

Influência do gênero nas disputas agressivas em juvenis de tilápia-do-Nilo

Cândido Ferreira Pinho Neto

Orientação: Prof. Dr. Rodrigo Egydio Barreto

Botucatu – SP

2011

Resumo

Disputas agressivas são comuns em peixes ciclídeos, tanto em indivíduos juvenis quanto adultos. Quando os indivíduos estão maduros sexualmente o efeito do gênero na resolução e perfil dos confrontos é mais claro. Em geral, os indivíduos machos são mais agressivos que as fêmeas e defendem agressivamente territórios reprodutivos e outros recursos. Contudo, o efeito desta variável não é bem conhecido em confrontos entre indivíduos juvenis em peixes. Assim, neste estudo foi testado o efeito do gênero na expressão do comportamento agressivo da tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus*, uma espécie de peixe comumente utilizado como modelo para o estudo do comportamento agressivo. Analisamos em pares de tilápia a latência para início do confronto, a frequência de interações agressivas e a duração da disputa e probabilidade de ser dominante. Após o pareamento, o sexo de cada indivíduo foi verificado histologicamente e comparamos os valores obtidos para pares de fêmea vs fêmea, macho vs macho e fêmea vs macho. Apenas em confrontos macho vs macho, a frequência de exibições frontais foi maior em relação aos pares monosexo de fêmeas. Concluímos que o gênero influencia muito discretamente as disputas agressivas em juvenis de tilápia-do-Nilo e não afeta a probabilidade de se tornar dominante em um par.

Palavras-chave: Comportamento agonístico; agressão; machos; fêmeas.

1. Introdução

Na natureza, os animais competem por recursos ambientais, que em geral são limitados. A obtenção de recursos (alimento, abrigo, fêmeas receptivas etc.) pode ter como consequência maior chance de sobrevivência e reprodução. Assim, é esperado que a seleção natural favoreça os indivíduos de uma espécie que possuem maior habilidade para competir pelos recursos. A competição entre os animais pode acontecer passivamente, onde um indivíduo angaria o máximo de recursos para si, ou, ativamente, por meio de disputas agressivas (Ridley, 1995). Na verdade, a maneira mais comum de competição envolve disputas agressivas. Dentro dessa lógica, a seleção natural favoreceria os indivíduos mais agressivos. Contudo, observamos que os animais evitam combates violentos e, em geral, em disputas agressivas, observamos lutas ritualizadas, estabelecimento de hierarquia de dominância e/ou territorialidade, o que reduz o nível de agressão desenfreada. De fato, caso os indivíduos com perfis violentos fossem exclusivamente favorecidos, teríamos ao longo do tempo ocorrência de uma frequência alta de indivíduos com perfil violento e o resultado disso seria disputas que poderiam ter como consequência gasto excessivo de energia, danos físicos severos e mesmo alta mortalidade (Brick, 1998). Isso interferiria diretamente na capacidade de sobrevivência e reprodução dos indivíduos e provavelmente a seleção natural favoreceria, então, indivíduos com perfil menos agressivo. De fato, em uma população com alta frequência de indivíduos pouco agressivos, indivíduos com perfil violento são obviamente favorecidos; enquanto que em uma população com alta frequência de indivíduos violentos, a taxa de encontros deletérios é grande, então, o perfil pouco violento é favorecido (Maynard-Smith, 1973). Uma resposta esperada seria os animais ajustarem a intensidade de disputa (violenta ou comedida) ao contexto ambiental que se encontram.

