

UNIVERSIDADE DO ESTADO DO AMAZONAS
LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

KALEBE DA SILVA PINTO

**BURGUESES PARASITAS: PIRATARIA DE CORTE COMO UMA TÁTICA
REPRODUTIVA ALTERNATIVA EM UM PEIXE NEOTROPICAL**

MANAUS-AM

2017

KALEBE DA SILVA PINTO

**BURGUESES PARASITAS: PIRATARIA DE CORTE COMO UMA TÁTICA
REPRODUTIVA ALTERNATIVA EM UM PEIXE NEOTROPICAL**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas da
Universidade do Estado do Amazonas como requisito
à obtenção do título de Licenciado em Ciências
Biológicas.

Orientador: Dr. Marcelo Salles Rocha
Coorientador: Dr. Tiago Henrique da Silva Pires

MANAUS-AM

2017

Pinto, Kalebe da Silva

P659b Burgueses Parasitas: Pirataria de Corte como uma Tática Reprodutiva Alternativa em um Peixe Neotropical / Kalebe da Silva Pinto. 2017

33 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Marcelo Salles Rocha

Coorientador: Tiago Henrique da Silva Pires

TCC de Graduação (Licenciatura em Ciências Biológicas) -
Universidade do Estado do Amazonas.

1. Sucesso de Acasalamento. 2. Interações Agonísticas. 3. Comportamento. 4. *Crenuchus spilurus*. I. Rocha, Marcelo Salles II. Universidade do Estado do Amazonas III. Título

Aos meus pais
Kleber e Neubia

AGRADECIMENTOS

Aos meus mentores Jansen Zuanon e Tiago Pires, principais responsáveis pelo meu crescimento pessoal e profissional nos últimos quatro anos. Serei sempre grato por todo o incentivo, paciência, tempo investido e ensinamentos proporcionados.

Ao Marcelo Rocha que durante a faculdade se mostrou um excelente professor, e por acreditar em meu potencial como aluno.

Aos professores que tive ao longo da minha graduação, por todas as contribuições à minha formação.

Aos membros do LECE, Álvaro Lima, Adriely Melo, Raquel Alves e Elisa Garcia, pela ajuda nas manutenções do laboratório, e pelas ótimas discussões sobre ciência e variedades. Em especial ao Gabriel Stefanelli pelo excelente cuidado em cuidar dos peixes utilizados neste estudo.

Ao JICA e JST que por meio do projeto Museu na Floresta financiou os equipamentos do laboratório utilizados nesse trabalho.

Ao Elio Borghezan por ter sido um grande parceiro de trabalho e amigo durante quase toda minha trajetória acadêmica.

Ao Sérgio Santorelli, Leonard Goll, Elio Borghezan e Tiago Pires, pelas viagens à perigosas masmorras e pelas ótimas e divertidas conversas nas tavernas.

Aos amigos Dornelles, Drake, Raziel, Thorak e Vhal por todas as batalhas travadas juntos, ensinamentos compartilhados, e companheirismo proporcionado a este pequeno Halfling do Condado Leste.

Ao meu amigo e irmão Jonatha Oliveira, que sempre me deu apoio e incentivo a não desistir dos meus objetivos.

A Waleska Barbosa, por toda a ajuda durante os períodos turbulentos na faculdade e pelo seu apoio pessoal.

Um agradecimento especial à minha família, por estarem sempre ao meu lado dando todo o apoio necessário para seguir em frente com meus sonhos e objetivos.

Por fim, agradeço a todos que de alguma forma contribuíram com este trabalho e com meu crescimento profissional.

*“Tudo o que temos de decidir é o que fazer com
o tempo que nos é dado”*

Gandalf, o Cinzento

RESUMO

Obter sucesso reprodutivo é um processo energeticamente custoso. Machos podem aplicar várias táticas e comportamentos reprodutivos, alguns deles explorando o esforço energético de outros machos. Essas táticas parasíticas frequentemente são empregadas machos de potencial competitivo inferior, que exploram os comportamentos de corte, territorial ou esforço parental de outros machos. Nesse trabalho nós estudamos a espécie de peixe *Crenuchus spilurus* (Characiformes: Crenuchidae) e sugerimos a existência de uma tática reprodutiva alternativa (TRA) em que machos de alto potencial competitivo exploram o comportamento de corte de machos inferiores. Nós demonstramos que machos menores investem mais em comportamento de corte do que machos maiores, que por sua vez investem primariamente em defender sítios de desova. Assim, machos maiores adotam uma tática senta-e-espera, com machos inferiores exercendo comportamento de corte e guiando as fêmeas até o sítio de desova dominado por eles. Machos maiores tiveram maiores sucessos de acasalamento, independente do esforço empregado no comportamento de corte. Adicionalmente, vimos que machos menores ativamente buscaram iniciar os confrontos agonísticos e a presença de agressão parece modular a decisão de machos menores em cortejar as fêmeas. Machos menores desistiram ou reduziram a intensidade de esforço de corte quando houve agressão e clara resolução de vencedor/perdedor. O investimento diferencial no comportamento de monopolização do sítio de desova não parece ser contexto-dependente, com uma aparente progressão ao comportamento senta-e-espera ocorrendo a medida em que os indivíduos crescem. A TRA aqui sugerida é exercida por machos burgueses que, ao explorar os esforços de outros machos, atuam como parasitas. Nós nomeamos essa tática como pirataria de corte.

Palavras-chave: sucesso de acasalamento, interações agonísticas, comportamento, *Crenuchus spilurus*.

ABSTRACT

Reproductive success is achieved through energetically costly processes. Males of many species exhibit multiple mating behaviors, some of them exploiting the efforts of other males. Such parasitic tactics are often performed by males of low competitive abilities, which exploits the courtship, territorial or parental effort of other males. Here we studied the fish species (*Crenuchus spilurus*) and we suggest an alternative reproductive tactic (ART) in which males of high competitive ability exploit the courtship behavior of subordinate males. We show that smaller males invest more in courtship behavior and that larger males primarily invest in spawning site defense. Large males adopt a sit-and-wait tactic, with competitive inferior males exerting courtship behavior and guiding females to spawning sites dominated by them. Larger males had a higher spawning success regardless of the amount invested in courtship behavior. Smaller males started agonistic interactions and refrained from courting when winner/loser status was reached through aggression. Investment in spawning site monopolization was not context-dependent, with an apparent progressive increase in the sit-and-wait tactic being implemented as males grow. We suggest an ART that is exerted by bourgeois males which, in exploiting courtship behavior of other males, act as parasites. We named this tactic as courtship piracy.

Key words: mating success, contest, behavior, *Crenuchus spilurus*.

