



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ

MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

CURSO DE MESTRADO EM ZOOLOGIA

CAROLINA GOMES SARMENTO

**EFEITO DO ESTADO REPRODUTIVO E DO SEXO NO COMPORTAMENTO
AGONÍSTICO DO CICLÍDEO AMAZÔNICO *Mesonauta insignis* (HACKEL, 1840)**

Orientador: Dr. Helder Lima de Queiroz

Coorientadora: Dra. Thaís Billalba Carvalho

BELÉM-PA

2017

CAROLINA GOMES SARMENTO

**EFEITO DO ESTADO REPRODUTIVO E DO SEXO NO COMPORTAMENTO
AGONÍSTICO DO CICLÍDEO AMAZÔNICO *Mesonauta insignis* (HACKEL, 1840)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Zoologia, na área de concentração em Biodiversidade e Conservação.

Orientador: Dr. Helder Lima de Queiroz, IDSM

Coorientadora: Dra. Thaís Billalba Carvalho, UFAM

Linha de pesquisa: Ecologia animal.

BELÉM-PA

2017

Dados Internacionais de Catalogação- na-Publicação (CIP)
Biblioteca do Instituto de Ciências Biológicas - UFPA

Sarmento, Carolina Gomes

Efeito do estado reprodutivo e do sexo no comportamento agonístico do ciclídeo amazônico *Mesonauta insignis* (Hackel, 1840) / Carolina Gomes Sarmento ; Orientador, Helder Lima de Queiroz ; Co-orientadora, Thaís Billalba Carvalho. - 2017.

67 f. : il.

Inclui bibliografias

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Zoologia, Belém, 2017.

Museu Paraense Emílio Goeldi.

1. Ciclídeos - Amazônia. 2. Peixes – comportamento sexual. 3. Animais – comportamento agressivo. I. Queiroz, Helder Lima de, orientador. II. Carvalho, Thaís Billalba, co-orientadora. III. Museu Paraense Emílio Goeldi. IV. Título.

CDD – 22 ed. 597.7409811

CAROLINA GOMES SARMENTO

**EFEITO DO ESTADO REPRODUTIVO E DO SEXO NO COMPORTAMENTO
AGONÍSTICO DO CICLÍDEO AMAZÔNICO *Mesonauta insignis* (HACKEL, 1840)**

Dissertação submetida à banca examinadora:

Prof. Dr. Helder Lima de Queiroz
Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá
(Orientador)

Dra. Thaís Billalba Carvalho
Universidade Federal do Amazonas
(Coorientador)

Prof. Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag
Universidade Federal do Pará

Dra. Tatyana Pinheiro Magalhães
Instituto de Desenvolvimento Sustentável

Dra. Eliane Gonçalves de Freitas
Universidade Estadual Paulista

BELÉM- PA

2017

AGRADECIMENTOS

À todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste estudo, em especial:

Ao meu orientador, Dr. Helder Lima de Queiroz por todo apoio e dedicação. Pelos ensinamentos que me guiam e contribuem com minha formação pessoal e profissional.

À minha coorientadora, Dra. Thaís Billalba Carvalho por todo apoio, dedicação e paciência. Também agradeço pela atenção, compreensão e carinho que compartilha comigo desde o ano de 2012, quando iniciei na pesquisa científica.

Ao Prof. Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag (UFPA) e a Dra. Tatyana Pinheiro Magalhães (IDSM) pela participação e sugestões feitas em minha qualificação.

Ao Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSM) pelo suporte e infraestrutura de campo e de laboratório, e a "Meas. Biodiv. – AEM" pelo financiamento das atividades de campo.

Aos colegas do IDSM, pelo acolhimento. Em especial, a Aroldo, Dani, Flávia, Jomara, Jonas e Tânia pela boa relação e ajuda indispensável na coleta de dados e na coleta de peixes. E ao Pedro, pela amizade e estadia durante o período de atividades de campo na cidade de Tefé.

À comunidade Boca do Mamirauá pelo acolhimento e auxílio. Em especial, ao Poliano e Dalvino pelo auxílio na coleta de peixes.

Ao Programa de Pós-graduação em Zoologia da UFPA/MPEG (PPGZOOL) pela oportunidade e auxílio financeiro para realização das coletas de campo.

Aos colegas de turma do PPGZOOL, por todo apoio durante o mestrado. Em especial, à minha amiga Larissa pela amizade e momentos de diversão na cidade de Belém.

Aos familiares e amigos, pelo amor e carinho que compartilham comigo e por todo apoio à minha trajetória acadêmica. Em especial, a Mila, Davi, Cimara, Jeh, Juh, Laiza, Lari, Mamãe, Mah, Papai e Vih por contribuírem para minha estabilidade emocional e física durante o período de mestrado. Também agradeço ao Jorge, pela amizade e ajuda indispensável na estatística.

Ao INCT ADAPTA (CNPq/MCTIC-FAPEAM), coordenado por Adalberto Val, que apoiou o projeto de Adaptações na Ecologia Comportamental Comparada da Reprodução de Ciclídeos Amazônicos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico(CNPQ) pela concessão da bolsa de mestrado.

Dedico aos meus pais, por todo incentivo, amor e carinho dedicado a nossa família.

Às minhas irmãs, Laiza e Juliana, por todo apoio, incentivo, amor e carinho. Obrigada também por dividirem a trajetória acadêmica comigo e por me inspirarem a ser alguém melhor em todos os dias de minha vida.

Ao meu sobrinho Davi, por me proporcionar momentos de diversão. Obrigada também pelo amor, carinho e pela minha condição de “Tia Taiol”.

A todos os meus amigos e a “família *Skateboard*”, por todo o respeito que compartilhamos e pela grande importância em minha formação pessoal.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	9
LISTA DE TABELAS	11
RESUMO	12
ABSTRACT.....	12
INTRODUÇÃO GERAL	14
Comportamentos de agressão em peixes	14
Agressão em ciclídeos	15
Comércio de peixes ornamentais	17
Espécie alvo: acará-boari (<i>Mesonauta insignis</i>)	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	21
CAPÍTULO 1	26
Dinâmica do comportamento agonístico do ciclídeo acará-boari, <i>Mesonauta insignis</i> (Hackel, 1840)	26
RESUMO	26
INTRODUÇÃO	27
MATERIAL E MÉTODOS	31
RESULTADOS	35
DISCUSSÃO.....	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44
CAPÍTULO 2	48
Efeito do estado reprodutivo e do sexo sobre o comportamento agonístico de <i>Mesonauta insignis</i> (Cichlidae, Perciformes)	48
RESUMO	48
INTRODUÇÃO	49
MATERIAL E MÉTODOS	53
RESULTADOS	57
DISCUSSÃO.....	62
CONCLUSÃO	65
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	66

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. *Mesonauta insignis*. Fonte: Jonas Oliveira.30
- Figura 2. Mapa de distribuição do *Mesonauta insignis* na América do Sul. Fonte: www.aquamaps.org.31
- Figura 3. Ilustração do etograma de comportamentos agonísticos: (a) ameaça, (b) ameaça perpendicular circular, (c) ataque, (d) confronto frontal, (e) exibição paralela, (f) ondulação de repulsão, (g) perseguição e fuga exibidos por *Mesonauta insignis*.398
- Figura 4. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta (N) de comportamentos agressivos em *Mesonauta insignis* (sem distinção de sexo) reprodutivos (RA), (N=42) e não reprodutivos (NR), (N=30). Asteriscos indicam diferenças significativa entre os estados reprodutivos.58
- Figura 5. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta de unidades comportamentais agonísticas em fêmeas (N=35) e machos (N=37) de *Mesonauta insignis*. ...59
- Figura 6. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta da unidade comportamental de fuga exibidas por fêmeas (N=35) e machos (N=37) de *Mesonauta insignis*. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os sexos.619
- Figura 7. Valores médios (\pm desvio padrão) do tempo de latência para iniciar conflitos em encontros intrasexuais de fêmeas (N=12) e machos (N=13) e intersexuais (N=11) de *Mesonauta insignis*. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os encontros.60
- Figura 8. Valores médios (\pm desvio padrão) do tempo de duração total dos conflitos em encontros intrasexuais de fêmeas (N=12) e machos (N=13) e intersexuais (N=11) de *Mesonauta insignis*. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os encontros.60

Figura 9. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta de unidades comportamentais de fuga exibidos por fêmeas (24) e por machos (N=26) no contexto de encontros intrasexuais e fêmeas (N=11) e machos (N=11) em encontros intersexuais. Asteriscos indicam diferenças significativas de fugas das fêmeas entre os contextos..... 61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Etograma de comportamentos agonísticos, e suas intensidades, para <i>Mesonauta insignis</i>	36
Tabela 2. Valores médios (\pm desvio padrão) da latência para iniciar, duração total e a intensidade de comportamentos agressivos de pares de indivíduos de <i>Mesonauta insignis</i> reprodutivo, não reprodutivo e heterogêneo.....	57
Tabela 3. Valores médios (\pm desvio padrão) da latência para iniciar, duração total e a intensidade de comportamentos agressivos de pares de indivíduos de <i>Mesonauta insignis</i> intrasexuais (Fêmea-Fêmea e Macho-Macho) e intersexuais (Fêmea-Macho).	58
Tabela 4. Valores médios (\pm desvio padrão) da latência para iniciar, duração total e a intensidade de comportamentos agressivos de encontros intrasexuais (F-F e M-M) e intersexuais (F-M) de <i>Mesonauta insignis</i>	61

RESUMO

O comportamento agonístico entre animais é uma ferramenta para o estabelecimento da hierarquia social, e para regular o acesso a recursos limitados. O sucesso na reprodução está intimamente relacionado ao nível de comportamento agressivo exibido durante a atividade reprodutiva. A agressividade pode ser manifestada em contexto de competição por meio de lutas ou conflitos na disputa pelo acesso a alimentação, abrigo ou parceiros sexuais. Essas disputas incluem lutas ofensivas com avaliação, agressões diretas, lesões corporais e defesas. O presente estudo investigou o efeito do estado reprodutivo e do sexo sobre o comportamento agonístico do ciclídeo amazônico *Mesonauta insignis*. Desse modo, buscou-se inicialmente identificar e descrever os padrões de comportamento agonístico exibidos por peixes adultos desta espécie e avaliar a dinâmica das suas interações agonísticas (capítulo 1). Além disso, buscou-se comparar a exibição agressiva de *Mesonauta insignis* adultos em estados reprodutivo e não reprodutivo, comparar a interação agressiva de fêmeas e machos, e analisar o efeito do gênero do oponente sobre as táticas de lutas usadas em encontros agressivos intrasexuais e intersexuais de adultos de *Mesonauta insignis* (capítulo 2). Foi elaborado um etograma composto por oito unidades comportamentais agonísticas que foram separadas em três classes: avaliação, agressão e defesa e classificadas de acordo com sua intensidade: baixa, média ou alta intensidade. A dinâmica da interação agonística indicou um escalonamento das unidades comportamentais até o fim do conflito, parecendo corroborar com o modelo de avaliação sequencial. Os adultos da espécie mostraram maior nível de agressividade quando estão em estado reprodutivo. Os machos apresentaram maior tempo de latência para iniciar o conflito que fêmeas. Os encontros intersexuais foram mais frequentemente vencidos por machos. Este estudo sugere que ciclídeos competem mais agressivamente em época reprodutiva aumentando a probabilidade de defesa de recursos importantes para a reprodução e que fêmeas e machos mostram táticas agressivas distintas provavelmente impulsionadas por pressões de seleção que atuam diferentemente em cada sexo.

Palavras-chave: agressividade, ciclídeos neotropicais, reprodução, escalonamento de conflitos

ABSTRACT

Agonistic behavior among animals is a tool to establishing social and regular hierarchy. Reproductive success is closely related to the level of aggressive behavior exhibited during the reproductive activity. Aggressiveness may be manifested in a context of competition by means of fight or conflict in the dispute over access to food, shelter or sexual partners. These disputes include offensive fights with assessment, direct aggressions, body injuries and defenses. The present study aims to investigate the effect of reproductive state and sex on the agonistic behavior of the Amazonian cichlid *Mesonauta insignis*. Initially we describe the patterns of agonistic behavior exhibited by adult fish of the species and evaluate the dynamics of their agonistic interactions (Chapter 1). We also aim to compare the aggressive displays of *Mesonauta insignis* adults in reproductive and non-reproductive state. In addition, we compare the aggressive interaction of females and males and analyzed the effect of the opponent's gender on the tactics of fights used in aggressive intrasexual and intersexual encounters of *Mesonauta insignis* adults (Chapter 2). An etogram was prepared, composed of eight agonistic behavioral units that were separated into three classes: assessment, aggression and defense and classified according to their intensity: low, medium or high intensity. The dynamics of the agonistic interaction indicated a scaling of the behavioral units towards the end of the conflict, suggesting the corroboration of the sequential evaluation model. The adults of the species showed a higher level of aggressiveness when they are in the reproductive state. Males showed longer latency times to engage the conflict than females. Intersex encounters were more often won by males. This study suggests that this cichlid species compete more aggressively in the reproductive season, increasing the probability to defend important reproductive resources, and that females and males show distinct aggressive tactics, probably boosted by selective pressures acting differently in each sex.

Keywords: Aggression, neotropical cichlids, reproduction, conflict scaling

INTRODUÇÃO GERAL

Comportamentos de agressão em peixes

Comportamentos capazes de desencadear danos a outro animal são, em geral, definidos como comportamentos agressivos ou comportamentos de agressão. O comportamento agressivo pode acontecer entre indivíduos de uma mesma espécie (agressão coespecífica ou intra-específica) ou entre membros de espécies diferentes (agressão interespecífica; HUNTINGFORD & CHELLAPA, 2006), geralmente indicando uma disputa por recursos limitados. Portanto, o comportamento agressivo surge quase sempre num contexto de competição. Alguns autores sugerem claramente que, na competição coespecífica, a disputa por alimento, parceiros sexuais, território ou a defesa da prole são os principais contextos nos quais se inserem os comportamentos agressivos (BAKKER, 1994; GARCIA & ARROYO, 2002).

Competir por recursos valiosos requer muitas vezes o envolvimento em lutas, atividades agressivas que buscam a definição de um vencedor e um perdedor do conflito. Durante o conflito, os concorrentes ingressam em uma interação agonística escalonada, inicialmente com atividades de comunicação visual (sem contato corporal), e depois, de luta (agressão direta) podendo levar o adversário ou rival a desistir de continuar na disputa (MAAN *et al.*, 2001; BRIFFA & SNEDDON, 2007). Combinações com comportamentos agressivos de ameaça e ataque, e de exibição, perseguição e fuga podem ser identificadas ao longo de complexos encontros agonísticos (ARAÚJO *et al.*, 2014; DAVIES *et al.*, 2012; LADICH, 1997).

Uma sequência de fases ritualizadas são previstas durante um encontro agonístico. O início da interação é marcado pela avaliação mútua entre os concorrentes através de comportamentos de exibição (*displays*), que pode oferecer informações sobre a capacidade de luta do oponente. O conflito pode avançar para a fase de comportamentos de ataques, com agressão direta em lutas ofensivas e até mesmo lesões entre os envolvidos. A decisão de afasta-se ou de continuar no conflito reflete também a motivação dos envolvidos pela conquista do recurso disputado (ARNOTT & ELWOOD, 2009a; ELWOOD & ARNOTT, 2012; GONÇALVES-DE-FREITAS *et al.*, 2014).

A seleção natural pode favorecer que indivíduos coespecíficos apresentem diferenças em sua relativa capacidade de luta. Assim, características dos adversários podem prever a duração do conflito e, muitas vezes, quem será o vencedor (BRIFFA & SNEDDON, 2007;

ARNOTT & ELWOOD, 2009a). Gênero, nível de experiência em contextos pretéritos de conflito, residência (ou familiaridade prévia com o ambiente) e tamanho corporal são fatores que podem afetar a exibição agressiva, agindo como preditores no resultado de um conflito (TURNER, 1994; MAAN *et al.*, 2001; BRIFFA & SNEDDON, 2007).

Os indivíduos envolvidos em situações de agonismo podem ter sua sobrevivência reduzida, pois são levados a enfrentar o aumento do gasto energético, alterações metabólicas, aumento do risco de lesões e até mesmo o risco de morte, seja por injúrias ou por predação, ao longo das suas interações agonísticas (BRIFFA & SNEDDON, 2007). De fato, o tempo gasto em lutas reduz o tempo disponível para outras atividades importantes, como alimentação, vigilância por predadores ou cuidado com a prole (DAMSGÅRD & HUNTINGFORD, 2012). Em contrapartida, ainda que a agressividade seja dispendiosa, o vencedor normalmente será aquele que dedicou maior quantidade de energia ou tempo a vencer o conflito (BRIFFA & SNEDDON, 2007), e aquele que terá acesso ao recurso.

O comportamento agressivo pode ser decisivo para o sucesso reprodutivo em peixes (FLEMING & RUNTINGFORD, 2012). O vencedor da disputa tem prioridade de acesso a recursos reprodutivos valiosos que podem contribuir para maximizar sua aptidão (*fitness*). A oportunidade de acasalamento, por exemplo, é um recurso que motiva intensamente os conflitos, pois pode deliberar aos vencedores o acesso direto a parceiros reprodutivos (BRIFFA & SNEDDON, 2007; DAMSGÅRD & HUNTINGFORD, 2012).