O comportamento agonístico depende da motivação do indivíduo para lutar (relacionada ao valor do recurso) e do risco envolvido na disputa, como constatado

para animais de diversos grupos (Ridley, 1995), incluindo os peixes (Beaugrand & Zayan, 1985). De fato, a agressividade em um combate aumenta conforme aumenta o valor do recurso em disputa em várias espécies de peixes (Nijman & Heuts, 2000). Já o risco envolvido nas disputas pode depender de vários fatores. O tamanho do corpo é um dos indicadores mais fidedignos do resultado de uma luta (quanto maior o animal, maior a força física – *resource holding potential*) (Braddock, 1949; Beaugrand & Zayan, 1985; Heuts & Nijman, 1998; Peixoto & Benson, 2008). Em geral, os animais podem avaliar a habilidade de luta de seu oponente podendo se basear na diferença de tamanho e comprimento, e poderia atacá-lo ou recuar conforme a motivação agressiva (Manning & Dawkins, 1992; Ploger & Yasukawa, 2003).

Outra assimetria comum que poderia prever o resultado de uma luta é a posse de um território. Em geral, o proprietário do território vence a disputa em relação a um intruso (Turner e Huntingford, 1986), como observado para várias espécies de peixes (Beaugrand e Zayan, 1985). Isso poderia estar associado ao conhecimento prévio do território e usufruto dessa vantagem na luta ou porque apenas animais saudáveis e fortes conseguem manter um território (Zayan, 1976). Em algumas vezes ainda, o efeito da residência prévia pode sobrepujar o do tamanho do corpo, como observado (Baird, 1968; Morishita et al., 2009). Ainda, o grau hierárquico prévio também pode afetar o resultado de confrontos futuros (Braddock, 1945; Zayan, 1976). Animais previamente dominantes tendem a serem os vencedores, e os submissos perdedores.

A despeito desses fatores que afetam o comportamento agressivo em peixes, poucos estudos avaliam o efeito do gênero quando os peixes ainda são sexualmente imaturos. De fato, muitos estudos têm demonstrado diferenças no comportamento agonístico entre machos adultos e fêmeas (Andersson, 1994), mas as diferenças de sexo na agressão juvenis receberam pouca atenção. Diferenças sexo-específicas nas características de juvenis podem evoluir em resposta a várias pressões de seleção,

por exemplo, como resultado da correlação genética entre as características específicas de cada idade (Cheverud et al., 1983). Assim, a agressão elevada no sexo masculino juvenil pode resultar de uma resposta correlacionada a ações de genes selecionados sexualmente que promovem maior agressividade em adultos machos que competem pelas fêmeas. No esgana-gato (*Gasterosteus aculeatus*), no entanto, ambos os sexos apresentam níveis similares de frequência de exibição de comportamentos agressivos e territorialidade durante a fase juvenil (Bakker, 1994). Em riachos, trutas arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*) juvenis são territoriais ou formam grupos hierárquicos (Jenkins, 1969). Em alguns experimentos realizados em nossos laboratórios, a exibição de comportamento agressivo e a definição de territórios também são eventos claros em juvenis de peixes ciclídeos como o acará (*Geophagus brasiliensis* – Kadry & Barreto, 2010) e a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus* - Barreto et al., 2011). É plausível supor que, fêmeas e machos imaturos irão competir por alimento e espaço. Qualquer assimetria nessa competição pode afetar o crescimento e sobrevivência (Huntingford & Turner, 1986) e, portanto, as estratégias de 'histórias de vida' (*life histories*) dos sexos.

Neste estudo foi testada a hipótese de que juvenis machos de tilápia-do-Nilo são mais agressivos que as fêmeas, uma vez que machos adultos de tilápia defendem territórios reprodutivos e outros recursos, é plausível supor uma assimetria entre os sexos quanto ao comportamento agressivo mesmo quando juvenis. O comportamento agressivo, em termos de intensidade e tipo de confronto, foi medido em pares de indivíduos juvenis.

2. Materiais e métodos

Animais e condição de estoque

Espécimes de tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus* (L.), sexualmente imaturos (com menos de 14 meses de vida e menores que 8 cm, segundo Al Hafedh, 1999), de ambos os sexos, foram mantidos por pelo menos 7 dias em tanques de estoque *indoor* divididos em quantidades iguais em dois tanques de plástico de 310 l com água desclorificada, fotoperíodo de 12h de luz e 12 de escuro e iluminação artificial (lâmpada tipo luz do dia) e temperatura conforme a do ambiente. Os peixes foram alimentados diariamente por volta do meio dia com ração extrusada para peixes tropicais (36% de proteína bruta) em excesso (mais de 5% da biomassa dos peixes). Mantivemos fluxo contínuo de água para remover a ração excedente e as excretas para evitar acúmulo de matéria orgânica nos tanques e permitir constante renovação da água.