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1.** Macho (a) e fêmea (b) de *Crenuchus spilurus*. 12
- Fig. 2.** Relação de deslocamento em comportamento de corte por tamanho do macho em *Crenuchus spilurus*. Observação feita em ambiente natural. 12
- Fig. 3.** Desenho esquemático do aquário utilizado no experimento 1. a) dois machos de *Crenuchus spilurus* de tamanhos diferentes e uma fêmea de tamanho similar ao macho menor. (b) tubo de PVC de 15 cm de comprimento e 20 mm de diâmetro que foi usado como sítio de desova..... 15
- Fig. 4.** Desenho esquemático do aquário utilizado no experimento 2. a) dois machos de *Crenuchus spilurus* de tamanhos diferentes e uma fêmea de tamanho similar ao macho menor. (b) dois tubos de PVC de 15 cm de comprimento e 20 mm de diâmetro que foi usado como sítio de desova. 16
- Fig. 5** Desenho esquemático do aquário utilizado no experimento 3. a) macho de *Crenuchus spilurus* de tamanho inicialmente desconhecido que foi testado; b) tubo de PVC de 20 mm de diâmetro, usado como abrigo e sítio de desova pela espécie; c) filmadora digital que realizava a captura de imagens em visão superior do aquário. 17
- Fig. 6.** Esforço de comportamento de corte em relação ao tamanho relativo de machos de *C. spilurus*. Quando não há agressão, machos maiores cortejam mais do que machos menores (A) e a relação se inverte quando há agressão (B). Pontos representam a proporção do número de horas em que os machos cortejaram as fêmeas, linhas conectam valores dos pares de machos analisados. 19
- Fig. 7.** Nos encontros agonísticos entre machos de *C. spilurus*, os machos menores com mais frequência mostraram motivação para iniciar o conflito, i.e. foram os primeiros a fazer display (A). Contudo, os machos maiores foram mais prováveis em se tornar vencedores (B)..... 20
- Fig. 8.** Nos casos onde ocorreu sucesso de acasalamento em casais de *C. spilurus*, os machos maiores foram os que mais que se acasalaram..... 20
- Fig. 9.** Relação entre o tamanho do macho e o tempo o qual ele passou dentro do sítio de desova ($R^2=0,714$; $P<0,0001$; $N=33$). Machos maiores de *C. spilurus* permaneceram mais tempo dentro do sítio de desova. 21

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	10
MATERIAL E MÉTODOS	13
Modelo animal	13
Coleta e Manutenção dos indivíduos em laboratório	14
Procedimentos experimentais	14
1. <i>Quem corteja mais, quem inicia a interação agonística e quem vence</i>	14
2. <i>Sucesso de acasalamento em relação aos tamanhos relativos dos machos</i>	16
3. <i>Tempo abrigado nos sítios de desova</i>	16
Análises estatística	17
RESULTADOS	19
Quem corteja mais, machos maiores ou menores?	19
Quem inicia a interação agonística e quem vence?	19
Qual macho tem sucesso em acasalar?	20
Relação entre tempo abrigado e tamanho dos machos	21
DISCUSSÃO	21
CONSIDERAÇÕES FINAIS	24
REFERÊNCIAS	25
APÊNDICE A - TAMANHO DOS INDIVÍDUOS UTILIZADOS NO EXPERIMENTO 1	29
APÊNDICE B - TAMANHO DOS INDIVÍDUOS UTILIZADOS NO EXPERIMENTO 2	30
APÊNDICE C - TAMANHO DOS INDIVÍDUOS UTILIZADOS NO EXPERIMENTO 3	31

INTRODUÇÃO

Em espécies que vivem em grupo, um ou poucos indivíduos socialmente dominantes podem obter acesso prioritário a recursos (DARWIN, 1859; GRANT, 1993; TABORSKY, 1997; WEIR & GRANT, 2004). Machos frequentemente buscam monopolizar o acesso aos gametas femininos através da competição direta com outros machos (DARWIN, 1871; WEST-EBERHARD, 1983) que ocorre por meio de uma variedade de comportamentos agonísticos que podem envolver a simples exibição de características sexuais secundárias (NICOLETTO, 1993) ou até envolver danos físicos aplicados contra outros indivíduos (ARNOTT & ELWOOD, 2009). Entretanto, tal acesso privilegiado aos gametas femininos pode ocorrer também de maneira indireta, ao monopolizar recursos necessários às fêmeas, como abrigos ou sítios de reprodução (KREBS & DAVIES, 1993; GONÇALVES-DE-FREITAS *et al.*, 2009). Os chamados machos burgueses (ou *bourgeois*) são aqueles que investem em acesso privilegiado de parceiros reprodutivos por meios fisiológicos (e.g. feromônios), morfológicos (e.g. características sexuais secundárias) ou comportamentais (e.g. comportamento de corte; WARNER, 1987; ANDERSSON, 1994; TABORSKY, 2001; TABORSKY *et al.*, 2008). Eles se comportam como “proprietários”, independentemente da forma que essa monopolização ocorre (GRANT, 1993; TABORSKY, 1998; BLACKENHORN, 2005; OLIVEIRA *et al.*, 2008).

Monopolizar recursos é uma atividade energeticamente custosa que requer a seleção de locais de desova, defesa de territórios e atração de fêmeas aos sítios de nidificação, usualmente feito através de comportamento de corte (KUWAMURA, 1986; TABORSKY, 2001). Na maioria das espécies, esse comportamento envolve movimentos muito conspícuos que podem atrair a atenção de predadores e, portanto, carregar custos de mortalidade aumentada, além do gasto energético envolvido no processo de corte (MAGURRAN & SEGHERS, 1990; ANDERSSON, 1994). Gastos energéticos elevados podem ser explorados por indivíduos chamados de parasitas, que circunveem esses custos ao explorar os esforços reprodutivos de outros machos (TABORSKY, 1994). Essa alocação diferencial de recursos energéticos pode levar à evolução de táticas reprodutivas alternativas (TRAs), i.e. duas ou mais estratégias comportamentais conduzidas por indivíduos do mesmo sexo, de forma descontínua, para atingir sucesso reprodutivo. TRAs evoluem e se mantêm por proverem benefícios diretos na aptidão de seus possuidores que de outra forma (competição direta) teriam

sucesso reduzido na competição por gametas femininos (GROSS, 1982; TABORSKY, 1994). Muitos tipos diferentes de TRAs já foram reportadas na literatura científica, especialmente em relação ao comportamento de machos (GROSS, 1984a; BASS, 1992; BRANTLEY & BASS, 1994; GROSS, 1996; HENSON & WARNER, 1997; TABORSKY, 1998, 2001; OLIVEIRA *et al.*, 2001; SATO *et al.*, 2004; OTA & KOHDA, 2006). A implementação das diferentes táticas pode variar ao longo da história de vida, onde machos podem investir mais em monopolizar recursos em fases mais avançadas de seu desenvolvimento (FARR *et al.*, 1986; OLIVEIRA & ALMADA, 1995; YOUNG, 2005; WALKER & MCCORMICK, 2009). Ainda, uma vez que a competição direta entre machos altera os perfis hormonais (BERNSTEIN *et al.*, 1974; HANNES *et al.*, 1984; SCHUETT *et al.*, 1996), o comportamento agonístico pode influenciar na capacidade de indivíduos em exercer diferentes táticas reprodutivas.

Machos menores, e competitivamente inferiores, exercem com frequência táticas alternativas para reprodução, como por exemplo o comportamento oportunista (*sneaker*) para fertilização (TABORSKY, 1994; NEFF *et al.*, 2003; SMITH & REICHARD, 2005). Esses machos exploram os esforços energéticos de outros, ao investir menos na atração de fêmeas (BRANTLEY & BASS, 1994) ou manutenção de território (TABORSKY, 1997; OTA & KOHDA, 2006). Apesar de machos maiores tipicamente apresentarem maior sucesso de acasalamento e atuarem como machos burgueses (por serem competitivamente dominantes) eles também podem apresentar táticas alternativas de acasalamento. A tática denominada de “pirataria” ocorre quando machos maiores se aproveitam do comportamento territorial de outros machos. Machos piratas afugentam outros machos de seus ninhos, fertilizam ovos de fêmeas dentro deles e posteriormente os abandonam, deixando para o macho proprietário daquele ninho a guarda e cuidado dos seus ovos e dos parasitas do macho pirata (TABORSKY *et al.*, 1987; VAN DEN BERGHE, 1988; MBOKO & KOHDA, 1999; OTA & KOHDA, 2006).