Agressão em ciclídeos

O comportamento reprodutivo é bastante complexo na família Cichlidae, inclusive entre os ciclídeos neotropicais. Este comportamento complexo usualmente envolve defesa de parceiros sexuais (como em *Pterophyllum scalare*; YAMAMOTO *et al.*, 1999), a disputa por território (como em *Symphysidon discus*; CÂMARA, 2004), e a defesa da prole (como em *Heros nigrofasciatus*; RAADIK *et al.*, 1990). Desse modo, o sucesso na reprodução está intimamente relacionado ao nível de comportamento agressivo exibido durante a atividade reprodutiva.

Os ciclídeos, de um modo geral, apresentam um repertório diversificado de comportamentos agonísticos. Um leque de comportamentos já foi observado, como exibições, geralmente num contexto de ameaça, ataques, confrontos frontais, perseguições e fugas que podem diferir em intensidade e em duração entre as várias espécies (CACHO *et al.*, 1999;

CHELLAPA *et al.*, 1999; GONÇALVES-DE-FREITAS & MARIGUELA, 2006; CARVALHO *et al.*, 2012).

Um encontro agonístico é normalmente iniciado com exibições, atividades de baixo risco e sem contato corporal que, presumivelmente, atuam como forma de avaliação da capacidade de luta do oponente (TURNER, 1994). Em seguida, podem ser realizadas ameaças (aproximação ao corpo do adversário com a boca aberta, por exemplo) e ataques (mordidas), ambas atividades que representam um maior consumo energético, e com um risco de lesões apenas mediano. O conflito é concluído numa terceira fase, em que o escalonamento do contato agressivo e do gasto energético chegam ao máximo, com alto risco de lesões. O conflito chega ao fim quando um dos indivíduos foge, e/ou sinaliza desistência ou subordinação ao oponente, como algumas vezes se observa indicado apenas pela mudança de coloração (MAAN *et al.*, 2001).

O comportamento agonístico pode acontecer independente de estação do ano, do estado reprodutivo, sexo ou idade dos indivíduos envolvidos (LADICH, 1997). No entanto, em muitas espécies a agressividade costuma ser manifestada de maneira mais acentuada durante a estação reprodutiva, quando machos podem disputar com outros machos pela chance de reprodução. Desse modo, os machos normalmente se mostram mais agressivos que as fêmeas que, por sua vez, apresentam preferência para acasalamento por machos que tenham sido vencedores naqueles encontros agonísticos com outros machos. Normalmente são estes machos que irão, posteriormente, defender a prole contra ameaças, de diversos tipos, ao seu sucesso reprodutivo (CACHO *et al.*, 1999; CÂMARA, 2004).

A seleção pode favorecer a especialização de estratégias de ataque e de defesa, que resultam na diversificação de comportamentos apresentados por membros de uma espécie. Indivíduos podem apresentar diferentes táticas de luta, dependendo do custo e benefício que eles oferecem durante encontros agonísticos. Por exemplo, indivíduos maiores exibem atividades agonísticas de custo mais elevado, enquanto peixes menores apresentam comportamentos de menor custo (TURNER, 1994). Do mesmo modo, peixes residentes tendem a apresentar maior agressividade e assumir mais riscos que seus adversários intrusos em um determinado território, provavelmente porque o residente reconhece melhor o valor do território defendido, e os potenciais benefícios que podem decorrer do controle daquele território, enquanto que o intruso não detém este conhecimento prévio e não possui a mesma motivação (TURNER, 1994; KADRY & BARRETO, 2010).

Em novos conflitos, os vencedores de conflitos anteriores podem se comportar de maneira diferente de seus adversários, apresentando um maior número de ataques ao oponente (MAAN *et al.*, 2001). Diferenças na agressão em juvenis podem refletir a preparação para futuros papéis. Essas diferenças podem aparecer também condicionadas pelo sexo do indivíduo e evidenciar distinções notáveis em encontros de mesmo sexo ou com o sexo oposto (ARNOTT & ELWOOD, 2009b).

Machos e fêmeas tendem a exibir partes diferentes de seu corpo durante encontros agonísticos. Machos frequentemente se envolvem em exibições que destacam a lateral de seu corpo (exibições laterais e ataques com a cauda), possivelmente porque usam essa tática para facilitar a avaliação do tamanho do corpo e da capacidade de luta do oponente, em vez de se envolverem em encontros de maior intensidade e risco de modo mais imediato. Por sua vez, fêmeas comumente realizam aproximações frontais (exibições frontais e mordidas), e gastam mais tempo nas proximidades de seus oponentes (CACHO *et al.*, 1999; CARVALHO & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2008; ARNOTT & ELWOOD, 2009).

O acará-bandeira (*Pterophyllum scalare*) apresenta diferentes níveis de agressão quando em contato com intrusos de mesmo sexo ou do sexo oposto (CACHO *et al.*, 1999). Além disso, em espécies em que ambos os sexos assumem papéis de defesa (ex. defesa da ninhada), diferentes pressões de seleção podem atuar em cada sexo, podendo levar a diferenças em táticas agressivas em encontros agonísticos. Machos e fêmeas de *Amatitlania nigrofasciata* usam táticas de luta distintas na defesa territorial. Aparentemente, a combinação dos esforços de ambos consegue afastar invasores de maneira mais eficaz (ARNOTT & ELWOOD, 2009b).

De uma forma geral, estudos que avaliam o papel de cada sexo no comportamento agonístico são importantes para identificar padrões reprodutivos da espécie. No entanto, ainda existem poucos estudos sobre estas diferenças entre ciclídeos neotropicais.

A espécie de estudo e o comércio de peixes ornamentais

A espécie está incluída na lista de espécies brasileiras de captura permitida para fins ornamentais (MPA-MMA, 2012). A espécie possui coloração corporal interessante para aquariofilia, com uma curiosa listra transversal escura que vai da boca até a nadadeira dorsal, uma característica peculiar do gênero. Com manchas e listras escurecidas, a coloração pode variar do pálido (sem listras) a escuro (com listras escuras fortes), variação característica, comum nos ciclídeos (BAERENDS & BAERENDS VAN-ROON, 1950). A aquariofilia ou

aquarismo é o termo atribuído a criação de peixes e outros organismos aquáticos com finalidade ornamental, na qual os animais são normalmente criados em aquários de vidro (BOTELHO FILHO, 1990). Mundialmente apreciada, essa prática movimentou um mercado nacional e internacional de peixes dedicados a esta modalidade de uso. No sudeste asiático encontram-se os maiores fornecedores de espécimes. Países da América do Sul, como Brasil, Colômbia e Peru, também ocupam um importante papel na exportação destes peixes. Enquanto isso, países como Estados Unidos e Japão estão entre os maiores importadores de espécies ornamentais (IBAMA, 2007).

Na região Norte do Brasil, onde *Mesonauta insignis* é comercialmente explorado como espécie ornamental, os Estados do Amazonas e do Pará lideram a exportação nacional de peixes com finalidade ornamental (RIBEIRO *et al.*, 2008). O comércio de peixes ornamentais representa uma das maiores atividades extrativistas no Estado do Amazonas. A região do médio Rio Negro, município de Barcelos, é o principal polo de peixes ornamentais do estado. Além dessa, a região do médio Solimões, no município de Tefé, também se mostra atuante na produção de peixes ornamentais (ANJOS *et al.*, 2009; IBAMA, 2007; SOUZA & MENDONÇA, 2009).

Em 2012, o IBAMA permitiu a captura, o transporte e a comercialização de exemplares vivos de peixes nativos de 725 espécies amazônicas, pertencentes a várias famílias (MPA-MMA, 2012). As famílias Callichthyidae, Characidae, Cichlidae, Gasteropelecidae e Lebiasinidae representam grande parte dos peixes comercializados no estado do Amazonas (ANJOS *et al.*, 2009). Representantes da família Cichlidae, os acarás-disco são os espécimes de maior valor de mercado. Por esse motivo, essas espécies são alvo de grande exploração, situação que levou a uma severa diminuição dos estoques naturais da espécie em águas de várias regiões da Amazônia, como no caso da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM), indicando a necessidade da implantação de planos de manejo de espécies ornamentais nestes locais (CRAMPTON, 1999; ANJOS *et al.*, 2009).

Em 2009, o Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSM) criou o Plano de Manejo das Áreas de Coleta de Ornamentais do Amanã (PORA) com o propósito de organizar e regulamentar a exploração de peixes ornamentais na RDSA, nas proximidades da cidade de Tefé. Nessa região, as principais espécies exploradas são as do gênero *Apistogramma*, representando 49,13% dos indivíduos explorados, e os acarás-disco

(*Symphysodon aequifasciatus*), representando 46,24% (QUEIROZ & HERCOS, 2009). Além dessas espécies o PORA seleciona 19 espécies candidatas a manejo. Dentre elas, está *Mesonauta insignis*, objeto deste estudo.

Como existem limitações na capacidade de diferenciação de espécies ornamentais por parte das autoridades alfandegárias, e também de outros agentes de controle do Estado, não é incomum que indivíduos da espécie *Mesonauta insignis* sejam confundidos com indivíduos de *Mesonauta festivus* (SILVA *et al.*, 2015), gerando uma pressão adicional sobre a espécie alvo deste estudo. Informações consistentes sobre os principais aspectos biológicos de recursos naturais são importantes para melhoria e adequação de práticas de manejo, inclusive no seu controle. Estudos sobre a biologia de espécies ornamentais realizados nas RDS Amanã e Mamirauá (HERCOS *et al.*, 2009) foram seguidos da implantação de técnicas mais adequadas de manejo de acarás-disco através do PORA, que hoje em dia, são explorados comercialmente de maneira sustentável. Embora exista potencial econômico para o comércio de peixes ornamentais, as características biológicas e ecológicas de espécies ornamentais ainda são pouco conhecidas.

Espécie alvo: acará-boari (*Mesonauta insignis*)

Até o momento, poucos estudos foram realizados para caracterização da biologia reprodutiva do *Mesonauta insignis*, e a maior parte destes foi conduzida na região deste estudo (FAVERO *et al.*, 2010; SILVA *et al.*, 2015). Dentre os ciclídeos amazônicos, o gênero *Mesonauta* possui espécies amplamente distribuídas pela América do Sul (PIRES *et al.*, 2014). Essas espécies estão distribuídas tanto em ambientes de água branca, caracterizados pela alta produtividade e riqueza em nutrientes, como também em habitats pobres em nutrientes, como a água preta (HENDERSON & CRAMPTON, 1997; SAINT-PAUL *et al.*, 2000). Mostrando sua capacidade de adaptação, espécies desse gênero podem apresentar dieta generalista e mudar a fonte de alimento ao longo do período hidrológico (RÖPKE *et al.*, 2014)

Conhecido popularmente como acará-boari na maior parte de sua distribuição, *Mesonauta insignis* é uma espécie que se destaca por sua incrível adaptabilidade nas águas amazônicas (PAULA-SILVA *et al.*, 2002). É, por este motivo, facilmente encontrada nos distintos ecossistemas aquáticos de toda a Amazônia, como em águas pretas dos lagos da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã (RDSA) e em águas brancas dos lagos da

Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM) (FAVERO *et al.*, 2010; SILVA *et al.*, 2015).

A espécie é bentopelágica, e os adultos reprodutivos depositam seus ovos em folhas submersas próximo à superfície, com desova parcelada ao longo do ano. A prole recebe efetivo cuidado biparental, particularidade que não é rara entre as espécies da família dos ciclídeos, com algumas poucas exceções (KEITH *et al.*, 2000; PIRES *et al.*, 2014; SILVA *et al.*, 2015). Desse modo, indivíduos dessa espécie podem ser encontrados abundantemente em meio à zona radicular da vegetação flutuante, abrigo dominado especialmente por gramíneas e outras macrófitas aquáticas (SAINT-PAUL *et al.*, 2000; HERCOS *et al.*, 2012).

Talvez por esta notável capacidade de adaptação, *M. insignis* é uma espécie dominante na ictiofauna da área do estudo, com grande biomassa representada ao longo das estações, tanto na vazante quanto na enchente dos rios, sendo também encontrada em abundância ao longo de todo ano (HERCOS *et al.*, 2012). De acordo com Favero *et al.* (2010), *M. insignis* originários de águas pretas da RDSA apresentam tamanho médio da primeira maturação sexual em 6,41 cm de comprimento padrão, com fecundidade média de $609 \pm 178,3$ ovócitos, e com um pico de desova durante o período de outubro a fevereiro. Enquanto que, num estudo realizado em águas brancas da RDSM, as fêmeas da espécie atingem a primeira maturação em 5,18 cm e machos em 5,5 cm, com fecundidade média de $1184 \pm 40,8$ e pico de desova similar, entre outubro e março (SILVA *et al.*, 2015). Os estudos de Favero *et al.* (2010) e de Silva *et al.* (2015) mostram estratégias de reprodução do *M. insignis* que sugerem que a primeira maturação e a fecundidade podem variar de acordo com o tipo de habitat ocupado pela espécie.

Estudos biológicos e comportamentais de espécies que apresentam potencial econômico podem colaborar bastante para o monitoramento de suas populações e assegurar a demanda de peixes para o comércio. Podem sugerir, por exemplo, cotas de captura, tamanho mínimos de captura, sexo a ser explorado, formas menos impactantes de estocagem e transporte, e períodos de defesos da espécie. Todas estas são ferramentas que podem ajudar a garantir uma exploração mais sustentável.

A conservação de espécies também requer informações sobre a ecologia comportamental dessas espécies. Padrões migratórios demandas de forrageio, e comunicação, além de agressividade no comportamento reprodutivo, na guarda do parceiro ou da prole, e na definição do tamanho de território são alguns aspectos comportamentais cujo conhecimento contribui para a construção de medidas efetivas de proteção e conservação (SNOWDON,

1999). De fato, investigar o comportamento reprodutivo de peixes ornamentais viabiliza o entendimento de fatores que afetam a reprodução da espécie, seu recrutamento e sua exploração (incluindo a sua mortalidade por manejo inadequado).

Acredita-se que o estudo do comportamento agonístico pode também ser importante para a melhor compreensão da reprodução da espécie. É esperado, no presente estudo, que a agressividade seja exibida de maneira mais acentuada durante a estação reprodutiva da espécie, pois é o momento em que a maior parte da população adulta encontra-se em estado reprodutivo, e quando as oportunidades de acasalamento mais motivam a competição coespecífica por parceiros (BRIFFA & SNEDDON, 2007; DAMSGÅRD & HUNTINGFORD, 2012). Este estudo buscou investigar o efeito do estado reprodutivo e do sexo sobre o comportamento agonístico do ciclídeo amazônico *Mesonauta insignis*. Além disso, o presente estudo quer contribuir para a geração de informações de base ecológica e comportamental para a construção futura de planos de manejo sustentável para esta espécie na Amazônia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARAÚJO, A. S.; OLIVEIRA, J. C. S.; BARROS, N. H. C.; YAMAMOTO, M. E.; CHELLAPPA, S. Dinâmica do comportamento territorial de *Crenicichla menezesi* (Osteichthyes: Perciformes: Cichlidae). *Biota Amazônia*, v. 4, n. 1, p. 37-44, 2014.

ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, v. 77, p. 991–1004, 2009a.

ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Gender differences in aggressive behaviour in convict cichlids. *Animal Behaviour*, v. 78, n. 5, p. 1221–1227, 2009b.

BAERENDS, G.P.; BAERENDS-VAN ROON, J. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour Supplement*, p. 1-242, 1950.

BAKKER, T.C.M. Evolution of aggressive behaviour in the threespine stickleback. In: BELL, M. A.; FOSTER, S. A. (eds.). *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback*, Oxford University Press, 1994. cap. 12, p. 345-380.

BOTELHO FILHO, G. F. Síntese da historia da aquariofilia. *Interciencia*, 88p, 1990.

- BRIFFA, M.; SNEDDON, L. U. Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, v. 21, n. 4, p. 627-637, 2007.
- CACHO, M. S. R. F.; YAMAMOTO, M. E.; CHELLAPPA, S. Comportamento reprodutivo do acará bandeira, *Pterophyllum scalare* Cuvier & Valenciennes (Osteichthyes, Cichlidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 16, n. 3, p. 653-664, 1999.
- CÂMARA, M. R. Biologia reprodutiva do ciclídeo neotropical ornamental acará disco, *Symphysodon discus* Heckel, 1840 (Osteichthyes: Perciformes: Cichlidae). 2004. 135 p. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Paulo.
- CARVALHO, T. B.; GONÇALVES-DE-FREITAS, E. Sex group composition, social interaction, and metabolism in the fish Nile tilapia. *Brazilian journal of biology*, v. 68, n. 4, p. 807-812, 2008.
- CARVALHO, T. B.; HÁ, J. C.; GONÇALVES-DE-FREITAS, E. Light intensity can trigger different agonistic responses in juveniles of three cichlid species. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, v. 45, p. 91-100, 2012.
- CHELLAPA, S.; YAMAMOTO, M. E.; CACHO, M. S. R. F. Reproductive behavior and ecology of two species of Cichlid Fishes. In: VAL, A. L.; ALMEIDA-VAL, V. M. F. (eds.). *Biology of Tropical Fishes*, Manaus: INPA, v. 9, p. 113-126, 1999.
- CHELLAPPA, S.; YAMAMOTO, M. E.; CACHO, M. S. R. F.; HUNTINGFORD, F. A. Prior residence, body size and dynamics of territorial disputes between male freshwater angelfish. *Journal of Fish Biology*, v. 55, n. 6, p. 1163-1170, 1999.
- CRAMPTON, W. G. R. Plano de manejo preliminar para o uso sustentável de peixes ornamentais na Reserva Mamirauá. In: QUEIROZ, H. L.; CRAMPTON, W.G.R. (eds.). *Estratégias de Manejo para Recursos Pesqueiros na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá*, Brasília: MCT-CNPq/Sociedade Civil Mamirauá, 1999. cap. 7, p. 159-176.
- DAMSGÅRD, B.; HUNTINGFORD, F. Fighting and Aggression. In: HUNTINGFORD, F.; JOBLING, M.; KADRI, S. *Aquaculture and Behavior*. Oxford, Wiley-Blackwell, 2012. cap. 9.
- DAVIES, N. B.; KREBS, J. R.; WEST, S. A. *An Introduction to Behavioral Ecology*. 4 ed. Oxford: Wiley-Blacwell, 2012.