Delineamento experimental e procedimentos

Após o período de aclimação, dois peixes foram pareados, sendo eles oriundos um de cada tanque de estoque, para evitar efeito da familiaridade, o que poderia reduzir a taxa de confrontos (Giaquinto & Volpato, 1997). Os peixes possuíam mesmo tamanho (Média (\pm DP) = 67,43 \pm 3,03 mm) e foram introduzidos em aquários experimentais (23 l; 40 x 23 x 25 cm) que receberam suprimento constante de ar, por meio de um compressor de ar ligado a uma pedra porosa por uma mangueira atóxica de silicone. Eles foram inseridos ao mesmo tempo para se evitar efeitos da residência prévia (Barreto & Volpato, 2006 a,b). Os peixes que formaram os pares de cada condição não apresentavam diferença de tamanho maior do que 3%. Esse nível de diferença entre os peixes de cada par é suficiente para se evitar assimetrias em relação ao tamanho do corpo (Nijman & Heuts, 2000). Imediatamente após introduzi-los, nós filmamos os pares por 40 min. O sexo dos animais foi confirmado histologicamente, constatando-se um número amostral de 6 pares para a condição

fêmea x fêmea, 24 pares fêmea x macho e 10 pares de macho x macho. O desequilíbrio entre as condições experimentais foi resultado da aleatoriedade de escolha dos peixes e formação dos confrontos.

No início do processo de seleção dos peixes para o pareamento, foi tentado identificar o sexo dos peixes por meio da inspeção da papila genital (Makino et al., 2009), porém o método mostrou-se de difícil visualização, reduzindo a eficiência (60%) para os peixes no estágio juvenil. A confirmação dos sexos foi obtida por meio da inspeção das gônadas dos animais, período após a realização da luta. Para isso eles foram sacrificados por *overdose* de anestésico (benzocaína) e, as gônadas foram retiradas por meio de uma incisão abdominal e posteriormente utilizadas para a montagem de lâminas histológicas. Assim, a confirmação dos gêneros do pareamento era observada apenas após os confrontos, resultando em pareamento aleatório.

O comportamento agressivo da tilápia-do-Nilo foi avaliado em termos da latência para o início do confronto, frequência de interações agressivas e duração do confronto. A latência para o início do confronto é o tempo entre a introdução dos animais no aquário e a ocorrência do primeiro confronto. Para quantificação das interações agressivas, essas foram qualitativamente identificadas baseando-se no etograma do comportamento agressivo dessa espécie segundo Alvarenga & Volpato (1995). O iniciador de um confronto foi considerado o indivíduo que se aproximou do oponente e deflagrou um ataque, sendo o vencedor o atacante e o perdedor do confronto aquele que se distanciou ou se retraiu em relação ao ofensor (Oliveira et al., 1996; Gonçalves-de-Freitas et al., 2008). Determinar o momento nas interações que a luta terminou e quando a resolução do conflito está decidida são pontos chave para a análise sobre o custo da luta. Foi definido o tempo de decisão (fim do confronto) quando se iniciou as perseguições e/ou um dos indivíduos claramente sinalizou submissão. As tilápias submissas ficam com a cor do corpo e olhos escuros, enquanto que os dominantes claros (Falter, 1987; Volpato et al., 2003). Foi avaliada também a

hierarquia de dominância calculando-se o índice de dominância (ID = ataques de um indivíduo do par/ataques totais no par) (Bailey et al., 2000).

