



**Università degli Studi di Padova
Facoltà di Scienze MM. FF. NN.**

Laurea Specialistica in Biologia Marina

**Dimorfismo sessuale e preferenze femminili in
Salaria pavo (Pisces: Blenniidae)**

Relatore: prof.ssa Maria Berica Rasotto
Dipartimento di Biologia

Laureanda: Nicole Chimento

Anno Accademico 2008/2009

INDICE

| | |
|--|-----------|
| 1. INTRODUZIONE | 1 |
| Selezione sessuale | 1 |
| Caratteri multipli | 5 |
| I Teleostei come modelli per lo studio della selezione sessuale | 7 |
| Blenniidae | 9 |
| <i>Salaria pavo</i> | 11 |
| SCOPO DELLA TESI | 14 |
| | |
| 2. MATERIALI E METODI | 15 |
| Siti di raccolta | 15 |
| Preparazione delle sagome | 16 |
| Esperimenti | 17 |
| Esperimento 1 - Scelta per le Ghiandole Anali | 19 |
| Esperimento 2 – Scelta per la Cresta | 19 |
| Esperimento 3 – Scelta in presenza di entrambi i caratteri | 19 |
| Osservazioni sul Campo | 19 |
| Analisi dei Dati | 20 |
| | |
| 3. RISULTATI | 21 |
| Esperimento 1 | 21 |
| Esperimento 2 | 24 |
| Esperimento 3 | 27 |
| Osservazioni sul Campo | 28 |
| | |
| 4. DISCUSSIONE | 29 |
| | |
| 5. BIBLIOGRAFIA | 34 |

1. INTRODUZIONE

Molte specie animali presentano uno spiccato dimorfismo sessuale: basti pensare alle livree variopinte dei maschi di molte specie di uccelli o alle corna di alcuni mammiferi, o ancora semplicemente alle differenze dimensionali tra gli individui dei due sessi presenti in moltissimi taxa. Spesso questi caratteri appaiono ingombranti, vistosi e compromettono la sopravvivenza di chi li porta, e per questo, fin dalla prima stesura della teoria dell'evoluzione, Darwin (1859) propose dei meccanismi particolari, diversi dalla selezione naturale, per la loro comparsa e mantenimento.

Selezione sessuale

I meccanismi proposti da Darwin vengono riuniti sotto la definizione generale di selezione sessuale. Essa si distingue dalla selezione naturale perché agisce sull'evoluzione dei tratti avvantaggiando o svantaggiando l'individuo non in termini di sopravvivenza, ma bensì nella possibilità di riprodursi (Darwin, 1859). Alla base della selezione sessuale vi è quindi la competizione tra individui della stessa specie e dello stesso sesso per poter accedere agli individui dell'altro sesso e potersi riprodurre.

Generalmente sono i maschi a competere tra loro per l'accesso alle femmine, e l'ipotesi più accreditata, riassunta da Trivers nel 1972 in un lavoro oramai classico dedicato all'investimento riproduttivo, per spiegare le differenze morfologiche e comportamentali tra i due sessi è il diverso investimento energetico fatto da maschi e femmine per la produzione dei gameti, rappresentato dalle diverse dimensioni di questi ultimi (anisogamia). I gameti maschili sono infatti piccoli e privi di materiale di riserva, mentre quelli femminili sono molto più grandi e presentano un elevato contenuto di citoplasma e spesso anche di tuorlo: il loro costo unitario è quindi decisamente maggiore (Andersson, 1994). Di conseguenza, a parità di risorse disponibili, il maschio può produrre un maggior numero di spermatozoi e innalzare il proprio successo riproduttivo (fitness) aumentando il numero di accoppiamenti, mentre la femmina può produrre solo un numero limitato di uova, e per innalzare la propria fitness tenderà a puntare sulla qualità e non sulla quantità degli accoppiamenti (Bateman, 1948). Questa asimmetria nel numero di gameti prodotti comporta un'asimmetria anche nel potenziale riproduttivo, con un sesso limitante e un sesso non limitante (Emlen & Oring, 1977; Clutton-Brock & Vincent, 1991; Clutton-Brock & Parker, 1992): all'interno di una popolazione il numero di individui del sesso limitante (solitamente le femmine) pronti a riprodursi in un determinato momento sarà

quindi inferiore rispetto a quello di individui del sesso limitato, influenzando di fatto sulla sex-ratio operativa e determinando l'intensità della competizione per gli accoppiamenti (Kvarnemo & Ahnesjö, 1996).

I meccanismi attraverso cui agisce la selezione sessuale sono due: 1) la selezione intrasessuale e 2) la selezione intersessuale. La selezione intrasessuale agisce quando gli individui di un sesso competono attivamente tra loro per poter accedere agli individui dell'altro sesso, mentre la selezione intersessuale agisce quando gli individui di un sesso scelgono con quali individui dell'altro sesso accoppiarsi sulla base di caratteri esibiti da questi ultimi, favorendo coloro che presentano determinate caratteristiche (Darwin, 1871). Attraverso i meccanismi della selezione sessuale si sono sviluppati dei caratteri specifici, denominati caratteri sessuali secondari (CSS). Questi non sono direttamente coinvolti nella produzione e scambio dei gameti, come invece avviene per i caratteri sessuali primari (gonadi, dotti, ghiandole accessorie e organi copulatori) che generalmente vengono modellati dalla selezione naturale. Oltre a CS primari e secondari vi è poi anche un terzo gruppo di caratteri sessualmente dimorfici, i caratteri ecologici, che dipendono invece da differenze ecologiche (diverse abitudini alimentari, diverse condizioni ambientali) che possono manifestarsi tra i maschi e le femmine della stessa specie (Darwin, 1871): questo è il caso per esempio di alcune specie di uccelli della famiglia dei Picidae (Ordine: Piciformes) o delle zanzare del genere *Anopheles* (Ordine: Diptera), in cui la diversa morfologia del becco o dell'apparato boccale delle femmine rispetto ai maschi è dovuta alle diverse modalità di foraggiamento (Andersson, 1994).

I CSS vengono classificati come: 1) armamenti, se evolvono per selezione intrasessuale e 2) ornamenti, se evolvono per selezione intersessuale (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Il primo gruppo è rappresentato da caratteri che possono essere vere e proprie armi usate negli scontri tra maschi, come corna, zanne, o speroni, oppure da segnali di status o da comportamenti di lotta ritualizzata, mentre il secondo gruppo è rappresentato da tratti quali colorazioni vistose, creste, canti elaborati, etc. (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Andersson & Iwasa, 1996). Armamenti e ornamenti sono solitamente esibiti dai maschi di una specie, ma esistono in realtà specie con ruoli sessuali invertiti, nelle quali sono le femmine a dover competere tra loro o ad esibire ornamenti per potersi accoppiare con i maschi (Andersson, 1994), come avviene per esempio in numerose specie di Signatidi (Vincent *et al.*, 1992).

Il ruolo della competizione intrasessuale nello sviluppo e mantenimento degli armamenti è stato immediatamente accettato fin dalla prima formulazione della teoria darwiniana e ha, in seguito, trovato numerose conferme sperimentali

(Geist, 1966; 1978; Clutton-Brock, 1982). Ben diverso è stato invece il percorso storico dell'ipotesi della selezione intersessuale. Essa infatti, ritenuta scarsamente realistica dai contemporanei di Darwin, è stata per lungo tempo dibattuta e negletta (Morgan, 1903). Sarà solo grazie agli esperimenti di Andersson (1982) sull'uccello vedova *Euplectes progne* (Ordine: Passeriformes), condotti ben oltre un secolo dopo la formulazione dell'ipotesi darwiniana, che l'influenza della scelta femminile nello sviluppo dei caratteri maschili sarà universalmente accettata. Da allora sono numerosissime le specie, appartenenti ai taxa più diversi, in cui è stato dimostrato che i più diversi ornamenti maschili (canti, piumaggi, colori, odori) sono modellati dalla scelta femminile (Andersson, 1994). Nonostante l'attuale generale consenso riguardo il ruolo della selezione intersessuale nello sviluppo degli ornamenti maschili (Andersson, 1994; Andersson & Iwasa, 1996), rimane tuttavia ancora aperto il dibattito relativo alle motivazioni alla base della scelta femminile, in particolare ai benefici che le femmine acquisiscono in relazione alla loro scelta. La scelta femminile implica infatti lo sviluppo nella femmina di sistemi sensoriali e cognitivi, comporta un maggior rischio di predazione e altri numerosi costi, che vengono compensati dall'acquisizione di benefici; tali benefici possono essere diretti o indiretti (Andersson, 1994). I benefici di tipo diretto sono rappresentati da beni per così dire "materiali" che la femmina può acquisire per sé o per la prole. Una femmina può scegliere ad esempio sulla base dell'entità dei doni nuziali che le vengono offerti, o decidere di accoppiarsi con maschi visibilmente più sani, per ridurre il rischio di contrarre malattie o parassiti. Se invece i benefici andranno alla prole, la scelta potrebbe ricadere su maschi che garantiscono maggiori cure parentali o siti di nidificazione migliori. O ancora, se l'ambiente presenta un'alta pressione di predazione sulle uova, la scelta ricadrà su maschi con dimensioni maggiori, in grado di assicurare una miglior protezione (Andersson, 1994). I benefici di tipo indiretto sono invece rappresentati dalle possibili "qualità genetiche" trasmesse dal padre ai figli. Queste qualità possono garantire una maggior sopravvivenza, o migliori capacità competitive e riproduttive alla prole (Andersson, 1994). Se la scelta femminile basata su benefici diretti è stata ampiamente documentata in diversi taxa animali (Andersson, 1994), confermandone di fatto il valore adattativo, è ancora ampiamente discussa la possibilità che tale scelta possa essere modellata da benefici indiretti, data la difficoltà di provare correlazioni tra espressione dei CSS maschili e potenziali qualità genetiche (Møller & Alatalo, 1999).

Molte sono le teorie elaborate per spiegare lo sviluppo e il mantenimento dei CSS per scelta femminile basata sui benefici indiretti: per alcune tali tratti

sarebbero indicativi di alcune qualità nel maschio (es. ipotesi dei “good genes”), mentre per altre tali tratti non sarebbero informativi (es. ipotesi della “run-away selection”). Secondo Fisher (1930) ad esempio, i CSS avrebbero potuto evolversi semplicemente perché attraenti, e non quindi con la funzione di segnalare necessariamente le qualità del maschio. Il processo fisheriano si basa sull’ipotesi iniziale che la comparsa di un particolare carattere maschile avvenga contemporaneamente alla comparsa della preferenza per il medesimo tratto nelle femmine: in questo modo i maschi che esibiscono tale carattere saranno più attraenti per le femmine, e ciò garantirà loro un maggior successo riproduttivo. Attraverso la riproduzione, i geni per la preferenza e per lo sviluppo del carattere maschile saranno trasmessi alla prole, provocando in questo modo un meccanismo a cascata autorinforzante, che porterà alla fissazione dei caratteri arbitrari nella popolazione (Fisher, 1930).

Per Zahavi (1975; 1977) invece i CSS rappresenterebbero uno svantaggio per la sopravvivenza del maschio, e le femmine preferirebbero tali CSS proprio perché segnalerebbero onestamente la qualità complessiva dell’individuo che li porta: se questo infatti riesce a sopravvivere malgrado l’handicap, è sicuramente un maschio di qualità superiore, e ciò assicurerebbe loro una prole di miglior qualità. I CSS sarebbero quindi costosi, ma l’incidenza del costo diminuirebbe all’aumentare della qualità complessiva del maschio. Rielaborando questa teoria Hamilton e Zuk (1982) proposero che i CSS fossero indicatori della resistenza del portatore a malattie e parassiti, qualità di importanza fondamentale per la sopravvivenza di un individuo. Infine Folstad e Karter (1992) suggerirono che il costo maggiore legato allo sviluppo e al mantenimento dei CSS fosse l’immunosoppressione, dato che gli ormoni sessuali inducono lo sviluppo di tali caratteri e contemporaneamente l’inibizione dell’apparato immunitario. In questo modo, un maschio che esibisce dei CSS ben sviluppati e riesce a sopravvivere malgrado il deficit immunitario, è sicuramente un maschio di qualità superiore. Per altre teorie invece i CSS si sarebbero evoluti perché utili nel riconoscimento della specie (Fisher, 1930; Trivers, 1972), o nella sincronizzazione dell’accoppiamento e nella stimolazione del partner (Marshall, 1936), o semplicemente sfruttando delle preferenze innate presenti nel sistema sensoriale femminile (“sensory bias”) (Ryan & Keddy-Hector, 1992). Tali meccanismi non sono mutuamente esclusivi, ma possono agire in concomitanza (Andersson, 1994).