Uma interessante perspectiva para o estudo de diferentes táticas reprodutivas surgiu em observações de comportamento em ambiente natural da espécie de peixe *Crenuchus spilurus*, uma espécie de pequeno porte (não ultrapassa 6 cm de Comprimento Padrão), que apresenta dimorfismo sexual acentuado (Fig. 1; PIRES, 2012).

Esse tipo de interação nos fez levantar a hipótese que machos grandes dominam os potenciais locais de desova e podem se aproveitar do comportamento de corte exercido por outros machos. Isso faria com que eles tivessem os custos relacionados ao comportamento de corte reduzido à custa do investimento energético dos machos que buscam fêmeas e cortejam ativamente. Em *Crenuchus spilurus*, o comportamento de corte é um processo longo, podendo durar mais de uma semana (PIRES *et al.*, 2016), constituindo custos energéticos e de sobrevivência elevados, potencialmente passíveis de serem explorados.

Com isso, nomeamos essa hipotética tática reprodutiva como “Pirataria de Corte”, em alusão à forma como machos burgueses potencialmente se beneficiam do comportamento de corte realizado por outros machos. Nós testamos quatro previsões que correspondem a este comportamento: 1) machos menores passarão mais tempo em comportamento de corte que machos maiores; 2) apesar do menor esforço em comportamento de corte, os machos maiores terão maior sucesso reprodutivo do que os menores e; 3) a forma de resolução do combate modularia a estratégia reprodutiva adotada pelos machos menores. Além disso, se o comportamento fosse fixado ao longo da história de vida e não contexto-dependente, temos a hipótese de que 4) machos maiores tenderiam a ficar mais tempo abrigados do que machos menores, mesmo na ausência de outros indivíduos por perto.

MATERIAL E MÉTODOS

Modelo animal

A espécie estudada neste trabalho foi o peixe de pequeno porte *Crenuchus spilurus* Günther, 1863 (Characiformes: Crenuchidae), uma espécie que apresenta comportamento social, interações agonísticas e rituais de corte que envolvem movimentos complexos. A espécie possui aparente hierarquia de dominância, onde indivíduos maiores detêm mais recursos, em especial os sítios de desova, representados por substratos rígidos onde são depositados ovos adesivos (PIRES, 2012). Suas características ecológicas e comportamentais se destacam de outros membros da sua família (Crenuchidae) e ordem (Characiformes), apresentando semelhanças comportamentais mais próximas aos membros da família não relacionada Cichlidae (PIRES *et al.*, 2016). Em cativeiro, a utilização de tubos de PVC de 20 mm de diâmetro como locais de reprodução se mostrou bastante eficiente

(BORGHEZAN, 2017) por simular estruturas rígidas com pouco espaço interno, como folhas secas de buriti (*Mauritia flexuosa*).

Coleta e Manutenção dos indivíduos em laboratório

Os procedimentos realizados neste trabalho foram registrados e aprovados pelo Comitê de Ética no uso de animais em pesquisa (CEUA), do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Nº processo 046/2016.

Indivíduos de *Crenuchus spilurus* foram coletados em igarapé localizado em um fragmento florestal urbano na região de Manaus (Universidade Federal do Amazonas; 3°6'22,94"S 59°58'42,48"W). Fêmeas e machos foram sexados com base nas características sexuais secundárias e mantidos em aquários separados (60 x 40 x 40 cm; para aclimação em laboratório) com filtro e aerador, com trocas parciais de água realizadas semanalmente. Os aquários permaneceram sob regime de luz/escuro de 12/12 horas, em temperatura constante de 24°C. Essas condições foram controladas artificialmente com o intuito de simular ambiente natural de onde indivíduos foram coletados. Todos os indivíduos foram alimentados *ad libitum* diariamente com Ração Vipagran Alimento Base - Sera®.

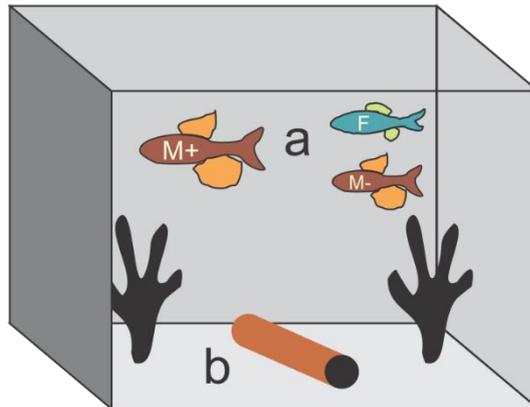
Procedimentos experimentais

1. Quem corteja mais, quem inicia a interação agonística e quem vence

Esse experimento foi conduzido para verificar se machos maiores evitariam entrar em comportamento de corte na presença de machos menores, qual dos machos incitavam os confrontos (maiores ou menores) e quais se tornariam dominantes (maiores ou menores). Foram montados aquários de 30 x 40 x 30 contendo duas plantas artificiais (confeccionadas com plástico preto) e um tubo de PVC de 15 cm de comprimento e 20 mm de diâmetro (Fig. 3). Dois machos de diferentes tamanhos (diferença média de 5,7mm, máxima de 6,2 mm e mínima de 5,3 mm) e uma fêmea de tamanho similar ao macho menor (diferença máxima de 3 mm) foram inseridos nos aquários (APÊNDICE A). Esses aquários foram filmados por meio de um sistema de câmeras de vigilância das 5h às 19h. Luzes infravermelhas acopladas à parte superior dos aquários foram usadas para permitir filmagens em

horários de baixa luminosidade. Foram filmados um total de 15 aquários com esse procedimento.

Fig. 3. Desenho esquemático do aquário utilizado no experimento 1. a) dois machos de *Crenuchus spilurus* de tamanhos diferentes e uma fêmea de tamanho similar ao macho menor. (b) tubo de PVC de 15 cm de comprimento e 20 mm de diâmetro que foi usado como sítio de desova.



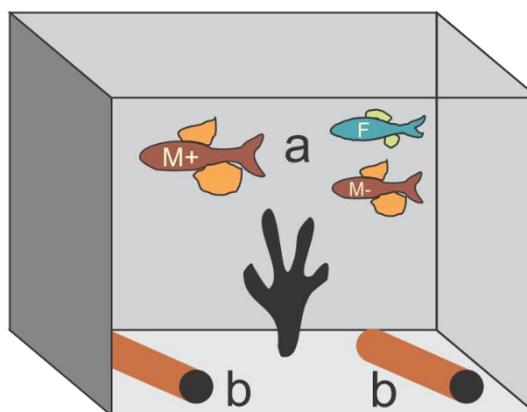
Com base nas filmagens, foram mensurados comportamentos de corte e interações agonísticas, utilizando os etogramas de Pires (2012). Comportamento de corte foi definido como os casos onde machos se posicionavam próximo à fêmea e estendiam seus ornamentos (nadadeiras dorsal e anal) completamente. O esforço de corte entre machos foi medido para cada hora, na forma de ocorrência (0 como ausência, 1 como presença) de comportamento de corte para cada um dos dois machos. Essas medidas foram tomadas para os dois primeiros dias após a inserção dos peixes nos aquários.

Interações agonísticas entre machos foram consideradas quando ambos machos se posicionavam lado a lado e estendiam as nadadeiras dorsal e anal. Agressão foi definida como contatos físicos direcionados a um dos machos. Consideramos interações agonísticas sem agressão quando as interações não envolviam contato físico entre os machos. Consideramos o macho que teve motivação para iniciar a interação agonística, como aquele que primeiro realizou o *display* próximo do outro macho. Resolução do conflito foi definida como o momento em que um dos machos (perdedor) entrava em postura submissa, i.e. uma combinação de fechamento completo da nadadeira anal, fechamento parcial da nadadeira dorsal e movimentos de natação feitos na direção oposta à do outro macho, sendo este considerado o vencedor do combate.

