (cm/seg).
- 3) Profunditat de la columna d'aigua (cm).
- 4) Composició del substrat en una àrea de 400 cm² a l'entorn del niu.

En cadascuna de les seccions mostrejades la disponibilitat del microhàbitat es quantificà repetint les mateixes mesures en quadrats escollits a l'atzar. En tres de les seccions també es tingué en compte la longitud i amplada màxima de la pedra més gran sempre que, com a mínim la meitat, es trobés inclosa dins dels 400 cm² de cada quadrat a l'atzar.

En tres de les seccions de l'estudi també es van determinar les relacions espacials entre els diversos llocs de posta. A aquests efectes es van mapar les posicions dels nius en un sistema de graella d'1 m x 1 m i es va quantificar si es trobaven distribuïts uniformement o contagiosa, seguint la metodologia d'ELLIOT (1977).

Per saber si *B.fluviatilis* selecciona el lloc de posta s'efectua una anàlisi multivariant de la variància (MANOVA) i es comparen les característiques del microhàbitat als nius amb les dels quadrats escollits a l'atzar, en cadascuna de les seccions mostrejades. Si les diferències són

significatives, es procedeix a identificar quines de les variables mesurades separen millor les dades dels nius de les dels quadrats a l'atzar, mitjançant una anàlisi canònica discriminant (CAD). Totes les anàlisis estadístiques s'han realitzat amb el SAS (1982). Hom pot trobar una informació més detallada de les tècniques emprades a GROSSMAN & FREEMAN (1987) i a GROSSMAN et al. (1987 a).

3.RESULTATS

3.1. ÚS DEL MICROHÀBITAT

Durant els períodes de mostratge (entre abril de 1984 i novembre de 1985) es van obtenir un total de 341 observacions de microhàbitat de *B.fluviatilis*.

L'estudi va incloure una sequera comparativament més remarcable després de l'estiatge dràstic del cicle de 1984, que es va prolongar al següent cicle anual de l'estudi. D'aquí que la densitat d'individus, aparentment també fos més reduïda.

A partir d'aquí, doncs, vam poder examinar l'ús del microhàbitat de *B.fluviatilis* tant a diferents densitats i estructures de talles en la població, com sota l'efecte de diferents condicions ambientals.

3.1.1. Canvis temporals en l'ús i en la disponibilitat del microhàbitat

L'ús del microhàbitat de *B.fluviatilis* difereix entre estacions i anys (MANOVA: $F = 26.10$, $p < 0.001$). L'anàlisi canònica discriminant (CAD) identifica 3 eixos que separen dades o grups de dades (Taula 44). L'eix 1 contrasta una velocitat més elevada del corrent i microhàbitats dominats per pedres amb d'altres de dominats per substrats deposicionals; l'eix 2 es troba correlacionat tant amb la velocitat promig del corrent com amb els percentatges de llim; l'eix 3 contrasta àrees de més profunditat amb d'altres més aviat caracteritzades per la presència d'algues i matèria orgànica.

Semblantment, la disponibilitat del microhàbitat també difereix entre les dates de l'estudi (MANOVA: $F = 13.77$, $p < 0.001$) i, en aquest cas, les dades se separen al llarg de 2 eixos canònics (Taula 44). L'eix 1 es troba correlacionat amb la presència de llim i sorra; en canvi el segon eix contrasta microhàbitats de més velocitat de l'aigua amb d'altres que també tenen més sorra.

Dins d'un mateix mes, les observacions fetes en anys diferents no poden ser agrupades en l'espai canònic (Taula 44). Conseqüentment, no es pot dir que hi hagi una clara tendència estacional ni en l'ús del microhàbitat per part de l'espècie, ni en la seva disponibilitat en el medi.

El primer eix canònic de *B.fluviatilis* indica que l'espècie ocupa microhàbitats més erosionals al novembre de 1985 i més deposicionals tant a l'agost de 1984 com al maig de 1985 (Taula 44). Tanmateix, les posicions de les mostres a l'eix 1 també es corresponen amb diferències en la disponibilitat del microhàbitat, segons es dedueix dels valors de les mitjanes de la velocitat del corrent i de la composició del substrat (Taula 45).

Les diferències corresponents a les característiques del microhàbitat també es fan evidents als dos eixos canònics; per exemple, al novembre de 1985 la disponibilitat es va caracteritzar per proporcions més baixes de substrats deposicionals i per corrents més ràpids. Aquestes característiques també es presenten al desembre de 1984, però en aquest cas es troben combinades amb un elevat percentatge de llim i baixes proporcions de pedres. D'aquí que les dades del desembre de 1984 s'agrupessin amb les de l'agost de 1985 a l'eix 1 de *B.fluviatilis* tot i que, en aquest segon període, tant la velocitat del corrent com la proporció de llim fos nul·la, però també relativament elevat el percentatge de pedres. L'eix 2 de *B.fluviatilis*, en canvi, distingeix l'ús del microhàbitat entre el desembre de 1984 i l'agost de 1985 (Taula 44).

Eixos Variables dels eixos Raó de Test Tests de Tukey-Kramer
 (correlacions entre Variància Kruskal- per a les diferències
 parèntesi) Wallis entre dates

Microhàbitat de Blennius fluviatilis

1	Velocitat corrent (0.69)	5.6	278.8 ***	Nov 85 > Jn, Mg 84 > Des 84, Ag 85 > Mg 85, Ag 84
	% Pedres (0.59)			
	% Sorra (-0.73)			
	% Llim (-0.68)			
	% Algues/m.o (-0.52)			
2	Velocitat corrent (0.70)	3.2	177.1 ***	Des 84 > Jn, Ag, Mg 84 > Mg 85 > Ag 85 / Des 84 > Nov 8 > Ag 85
	% Llim (0.53)			
3	Profunditat (0.68)	1.5	184.7 ***	Nov 85 > Jg 85, Des 84, Jn 84 > Ag 85 > Ag 84 > Mg 84
	% Algues/m.o (-0.56)			

Disponibilitat del microhàbitat

1	% Llim (0.93)	4.1	137.0 ***	Mg 85, Des 84 > Ag, Jn 84 > Nov 85 > Mg 84 > Ag 85
	% Sorra (0.43)			
2	Velocitat corrent (0.71)	1.8	109.1 ***	Jn 84 > Mg 84 > Ag 84, 81, Mg 85 / Des 84, Nov 85 > Ag 84, 85, Mg 85 / / Ag 84 > Ag 85
	% Sorra (-0.55)			

Taula 44. Diferències temporals en l'ús i la disponibilitat de microhàbitat. Es proporcionen els valors per a aquelles variables que tenen coeficients de correlació superiors a 0.4 i les raons de variàncies obtingudes per a cada eix canònic. Sobre tot el rang de les dades, hom aplica els tests de Kruskal-Wallis per tal d'identificar diferències entre parelles de dades (***) $p < 0.001$.

ANY 1984

ANY 1985

Variable	ANY 1984				ANY 1985				
	Maig	Juny	Agost	Desembre	Maig	Agost	Novembre	Agost	Novembre
Profunditat (cm)	16 (9)	20 (9)	18 (10)	31 (15)	39 (20)	21 (15)	49 (14)	21 (15)	49 (14)
Velocitat corrent (cm/s)	5 (5)	6 (6)	< 1 (1)	8 (6)	< 1 (1)	0 (0)	17 (11)	0 (0)	17 (11)
% Roques (sense amag.)	0 (0)	< 1 (4)	< 1 (3)	0 (0)	0 (0)	6 (21)	0 (0)	6 (21)	0 (0)
% Roques (amb amag.)	0 (0)	0 (0)	3 (10)	7 (15)	6 (14)	8 (19)	12 (31)	8 (19)	12 (31)
% Pedres	36 (14)	48 (11)	11 (11)	21 (20)	41 (19)	42 (26)	32 (32)	42 (26)	32 (32)
% Grava	32 (14)	28 (8)	36 (22)	46 (24)	14 (8)	20 (17)	42 (36)	20 (17)	42 (36)
% Sorra	0 (0)	< 1 (< 1)	11 (6)	8 (7)	6 (6)	11 (20)	2 (2)	11 (20)	2 (2)
% Llim	< 1 (3)	13 (9)	10 (7)	12 (8)	17 (7)	0 (0)	< 1 (< 1)	0 (0)	< 1 (< 1)
% Algues/m.orgànica	31 (19)	11 (9)	27 (19)	7 (3)	15 (16)	13 (10)	13 (27)	13 (10)	13 (27)
Nº de mostres	50	35	24	20	20	20	10	20	10

Taula 45. Disponibilitat del microhàbitat en cada període de mostreig (s'indiquen les mitjanes i les desviacions típiques -entre parèntesi-).

El tercer eix de *B.fluviatilis* separa les dades en base als valors de profunditat i a les proporcions d'algues-m.orgànica del substrat (Taula 44). Novament, les distribucions de les mostres en aquest eix es corresponen amb les profunditats mitjanes de les dades del microhàbitat disponible (Taula 45). Generalment, la presència d'algues i m.orgànica als microhàbitats ocupats pels peixos també es correlaciona amb la seva disponibilitat, llevat d'un dels casos. Així, al novembre de 1985 els peixos es trobaven en llocs subrepresentats en algues i m.orgànica (5%) respecte al maig de 1985 (19%) i, en contrast, les mitjanes corresponents per a les mostres de disponibilitat pràcticament no diferien entre elles (13 i 15%, respectivament).

En resum, hom pot concloure que *B.fluviatilis* ocupa microhàbitats estadísticament diferents al llarg de l'estudi i que aquests canvis temporals usualment poden atribuir-se a diferències en la disponibilitat. Conseqüentment, no hi ha evidències que l'espècie variï estacionalment el seu microhàbitat, independentment dels canvis que es produeixen en la disponibilitat del medi.

3.1.2. Ús del microhàbitat

Les anàlisis de components principals de les dades de disponibilitat del microhàbitat (PCA), donen entre 2 i 3 components en cadascun dels períodes estudiats que, en cada cas, expliquen un 68-91% de la variància de les mostres (un 76% com a terme mig). Un dels dos primers components de cada anàlisi, generalment descriu un tipus de microhàbitats caracteritzats per la seva poca fondària, amb substrats de grava i sorra o llim i algues-m.orgànica, respecte a un tipus de microhàbitats més profunds, aquests caracteritzats per corrents més ràpids i substrats més gruixuts. La resta de

components sol descriure diferents tipus de substrats, com els que resulten de comparar uns microhàbitats amb més quantitats d'algues-m.orgànica amb d'altres de més aviat dominats per pedres o grava.