La selezione sessuale però non agisce solo nella fase di corteggiamento che precede l’accoppiamento, ma può protrarsi anche in fase post-copulatoria fino al momento della fecondazione. I meccanismi ad oggi noti di competizione

sessuale post-copulatoria sono due: 1) competizione spermatica e 2) scelta criptica femminile (Birkhead & Møller, 1998; Birkhead & Pizzari, 2002). La competizione spermatica agisce quando gli spermatozoi di due o più maschi competono per fecondare le uova della femmina, e rappresenta il protrarsi della selezione intrasessuale presente in fase pre-copulatoria (Parker, 1970; Birkhead & Møller, 1998). Questo meccanismo ha portato all'evoluzione di una serie di adattamenti morfologici, fisiologici e comportamentali atti a favorire il successo di fecondazione di un maschio rispetto ai rivali, come ad esempio la produzione di un numero maggiore di spermatozoi, di spermatozoi più mobili o con diverse morfologie, la produzione di tappi spermatici o di sostanze anti-afrodisiache, l'incremento degli atti copulatori o l'assunzione di atteggiamenti di controllo e di difesa di un territorio o direttamente della partner (Birkhead & Møller, 1998). La scelta criptica femminile è invece rappresentata da qualunque meccanismo fisiologico o comportamentale sotto il controllo della femmina in grado di favorire o sfavorire gli spermatozoi di un maschio rispetto a quelli di un altro nella competizione spermatica, e corrisponde al protrarsi della selezione intersessuale presente in fase pre-copulatoria (Eberhard, 1985; 1996). Una scelta criptica è ad esempio attuata dalle femmine della specie *Gallus gallus domesticus*; esse infatti sono in grado di espellere proporzionalmente l'eiaculato dei maschi in relazione al grado di preferenza che hanno per l'individuo con cui si sono accoppiate (Pizzari *et al.*, 2002).

Caratteri multipli

In passato gli studi sulla preferenza femminile per i CSS si sono concentrati spesso sul ruolo di un singolo carattere. In numerose specie però sono presenti contemporaneamente più CSS, e accade quindi frequentemente che la scelta sessuale femminile non si basi sulla valutazione di un singolo tratto maschile, ma su più caratteri (Candolin, 2003). Nell'ultimo decennio, quindi, l'attenzione si è spostata sui caratteri multipli, e per spiegarne il significato si è ipotizzato che possano essere: a) adattativi, se aumentano la fitness della femmina riducendo i costi o gli errori della scelta del partner, b) ininfluenti per la fitness della femmina ma mantenuti da preferenze sensoriali femminili innate o c) maladattativi, se riducono la fitness femminile in quanto manipolati dal maschio segnalatore per sfruttare i bias sensoriali della femmina (Candolin, 2003).

Se il presupposto di partenza è che i CSS non siano informativi, ma semplicemente utili ad incrementare la fitness di chi li porta aumentandone il potere attrattivo (Fisher, 1930), la presenza di segnali multipli avrebbe la sola funzione di aumentare l'attrazione per le femmine. Tali tratti infatti non

rifletterebbero nessuna qualità del segnalatore, ma sfrutterebbero dei bias sensoriali femminili (Ryan & Rand, 1993), o delle preferenze rimaste da una selezione passata (Holland & Rice, 1998). I caratteri fisheriani non avrebbero effetti significativi sulla fitness della femmina, ma potrebbero comunque risultare vantaggiosi perché faciliterebbero l'individuazione e la ricezione del segnale, riducendo i tempi e i costi della scelta (Candolin, 2003). I caratteri fisheriani o non informativi potrebbero essere poco costosi, e potrebbero quindi essere più diffusi nelle specie fortemente poliginiche, in cui le cure parentali maschili sono assenti o molto scarse: in questi casi infatti sviluppare e mantenere numerosi CSS incrementerebbe notevolmente la fitness dei maschi, senza il rischio di compromettere le speranze di sopravvivenza dei loro figli (Møller & Pomiankowski, 1993).

Partendo invece dal presupposto che i CSS siano informativi, e riflettano quindi onestamente la qualità del maschio segnalatore (Zahavi, 1975; 1977; Hamilton & Zuk, 1982; Folstad & Karter, 1992), sono stati proposti due modelli per spiegare il vantaggio di esibirne più di uno: 1) *messaggi multipli* e 2) *segnali ridondanti* (Candolin, 2003). Secondo il primo modello, diversi caratteri fornirebbero informazioni su diverse qualità del segnalatore (Møller & Pomiankowski, 1993; Johnstone, 1997). Tali caratteri potrebbero quindi a) essere considerati tutti assieme dalla femmina per avere un'idea generale sulle condizioni di salute del maschio, riducendo quindi la possibilità di errore, b) riflettere la condizione del maschio su diverse scale temporali (a lungo termine e a breve termine) (Møller *et al.*, 1998), oppure c) avere "pesi" differenti a seconda della condizione o delle caratteristiche genetiche della femmina che li osserva (Wedekind, 1992). La diversa importanza data ai vari segnali può dipendere ad esempio da quali benefici essi possano garantire, se diretti o indiretti; l'attenzione che la femmina riserverà ad alcuni tratti rispetto ad altri dipenderà quindi dalle sue condizioni fisiche e dalla sua abilità nel compensare alcune carenze del partner (cure parentali, risorse) (Burley, 1986; Sheldon, 2000). La scelta differenziale femminile può dipendere anche da molti altri fattori: condizioni ambientali, stadio ontogenetico o età dell'individuo, costi della scelta in termini di tempo ed energia spesa a scapito di riproduzioni future (Jennions & Petrie, 1997). I caratteri multipli infatti sono diffusi soprattutto nelle specie in cui il costo della scelta stessa è basso, come ad esempio nelle specie in cui i maschi si riuniscono in arene (dove le femmine possono valutarne i display di corteggiamento contemporaneamente), in specie coloniali o che presentano gruppi sociali (Møller & Pomiankowski, 1993).

Secondo la teoria dei *segnali ridondanti* invece, i diversi caratteri rifletterebbero la medesima caratteristica nel maschio, e la loro presenza contemporanea ne

rafforzerebbe il segnale (Møller & Pomiankowski, 1993; Johnstone, 1997). L'utilizzo di segnali ridondanti che indicano lo stesso aspetto qualitativo del maschio potrebbe essere vantaggioso per la femmina poiché ridurrebbe il rischio di errore nella scelta o il tempo e l'energia spesi, agendo su diverse scale spaziali o facilitando il riconoscimento delle differenze tra gli individui. Inoltre renderebbe più difficile la falsificazione del segnale da parte dei maschi, rendendo più sicura la scelta femminile. Se infatti l'esibizione di un singolo tratto ben sviluppato può essere, in alcuni casi, prodotto anche da maschi di scarsa qualità, il mantenimento di più caratteri con il medesimo significato, essendo più costoso, dovrebbe essere possibile solo per i maschi realmente in buone condizioni (Møller & Pomiankowski, 1993; Candolin, 2003).

Il significato dei caratteri multipli non dipende però solo dalla loro natura, ma anche dall'effetto che hanno gli uni sugli altri: tali caratteri potrebbero infatti avere semplicemente un effetto additivo, per cui la potenza di un segnale sarebbe direttamente proporzionale al numero di caratteri con lo stesso significato esibito (Künzler & Bakker, 2001), oppure interagire tra loro in maniera più complessa, determinando diversi meccanismi d'azione. L'interazione tra i caratteri potrebbe essere ad esempio moltiplicativa o sequenziale: nel primo caso l'attenzione che la femmina rivolgerebbe ad un tratto aumenterebbe in presenza di un altro (Møller *et al.*, 1998), mentre nel secondo si attiverebbe solo una volta raggiunto il valore soglia per un altro (Borgia, 1995). L'importanza di un carattere potrebbe altrimenti aumentare quando un altro è inibito o difficile da individuare (Scheffer *et al.*, 1996) o quando i messaggi trasmessi da altri caratteri si contraddicono, annullandosi (Zuk *et al.*, 1992). Infine, un carattere potrebbe amplificare il messaggio di un altro facilitando la scelta femminile (Hasson, 1997), oppure avere un costo di espressione tale da influenzare l'espressione di un altro, in un trade-off negativo (Johnstone, 1996).

I Teleostei come modelli per lo studio della selezione sessuale

I pesci Teleostei sono, assieme ad Insetti e Uccelli, degli eccellenti organismi modello per lo studio della selezione sessuale (Andersson, 1994). I Teleostei esibiscono infatti un'ampia variabilità nei CSS, e pur essendo spesso difficilmente osservabili e manipolabili, hanno il vantaggio di presentare numerose modalità riproduttive, dato che possono differire ad esempio per il sistema di accoppiamento, per la dinamica di fecondazione, per la tipologia di uova e di ambiente utilizzato per la deposizione, per la presenza o meno di cure parentali o di tattiche riproduttive alternative (Breder & Rosen, 1966; Thresher, 1984;

Helfman *et al.*, 1997). Tra i pesci Teleostei vi sono infatti specie monogame, specie poliginiche, poliandriche o promiscue, specie ermafrodite simultanee o successive (proteandriche o proteroginiche). La fecondazione può essere esterna, con rilascio sincrono o asincrono dei gameti, o interna, con la presenza di specie ovipare, ovovivipare e vivipare (Breder & Rosen, 1966). Le uova possono essere pelagiche o demerse (Balon, 1975). L'alta variabilità nelle modalità riproduttive fa dei pesci Teleostei degli organismi ottimali per lo studio della selezione intrasessuale ed intersessuale (Taborsky, 2001).

La maggior parte delle specie di Teleostei sono sessualmente dimorfiche, e le differenze possono riguardare le dimensioni corporee, la livrea, la produzione di segnali chimici o l'emissione di segnali acustici (Andersson, 1994). Generalmente quando è presente una forte competizione intersessuale i maschi più grandi sono favoriti, poiché vengono preferiti dalle femmine proprio per le dimensioni corporee, o perché riescono a conquistare siti di nidificazione migliori (Kondric-Brown, 1990). Le femmine possono scegliere anche sulla base di colorazioni vistose o di particolari display di corteggiamento (Andersson, 1994), di pinne allungate o di ornamenti come protuberanze carnose o ossee distribuite sul capo o sul corpo, che possono essere presenti tutto l'anno o limitatamente alla stagione riproduttiva (Helfman *et al.*, 1997). I maschi inoltre possono, per attrarre le femmine, emettere dei segnali acustici (Myrberg, 1981), o sostanze chimiche a funzione feromonale (Stacey & Sorensen, 1999). Anche le cure parentali possono essere un tratto sottoposto a scelta femminile (Trivers, 1972): nei Teleostei infatti le cure parentali sono spesso a carico dei maschi (Gross & Sargent, 1985). Nelle specie che presentano cure parentali maschili, anche la qualità del nido risulta di importanza rilevante nella scelta femminile, dato che la sua posizione, dimensione, etc. può fornire indicazioni sui benefici diretti che il maschio può offrire (Hoelzer, 1989). Tali caratteri agiscono spesso in concomitanza, rendendo la scelta femminile molto complessa, perché basata sulla valutazione di più caratteristiche (Kondric-Brown, 1990).

Le differenze morfologiche e comportamentali non ricorrono solamente tra i due sessi, ma anche tra i membri dello stesso sesso, quando la competizione intrasessuale per poter accedere agli accoppiamenti è molto forte (Taborsky, 1994). La competizione per gli accoppiamenti ha portato, in diverse specie, alla comparsa di tattiche riproduttive alternative, volte a massimizzare la fitness degli individui con scarse abilità competitive (Taborsky, 1994). La presenza di fenotipi riproduttivi alternativi è diffusa in molte famiglie di Teleostei, e sono esibiti nella maggior parte dei casi dai maschi (Taborsky, 1994; 2001). I maschi di una specie possono infatti investire tutte le energie nell'espressione dei CSS, nella difesa di

un territorio o direttamente delle femmine, e nelle cure parentali (maschi parentali/dominanti) oppure, se non hanno sufficienti risorse o potenzialità per diventare dominanti possono comportarsi da opportunisti, sfruttando l'investimento fatto dai parentali e tentando di parassitarne gli accoppiamenti (maschi parassiti/opportunisti). Nei pesci Teleostei le tattiche riproduttive alternative adottate dai maschi possono essere di diverso tipo (Tarbosky, 1994; 1998; 2001); raramente sono fissate a vita e molto più spesso sono plastiche, variando a seconda delle condizioni sociali o dello stadio ontogenetico dell'individuo (Tarbosky, 1994; Gross, 1996; Tarbosky 1998; 2001). I maschi cosiddetti opportunisti possono comportarsi da 1) sneaker, 2) streeker o 3) satellite. I maschi sneaker, osservati in specie che depongono uova demerse, sono generalmente più piccoli del maschio parentale, e presentano una livrea simile a quella femminile; in questo modo riescono a penetrare furtivamente nel nido del parentale per rilasciare velocemente i propri spermatozoi sulle uova. I maschi streeker, osservati in specie che rilasciano uova pelagiche, tentano invece di intrufolarsi fisicamente tra il dominante e la femmina durante l'accoppiamento, per cercare di rilasciare i loro spermatozoi prima che il maschio parentale se ne accorga. I maschi satellite, anch'essi osservati più comunemente nelle specie ad uova demerse, vivono invece all'interno del territorio controllato dal dominante, e collaborano con questo nell'attrarre le femmine o nel difendere il territorio. In questo modo vengono tollerati dal parentale, e riescono a conquistarsi alcuni accoppiamenti (Tarbosky, 1994). La presenza di un maschio parentale o comunque dominante fa sì che i maschi opportunisti siano sempre sottoposti a competizione spermatica (Petersen & Warner, 1998). Di conseguenza, oltre a presentare un aspetto esteriore completamente diverso rispetto ai parentali, questi maschi presentano anche un maggior investimento in gonadi e rilasciano maggiori quantità di sperma (Petersen & Warner, 1998; Tarbosky, 2008).