2. Sucesso de acasalamento em relação aos tamanhos relativos dos machos

Com o intuito de saber qual dos machos (maiores ou menores) era mais provável de se acasalar, foram montados 40 aquários de 30 x 40 x 30 cm contendo plantas artificiais e dois tubos de PVC (Fig. 4). Dois machos de diferentes tamanhos (diferença entre 5 e 10 mm) e uma fêmea de tamanho similar ao macho menor (diferença máxima de 2 mm) foram inseridos nos aquários e monitorados por um período de 20 dias. O monitoramento foi realizado diariamente por meio de inspeção visual do interior do tubo de PVC com o intuito de detectar a presença de ovos. Foram desconsiderados os casos em que não foi notada desova em até 20 dias. Nos casos em que houve deposição de ovos nos tubos de PVC, nós identificamos visualmente qual dos dois machos (maior ou menor) estava dentro e fora do ninho. Nos casos em que houve incerteza em relação a identidade do macho em cuidado parental (se macho maior ou menor), o macho não exercendo cuidado parental era removido e medido com paquímetro e seu tamanho era comparado com a tabela com o registro dos tamanhos dos machos inseridos nos aquários (APÊNDICE B). O macho observado em atividade de cuidado parental foi considerado como o macho que obteve sucesso de acasalamento.

Fig. 4. Desenho esquemático do aquário utilizado no experimento 2. a) dois machos de *Crenuchus spilurus* de tamanhos diferentes e uma fêmea de tamanho similar ao macho menor. (b) dois tubos de PVC de 15 cm de comprimento e 20 mm de diâmetro que foi usado como sítio de desova.

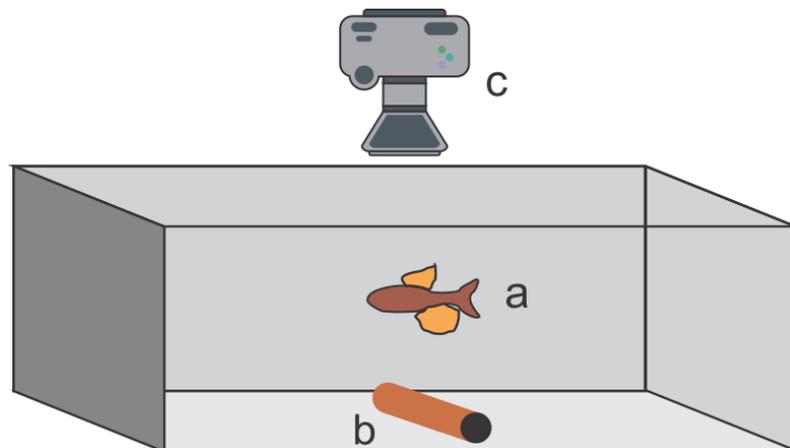


3. Tempo abrigado nos sítios de desova

Esse experimento foi conduzido com o intuito de testar se machos variam na tendência em se manter abrigados em função de seus tamanhos. Em um aquário experimental (60 x 15 x 15 cm) contendo apenas um tubo de PVC (sítio de desova),

foi inserido um macho de tamanho desconhecido. Usando um sistema automatizado de captura de movimento por filmadoras, medimos o tempo que o indivíduo permaneceu fora do sítio de desova durante um período de 60 minutos. (Fig. 5). Ao término do processo experimental, os indivíduos foram medidos utilizando paquímetro digital (APÊNDICE C). A posição do peixe dentro de cada quadro (*frame*) do vídeo foi extraída usando o software livre Swistrack (LOCHMATTER *et al.*, 2008). Para que isso fosse possível, nós inicialmente extraímos quadros do vídeo usando o *software* FFmpeg v3.3, que posteriormente foram lidos no GIMP v2.8 para a criação de imagens de fundo. As imagens de fundo consistiram de imagens dos aquários experimentais (capturadas pela câmera), excluindo apenas os objetos que foram rastreados, no nosso caso, os peixes. Uma vez que as posições X e Y do peixe foram extraídas, exportamos esses valores para o R (R CORE TEAM, 2017) e usamos um script personalizado que automaticamente mede o tempo, em segundos, que os peixes permanecem fora do tubo de PVC. A não detecção (dados ausentes de X e Y) do peixe foi considerada como tempo dentro do tubo.

Fig. 5 Desenho esquemático do aquário utilizado no experimento 3. a) macho de *Crenuchus spilurus* de tamanho inicialmente desconhecido que foi testado; b) tubo de PVC de 20 mm de diâmetro, usado como abrigo e sítio de desova pela espécie; c) filmadora digital que realizava a captura de imagens em visão superior do aquário.



Análises estatística

Para analisar se havia diferença no esforço de corte entre machos maiores e menores e simultaneamente analisar se a ocorrência de agressão modularia a decisão dos machos em cortejar, nós conduzimos um modelo binomial (considerando 1 como presença de corte e 0 como ausência). Como variáveis independentes nós utilizamos

a identidade do macho (maior ou menor) e a presença ou ausência de agressão (0 sem agressão, 1 com agressão) e a interação entre essas duas variáveis. Nós estávamos particularmente interessados na interação entre as variáveis, uma vez que ela indicaria que a identidade do macho que corteja seria dependente da presença de agressão. Para lidar com a falta de independência entre os dados (medidas repetidas para cada par de machos), nós incluímos a identidade dos aquários (fator indicando em qual aquário os eventos foram observados) como variável aleatória em um modelo generalizado linear misto (GLMM). Esse modelo foi implementado usando o pacote *lme4* (BATES *et al.*, 2015). Seguindo o princípio da marginalidade, é equivocado interpretar os efeitos principais quando há presença de interação (NELDER, 1977). Nós também analisamos separadamente os casos sem ocorrência de agressão utilizando GLMMs de estrutura idêntica à mencionada anteriormente, mas removendo o fator que representava a presença ou ausência de agressão. Para representar graficamente os resultados nós calculamos e plotamos a proporção de ocorrência de comportamento de corte para machos maiores e menores (número de horas em que o macho maior ou menor cortejou dividido pelo número total de horas analisadas) para cada trio em cada grupo de dados (com e sem agressão).

Para medir a motivação em iniciar o comportamento agonístico nós medimos a quantidade de casos em que cada um dos machos (maior ou menor) foi o primeiro a estender as nadadeiras em direção ao oponente (*display*), indicativo de motivação para conflito agonístico (PIRES, 2012). Nós computamos qual dos dois machos (maior ou menor) venceu cada encontro agonístico. Utilizando um teste binomial exato, nós calculamos se a probabilidade de que um dos machos (maiores ou menores) iniciasse o confronto fosse diferente de 50% (modelo nulo). De forma similar, nós medimos se um dos machos (maiores ou menores) tinha probabilidade diferente de 50% de vencer o encontro agonístico. Confeccionamos gráficos de barra para representar visualmente os dados. Também utilizamos esse mesmo procedimento para avaliar se a probabilidade de um dos machos ter sucesso de acasalamento seria diferente de 50%.