ELWOOD, R. W.; ARNOTT, G. Understanding how animals fight with Lloyd Morgan's canon. *Animal Behaviour*, v. 84, p. 1095-1102, 2012.

FAVERO, J. M.; POMPEU, P. S.; PRADOVALLADARES, A. C. Aspectos reprodutivos de duas espécies de ciclídeos na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã, Amazonas, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, v. 12, n. 2, p.117-124, 2010.

FLEMING, I. A.; HUNTINGFORD, F. Reproductive Behaviour. In: HUNTINGFORD, F.; JOBLING, M.; KADRI, S. *Aquaculture and Behavior*, Oxford: Wiley-Blackwell, 2012. cap. 10.

GARCIA, J.T.; ARROYO, B. E. Intra- and interspecific agonistic behaviour in sympatric harriers during the breeding season. *Animal Behaviour*, v. 64, p. 77-84, 2002.

GONÇALVES-DE-FREITAS, E.; MARIGUELA, T. C. Social Isolation and Aggressiveness in the Amazonian Juvenile Fish *Astronotus ocellatus*. *Brazilian Journal of Biology*, v. 66, p. 233-238, 2006.

GONÇALVES-DE-FREITAS, E.; CARVALHO, T. B.; OLIVEIRA, R. Photoperiod modulation of aggressive behavior is independent of androgens in a tropical cichlid fish. *General and Comparative Endocrinology*, v. 207, p. 41-49, 2014.

HENDERSON, P. A.; CRAMPTON, W. G. R. A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient-poor lakes in the Upper Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, v. 13, n. 2, p. 175–198, 1997.

HERCOS, A. P.; QUEIROZ, H. L.; ALMEIDA, H. L. *Peixes Ornamentais do Amanã*. Tefé: IDSM, 2009.

HERCOS, A. P.; SOBANSKY M.; QUEIROZ, H. L.; MAGURRAN, A. E. Local and regional rarity in a diverse tropical fish assemblage. *Proc R Soc B*, v. 280, p. 1-7, 2012.

HUNTINGFORD, F. A.; CHELLAPPA, S. Agressão, In: YAMAMOTO, M. E.; VOLPATO, G. L. *Comportamento animal*. EDUFRRN, Natal, p. 157-173, 2006.

IBAMA. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Brasília: Relatório Técnico sobre o Diagnóstico geral das práticas de controle ligadas a exploração, captura, comercialização, exportação e uso de peixes para fins ornamentais e de aquarofilia - Diretoria de uso sustentável da biodiversidade e florestas. 214p, 2007.

- KADRY, V. O.; BARRETO, R. E. Environmental enrichment reduces aggression of pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, during resident-intruder interactions. *Neotropical Ichthyology*, v. 8, n. 2, p. 329–332, 2010.
- KEITH P.; LE BAIL, P. Y.; PLANQUETTE, P. Atlas des poissons d'eau douce de Guyane. Institut d' Ecologie et de Gestion de La Biodiversité, Museum national D'Histoire Naturelle, Paris, 2000.
- LADICH, F. Agonistic behaviour and significance of sounds in vocalizing fish. *Marine and Freshwater Behaviour Physiology*, v. 29, p. 87-108, 1997.
- MAAN, M. E.; GROOTHUIS, T. G. G.; WITTENBERG, J. Escalated fighting despite predictors of conflict outcome: solving the paradox in a South American cichlid fish. *Animal Behaviour*, v. 62, n. 4, p. 623-634, 2001.
- MPA-MMA (Ministério da Pesca e Aquicultura - Ministério do Meio Ambiente). Instrução Normativa Interministerial n.001, 03 Jan. 2012. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/legislacao/Instrucao_normativa/2012/in_inter_mpa_mma_01_2012_exploracaopeixesnativosexoticosaguascontinentais.pdf>. Acesso em: 23 set. 2015.
- PAULA-SILVA, M. N.; CHAGAS, C. D.; COSTA, C. O. N.; VAL, A. L.; ALMEIDA-VAL, V. M. F. The effects of petroleum on three species of the Amazon: pirarucu, tambaqui and boari. In: VAL, A.; MACKINLAY, D. (Eds). Tropical Fish. News and Reviews; Proceedings of the International Congress on the 46 Biology of Fish, Vancouver, B.C. Canada, Julho 22-25, p. 61-64, 2002.
- PIRES, T. H. S.; CAMPOS, D. F.; RÖPKE, C. P.; SODRÉ, J.; AMADIO, S.; ZUANON, J. Ecology and life-history of *Mesonauta festivus*: biological traits of a broad ranged and abundant Neotropical cichlid. *Environmental Biology of Fishes*, v. 98, n. 3, p. 789-799, 2014.
- QUEIROZ, H. L.; HERCOS, A. P. Plano de Manejo das Áreas de Coleta de Peixes Ornamentais da Reserva Amanã-IDSMS-ZSL, 89p., 2009.
- RAADIK, T. A.; BOURKE, D. W.; CLARKE, M. F.; MARTIN, A. A. Behaviour and reproductive success of pairs and lone parents in the convict cichlid *Heros nigrofasciatus*. *Animal Behaviour*, v 39, p. 594-604, 1990.

- RIBEIRO, F. A. S.; CARVALHO JUNIOR, J. R.; FERNANDES, J. B. K.; NAKAYAMA, L. Comércio brasileiro de peixes ornamentais. *Panorama da Aquicultura*, v. 18, n. 110, p. 54-59, 2008.
- RÖPKE, C. P.; FERREIRA, E.; ZUANON, J. Seasonal changes in the use of feeding resources by fish in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, v. 97, n. 4, p. 401–414, 2014.
- ROS, A. F. H.; BECKER, K.; OLIVEIRA, R. F. Aggressive behaviour and energy metabolism in a cichlid fish, *Oreochromis mossambicus*. *Physiology & Behavior*, v. 89, n. 2, p. 164-170, 2006.
- SAINT-PAUL, U.; ZUANON, J.; CORREA, M. A. V.; GARCIA, M.; FABRE, N. N.; BERGER, U.; JUNK, W. J. Fish communities in central Amazonian white- and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes*, v. 57, p. 235-250, 2000.
- SILVA, T.C.G.; LIMA, D.; PRADO-VALLADARES, A.C.; FERREIRA, M.A.P.; ROCHA, R.M.; QUEIROZ, H.L. Reproductive aspects of the flag cichlid *Mesonauta insignis* in várzea lakes of the Central Brazilian Amazon. *Aquatic Biology*, v. 24, n. 1, p. 35–40, 2015.
- SNOWDON, C. T. O significado da pesquisa em Comportamento Animal. *Estudos de Psicologia, Natal*, v. 4, n. 2, p. 365–373, 1999.
- SOUZA, R. L.; MENDONÇA, M. R. Caracterização da pesca e dos pescadores de peixes ornamentais da região de Tefé/AM. *UAKARI*, v. 5, n. 2, p. 7-17, 2009.
- TURNER, G. F. The fighting tactics of male mouthbrooding cichlids: the effects of size and residency. *Animal Behaviour*, v. 47, n. 3, p. 655–662, 1994.

CAPÍTULO 1

**Dinâmica do comportamento agonístico do ciclídeo amazônico, *Mesonauta insignis*
(Hackel, 1840)**

SARMENTO, C. G., CARVALHO, T. B. & QUEIROZ, H. L.

RESUMO

O comportamento agonístico entre ciclídeos é uma ferramenta para regular o acesso destes animais a recursos limitados, e fator determinante no seu sucesso reprodutivo. O objetivo deste estudo é descrever os padrões de comportamento agonístico exibidos por *Mesonauta insignis* e avaliar a dinâmica das suas interações agonísticas. Grupos de indivíduos adultos foram adensados em aquário de vidro por 15 minutos. Pares de adultos de tamanho semelhante foram submetidos a isolamento social por 24h, após o que foram pareados também por 15 minutos. Nos dois procedimentos, os animais foram filmados após iniciado o momento de agrupamento ou pareamento. Os experimentos foram realizados em janeiro, julho e novembro de 2016. Foi elaborado um etograma composto por oito unidades comportamentais agonísticas. As unidades foram agrupadas em classes de intensidades baixa, média e alta, com base no seu gasto energético e no seu potencial de risco, e em classes ou tipologias funcionais, em comportamentos de avaliação, agressão e defesa. A dinâmica das interações agonísticas indicou um escalonamento da intensidade das unidades comportamentais até o fim do conflito. Os conflitos foram divididos em três fases consecutivas, escalonadas de acordo com a intensidade dos comportamentos realizados. A Exibição Paralela foi a unidade comportamental mais utilizada no início dos encontros, enquanto o Confronto Frontal foi a unidade que antecedeu o fim dos conflitos. Alguns encontros foram encerrados ainda na fase inicial, e tiveram seu início e fim do conflito definidos após a realização de unidades de Ameaça e Ataque. As interações agonísticas entre adultos de *Mesonauta insignis* sugerem que comportamentos simultâneos são usados na avaliação entre os adversários, por isso são realizados mais frequentemente no início e no fim do conflito.

Palavras-chave: Agressão; Avaliação; Ciclídeos Neotropicais; Escalonamento de Intensidade Diferenças sexuais.

INTRODUÇÃO

A agressão em peixes acontece especialmente por meio de interações agonísticas, normalmente realizadas entre membros de uma mesma espécie (agressão coespecífica), e envolve um leque de comportamentos que inclui desde o ataque e/ou luta até a submissão e/ou fuga. Num contexto de competição, peixes exibem comportamentos agonísticos que buscam a definição do conflito pelo estabelecimento de um perdedor. O vencedor terá prioridade de acesso a recursos limitados, como alimentação, parceiros sexuais e território (DAVIES *et al.*, 2012; HUNTINGFORD & CHELLAPPA, 2006).

Nas espécies de peixes da família Cichlidae, a agressividade é evidente e essencial na organização social das populações. O comportamento agressivo é exibido naturalmente durante suas interações sociais, e nesses peixes a organização social é baseada na hierarquia de dominância e territorialidade (BAERENDS & BAERENDS VAN ROON, 1950). Nos sistemas de dominância destas espécies, o subordinado normalmente retrai-se em resposta a aproximação do dominante, resultado de encontros agonísticos prévios. Nos tipos de territorialidade apresentados pelos ciclídeos, os animais costumam defender uma área específica, seja um local de realização da corte, da nidificação e desova, ou mesmo do cuidado parental (CHELLAPPA *et al.*, 1999; HUNTINGFORD & CHELLAPPA, 2006).

O repertório comportamental já documentado nesta família evidencia padrões no comportamento agonístico dos Ciclídeos, com diferenças em intensidade e duração, indicando a potencialidade de causar, ou não, danos ao oponente. Os conflitos normalmente se iniciam com comportamentos de exibições, padrões comportamentais de baixa intensidade, comportamentos energeticamente econômicos que não apresentam maiores riscos de injúrias e que são realizados à distância (ex. exibições de ameaças), e resultam no aumento aparente do tamanho do corpo dos indivíduos (ex. eriçamento dos opérculos e nadadeiras) (MAAN *et al.*, 2001). Os conflitos podem continuar com a realização de comportamentos de ataques, unidades comportamentais mais dispendiosas e com maior proximidade entre os animais, como Ameaça e Ataque, aumentando o risco de injúrias (GONÇALVES-DE-FREITAS *et al.*, 2014).

No início da interação, a aproximação inicial costuma partir de vencedores experientes, aumentando sua chance de persuadir o oponente ao sinalizar sua experiência prévia (HSU & WOLF, 2001; HSU *et al.*, 2006). Por outro lado, pode-se também esperar que

peixes prováveis perdedores sejam inicialmente mais agressivos, e iniciem as disputas quando houver assimetria no valor do recurso disputado (*payoff*), que pode ser maior para o possível perdedor do que para o vencedor (DUGATKIN & OHLSEN, 1990). Ou ainda, quando indivíduos, muitas vezes inexperientes, enganam-se quanto a sua capacidade de luta e decidem iniciar o conflito (JUST & MORRIS, 2003).

Bastam alguns segundos após o pareamento para que peixes do grupo dos ciclídeos engajem em interação agonística. A hierarquia de dominância pode ser estabelecida rapidamente, definindo ainda no início do encontro um vencedor e um perdedor da disputa, e caracterizando uma interação assimétrica entre os membros do conflito. Neste tipo de interação agonística, o receptor não responde de maneira agressiva e é atacado pelo peixe emissor (vencedor) que realiza comportamentos de *ameaça*, *ataque* e *perseguição*, enquanto o animal perdedor apenas realiza comportamento de *fuga* (OLIVEIRA & ALMADA, 1998b). Enquanto que, em encontros ou interações agonísticas mais simétricas, lutas com a boca e exibições mútuas são mais esperadas. Nestes casos, a hierarquia de dominância pode demorar um pouco mais até ser estabelecida ao final do conflito.

Diferenças na capacidade de luta, ou no potencial de monopolizar recursos (RHP – *Resource Holding Potential*), podem influenciar a decisão dos animais durante o conflito (JUST & MORRIS, 2003). Nas interações assimétricas, estas diferenças normalmente são detectadas logo ao início, fazendo com que o encontro agonístico seja curto, e que logo se estabeleça um vencedor. No início do conflito os envolvidos buscam uma avaliação da capacidade de luta de ambos oponentes. A RHP pode ser usada para prever se ocorrerá ou não um escalonamento do conflito para fases posteriores, mais energeticamente dispendiosas e arriscadas. Os envolvidos podem escolher desistir ou continuar no conflito. Quando a assimetria é grande, o concorrente de menor RHP pode desistir rapidamente do conflito, que é interrompido nesta fase, reduzindo seu risco de lesões futuras, e reduzindo o gasto de energia e de tempo em uma luta da qual provavelmente sairá como perdedor (ARNOTT & ELWOOD, 2009).

Já em situações de maior simetria entre os indivíduos e seus respectivos RHP, a interação agonística pode escalar para uma sequência mais longa de comportamentos mais dispendiosos de média e alta intensidade, e com maior risco para os envolvidos (ENQUIST *et al.*, 1990). Tipicamente, o conflito pode evoluir, de uma fase inicial com comportamentos de baixa intensidade, para uma fase intermediária com comportamentos de média intensidade, já

com contato físico, mas ainda com baixo risco de danos (ex. ataques) e, em seguida, o conflito pode chegar a um estágio avançado, com a realização de comportamentos de alta intensidade e com potencial de causar danos reais através de atividades energeticamente dispendiosas, incluindo o contato físico com risco de lesão dos animais envolvidos (ex. ataques, confronto frontal). Normalmente, os conflitos encerram sem, ou com pouco, dano ao adversário. Entretanto, danos e mortes são mais frequentes quando a disputa acontece num contexto de competição por um recurso mais valioso para os peixes, como parceiros sexuais, por exemplo (HUNTINGFORD & CHELLAPPA, 2006; MAAN *et al.*, 2001; TURNER, 1994).

Informações sobre os adversários são obtidas ao longo do conflito, e podem sugerir a duração e o resultado da disputa, como em uma avaliação mútua, prevista pelo modelo de avaliação sequencial (SAM - *Sequential Assessment Model*). Este modelo prevê que dois indivíduos em interação, A e B, emitem e recebem informação sobre o oponente. Quando A exhibe comportamento de luta em direção a B, A adquire informações do custo envolvido para continuar a luta. Enquanto que B recebe informações sobre a RHP de A e o custo dessa interação. O indivíduo B pode escolher lutar com A ou desistir, se a interação for avaliada como muito dispendiosa (ENQUIST & LEIMAR, 1983).

O SAM sugere uma relação negativa entre a assimetria dos adversários (ex. diferenças em RHP) e duração do conflito. A RHP dos oponentes parece predizer o resultado do conflito, sendo esperado que o peixe vencedor apresente uma maior capacidade de luta. Contudo, diferentes características do indivíduo determinam a RHP, como tamanho, experiência, posição social, sexo e estado fisiológico (ARNOTT & ELWOOD, 2009). Normalmente, essas informações podem ser obtidas em comportamentos simétricos, onde ambos os indivíduos participam em condições mais semelhantes (ENQUIST & LEIMAR, 1983).