Blenniidae

I Blenniidae (Classe: Actinopterygii, Ordine: Perciformes), rappresentati da 53 generi e 345 specie, sono stati spesso oggetto di studi di selezione sessuale, dato che presentano un'elevata variabilità nei CSS, a livello intra- ed interspecifico, e in molti casi tattiche riproduttive alternative (Thresher, 1984; Oliveira *et al.*, 2001; Giacomello *et al.*, 2008). I blennidi sono pesci di taglia medio-piccola prevalentemente marini, ampiamente diffusi nelle acque temperate e tropicali dell'Oceano Atlantico, Pacifico e Indiano (Nelson, 1994). Si trovano generalmente su substrati duri della zona litorale (Zander, 1986), e risiedono spesso nella fascia intertidale e subtidale (Gibson, 1969). Sono generalmente

bentonici, e si nutrono di alghe e invertebrati, ma esistono anche alcune specie pelagiche parassite che si nutrono della pelle o delle pinne di altri pesci (Thresher, 1984; Zander, 1986; Helfman *et al.*, 1997).

I blennidi presentano degli adattamenti morfologici e comportamentali all'ambiente in cui risiedono: presentano infatti delle dimensioni ridotte per resistere alla turbolenza del moto ondoso e sono molto abili nello sfruttare qualunque anfratto nelle rocce per proteggersi da eventuali predatori (Gibson, 1969; Zander, 1972; Gibson, 1982). Il corpo è allungato, privo di scaglie, con un'unica pinna dorsale costituita da raggi molli e spinosi, una pinna anale provvista di due spine e pinne pelviche ridotte, poste anteriormente alle pinne pettorali (Zander, 1986). I blennidi sono generalmente sedentari e sono privi di vescica natatoria, compiono spostamenti molto limitati e spendono pochissimo tempo in mare aperto (Gibson, 1969; Thompson, 1983; Zander, 1986).

La maggior parte delle specie di blennidi presenta un marcato dimorfismo sessuale nelle dimensioni, con maschi più grandi delle femmine, e nella presenza di: 1) colorazioni vistose, 2) appendici cefaliche o pinne dorsali particolarmente sviluppate, 3) ghiandole sulla pinna anale, dorsale o caudale (Breder & Rosen, 1966; Zander, 1975; Thresher, 1984; Zander, 1986). Si presume che tali tratti siano dei CSS implicati nella selezione sessuale, e in particolar modo che vengano utilizzati dai maschi in un contesto di scelta femminile (Zander, 1975) ma solo in pochi casi vi sono evidenze sperimentali di questa ipotesi (Giacomello & Rasotto, 2005).

La livrea è generalmente più vistosa nei maschi e alcune specie sono provviste di melanofori, che permettono all'animale di oscurare il corpo, in modo da rendere più evidenti alcuni tratti molto colorati (Zander, 1975). Le appendici cefaliche, come ad esempio creste, protuberanze o tentacoli, esibite dai maschi di molte specie di blennidi, tendono generalmente ad ingrandirsi durante la stagione riproduttiva e a ridursi notevolmente durante il resto dell'anno. In alcune specie però tali tratti mantengono le stesse dimensioni tutto l'anno, e possono diventare più evidenti durante il periodo riproduttivo grazie a colorazioni più accese (Zander, 1975). Le ghiandole possono essere di due tipi: 1) globulari e rugose, poste sui primi due raggi della pinna anale (ghiandole anali, GA) o 2) clavate, ellittiche e lisce, poste alla fine dei raggi molli della pinna anale e sulla pinna dorsale (Zander, 1975). Le GA derivano dalla modificazione dei primi due raggi della pinna anale e sono completamente sviluppate nei maschi maturi durante la stagione riproduttiva (Zander, 1975). Sono strutture convolute, costituite da un epitelio che secerne mucosostanze (Eggert, 1931; Blüm, 1972; Patzner & Seiwald, 1987; Neat *et al.*, 2003; Giacomello *et al.*, 2006), e presentano un'ampia

variabilità interspecifica (Zander, 1975) ed intraspecifica (Santos, 1995; Gonçalves *et al.*, 1996; Oliveira *et al.*, 2001; Neat *et al.*, 2003).

La biologia riproduttiva dei blennidi è simile in tutte le specie finora studiate: i maschi sono solitamente territoriali e nel periodo riproduttivo difendono un nido dove le femmine depongono le uova. La tipologia di nidi può variare a seconda dell'ambiente, ma generalmente sono utilizzati gusci di bivalvi come mitili o ostriche, piccoli buchi e anfratti in rocce e coralli, o qualsiasi oggetto possa presentare una piccola cavità protetta (Thersher, 1984). La fecondazione è esterna, e nelle due specie mediterranee in cui si è studiata la dinamica di accoppiamento (*Salaria pavo* e *Parablennius tentacularis*), è stato dimostrato che il rilascio dei gameti è asincrono: il maschio infatti rilascia delle strisce spermatiche lungo la parete interna del nido dove la femmina depone poi le uova attaccandole una ad una, in un singolo strato, con il micropilo rivolto verso la parete (Patzner *et al.*, 1986; Gallo, 2004). Il maschio accudisce le uova fino alla schiusa ventilandole, rimuovendo il sedimento e proteggendole da eventuali predatori (Thresher, 1984). Il sistema di accoppiamento nelle specie di blennidi finora studiate è promiscuo, secondo la definizione di Krebs & Davies (1992): i maschi infatti sono poliginici, dato che generalmente curano contemporaneamente le ovature di più femmine nel proprio nido, e le femmine sono poliandriche, in quanto durante la stagione riproduttiva ciascuna femmina può deporre le uova nei nidi di diversi maschi (Patzner *et al.*, 1986; Neat & Locatello, 2002).

In tre specie di blennidi è stata descritta la presenza di tattiche riproduttive alternative: in due casi (*S. pavo* e *Scartella cristata*) i maschi parassiti si comportano da sneaker (Almada *et al.*, 1994; Gonçalves *et al.*, 1996; Neat *et al.*, 2003), mentre nel terzo caso (*Parablennius sanguinolentus parvicornis*) i maschi parassiti si comportano alternativamente da sneaker o da satelliti (Oliveira *et al.*, 2001).

Salaria pavo

Salaria pavo (Risso 1810) è un blennide di medie dimensioni (lunghezza massima: 15 cm), molto diffuso lungo le coste orientali dell'Oceano Atlantico, e in particolar modo lungo le coste del Mar Mediterraneo e del Mar Nero, dove vive generalmente nella fascia intertidale e subtidale delle coste rocciose (Zander, 1986). Nell'alto Adriatico *S. pavo* si trova sia in acque marine che salmastre, essendo presente anche in Laguna di Venezia. La bavosa pavonina, nome comune di *S. pavo*, rappresenta un ottimo modello per lo studio dei meccanismi di selezione sessuale: presenta infatti un forte dimorfismo sessuale, sia dimensionale che per la presenza di caratteri multipli nei maschi, presenta cure parentali

maschili, vive in due ambienti ecologicamente diversi (mare e laguna), è ampiamente diffusa, facilmente osservabile e reperibile e si adatta facilmente alla vita in acquario.

Gli individui di questa specie presentano generalmente una colorazione diffusa giallo-verde, con delle fasce verticali più scure lungo i fianchi, delimitate da bande blu acceso nella prima metà del corpo e da puntini del medesimo colore nella parte finale e sulla testa, dove è presente anche una macchia ocellare sempre contornata di blu (Zander, 1986) (fig. 1). Il dimorfismo sessuale è marcato e diventa particolarmente evidente durante la stagione riproduttiva (Zander, 1986), che nelle acque dell'Alto Adriatico va da maggio a luglio (Segantin, 1968). I maschi infatti presentano mediamente dimensioni maggiori rispetto alle femmine, possiedono una cresta cefalica che durante il periodo riproduttivo diventa molto evidente grazie ad una colorazione giallo acceso (fig. 2, A), e i primi due raggi della pinna anale modificati in una coppia di ghiandole anali, che aumentano di dimensioni nel periodo degli accoppiamenti (Zander, 1975; Patzner & Seiwald, 1987) (fig. 2, B). Nelle femmine invece la colorazione è meno cangiante e l'unica parte che diventa più evidente è il ventre, generalmente bianco-giallo, che aumenta di dimensioni durante l'ovulazione.

La riproduzione della bavosa pavonina avviene con modalità simili a quanto osservato in altri blennidi ed è caratterizzata dalla deposizione di uova demerse che il maschio cura (pulendole, ventilandole e spalmandole con un secreto prodotto dalle GA) fino alla loro schiusa. (Thersher, 1984; Patzner *et al.*, 1986; Oliveira *et al.*, 1999; Giacomello *et al.*, 2006). Il maschio difende il proprio nido con le uova da possibili tentativi di intrusione da parte di altri maschi, mentre nel caso in cui sia una femmina ad avvicinarsi, mette in atto una serie di display di corteggiamento, come accentuare la colorazione scura del corpo, oscillare il capo, forse per evidenziare la cresta, o uscire completamente e cercare con morsi e spinte di guidarla fino al nido (Zander, 1986). Il sistema di accoppiamento anche in questa specie è promiscuo, con la presenza di maschi poliginici e di femmine poliandriche (Patzner *et al.*, 1986). In una popolazione portoghese di questa specie oltre ai maschi parentali è stata dimostrata la presenza di maschi opportunisti che, esibendo un aspetto simile alle femmine, parassitizzano gli accoppiamenti dei dominanti, entrando nei loro nidi durante la deposizione delle uova e rilasciando spermatozoi (Almada *et al.*, 1994; Gonçalves *et al.*, 1996). È interessante sottolineare che in questa popolazione solo i maschi parentali hanno creste cefaliche e GA sviluppate, e per questo si pensa che questi caratteri siano implicati nella selezione sessuale ed in particolare nella scelta femminile (Almada *et al.*, 1994; Gonçalves *et al.*, 1996). Mentre non vi sono informazioni sulle preferenze femminili riguardo

la cresta cefalica, nel caso delle GA sembra che contribuiscano ad attrarre le femmine producendo e rilasciando nell'ambiente una sostanza con funzione feromonale (Laumen *et al.*, 1974; Barata *et al.*, 2008). Recenti studi hanno inoltre dimostrato che il secreto di tali ghiandole contiene una sostanza lisozima-simile (Giacomello *et al.*, 2006) che ha azione antimicrobica e favorisce la sopravvivenza delle uova proteggendole da infezioni batteriche (Pizzolon *et al.*, sottomesso). Considerato che il secreto di queste ghiandole e il suo contenuto proteico e' proporzionale alle dimensioni e al peso delle ghiandole stesse, le dimensioni delle GA potrebbero segnalare alle femmine una qualità del maschio legata all'abilità nelle cure parentali ed essere quindi oggetto di preferenze femminili (Pizzolon *et al.*, sottomesso).



Figura 1. *S. pavo*: sono evidenti le differenze nella livrea e la presenza della cresta cefalica gialla nel maschio (a destra), rispetto alla femmina.

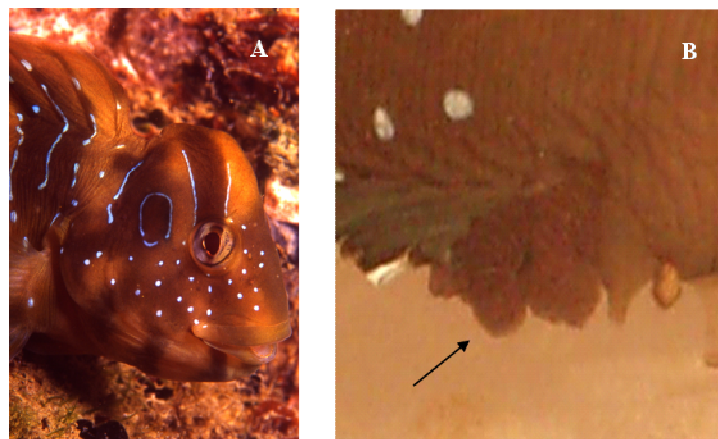


Figura 2. Caratteri dimorfici in *S. pavo*: la cresta cefalica (A) e le ghiandole anali (B) nel maschio parentale.

SCOPO DELLA TESI

Questo studio, condotto sulla bavosa pavonina, *Salaria pavo*, è focalizzato allo studio delle preferenze femminili nei confronti di due tratti maschili sessualmente dimorfici: la cresta cefalica e le ghiandole anali.

Il lavoro è articolato in due parti:

- la prima, svolta in laboratorio, si propone di verificare sperimentalmente se i due tratti maschili sono sottoposti a selezione intersessuale;
- la seconda, svolta sul campo, si propone di valutare se e come i due caratteri vengono esibiti dai maschi durante le fasi di corteggiamento.

2. MATERIALI E METODI

Siti di raccolta

Per gli esperimenti di questo studio sono stati raccolti solo individui di sesso femminile; alcuni maschi sono stati catturati invece per la preparazione delle sagome.

La raccolta è avvenuta in due siti differenti, e precisamente lungo il lato spiaggia del molo foraneo di Sottomarina ($45^{\circ}13'43''\text{N}$, $12^{\circ}18'43''\text{E}$), nell'alto Mar Adriatico, e in un ex allevamento di mitili in disuso, il "Casone" ($45^{\circ}13'50''\text{N}$, $12^{\circ}18'43''\text{E}$), nella Laguna di Venezia (fig. 3). Gli animali sono stati raccolti in subacquea mediante l'utilizzo di retini durante l'alta marea, ad una profondità variabile tra 0 e 5 metri per Sottomarina e 0 e 2 metri per il Casone. Il periodo di raccolta è coinciso con la stagione riproduttiva, e precisamente dal 26 maggio al 13 agosto 2008.