En cadascun dels períodes d'estudi *B.fluviatilis* no utilitza a l'atzar el seu microhàbitat (Taula 46). Els exemplars es troben sobrerrepresentats en microhàbitats més profunds, usualment acompanyats per substrats de pedres i grava, així com en aquells que tenen un corrent més ràpid, llevat dels casos en què l'aigua es troba pràcticament estancada.

Aquest model global només presenta dues excepcions. La primera coincideix amb l'agost de 1984, quan els peixos estan sobrerrepresentats en àrees més fondes però en substrats dominats per algues-m.orgànica, més aviat propis de llocs amb poca fondària (Taula 46). En canvi, durant aquest mateix període, els peixos estan subrepresentats en microhàbitats dominats per roques (amb amagatalls) i pedres, quan de fet aquestes àrees també són les menys fondes.

La segona excepció es presenta al maig de 1985, quan els exemplars es troben en llocs de profunditat moderada i dominats per pedres però en canvi no ocupen, majoritàriament, les àrees que disposen d'una profunditat més elevada, les quals també tendeixen a presentar roques (amb amagatalls).

En general, la profunditat i la velocitat del corrent semblen ser les variables que més influeixen l'ús del microhàbitat de *B.fluviatilis*. Independentment d'aquestes, la composició del substrat no afecta de manera consistent l'ús del microhàbitat per part d'aquesta espècie.

3.1.3. Ús del microhàbitat condicionat per la talla i pel sexe dels exemplars

D'entre els 57 tests realitzats, només en 8 dels casos es troben diferències significatives i en 3 el nivell de significació és del 0.05. Usualment, són poques les diferències en l'ús del microhàbitat condicionades per la talla dels exemplars.

Pel que fa a les comparacions entre sexes, el nombre d'exemplars identificats en les observacions només fou suficient al juny de 1984 i als mesos d'agost dels dos anys de l'estudi. D'entre els 28 tests efectuats, només en 3 dels casos es presenten diferències significatives i, consegüentment, hom pot generalitzar que ambdós sexes ocupen, a la pràctica, uns microhàbitats indistingibles.

Període mostratge	N	PC	% Var. expl.	Ji-quadrat (g.l.l.)	N	Característiques del microhàbitat als llocs seleccionats per <u>BleNNius fluviatilis</u>	
1984							
Maig	49	1	37	13.90 (6)*	16	0	† Pedres (47%) i grava (34%)
		2	23	70.01 (7)***	44	0	† Profunditat (22 cm); † Corrent (13 cm/s); † Llim (0%)
		3	17	42.19 (5)***	27	0	† Corrent (15 cm/s); † Llim (< 1%)
Juny	62	1	45	59.34 (5)***	60	0	† Profunditat (28 cm); † Corrent (10 cm/s); † Pedres (62%) i grava (26%)
		2	16	264.95 (7)***	23	0	† Profunditat (30 cm); † grava (16%), algues-m.o (8%) i sorra (0%)
		3	14	13.65 (5)*	8	0	† Algues-m.o (1%) i lloses (0%)
Agost	98	1	34	90.48 (6)***	84	0	† Profunditat (29 cm); † Corrent (2 cm/s); † Algues-m.o (37%)
		2	18	39.49 (8)***	13	0	† Profunditat (30 cm); † Pedres (5 %) i roques (2%)
		2	18	39.49 (8)***	1	U	† Profunditat (18 cm); † Roques (53%)
		3	18	157.35 (7)***	86	0	† Algues-m.o (32%); † Pedres (18%); † Roques (6%)
Desembre	34	1	41	56.26 (6)***	30	0	† Profunditat (37 cm); † Corrent (11 cm/s); † Pedres (42 %)
		2	24	42.39 (7)***	20	0	† Profunditat (37 cm); † Grava (26%); † algues-m.o (9%) i llim (6%)
1985							
Maig	40	1	43	29.67 (5)***	23	0	† Pedres (45%)
		2	25	25.88 (6)***	24	0	† Profunditat (28 cm); † Corrent (< 1cm/s); † Algues-m.o (18 %); † Roques (< 1%)
Agost	47	1	33	95.13 (7)***	41	0	† Profunditat (25 cm); † Grava (23 %); † Roques (< 1%) i sorra (< 1%)
		2	25	32.21 (7)***	34	0	† Pedres (67%)
		3	16	134.42 (6)***	35	0	Sense lloses, roques o sorra
Novembre	11	1	44	10.82 (4)*	6	0	† Profunditat (55 cm); † Corrent (12 cm/s); † Pedres (47%)
		2	24	8.09 (3)*	0	U	† Grava (66%) {Només valors de disponibilitat; no hi havia dades de peixos}

Taula 46. Tests de selecció del microhàbitat de *B. fluviatilis*. Amb les dades de disponibilitat del microhàbitat s'obtenen les anàlisis de components principals (PC), i amb les proves de la ji-quadrat es comparen les distribucions de les dades entre els microhàbitats ocupats pels peixos i els mostrejats a l'atzar. Es detallen també les característiques dels microhàbitats seleccionats per l'espècie, basades en els valors de les mitjanes d'aquelles variables amb coeficient de correlació superior a 0.4, sobre cada eix particular (N = n^o d'observacions dels peixos per a cada període de mostratge; % Var. expl. = percentatge de variància explicada; N' = n^o de peixos que seleccionen l'hàbitat; O-U = Sobrerepresentats o subrepresentats en l'hàbitat, respectivament).

3.2. SELECCIÓ DEL LLOC DE POSTA

Es van estudiar un total de 88 nius actius durant el cicle de posta de 1984, 43 dels quals pertanyien a la secció 1 (84-1) i 45 a la secció 2 (84-2).

A resultes de la sequera que va caracteritzar el període de 1985, durant el cicle de posta d'aquest any l'activitat als nius va ser més reduïda. En aquest cas només es van poder identificar 9 nius actius a la secció 1 (85-1) i 16 a la segona (85-2). La resta de nius es trobava afectada per infeccions fúngiques (un 60% de les postes) i no es van incloure en les anàlisis.

Durant el període de 1985, la disponibilitat del microhàbitat també fou notablement diferent i generalment es va trobar marcada per una baixa velocitat del corrent (Taula 47).

En les 4 seccions considerades, les característiques dels nius diferiren significativament de les mesures als quadrats a l'atzar (MANOVA, Taula 48).

L'anàlisi canònica discriminant (CAD), identifica quines variables ambientals discriminen millor entre les dades dels nius i les de disponibilitat del microhàbitat (Taula 48). Els nius solen establir-se sota una pedra de mida gran (seccions 84-2, 85-1 i 85-2) i en àrees caracteritzades per substrats més gruixuts dels que solen trobar-se als quadrats mostrejats a l'atzar. Aquests substrats generalment es caracteritzen per tenir unes proporcions més elevades de pedres o roques (amb amagatalls), així com per presentar baixos percentatges de grava o sorra (seccions 84-1, 84-2 i 85-1).

Altrament, la velocitat promig del corrent també contribueix a discriminar entre les dades dels nius i les de disponibilitat durant el període de 1985, atès que el valor d'aquesta variable fou pràcticament nul als llocs

de posta i no sempre ho fou als quadrats escollits a l'atzar.

Només en dues de les seccions estudiades, els nius tendiren a situar-se en àrees relativament més profundes de les disponibles en l'hàbitat (84-1 i 85-1). Aquest resultat reflecteix, en part, diferències en la disponibilitat del microhàbitat. De fet, la secció 85-2 tenia menys fondària que les seccions 84-1 i 85-1 (ANOVA: $F = 5.14$, $p = 0.003$) i tenia un rang inferior de profunditats disponibles (test de comparació múltiple de les variàncies, $p < 0.05$). En contrast, les mitjanes i les variàncies de les profunditats disponibles no diferien significativament entre aquestes tres seccions (84-1, 84-2 i 85-1). Conseqüentment, la poca importància de la profunditat als nius de la secció 84-2 probablement representi una diferència en l'elecció del lloc de niuada entre àrees d'estudi.

Les distribucions espacials entre els nius no segueixen un model uniforme o a l'atzar, si més no pel que fa a les dues seccions corresponents al període de 1984. Tanmateix, al cas de la secció 84-1 el nivell de significació de la prova només és de 0.1 (84-1: $X^2 = 5.74$, 2 g.ll., $0.05 < p < 0.1$; 84-2: $X^2 = 11.58$, 1 g.ll., $p < 0.005$). A més, en aquests casos les variàncies de mostratge excedeixen la densitat mitjana en ambdues seccions i, per tant, hom pot dir que els nius tendeixen a agrupar-se (ELLIOT, 1977; $s^2: X = 0.679 : 0.478$ i $0.606 : 0.375$, per a les seccions 84-1 i 84-2 respectivament).

Durant el període de posta de 1985 els nius només es van mapar a la segona secció. En aquest cas es va trobar que la distribució dels nius era uniforme (85-2: $X^2 = 2.26$, 2 g.ll., $p > 0.25$).

Variable	ANY 1984				ANY 1985			
	SECCIO 1		SECCIO 2		SECCIO 1		SECCIO 2	
	Quadrats atzar	Nius	Quadrats atzar	Nius	Quadrats atzar	Nius	Quadrats atzar	Nius
Profunditat (cm)	12 (5)	16 (3)	9 (5)	10 (4)	14 (7)	26 (4)	5 (2)	6 (2)
Velocitat promig corrent (cm/s)	13 (7)	10 (4)	13 (10)	11 (7)	1 (1)	0 (0)	3 (4)	0 (0)
% Roques (sense amagatalls)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4 (11)	0 (0)	0 (0)
% Roques (amb amagatalls)	1 (5)	2 (13)	5 (16)	8 (26)	0 (0)	13 (19)	0 (0)	0 (0)
% Pedres	45 (10)	61 (14)	49 (16)	70 (22)	20 (20)	47 (16)	49 (17)	48 (20)
% Grava	36 (11)	18 (7)	33 (10)	14 (7)	50 (31)	16 (7)	14 (4)	11 (7)
% Sorra	0 (0)	0 (1)	3 (5)	0 (1)	9 (7)	5 (4)	6 (5)	6 (4)
% Llim	3 (3)	3 (2)	3 (4)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
% Algues-m.o	15 (12)	16 (6)	7 (6)	6 (3)	20 (23)	15 (7)	31 (18)	36 (19)
Longitud pedra (niu) més gran (cm)	-	17 (5)	9 (5)	19 (6)	7 (3)	25 (11)	13 (4)	18 (6)
Amplada pedra (niu) més gran (cm)	-	12 (3)	7 (4)	13 (4)	4 (2)	18 (7)	8 (3)	12 (3)
Nº de mostres (nius)	20	43	20	45	10	9	10	16

Taula 47. Dades del microhàbitat als quadrats mesurats a l'atzar i als llocs de posta (nius), a les quatre seccions de riu mostrejades durant els mesos de juny dels anys 1984 i 1985. En cada cas es proporcionen les mitjanes i les desviacions típiques (entre parèntesi).