Análises estatísticas

Os dados deste estudo foram avaliados quanto à normalidade e homocedasticidade. Quando atendido as premissas para realização de testes paramétricos, nós analisamos os dados por meio de análise de variância de um fator com mediadas repetidas, tendo como fatores independentes os gêneros que compõe os pares (macho x macho, macho x fêmea ou fêmea x fêmea) e o grau hierárquico, que foi considerado na análise como medida repetida (Briffa & Elwood, 2010), e o comportamento agressivo a variável resposta. Quando os dados não foram homocedásticos, analisamos os dados por meio do teste de Kruskal-Wallis. Diferenças estatísticas foram consideradas quando $P < 0,05$.

3. Resultados

Não foram encontradas diferenças na latência ($P = 0,161$), duração da luta ($P = 0,393$) e índice de dominância ($P = 0,742$) entre os gêneros que formavam cada par na disputa. A análise de variância de um fator com medidas repetidas revelou valores não significativos para os seguintes itens do comportamento agressivo: ameaças ($P = 0,405$), exibições lateral ($P = 0,434$), ataques laterais ($P = 0,538$), confrontos paralelos ($P = 0,586$) e ondulações ($P = 0,129$). O único padrão com diferença significativa foi a exibição frontal ($P = 0,047$), na qual as disputas entre fêmeas apresentaram uma frequência de exibições frontais menores do que as observadas nas disputas macho contra macho. Os dados para os itens confrontos frontais e perseguições não foram homocedásticos, então, teste não paramétrico (Kruskal-Wallis ANOVA) foi aplicado,

resultando em respostas também não significativas para o confronto frontal ($p = 0,209$) e perseguição ($p = 0,225$). Esses dados se encontram na Tabela I.

Tabela I: Médias (\pm DP) das interações agonísticas por indivíduo nos três tipos de agrupamentos conforme os gêneros em disputas entre juvenis de tilápia-do-Nilo

Tipo de interação	F x M		F x F	M x M
	f (n=24)	m (n=24)	(n=6)	(n=10)
Ameaça	35,3 \pm 43,8	31,8 \pm 25,8	33,1 \pm 49,4	38,7 \pm 40,4
Exibição Lateral	13,3 \pm 11,2	14,0 \pm 10,2	12,3 \pm 9,0	16,0 \pm 9,5
Exibição Frontal	10,9 \pm 10,8	10,5 \pm 9,5	3,8 \pm 3,4	13,5 \pm 6,9
Ataque Lateral	37,7 \pm 36,4	29,0 \pm 20,4	34,6 \pm 27,1	41,1 \pm 33,6
Confronto Paralelo	4,7 \pm 6,1	5,0 \pm 5,8	5,7 \pm 5,3	6,4 \pm 4,8
Confronto Frontal	2,7 \pm 4,5	2,3 \pm 3,7	0,4 \pm 0,5	2,9 \pm 3,4
Ondulação	2,3 \pm 2,3	2,7 \pm 2,2	2,0 \pm 1,5	4,1 \pm 3,7
Perseguição	5,8 \pm 9,4	4,5 \pm 6,6	11,2 \pm 18	4,4 \pm 6,3
Total de Interações	112,5 \pm 14,4	99,8 \pm 11,8	103,1 \pm 13,6	126,9 \pm 15,5

m= machos; f= fêmeas.

Em relação ao índice de dominância, não observamos diferenças significativas na probabilidade de se vencer uma luta no tipo de pareamento machos VS fêmeas. Nesse caso, 13 machos e 10 fêmeas tornaram-se dominantes em um total de 24 pares ($X^2 = 0,39$; $P = 0,531$). Em 1 par a dominância não foi estabelecida.

4. Discussão

A tilápia-do-Nilo é conhecida por apresentar competições entre machos (Baerends & Baerends van Roon, 1950) e seletividade sexual por parte das fêmeas (Kidd et al., 2006; Couldrige & Alexander, 2001), além de ser uma das espécies mais relevantes da aquicultura mundial (FAO, 2008). Os machos estabelecem hierarquia de dominância por meio de interações agressivas e defesa de um território. Esse mecanismo está relacionado à estratégia reprodutiva, pela qual o dominante possuirá

acesso a um maior número de fêmeas (Gonçalves-de-Freitas & Nishida, 1998). Assim, o comportamento agonístico torna-se importante para o estabelecimento de tais relações de hierarquia desde os primeiros momentos de vida dessa espécie.