Figura 3. Foto aerea della bocca di porto di Chioggia, in cui sono visibili le due aree di raccolta degli animali.

Una volta catturate, le femmine venivano trasportate vive nei laboratori della Stazione Idrobiologica di Chioggia dove venivano anestetizzate con MS222 (Sandoz), per poter misurare la loro lunghezza totale (Lt), mediante un calibro con precisione di 0.01 cm (range Lt: 5.1–10.9 cm), e il loro peso, mediante una bilancia con precisione di 0.001 g (range peso: 1.518–12.133 g). Gli animali venivano poi stabulati singolarmente in vasche di vetro (60x35x40 cm) con il fondo sabbioso, provviste di un ossigenatore, a temperatura controllata ($25\pm 1^{\circ}\text{C}$),

e nutriti una volta al giorno con pezzetti di cozze sgusciate (*Mytilus* sp.). L'acqua delle vasche proveniva direttamente dal mare e veniva cambiata quotidianamente, mentre l'illuminazione dell'ambiente seguiva il fotoperiodo naturale della stagione. Il periodo di stabulazione (dal momento della cattura al momento dell'esperimento) variava da 2 a 5 giorni, intervallo necessario per permettere agli animali di acclimatarsi. Una volta eseguito l'esperimento gli animali venivano liberati nei siti di cattura.

In totale sono state catturate 100 femmine (49 di mare, 51 di laguna).

Preparazione delle sagome

Per gli esperimenti di scelta effettuati sono state preparate delle sagome con l'aspetto dei maschi di *S. pavo*. Alcuni maschi sono stati catturati, con la stessa tecnica utilizzata per le femmine, nei due siti di laguna e di mare. Una volta misurati sono stati scelti tre individui che presentavano una lunghezza totale rispettivamente di 8, 10 e 12 cm. Queste misure erano state in precedenza scelte come medie rappresentative del range di lunghezza dei maschi presenti in entrambi i siti (Pizzolon, dati non pubblicati). I tre animali sono stati quindi sacrificati con una forte dose di MS222 (Sandoz) e utilizzati per ricavarne il calco in gesso; con il calco sono state poi prodotte 14 copie per individuo in silicone. Le sagome in silicone sono state quindi dipinte a mano con colori acrilici atossici, cercando di riprodurre la tipica livrea dei maschi parentali (fig. 4).



Figura 4. Sagome in silicone, prima e dopo la colorazione.

A parte sono state preparate invece due serie di creste cefaliche e due serie di ghiandole anali (in totale 20 creste e 20 GA) (fig. 5). Ciascuna serie presentava per la cresta l'altezza minima e massima (0.1-0.9 cm), e per le GA il diametro minimo e massimo (0.1-0.4 cm), rispetto ai valori registrati nei maschi di entrambi i siti di raccolta (Pizzolon, dati non pubblicati).

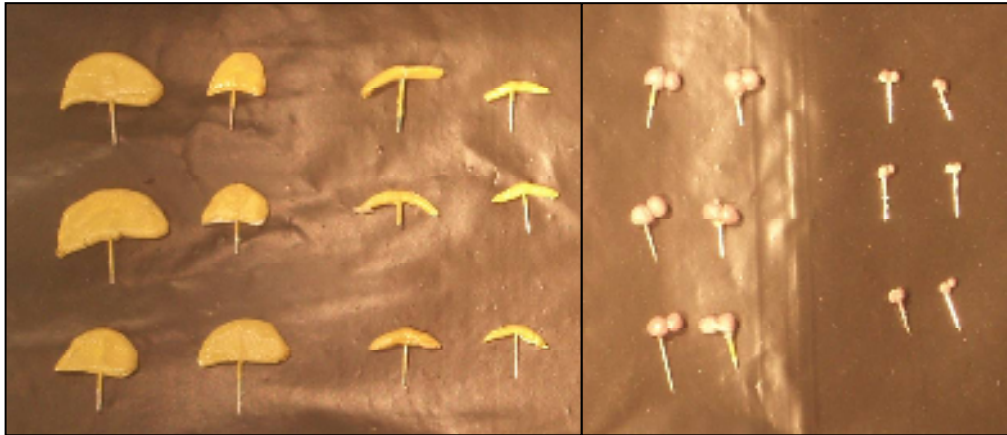


Figura 5. Alcuni esempi di creste (sinistra) e GA (destra) utilizzate negli esperimenti.

Esperimenti

Gli esperimenti di scelta effettuati con gli animali raccolti sono stati di tre tipi, per un totale di 74 animali testati, di cui 61 hanno risposto allo stimolo visivo (=82,4%). Preliminarmente sono stati utilizzati 6 animali per mettere a punto i tempi ideali di osservazione e per l'addestramento dell'operatore. Le tre serie di esperimenti sono state condotte utilizzando la stessa tipologia di vasche e seguendo il medesimo protocollo di esecuzione.

Ogni vasca (fig. 6) era divisa longitudinalmente in due compartimenti stagni di uguale dimensione (60x17.5x40 cm) da una parete di plexiglass trasparente: la femmina occupava una delle due sezioni (compartimento a), in cui era presente un tubo in PVC (lunghezza=15 cm, diametro=3 cm) che fungeva da nido, mentre nell'altra (comp. b) venivano poste le sagome durante l'esperimento. Un'ora prima dell'inizio di ogni esperimento veniva tolto l'ossigenatore e il nido nella sezione della femmina, e la parete divisoria in plexiglass veniva oscurata con un pannello, in modo da non distrarla durante l'allestimento. Nella sezione libera venivano posti due nidi in PVC identici ad ogni angolo e, all'ingresso di ogni nido, veniva posizionata la sagoma di un maschio.

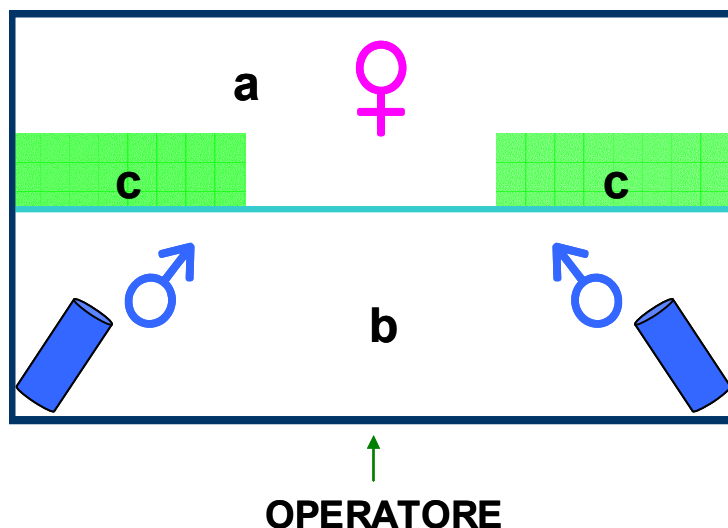


Figura 6. Schema della vasca sperimentale: a=porzione di vasca occupata dalla femmina, b=porzione di vasca occupata dalle sagome, c=aree di scelta.

A seconda delle dimensioni della femmina testata veniva scelta proporzionalmente la dimensione delle due sagome maschili: per femmine piccole (range Lt: 5.00-6.50 cm) venivano utilizzate le sagome di 8 cm, per femmine medie (range Lt: 6.51-8.00) le sagome di 10 cm, e per femmine grandi (range Lt: 8.01-11.00 cm) le sagome di 12 cm. A seconda dell'esperimento venivano poi montate sulle due sagome le creste e/o le ghiandole anali. Una volta allestito l'esperimento si lasciavano trascorrere altri 30 minuti per permettere alla femmina di superare l'eventuale stress dovuto al disturbo, dopodiché la parete oscurante veniva rimossa e veniva osservato il comportamento della femmina. L'operatore, posto di fronte alla vasca sperimentale, registrava per quanto tempo la femmina rimaneva di fronte alle sagome vicino al plexiglass, in una delle due aree di scelta (dimensioni: 17x5cm) (fig. 6, zone c), e annotava il numero di display di corteggiamento effettuati.

Sono stati considerati tre diversi tipi di display caratteristici per questa specie: mostrare il ventre (pancia), nuotare eseguendo dei rapidi movimenti verticali (su e giù) e assumere una tipica posizione inarcata (arco) (Patzner *et al.*, 1986; Almada *et al.*, 1995). L'area centrale vicina al plexiglass, compresa tra le due zone di scelta, e tutta la parte di fondo sono state considerate zone di non-scelta. Per ogni esperimento venivano scelte in maniera casuale due sagome di uguali dimensioni, e a queste venivano abbinati i caratteri, scelti anch'essi casualmente dalle serie, per evitare il rischio di pseudorepliche. La durata di ogni osservazione è stata di 30 minuti, divisa in fasi di 5 minuti ciascuna.

L'esperimento veniva considerato nullo se la femmina non si muoveva dalla posizione iniziale, non mostrando quindi alcuna reazione, nei primi 15 minuti di

osservazione, o se il tempo totale trascorso nell'area di scelta era inferiore ai 3 minuti (pari al 10% del tempo dell'intera osservazione). Ciascuna femmina è stata impiegata per una singola replica.

Esperimento 1 - Scelta per le Ghiandole Anali

Per questo esperimento sono state posizionate nella sezione di vasca non occupata dalla femmina due sagome della stessa dimensione, una con la GA grandi e una con le GA piccole. In totale sono state sottoposte al test 37 femmine (14 di mare e 23 di laguna) e 27 di queste hanno operato una scelta.

Esperimento 2 – Scelta per la Cresta

Nel secondo esperimento sono state impiegate per ogni osservazione due sagome di uguale dimensione, una con la cresta grande e l'altra con la cresta piccola. In questo caso le sagome sono state infilate all'interno dei nidi, in modo che fosse visibile solo la testa. Per questo esperimento sono state utilizzate 22 femmine (11 di mare e 11 di laguna) e 20 di queste hanno operato una scelta.

Esperimento 3 – Scelta in presenza di entrambi i caratteri

Nell'ultimo set di osservazioni le sagome utilizzate portavano entrambi i caratteri, montati su ciascuna sagoma con differenti combinazioni (cresta grande e GA piccole, cresta piccola e GA grandi). Dato che dai test precedenti era risultato che le femmine di laguna non mostravano preferenza per le dimensioni delle GA, a questo test sono state sottoposte solo le femmine di mare (n=15), e di queste 14 hanno operato una scelta.

Osservazioni sul Campo

Parallelamente alla parte sperimentale di laboratorio è stata condotta una serie di osservazioni sul campo, per valutare i comportamenti in natura dei maschi nei due diversi ambienti da cui provenivano le femmine sperimentali. L'operatore subacqueo si posizionava in prossimità di un nido controllato da un maschio e, dopo aver atteso qualche minuto per permettere all'animale di abituarsi alla sua presenza, lo osservava per 15 minuti (=900 secondi). Durante l'osservazione venivano registrati su una tavoletta in PVC i tempi di: a) permanenza fuori del nido, b) attività di corteggiamento totale, in particolare per 2 tipi di display (apertura completa delle pinne e presentazione delle GA), e c) attività non strettamente connesse alla riproduzione (mangiare, esplorare il territorio, difendere il nido). Veniva inoltre registrato il numero di attacchi verso le femmine e l'eventuale presenza di sneaker.

In totale sono state fatte rilevazioni su 40 maschi (20 di mare e 20 di laguna), per un totale di 600 minuti di osservazione e 15 ore di immersione, di cui 10 dedicate alla raccolta delle osservazioni .

Analisi dei Dati

Dalle analisi sono stati esclusi i dati degli esperimenti in cui le femmine non hanno reagito allo stimolo (in totale 13 osservazioni). Per l'esperimento 1, la scelta femminile per le GA (X) è stata calcolata come il rapporto tra il tempo speso davanti alla sagoma con le GA grandi e il tempo totale di scelta. I risultati sono stati quindi analizzati con un test t per campione singolo contro un valore atteso di 0.5 (corrispondente ad un'assenza totale di preferenza) dopo essere stati trasformati in $\arcsin\sqrt{X}$. La stessa analisi è stata fatta per gli esperimenti 2 e 3, calcolando in questo caso il rapporto tra il tempo trascorso a scegliere la sagoma con la sola cresta grande (esp. 2) o con la cresta grande e le relative GA piccole (esp. 3) e il tempo totale di scelta. Per ciascuno dei primi due esperimenti, in cui sono stati impiegati animali provenienti da entrambi i siti, è stato fatto un primo confronto utilizzando il totale dei dati, e in seguito altri due utilizzando separatamente i dati relativi alle femmine di mare e quelli relativi alle femmine di laguna.

Con i dati raccolti nelle osservazioni sul campo è stato fatto un confronto tra i due siti per ogni tipo di informazione (ad eccezione di quelle che risultavano uguali a 0 in uno dei due siti) utilizzando un test t per dati indipendenti per gruppi. Tutti i valori sono stati riportati come media (\bar{X}) \pm deviazione standard (SD). Tutte le analisi sono state condotte utilizzando i pacchetti statistici e grafici di Microsoft Excel e Statistica 7.1 (StatSoft), per Windows XP.