Este estudo busca identificar e descrever os padrões de comportamento agonístico exibidos por peixes adultos de *Mesonauta insignis* e avaliar a dinâmica das suas interações agonísticas. O acará-boari, *Mesonauta insignis* (HACKEL, 1840), é um peixe amazônico pertencente à linhagem Heroini, da família Cichlidae. Sua biologia ainda é pouco conhecida, embora já tenham sido estudados alguns dos seus aspectos reprodutivos (FAVERO *et al.*, 2010; SILVA *et al.*, 2015). Todavia, até o momento os padrões comportamentais exibidos durante eventos agonísticos da espécie são desconhecidos. Este estudo busca contribuir para a geração de informações de base comportamental que auxiliem na compreensão da biologia reprodutiva espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

A espécie

Popularmente conhecido como acará-boari, *Mesonauta insignis* (Figura 1) é uma espécie de médio-pequeno porte da família Cichlidae. Um indivíduo adulto pode alcançar em torno de 9 ou 10 cm de comprimento padrão (HERCOS *et al.*, 2009). Encontrada em diferentes ecossistemas aquáticos (HENDERSON & CRAMPTON, 1997), essa espécie está amplamente distribuída na América do Sul (Figura 2), na bacia do rio Amazonas, no alto rio Negro em território brasileiro, e na bacia do rio Orinoco, na Colômbia e Venezuela (KULLANDER, 2003).



Figura 1. *Mesonauta insignis*. Fonte: Jonas Oliveira.



Figura 2. Mapa de distribuição do *Mesonauta insignis* na América do Sul. Fonte: www.aquamaps.org.

A espécie possui coloração corporal que a torna interessante para a aquariofilia, com uma curiosa listra transversal escura que vai da boca até a nadadeira dorsal, que é uma característica peculiar do gênero. Com manchas e listras escurecidas, a coloração pode variar do pálido (sem listras) a escuro (com listras verticais escuras), uma característica comum dos ciclídeos que os tornam valiosos para o comércio de peixes ornamentais (BAERENDS & BAERENDS VAN-ROON, 1950).

Animais

Indivíduos adultos de *M. insignis* (aqueles acima de 5,3 cm, conforme definido por SILVA *et al.*, 2015) foram coletados nos lagos Boca do Mamirauá, Juruazinho, Pagão, Taracoá e Tracajá (coordenadas geográficas 03°11'75.4"S e 064°79'42.8"W; 03°02'30.5"S e 064°50'56.7"W; 03°04'09.8"S e 064°84'04.1"W; 03°10'37.9"S e 064°79'90.7"W e 03°09'44.7"S e 064°76'64.3"W, respectivamente) situados na planície alagada por águas brancas do médio Rio Solimões, na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM). Os peixes foram transportados para o laboratório de Comportamento de Peixes do Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSM), no município de Tefé. No laboratório os peixes foram submetidos a um período mínimo de três dias de aclimação, que antecederam os experimentos (conforme protocolo adotado por TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2003).

No laboratório, os animais foram mantidos em tanques de polietileno com capacidade de 310 litros, numa densidade de estocagem de 1 animal/5L. Durante esse período, a

temperatura foi mantida constante em aproximadamente 28°C, e o fotoperíodo controlado em 12L:12D (luz entre 07:00 h e 19:00 h). Filtros biológicos e aeração constante permitiram o monitoramento contínuo da qualidade da água, e sua manutenção em níveis adequados e estáveis. Os animais foram alimentados com ração comercial (32% de proteína) oferecida uma vez por dia até a saciedade. O alimento não consumido em 30 minutos era removido, para evitar a deterioração da qualidade da água e do ambiente de manutenção.

Delineamento experimental

Interação agonística em grupos

Grupos de 15 indivíduos adultos foram retirados do tanque de aclimatação e adensados em aquário de vidro (capacidade de 72 litros) por 15 minutos. A densidade de 15 animais foi usada para esgotar o limite de animais no aquário (1animal/5L) com objetivo de aumentar a probabilidade de comportamentos agressivos e permitir a identificação e descrição do repertório comportamental agonístico completo da espécie. Esse procedimento foi repetido três vezes, cada uma delas com grupos de diferentes indivíduos. Os grupos foram formados aleatoriamente nos tanques de manutenção. Os espécimes mediam entre 5 e 9cm de comprimento padrão. O sexo dos indivíduos não foi determinado. Os grupos foram filmados durante todo o período de adensamento com uma câmera filmadora GoPro Hero4 Silver.

Interação agonística em pares

Indivíduos adultos não testados previamente foram inicialmente anestesiados por imersão em eugenol (64µL/L) para a realização das medidas biométricas, comprimento padrão (mm) e peso corporal (g), com uso de um paquímetro e uma balança semi-analítica. O peixe foi considerado anestesiado quando ocorreu perda postural, falta de reação motora a estímulo e manutenção da ventilação, sinais compatíveis com o estágio II de anestesia, como descrito por Iwama *et al.* (1989). Após a biometria, os animais foram transferidos para baldes contendo água limpa e aeração constante para recuperação do efeito do anestésico.

Assim que recuperados, os espécimes foram submetidos ao isolamento social por 24h em aquário de vidro (40x10x30, 12 litros). Após isolamento, os indivíduos foram pareados em aquário neutro de mesmo tamanho por 15 minutos. Esse procedimento foi realizado vinte vezes com diferentes indivíduos, e cada indivíduo foi pareado apenas uma vez.

Considerando que o tamanho é um fator que interfere no perfil agonístico (BEECHING, 1992), os membros de cada par apresentavam tamanhos semelhantes (e a diferença foi sempre menor que 10%) e mediam $6,55 \pm 0,7$ cm de comprimento padrão e $12,2 \pm 3,9$ g de massa corporal. Durante cada pareamento, o par foi também filmado com câmera filmadora GoPro Hero4 Silver.

Observações comportamentais

As filmagens foram realizadas para identificação e descrição das unidades comportamentais e para a análise da dinâmica da interação agonística entre os indivíduos. Cada filmagem perdurou por todo o período de 15 minutos dos adensamentos ou dos pareamentos, e foi iniciada imediatamente após a introdução dos animais nos aquários de teste, uma vez que as interações sociais entre peixes costumam iniciar logo após a formação do par ou do grupo (NELISSEN, 1986; OLIVEIRA & CANARIO, 2001).

Cada filmagem foi posteriormente observada, de modo a permitir a cuidadosa identificação dos animais, bem como de todos os seus comportamentos individualizados. O agressor e o agredido nos conflitos de pareamento foram identificados por suas características individuais, como marcas naturais e tamanho relativo. A interação entre os animais adensados foi usada para identificar e descrever as unidades comportamentais agonísticas exibidas por *Mesonauta insignis*, organizadas em um etograma. Esta identificação foi baseada em etogramas de interações agonísticas já publicados com espécies de ciclídeos que já tiveram seu repertório comportamental bem documentado, como o caso de *Oreochromis niloticus* (ALVARENGA & VOLPATO, 1995), e de outras espécies da linhagem Heroini, como *Pterophyllum scalare* (CACHO *et al.*, 1999), *Geophagus surinamensis* (TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2003) e *Laetacara araguaiae* (TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2011).

As unidades comportamentais identificadas foram organizadas em classes de acordo com sua função durante a interação agonística. Critérios definidos por Ferno (1987) e por Gomez-Laplaza e Morgan (1993) para outras espécies de ciclídeos foram adotados para classificar a intensidade das unidades comportamentais, conforme utilizado na classificação das interações agonísticas de *Geophagus surinamensis* por Teresa e Gonçalves-de-Freitas (2003):

(1) comportamentos de baixa intensidade: envolvem exibições pouco agressivas, sem contato corporal e com baixo risco de lesão. Aparentemente atuam na comunicação visual entre os adversários, contribuindo para a avaliação de tamanho corporal.

(2) comportamentos de média intensidade: não há contato corporal, mas representam maior gasto energético e são exibidos ou executados próximos ao oponente. Aproximação que pode culminar, posteriormente, em ataques.

(3) comportamentos de alta intensidade: aqueles realizados com contato corporal, alto gasto energético e alto risco de lesões.

A interação entre os pares foi usada para avaliar a dinâmica da interação agonística de *Mesonauta insignis* ao longo do conflito. O tempo de latência (tempo decorrido do início do pareamento até o primeiro ataque) e duração do conflito foram registrados para cada conflito observado nos pareamentos. As unidades comportamentais exibidas do início ao fim do conflito foram sequenciadas para identificação das unidades que foram realizadas mais frequentemente nas fases do conflito. Além disso, a exibição de unidades comportamentais simultâneas durante o encontro também foi considerada. O fim do conflito foi identificado quando o animal perdedor deixou de engajar-se no conflito e passou a fugir do vencedor, conforme critério estabelecido por Falter (1983).

Nota ética

Todos os procedimentos experimentais foram aprovados pelo do CEUAP (Comitê de Ética no Uso de Animais e Plantas) do IDSM, Tefé, AM (protocolo nº 001/2016).

RESULTADOS

Interação agonística em grupos

Confrontos foram observados continuamente durante todo o período das filmagens, que representaram os 15 minutos de interação entre os indivíduos do grupo. O perfil agonístico da espécie pode então ser caracterizado por comportamentos em três classes: de avaliação, de agressividade e de defesa. Com isso, foi elaborado um etograma composto por oito unidades comportamentais agonísticas, organizadas nestas classes funcionais e em graus de intensidade (Tabela 1 e Figura 3). Dessas unidades, a *exibição paralela* mostrou ser uma unidade comportamental de avaliação normalmente exibida no início dos conflitos. As

unidades comportamentais *ameaça*, *ameaça perpendicular circular*, *ataque*, *confronto frontal* e *perseguição* representam o repertório de comportamentos de agressão de *Mesonauta insignis*. E as unidades comportamentais *ondulação de repulsão* e *fuga* correspondem a comportamentos defensivos.

Quanto à intensidade, a unidade comportamental *exibição paralela* foi considerada como um comportamento de baixa intensidade. As unidades comportamentais *ameaça*, *ameaça perpendicular circular*, *perseguição* e *fuga*, como comportamentos de média intensidade. E *ataque*, *confronto frontal* e *ondulação de repulsão*, foram considerados unidades comportamentais de alta intensidade.

Tabela 1. Etograma de comportamentos agonísticos, e suas intensidades, para *Mesonauta insignis*.

Classes	Unidades Comportamentais e intensidades	Descrição
Comportamento de Avaliação	Exibição Paralela (1)	Com a boca aberta, dois peixes posicionam-se paralelamente um ao outro, permanecendo lado a lado sem contato e voltados para direções opostas. Comportamento simultâneo, ambos são emissores.
	Ameaça (2)	Um peixe (emissor) nada em direção ao outro (receptor) e abre a boca, sem tocar o corpo do oponente. A ameaça pode ocorrer de forma lateral, perpendicular e frontal, suas sub-unidades.
Comportamentos Agressivos	Ameaça perpendicular circular (3)	Um indivíduo (emissor) fica nadando de forma circular em torno do seu próprio eixo, perseguindo o oponente, enquanto o outro indivíduo (receptor) nada ao seu redor na mesma direção, em trajetória circular.
	Ataque (4)	Um peixe (emissor) se aproxima do outro (receptor) com a boca aberta, e encosta a boca em alguma parte do corpo de seu oponente. O ataque pode ocorrer na parte lateral mediana do corpo, ventre, dorso ou nadadeiras, ou na parte frontal, suas subunidades.
	Confronto Frontal (5)	Com a boca aberta, dois peixes empurram-se com as mandíbulas

		justapostas, realizando movimentos rápidos, e muitas vezes produzindo ondulação do corpo, podendo acontecer de forma breve ou prolongada (mais de um minuto). Comportamento simultâneo, ambos são emissores.
	Perseguição (3)	Um peixe (emissor) nada em direção ao oponente (receptor), percorrendo a mesma trajetória do receptor, que foge.
Comportamentos de Defesa	Fuga (2)	Um peixe que está sendo perseguido ou atacado afasta-se rapidamente.
	Ondulação de repulsão (4)	Após ser ameaçado ou agredido, o peixe (emissor) produz movimentos em que ondula o corpo intensamente, até que o peixe agressor se afaste (repulsão do peixe agressor).

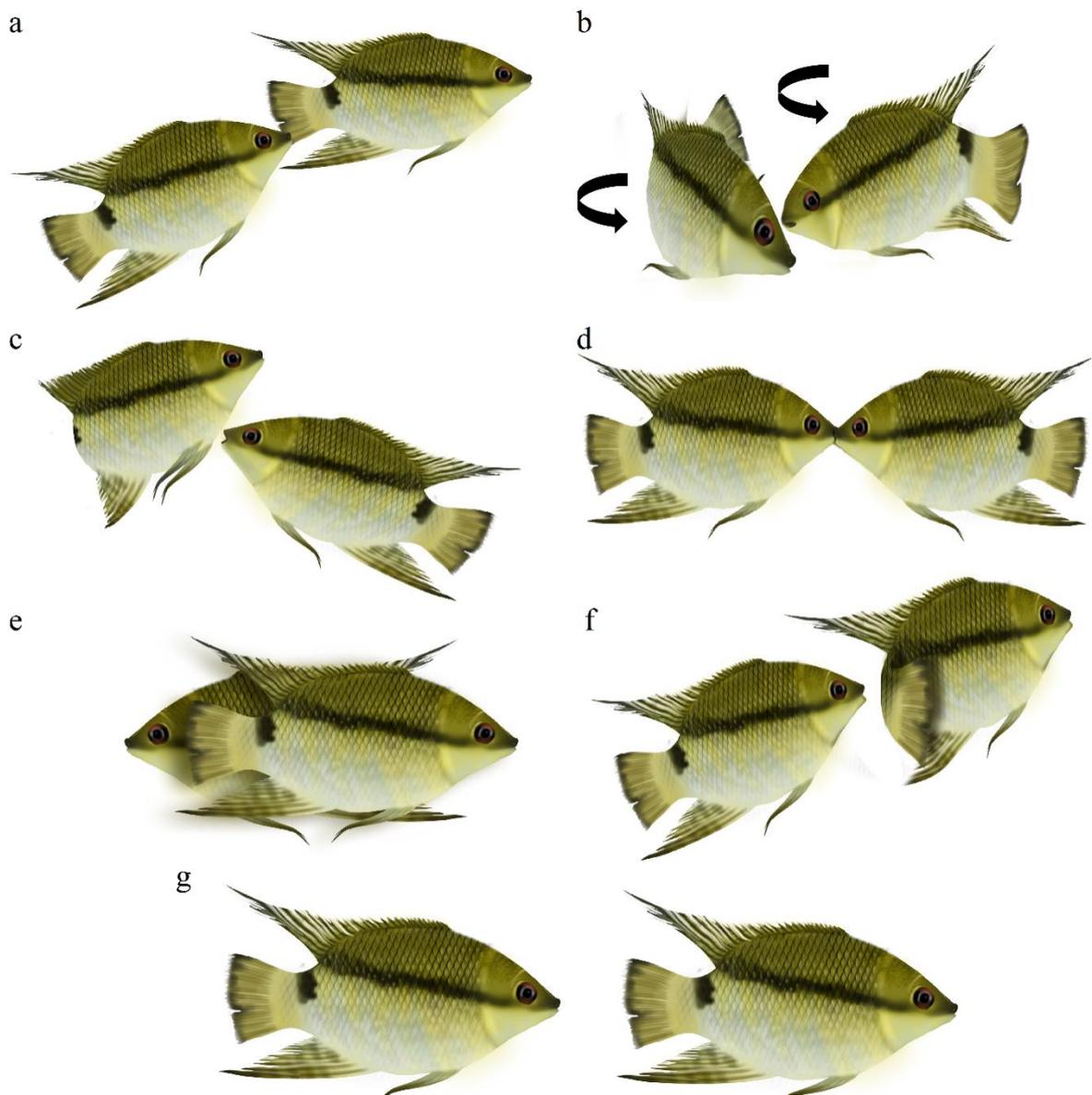


Figura 3. Ilustração do etograma de comportamentos agonísticos exibidos por *Mesonauta insignis*: (a) ameaça, (b) ameaça perpendicular circular, (c) ataque, (d) confronto frontal, (e) exibição paralela, (f) ondulação de repulsão, (g) perseguição e fuga.

Interação agonística em pares

Dinâmica da interação agonística

O pareamento dos indivíduos permitiu detalhar os parâmetros específicos das interações agonísticas da espécie. A latência média dos conflitos foi de 291 ± 204 s. Os conflitos normalmente apresentaram comportamentos de *exibição paralela* executados na fase inicial, seguida da realização de *ameaça* e *ataque*, que foram defendidos com uso da

ondulação de repulsão e *fuga* pelo indivíduo agredido. O fim do conflito aconteceu quando o animal perdedor passou a fugir dos ataques do oponente, em sua maioria, após a realização de um confronto frontal. A duração dos conflitos foi, em média, de 145 ± 108 s. Após definição do vencedor e do perdedor, o animal vencedor passava a realizar sequencias de *ameaça*, *ataque* e *perseguição*, enquanto o animal perdedor apenas realizava *fuga*, conforme critério já estabelecido na literatura (FALTER 1983).