1984

1985

Var'able	1984		1985	
	SECCIO 1	SECCIO 2	SECCIO 1	SECCIO 2
Profunditat	0.62		0.71	
Velocitat promig del corrent			-0.43	-0.77
% Roques (amb amagatalls)			0.48	
% Pedres	0.56	0.42	0.66	
% Grava	-0.83	-0.78	-0.64	
% Sorra		-0.59	-0.42	
Longitud de la pedra (niu) més gran	-	0.87	0.93	0.55
Amplada de la pedra (niu) més gran		0.87	0.93	0.64
MANOVA, F	9.85***	11.56***	7.92***	6.24***
CAD Raó de variància	1.50***	2.10	9.90	2.90

Taula 48. Coeficients de correlació entre les variables originals i els eixos canònics de l'anàlisi canònica discriminant (CAD) dels llocs de posta i les dades de disponibilitat del m'cr hàbitat (només s'indiquen les superiors a 0.4). També es proporcionen els valors de les anàlisis multivariants de la variància efectuades entre les dades dels nius i les dels quadrats a l'atzar (MANOVA), així com les raons de variància dels CAD_s. A la secció 84-1 no es van mesurar les dimensions dels nius.

4.DISCUSSIÓ

La persistència de *B.fluviatilis* en un ambient temporalment variable com el tram baix del riu Matarranya, no sembla dependre de l'ús d'un microhàbitat particular. L'espècie ocupa diferents microhàbitats al llarg del cicle estacional, principalment en resposta als canvis que es produeixen en la mateixa disponibilitat del medi.

Aquest model concorda amb l'observat en d'altres espècies de peixos que habiten al mateix riu (GROSSMAN et al., 1987 a i b). De fet, en un ambient extremament fluctuant com el Matarranya, difícilment s'hi trobin hàbitats o refugis estables, si més no respecte a les variables que han estat considerades en aquest treball.

D'altra banda és probable que *B.fluviatilis* sigui una espècie tolerant a un rang força ampli de condicions físiques, una particularitat pròpia també d'aquells blènnids marins adaptats a viure en ambients extremament variables, com ho són les zones intermareals (GIBSON, 1982).

Malgrat tot, les sequeres prolongades, com ara la que va prevaler durant el segon cicle anual d'aquest estudi, poden condicionar l'èxit reproductiu de l'espècie i revertir en elevades mortalitats d'individus (veure Part II). Per bé que *B.fluviatilis* no sigui un especialista pel que fa a l'ús del microhàbitat, tant la supervivència dels individus com els esdeveniments reproductius no poden considerar-se independents de les condicions ambientals que caracteritzen la disponibilitat del microhàbitat. D'aquí que, en base a les nostres observacions, l'espècie mai no exhibeixi un ús del microhàbitat a l'atzar.

Examinat en relació a les dades de disponibilitat, el microhàbitat de *B.fluviatilis* és estacionalment variable però també es troba marcat per unes

característiques concretes. Es a dir, d'una banda l'espècie mostra la capacitat d'ocupar una extensa gamma de microhàbitats en funció dels canvis temporals que es produeixen en la disponibilitat. De l'altra, dins de cada període concret tendeix a trobar-se sobrerrepresentada en àrees de corrents més ràpids i en substrats dominats per pedres i grava.

Aquest model general, no obstant, presenta dues excepcions: 1) A l'agost de 1984, quan els exemplars ocupaven preferentment substrats coberts d'algues-matèria orgànica i 2) al maig de 1985, quan els especimens prioritàriament s'observaren en àrees de profunditat moderada, però no pas en les més fondes disponibles.

1) En el primer dels casos, les observacions del microhàbitat es van fer en una localitat diferent. En aquesta localitat la profunditat de l'aigua es trobava positivament associada als substrats d'algues-matèria orgànica i negativament associada als de pedres i grava. En canvi, a la localitat considerada durant la resta de períodes, la profunditat de l'aigua i el percentatge de pedres bé es trobaven positivament correlacionats o bé no mantenien cap relació amb els components de l'hàbitat.

Els nostres resultats suggereixen que, durant les extremes condicions ambientals de l'estiatge i enfront a la manca de circulació de l'aigua, l'espècie prefereix ocupar els microhàbitats més fondos disponibles al marge de quina sigui la composició del substrat. Probablement aquesta preferència respongui a d'altres variables que també puguin influir el microhàbitat de *B.fluviatilis*, com ara la temperatura. En aquest sentit, cal esmentar que durant el període d'estiatge als llocs més profunds la temperatura de l'aigua pot disminuir entre 2-4°C, a causa de la influència d'alguns corrents subsuperficials.

2) En el segon dels casos, és a dir, durant el maig de 1985, les observacions coincideixen amb el cicle reproductiu de l'espècie. Al maig d'aquest segon any, quan els exemplars no ocupen les àrees més fondes disponibles, l'increment de profunditat es correlaciona positivament amb les proporcions de roques (amb amagatalls) i negativament amb les quantitats de pedres i grava.

Partint dels nostres resultats, durant l'època de niuada la presència de pedres influeix més la selecció de l'hàbitat que no pas la profunditat relativa.

La composició del substrat és el principal factor que determina l'hàbitat reproductiu de *B.fluviatilis*. Les observacions fetes als nius evidencien que l'espècie no aprofita a l'atzar els llocs de posta i que selecciona àrees dominades per pedres, acompanyades de quantitats menys importants de grava o sorra.

La composició del substrat afecta l'elecció del lloc de posta en d'altres peixos bentònics marins i d'aigua dolça (WINN, 1956; MARLIAVE, 1975).

A *B.fluviatilis* el primer factor que intervé en la selecció del niu és la presència d'una pedra de dimensions relativament grans. Semblantment, alguns blènnids marins estableixen els nius en cavitats, bé sobre substrats sòlids o en tubs de gasteròpodes (STEPHENS et al., 1970; ZANDER, 1980; KOTRSCHAL & GOLDSCHMID, 1981). D'altres prefereixen niar en closques d'ostres abandonades (CRABTREE & MIDDAGH, 1982) o en cavitats d'esponges (BREder, 1939).

La profunditat va ser un altre dels factors importants en l'elecció del lloc de posta, però només en dues de les tres seccions estudiades. No obstant, les tres àrees disposaven d'una profunditat semblant i eren

relativament pròximes entre elles (uns 20 m). Probablement es vagi donar la coincidència que les pedres de mida més apropiada per a construir el niu, es trobessin també associades a hàbitats més fondos. D'altra banda, l'elecció del lloc de posta també pot trobar-se influïda per d'altres variables ambientals, que poden ser més importants que la profunditat relativa de l'aigua (p.e., per la temperatura o per la concentració d'oxigen).

L'agregació de nius observada en les dues seccions de l'estudi l'any 1984, pot respondre a la pròpia heterogeneïtat de l'hàbitat o a l'atracció social entre els mascles. En aquest sentit, BIETZ (1981) suggereix que als mascles de *Lepomis megalotis* aquesta atracció social és un factor important en la selecció del niu.

Tanmateix, l'agregació de nius també pot produir-se si el factor dominant que afecta la selecció del lloc de posta és la presència d'una pedra gran i si aquestes no es distribueixen de manera uniforme en el medi. En aquest sentit, l'heterogeneïtat del substrat és una de les característiques comunes del riu Matarranya, el qual tendeix a dividir-se en unes àrees deposicionals i en unes altres de més erosionals. A més, hi poden intervenir d'altres factors com ara la temperatura de l'aigua; així en una de les estacions de mostratge (84-2) els nius es trobaven agrupats en una zona que rebia corrent subsuperficial.

Durant el període de reproducció són poques les diferències de microhàbitat entre ambdós sexes, quan de fet els mascles s'observen defensant el territori (juny de 1984). Aquestes similituds suggereixen que la territorialitat del mascle no afecta gaire l'ús individual del microhàbitat si bé, d'altra banda, l'activitat reproductiva pugui canviar les relacions espacials que s'estableixen entre els individus. Així, per exemple, durant el període de posta (juny de 1984) els mascles s'enfronten amb la resta d'individus i en canvi, quan no són defensant la niuada (agost de 1984),

poden trobar-se junts sota un mateix refugi. Per norma general la mida dels individus tampoc no afecta marcadament l'ús del microhàbitat.

Hom pot dir que al riu Matarranya *B.fluviatilis* habitualment no sembla trobar-se massa condicionat per l'hàbitat i que, en conseqüència, aquest recurs en principi no és limitant atès que: 1) Els exemplars tendeixen a ocupar microhàbitats semblants, independentment de la seva talla i 2) Inclús quan la població es troba reduïda (novembre de 1985), els individus tendeixen a explotar una extensa varietat de microhàbitats disponibles.

1) En el primer dels casos, no tenim evidències que els exemplars grans monopolitzin àrees de més profunditat o de corrent més ràpid, fins i tot durant el període d'estiatge. Si el microhàbitat fos un recurs limitant per l'espècie, probablement els de mida més petita en principi menys competitius, s'haurien hagut de trobar en hàbitats menys favorables.

Malgrat tot, el rang de talles considerat en aquesta part de la memòria, pràcticament només va incloure exemplars adults. Alguns dels aspectes tractats en d'altres apartats suggereixen que, durant els períodes de sequera, els exemplars immadurs de *B.fluviatilis* poden veure's desplaçats a uns microhàbitats possiblement menys favorables, concretament a les zones marginals del riu, juntament amb els juvenils d'altres espècies de peixos. D'acord amb aquestes prediccions, GROSSMAN et al. (1987 a) troba que els exemplars petits de la majoria de ciprínids que viuen al curs baix del Matarranya, també tendeixen a ocupar zones properes al substrat, poc fondes i amb quantitats elevades de grava.

Al cas de *B.fluviatilis* s'ha d'esmentar que la persistència dels adults en microhàbitats semblants, independentment de la talla, pot trobar-se fortament influïda pel seu component territorialista.