3. RISULTATI

Esperimento 1

Sono state utilizzate in totale 37 femmine, e di queste 27 hanno reagito alla presenza delle sagome. Dalle analisi dei dati totali è emersa una preferenza significativa per le sagome maschili che portavano le GA di maggiori dimensioni (Test t: $t_{1-26}=2.54$; $p<0.05$), scelte nel $63.7\pm 29.2\%$ del tempo totale di scelta e preferite da 18 femmine su 27 (fig. 7).

Considerando poi separatamente gli esperimenti in cui erano coinvolte le femmine di laguna e di mare, nel primo caso il risultato complessivo della loro scelta non è significativo (Test t: $t_{1-14}=0.43$; $p=0.67$), con le sagome con GA grandi scelte nel $52.3\pm 30.0\%$ del tempo totale di scelta e preferite da 7 femmine su 15 (figg. 8.1 e 8.2). Invece, per quanto riguarda le femmine di Sottomarina, il risultato complessivo della loro scelta è altamente significativo (Test t: $t_{1-11}=4.11$; $p<0.01$), dato che le sagome con GA grandi sono state scelte nel $77.9\pm 21.9\%$ del tempo totale di scelta, e preferite da 11 femmine su 12 (figg. 9.1 e 9.2).

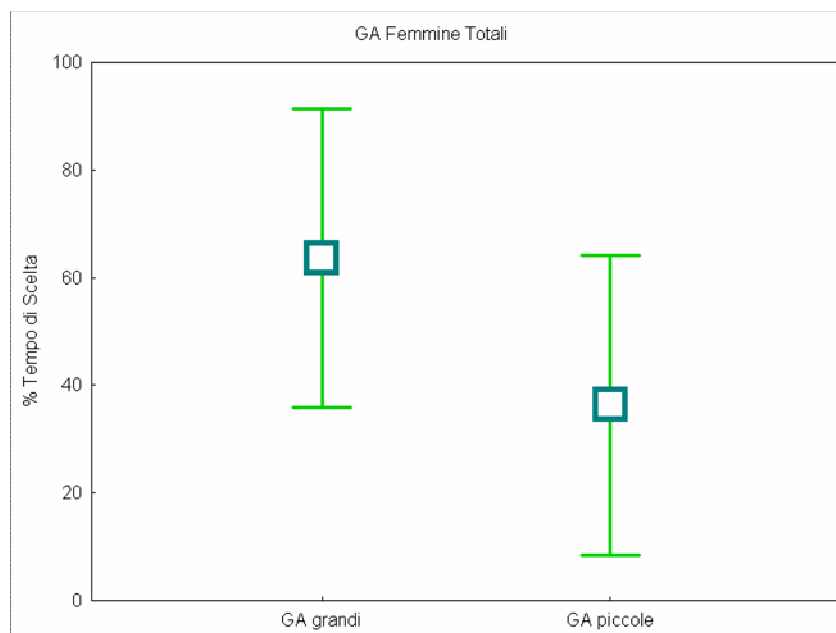


Figura 7. Percentuale del tempo trascorso dalle femmine, rispetto al tempo totale di scelta, davanti alla sagoma con GA grandi o piccole (media \pm SD): la differenza di scelta tra GA grandi e piccole è significativa.

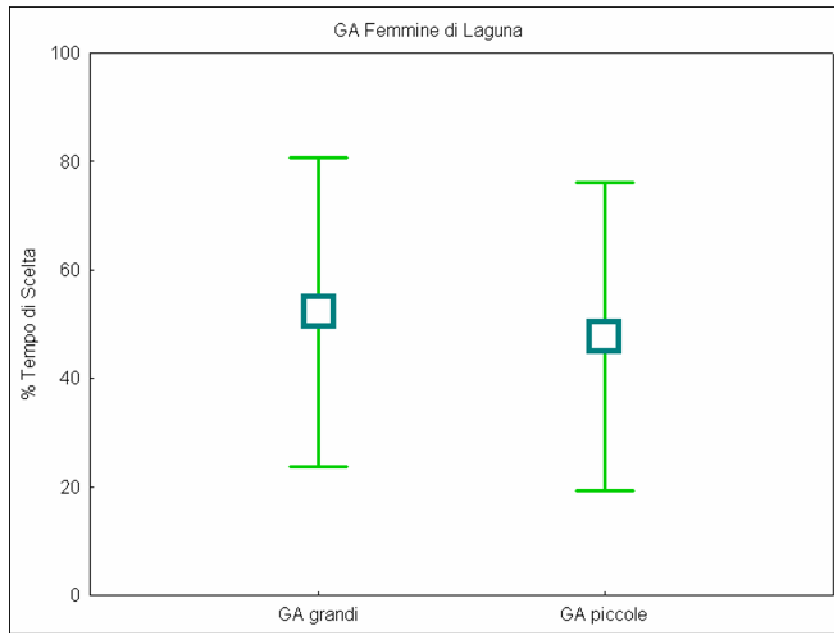


Figura 8.1. Percentuale del tempo trascorso dalle femmine di laguna, rispetto al tempo totale di scelta, davanti alla sagoma con GA grandi o piccole (media \pm SD): la differenza di scelta tra GA grandi e piccole non è significativa.

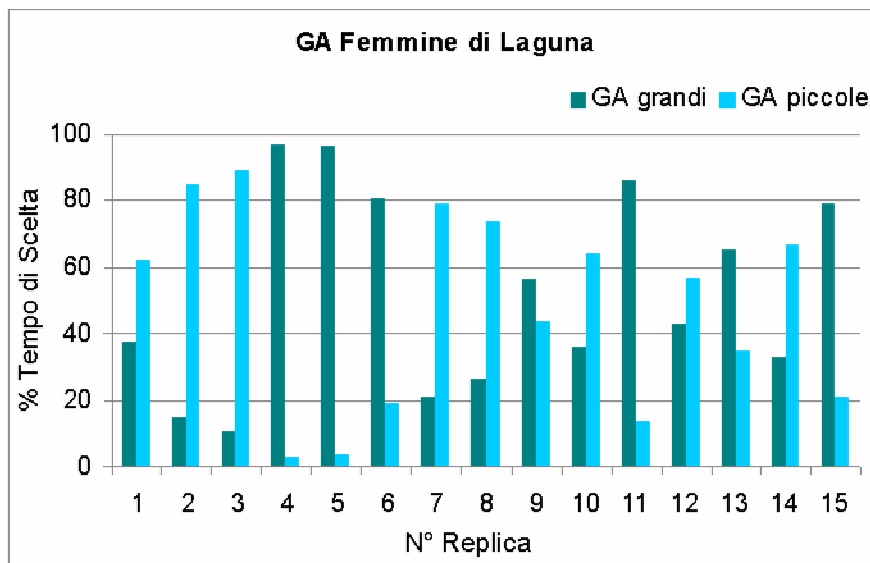


Figura 8.2. Percentuale del tempo trascorso da ciascuna femmina di laguna davanti alla sagoma con le GA grandi e a quella con le GA piccole.

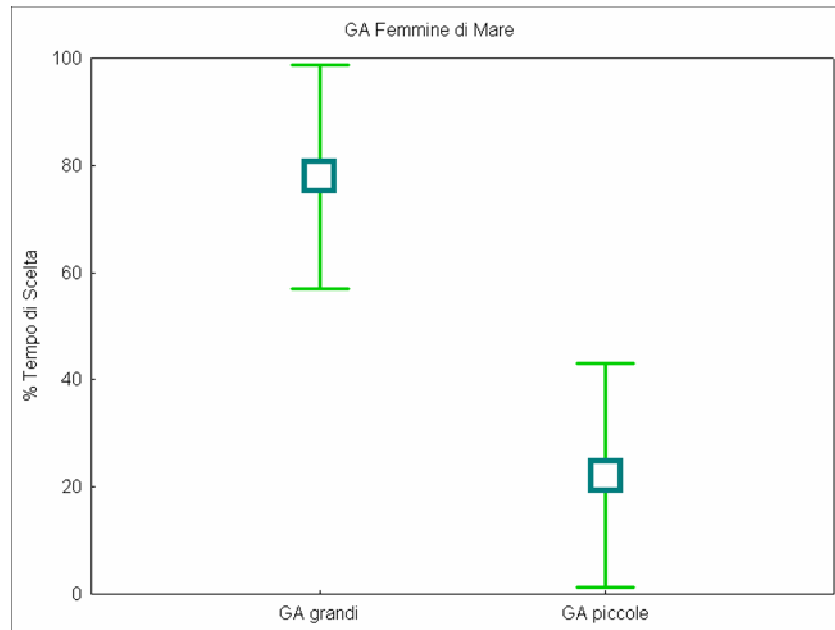


Figura 9.1. Percentuale del tempo trascorso dalle femmine di mare, rispetto al tempo totale di scelta, davanti alla sagoma con GA grandi o piccole (media±SD): la differenza di scelta tra GA grandi e piccole è altamente significativa.

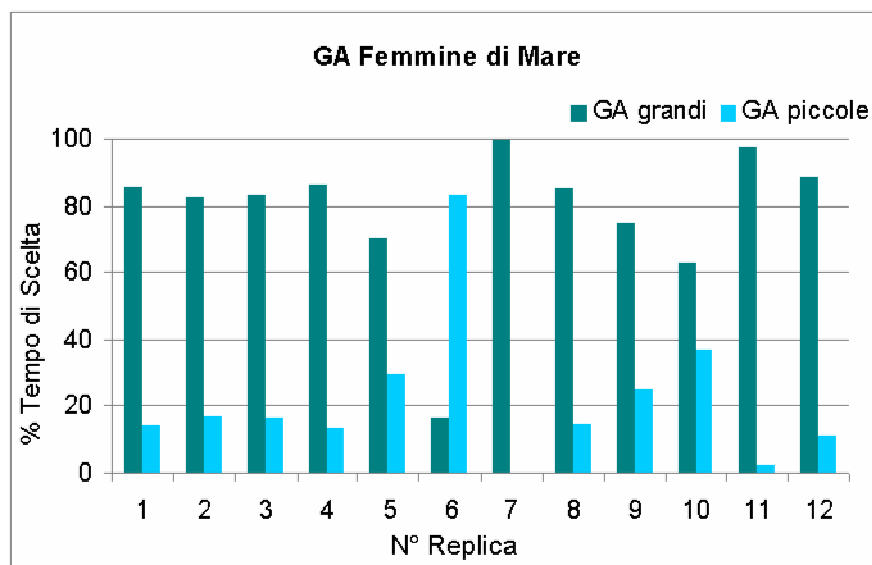


Figura 9.2. Percentuale del tempo trascorso da ciascuna femmina di mare davanti alla sagoma con le GA grandi e a quella con le GA piccole. Solo in un caso (replica n° 6), la femmina ha preferito le GA piccole.

Esperimento 2

Per il secondo esperimento delle 22 femmine sottoposte al test di scelta 20 hanno reagito alla presenza delle sagome. In questo caso l'analisi dei dati ha indicato una preferenza altamente significativa per le sagome con la cresta di maggiori dimensioni, sia considerando il totale dei risultati (Test t: $t_{1-19}=9.50$; $p<0.01$), con l' $81.6\pm 11.3\%$ del tempo totale di scelta impiegato a scegliere la sagoma con la cresta grande, preferita da 20 femmine su 20 (fig. 10), sia considerando separatamente le risposte ottenute dalle femmine di laguna (Test t: $t_{1-9}=5.78$; $p<0.01$), con la cresta grande scelta nell' $83.2\pm 14.1\%$ del tempo totale di scelta e preferita da 10 femmine su 10 (figg. 11.1 e 11.2), e quelle ottenute dalle femmine di mare (Test t: $t_{1-9}=10.18$; $p<0.01$), con la cresta grande scelta nell' $80.1\pm 8.2\%$ del tempo totale di scelta e preferita da 10 femmine su 10 (figg. 12.1 e 12.2).

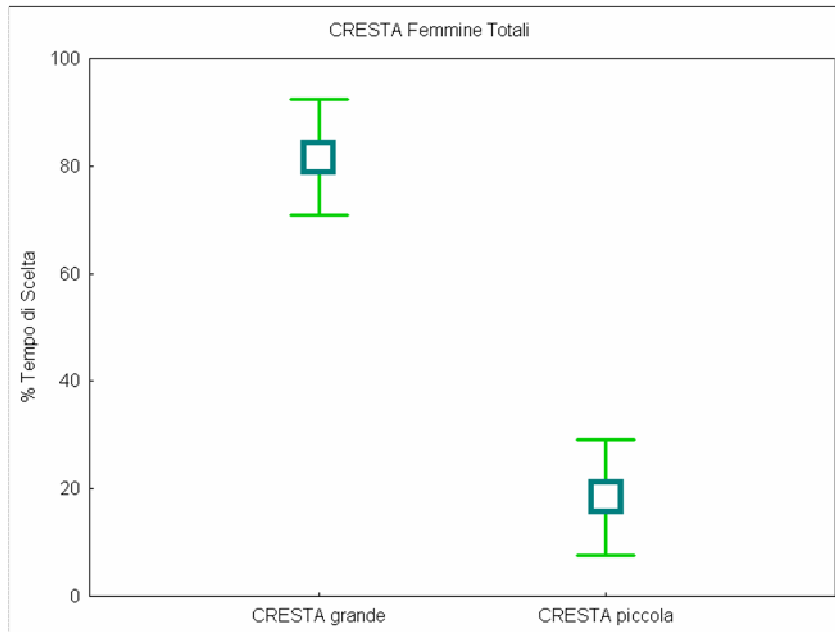


Figura 10. Percentuale del tempo trascorso dalle femmine, rispetto al tempo totale di scelta, davanti alla sagoma con cresta grande o piccola (media \pm SD): la differenza di scelta è altamente significativa.