O comportamento agressivo apresenta-se como uma das ferramentas na disputa agonística. Sabe-se que a agressividade é expressa com frequência em situações de predação, medo, disputas por territórios, defesa da prole e reprodução (Ferraz, 2011). Portanto, ao colocar dois indivíduos coespecíficos no mesmo aquário, é esperada a expressão de comportamentos agressivos, com possíveis diferenças no desempenho agressivo entre indivíduos de ambos os gêneros.

Para a análise do comportamento agressivo, o repertório expresso de padrões comportamentais (Alvarenga & Volpato, 1995) foram observados, quantificados e separados nas seguintes categorias: ameaça, exibição lateral, exibição frontal, ataque lateral, confronto paralelo, confronto frontal, ondulação e perseguição. Quase todas apresentaram similares nos diferentes tipos de pareamentos conforme os gêneros, sendo a exibição frontal o único comportamento com diferença significativa. As fêmeas apresentaram uma frequência de exibição frontal significativamente menor que os machos e essa diferença pode estar relacionada a fatores genéticos correlacionados a “história de vida” diferente entre os gêneros, na qual o genótipo para exibição pode ter sido selecionado nos machos devido a sua importância como parte dos rituais de luta mais frequentes entre machos do que entre fêmeas na vida adulta (Barki & Volpato, 1998). Fatores relacionados ao tempo de disputa como latência e término da luta também foram analisados e não exibiram diferenças estatísticas significativas entre os diferentes grupos. O índice de dominância foi analisado e não houve diferença significativa entre a composição dos pares conforme os gêneros. A proximidade entre os desempenhos agressivos entre machos e fêmeas é tão grande que nos confrontos entre os dois sexos, as fêmeas ganharam dez de vinte e três disputas contra os machos. Algo pouco comum entre as espécies de peixes nas quais os machos

amadurecem sexualmente antes das fêmeas, sendo territorialistas e apresentando hierarquia, como no caso das trutas arco-íris (Johnsson, 1998).

Todos os resultados evidenciam o alto nível de similaridade na expressão e frequência de exibição de comportamentos agressivos entre machos e fêmeas juvenis de tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus*. Tal padrão de comportamento foi observado em juvenis de *Gasterosteus aculeatus*, o esgana-gato (Bakker, 1994). Esse padrão pode ser explicado devido a correlações entre pressões seletivas genéticas e “histórias de vida” semelhantes entre os gêneros enquanto juvenis, fase na qual a disputa por alimentos e espaço determinam os motivos para os comportamentos agonísticos, diferentemente do que ocorre em trutas arco-íris, nas quais o machos são mais agressivos do que as fêmeas (Johnsson, 1998). Fatores genéticos relacionados ao comportamento agressivo na fase juvenil e adulta já foram descritos, estudando machos e fêmeas de esgana-gato (Bakker, 1986).

Os níveis de hormônios presentes em ambos os gêneros também podem ser uma das razões para o comportamento agressivo similar. Sabe-se que os hormônios exercem papel fundamental na organização dos mecanismos neurais que irão mediar de forma direta e indireta os padrões agressivos, seja estimulando a agressão como a testosterona em machos e fêmeas da ave ferreirinha-comum (Langmore, et al., 2002) e o hormônio do crescimento em trutas arco-íris (Johnsson, et al., 1998) ou reduzindo a agressão como o cortisol em trutas arco-íris (Overli et al., 2002). Assim, em futuros estudos, a quantificação dos níveis hormonais, relacionados ao eixo hipotálamo-hipófise e estágio de desenvolvimento das gônadas, na tilápia-do-Nilo poderia ser uma das variáveis para a correlação do comportamento agressivo similar que as fêmeas apresentam perante os machos.