2) El fet que a baixes densitats poblacionals l'espècie segueixi ocupant un rang ampli de microhàbitats, també és indicatiu que les observacions fetes en períodes de condicions ambientals menys favorables no resulten de les limitacions imposades per l'hàbitat. En aquest sentit, hom també recalca que les preferències de microhàbitat sofreixen variacions acusades a nivell individual, com també ha estat descrit en d'altres espècies de peixos (MAGURRAN, 1986).

La rabosa de riu és una espècie capaç de tolerar un ampli espectre de condicions ambientals diferents, com molts altres blènnids (STEPHENS et al., 1970; GIBSON, 1972; GREENFIELD & JOHNSON, 1981). Tanmateix, alguns dels blènnids marins exhibeixen hàbitats específics, sobretot quan es troben sotmesos als efectes d'una competència interespecífica (STEPHENS et al., 1970; ZANDER, 1980; GREENFIELD & GREENFIELD, 1982). Algunes de les espècies pròpies de l'Amèrica Central també poden explotar un ampli rang de profunditats i d'hàbitats, enfront a d'altres que es troben més restringides a uns substrats o a uns hàbitats més concrets (GREENFIELD & JOHNSON, 1981).

En alguns casos, el rang d'hàbitats que pot ocupar una espècie només ve determinat per un o dos factors. Així, la cobertura vegetal sovint és d'importància per als peixos que habiten a la zona intermareal (GIBSON, 1982). Semblantment, hi ha espècies com *Paraclinus fasciatus*, que és capaç de tolerar una extensa varietat de condicions físiques i químiques però que, d'altra banda, només habita sobre masses d'un tipus determinat d'algues vermelles les quals, al seu torn, el proveeixen d'una millor disponibilitat de preses (STONER & LIVINGSTON, 1980).

En un ambient fluctuant com el riu Matarranya, els principals factors que determinen l'ús de microhàbitat de *B.fluviatilis* són la profunditat de

l'aigua i substrats adequats tant per proveir de refugis, com per poder establir el lloc de niuada.

Aspectes com la cura parental, els mecanismes d'aparellament, la territorialitat i l'elecció dels llocs de posta, evolucionen en base a la necessitat d'optimitzar la fecunditat de les femelles (RIDLEY, 1978) i reflecteixen, en certa manera, les pressions ambientals i biològiques que fan perillar la descendència (BAYLIS, 1981 i BLUMER, 1979). Aquestes tàctiques proveeixen d'una certa flexibilitat comportamental, capaç d'oferir a l'individu l'habilitat de respondre amb efectivitat als canvis ambientals (POTTS, 1984).

CONCLUSIONS

1) El tram inferior del riu Matarranya es troba sotmès al règim de precipitacions de la conca i sofreix marcades variacions temporals en:

a) La composició qualitativa del bentos i l'abundància dels recursos alimentaris.

b) En les característiques de l'hàbitat i en la seva disponibilitat pels peixos.

2) El règim ambiental propi d'aquest sistema, pot esquematitzar-se en sequeres estivals dràstiques i en riuades a la primavera que poden ser torrencials durant la tardor. L'impacte d'aquestes condicions li suposen a *Blennius fluviatilis*:

a) Una interrupció del creixement i una pèrdua considerable de la condició física durant els mesos d'estiatge capaç de provocar, al cas dels adults, una manca de recuperació després de l'esdeveniment reproductiu.

b) Alteracions importants en la producció anual d'ous, condicionades per les fluctuacions periòdiques que es produeixen en la disponibilitat tròfica del medi.

c) Una mortalitat parental elevada i als estadis juvenils extremament variable.

3) Per les seves característiques biològiques i ecològiques, *Blennius fluviatilis* es manifesta com una espècie plàstica i ben adaptada a la típica impredictibilitat ambiental dels rius mediterranis, atès que:

a) Presenta l'opció d'un creixement bé tardorenc o primaveral capaç de proporcionar, als individus joves nascuts durant l'estiu, la longitud adequada com per poder assolir la maduresa sexual a una edat primerenca, àdhuc en anys marcats per alguns períodes de sequera o per riuades catastròfiques.

b) Compta amb una inversió reproductiva i una fecunditat elevades, que poden trobar-se sotmeses a variacions en funció de l'aportament energètic tròfic per part de les femelles i que, per tant, poden evitar una malversació d'energia necessària per al manteniment somàtic.

c) Les femelles efectuen postes fraccionades per un període més o menys dilatat de temps i la progènie pot sobreviure millor, en conseqüència, a alguna de les diferents condicions ambientals que puguin produir-se durant la primavera i l'estiu.

d) Presenta una reproducció alternada entre la primavera i l'estiu quan poden originar-se, respectivament, algunes riuades i sequeres extremes. Una estratègia com aquesta contribueix a garantir una població mínima de reclutes ja que, malgrat la impredictibilitat del sistema, per norma general els casos extrems d'ambdós successos ambientals tampoc no tendiran a produir-se dins d'un mateix cicle de posta. La reproducció de primavera, pròpia dels individus d'edat més gran, incrementa l'èxit de desclosa de les postes i afavoreix la supervivència de les larves. La reproducció d'estiu, característica dels efectius joves, no ofereix tantes garanties de supervivència per a la progènie però altrament es veu compensada per una fecunditat poblacional més elevada.

e) La seva estratègia tròfica respon a la d'un generalista facultatiu. Té l'aptitud de consumir una gran varietat de preses en la mesura que li són disponibles i la facultat de restringir el seu nínxol tròfic, quan una presa en particular esdevé prou abundant en un ambient concret.

f) Quan la quantitat d'aliment disponible és limitada, l'espècie amplia el seu nínxol tròfic i alguns mecanismes de tipus comportamental aconduïxen a minorar el solapament intraespecífic de dietes.

g) La cura parental de les postes restringeix les oportunitats alimentàries del mascle durant el període de fresa. Sota els primers efectes de l'estiatge, coincidint també amb el final del cicle reproductor, el canibalisme filial de les postes es presenta com una font alternativa de recursos i constitueix el principal mecanisme responsable de segregació tròfica intraespecífica.

h) *Blennius fluviatilis* té la capacitat d'ocupar una extensa gamma de microhàbitats en resposta als canvis temporals que se'n produeixen en la disponibilitat. Tanmateix, mai no exhibeix un ús del microhàbitat a l'atzar i generalment tendeix a seleccionar àrees de més corrent i de més profunditat les quals, al seu torn, solen trobar-se caracteritzades per tenir substrats de pedres i grava.

i) El mascle selecciona, com a lloc de posta, una pedra de dimensions relativament grans, acompanyada de quantitats menys importants de grava o sorra.

4) Els factors ambientals bé podrien assolir certa rellevància dins dels processos desencadenants del canibalisme filial de les postes. El consum de niuades que no reeixen a descloure o bé d'aquelles que han d'abandonar-se sota la influència d'unes característiques ambientals subòptimes, seria

especialment avantatjós en peixos sotmesos a sistemes fluctuants. Es a dir, en ambients que no sempre mantinguin unes condicions físiques i químiques estables com per assegurar l'eclosió dels ous, o bé en sistemes que en el curs de la reproducció no sempre garanteixin l'assentament permanent d'uns llocs de posta, prèviament seleccionats pel mascle.

BIBLIOGRAFIA

- ABEL, E.F. 1964. Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canevae* Vinc. und *B.inaequalis* C.V.. *Z. Tierpsychol.*, 21: 205-222.
- ALBUQUERQUE, R.M. 1954-1956. Peixes de Portugal e Ilhas adjacentes. Chaves para a sua determinação. *Port. Acta Biol.*, (B) 5: 1164.
- ALLAN, D. 1978. Diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in an alpine stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 2045-2050.
- ALLAN, D. 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 184-192.
- ALLARDI, J. & KEITH, P. 1991. Atlas préliminaire des poissons d'eau douce de France. In: *Coll. Patrimoines Naturels*, 4: 234 p. Secrétariat de la Faune Flore. MNHN, Paris.
- ALLEN, K.R. 1941. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 2. Feeding habits. *J. Anim. Ecol.*, 10: 47-76.
- ALLEN, J. 1975. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology*, 56: 1040-1053.
- ALMAÇA, C. 1965. Contribution à la connaissance des poissons des eaux intérieures du Portugal. *Arq. Mus. Boc. (2ª sér.)*, 1: 9-39.
- ALVAREZ, J. et al. 1985. Atlas de los peces continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa. En: *Atlas de los Vertebrados continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa*, 49 p. Gobierno Vasco, Bilbao.
- ANDREASSON, S. 1971. Feeding habits of a sculpin (*Cottus gobio* L. Pisces) population. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 51: 5-30.
- ANGERMEIER, P.L. 1982. Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Env. Biol. Fish.*, 7 (3): 251-264.
- ANONIMO, 1952. Las colecciones de peces de la sección de biología de las aguas continentales. *Minist. Agric., Inst. Forest. Invest. Exp.*, 63: 1-136.
- ASSO, I.J. 1801. Introducción a la ichthyología oriental de España. *Ans. Cienc. Nat.*, 6: 28-52.

- BAGENAL, T.B. 1969. The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.*, 1: 167-182.
- BAGENAL, T.B. 1971. The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. *J. Fish Biol.*, 3: 207-219.
- BAGENAL, T.B. 1978. Aspects of fish fecundity. In: *Ecology of freshwater fish production*, 75-101 pp. S.D. Gerking (Ed.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- BAGENAL, T.B. & BRAUM, E. 1978. Eggs and early life history. In: *Methods of Assessment of fish production in fresh waters*, 159-181 pp. IBP Handbook n° 3. W.E. Ricker (Ed.). Oxford and Edinburg: Blackwell Scientific Publications.
- BALON, E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 (6): 849-850.
- BALTZ, D.M.; MOYLE, P.B. & KNIGHT, N.J. 1982. Competitive interactions between benthic stream fishes, riffle sculpin, *Cottus gulosus*, and speckled dace, *Rhinichthys osculus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1502-1511.
- BATH, H. 1977. Revision der Blenniini (Pisces: Blenniidae). *Senckenbergiana biol.*, 57 (4/6): 167-234.
- BAYLIS, J.R. 1981. Paternal behavior in fishes: a question of investment, timing, or rate?. *Nature*, 276: 738.
- BIANCO, P.G. & TARABORELLI, T. 1988. I pesci rinvenibili in acqua dolce nelle isole mediterranee e presenza di *Gasterosteus aculeatus* del fenotipo semiarmatus in Sardegna. *Bull. Ecol.*, 19: 247-254.
- BIETZ, B.F. 1981. Habitat availability, social attraction and nest distribution patterns in longer sunfish. *Env. Biol. Fish.*, 6: 193-200.
- BISAZZA, A. & MARCONATO, A. 1988. Female mate choice, male-male competition and parental care in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces, Cottidae). *Anim. Behav.*, 36: 1352-1360.
- BLANCHARD, E. 1866. *Les Poissons des eaux douces de la France*, XVI. Paris.
- BLANCO, J.C. & GONZALEZ, J.L. 1992 (Eds.). *Libro rojo de los vertebrados de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Colección Técnica, Icona. Madrid.