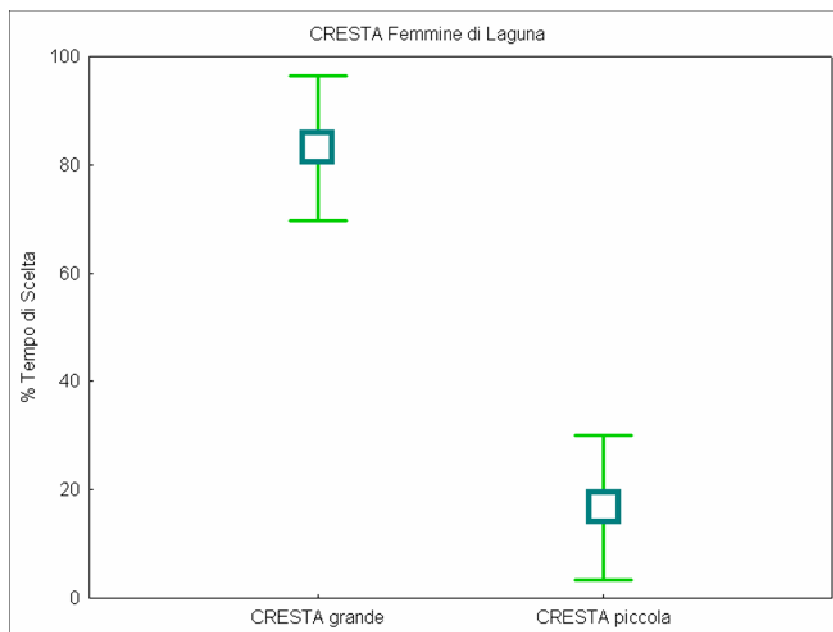


Figura 11.1. Percentuale del tempo trascorso dalle femmine di laguna, rispetto al tempo totale di scelta, davanti alla sagoma con cresta grande o piccola (media±SD): la differenza è altamente significativa.

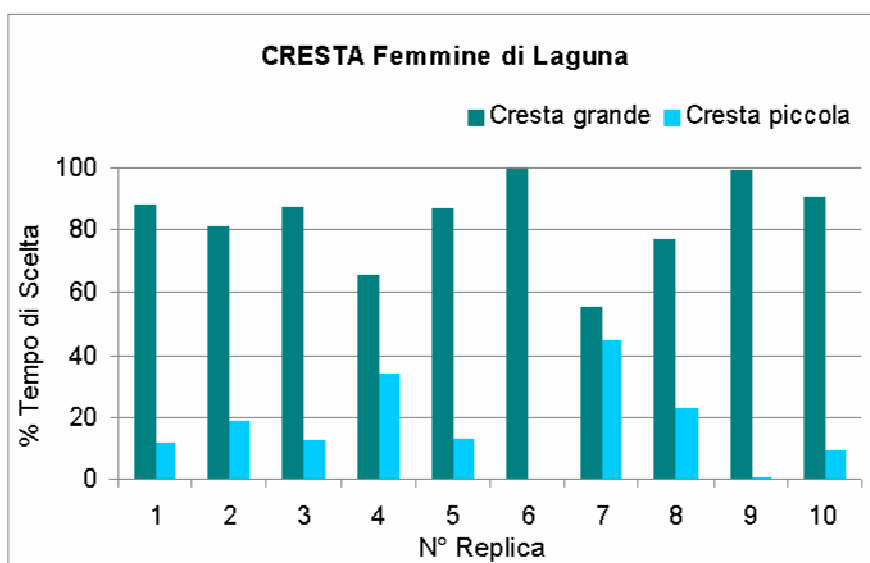


Figura 11.2. Percentuale del tempo trascorso da ciascuna femmina di laguna davanti alla sagoma con cresta grande e a quella con cresta piccola. Tutte preferiscono la cresta grande.

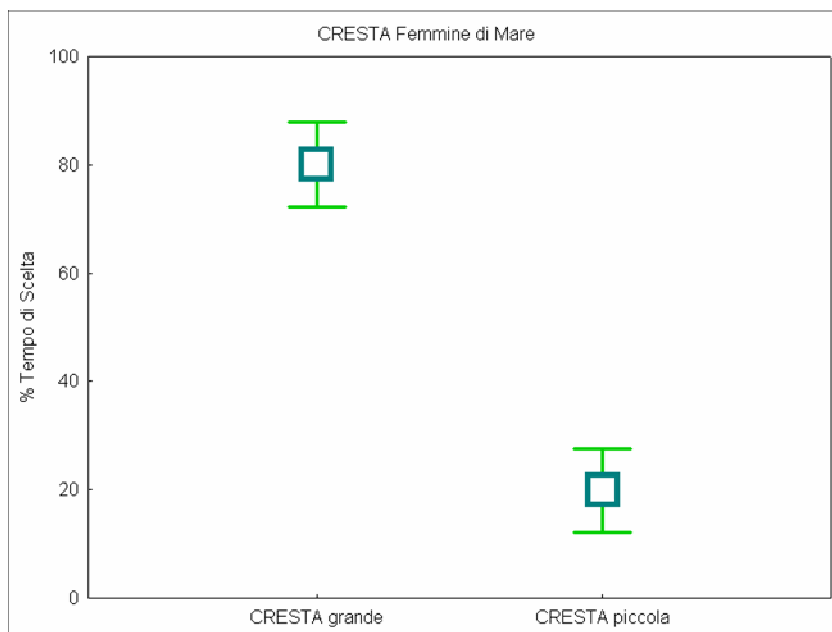


Figura 12.1. Percentuale del tempo trascorso dalle femmine di mare, rispetto al tempo totale di scelta, davanti alla sagoma con cresta grande o piccola (media±SD): la differenza è altamente significativa.

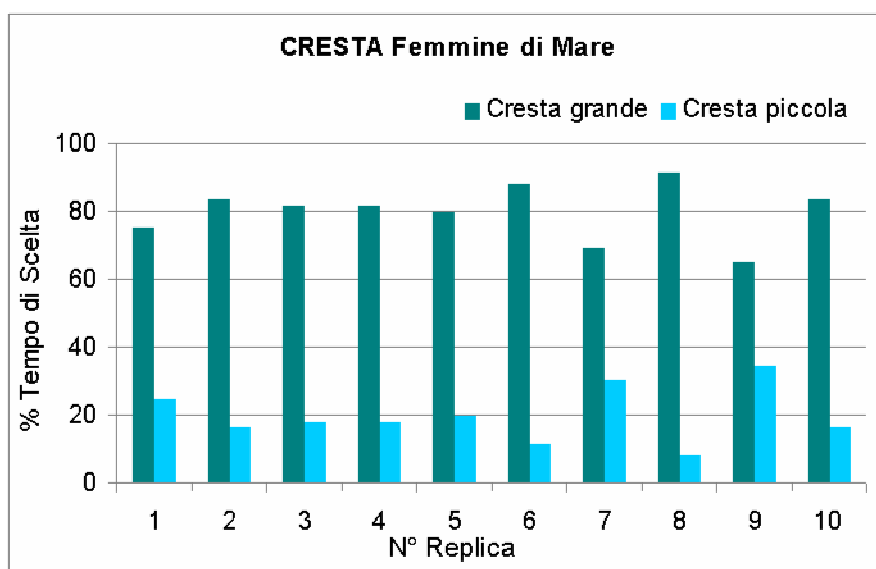


Figura 12.2. Percentuale del tempo trascorso da ciascuna femmina di mare davanti alla sagoma con cresta grande e a quella con cresta piccola. Tutte preferiscono la cresta grande.

Esperimento 3

Nell'ultimo gruppo di osservazioni delle 15 femmine di mare utilizzate 14 hanno reagito alla presenza delle sagome. L'analisi dei dati non ha dato un risultato significativo, ma piuttosto un valore che si avvicina alla totale assenza di preferenza (Test t: $t_{1-13}=0.03$; $p=0.98$), con il $49.6\pm 35.4\%$ del tempo totale di scelta impiegato nella scelta della sagoma con cresta grande e GA piccole, preferita da 7 femmine su 14, e il $50.4\pm 35.4\%$ del tempo totale di scelta impiegato nella scelta della sagoma con cresta piccola e GA grandi, preferita da 7 femmine su 14 (figg. 13.1 e 13.2).

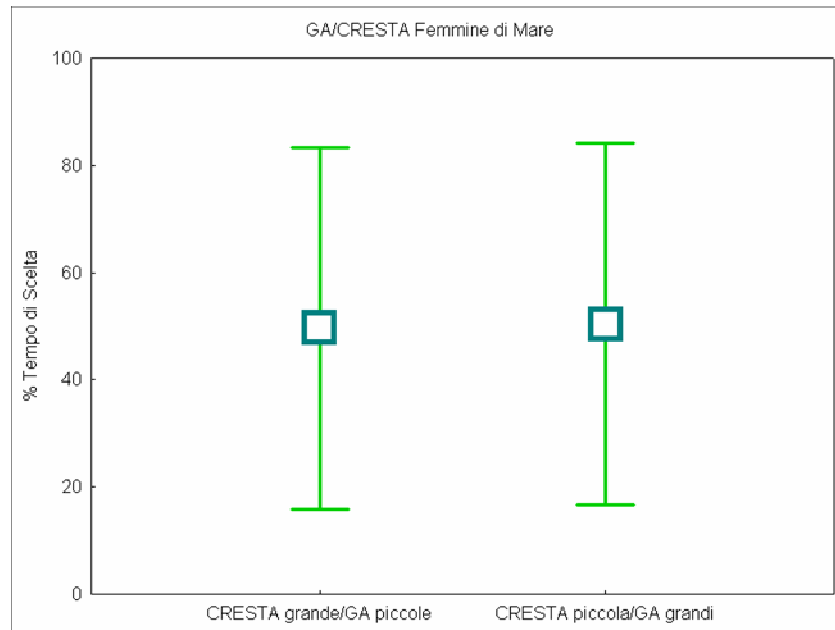


Figura 13.1. Percentuale del tempo trascorso dalle femmine di mare, rispetto al tempo totale di scelta, davanti alla sagoma con cresta grande e GA piccole, o con cresta piccola e GA grandi (media \pm SD): la differenza non è significativa.

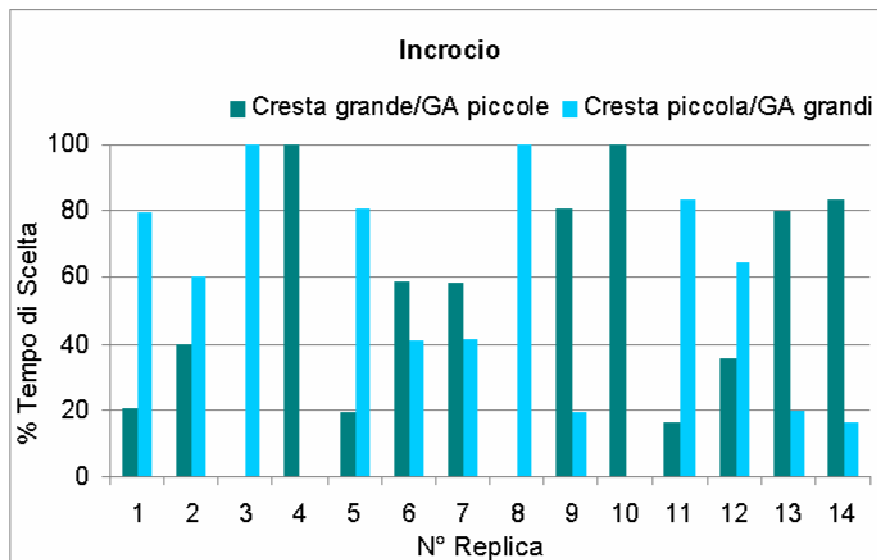


Figura 13.2. Percentuale del tempo trascorso da ciascuna femmina di mare davanti alla sagoma con cresta grande/GA piccole e a quella con cresta piccola/GA grandi.

Osservazioni sul Campo

Dal confronto tra i dati raccolti a Sottomarina e quelli raccolti in laguna nel sito del Casone è risultato che il comportamento dei maschi di mare è significativamente diverso da quello dei maschi di laguna (tabella 1). I maschi di Sottomarina trascorrono infatti molto tempo fuori del nido (263.15 ± 222.52 sec, pari al $29.24 \pm 24.72\%$ del tempo totale di osservazione), mentre quelli del Casone rimangono sostanzialmente sempre dentro il nido (tempo fuori del nido: 1.05 ± 2.35 sec, pari allo $0.12 \pm 0.26\%$ del tempo totale di osservazione). Inoltre, i maschi di mare corteggiano attivamente le femmine (126.45 ± 114.29 sec, pari al $14.05 \pm 12.70\%$ del tempo totale di osservazione), mostrando nei loro display le GA, mentre quelli di laguna spendono pochissimo tempo nei corteggiamenti (0.10 ± 0.31 sec, pari allo $0.01 \pm 0.03\%$ del tempo totale di osservazione) e non mostrano mai le GA.