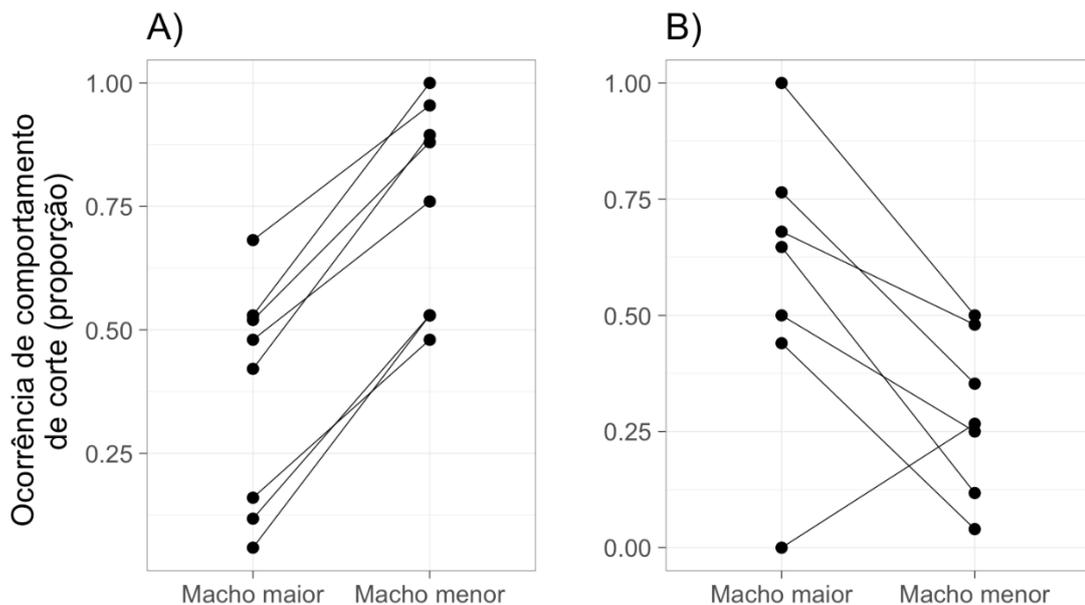
Para as análises referentes ao tempo abrigado em relação ao tamanho do indivíduo, nós realizamos uma regressão linear simples entre o tamanho dos machos (variável independente) e o tempo (em minutos) em que permaneceram abrigados (variável dependente).

RESULTADOS

Quem corteja mais, machos maiores ou menores?

A interação entre a identidade do macho cortejador (maior ou menor) e a presença de agressão se mostrou significativa ($Z=-4,36$; $P<0,0001$), sugerindo que a presença de agressão modula o esforço de corte proferido pelos machos maiores ou menores. Quando analisado separadamente, machos menores executaram mais comportamento de corte na ausência de agressão ($Z=6,92$; $P<0,0001$; Fig. 6A) enquanto machos maiores executaram mais comportamentos de corte nos casos em que houve agressão ($Z=-3,81$; $P=0,0001$; Fig. 6B).

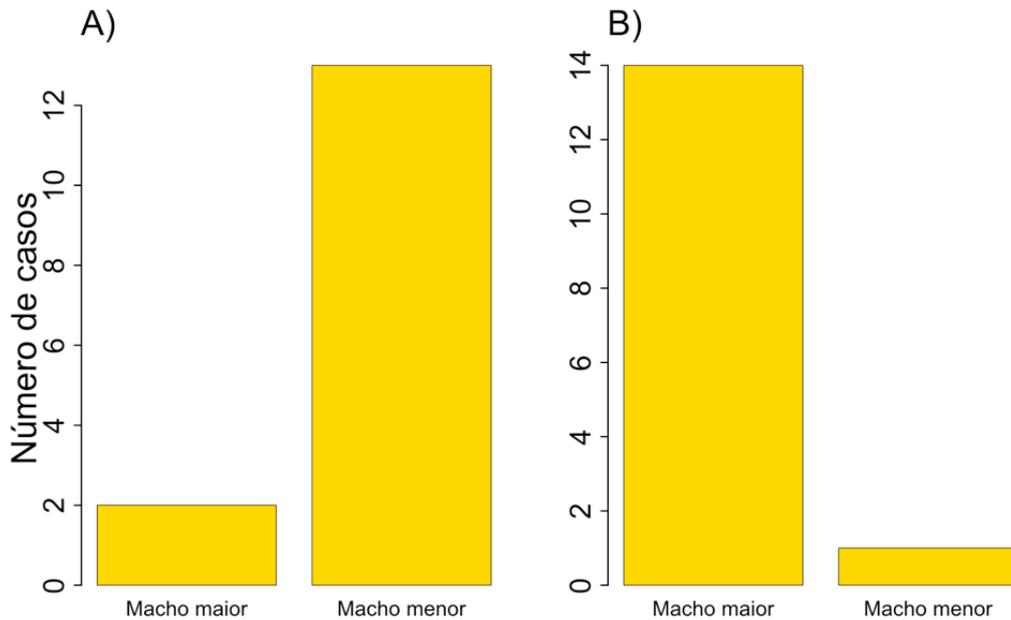
Fig. 6. Frequência de comportamento de corte em relação ao tamanho relativo de machos de *C. spilurus*. Quando não há agressão, machos menores cortejam mais do que machos maiores (A) e a relação se inverte quando há agressão (B). Pontos representam a proporção do número de horas em que os machos cortejaram as fêmeas, linhas conectam valores dos pares de machos analisados.



Quem inicia a interação agonística e quem vence?

Machos menores preponderantemente tomaram a iniciativa em iniciar encontros agonísticos, sendo os primeiros a fazer o movimento de *display* na maioria dos casos (13 de 15; $P=0,007$; Fig. 7A). Machos maiores, no entanto, venceram a maioria dos encontros agonísticos (15 de 16; $P<0,001$; Fig. 7B).

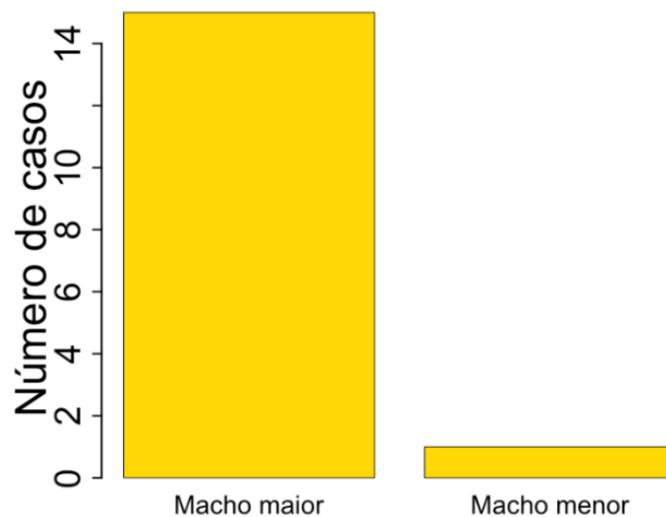
Fig. 7. Nos encontros agonísticos entre machos de *C. spilurus*, os machos menores com mais frequência mostraram motivação para iniciar o conflito, i.e. foram os primeiros a fazer display (A). Contudo, os machos maiores foram mais prováveis em se tornar vencedores (B).



Qual macho tem sucesso em acasalar?

Em praticamente todos os casos em que houve sucesso de acasalamento, os machos maiores foram os que obtiveram sucesso (15 de 16; $P < 0,001$; Fig. 8).