A dinâmica da interação agonística indicou um escalonamento das unidades comportamentais até o fim do conflito, com o crescimento da intensidade das unidades comportamentais executadas. Os conflitos observados nos animais pareados foram iniciados em igual proporção por vencedores e por perdedores. No geral, 80% dos conflitos evoluíram para fases mais dispendiosas (alta intensidade), enquanto apenas 20% foram resolvidos ainda na fase inicial. Os indivíduos realizaram *exibição paralela* no início do confronto em 65% dos pares analisados, enquanto o *ataque* foi a unidade comportamental que os peixes usaram para iniciar a interação em 35% dos pares. Dos conflitos iniciados *por ataque*, 25% dos pares não apresentou unidades comportamentais simultâneas ao longo da interação. Em 40% dos pares o conflito foi solucionado após realização de *confronto frontal*. Enquanto em 35%, a *exibição paralela* antecedeu o fim do conflito. Unidades comportamentais simultâneas como o *confronto frontal* e *exibição paralela* não foram observadas em 25% dos pares, que tiveram o fim do conflito definido após a realização de *ataque* e *fuga*.

DISCUSSÃO

O presente estudo demonstra uma complexidade de comportamentos agonísticos exibidos pelo ciclídeo amazônico *Mesonauta insignis* que foi compatível com a de outros ciclídeos amazônicos. As unidades comportamentais descritas seguiram o padrão geral encontrado para outros ciclídeos, incluindo o repertório comportamental registrado, muito semelhante àquele já documentado para as espécies *Pterophyllum scalare* (CACHO *et al.*, 1999), *Geophagus surinamensis* (TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2003) e *Laetacara araguaiae* (TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2011), que, assim como o *Mesonauta insignis*, pertencem também à linhagem Heroini da mesma família.

As unidades *ameaça*, *ataque*, *confronto frontal*, *exibição paralela*, *perseguição*, *ondulação de repulsão* e *fuga* são comportamentos já bem documentados para a família

Cichlidae (como em ALVARENGA & VOLPATO, 1995; BAERENDS & BAERENDS-VAN ROON, 1950; CACHO *et al.*, 1999; FALTER, 1983). Já a unidade comportamental de *ameaça circular perpendicular* ainda não possuía até aqui qualquer registro na literatura para ciclídeos neotropicais.

A unidade comportamental *ameaça perpendicular circular* já foi registrada por Turner e Huntingford (1986) e Carvalho *et al.* (2012) para os ciclídeos africanos *Oreochromis mossambicus* e *Oreochromis niloticus*. Enquanto para espécies neotropicais, foi encontrada apenas uma unidade comportamental similar, exibida pelo ciclídeo *Aequidens rivulatus*, a unidade *carouselling* (MAAN *et al.*, 2001), definida como o ato de dois peixes descreverem uma trajetória circular enquanto perseguem um ao outro. Há, no entanto, uma diferença fundamental entre este comportamento mencionado e aquele descrito no presente estudo. Enquanto o *carouselling* mostra-se um ato de perseguição simultânea, na *ameaça perpendicular circular* o peixe emissor descreve um círculo em volta de seu próprio eixo, enquanto persegue o oponente que nada em seu redor, numa aparente demonstração de ameaça, no qual o indivíduo central é referido como pivô e emissor.

A dinâmica do comportamento agonístico de *Mesonauta insignis* aqui descrita evidenciou a existência de diferentes fases ao longo das interações. Os padrões comportamentais descritos podem indicar o nível de agressividade durante os confrontos, pois diferem em sua intensidade, que avança de maneira escalonada até o fim do conflito. Nesse estudo, 80% dos conflitos registrados seguiram essa mesma sequência de fases de intensidade escalonada e agressividade gradualmente aumentada. Outros autores também definiram fases em interações agonísticas simétricas entre peixes ciclídeos (OLIVEIRA & ALMADA, 1998b; MAAN *et al.*, 2001), corroborando o padrão identificado na espécie de estudo.

Entretanto, em 20% dos encontros observados neste estudo, os conflitos foram encerrados ainda na fase inicial. Esse resultado pode sugerir assimetria entre os oponentes, pois indivíduos de menor RHP podem escolher desistir rapidamente do conflito reduzindo seu risco de lesão e o gasto de energia, ajudando a definir logo um vencedor (TURNER & HUNTINGFORD, 1986; ARNOTT & ELWOOD, 2009).

De acordo com Hsu e colaboradores (2006), o indivíduo que ataca seu oponente no início do confronto normalmente vence. No entanto, os *Mesonauta insignis* observados não confirmaram esta predição, e sugerem que perdedores e vencedores iniciam conflitos na mesma proporção. Foram observados eventos aleatórios de iniciação tanto por perdedores,

quanto por vencedores. A probabilidade de lesão durante o conflito é baixa. Portanto, o custo de iniciar um confronto se torna desprezível quando comparados com o possível acesso ao recurso em questão (MORETZ, 2003).

É esperado que prováveis perdedores sejam mais agressivos e iniciem conflitos quando houver uma assimetria no valor do recurso para os oponentes (JUST & MORRIS, 2003). Entretanto, o primeiro ataque pode partir tanto de vencedores experientes, que aumentam a chance de persuadir o oponente ao sinalizar sua experiência prévia (HSU & WOLF, 2001), quanto de indivíduos mais fracos, que iniciam conflitos para sinalizar sua força, enganando o oponente (MORETZ, 2003).

Antes do início do encontro agonístico, os oponentes não possuem quaisquer informações a respeito um do outro. Exibições ritualizadas permitem que os indivíduos acumulem informações sobre seus adversários durante as lutas e utilizem essas informações para decidir desistir ou continuar na disputa, evitando lutas dispendiosas nas quais provavelmente iriam perder (PARKER, 1974; ENQUIST *et al*, 1990). Por isso, as *exibições* ou *displays* são frequentemente usados para solucionar conflitos entre animais.

Displays, normalmente aparecem no início de conflitos em peixes ciclídeos (BAERENDS & BAERENDS VAN-ROON, 1950; ENQUIST & JAKOBSSON, 1986; MAAN *et al*, 2001; TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2003). De fato, *exibição paralela* foi a unidade comportamental utilizada no início de 65% dos conflitos em *Mesonauta insignis*. Este comportamento provavelmente está associado a um mecanismo de avaliação mútua, para averiguar mutuamente o RHP dos contendores, talvez com a função de exibir o tamanho corporal para o oponente. Em alguns casos já descritos, este comportamento pode exibir um aumento de tamanho apenas aparente do corpo dos indivíduos que o realizam (ENQUIST & JAKOBSSON, 1986).

Johnston *et al* (1996) sugerem que a maioria das *exibições paralelas* realizadas por peixes acontecem entre machos de tamanho corporal semelhante, sustentando a hipótese de que a *exibição paralela* pode ser usada como forma de avaliação dos potenciais mútuos. Por outro lado, os conflitos iniciados por comportamentos de *ataque* ou de *ameaça* ocorreriam, normalmente, em interações assimétricas (por exemplo, assimetria de tamanho ou peso corporal) (TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2003). De fato, os resultados desse estudo sugerem que conflitos iniciados por comportamento de *ataque* podem indicar

assimetria entre os concorrentes e, assim, a maioria desses encontros é resolvida ainda na fase inicial.

Os resultados também mostram que a *exibição paralela* foi suficiente para solucionar o confronto e definir o indivíduo perdedor e o vencedor em 35% dos conflitos observados em *Mesonauta insignis*. O peixe perdedor, aquele de menor RHP, pode optar por desistir da luta, evitando um conflito dispendioso no qual provavelmente irá perder (ARNOTT & ELWOOD, 2009a). De tal modo, vencedores podem ser distinguidos de perdedores por seu comportamento no início da interação, ainda durante o período de avaliação, quando ambos oponentes estimam a capacidade de luta do adversário (MAAN *et al*, 2001). Isto sugere que diferenças comportamentais entre os oponentes podem prever o resultado de conflitos.

A maioria dos conflitos observados neste estudo evoluiu para fases mais dispendiosas e arriscadas, e foi solucionada principalmente após a realização de *confronto frontal*. Gonçalves-de-Freitas e Mariguela (2006) sugerem que a emissão de *confronto frontal* indica um aumento no nível de agressividade durante a interação agonística. Assim, é compreensível que o *confronto frontal* seja realizado na fase final do conflito, muitas vezes sendo o comportamento agressivo decisivo, que leva o adversário a desistir da luta (ENQUIST & JAKOBSSON, 1986; MAAN *et al*, 2001; TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2003). Este comportamento oferece a oportunidade de medida direta da força do adversário (ENQUIST & JAKOBSSON, 1986), uma forma de avaliar o poder físico do oponente pela sua força de aderência à mandíbula (BAERENDS & BAERENDS VAN-ROON, 1950).

Os encontros agonísticos de *Mesonauta insignis* mostraram que adversários realizam avaliação mútua ainda na fase inicial dos conflitos, mas que estes podem escalar para fases mais dispendiosas ou serem resolvidos ainda na fase inicial, quando indivíduos de menor capacidade de luta (RHP) escolhem desistir do conflito. Os indivíduos podem escolher escalar o conflito quando a assimetria na capacidade de luta entre os oponentes é pequena ou quando o valor do recurso disputado é alto para ambos os adversários. A dinâmica do comportamento agonístico de *Mesonauta insignis* aqui descrita parece corroborar com o modelo de avaliação sequencial (SAM - *Sequential Assessment Model*) de Enquist & Leimar (1990), definido pela avaliação mútua, em que ambos os concorrentes avaliam continuamente a capacidade de luta de seu adversário durante o conflito (ARNOTT & ELWOOD, 2009). Contudo, esta ideia deve ser testada de maneira mais sistemática em estudos futuros.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVARENGA, C. M. D.; VOLPATO, G. L. Agonistic profile and metabolism in alevins of the Nile tilapia. *Physiology and Behavior*, v. 57, n. 1, p. 75–80, 1995.
- ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, v. 77, p. 991–1004, 2009.
- BAERENDS, G.P.; BAERENDS-VAN ROON, J. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour Supplement*, p. 1-242, 1950.
- CACHO, M. S. R. F.; YAMAMOTO, M. E.; CHELLAPPA, S. Comportamento reprodutivo do acará bandeira, *Pterophyllum scalare* Cuvier & Valenciennes (Osteichthyes, Cichlidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 16, n. 3, p. 653–664, 1999.
- CARVALHO, T. B.; HÁ, J. C.; GONÇALVES-DE-FREITAS, E. Light intensity can trigger diferente agonistic responses in juveniles of three cichlid species. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, v. 45, n. 2, p. 91-100, 2012.
- DAVIES, N. B.; KREBS, J. R.; WEST, S. A. An Introduction to Behavioral Ecology. 4 ed. Oxford: Wiley-Blacwell, 2012.
- DUGATKIN, L. A.; OHLSEN, S. R. Contrasting asymmetries in value expectation and resource holding power: effects on attack behavior and dominance in the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Animal Behaviour*, v. 39, p. 802-804, 1990.
- ENQUIST, M.; JAKOBSSON, S. Decision making and assessment in the fighting behaviour of *Nannacara anomala* (Cichlidae,Pisces). *Ethology*, v. 72, p. 143–153, 1986.
- ENQUIST, M.; LEIMAR, O. The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour*, v. 39, p. 1-9, 1990.
- ENQUIST, M.; LEIMAR, O. Evolution of Fighting Behaviour: Decision Rules and Assessment of Relative Strength. *J. theor. Biol.*, v. 102, p. 387-410, 1983.
- FALTER, U. Les comportements agonistiques de *Sarotherodon niloticus* (Pisces, Cichlidae) et la signification évolutive de l’incubation buccale. *Bulletin de La Classe des Sciences Academie Royale de Belgique*, v. 69, n. 10, p. 566-593, 1983.

- FAVERO, J. M.; POMPEU, P. S.; PRADOVALLADARES, A. C. Aspectos reprodutivos de duas espécies de ciclídeos na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã, Amazonas, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, v. 12, n. 2, p.117-124, 2010.
- FERNÖ, A. Aggressive behaviour between territorial cichlid (*Astatotilapia burtoni*) in relation to rank and territorial stability. *Behaviour*, v. 103, p. 241-258, 1987.
- GOMÉZ-LAPLAZA, L. M.; MORGAN, E. Social isolation aggression, and dominance in attacks in juvenile angelfish, *Pterophyllum scalare*. *Aggressive Behavior*, v. 19, p. 213-222, 1993.
- GONÇALVES-DE-FREITAS, E.; MARIGUELA, T. C. Social Isolation and Aggressiveness in the Amazonian Juvenile Fish *Astronotus ocellatus*. *Brazilian Journal of Biology*, v. 66, p. 233-238, 2006.
- GONÇALVES-DE-FREITAS, E.; CARVALHO, T. B.; OLIVEIRA, R. Photoperiod modulation of aggressive behavior is independent of androgens in a tropical cichlid fish. *General and Comparative Endocrinology*, v. 207, p. 41-49, 2014.
- HENDERSON, P. A.; CRAMPTON, W. G. R. A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient-poor lakes in the Upper Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, v. 13, n. 02, p. 175–198, 1997.
- HERCOS, A. P.; QUEIROZ, H. L.; ALMEIDA, H. L. *Peixes Ornamentais do Amanã*. Tefé: IDSM, 2009.
- HSU, Y.; WOLF, L. L. The winner and loser effect: what fighting behaviours are influenced? *Animal Behaviour*, v. 61, p. 777–786, 2001.
- HSU, Y.; EARLEY, R. L.; WOLF, L. L. Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biol. Rev.*, v. 81, p. 33–74, 2006.
- HUNTINGFORD, F. A.; CHELLAPPA, S. Agressão, in: Yamamoto, M. E.; Volpato, G. L. *Comportamento animal*. EDUFRN, Natal, p. 157-173, 2006.
- IWAMA, G. K.; MCGEER, J. C.; PAWLUK, M. P. The effects of five fish anaesthetics on acid-base balance, hematocrit, blood gases, cortisol, and adrenaline in rainbow trout. *Canadian Journal of Zoology*, v. 67, p. 2065-2073, 1989.

- JOHNSTON, C. E.; ARMBRUSTER, J. W.; LAIRD, C. A. Parallel swims as a means of intra- and interspecific assessment in stream fishes. *Environmental Biology of Fishes*, v. 46, p. 405-408, 1996.
- JUST, W.; MORRIS, M. R. The Napoleon complex: whysmaller males pick fights. *Evolutionary Ecology*, v. 17, p. 509–522, 2003.
- KULLANDER, S. O. Family Cichlidae. In: REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS-JR, C. J. (eds.). Check List of Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre: Edipucs, p. 605-655, 2003.
- MAAN, M. E.; GROOTHUIS, T. G. G.; WITTENBERG, J. Escalated fighting despite predictors of conflict outcome: solving the paradox in a South American cichlid fish. *Animal Behaviour*, v. 62, n. 4, p. 623–634, 2001.
- MORETZ, J. A. Aggression and RHP in the Northern swordtail fish, *Xiphophorus cortezi* : the relationship between sizeand contest dynamics in male-male competition. *Ethology*, v. 109, p. 995–1008, 2003.
- NELISSEN, M. H. J. The development of a dominance hierarchy in *Melanochromis auratus* (Pisces; Cichlidae). *Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch.*, v. 251, p. 17-20, 1986.
- OLIVEIRA, R. F.; ALMADA, V. C. Dynamics of social interactions during group formation in males of the cichlid fish *Oreochromis mossambicus*. *Acta Ethologica*, v. 1, p. 57–70, 1998.
- OLIVEIRA, R. F.; CANARIO, A. V. M. Hormones and social behavior of cichlid fishes: a case study in the Mozambique tilapia. *J. Aquaricult. Aquat. Sci.*, v. 9, p. 187-207, 2001.
- PARKER, G. A. Assessment strategy and the evolutionof fighting behaviour. *J. theor. Biol.*, v. 47, p. 223-343, 1974.
- SILVA, T.C.G.; LIMA, D.; PRADO-VALLADARES, A.C.; FERREIRA, M.A.P.; ROCHA, R.M.; QUEIROZ, H.L. Reproductive aspects of the flag cichlid *Mesonauta insignis* in várzea lakes of the Central Brazilian Amazon. *Aquatic Biology*, v. 24, n. 1, p. 35–40, 2015.
- TERESA, F. B.; GONÇALVES-DE-FREITAS, E. Interação Agonística em *Geophagus surinamensis* (Teleostei, Cichlidae). *Revista de Etologia*, v. 5, n. 2, p. 121–126, 2003.
- TERESA, F. B.; GONÇALVES-DE-FREITAS, E. Reproductive behavior and parental roles of the cichlid fish *Laetacara araguaiaae*. *Neotropical Ichthyology*, v. 9, p. 355-362, 2011.

TURNER, G. F.; HUNTINGFORD, F. A. A problem for gametheory analysis: assessment and intention in male mouthbroodercontests. *Animal Behaviour*, v. 34, p. 961–970, 1986.

TURNER, G. F. The fighting tactics of male mouthbrooding cichlids: the effects of size and residency. *Animal Behaviour*, v. 47, n. 3, p. 655–662, 1994.

CAPÍTULO 2

Efeito do estado reprodutivo e do sexo sobre o comportamento agonístico de *Mesonauta insignis* (Cichlidae, Perciformes)

SARMENTO, C. G., CARVALHO, T. B. & QUEIROZ, H. L.