La presenza di sneaker è stata registrata solo a Sottomarina, presenti in 6 delle 20 osservazioni.

| SITO | CASONE | SOTTOMARINA | TEST t_{1-39} | |
|----------------|-----------------|---------------------|-----------------|-------|
| Fuori | 1.05 ± 2.35 | 263.15 ± 222.52 | 5.27 | <0.01 |
| Corteggiamenti | 0.10 ± 0.31 | 126.45 ± 114.29 | 4.94 | <0.01 |
| GA | 0 | 13.15 ± 17.02 | - | - |
| Pinne | 0 | 17.65 ± 19.12 | - | - |
| Altro | 0.95 ± 2.37 | 136.70 ± 163.81 | 3.71 | <0.01 |
| n°Attacchi | 0.30 ± 0.47 | 3.10 ± 2.92 | 4.24 | <0.01 |

Tabella 1. Confronto tra i dati raccolti a Sottomarina e quelli raccolti a Ca' Roman. Test t per dati indipendenti per gruppi. Tempi medi in secondi \pm SD (ad eccezione degli attacchi, espressi come numero medio \pm SD).

4. DISCUSSIONE

I risultati ottenuti in questo studio hanno dimostrato che ghiandole anali e cresta cefalica sono due caratteri presi in considerazione dalle femmine di *S. pavo* nella scelta del partner: tali caratteri non sono quindi semplicemente dimorfici tra i due sessi, ma sembrano essere veri e propri CSS sottoposti a selezione intersessuale. In particolare, considerando la totalità delle femmine utilizzate in ciascuno dei due esperimenti di scelta sul singolo carattere, il primo ha evidenziato una preferenza femminile per le sagome che esibivano GA di maggiori dimensioni, mentre il secondo una preferenza femminile per le sagome con cresta cefalica più sviluppata. Questo risultato è concorde con quanto osservato in precedenti studi condotti su una popolazione portoghese di bavosa pavonina, in cui è risultato che i maschi con il maggior successo di accoppiamento (maggior numero di uova e/o ovature nel nido) presentavano anche una cresta cefalica e delle GA più sviluppate (Oliveira *et al.*, 2001; Gonçalves *et al.*, 2002).

Le ghiandole anali producono una secrezione contenente antimicrobici che il maschio spalma continuamente sulle uova mentre svolge le cure parentali, e che protegge le uova stesse da infezioni batteriche (Giacomello *et al.*, 2006; Pizzolon *et al.*, sottomesso). Considerando che la frazione contenente antimicrobici secreta da queste ghiandole è direttamente proporzionale alle loro dimensioni, si può ipotizzare che il loro grado di sviluppo possa rappresentare un segnale onesto per le femmine della qualità del maschio che le esibisce, fornendo informazioni sulla sua potenziale abilità nelle cure parentali (Pizzolon *et al.*, sottomesso). La scelta femminile sulla base di CSS che forniscono informazioni sulle abilità paterne del maschio è di fatto molto diffusa in molte specie di pesci Teleostei, in particolare in quelle in cui le cure parentali maschili sono cruciali per la sopravvivenza della prole (Trivers, 1972; Andersson, 1994), proprio come avviene nella bavosa pavonina. La scelta per le GA indicherebbe quindi la preferenza femminile per un beneficio diretto: le femmine di *S. pavo* sceglierebbero maschi con ghiandole più sviluppate, in grado di produrre maggior secreto antimicrobico, per garantire una maggior probabilità di sopravvivenza alla loro prole.

Oltre al ruolo nella protezione delle uova è stato ipotizzato che le GA emettano anche un segnale feromonale in grado di attrarre le femmine (Barata *et al.*, 2008). Non è tuttavia stato chiarito sperimentalmente se tale segnale sia utilizzato semplicemente per il riconoscimento specie-specifico o se, contenendo anche informazioni sulla qualità del maschio, possa svolgere un ruolo diretto nella scelta femminile. Se infatti è stato dimostrato che l'emissione del segnale rende più facile la localizzazione del maschio da parte della femmina e favorisce la

sincronizzazione dei partner (Barata *et al.*, 2008), non è tuttora noto se le femmine siano in grado di valutare la possibile variabilità del segnale, in modo da poter discriminare tra i vari maschi sulla base dell'intensità di sostanza avvertita in relazione alla distanza, e sfruttare quindi tale segnale per ottenere informazioni sulla qualità del maschio segnalatore.

Il possibile significato adattativo della scelta riguardante la cresta cefalica rimane invece tuttora sconosciuto. Tuttavia i miei dati mostrano come tale carattere sia particolarmente importante per le femmine al momento della scelta, dato che tutte le femmine utilizzate hanno mostrato una preferenza netta per le sagome con la cresta più sviluppata. La cresta cefalica potrebbe essersi sviluppata sia sotto la spinta della selezione intrasessuale che per selezione intersessuale. Nel primo caso la cresta potrebbe avere un ruolo nella competizione tra maschi e, essendo difficilmente ipotizzabile un suo uso come "armamento", potrebbe essere utilizzata come segnale di status: nella fase di competizione per il nido, ad esempio, l'esibizione da parte di un maschio di una cresta più sviluppata, potrebbe segnalare una migliore prestanza fisica o un alto grado di dominanza, scoraggiando i potenziali rivali e permettendogli di aggiudicarsi il nido migliore. Non avendo compiuto esperimenti volti a determinare il ruolo della cresta nella competizione tra maschi non è possibile escludere un suo ruolo in questo contesto. Tuttavia i risultati da me ottenuti nel secondo esperimento hanno però dimostrato che la cresta è sicuramente un segnale per le femmine, che basano la loro scelta sul suo grado di sviluppo. Questo non pregiudica il fatto che essa possa essere usata anche come segnale tra maschi. La presenza di caratteri utilizzati sia per intimidire o contrastare i maschi rivali sia per attrarre le femmine, è infatti stata descritta in diversi animali, in particolar modo in specie territoriali o in cui i maschi si riuniscono in arene, in cui l'esibizione di alcuni caratteri stravaganti sarebbe un segnale di dominanza sia per gli altri maschi che per le femmine (Berglund *et al.*, 1996). I segnali utilizzati negli scontri tra maschi per la conquista delle femmine hanno infatti la garanzia di essere onesti, poiché risultano molto costosi da produrre e sono costantemente testati nei combattimenti; per le femmine risulta quindi vantaggioso utilizzare quegli stessi caratteri per individuare i partner di miglior qualità (Berglund *et al.*, 1996). Caratteri che fungono contemporaneamente da armamenti e da ornamenti sono ad esempio la pinna dorsale dei maschi di *Poecilia velifera* (Ordine: Cyprinodontiformes), la cresta della pernice bianca *Lagopus mutus* (Ordine: Galliformes), o le corna della pecora selvatica *Ovis canadensis* (Ordine: Artiodactyla) (Berglund *et al.*, 1996). Indipendentemente da quali siano state le pressioni selettive che hanno portato allo sviluppo della cresta cefalica, sarebbe importante verificare se le sue

dimensioni dipendano dalla condizione generale del maschio. Se così fosse l'esibizione di una cresta grande e colorata potrebbe essere indice di buona salute, dovuta ad esempio ad una buona capacità di trovare cibo o ad un minor carico di parassiti. In questo caso la cresta fornirebbe prevalentemente indicazioni su possibili benefici indiretti derivanti dall'accoppiamento con quel maschio. Indiretti perché, se resistenza ai parassiti e buona salute sono il risultato di migliori caratteristiche genetiche, queste possono venir trasmesse alla prole (Zahavi, 1975; Hamilton & Zuk, 1982).

Ghiandole anali e cresta cefalica potrebbero perciò fornire indicazioni su qualità diverse del maschio, rispecchiando quindi il modello proposto dai *messaggi multipli*, che prevede che i diversi CSS siano indicatori di diverse qualità dell'individuo (Candolin, 2003). Una delle modalità proposte per spiegare la presenza di CSS che segnalano diverse qualità maschili è che questi siano mantenuti da scelta femminile differenziale, con femmine che scelgono i tratti che segnalano per benefici diretti e altre invece che prediligono quelli che segnalano benefici indiretti (Candolin, 2003). La presenza di variabilità nella scelta femminile è già stata dimostrata in alcune specie di uccelli, ad esempio in *Quiscalus quiscula* (Ordine: Passeriformes), in cui alcune femmine scelgono il proprio partner sulla base del repertorio di canto proposto, che indicherebbe qualità genetiche, mentre altre sulla base della qualità del territorio controllato, che fornirebbe invece indicazioni sulle abilità parentali (Searcy, 1992). Se così fosse, anche nella bavosa pavonina si potrebbe ipotizzare che alcune femmine basino la propria scelta sulle dimensioni delle ghiandole, privilegiando quindi l'acquisizione di benefici diretti, mentre altre su quelle della cresta, dando di conseguenza maggior importanza ai benefici indiretti. Il risultato del terzo esperimento, in cui le femmine erano in presenza di sagome di maschi con entrambi i caratteri, potrebbe avvalorare questa ipotesi: in questo caso infatti non vi è stata una preferenza netta per un tratto rispetto all'altro, ma alcune femmine hanno espresso una preferenza per le GA più sviluppate, mentre altre per la cresta cefalica più grande. Questo risultato potrebbe essere in realtà semplicemente casuale, considerato il numero limitato di repliche sperimentali condotte; tuttavia lascia aperto il campo all'ipotesi che anche in questa specie possa essere presente scelta differenziale femminile. Sarebbe quindi interessante approfondire lo studio relativo alle preferenze femminili in questa specie. In particolare sarebbe necessario ripetere l'esperimento aumentando il numero di repliche, per verificare se la tendenza emersa negli esperimenti da me condotti è solo casuale o se rispecchia realmente diverse tipologie di preferenze tra le femmine. Inoltre sarebbe determinante allestire esperimenti di scelta in successione temporale

utilizzando maschi veri. Se infatti risultasse che la stessa femmina, posta dinanzi a maschi diversi, sceglie sempre favorendo un preciso carattere, e che il carattere preferito è diverso per femmine diverse, allora si avrebbe la dimostrazione che in questa specie è presente scelta femminile differenziale. Se tale tendenza venisse confermata, ciò potrebbe fornire una valida spiegazione al mantenimento dei caratteri multipli in *S. pavo*: la variabilità nelle preferenze femminili avrebbe infatti favorito lo sviluppo e il mantenimento di diversi CSS, aumentando il successo riproduttivo di quei maschi che esibivano entrambi i tratti ben sviluppati.

Un ultimo aspetto interessante di questo mio lavoro è emerso valutando separatamente le risposte ottenute nei primi due esperimenti dalle femmine di mare e da quelle di laguna. I due gruppi di femmine hanno infatti fornito risultati molto simili nell'esperimento di scelta per la cresta, preferendo in entrambi i casi le sagome con la cresta più sviluppata, mentre nell'esperimento di scelta per le GA i risultati tra i due gruppi sono stati decisamente diversi. Le femmine di Sottomarina hanno infatti mostrato una netta preferenza per le sagome maschili con GA più sviluppate, mentre lo stesso risultato non è emerso considerando le femmine provenienti solo dall'area del Casone. Queste ultime infatti non hanno mostrato alcuna preferenza sulla base delle dimensioni delle ghiandole, scegliendo invece in maniera casuale tra le due tipologie di sagome, alcune preferendo quella con GA più grandi, altre quella con GA più piccole e altre ancora trascorrendo all'incirca lo stesso tempo davanti ad entrambe. La diversa reazione avuta dalle femmine di mare rispetto a quelle di laguna alla vista delle GA potrebbe essere legata al diverso comportamento che esibiscono i maschi nei due diversi ambienti. Le osservazioni sul campo hanno infatti evidenziato che i maschi di mare trascorrono molto tempo fuori del nido, e che in presenza di una femmina attuano una serie di display di corteggiamento, in cui esibiscono anche le GA; i maschi di laguna invece non escono quasi mai, raramente corteggiano le femmine e non mostrano mai le GA. La cresta può essere quindi osservata in entrambi gli ambienti, e questo rispecchia le risposte femminili ottenute in laboratorio: sia le femmine di Sottomarina che di Casone hanno infatti espresso una netta preferenza per la cresta cefalica più grande. Le GA invece possono essere valutate solo dalle femmine di mare, che potendo vedere il maschio completamente possono considerare entrambi i caratteri ed effettuare poi una scelta. Negli esperimenti in laboratorio infatti tali femmine hanno preferito le sagome con le GA più grandi. Le femmine di laguna invece, non essendo abituate a vedere tali ghiandole a causa del diverso comportamento dei maschi, sembrano non mostrare alcuna preferenza sulla base delle loro diverse dimensioni.

Considerando che le dimensioni delle ghiandole anali correlano positivamente con la produzione della secrezione antimicrobica (Pizzolon *et al.*, sottomesso) e con i benefici diretti, in termini di efficacia delle cure parentali, legati a questo carattere, l'assenza di preferenza mostrata dalle femmine del Casone sembrerebbe disadattativa. Non si può però escludere che nell'ambiente lagunare le femmine valutino, come indicatori di "qualità paterna", altri tratti maschili che io non ho preso in considerazione, quali ad esempio la frequenza degli atti di ventilazione. E' noto che il comportamento di ventilazione è sottoposto a scelta femminile in altre specie di Teleostei, come ad esempio nel *Pomatoschistus minutus* (Famiglia: Gobiidae) (Lindström *et al.*, 2006). Per comprendere meglio le differenze emerse in questo studio tra le femmine di bavosa pavonina di mare e quelle di laguna, in futuro sarebbe interessante proseguire la ricerca: a) investigando meglio le caratteristiche abiotiche (parametri chimico-fisici, sostanza organica disciolta, percentuale di ossigeno, ecc.) e biotiche (es. carica batterica) dei due ambienti, per valutare quanto e come differiscano, b) proseguendo le osservazioni sul campo, mirate in questo caso a valutare lo sforzo di cure parentali nei due ambienti e se tale sforzo è correlato ad alcuni dei comportamenti o ad alcuni dei CSS maschili, e c) conducendo esperimenti volti a valutare se la scelta femminile sia basata anche sui comportamenti maschili legati alla cura delle uova (ventilazione, pulizia e spalmatura della secrezione antimicrobica).