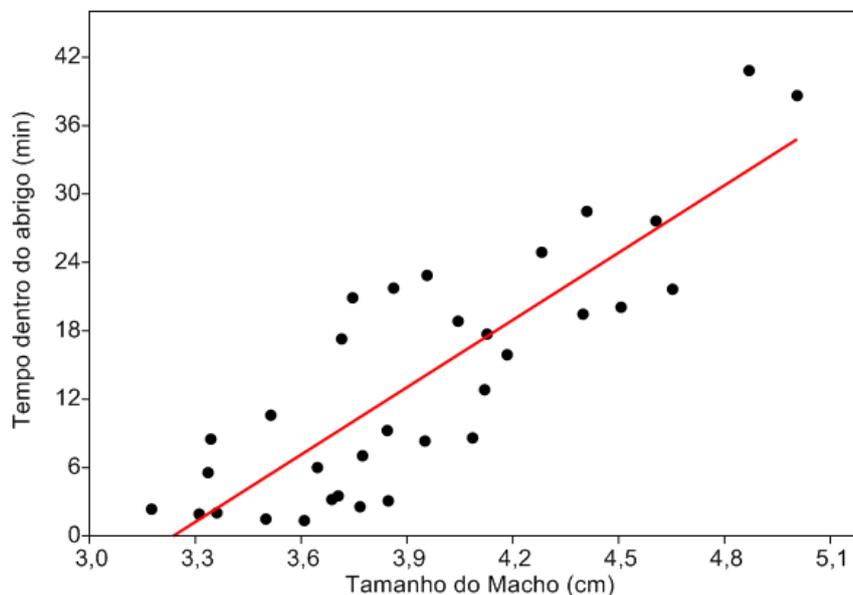
Fig. 8. Nos casos onde ocorreu sucesso de acasalamento em casais de *C. spilurus*, os machos maiores foram os que mais se acasalaram.



Relação entre tempo abrigado e tamanho dos machos

Foram realizadas 33 réplicas com machos de tamanhos diferentes ($3,94 \pm 0,47$ cm CP). As variáveis apresentaram uma correlação positiva, mostrando que o tempo em que os indivíduos permaneciam abrigados variou de acordo com o tamanho ($R^2=0,714$; $P<0,0001$; Fig. 9).

Fig. 9. Relação entre o tamanho do macho e o tempo o qual ele passou dentro do sítio de desova ($R^2=0,714$; $P<0,0001$; $N=33$). Machos maiores de *C. spilurus* permaneceram mais tempo dentro do sítio de desova.



DISCUSSÃO

Neste estudo investigamos uma tática reprodutiva alternativa (TRA) que nomeamos como pirataria de corte em alusão a forma com que machos burgueses poderiam explorar o comportamento de corte exercido por machos menores, obtendo maior sucesso de acasalamento. Essa hipótese foi concebida ao observar que machos menores pareciam exercer maior esforço de corte em ambiente natural, como mostrado pela maior distância em natação em comportamento de corte exercida pelos machos menores (Fig. 2).

Aqui nós mostramos que machos de *Crenuchus spilurus* podem assumir duas táticas reprodutivas diferentes, ora priorizando comportamento de corte (machos menores) e ora priorizando manutenção dos sítios de nidificação (machos maiores). Machos necessitam investir esforço em atrair fêmeas, que em *C. spilurus* ocorre pelo

comportamento de corte. Ao monopolizar sítios de desova, machos grandes adotam uma estratégia de senta-e-espera, explorando os esforços de comportamento de corte dos machos menores.

Machos maiores vencem confrontos diretos (Fig. 7B), e se comportam como burgueses ao monopolizar os sítios de desova disponível no ambiente. Além disso, a decisão de monopolizar sítios de desova depende do tamanho do macho, e não do tamanho desse em relação a potenciais competidores. Mesmo na ausência de outros indivíduos, machos maiores permaneceram mais tempo no interior dos sítios de desova do que machos menores, sugerindo que uma progressiva priorização na monopolização dos sítios de desova à medida em que crescem (Fig. 9). Machos menores, por sua vez, parecem exercer um maior esforço no comportamento de corte, ativamente nadando em direção a fêmeas e buscando guia-las até sítios de desova (Fig. 2).

Contudo, a decisão de machos menores em cortejar potenciais parceiras se mostrou mediada pela ocorrência de agressão entre os machos. Quando havia agressão, machos maiores cortejavam mais as fêmeas (Fig. 6B), porém, quando a resolução das interações agonísticas acontecia apenas pela exibição de ornamentos e o macho menor não sofria injúrias, o macho menor corteja as fêmeas com mais frequência (Fig. 6A). Isso indica que quando há uma clara resolução de vencedor/perdedor, machos perdedores (machos menores) reduziram ou se abstiveram de investir em comportamento de corte enquanto que vencedores (machos maiores) passaram a intensificar seus esforços em cortejar.

Os machos menores se mostraram mais inclinados a iniciar as interações agonísticas (Fig. 7A). Essa predisposição dos machos menores em iniciar comportamento agonístico pode representar uma decisão econômica moldada por seleção natural. Ao iniciar as interações agonísticas, machos menores estariam exercendo uma medição de força com o outro macho, e assim obtendo uma medida mais clara de probabilidade de manter a fêmea, o que refletiria no prognóstico futuro de sucesso de acasalamento (JUST & MORRIS, 2003).

Por outro lado, machos maiores mais comumente investiram na monopolização do recurso, não iniciando interações agonísticas. Isso sugere que machos maiores permaneceriam abrigados em uma tática senta-e-espera, aguardando que outros machos cortejem fêmeas e buscassem ativamente sítios de desova. Os machos maiores ficavam ativos nadando em direção a fêmea apenas no momento em que os

outros machos obtivessem sucesso em guiar uma fêmea até o sítio de desova dominado. Foi demonstrado que fêmeas previamente estimuladas pareiam mais rapidamente com potenciais parceiros reprodutivos (HUME *et al.*, 2002).

Por fim, independente da identidade do macho (maior ou menor) que exerceu maior esforço de corte, o tamanho relativo dos machos parece central em determinar o sucesso reprodutivo, com machos maiores tendo maiores sucessos de acasalamento (Fig. 8). Em apenas um caso o indivíduo de menor tamanho conseguiu se estabelecer como dominante, cortejando mais e obtendo sucesso de acasalamento. Neste caso, nós notamos ao final do experimento, que o macho maior apresentava sinais de debilidade, notado por danos nas membranas de todas as nadadeiras e olho com tom branco esfumado, sinais típicos de doença em peixes (WOO *et al.*, 2011). Esse macho não investiu em comportamento de corte e está representado pelo único valor zero na Fig. 6.

Indivíduos que são prováveis perdedores podem iniciar interações agonísticas quando existe incerteza de relação de dominância entre os indivíduos (ENQUIST & LEIMAR, 1987) ou quando os potenciais retornos superam os custos (GRAFEN, 1987). Mesmo sendo indivíduos competitivamente inferiores, o valor do recurso (gametas femininos), poderia estar levando estes machos a iniciarem os combates (ENQUIST & LEIMAR, 1987; JOHNSON & FORSER, 2002). De fato, machos menores podem tomar a decisão de iniciar encontros agonísticos por aumentar a probabilidade de vencerem a luta, o chamado resultado do conflito a favor do iniciador (HACK, 1997; TAYLOR *et al.*, 2001). Contudo, machos competitivamente inferiores deveriam desistir de engajar em comportamento de corte quando o prospecto reprodutivo futuro se torna nulo, o que é indicado pela resolução do conflito agonísticos que envolve agressão (PARKER, 1974). Fêmeas de *C. spilurus* não são atraídas por machos maiores, e preferivelmente se associam com machos de tamanhos semelhantes aos delas (BORGHEZAN *et al.*, em preparação). Fêmeas de tamanhos semelhantes foram intencionalmente adicionadas ao experimento, assim, ao preferirem se associar com machos de tamanhos semelhantes aos delas, elas poderiam estar aumentando o valor aparente do recurso (gametas femininos) e incitando um efeito *desperado* (GRAFEN, 1987). Possivelmente ao se associar por mais tempo ao macho menor tenha motivado os machos menores a iniciarem encontros agonísticos com os machos maiores, mesmo que a perspectiva de sucesso reprodutivo fosse baixa por conta da presença do macho competitivamente superior.