- BLAS, M. et al. 1987. *Història Natural dels Països Catalans. Vol.10: Artròpodes II*. Fundació Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- BLUMER, L.S. 1979. Male parental care in the bony fishes. *Quart. Rev. Biol.*, 54: 149-161.
- BONAPARTE, C.L.P. 1832-1841. *Iconografia della Fauna Italica per le quattro classi degle Animali Vertebrati. III, Pesci*. Roma.
- BORRONI, I. & GRIMALDI, E. 1978. Presenza di *Blennius fluviatilis* (Pisces: Blenniidae) nel lago Maggiore. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 36: 303-308.
- BREDER, C.M.J. 1939. On the life history and development of the sponge blenny, *Paraclinus marmoratus* (Steindachner). *Zoologica*, 24: 487-496.
- BROUGHTON, N.M. & JONES, N.V. 1978. An investigation into the growth of 0-group roach, (*Rutilus rutilus* L.) with special reference to temperature. *J. Fish Biol.*, 12: 345-357.
- BROWN, L. 1981. Patterns of female choice in mottled sculpins (Cottidae, Teleostei). *Anim. Behav.*, 29: 375-382.
- BUEN, F. DE. 1930. Nota sobre la fauna ictiológica de nuestras aguas. *Notas res. Inst. Esp. Oceanogr.*, (2) 46: 1-62.
- BULKLEY, R.V. 1970. Feeding interactions between adult bass and their offspring. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 99: 732-738.
- CALOW, P. 1978. *Life Cycles, an Evolutionary Approach to the Physiology of Reproduction, Development and Ageing*. Chapman and Hall. London.
- CARRETERO, M.A. & LLORENTE, G.A. 1991. Alimentación de *Psammodromus hispanicus* en un arenal costero del noreste ibérico. *Rev. Esp. Herp.*, 6: 31-44.
- CARVALHO, F.P. 1982. Ethologie alimentaire de trois poissons Blenniidae de la côte Portugaise. *Bolm Soc. Port. Ciênc. nat.*, 21: 31-43.
- CHEVALIER, J.R. 1973. Cannibalism as a factor in first year survival of walleye in Oneida Lake. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 102: 739-744.
- CISTERNAS, R. 1877. Ensayo descriptivo de los peces de agua dulce que habitan en la provincia de Valencia. *Ann. Soc. Española Hist. Nat.*, 6: 69-138.

CLARKE, T.A. 1979. Territorial behaviour and population dynamics of a pomacentrid fish, the garibaldi, *Hypsypops rubicunda*. *Ecol. Monogr.*, 40: 189-212.

COLGAN, P. & EALEY, D. 1973. The role of woody debris in nest site selection by pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30: 833-856.

CRABTREE, R.E. & MIDDAGH, D.P. 1982. Oyster shell size and the selection of spawning sites by *Chasmodes bosquianus*, *Hypleurochilus geminatus*, *Hypsoblennius ionthus* (Pisces, Blenniidae) and *Gobiosoma boscii* (Pisces, Gobiidae) in two South Carolina estuaries. *Estuaries*, 5: 150-155.

CRAIG, J.F. 1978. A study of the food and feeding of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere. *Freshwater Biology*, 8: 59-68.

CRAIG-HINNES, D. & JONES, J.W. 1969. The growth of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), roach, *Rutilus rutilus* (L.), and chub, *Squalius cephalus* (L.), in Willow Brook, Northamptonshire. *J. Fish Biol.*, 1: 59-82.

CRISP, D.T.; MANN, R.H.K. & McCORMACK, J.C. 1975. The populations of fish in the River Tees system on the Moor House National Nature Reserve, Westmorland. *J. Fish Biol.*, 7: 573-593.

CRIVELLI, A.J. & BOY, V. 1987. The diet of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard) (Poeciliidae) in Mediterranean France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 42: 421-435.

CRIVELLI, A.J. & BRITTON, R.H. 1987. Life history adaptations of *Gasterosteus aculeatus* in a Mediterranean wetland. *Env. Biol. Fish.*, 18(2): 109-125.

CUSTODIO, E. & LLAMAS, M.R. 1983. Elaboración de datos climáticos. En: *Hidrología subterránea (Tomo I)*, 1157 pp. Ed. Omega, Barcelona.

DELMASTRO, G.B. & BALMA, G.A.C. 1984. Conferma, mediante fotografia subacquea, della presenza di *Salapia fluviatilis* (Asso) e di altre specie ittiche nelle acque del fiume Ticino (Pisces, Osteichthyes). *Riv. Piem. St. Nat.*, 5: 165-169.

DEMESTRE, M.; ROIG, A.; SOSTOA, A.D. & SOSTOA, F.J.D. 1977. Contribució a l'estudi de la ictiofauna continental del delta de l'Ebre. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 8: 145-226.

DOADRIO, I.; ELVIRA, B. & BERNAT, Y. 1991. *Peces continentales españoles. Inventario y clasificación de zonas fluviales*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Colección Técnica, Icona. Madrid.

- DOCAVO, I. 1979. *La Albufera de Valencia, sus peces y sus aves*, 65 p. Institución Alfonso el Magnánimo. Valencia.
- DOMINEY, W.J. & BLUMER, L.S. 1984. Cannibalism of early life stages in fishes. In: *Infanticide. Comparative and Evolutionary Perspectives*, 43-64 pp. G. Hausfater & S.B. Hrdy (Eds.). Aldine, New York.
- DOWNHOWER, J.F. & BROWN, L. 1980. Mate preferences of female mottled sculpins, *Cottus bairdi*. *Anim. Behav.*, 28: 728-734.
- DOWNHOWER, J.F.; BROWN, L.; PEDERSON, R. & STAPLES, G. 1983. Sexual selection and sexual dimorphism in mottled sculpins. *Evolution*, 37(1): 96-103.
- DURFORT, M. 1977. Algunes tècniques d'obtenció de preparacions d'estructures i de teixits animals. *Seminaris d'estudis universitaris de la Institució Catalana d'Història Natural*, 4: 1-26.
- ECONOMIDIS, P.S. 1973. Catalogue des poissons de la Grèce. *Hellenic Ocean. Limnol.*, 11: 421-599.
- EGGERT, B. 1932. Zur kenntnis der biologie, der sekundären geschlechtsmerkmale und des eies von *Blennius pavo* Risso. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 24: 682-703.
- ELLIOT, J.M. 1973. The food of brown trout and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S.gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia (Berl.)*, 12: 329-347.
- ELLIOT, J.M. 1977. *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater Biological Association Scientific Publication, 25. Cumbria, England.
- ELVIRA, B. & DOADRIO, I. 1989. Atlas provisional de los peces continentales de la provincia de Alicante. *Mediterránea Ser. Biol.*, 11: 9-34.
- ELVIRA, B. & GARCIA-UTRILLA, C. 1991. La ictiofauna de las lagunas de Ruidera: revisión bibliográfica y proyecto de catalogación actual. *Jornadas sobre el medio natural albacetense*. Instituto de estudios albacetenses de la Excma. Diputación de Albacete.
- ERICKSON, D.L.; HARRIS, M.J. & GROSSMAN, G.D. 1985. Ovarian cycling of tilefish, *Lopholatilus chamaeleonticeps* Goode and Bean, from the South Atlantic Bight, U.S.A. *J. Fish Biol.*, 27: 131-146.

- FERNANDEZ-DELGADO, C. 1989. Life-history patterns of the mosquito-fish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir river of south-west Spain. *Freshwater Biology*, 22: 395-404.
- FERNANDEZ-DELGADO, C.; HERNANDO, J.A.; HERRERA, M. & BELLIDO, M. 1988. Age, growth and reproduction of *Aphanius iberus* (Cuv. & Val., 1846) in the lower reaches of the Guadalquivir river (south-west Spain). *Freshwater Biology*, 20: 227-234.
- FINGER, T.R. 1982. Interactive segregation among three species of sculpins (*Cottus*). *Copeia*, 3: 680-694.
- FISHELSON, L. 1963. Observations on littoral fishes of Israel. I. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae). *Israel J. Zool.*, 12: 67-80.
- FIVES, J.M. 1980. Littoral and benthic investigations on the west Coast of Ireland.- XI. The biology of montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* L. (Pisces), on the Connemara Coast. *Proc. R. Ir. Acad.*, 80 (B): 61-77.
- FOLCH, R.; FRANQUESA, T. & CAMARASA, J.M. 1984. *Història Natural dels Països Catalans. Vol.7: Vegetació*, 442 pp. Fundació Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- FORNEY, J.L. 1974. Interactions between yellow perch abundance, walleye predation, and survival of alternate prey in Oneida Lake, New York. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 103: 15-24.
- FOSTER, J.R. 1977. The role of breeding behaviour and habitat preferences on reproductive isolation of three allopatric populations of ninespine stickleback, *Pungitius pungitius*. *Can. J. Zool.*, 55: 1601-1611.
- FOX, L.R. 1975. Cannibalism in natural populations. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 87-106.
- FOX, P.J. 1978. Preliminary observations on different reproduction strategies in the bullhead (*Cottus gobio* L.) in northern and southern England. *J. Fish Biol.*, 12: 5-11.
- FRANCIS, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, 36: 883-902.
- FRASER, C.M. 1916. Growth of the spring salmon. *Trans. Pacif. Fish. Soc. Seattle*, 1915: 29-39.
- FREEMAN, M.C.; NEALLY, N. & GROSSMAN, G.D. 1985. Aspects of the life history of the fluffy sculpin, *Oligocottus snyderi*. *Fishery Bulletin*, 83: 645-655.