RESUMO

O sucesso na reprodução de um animal está intimamente relacionado ao nível de comportamento agressivo exibido durante a sua atividade reprodutiva. Para avaliarmos o papel do comportamento agonístico de *Mesonauta insignis* na sua reprodução, foi comparada a exibição agressiva de adultos da espécie em estados reprodutivo e não reprodutivo. A exibição agressiva de fêmeas e machos adultos e o efeito do gênero do oponente sobre as táticas de lutas usadas em encontros agressivos intrasexuais e intersexuais também foram comparados. Para isso, 80 indivíduos adultos foram submetidos a isolamento social por 24h, após o que foram pareados por 15 minutos. Os animais tiveram seu comprimento padrão e peso corporal medidos previamente e os pares foram formados com indivíduos de tamanhos semelhantes. Foi realizada a filmagem de todos os pareamentos realizados. Os animais tiveram suas gônadas posteriormente analisadas macroscopicamente, para identificação do sexo e do estágio de maturação gonadal. Peixes adultos com gônadas em diferentes estágios de maturação foram classificados como animais reprodutivos (AR) e ou não reprodutivos (NR). O tempo de latência, tempo de duração total do conflito e a frequência total das unidades comportamentais executadas nos conflitos foram registrados. Pontos foram atribuídos a cada unidade comportamental de acordo com sua intensidade, dispêndio energético e risco de injúrias. Os pontos dos comportamentos agressivos de cada membro dos pares foram somados para expressar a intensidade da agressividade, ou o grau de investimento de cada indivíduo nos encontros agonísticos estudados. Os adultos da espécie mostraram maior nível de agressividade quando encontravam-se em estado reprodutivo. Os machos apresentaram maior tempo de latência para iniciar a luta que fêmeas. Os encontros intersexuais foram mais frequentemente vencidos por machos. Este estudo sugere que animais em época reprodutiva competem mais agressivamente pelos recursos reprodutivos e fêmeas e machos mostram táticas agressivas distintas.

Palavras-chave: agressividade, reprodução, ciclídeo.

INTRODUÇÃO

A agressão intra-específica é entendida como um mecanismo para estabelecer hierarquia e, conseqüentemente, definir a garantia de acesso a recursos, podendo acontecer em todas as situações sociais. Animais juvenis e adultos em estados não reprodutivos podem competir para manutenção de territórios para alimentação e abrigo. Enquanto adultos em estados reprodutivos competem também por parceiros sexuais ou em defesa da prole (BAKKER, 1994; GARCIA & ARROYO, 2002).

Em vertebrados, o comportamento agressivo de fêmeas e machos adultos em estados não reprodutivos aparece em níveis semelhantes ao de indivíduos juvenis (HUNTINGFORD, 1979; BAKKER 1985, 1986, WOOTTON, 1985b), indicando que neste estado estes animais atribuem o valor dos recursos sob disputa de forma similar no contexto da agressão. Mas durante o ciclo de reprodução o valor de cada recurso defendido pode variar e influenciar a intensidade do comportamento agressivo durante esta competição (TEMELES, 1989; BAKKER, 1994). Assim, machos e fêmeas podem atribuir o mesmo valor a recursos territoriais, por exemplo, e engajar-se em disputas com níveis de agressão compatíveis ou diferenciados (ARNOTT & ELWOOD, 2009b).

Ao longo da época reprodutiva, espécies territoriais podem se envolver em encontros agressivos ou conflitos não necessariamente para definir estrutura social e hierarquia, mas também para contribuir para o estabelecimento de território para reprodução (EARLEY *et al.*, 2006). A competição por territórios pode também representar uma competição indireta por fêmeas, pois o território é, normalmente, um atributo de atração para elas. Após estabelecimento de território, machos costumam defender sua área contra intrusos através de comportamentos de ataques que são dirigidos a machos rivais, juvenis grandes e mesmo fêmeas. Quando o ninho está pronto, o macho passa a cortejar as fêmeas, em vez de atacá-las. Após a deposição dos ovos, os níveis de agressão permanecem altos próximos do ninho, enquanto em distâncias superiores há uma diminuição na exibição dos comportamentos agressivos (BAKKER, 1994).

Estudos realizados com peixes ciclídeos mostraram que também nesta família a agressividade é mais acentuada durante o estado reprodutivo, como observado com *Cichlasoma citrinellum* (HOLDER *et al.*, 1991), *Tilapia zillii* (NEAT *et al.*, 1997) e *Cichlasoma dimerus* (ALONSO *et al.*, 2011; TUBERT *et al.*, 2012). A agressividade durante o estado reprodutivo parece estar fortemente relacionada ao nível de andrógenos circulantes,

hormônios produzidos pelas gônadas que apresentam alta concentração na fase reprodutiva. Vários desses estudos têm encontrado um efeito do estado gonadal e endócrino sobre o comportamento agressivo de ciclídeos (ex. NEAT *et al.*, 1998 para *Tilapia zillii*). A agressividade de adultos em atividade reprodutiva tem sido positivamente relacionada a concentração de andrógenos plasmáticos em *Aequidens pulcher*, *Haplochromis burtoni*, *Sarotherodon galilaeus*, *Cichlasoma dimerus* (MUNRO & PITCHER, 1985; FRANCIS *et al.*, 1992; ROS *et al.*, 2003; TUBERT *et al.*, 2012).

Diferenças no comportamento agressivo condicionadas pelo sexo também são esperadas durante encontros agressivos, impulsionadas por pressões de seleção que atuam de maneiras distintas em cada sexo (ARCHER, 1988). A comparação entre o comportamento de fêmeas e machos pode revelar diferenças importantes e indicar as táticas agressivas usadas por cada sexo (ARNOTT & ELWOOD, 2009b). Em muitos estudos com ciclídeos, fêmeas mostram um comportamento diferente dos machos nos encontros agressivos. Normalmente, os machos são mais agressivos, como ocorre nas espécies *Cichlasoma citrinellum* (HOLDER *et al.*, 1991), *Pterophyllum scalare* (CACHO *et al.*, 1999), *Sarotherodon galilaeus* (ROS *et al.*, 2003), *Amatitlania nigrofasciata* (ARNOTT & ELWOOD, 2009b).

Diferentes níveis de agressão são observados em encontros agonísticos de *Pterophyllum scalare* quando o adversário é do mesmo sexo ou do sexo oposto (CACHO *et al.*, 1999). Em espécies em que ambos os sexos assumem papéis de defesa (ex. defesa da ninhada), diferentes pressões de seleção podem atuar em cada sexo, podendo levar a diferenças nas suas táticas agressivas durante os conflitos. Dessa forma, machos e fêmeas de *Amatitlania nigrofasciata* usam táticas de luta distintas na defesa territorial, e a combinação dos esforços de ambos consegue afastar invasores de maneira mais eficaz (ARNOTT & ELWOOD, 2009b). Mas, apesar disso, fêmeas e machos de *Oreochromis niloticus* e de *Oreochromis mossambicus* apresentaram o comportamento agressivo de maneira semelhante (CARVALHO & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2008; ALMEIDA *et al.*, 2014).

Além do nível de agressividade, outras diferenças sexuais podem ser registradas em encontros agonísticos. Fêmeas e machos podem exibir partes diferentes do corpo durante os encontros agressivos. Fêmeas costumam realizar aproximações frontais (exibições frontais e mordidas), gastando mais tempo na aproximação a seus oponentes. Enquanto isso, machos costumam se envolver em exibições da parte lateral do corpo (exibições laterais e ataques com a cauda; CACHO *et al.*, 1999; CARVALHO & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2008; ARNOTT & ELWOOD, 2009b). Em uma mesma espécie, os conflitos podem ser resolvidos

por meio de simples exibição, ainda na fase inicial, enquanto outros podem escalar para comportamentos de ataques, com lutas perigosas entre os envolvidos (MAYNARD SMITH & PARKER, 1976).

De acordo com o modelo de avaliação sequencial mútua (SAM), proposto por Enquist & Leimar (1983), é esperado que os adversários recolham informações sobre seus oponentes durante os primeiros momentos da disputa. Então as assimetrias detectadas podem indicar a capacidade de luta dos envolvidos, ou seu potencial de monopolização de recursos (RHP) e influenciar a sua tomada de decisões. O indivíduo de menor capacidade para lutar pode escolher encerrar o conflito para reduzir o tempo, energia e risco de lesões em uma competição na qual provavelmente irá perder. Assimetrias em tamanho, nas experiências de vida, no status hierárquico, nos armamentos, no estado fisiológico e mesmo no sexo podem prever o resultado de um conflito (ARNOOT & ELWOOD, 2009a).

A observação prévia de um adversário pode fazer com que o peixe demore mais para iniciar a luta, mas pode ser determinante para definir as táticas que serão empregadas neste conflito. Assim, alguns machos podem investir bastante na avaliação da capacidade de luta e do tamanho do corpo, em vez de engajar-se em uma luta escalada rapidamente (ARNOOT & ELWOOD, 2009a). Em casos de avaliação mútua, é esperado que capacidades de lutas semelhantes resultem em competições com duração de engajamento semelhante entre os oponentes (ex. LEISER *et al.*, 2004 para *Archocentrus nigrofasciatus*), exceto quando o valor do recurso pode influenciar a intensidade do comportamento agressivo. Por exemplo, quando a oportunidade de acasalamento, que é altamente valorizada durante a época reprodutiva, varia para animais de capacidade de luta semelhante (TEMELES, 1989; BRIFFA & SNEDDON, 2007).

O estudo do comportamento agressivo pode ser importante para melhor compreensão da reprodução da espécie, podendo revelar diferenças sexo específicas e variação sazonal (GARCIA & ARROYO, 2001). Estudos comportamentais ainda são escassos e insuficientes para as espécies de ciclídeos neotropicais. Visando contribuir com uma maior compreensão sobre a reprodução destes ciclídeos, este estudo propõe a geração de informações sobre os comportamentos agressivos de *Mesonauta insignis* em diferentes contextos reprodutivos.

É esperado que a agressividade seja exibida de maneira mais acentuada durante a estação reprodutiva da espécie, pois é o momento em que a maior parte da população adulta encontra-se em estado reprodutivo, e quando as oportunidades de acasalamento motivam a competição coespecífica por recursos reprodutivos (BRIFFA & SNEDDON, 2007;

DAMSGÅRD & HUNTINGFORD, 2012). Deste modo, esperamos no presente estudo que indivíduos adultos em estágios de maturação gonadal avançados apresentem maiores níveis de agressividade.

Este trabalho busca também investigar o efeito do sexo no comportamento agonístico exibido por indivíduos adultos de *Mesonauta insignis* da mesma forma que observado em outras espécies de ciclídeos. O sexo dos indivíduos pode afetar a agressividade em encontros com adversários do mesmo sexo ou do sexo oposto (HOLDER *et al.*, 1991; CACHO *et al.*, 1999; ROS *et al.*, 2003; ARNOTT & ELWOOD, 2009b). Desse modo, este estudo pretende também comparar a exibição agressiva de fêmeas e machos e avaliar o efeito do gênero do oponente sobre as táticas de lutas usadas em encontros agressivos intrasexuais e intersexuais de adultos de *Mesonauta insignis*. Esperamos que machos apresentem comportamentos mais agressivos que as fêmeas, e que ambos os sexos reajam diferentemente quando seu oponente seja do mesmo sexo ou do sexo oposto.

MATERIAL E MÉTODOS

A espécie

Popularmente conhecido como acará-boari, *Mesonauta insignis* é uma espécie de médio-pequeno porte da família Cichlidae. Um indivíduo adulto vivendo na região deste estudo pode alcançar em torno de 9 ou 10 cm de comprimento padrão (HERCOS *et al.*, 2009). Encontrada em diferentes ecossistemas e habitats aquáticos (HENDERSON & CRAMPTON, 1997), essa espécie está amplamente distribuída na América do Sul, na bacia do rio Solimões-Amazonas, no alto rio Negro, em território brasileiro, e na bacia do rio Orinoco, na Colômbia e Venezuela (KULLANDER, 2003).

A espécie possui coloração corporal que a torna interessante para a aquariofilia, com uma curiosa listra transversal-diagonal escura que vai da região da boca até a nadadeira dorsal, que é uma característica peculiar do gênero. Com manchas e listras escurecidas, a coloração pode variar do pálido (sem listras) a escuro (com listras verticais escuras), uma característica comum dos ciclídeos que os tornam ainda mais atraentes para o comércio de peixes ornamentais (BAERENDS & BAERENDS VAN-ROON, 1950).

Animais

Indivíduos adultos (aqueles acima de 5,3 cm, conforme definido por SILVA *et al.*, 2015 para a região do estudo) foram coletados nos lagos Boca do Mamirauá, Juruazinho, Pagão, Taracoá e Tracajá (coordenadas geográficas 03°11'75.4"S e 064°79'42.8"W; 03°02'30.5"S e 064°50'56.7"W; 03°04'09.8"S e 064°84'04.1"W; 03°10'37.9"S e 064°79'90.7"W e 03°09'44.7"S e 064°76'64.3"W) situados na planície alagada de águas brancas do médio Rio Solimões, na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM). Acomodados em recipientes de coleta, os animais foram transportados para o laboratório de Comportamento de Peixes do Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (IDSM), no município de Tefé. No laboratório os peixes foram submetidos a um período mínimo de três dias de aclimação (conforme protocolo adotado por TERESA & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2003), que antecedeu a fase de experimentação.

No laboratório, os animais foram mantidos em tanques de polietileno com capacidade de 310 litros, numa densidade de estocagem de 1 animal/5L. Durante esse período, a temperatura foi mantida constante em aproximadamente 28°C, e o fotoperíodo controlado em 12L:12D (luz entre 07:00 h e 19:00 h). Filtros biológicos e aeração constante permitiram o monitoramento contínuo da qualidade da água, e sua manutenção em níveis adequados e estáveis. Os animais foram alimentados com ração comercial (32% de proteína) oferecida uma vez por dia até a saciedade. O alimento não consumido em 30 minutos era removido, para evitar a deterioração da qualidade da água e do ambiente de manutenção.

Atividade reprodutiva dos animais

O ciclo reprodutivo de *Mesonauta insignis* na região do estudo pode ser dividido em período de alta atividade reprodutiva (Outubro-Março), e período de baixa atividade reprodutiva (Abril-Setembro) (SILVA *et al.*, 2015). Os animais em diferentes momentos reprodutivos foram classificados como reprodutivamente ativos (RA), aqueles cujas gônadas eram encontradas em estágio maduro, e ou não reprodutivos (NR), aqueles cujas gônadas eram encontradas em estágio de maturação, repouso ou vazio. No total 80 animais foram utilizados para o presente estudo, dos quais 48 estavam reprodutivamente ativos, e 32 não apresentaram gônadas em atividade reprodutiva. Uma primeira coleta foi realizada em julho de 2016 (momento de baixa atividade reprodutiva) em que 50% animais estavam RA e 50%

animais eram NR. A segunda coleta foi realizada em novembro de 2016 (momento de alta atividade reprodutiva, na qual 70% dos animais estavam RA e 30% dos animais estavam NR.

Delineamento experimental

Indivíduos adultos foram previamente anestesiados por imersão em eugenol (64 μ L/L) para a realização das medidas biométricas, comprimento padrão (mm) e peso corporal (g). Os peixes foram considerados anestesiados quando ocorria perda postural, falta de reação motora a estímulo e manutenção da ventilação, sinais compatíveis com o estágio II de anestesia, conforme descrito por Iwama *et al.* (1989). Após a biometria, os animais foram transferidos para baldes contendo água limpa e aeração constante para recuperação do efeito do anestésico.

Assim que recuperados, os espécimes foram submetidos ao isolamento social por 24h em aquário de vidro (40x10x30, 12 litros). Após isto, os indivíduos isolados foram pareados em aquário neutro de mesmo tamanho por 15 minutos. Esse procedimento foi realizado quarenta vezes com diferentes indivíduos, e cada indivíduo foi pareado apenas uma vez.

Considerando que o tamanho é identificado como um fator capaz de interferir no perfil agonístico (BEECHING, 1992), as duplas foram formadas por indivíduos adultos, com tamanhos semelhantes (e a diferença foi sempre menor que 10%) e mediam 6,55 \pm 0,7cm de comprimento padrão e 12,2 \pm 3,9g de massa corporal. Os pareamentos foram filmados com uso de câmera filmadora GoPro Hero4 Silver. E as filmagens foram avaliadas posteriormente.

Sexo e estado reprodutivo

Após pareamento, os animais foram submetidos a eutanásia por dose letal de Eugenol (250mg/L) para retirada das gônadas da cavidade celomática através de incisão ventral seguida de uma abertura lateral no antímero esquerdo. As gônadas foram observadas macroscopicamente para identificação do sexo e estágio de maturidade dos indivíduos, com base em características morfológica, como coloração, transparência, volume, flacidez e vascularização (VAZZOLER, 1996).

Ao todo, 80 indivíduos adultos de *Mesonauta insignis* foram coletados e utilizados em análises de comportamento agressivo. Desses, 37 eram fêmeas (comprimento padrão de 6,19 \pm 0,35 cm e peso corporal de 10,38 \pm 1,75 g) e 43 eram machos (comprimento padrão de 6,52 \pm 0,49 cm e peso corporal de 11,94 \pm 2,83 g). Os 48 indivíduos reprodutivamente ativos (AR)

apresentaram comprimento padrão médio de $6,42 \pm 0,43$ cm e peso corporal médio de $11,6 \pm 2,57$ g, enquanto que os 32 indivíduos adultos não reprodutivos (NR) tinham comprimento padrão médio de $6,28 \pm 0,49$ cm e peso corporal médio de $10,6 \pm 2,31$ g.