O maior número de táticas alternativas reprodutivas foi reportado para peixes (TABORSKY, 2008). Esse padrão é sugerido ser uma consequência de fertilização externa juntamente com a impossibilidade de guarda efetiva dos ovos no espaço tridimensional: “guarda de acasalamento não é uma opção real quando ovos são fertilizados fora do corpo da fêmea, onde potenciais competidores podem acessar os ovos em um espaço tridimensional” (TABORSKY, 2008). Contudo, machos de *C. spilurus* selecionam locais de desova estreitos que aparentemente podem ser efetivamente defendidos, o que parece inviabilizar a evolução de táticas *sneakers*. Na natureza, sítios de nidificação são representados por folhas mortas e dobradas por completo (com a nervura central sendo o centro do dobramento) ou outras estruturas rígidas que formam espaços internos estreitos (FREYHOF, 1988). Dessa forma, a explicação geral oferecida por Taborsky (2008) parece não se aplicar a *C. spilurus*.

Embora mais comumente reportadas para machos de potencial competitivo inferior, táticas reprodutivas alternativas já foram reportadas para indivíduos burgueses (VAN DEN BERGHE, 1988; TABORSKY, 1997; 1998; MBOKO E KOHDA, 1999). Todavia, diferente desses trabalhos, o presente estudo sugere que a dominação de recursos, por si, pode gerar parasitismo. Até onde sabemos esse é o primeiro trabalho a revelar que burgueses atuam como parasitas simplesmente por tomarem ações que os definem como burgueses, o que gera potencial incerteza quanto a classificação dessa tática em uma TRA. Contudo, machos burgueses são definidos por excluir os recursos de outros machos, não por explorarem os esforços de outros indivíduos. Portanto, nós sugerimos que a pirataria de corte seja uma nova tática reprodutiva alternativa.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesse trabalho nós sugerimos a existência de uma TRA em *C. spilurus* que denominamos de pirataria de corte. Essa tática parece possível de evoluir por conta do alto custo do comportamento de corte. Estudos futuros poderiam explorar potenciais processos evolutivos que moldaram a complexidade do comportamento de corte em *C. spilurus* e os riscos associados a ele, e dessa forma, lançar luzes sobre o conjunto de características que pode favorecer a evolução da tática de pirataria de corte.

REFERÊNCIAS

- ANDERSSON, M. B. **Sexual selection**. Princeton University Press, 1994.
- ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Gender differences in aggressive behaviour in convict cichlids. **Animal behaviour**, v. 78, n. 5, p. 1221-1227, 2009.
- BASS, A. Dimorphic male brains and alternative reproductive tactics in a vocalizing fish. **Trends in neurosciences**, v. 15, n. 4, p. 139-145, 1992.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. **arXiv preprint arXiv:1406.5823**, 2014.
- BERNSTEIN, I. S.; ROSE, R. M.; GORDON, T. P. Behavioral and environmental events influencing primate testosterone levels. **Journal of Human Evolution**, v. 3, n. 6, p. 517-525, 1974.
- BLANCKENHORN, W. U. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. **Ethology**, v. 111, n. 11, p. 977-1016, 2005.
- BORGHEZAN, E. A. Fêmeas discriminam contra parceiros sexuais em função da dissimilaridade genética e desenvolvimento ontogenético no peixe *Crenuchus spilurus*. **Dissertação de Mestrado. PPG BADPI, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia**, Manaus. 38 pp, 2017.
- BORGHEZAN, E. A.; PINTO, K. S. P.; ZUANON, J.; PIRES, T. H. S. Someone like you: size-assortative pairing and mating in the sailfin tetra *Crenuchus spilurus*. Em preparação.
- BRANTLEY, R. K.; BASS, A. H. Alternative male spawning tactics and acoustic signals in the plainfin midshipman fish *Porichthys notatus* Girard (Teleostei, Batrachoididae). **Ethology**, v. 96, n. 3, p. 213-232, 1994.
- DARWIN, C. On the origin of the species by natural selection. 1859.
- DARWIN, C. **The descent of man, and selection in relation to sex**. D. Appleton, 1872.
- ENQUIST, M.; LEIMAR, O. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. **Journal of theoretical Biology**, v. 127, n. 2, p. 187-205, 1987.
- FARR, J. A.; TRAVIS, J.; TREXLER, J. C. Behavioural allometry and interdemographic variation in sexual behaviour of the sailfin molly, *Poecilia latipinna* (Pisces: Poeciliidae). **Animal Behaviour**, v. 34, n. 2, p. 497-509, 1986.
- FREYHOF, J. Beobachtung bei der Zucht des Prachtsalmen *Crenuchus spilurus* Günther 1863. **Die Aquarien und Terr Zeitschrift**. 41:209–211, 1988.
- GONÇALVES-DE-FREITAS, E.; DA SILVA CASTRO, A. L.; CARVALHO, T. B.; DE MENDONÇA, F. Z. Sexual selection and social hierarchy in fishes. 2009.
- GRAFEN, A. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. **Animal Behaviour**, v. 35, n. 2, p. 462-467, 1987.
- GRANT, J. W. Whether or not to defend? The influence of resource distribution. **Marine & Freshwater Behaviour & Phy**, v. 23, n. 1-4, p. 137-153, 1993.

- GROSS, M. R. Sneakers, satellites and parentals: polymorphic mating strategies in North American sunfishes. **Ethology**, v. 60, n. 1, p. 1-26, 1982.
- GROSS, M. R. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. **Fish reproduction: strategies and tactics**, p. 55-75, 1984.
- GROSS, M. R. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 2, p. 92-98, 1996.
- HACK, M. A. The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. **Behavioral Ecology**, v. 8, n. 1, p. 28-36, 1997.
- HANNES, R. P.; FRANCK, D.; LIEMANN, F. Effects of rank-order fights on whole-body and blood concentrations of androgens and corticosteroids in the male swordtail (*Xiphophorus helleri*). **Ethology**, v. 65, n. 1, p. 53-65, 1984.
- HENSON, S. A.; WARNER, R. R. Male and female alternative reproductive behaviors in fishes: a new approach using intersexual dynamics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 571-592, 1997.
- HUME, K. D.; ELWOOD, R. W.; DICK, J. T.; Connaghan, K. M. Size-assortative pairing in *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda): a test of the timing hypothesis. **Animal Behaviour**, v. 64, n. 2, p. 239-244, 2002.
- JOHNSON, J. I.; FORSER, A. Residence duration influences the outcome of territorial conflicts in brown trout (*Salmo trutta*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 51, n. 3, p. 282-286, 2002.
- JUST, W.; MORRIS, M. R. The Napoleon complex: why smaller males pick fights. **Evolutionary Ecology**, v. 17, n. 5-6, p. 509-522, 2003.
- KUWAMURA, T. Parental care and mating systems of cichlid fishes in Lake Tanganyika: a preliminary field survey. **Journal of Ethology**, v. 4, n. 2, p. 129-146, 1986.
- LOCHMATTER, T.; RODUIT, P.; CIANCI, C.; CORRELL, N.; JACOT, J.; MARTINOLI, A. Swistrack-a flexible open source tracking software for multi-agent systems. In: **Intelligent Robots and Systems, 2008. IROS 2008. IEEE/RSJ International Conference on**. IEEE, 2008. p. 4004-4010.
- MAGURRAN, A. E.; SEGHERS, B. H. Population differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy *Poecilia reticulata*. **Animal Behaviour**, v. 40, n. 3, p. 443-452, 1990.
- MBOKO, S. K.; KOHDA, M. Piracy mating by large males in a monogamous substrate-breeding cichlid in Lake Tanganyika. **Journal of Ethology**, v. 17, n. 1, p. 51-55, 1999.
- NEFF, B. D.; FU, P.; GROSS, M. R. Sperm investment and alternative mating tactics in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 5, p. 634-641, 2003.
- NELDER, J. A. A reformulation of linear models. **Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)**, p. 48-77, 1977.
- NICOLETTO, P. F. Female sexual response to condition-dependent ornaments in the guppy, *Poecilia reticulata*. **Animal Behaviour**, v. 46, n. 3, p. 441-450, 1993.