- FREEMAN, M.C; VINYOLES, D.; GROSSMAN, G.D. & SOSTOA, A. 1990. Microhabitat use by *Blennius fluviatilis* in the Río Matarraña, Spain. *Freshwater Biology*, 24: 335-345.
- GIBERT, A.M. 1913. *Fauna ictiològica de Catalunya. Catalech rahonat dels peixos observats en el litoral y en les aygues catalanes*. J. Bartra Labor, Barcelona.
- GIBSON, R.N. 1967. The agonistic behaviour of juvenile *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Behaviour*, 30: 192-217.
- GIBSON, R.N. 1972. The verticle distribution and feeding relationships of intertidal fish on the Atlantic coast of France. *J. Anim. Ecol.*, 41: 189-207.
- GIBSON, R.N. 1982. Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Ocean. Mar. Biol. ; an Annual Review*, 20: 363-414.
- GOLDSCHMID, A. & KOTRSCHAL, K. 1981. Feeding ecology of three populations of *Blennius incognitus* Bath 1968 (Pisces: Teleostei: Blenniidae) during the reproductive period and under human influence. *Marine ecology*, 2 (1): 1-14.
- GOLDSCHMID, A.; KOTRSCHAL, K. & WIRTZ, P. 1984. Food and gut length of 14 Adriatic Blenniid fish (Blenniidae; Percomorpha; Teleostei). *Zool. Anz.*, 213 (3/4): 145-150.
- GOLDSPINK, C.R. 1978. Comparative observations on the growth rate and year class strength of roach *Rutilus rutilus* L. in two Cheshire lakes, England. *J. Fish Biol.*, 12: 421-433.
- GONZALEZ-SOLIS, J. & RUIZ, X. 1990. Alimentación de *Turdus philomelos* en los olivares mediterráneos ibéricos, durante la migración otoñal. *Misc. Zool.*, 14: 195-206.
- GREENFIELD, D.W. & GREENFIELD, T.A. 1982. Habitat and resource partitioning between two species of *Acanthemblemaria* (Pisces: Chaenopsidae), with comments on the caos hypothesis. In: *The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, 1: Structure and Communities*, 499-507 pp. K. Rutzler & I.G. Macintyre (Eds.). Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, 12.
- GREENFIELD, D.W. & JOHNSON, R.K. 1981. The blennioid fishes of Belize and Honduras, Central America, with comments on their systematics, ecology, and distribution (Blenniidae, Chaenopsidae, Labrisomidae, Tripterygiidae). *Fieldiana, Zoology* (new series), 8: 1-106.

- GROSSMAN, G.D. 1980. Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilization in the Bay Goby (Pisces: Gobiidae). *Oecologia (Berl.)*, 47: 233-238.
- GROSSMAN, G.D. 1986. Food resource partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *J. Zool., Lond. (B)*, 1: 317-355.
- GROSSMAN, G.D. & FREEMAN, M.C. 1987. Microhabitat use in a stream fish assemblage. *J. Zool.*, 212: 151-176.
- GROSSMAN, G.D.; COFFIN, R. & MOYLE, P.B. 1980. Feeding ecology of the Bay Gobi (Pisces: Gobiidae). Effects of behavioral, ontogenetic, and temporal variation on diet. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 44: 47-59.
- GROSSMAN, G.D.; SOSTOA, A.; FREEMAN, M.C. & LOBON-CERVIA, J. 1987 a. Microhabitat use in a Mediterranean riverine fish assemblage. I. Fishes of the lower Matarraña. *Oecologia (Berl.)*, 73: 490-500.
- GROSSMAN, G.D.; SOSTOA, A.; FREEMAN, M.C. & LOBON-CERVIA, J. 1987 b. Microhabitat use in a Mediterranean riverine fish assemblage. II. Fishes of the upper Matarraña. *Oecologia (Berl.)*, 73: 501-512.
- HAGELIN, L.O. & STEFFNER, N. 1978. Notes on the spawning of the river lamprey (*Petromyzon fluviatilis*). *Oikos*, 9: 221-238.
- HAGEN, D.W.; MOODIE, G.E.E. & MOODIE, P.F. 1972. Territoriality and courtship in the olympic mudminnow (*Novumbra hubbsi*). *Can. J. Zool.*, 50: 1111-1115.
- HELFMAN, G.S. 1978. Patterns of community structure in fishes: summary and overview. *Env. Biol. Fish.*, 3: 129-148.
- HELLAWELL, J.M. 1972. The growth, reproduction and food of the roach, *Rutilus rutilus* (L.), of the River Lugg, Herefordshire. *J. Fish Biol.*, 4: 469-486.
- HELLER, J. 1980. Visual versus non-visual selection of shell colour in an Israeli freshwater snail. *Oecologia*, 44 (1): 98-104.
- HESPENHEIDE, H.A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. In: *Ecology and Evolution of Communities*, 158-180 pp. L. Cody & J.M. Diamond (Eds.). The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge.
- HEYMER, A. & ZANDER, C.D. 1975. Morphologische und ökologische untersuchungen an *Blennius rouxi*, Cocco 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae). *Vie et Milieu*, 25 (2): 311-333.

- HEYMER, A. & ZANDER, C.D. 1978. Morphology and ecology of *Gobius vittatus* Vinciguerra, 1883, and its possible mimicry relationship to *Blennius rouxi* Cocco, 1833 in the Mediterranean. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, 16: 132-143.
- HIXON, M.A. 1981. An experimental analysis of territoriality in the California reef fish *Embiotoca jacksoni* (Embiotocidae). *Copeia*, 81: 653-665.
- HORWOOD, J.W. & WALKER, M.G. 1990. Determinacy of fecundity in sole (*Solea solea*) from the bristol channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 70: 1-11.
- HORWOOD, J.W.; WALKER, M.G. & WITTHAMES, P. 1989. The effect of feeding levels on the fecundity of plaice (*Pleuronectes platessa*). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 69: 81-92.
- HURTUBIA, J. 1973. Trophic diversity measurements in sympatric predatory species. *Ecology*, 54: 885-890.
- HYNES, H.B.N. 1950. The food of fresh-water Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, 19: 36-58.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17: 411-429.
- HYSLOP, E.J. 1982. The feeding habits of 0⁺ stone loach, *Noemacheilus barbatulus* (L.), and bullhead, *Cottus gobio* L. *J. Fish Biol.*, 21: 187-196.
- ICONA (Ed.), 1986. *Lista Roja de los Vertebrados de España*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Icona, Madrid.
- ILLIES, J. 1978. *Lymnofauna europaea*. G. Fischer (Ed.). Stuttgart.
- JONES, R.S. 1968. A suggested method for quantifying gut contents in herbivorous fishes. *Micronesica*, 4 (2): 369-371.
- JOVER, LL. 1989. Nuevas aportaciones a la tipificación trófica poblacional: El caso de *Rana perezi* en el delta del Ebro. *Tesi Doctoral*. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.
- KARAMAN, M.; SORIC, V. & KARAMAN, S. 1987. Istrazivanje Ishrane vrste *Nemachilus barbatulus* (Pisces, Cobitidae). *Ichthyologia*, 19 (1): 1-12.

KENNEDY, M. & FITZMAURICE, P. 1972. The biology of the bass, *Dicentrarchus labrax*, in Irish waters. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52: 557-597.

KOTRSCHAL, K. & GOLDSCHMID, A. 1981. Population structure of *B.fluviatilis incognitus* Bath 1968 (Pisces: Teleostei: Blenniidae) during the reproductive period with comments on age and growth of small benthic littoral fishes. *Marine Ecology*, 2: 225-240.

KOTRSCHAL, K. & THOMSON, D.A. 1986. Feeding patterns in eastern tropical Pacific blennioid fishes (Teleostei: Tripterygiidae, Labrisomidae, Chaenopsidae, Blenniidae). *Oecologia (Berl.)*, 70: 367-378.

KOTRSCHAL, K.; WEISL, H. & GOLDSCHMID, A. 1984. Mehrzellige Drüsen in der Epidermis der unpaaren Flossen bei den Blenniiden (Blenniidae, Teleostei). *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, 98: 184-192.

KRAMER, D.L. 1973. Parental behaviour in the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pisces: Belontiidae) and its induction during exposure to varying numbers of conspecific eggs. *Behaviour*, 47: 14-32.

KROGER, R.L. 1972. Biological effects of fluctuating water levels in the Snake River, Grand Teton National Park, Wyoming. *Am. Midl. Nat.*, 89 (2): 478-481.

KRUMHOLZ, L.A. 1948. Reproduction in the western mosquitofish, *Gambusia affinis affinis* (Baird & Girard), and its use in mosquito control. *Ecol. Monogr.*, 18: 1-43.

KRUPP, F. 1987. Freshwater Ichthyogeography of the Levant. In: *Proceedings of the Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East*, 28: 229-237. F. Krupp; W. Schneider & R. Kinzelbach (Eds.). Beihefte zum TAVO A.

LAVERY, R.J. & KEENLEYSIDE, M.H.A. 1990. Filial cannibalism in the biparental fish *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces: Cichlidae) in response to early brood reductions. *Ethology*, 86: 326-338.

LEE, R.M. 1920. A review of the methods of age growth determination by means of scales. *Fish. Invest. London*, 4 (2): 1-32.

LELEK, A. 1987. Threatened fishes of Europe. In: *The freshwater fishes of Europe*. Vol. 9. J. Holcik (Ed.). Aula-Verlag, Wiesbaden.

LINDQUIST, D.G. 1985. Depth zonation, microhabitat, and morphology of three species of *Acanthemblemaria* (Pisces: Blennioidea) in the Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology*, 6: 329-344.

- LINDQUIST, D.G. & DILLAMAN, R.M. 1986. Trophic morphology of four western atlantic blennies (Pisces: Blenniidae). *Copeia*, 1: 207-213.
- LINFIELD, R.S.J. 1971. Observations relating to problems of fisherie management at Grey Mist Mere. *Proc. 5th brit coarse fish conf.*: 78-88.
- LINTON, L.R.; DAVIES, R.W. & WRONA, F.J. 1981. Resource utilization indices: an assessment. *J. Anim. Ecol.*, 50: 283-292.
- LLIMONA, X. et al. 1985. *Història Natural dels Països Catalans. Vol.4: Plantes inferiors*. Fundació Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- LOBON-CERVIA, J. & DIEGO, A.D. 1988. Feeding strategy of the barbel (*Barbus bocagei* Steind.) with relation to benthos composition. *Arch. Hydrobiol.*, 114 (1): 83-95.
- LOBON-CERVIA, J. & TORRES, S. 1984. On the growth and reproduction of two populations of gudgeon (*Gobio gobio* L.) in Central Spain. *Acta Hydrobiol.*, 1: 101-115.
- LOBON-CERVIA, J.; MONTAÑES, C. & SOSTOA, A. 1986. Reproductive ecology and growth of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile (Spain). *Hydrobiologia*, 135: 81-94.
- LOBON-CERVIA, J.; MONTAÑES, C. & SOSTOA, A. 1991. Influence of environment upon the life history of gudgeon, *Gobio gobio* (L.): a recent and successful colonizer of the Iberian Peninsula. *J. Fish Biol.*, 39: 285-300.
- LOZANO REY, L. 1935. Los peces fluviales de España. *Mem. R. Acad. Cienc. Exac. Fís. Nat. (Cienc. Nat)*, 5: 1-390.
- LOZANO REY, L. 1952. Ictiología Ibérica. Peces fisoclistos, subserie Torácicos. *Mem. R. Acad. Cienc. Exac. Fís. Nat. (Cienc. Nat)*, 14 : 1-703.
- LOZANO REY, L. 1960. Peces fisoclistos, 3ª parte. *Mem. R. Acad. Cienc. Exac. Fís. Nat. (Cienc. Nat)*, 16: 1-164.
- MACKAY,I. & MANN, K.H. 1969. Fecundity of two cyprinid fishes in the River Thames, Reading, England. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 26(11): 2795-2805.
- MAGALHAES, M.F. 1992. Feeding ecology of the Iberian cyprinid *Barbus bocagei* Steindachner, 1865 in a lowland river. *J. Fish Biol.*, 40: 123-133.