Observações comportamentais

Para análise da interação agonística entre os indivíduos que compunham cada par, foi utilizada a filmagem dos pareamentos, que duraram 15 minutos cada. As filmagens foram iniciadas imediatamente após o início do pareamento, uma vez que as interações sociais entre peixes costumam iniciar segundos após a formação do par (NELISSEN, 1986; OLIVEIRA & CANARIO, 2001).

Cada filmagem foi posteriormente observada para identificação e registro do tempo de latência (tempo decorrido do início do pareamento até o primeiro comportamento agonístico) e da duração total do conflito, bem como das unidades comportamentais executadas por cada um dos membros do par (conforme etograma descrito no Capítulo 1). A frequência total das unidades comportamentais *Ataque*, *Ameaça*, *Confronto Frontal*, *Perseguição* e *Fuga* foram quantificadas, e referidas como “frequência total de ataques”, tanto para o agressor quanto para o agredido, que foram identificados por suas características individuais, como marcas naturais e tamanho relativo.

Notas ou escores foram atribuídos a cada unidade comportamental executada por cada membro do par durante o período de 15 minutos, de acordo com a classificação de intensidades dos comportamentos agonísticos descrita no Capítulo 1 (baixa, média e alta intensidade). As notas aplicadas foram: 2 para *Ameaça*, 4 para *Ataque*, 5 para *Confronto Frontal* e 3 para *Perseguição*. As notas ou escores de cada membro do par durante os 15 minutos de observação foram somadas para expressar a intensidade de comportamentos agressivos investida por cada indivíduo nos encontros agonísticos observados.

Nota ética

Todos os procedimentos experimentais aplicados neste estudo foram aprovados pelo do CEUAP (Comitê de Ética no Uso de Animais e Plantas) do IDSM, Tefé, AM (protocolo nº 001/2016).

Análises estatísticas

Inicialmente foi verificada a existência de valores discrepantes (*outliers*) que foram retirados dos dados brutos e substituídos pelas medianas. As análises de significância das variações encontradas entre as diferentes categorias investigadas foram precedidas de averiguações de sua normalidade, com o teste de Shapiro-Wilk, e à homogeneidade de variância, com o teste F max (ZAR, 1999). Para comparar a exibição agressiva de *Mesonauta insignis* adultos em estado reprodutivo e não reprodutivo, os parâmetros tempo de latência, duração total dos conflitos, intensidade dos comportamentos agressivos e a frequência de cada unidade comportamental foram comparados entre os indivíduos reprodutivamente ativos e não reprodutivos pelo teste de Mann-Whitney. Para comparar a exibição agressiva de fêmeas e machos, os mesmos parâmetros foram comparados entre os indivíduos fêmeas e machos também pelo teste de Mann-Whitney. Para avaliar o efeito do gênero do oponente sobre as táticas de lutas usadas em encontros agressivos intrasexuais e intersexuais de adultos de *Mesonauta insignis*, as diferenças no tempo de latência para iniciar conflitos, duração total dos conflitos, intensidade de comportamentos agressivos e a frequência de cada unidade comportamental exibida por indivíduos fêmeas e machos foram confrontadas quando em contexto de encontros intrasexuais e intersexuais, pelo teste de Kruskal-Wallis. Foi considerado, em todos os casos, $p \leq 0,05$ como nível crítico para significância estatística.

RESULTADOS

Agressividade e estado reprodutivo

Quatro (10%) dos 40 pareamentos realizados não apresentaram nenhuma interação agonística, e foram excluídos das análises. Os encontros agonísticos analisados iniciaram após uma latência média de $203 \pm 107s$, e tiveram uma duração média de $107 \pm 71s$. A maioria deles (75%) apresentou um escalonamento da intensidade ao longo de fases crescentes de risco e demanda energética, mas uma menor parte deles (15%) terminou rapidamente. Os conflitos foram majoritariamente iniciados com a unidade comportamental de exibição paralela, e normalmente eram encerrados após a realização da unidade confronto frontal.

Não foram encontradas diferenças significativas entre indivíduos reprodutivamente ativos (RA) e indivíduos não reprodutivos (NR) de *Mesonauta insignis* em suas performances durante os encontros agonísticos observados. Indivíduos RA apresentaram o tempo de

latência para iniciar os conflitos (Teste Mann-Whitney, $z = -0,07$ e $p = 0,93$), a duração total dos conflitos (Teste Mann-Whitney, $z = 0,83$ e $p = 0,40$) e a intensidade de comportamentos agressivos (Teste Mann-Whitney, $z = -0,39$ e $p = 0,69$) semelhantes a indivíduos NR (Tabela 2).

Tabela 2. Valores médios (\pm desvio padrão) da latência para iniciar, duração total e a intensidade de comportamentos agressivos de indivíduos de *Mesonauta insignis* reprodutivo e não reprodutivo.

Parâmetros	Estado reprodutivo	
	Reprodutivo (RA)	Não reprodutivo (NR)
Latência para iniciar	196 \pm 93s	211 \pm 123s
Duração total	107 \pm 78s	107 \pm 61s
Intensidade	14 \pm 7	14 \pm 6

Entretanto, os indivíduos adultos de *Mesonauta insignis* mostraram maior nível de agressividade quando em estado reprodutivo. Animais nos dois estados reprodutivos avaliados executaram as unidades comportamentais de forma distinta durante seus encontros agonísticos. As frequências da unidade comportamental de *ataque* e as frequências totais de comportamentos agressivos foram significativamente maiores entre indivíduos RA do que entre indivíduos NR (Teste Mann-Whitney, $z = -2,11$ e $p < 0,03$) (Figura 5). Enquanto que as frequências das unidades comportamentais de *ameaça*, *confronto frontal*, *perseguição* e *fuga* foram estatisticamente semelhantes entre indivíduos RA e NR (Teste Mann-Whitney, $z = -1,82$ e $p > 0,06$).

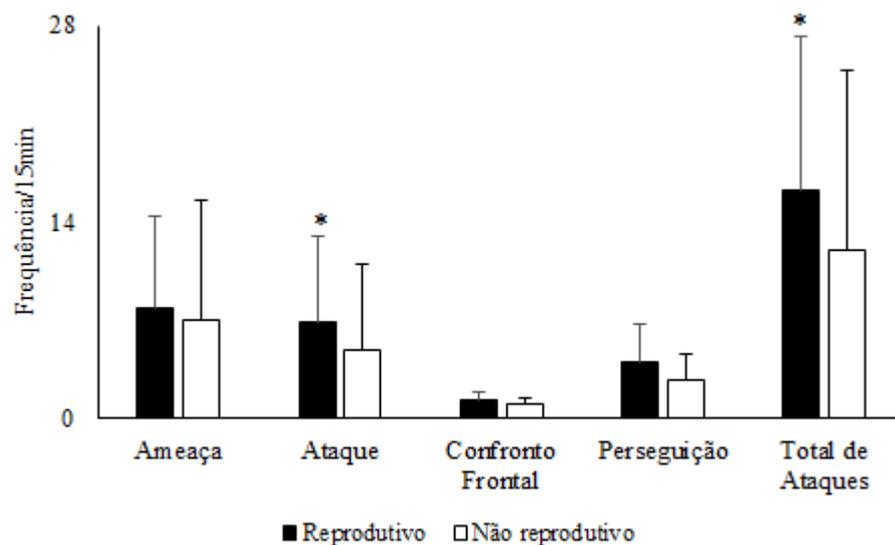


Figura 4. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta (N) de comportamentos agressivos em *Mesonauta insignis* (sem distinção de sexo) reprodutivos (RA), (N=42) e não reprodutivos (NR), (N=30). Asteriscos indicam diferenças significativa entre os estados reprodutivos

Agressividade e sexo

Machos adultos de *Mesonauta insignis* apresentaram tempo de latência para iniciar a luta (Teste Mann-Whitney, $z = -1,79$ e $p=0,07$), a duração total do conflito (Teste Mann-Whitney, $z = 0,28$ e $p=1,07$) e a intensidade dos comportamentos agressivos (Teste Mann-Whitney, $z = -0,78$ e $p = 0,43$) similares às fêmeas adultas (Tabela 3).

Tabela 3. Valores médios (\pm desvio padrão) da latência para iniciar, duração total e a intensidade de comportamentos agressivos de indivíduos fêmeas e machos de *Mesonauta insignis*.

Parâmetros	Sexo	
	Fêmea	Macho
Latência para iniciar	186 \pm 110s	218 \pm 102s
Duração total	114 \pm 76s	101 \pm 66s
Intensidade	17 \pm 12	16 \pm 13

A frequência de unidades comportamentais agressivas (*ameaça*, *ataque*, *confronto frontal* e *perseguição*) e a frequência total destes comportamentos também foram semelhantes entre fêmeas e machos adultos de *Mesonauta insignis* (Figura 6) (Teste Mann-Whitney, $z = 0,88$ e $p > 0,37$). No entanto, de modo relevante, as fêmeas demonstraram executar em maior

frequência a unidade comportamental de *fuga*, um comportamento de defesa (Figura 7) (Teste Mann-Whitney, $z = -2,02$, $p = 0,04$).

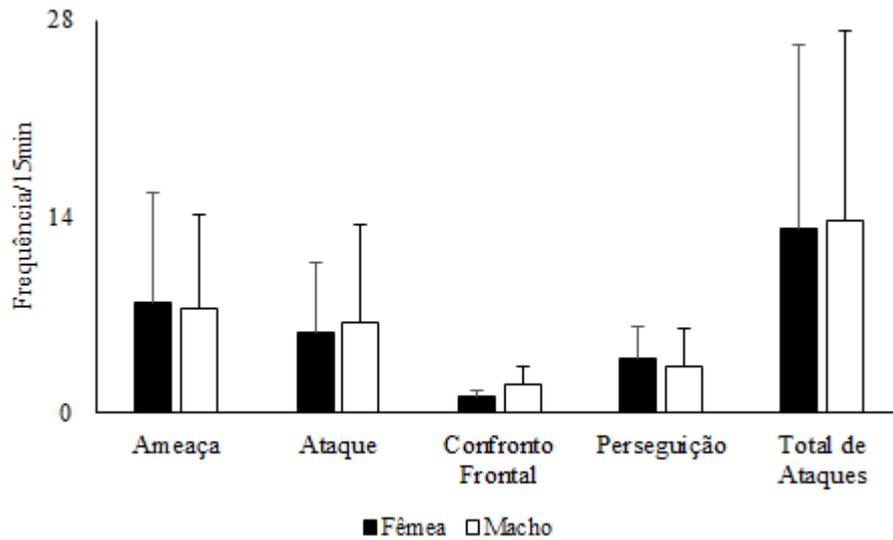


Figura 5. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta de unidades comportamentais agonísticas em fêmeas (N=35) e machos (N=37) de *Mesonauta insignis*.

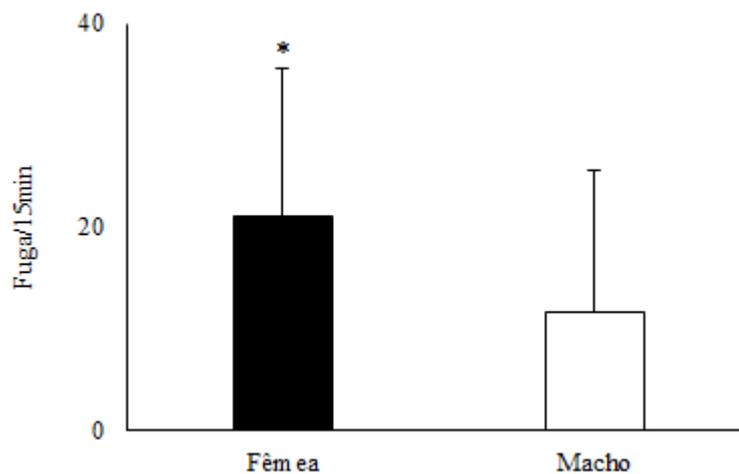


Figura 6. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta da unidade comportamental de fuga exibidas por fêmeas (N=35) e machos (N=37) de *Mesonauta insignis*. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os sexos.

O gênero do oponente

Encontros entre machos adultos de *Mesonauta insignis* apresentaram maior tempo de latência para iniciar a luta do que encontros entre fêmeas adultas (Teste Kruskal-Wallis, $df=2$ e $p= 0,02$) (Figura 8), e resolveram-se com um tempo de duração total menor do que os encontros entre fêmeas adultas e os encontros intersexuais (Teste Kruskal-Wallis, $df=2$ e $p= 0,04$) (Figura 9). Já as intensidades dos comportamentos agressivos dos membros dos pares foram semelhantes entre os encontros intrasexuais e intersexuais (Teste Kruskal-Wallis, $df= 2$ e $p> 0,09$) (Tabela 4).

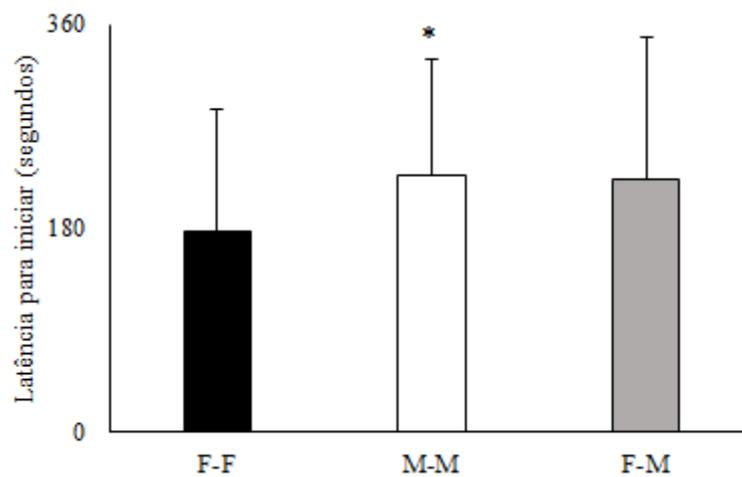


Figura 7. Valores médios (\pm desvio padrão) do tempo de latência para iniciar conflitos em encontros intrasexuais de fêmeas ($N=12$) e machos ($N=13$) e intersexuais ($N=11$) de *Mesonauta insignis*. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os encontros.

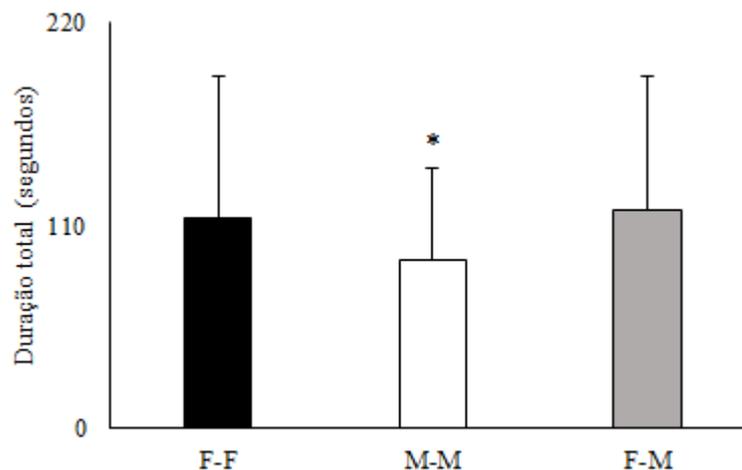


Figura 8. Valores médios (\pm desvio padrão) do tempo de duração total dos conflitos em encontros intrasexuais de fêmeas ($N=12$) e machos ($N=13$) e intersexuais ($N=11$) de *Mesonauta insignis*. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os encontros.

Tabela 4. Valores médios (\pm desvio padrão) da latência para iniciar, duração total e a intensidade de comportamentos agressivos de encontros intrasexuais (F-F e M-M) e intersexuais (F-M) de *Mesonauta insignis*.

Parâmetros	Encontros		
	F-F	M-M	F-M
Latência para iniciar	177 \pm 108s	227 \pm 102s	223 \pm 126s
Duração total	114 \pm 77s	91 \pm 50s	118 \pm 73s
Intensidade	13 \pm 6	17 \pm 14	18 \pm 14

Fêmeas exibiram uma maior frequência de comportamento de fuga tanto no contexto de encontros intrasexuais, como no de encontros intersexuais (Figura 9) (Teste Kruskal-Wallis, $df=3$ e $p= 0,01$). Os encontros intersexuais foram vencidos por machos em 69% dos 13 pareamentos deste tipo analisados.