- OLIVEIRA, R. F.; ALMADA, V. C. Sexual dimorphism and allometry of external morphology in *Oreochromis mossambicus*. **Journal of Fish Biology**, v. 46, n. 6, p. 1055-1064, 1995.
- OLIVEIRA, R. F.; CANARIO, A. V.; GROBER, M. S. Male sexual polymorphism, alternative reproductive tactics, and androgens in *Combtooth blennies* (Pisces: Blenniidae). **Hormones and behavior**, v. 40, n. 2, p. 266-275, 2001.
- OTA, K.; KOHDA, M. Description of alternative male reproductive tactics in a shell-brooding cichlid, *Telmatochromis vittatus*, in Lake Tanganyika. **Journal of Ethology**, v. 24, n. 1, p. 9-15, 2006.
- PARKER, G. A. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **Journal of theoretical Biology**, v. 47, n. 1, p. 223-243, 1974.
- PIRES, T.H.S. O papel da seleção sexual na manutenção de linhagens evolutivas: evidências baseadas no comportamento e ecologia de *Crenuchus spilurus* Günther, 1863 (Characiformes: Crenuchidae). **Dissertação de Mestrado. PPG BADPI, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia**, Manaus. 205 pp, 2012.
- PIRES, T. H. S.; FARAGO, T. B.; CAMPOS, D. F.; CARDOSO, G. M.; ZUANON, J. Traits of a lineage with extraordinary geographical range: ecology, behavior and life-history of the sailfin tetra *Crenuchus spilurus*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 99, n. 12, p. 925-937, 2016.
- SATO, T.; HIROSE, M.; TABORSKY, M.; KIMURA, S. Size-Dependent Male Alternative Reproductive Tactics in the Shell-Brooding Cichlid Fish *Lamprologus callipterus* in Lake Tanganyika. *Ethology*, 110(1), 49-62, 2004.
- SCHUETT, G. W. *et al.* Levels of plasma corticosterone and testosterone in male copperheads (*Agkistrodon contortrix*) following staged fights. **Hormones and Behavior**, v. 30, n. 1, p. 60-68, 1996.
- SMITH, C.; REICHARD, M. Females solicit sneakers to improve fertilization success in the bitterling fish (*Rhodeus sericeus*). **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1573, p. 1683-1688, 2005.
- TABORSKY, M. Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. **Adv. Study Behav**, v. 23, n. 1, p. 1-100, 1994.
- TABORSKY, M. Bourgeois and parasitic tactics: do we need collective, functional terms for alternative reproductive behaviours? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, n. 5, p. 361-362, 1997.
- TABORSKY, M. Sperm competition in fish: 'bourgeois' males and parasitic spawning. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 13, n. 6, p. 222-227, 1998.
- TABORSKY, M. The evolution of bourgeois, parasitic, and cooperative reproductive behaviors in fishes. **Journal of Heredity**, v. 92, n. 2, p. 100-110, 2001.
- TABORSKY, M. 10. Alternative reproductive tactics in fish. **Alternative Reproductive Tactics An Integrative Approach**, p. 251-199, 2008.
- TABORSKY, M.; HUDDE, B.; WIRTZ, P. Reproductive behaviour and ecology of *Symphodus* (*Crenilabrus*) *ocellatus*, a European wrasse with four types of male behaviour. **Behaviour**, v. 102, n. 1, p. 82-117, 1987.

- TABORSKY, M.; OLIVEIRA, R. F.; BROCKMANN, H. J. 1. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. **Alternative reproductive tactics: an integrative approach**, p. 1-21, 2008.
- TAYLOR, P. W.; HASSON, O.; CLARK, D. L. Initiation and resolution of jumping spider contests: roles for size, proximity, and early detection of rivals. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 50, n. 5, p. 403-413, 2001.
- TEAM, R. C. R: A language and environment for statistical computing [Internet]. Vienna, Austria; 2014. 2017.
- VAN DEN BERGHE, E. P. Piracy as an alternative reproductive tactic for males. **Nature**, v. 334, n. 6184, p. 697-698, 1988.
- WALKER, S. P.; MCCORMICK, M. I. Sexual selection explains sex-specific growth plasticity and positive allometry for sexual size dimorphism in a reef fish. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, p. rspb20090767, 2009.
- WARNER, R. R. Female choice of sites versus mates in a coral reef fish, *Thalassoma bifasciatum*. **Animal Behaviour**, v. 35, n. 5, p. 1470-1478, 1987.
- WEIR, L. K.; GRANT, J. W. The causes of resource monopolization: interaction between resource dispersion and mode of competition. **Ethology**, v. 110, n. 1, p. 63-74, 2004.
- WEST-EBERHARD, M. J. Sexual selection, social competition, and speciation. **The Quarterly Review of Biology**, v. 58, n. 2, p. 155-183, 1983.
- WOO, P. T.; LEATHERLAND, J. F.; BRUNO, D. W. (Ed.). **Fish diseases and disorders**. CABI, 2011.
- YOUNG, K. A. Life–history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 272, n. 1559, p. 167-172, 2005.

APÊNDICE A - TAMANHO DOS INDIVÍDUOS UTILIZADOS NO EXPERIMENTO 1

n	Macho maior	Macho menor	Fêmea
1	47,09	41,48	38,88
2	47,20	41,58	39,34
3	45,45	40,01	37,03
4	44,54	38,51	37,53
5	46,24	40,22	37,78
6	42,12	36,53	36,13
7	42,71	37,23	37,02
8	42,89	37,52	37,27
9	46,65	40,92	38,73
10	40,62	35,11	34,90
11	40,25	34,16	34,71
12	38,32	32,48	31,26
13	44,52	38,34	36,31
14	39,13	33,57	33,32
15	38,28	32,55	32,89

APÊNDICE B - TAMANHO DOS INDIVÍDUOS UTILIZADOS NO EXPERIMENTO 2

n	Macho maior	Macho menor	Fêmea
1	4,21	3,65	3,61
2	4,67	4,09	3,87
3	4,06	3,51	3,49
4	4,02	3,47	3,47
5	4,45	3,83	3,63
6	3,97	3,51	3,56
7	4,36	3,79	3,82
8	4,01	3,50	3,48
9	4,33	3,82	3,80
10	4,31	3,70	3,70
11	4,20	3,68	3,72
12	4,02	3,51	3,58
13	4,01	3,49	3,55
14	4,06	3,54	3,53
15	4,61	4,03	4,01
16	4,17	3,66	3,62

APÊNDICE C - TAMANHO DOS INDIVÍDUOS UTILIZADOS NO EXPERIMENTO 3

n	Tamanho do Macho	n	Tamanho do macho
1	3,311	18	4,282
2	3,646	19	3,609
3	4,120	20	4,399
4	3,767	21	3,844
5	4,045	22	3,774
6	3,957	23	3,176
7	4,184	24	3,514
8	4,127	25	3,847
9	3,500	26	3,705
10	3,862	27	4,653
11	3,951	28	3,687
12	5,006	29	3,336
13	3,715	30	3,746
14	4,410	31	4,507
15	3,344	32	4,606
16	4,086	33	4,870
17	3,361		