- MAGURRAN, A.E. 1986. Individual differences in fish behaviour. In: *The Behaviour of Teleost Fishes*, 338-365 pp. T.J. Pitcher (Ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.
- MAITLAND, P.S. 1965. The feeding relationships of salmon, trout, minnows, stone loach and three-spined sticklebacks in the River Endrick, Scotland. *J. Anim. Ecol.*, 34 (1): 109-133.
- MANN, R.H.K. 1971. The populations, growth and production of fish in four small streams in southern England. *J. Anim. Ecol.*, 40: 155-190.
- MANN, R.H.K. 1973. Observations on the age, growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in two rivers in southern England. *J. Fish Biol.*, 5: 707-736.
- MANN, R.H.K. 1979. Aspects of the biology of coarse fish in the Dorset Stour. *F.B.A. Annual Report*, 47: 51-59.
- MANN, R.H.K. 1980. The growth and reproductive strategy of the gudgeon, *Gobio gobio* (L.), in two hard-water rivers in southern England. *J. Fish Biol.*, 17: 163-176.
- MANN, R.H.K. & MILLS, C.A. 1979. Demographic aspects of fish fecundity. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 44: 161-177.
- MANN, R.H.K. & ORR, D.R.O. 1969. A preliminary study of the feeding relationships of fish in a hard-water and a soft-water stream in Southern England. *J. Fish Biol.*, 1: 31-44.
- MANN, R.H.K.; MILLS, C.A. & CRISP, D.T. 1984. Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. In: *Fish Reproduction*, 171-185 pp. G.W. Potts & R.J. Wootton (Eds.). Academic Press, London.
- MARCONATO, A. 1986. Strategie riproduttive e selezione sessuale in tre specie di pesci teleostei d'acqua dolce. *Ph.D. Thesis*. University of Padova.
- MARCONATO, A. & BISAZZA, A. 1988. Mate choice, egg cannibalism and reproductive success in the river bullhead, *Cottus gobio* L. *J. Fish Biol.* 33: 905-916.
- MARCONATO, A. & RASOTTO, M.B. 1983. Mating preferences of the female river bullhead, *Cottus gobio* (Cottidae, Teleostei). *Bull. Zool.*, 50: 51-54.

- MARCONATO, A. & RASOTTO, M.B. 1989. The biology of a population of spined loach, *Cobitis taenia* L. *Bull. Zool.*, 56:73-80.
- MARGALEF, R. 1955. *Los organismos indicadores en limnología*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- MARLIAVE, J. 1975. Seasonal shifts in the spawning site of a Northeast Pacific intertidal fish. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32: 1687-1691.
- MARRARO, C.H. & NURSALL, J.R. 1983. The reproductive periodicity and behaviour of *Ophioblennius atlanticus* (Pisces: Blenniidae) at Barbados. *Can. J. Zool.*, 61 (2): 317-325.
- MEFFE, G.K. & CRUMP, M.L. 1987. Possible growth and reproductive benefits of cannibalism in the mosquitofish. *Am. Nat.*, 129: 203-212.
- MILLS, C.A. & ELORANTA, A. 1985. Reproductive strategies in the stone loach *Noemacheilus barbatulus*. *Oikos*, 44: 341-349.
- MILLS, C.A. & MANN, R.H.K. 1983. The bullhead *Cottus gobio*, a versatile and successful fish. *Fifty-first Annual Report*, 76-88.
- MILLS, C.A.; WELTON, J.S. & RENDLE, E.L. 1983. The age, growth and reproduction of the stone loach *Noemacheilus barbatulus* (L.) in a Dorset chalk stream. *Freshwater biology*, 13: 283-292.
- MITTELBACH, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology*, 62 (5): 1370-1386.
- MROWKA, W. 1987. Filial cannibalism and reproductive success in the maternal mouthbrooding cichlid fish *Pseudocrenilabrus multicolor*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 21: 257-265.
- NELSON, J.S. 1984. *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. New York.
- NIKOLSKY, G.V. 1963. *The ecology of Fishes*. Academic Press. London & New York.
- OCHI, H. 1985. Termination of parental care due to small clutch size in the temperate damselfish, *Chromis notata*. *Env. Biol. Fis.*, 12: 155-160.
- PAPACONSTANTINO, C.A. 1979. The secondary sex characteristics of the genus *Blennius* of the Mediterranean sea (Pisces: Blenniidae). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 25//26 (10): 265-287.

- PAPITSCH, M.; PATZNER, R.A. & ADAM, H. 1981. Effects of photoperiod and temperature on gonadal maturation of *Blennius* (= *Salaria*) *pavo* (Teleostei, Blenniidae). *Vie et Milieu*, 31: 215-219.
- PATZNER, R.A. 1983. The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae). I. Ovarial cycle, environmental factors and feeding. *Helgoländer Meeresunters*, 36: 105-114.
- PATZNER, R.A. 1985. Die Blenniiden von Ibiza (Balearen) und ihre Verbreitung im West-Mittelmeer (Pisces: Teleostii: Blennioidea). *Senckenbergiana biol.*, 65 (3/6): 179-203.
- PELLEGRIN, J. 1921. Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord française. Maroc, Algérie, Tunisie, Sahara. *Mém. Soc. Sci. nat. du Maroc*, 1: 1-216.
- PENCZAK, T.; ZALEWSKI, M.; SUSZYCKA, E. & MOLINSKI, M. 1981. Estimation of the density, biomass and growth rate of fish populations in two small lowland rivers. *Ekol. Pol.*, 29: 233-255.
- PEREZ ARCAS, L. 1923. Ictiología Ibérica, o sea Catálogo de los peces marinos y de agua dulce que habitan o frecuentan las costas de la Península ibérica. *Rev. R. Acad. Cienc. Exac. Fis. Nat. (Cienc. Nat.)*, 4: 355-548.
- PERRIN, J.F. 1980. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. 14.- Etude des préférences alimentaires de la loche franche (*Noemacheilus barbatulus* L.) par un méthode des points modifiée. *Hydrobiologia*, 71: 217-224.
- PERRONE, M. & ZARET, T.M. 1979. Parental care patterns of fishes. *Am. Nat.*, 113: 351-361.
- PETERSEN, C.W. 1990. The occurrence and dynamics of clutch loss and filial cannibalism in the Caribbean damselfishes. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 135: 117-133.
- PETERSEN, C.W. & MARCHETTI, K. 1989. Filial cannibalism in the Cortez damselfish, *Stegastes rectifraenum*. *Evolution*, 43: 158-168.
- PHILLIPS, R.R. 1977. Behavioral field study of the Hawaiian Rockskipper, *Istiblennius zebra* (Teleostei, Blenniidae). *Z. Tierpsychol.*, 43: 1-22.
- PIELOU, E.C. 1966. Shanon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *Am. Nat.*, 100: 463-465.
- PIELOU, E.C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons. New York.

- PIMENTEL, R.A. 1979. *Morphometrics: The Multivariate Analysis of Biological Data*. Kendall Hunt, Dubuque, Iowa.
- POLIS, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 225-251.
- POLJAKOV, G.D.; FILIPI, N.; BASHO, K. & HYSENAJ, A. 1958. *Peshqit e Shqiperise*, 286 p. Universiteti Shteteror i Tiranes.
- POLLINI, 1816. *Viaggio al Lago di Garda*, 8. Verona.
- POTTS, G.W. 1984. Parental behaviour in temperate marine teleosts with special reference to the development of nest structures. In: *Fish Reproduction*, 223-242 pp. G.W. Potts & R.J. Wootton (Eds.). Academic Press, London.
- POULSON, T.L. 1963. Cave adaptation in amblyopsid fishes. *Am. Midl. Nat.*, 70: 257-290.
- POVZ, M. & SKET, B. 1990. Nase sladkovodne ribe. In: *Zalozba Mladinska Knjiga*, 374 p. Ljubljana.
- PRAT, N.; PUIG, M.A.; GONZALEZ, G. & TORT, J.M. 1982. Predicció i control de la qualitat de les aigües dels rius Besós i Llobregat. I-Els factors físics i químics del medi. En: *Estudis i monografies*, 6. Servei del Medi Ambient, Diputació de Barcelona.
- PROKES, M.; KOKES, J. & LIBOSVARSKY, J. 1988. Seasonal growth of gudgeon, *Gobio gobio*, in the Rokytna Rivulet in the first and second years of life. *Folia Zoologica*, 37: 365-374.
- QASIM, S.Z. 1956. The spawning habits and embryonic development of the shanny (*Blennius pholis* L.). *Proc. zool. Soc. Lond.*, 127: 79.
- QASIM, S.Z. 1957. The biology of *Blennius pholis* L. (Teleostei). *Proc. zool. Soc. Lond.*, 128 (2): 161-208.
- RICKER, W.E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 11: 559-623.
- RIDLEY, M. 1978. Paternal care. *Anim. Behav.*, 26: 904-932.
- RINCON, P.A. & LOBON-CERVIA, J. 1989. Reproductive and growth strategies of the red roach, *Rutilus arcasii* (Steindachner, 1866), in two contrasting tributaries of the River Duero, Spain. *J. Fish Biol.*, 34: 687-705.

RISSO, A. 1810. *Ichthyologie de Nice, ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes Maritimes*, I-XXXVI. Paris.

RISSO, A. 1826. *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes*, 3: I-XVI. Paris & Strasbourg.

ROCHE, B. 1988. Bilan des premiers inventaires ichtyologiques du réseau hydrographique de la Corse. Remarques sur les espèces courantes. *Bull. Ecol.*, 19: 235-245.