5. BIBLIOGRAFIA

Almada, V. C., Gonçalves, E. J., Santos, A. J. & Baptista, C. (1994). Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces: Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. *Journal of Fish Biology* **45**, 819-830.

Almada, V. C., Gonçalves, E. J., Oliveira, R. F. & Santos, A. J. (1995). Courting females: ecological constraints affect sex roles in a natural population of the blenniid fish *Salaria pavo*. *Animal Behaviour* **49**, 1125-1127.

Andersson, M. (1982a). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* **299**, 818-820.

Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.

Andersson, M. & Iwasa, Y. (1996). Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* **11(2)**, 53-58.

Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**, 821-864.

Barata, E. N., Serrano, R. M., Mirando, A., Nogueira, R., Hubbard, P. C. & Canário, A. V. M. (2008). Putative pheromones from the anal glands of male blennies attract females and enhance male reproductive success. *Animal Behaviour* **75**, 379-389.

Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* **2**, 349-368.

Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological journal of the Linnean Society* **58**, 385-399.

Birkhead, T. R. & Møller, A. P. (1998). *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, London.

Birkhead, T. R. & Pizzari, T. (2002). Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics* **3(4)**, 262-273.

Blüm, V. (1972). The influence of ovine follicle stimulating hormone (FSH) and luteinizing hormone (LH) on the male reproductive system and the skin of the Mediterranean Blenniid fish *Blennius sphinx* (Valenciennes). *Journal of Experimental Zoology* **181**, 203-216.

Borgia, G. (1995). Complex mate displays and female choice in the spotted bowerbird: specialized functions for different bower decorations. *Animal Behaviour* **49**, 1291-1301.

Breder, C. M. Jr. & Rosen, D. E. (1966). *Modes of reproduction in fishes*. The Natural History Press, New York.

Burley, N. (1986). Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist* **127**, 415-445.

Candolin, U. (2003). The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews* **78**, 575-595.

Clutton-Brock, T. H. (1982). The functions of antlers. *Behaviour* **70**, 108-125.

Clutton-Brock, T. H. & Parker, G. A. (1992). Potential reproductive rates and operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology* **67**, 437-456.

Clutton-Brock, T. H. & Vincent, A. C. J. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* **351**, 58-60.

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.

Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Murray, London.

Eberhard, W. G. (1985). *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge.

Eberhard, W. G. (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton.

Eggert, B. (1931). Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* **139**, 249-558.

Emlen, S. T. & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**, 215-223.

Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.

Folstad, I. & Karter, A. J. (1992). Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* **139**, 603-622.

Gallo, E. (2004). Dinamica d'accoppiamento e fecondazione in due specie di blennidi (*Blenniidae*): *Salaria pavo* e *Parablennius tentacularis*. Elaborato di Laurea, *Facoltà di Scienze MM.FF.NN., Università degli Studi di Padova*.

Geist, V. (1966). The evolution of horn-like organs. *Behaviour* **27**, 175-214.

Geist, V. (1978). On weapons, combat, and ecology. In *Aggression, Dominance and Individual Spacing* (L. Kramer, P. Pliner & T. Alloway, eds.), Plenum, New York.

Giacomello, E. & Rasotto, M. B. (2005). Sexual dimorphism and male mating success in the tentacled blenny, *Parablennius tentacularis* (Teleostei: Blenniidae). *Marine Biology* **147**, 1221-1228.

Giacomello, E., Marchini, D. & Rasotto, M. B. (2006). A male sexually dimorphic trait provides antimicrobials to eggs in blenny fish. *Biology Letters* **2**, 330-333.

Giacomello, E., Neat, F. C. & Rasotto, M. B. (2008). Mechanisms enabling sperm economy in blenniid fishes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**, 671-680.

Gibson, R. N. (1969). The biology and behavior of littoral fish. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **7**, 367-410.

- Gibson, R. N. (1982).** Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **20**, 367-410.
- Gonçalves, D. M., Simões, P. C., Chumbinho, A. C., Correia, M. J., Fagundes, T. & Oliveira, R. F. (2002).** Fluctuating asymmetries and reproductive success in the peacock blenny. *Journal of Fish Biology* **60**, 810-820.
- Gonçalves, E. J., Almada, V. C., Oliveira, R. F. & Santos, A. J. (1996).** Female mimicry as a mating tactic in males of the blenniid fish *Salaria pavo*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* **76**, 529-538.
- Gross, M. R. & Sargent, R. C. (1985).** The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist* **25**, 807-822.
- Gross, M. R. (1996).** Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution* **11(2)**, 92-98.
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. (1982).** Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**, 384-386.
- Hasson, O. (1997).** Towards a general theory of biological signalling. *Journal of Theoretical Biology* **185**, 139-156.
- Helfman, G. S., Collette, B. B. & Facey, D. E. (1997).** *The Diversity of Fishes*. Blackwell Science, Oxford.
- Hoelzer, G. A. (1989).** The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour* **38**, 1067-1078.
- Holland, B. & Rice, W. R. (1998).** Perspective: chase-away sexual selection. Antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* **52**, 1-7.
- Jennions, M. D. & Petrie, M. (1997).** Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biological Review* **72**, 283-327.
- Johnstone, R. A. (1996).** Multiple displays in animal communication: “backup signals” and “multiple messages”. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **351**, 329-338.

Johnstone, R. A. (1997). The evolution of animal signals. In *Behavioral ecology. An Evolutionary Approach* (J. R. Krebs & N. B. Davies eds.), pp. 155-178. Blackwell Science, Oxford.

Kondric-Brown, A. (1990). Mechanisms of sexual selection: insights from fishes. *Annales Zoologici Fennici* **27**, 87-100.

Krebs, J. R & Davies, N. B. (1992). *Ecologia e comportamento animale*. Bollati Boringhieri, Torino.

Künzler, R. & Bakker, T. C. M. (2001). Female preferences for single and combined traits in computer animated stickleback males. *Behavioral Ecology* **12**, 681-685.

Kvarnemo, C. & Ahnesjö, I. (1996). The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution* **11(10)**, 404-408.

Laumen, J., Pern, U. & Blüm, V., (1974). Investigations on the function and hormonal regulation of the anal appendices in *Blennius pavo* (Risso). *Journal of Experimental Zoology* **190**, 47-56.

Lindström, K., St. Mary, C. M. & Pampoulie, C. (2006). Sexual selection for male parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**, 46-51.

Marshall, F. H. A. (1936). Sexual periodicity and the causes which determine it. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **226**, 443-449.

Møller, A. P. & Alatalo, R. V. (1999). Good-genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **266**, 85-91.

Møller, A. P. & Pomiankowski, A. (1993). Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**, 167-176.

Møller, A. P., Saino, N., Taramino, G., Galeotti, P. & Ferrario, S. (1998). Paternity and multiple signaling: effects of a secondary sexual character and song on paternity in the barn swallow. *American Naturalist* **151**, 236-242.

- Morgan, T. H. (1903).** *Evolution and Adaptation*. Macmillan, New York.
- Myrberg, A. A. Jr. (1981).** Sound communication and interception in fishes. In *Hearing and Sound Communication in Fishes* (W. N. Tavolga, A. N. Popper & R. R. Fay eds.), pp. 395-426. Springer Verlag, New York.
- Neat, F. C. & Locatello, L. (2002).** No reason to sneak: why males of all size can breed in hole-nesting blenny, *Aidablennius sphinx*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**, 66-73.
- Neat, F. C., Locatello, L. & Rasotto, M. B. (2003).** Reproductive morphology in relation to alternative male reproductive tactics in *Scartella cristata*. *Journal of Fish Biology* **62(6)**, 1381-1391.
- Nelson, J. S. (1994).** *Fishes of the world*. 3rd edition (John Wiley & Sons eds.), New York.
- Oliveira, R. F., Almada, V. C., Forsgren, E. & Gonçalves, E. J. (1999).** Temporal variation in male traits, nest aggregations and mating success in the peacock blenny. *Journal of Fish Biology* **54**, 499-512.
- Oliveira, R. F., Canario, A. V. M. & Grober, M. S. (2001).** Male sexual polymorphism, alternative reproductive tactics, and androgens in combooth blennies (Pisces: Blenniidae). *Hormones and Behavior* **40**, 266-275.
- Parker, G. A. (1970).** Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **45**, 525-567.
- Patzner, R. A., Seiwald, M., Adlgasser, M. & Kaurin, G. (1986).** The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae) V. Reproductive behavior in natural environment. *Zoologisches Anzeiger* **216**, 338-350.
- Patzner, R. A. & Seiwald, M. (1987).** The reproduction of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae) II. Secondary sexual organs and accessory glands of the testis during the reproductive cycle. *Proceedings of the V Congress of European Ichthyologists*, pp. 293-298. Swedish Museum of Natural History, Stockholm.

Petersen, C. W. & Warner, R. R. (1998). Sperm competition in fishes. In *Sperm competition and sexual selection* (T. R. Birkhead & A. P. Møller eds.), pp. 435-463. Academic Press, San Diego.

Pizzari, T., Froman, D. P. & Birkhead, T. R. (2002). Pre- and post-insemination episodes of sexual selection in the fowl, *Gallus g. domesticus*. *Heredity* **88**, 112-116.

Pizzolon, M., Giacomello, E., Marri, L., Marchini, D., Pascoli, F., Mazzoldi C. & Rasotto, M. B. (sottomesso). When fathers make the difference: efficacy of male sexually selected antimicrobial glands in enhancing fish hatching success. *Functional Ecology*.

Ryan, M. J. & Keddy-Hector, A. (1992). Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *American Naturalist* **139**, s4-s35.

Ryan, M. J. & Rand, A. S. (1993a). Sexual selection and signal evolution: the ghosts of biases past. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **340**, 187-195.

Santos, R. S. (1995). Anatomy and histology of secondary sexual characters, gonads and liver of the rock-pool blenny, *Parablennius sanguinolentus parvicornis*, (Pisces: Blenniidae) of the Azores. *Arquipélago Life and Marine Science* **13A**, 21-38.

Searcy, W. A. (1992). Song Repertoire and Mate Choice in Birds. *American Zoologist* **32(1)**, 71–80.

Segantin, G. M. (1968). I Blenniidae del Litorale Veneto. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia* **18**, 41–68.

Sheffer, S. J., Uetz, G. W. & Stratton, G. E. (1996). Sexual selection, male morphology, and the efficiency of courtship signalling in two spiders (Aranae: Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**, 17-23.

Sheldon, B. C. (2000). Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 397-402.

Stacey, N. & Sorensen, P. (1999). Pheromones, fish. In *Encyclopedia of Reproduction. Vol. 3* (E. Knobil & J. Neil eds.), pp. 748-755. Academic Press.

Taborsky, M. (1994). Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. In *Advances in the Study of Behavior. Vol. 23*, pp. 1-100.

Taborsky, M. (1998). Sperm competition in fish: “bourgeois” males and parasitic spawning. *Trends in Ecology & Evolution* **13(6)**, 222-227.

Taborsky, M. (2001). The evolution of bourgeois, parasitic and cooperative behaviours in fishes. *Journal of Heredity* **92(2)**, 100-110.

Taborsky, M. (2008). Alternative reproductive tactics in fish. In *Alternative reproductive tactics. An integrative approach* (R. Oliveira, M. Taborsky & H. J. Brockmann eds.), pp. 251-299. Cambridge University Press, Cambridge.

Thresher, R.E. (1984). *Reproduction in reef fishes*. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey.

Thompson, S. (1983). Homing in a territorial reef fish. *Copeia* **1983**, 832-834.

Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971* (B. Campbell ed.), pp. 136-179. Heinemann, London.

Vincent, A., Ahnesjö, I., Berglund, A. & Rosenqvist, G. (1992). Pipefishes and seahorses: are they all sex role reversed? *Trends in Ecology & Evolution* **7(7)**, 237-241.

Wedekind, C. (1992). Detailed information about parasites revealed by sexual ornamentation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **247**, 169-174.

Zahavi, A. (1975). Mate selection: a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**, 205-214.

Zahavi, A. (1977). The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* **67**, 603-605.

Zander, C. D. (1972). Beiträge zur Ökologie und Biologie von Blenniidae (Pisces) des Mittelmeeres. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **23**, 193-231.

Zander, C. D. (1975). Secondary sex characteristics of Blennoid fishes (Perciformes). *Pubblicazioni Stazione Zoologica di Napoli Supplemento* **39**, 717-727.

Zander, C. D. (1986). Blenniidae. In *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*, pp. 1096-1112. Unesco Publications, Paris.

Zuk, M., Ligon, J. D. & Thornhill, R. (1992). Effects of experimental manipulation of male secondary characters on female mating preferences in red jungle fowl. *Animal Behaviour* **44**, 999-1006.