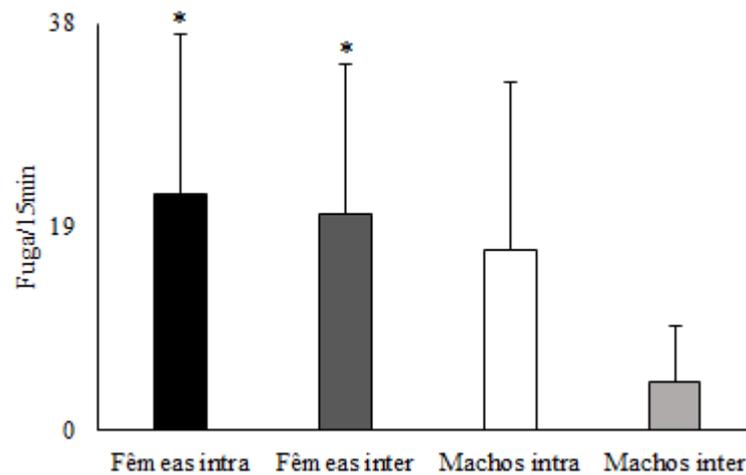


Figura 9. Valores médios (\pm desvio padrão) da frequência absoluta de unidades comportamentais de fuga exibidos por fêmeas (N=24) e por machos (N=26) em encontros intrasexuais de fêmeas (N=11) e machos (N=11) e em encontros intersexuais. Asteriscos indicam diferenças significativas de fugas das fêmeas entre os contextos.

DISCUSSÃO

O estado reprodutivo e o sexo, tanto dos competidores quanto de seus oponentes, são fatores relevantes na dinâmica dos encontros agonísticos de *Mesonauta insignis*. No presente estudo foi encontrada forte relação entre o estado reprodutivo (e estágio de maturação das gônadas) e sexo dos indivíduos e o seus níveis de agressividade. Os machos adultos de *Mesonauta insignis* foram mais cautelosos antes de iniciar um conflito e apresentaram menor tempo de engajamento do que as fêmeas adultas, que foram mais defensivas. Os machos venceram mais encontros intersexuais sugerindo que são mais agressivos que as fêmeas.

Agressividade e estado reprodutivo

Os animais em estado reprodutivo se mostraram mais agressivos que os que não estavam em estado reprodutivo no presente estudo. Nos momentos em que a maior parte da população adulta encontra-se em estado reprodutivo, com as gônadas em estágio maduro, provavelmente a competição intraespecífica por parceiros sexuais é intensificada (DAMSGÅRD & HUNTINGFORD, 2012). Neste estudo, a estação de reprodução, com uma maior proporção de animais reprodutivamente ativos, revelou ser um momento em que a agressividade foi exibida de maneira mais acentuada, reforçando a hipótese de que animais em época reprodutiva competem mais agressivamente pelos recursos reprodutivos (BRIFFA & SNEDDON, 2007). De fato, outros ciclídeos também se mostram mais agressivos durante o estado reprodutivo, como os casos de *Cichlasoma citrinellum* (HOLDER *et al.*, 1991), *Tilapia zillii* (NEAT *et al.*, 1997) e *Cichlasoma dimerus* (ALONSO *et al.*, 2011; TUBERT *et al.*, 2012).

Nosso resultado sugere uma relação positiva entre o estado reprodutivo dos indivíduos (ou estágio de maturação das suas gônadas) e o comportamento agonístico em geral, e com a frequência das unidades comportamentais agressivas em particular. Outros estudos também encontraram um efeito similar do estado gonadal sobre o comportamento agressivo de ciclídeos, como os casos de *Aequidens pulcher* (MUNRO & PITCHER, 1985), *Haplochromis burtoni* (FRANCIS *et al.*, 1992), *Tilapia zillii* (NEAT *et al.*, 1998), *Sarotherodon galilaeus* (ROS *et al.*, 2003) e *Cichlasoma dimerus* (TUBERT *et al.*, 2012).

Agressividade e sexo

As frequências de comportamentos agressivos exibidos por fêmeas adultas foram semelhantes às de machos adultos de *Mesonauta insignis*, da mesma forma que o observado com *Oreochromis niloticus* (CARVALHO & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2008) e com *Oreochromis mossambicus* (ALMEIDA *et al.*, 2014). Todavia, em muitos outros estudos realizados com ciclídeos, fêmeas mostraram um comportamento diferente dos machos durante os encontros agonísticos. Normalmente, entre ciclídeos, os machos são mais agressivos, como em *Cichlasoma citrinellum* (HOLDER *et al.*, 1991), *Pterophyllum scalare* (CACHO *et al.*, 1999), *Sarotherodon galilaeus* (ROS *et al.*, 2003), *Archocentrus nigrofasciatus* (ARNOTT & ELWOOD, 2009b). Nossos resultados sugerem que, em uma disputa por recursos, fêmeas e machos adultos de *Mesonauta insignis* podem ser considerados como potenciais competidores.

Um maior tempo de latência para iniciar a luta foi observado em encontros intrasexuais de machos adultos de *Mesonauta insignis* em comparação a outros tipos de encontros. De mesmo modo, estudos realizados com outras espécies de ciclídeos, como *Neolamprologus brichardi* (BALSHINE-EARN & LOTEM, 1998), *Pterophyllum scalare* (Yamamoto *et al.*, 1999) e *Cichlasoma dimerus* (ALONSO *et al.*, 2011) indicaram resultado semelhante. Os machos parecem gastar mais tempo avaliando o tamanho e a capacidade de luta de seus adversários, em vez de se engajar em uma luta que pode comprometer seu bem-estar (HUNTINGFORD, 1984; ARNOTT & ELWOOD, 2009). Em casos de avaliação mútua, quando uma assimetria é detectada entre os indivíduos em conflito, o oponente de menor capacidade de monopolização de recursos (RHP) pode encerrar rapidamente o conflito, e assim reduzir o tempo de engajamento, o dispêndio de energia e o risco de lesões por se envolver em uma competição na qual provavelmente irá perder (ENQUIST *et al.*, 1990).

O modelo de avaliação sequenciada (MAS) prevê que os oponentes percebem diferenças de RHP entre os indivíduos, do que decorre uma relação negativa entre esta diferença (assimetria) e a duração do conflito. Desse modo, um maior tempo gasto na avaliação mútua dos adversários pode resultar em uma menor duração do conflito, conforme observado neste estudo. A avaliação pode revelar assimetrias entre os oponentes que levam um dos indivíduos a desistir da disputa, visto que a duração da luta oferece uma medida do custo do conflito (ENQUIST *et al.*, 1990; ARNOTT & ELWOOD, 2009).

Já as fêmeas mostraram maior frequência de comportamento de fuga, independente do gênero do seu adversário. Isto sugere que elas são mais defensivas que os machos. Os encontros intrasexuais são, de uma forma geral, mais agressivos que os intersexuais (CARVALHO & GONÇALVES-DE-FREITAS, 2008). Isto porque competidores de mesmo sexo, possivelmente, podem ter capacidades de luta semelhantes, fator que motivaria os animais a lutar mais (MAYNARD-SMITH & PARKER, 1976). Entretanto, no presente estudo os encontros intersexuais e intrasexuais mostraram níveis similares de agressividade. Nos encontros intersexuais de *Mesonauta insignis*, as fêmeas fogem mais frequentemente que os machos. De fato, os machos venceram 82% dos encontros intersexuais, sugerindo que, como ocorre em outros peixes ciclídeos, os machos adultos desta espécie podem ser mais agressivos que as fêmeas adultas. Ainda que a frequência de comportamentos tenha sido semelhante, fêmeas e machos parecem utilizar táticas distintas durante interações agonísticas. Algo que deve ser mais detalhadamente investigado no futuro.

CONCLUSÃO

Por meio do delineamento experimental realizado aqui, demonstramos uma diferença fundamental no comportamento agressivo entre os adultos de *Mesonauta insignis* em diferentes estados reprodutivos. A época de reprodução mostrou ser um momento em que a agressividade é exibida de maneira mais acentuada, e que os animais reprodutivamente ativos são mesmo mais agressivos. Todavia, até o momento não foi identificada diferença significativa na frequência de comportamentos agressivos exibidos por fêmeas e machos, e nem entre os encontros intrasexuais e intersexuais, sugerindo que ambos os sexos são considerados como potenciais competidores. Mas os animais do sexo masculino foram mais cautelosos antes de iniciar uma luta e demoram menos para solucionar um conflito entre machos, enquanto que as fêmeas foram mais defensivas em encontros intersexuais e intrasexuais. Os machos venceram mais encontros intersexuais, sugerindo que são mais agressivos que fêmeas, ainda que isto não possa ser confirmado até o momento. Fêmeas e machos mostraram táticas agressivas distintas, provavelmente impulsionadas por pressões de seleção que atuam diferentemente em cada sexo e que devem ser mais profundamente estudadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARCHER, J. 1988. *The Behavioural Biology of Aggression*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ALMEIDA, O.; CANÁRIO, A. V. M.; OLIVEIRA, R. F. Castration affects reproductive but not aggressive behavior in a cichlid fish. *General and Comparative Endocrinology*, v. 207, p. 34-40, 2014.
- ALONSO, F.; CANEPA, M. M.; MOREIRA, R. G.; PANDOLFI, M. Social and reproductive behavior of the cichlid fish *Cichlasoma dimerus* under laboratory conditions. *Neotropical Ichthyology*, v. 9, p. 559-70, 2011.
- ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, v. 77, p. 991-1004, 2009a.
- ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Gender differences in aggressive behaviour in convict cichlids. *Animal Behaviour*, v. 78, n. 5, p. 1221–1227, 2009b.
- BAERENDS, G. P.; BAERENDS-VAN ROON, J. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour Supplement*, p. 1-242, 1950.
- BAKKER, T. C. M. Two-way selection for aggression in juvenile, female and male sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus L.*), with some notes on hormonal factors. *Behaviour*, v. 93, p. 69-81, 1985.
- BAKKER, T. C. M. Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus L.*): a behaviour-genetic study. *Behaviour*, v. 98, p. 1-144, 1986.
- BAKKER, T. C. M. Evolution of aggressive behaviour in the threespine stickleback. In: BELL, M. A.; FOSTER, S. A. (eds.). *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback*, Oxford University Press, cap. 12, p. 345-38, 1994.
- BALSHINE-EARN, S.; LOTEM, A. Individual recognition in a cooperatively breeding cichlid: evidence from video playback experiments. *Behaviour*, v. 135, n. 3, p. 369-386, 1998.
- BEECHING, S. C. Visual assessment of relative body size in a cichlid fish, the oscar, *Astronotus ocellatus*. *Ethology*, v. 90, p. 177-186, 1992.
- BRIFFA, M.; SNEDDON, L. U. Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, v. 21, n. 4, p. 627–637, 2007.

- CACHO, M. S. R. F.; YAMAMOTO, M. E.; CHELLAPPA, S. Comportamento reprodutivo do acará bandeira, *Pterophyllum scalare* Cuvier & Valenciennes (Osteichthyes, Cichlidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 16, n. 3, p. 653–664, 1999.
- CARVALHO, T. B.; GONÇALVES-DE-FREITAS, E. Sex group composition, social interaction, and metabolism in the fish Nile tilapia. *Brazilian journal of biology*, v. 68, n. 4, p. 807–812, 2008.
- DAMSGÅRD, B.; HUNTINGFORD, F. Fighting and Aggression. In: HUNTINGFORD, F.; JOBLING, M.; KADRI, S. *Aquaculture and Behavior*, Oxford, Wiley-Blackwell, cap 9, 2012.
- EARLEY, R. I.; EDWARDS, J. T.; ASSENM, O.; FELTON, K.; BLUMER, L. S.; KAROM, M.; GROBER, M. S. Social interactions tune aggression and stress responsiveness in a territorial cichlid fish (*Archocentrus nigrofasciatus*). *Physiology & Behavior*, v. 88, p. 353-363, 2006.
- ENQUIST, M.; LEIMAR, O. Evolution of Fighting Behaviour: Decision Rules and Assessment of Relative Strength. *J. theor. Biol.*, v. 102, p. 387-410, 1983.
- ENQUIST, M.; LEIMAR, O.; LJUNGBERG, T.; MALLNER, Y.; SEGERDAHL, N. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Anim. Behav.*, v. 40, p. 1-14, 1990.
- FRANCIS, R. C.; JACOBSON, B.; WINGFIELD, J. C. Castration lowers aggression but not social dominance in male *Haplochromis burtoni* (Cichlidae). *Ethology*, v. 90, n. 3, p. 247-255, 1992.
- GARCIA, J. T.; ARROYO, B. E. Intra- and interspecific agonistic behaviour in sympatric harriers during the breeding season. *Animal Behaviour*, n. 64, p. 77-84, 2002.
- HENDERSON, P. A.; CRAMPTON, W. G. R. A comparison of fish diversity and abundance between nutrient-rich and nutrient-poor lakes in the Upper Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, v. 13, n. 02, p. 175–198, 1997.
- HERCOS, A. P.; QUEIROZ, H. L.; ALMEIDA, H. L. *Peixes Ornamentais do Amanã*. Tefé: IDSM, 2009.
- HOLDER, J. L.; BARLOW, G. W.; FRANCIS, R. C. Differences in aggressiveness in the Midas cichlid fish (*Cichlasoma citrinellum*) in relation to sex, reproductive state and the individual. *Ethology*, v. 88, p. 297-306, 1991.

- HUNTINGFORD, F. A. Pre-breeding aggression in male and female three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Aggressive Behavior*, n. 5, p. 51-58, 1979.
- HUNTINGFORD, F. A. *The study of animal behaviour*. Chapman and Hall, London. 1984.
- IWAMA, G. K.; MCGEER, J. C.; PAWLUK, M. P. The effects of five fish anaesthetics on acid-base balance, hematocrit, blood gases, cortisol, and adrenaline in rainbow trout. *Canadian Journal of Zoology*, v. 67, p. 2065-2073, 1989.
- KULLANDER, S. O. Family Cichlidae. In: REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS-JR, C. J. (eds.). Check List of Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre: Edipucs, p. 605-655, 2003.
- LEISER, J. K.; GAGLIARDI, J. L.; ITZKOWITZ, M. Does size matter? Assessment and fighting in small and large size-matched pairs of adult male convict cichlids. *Journal Fish Biology*, v. 64, p. 1339-1350, 2004.
- SMITH, J. M.; PARKER, G. A. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, v. 24, p. 159-175, 1976.
- MUNRO, A. D.; PITCHER, T. J. Steroid hormones and agonistic behaviour in a cichlid teleost, *Aequidens pulcher*. *Hormones and Behavior*, v. 19, p. 353-371, 1985.
- NEAT, F. C.; HUNTINGFORD, F. A.; BEVERIDGE, M. M. C. Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, v. 55, p. 883-891, 1998.
- NELISSEN, M. H. J. The development of a dominance hierarchy in *Melanochromis auratus* (Pisces; Cichlidae). *Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch.*, v. 251, p. 17-20, 1986.
- OLIVEIRA, R. F.; CANARIO, A. V. M. Hormones and social behavior of cichlid fishes: a case study in the Mozambique tilapia. *J. Aquaricult. Aquat. Sci.*, v. 9, p. 187-207, 2001.
- ROS, A. F. H.; CANARIO, A. V. M.; COUTO, E.; ZEILSTRA, I.; OLIVEIRA, R. F. Endocrine correlates of intra-specific variation in the mating system of the St. Peter's fish (*Sarotherodon galilaeus*). *Hormones and Behavior*, v. 44, p. 365-373, 2003.
- SILVA, T. C. G.; LIMA, D.; PRADO-VALLADARES, A. C.; FERREIRA, M. A. P.; ROCHA, R. M.; QUEIROZ, H. L. Reproductive aspects of the flag cichlid *Mesonauta*

insignis in várzea lakes of the Central Brazilian Amazon. *Aquatic Biology*, v. 24, n. 1, p. 35–40, 2015.

SIMON N. Hormonal processes in the development and expression of aggressive behavior. In: PFAFF, D. W.; ARNOLD, A. P. ETGEN, A. M.; FAHRBACH S. E.; RUBIN, R. T.(eds.). *Hormones, Brain and Behavior*. New York: Academic Press, p. 339–92, 2002.

TEMELES, E. J. The effect of prey consumption on territorial defense by harriers: differential responses to neighbors versus floaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 24, p. 239–243, 1989.

TERESA, F. B.; GONÇALVES-DE-FREITAS, E. Interação Agonística em *Geophagus surinamensis* (Teleostei, Cichlidae). *Revista de Etologia*, v. 5, n. 2, p. 121–126, 2003.

TUBERT, C.; NOSTRO, F. L.; VILLAFANE, V.; PANDOLFI, M. Aggressive behavior and reproductive physiology in females of the social cichlid fish *Cichlasoma dimerus*. *Physiology & Behavior*, n. 106, p. 193–200, 2012.

TAVES, M. D.; DESJARDINS, J. K.; MISHRA, S.; BALSHINE, S. Androgens and dominance: Sexspecific patterns in a highly social fish (*Neolamprologus pulcher*). *General and Comparative Endocrinology*, n.161, p.161–202, 2009.

VAZZOLER, A. E. A. M. *Biologia e reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: Editora da Universidade Estadual de Maringá. Sociedade Brasileira de Ictiologia. São Paulo, SP. 169p, 1996.

WOOTTON, R. J. Effects of food and density on the reproductive biology of the threespine stickleback with a hypothesis on population limitations in sticklebacks. *Behaviour*, v. 93, p. 101–111, 1985.

YAMAMOTO, M. E.; CHELLAPPA, S.; CACHO, M. S. R. F.; HUNTINGFORD, F. A. Mate guarding in an Amazonian cichlid, *Pterophyllum scalare*. *Journal Fish Biololy*, v. 55, n. 4, p. 888–891, 1999.

ZAR, J. *Biostatistical Analyses*. Printice Hall, New Jersey, 1999.