ROHWER, S. 1978. Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy. *Am. Nat.*, 112: 429-440.

ROSS, S.T.; MATTHEWS, W.J. & ECHELLE, A.A. 1985. Persistence of stream fish assemblages: effects of environmental change. *Am. Nat.*, 126: 24-40.

ROULE, L. 1932. Les Blennies potamiques péri-méditerranéennes. *Verhandl. d. Intern. Vereinig. f. Limnologie*, Bd. VII.

RUIZ, X. & JOVER, LL. 1981. Sobre la alimentación otoñal de la garcilla bueyera *Bubulcus ibis*, en el delta del Ebro, Tarragona, España. *P. Dept. Zool. Barcelona*, 6: 65-72.

SANTOS, R.S. 1985 a. Parentais e satélites: táticas alternativas de acasalamento nos machos de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Universidade dos Açores (Ciências biológicas)*: 119-146.

SANTOS, R.S. 1985 b. Estrutura e função dos territórios em machos parentais de *Blennius sanguinolentus* Pallas (Pisces: Blenniidae). *Mems. Mus. Mar. (Sér. Zool.)*, 3: 1-46.

SASS Institute, Inc. 1982. *SAS User's Guide: Statistics*. SAS Institute, Inc., Cary, North Carolina.

SASSE, H. 1974. Sübwasserrfische der Türkei. 10.-Teil *Blennius fluviatilis* Asso, 1784 (Blenniidae, Perciformes, Pisces). *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.*, 70: 267-275.

SAUVONSAARI, J. 1971. Biology of the stone loach (*Nemacheilus barbatulus* L.) in the lakes Päijänne and Pälkänevesi, southern Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 8: 187-193.

- SCHLOSSER, I.J. & TOTH, L.A. 1984. Niche relationships and population ecology of rainbow (*Etheostoma caeruleum*) and fantail (*E. flabellare*) darters in a temporally variable environment. *Oikos*, 42: 229-238.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, N.Y., 185: 27-39.
- SCHWANCK, E. 1986. Filial cannibalism of *Tilapia mariae*. *J. appl. Ichthyol.*, 2: 65-74.
- SMITH, C. & REAY, P. 1991. Cannibalism in teleost fish. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 1: 41-64.
- SMYLY, W.J.P. 1952. Observations on the food of the fry of perch (*Perca fluviatilis* Linn.) in Windermere. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 122: 407-416.
- SMYLY, W.J.P. 1955. On the biology of the stone-loach *Nemacheilus barbatula* (L.). *J. Anim. Ecol.*, 24: 167-186.
- SMYLY, W.J.P. 1957. The life-history of the bullhead or miller's thumb (*Cottus gobio* L.). *Proc. zool. Soc. Lond.*, 128:431-453.
- SOLE-SABARIS, L.; MACAU, F.; VIRGILI, C. & LLAMAS, M.R. 1965. Sobre los depósitos Pliocénicos y Cuaternarios del Bajo Ebro. *Mem. Com. Inst. Jaume Almera*, 1 (2): 83-92.
- SOSTOA, A. & LOBON-CERVIA, J. 1989 a. Observations on feeding relationships between fish predators and fish assemblages in a mediterranean stream. *Regulated rivers: research & management*, 4: 157-163.
- SOSTOA, A. & LOBON-CERVIA, J. 1989 b. Fish and Fisheries of the River Ebro: Actual State and Recent History. In: *Historical Change of Large Alluvial Rivers in Western Europe*, 233-247 pp. J. Wiley & Sons. London.
- SOSTOA, A. et al. 1984. Atlas y distribución de los peces de agua dulce de España: el proyecto, métodos y resultados preliminares. *Bol. Est. Centr. Ecol.*, 13 (25): 75-81.
- SOSTOA, A. et al. 1990. *Història Natural dels Països Catalans. Vol.11: Peixos*. Fundació Enciclopèdia Catalana, Barcelona.
- SPILLMANN, CH.I. 1961. *Faune de France: poissons d'eau douce*, 65. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles. Office Central de Faunistique.
- STEARNS, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51: 3-47.

STEARNS, S.C. 1992. Reproductive lifespan and ageing. In: *The Evolution of Life Histories*, 180-205 pp. Oxford University Press. New York.

STEINDACHNER, F. 1866. Ichthyologischer Bericht über eine nach Spanien und Portugal untermommene Reise. Zur Flussfischfauna des südlichen Theiles von Spanien und Portugal. *Aus dem LIV Bde. der Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch., I. Abth. Juli-Heft. Jahrg.* Viena.

STEINITZ, H. 1950. Contribution to the knowledge of the Blenniidae of the Eastern Mediterranean III. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, (B) 15: 60-87.

STEINITZ, H. 1954. The distribution and evolution of the fishes of Palestine. *Istanbul Univ. Fen Fack. Hidrobiol.*, (B) 1: 225-275.

STEPHANIDIS, A. 1971. Poissons d'eau douce du Péloponnèse. *Biologia Gallo-Hellenica*, 3 (2): 163-211.

STEPHENS, J.S.; JOHNSON, R.K.; KEY, G.S. & McCOSKER, J.E. 1970. The comparative ecology of three sympatric species of California blennies of the genus *Hypsoblennius* Gill (Teleostomi, Blenniidae). *Ecol. Monogr.*, 40: 213-233.

STONER, A.W. & LIVINGSTON, R.J. 1980. Distributional ecology and food habits of the banded blenny *Paraclinus fasciatus* (Clinidae): a resident in a mobile habitat. *Marine Biology*, 56: 239-246.

TACHET, H.; BOURNARD, M. & RICHOUX, P. 1980. *Introduction à l'étude des macroinvertébrés des eaux douces*. C. R. D. P. Lyon.

TAUTY, A.F. & GROOT, C. 1975. Spawning behaviour of chum salmon (*Onchorhynchus keta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32: 633-642.

TIPPETS, W.E. & MOYLE, P.B. 1978. Epibenthic feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in the McCloud River, California. *J. Anim. Ecol.*, 47: 549-559.

TORTONESE, E. 1975. Osteichthyes (Pesci ossei). Parte seconda. In: *Fauna d'Italia*, 12: 636p. Ed. Calderini, Bologna.

VAN DEN ASSEM, J.J.A. 1967. Territory in the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. An experimental study in intraspecific competition. *Behaviour (Supp.)*, 16: 1-164.

VIBERT, R. & LAGLER, K. 1961. Etude de l'âge et de la croissance des poissons. In: *Pêches continentales*. Ed. Dunot. Paris.

VINYOLES, D. 1986. Biologia i ecologia de *Blennius fluviatilis* Asso 1801 en el riu Matarranya. *Tesi de llicenciatura*. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.

VLAMING, V.; GROSSMAN, G.D. & CHAPMAN, F. 1982. On the use of the gonosomatic index. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A (1): 31-39.

VON BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biol.*, 10: 181-243.

VUKOVIC, T. & IVANOVIC, B. 1971. *Slatkovodne Ribe Jugoslavije*, 268 p. Zemaljski Musej B i H. Sarajevo.

WALLACE, J.R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110: 72-76.

WARE, D.M. 1975. Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32: 2503-2512.

WARE, D.M. 1977. Spawning time and egg size of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, in relation to the plankton. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34: 2308-2315.

WEBSTER, D.A. & EIRIKSDOTTIR, G. 1976. Upwelling water as a factor influencing choice of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 105: 416-421.

WELTON, J.S.; MILLS, C.A. & RENDLE, E.L. 1983. Food and habitat partitioning in two small benthic fishes, *Noemacheilus barbatulus* (L.) and *Cottus gobio* L. *Arch. Hydrobiol.*, 97 (4): 434-454.

WELTON, J.S.; MILLS, C.A. & PYGOTT, J.R. 1991. The effect of interaction between the stone loach *Noemacheilus barbatulus* (L.) and the bullhead *Cottus gobio* (L.) on prey and habitat selection. *Hydrobiologia*, 220: 1-7.

WESTERNHAGEN, H.V. 1983. Observations on the reproductive and larval biology of *Blennius pavo* (Pisces: Teleostei). *Helgoländer Meeresunters*, 36: 243-255.

WHORISKEY, F.G.; FITZGERALD, G.J. & REEBS, S.G. 1986. The breeding-season population structure of three sympatric, territorial sticklebacks (Pisces: Gasterosteidae). *J. Fish Biol.*, 29: 635-648.

WICKLER, W. 1957 a. Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen. I.- Beiträge zur biologie, besonders zur ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso im Vergleich zu einigen anderen Bodenfischen. *Z. Tierpsychol.*, 14 (4): 393-428.

WICKLER, W. 1957 b. Das ei von *Blennius fluviatilis* Asso (= *Bl. vulgaris* Poll.). *Z. Zellforsch. Bd.*, 45: 641-648.

WINN, H.E. 1956. Egg site selection by three species of darters (Pisces: Percidae). *Anim. Behav.*, 5: 25-28.

WOOTTON, R.J. 1973. The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish Biol.*, 5: 89-96.

WOOTTON, R.J. 1976. *The biology of the sticklebacks*. Academic Press. London.

WOOTTON, R.J. 1984 a. Tactics and strategies in fish reproduction. In: *Fish Reproduction*, 1-12 pp. G.W. Potts & R.J. Wootton (Eds.). Academic Press, London.

WOOTTON, R.J. 1984 b. *A Functional Biology of Sticklebacks*. Croom Helm, London & Sydney. Australia.

WOOTTON, R.J.; ALLEN, J.R.M. & COLE, S.J. 1980. Energetics of the annual reproductive cycle in female sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish Biol.*, 17: 387-394.

ZANDER, C.D. 1972. Evolution of Blenniioidei in the Mediterranean Sea. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 37: 215-221.

ZANDER, C.D. 1975. Secondary sex characteristics of Blennioid fishes (Perciformes). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 39: 717-727.

ZANDER, C.D. 1978. Kritische Anmerkungen zur "Revision der Blenniini (Pisces: Blenniidae)" von H. Bath (1977). *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, 16 (4): 290-296.

ZANDER, C.D. 1980. Morphological and ecological investigations on sympatric *Lipophrys* species (Blenniidae, Pisces). *Helgoländer Meeresunters*, 34: 91-110.

ZANDER, C.D. & BARTSCH, I. 1972. In situ Beziehungen zwischen Nahrungsangebot und aufgenommener Nahrung bei 5 *Blennius*-Arten (Pisces) des Mittelmeeres. *Marine Biology*, 17: 77-81.

ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*, 2nd edn. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

ZARET, T.M. & RAND, A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 (2): 336-342.