Embora, a semelhança comportamental quanto à agressão e comportamento agonístico na fase juvenil entre machos e fêmeas de tilápia-do-Nilo, as razões de tal

similaridade não são claras. Assim, estudos futuros precisam ser feitos para o esclarecimento dos mecanismos fisiológicos e bioquímicos que contribuem para a igual expressão do comportamento agressivo entre os gêneros quando a tilápia-do-Nilo é juvenil.

5. Referências bibliográficas

Al Hafedh, Y.S., Siddiqui, A.Q. & Al-Saiady, M.Y., 1999. Effects of dietary protein levels on gonad maturation, size and age at first maturity, fecundity and growth of Nile tilapia. *Aquaculture International* 7, 319–332.

Alvarenga, C.M.D., Volpato, G.L., 1995. Agonistic profile and metabolism in alevins of the Nile tilapia. *Physiol. Behav.* 57, 75-80.

Andersson M., 1994. *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Baerends, G.P. & Baerends van Roon, J.M., 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behavior Supply*, 1: 1-243.

Bailey, J., Alanara, A., Brannas, E., 2000. Methods for assessing social status in Arctic charr. *J. Fish Biol.* 57, 258-261.

Baird, R.C., 1968. Aggressive behavior and social organization in *Mollienesia latipinna* Le Sueur. *Tex. J. Sci.* 20, 157-176.

Bakker, T. C. M., 1986. Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.): a behaviour-genetic study. *Behaviour* 98, 1–144.

Bakker, T.C.M., 1994. Genetic correlations and the control of behavior, exemplified by aggressiveness in sticklebacks. *Advances in the study of behav.* 23, 135-171.

- Barki, A. and Volpato, G.L., 1998. Early social environment and the fighting behavior of young *Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae). *Behav.* 135: 7, 913-929.
- Barreto, R.E., Volpato, G.L., 2006a. Stress responses of the fish Nile tilapia subjected to electroshock and social stressors. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 39, 1605-1612.
- Barreto, R.E., Volpato, G.L., 2006b. Ventilatory frequency of Nile tilapia subjected to different stressors. *J. Exp. Anim. Sci.* 43, 189–196.
- Barreto R.E., Arantes-de-Carvalho, G.G. & Volpato, G.L., 2011. The aggressive behavior of Nile tilapia introduced into novel environments with variation in enrichment. *Zoology (Jena)* 114, 53-57.
- Beaugrand, J.P., Zayan, R., 1985. An experimental-model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behav. Process.* 10, 1-52.
- Braddock, J.C. 1945. Some aspects of the dominance-subordination relationship in the fish *Platyepoecilus-maculatus*. *Physiol. Zool.* 18, 176-195.
- Braddock, J.C. 1949. The effect of prior residence upon dominance in the fish *Platyepoecilus maculatus*. *Physiol. Zool.* 22, 161-169.
- Briffa, M., Elwood, R.W., 2010. Repeated measures analysis of contests and other dyadic interactions: problems of semantics, not statistical validity. *Anim. Behav.* 80, 583-588.
- Brick, O., 1998. Fighting behavior, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behavior*, 56, 309–317.
- Cheverud, J, Rutledge, J & Atchley, W., 1983. Quantitative genetics of development: Genetic correlations among age-specific trait values and the evolution of ontogeny. *Evolution* 37, 895-905.

- Couldridge, V.C.K. & Alexander, G.J., 2001. Does the time spent near a male predict female mate choice in a Malawian cichlid? *Journal of Fish Biology*, 59: 667-672.
- Falter, U., 1987. Description of the color patterns in *Oreochromis niloticus* (L) (Teleostei, Cichlidae). *Annal. Soc Roy. Zool. Belg.* 117, 201-219.
- FAO. Food and Agriculture Organization of United Nations. Disponível em: <<http://www.fao.org>>. Acesso em 12 jun. 2011.
- Ferraz, M.R., 2011. Manual of Animal Behavior. Ed. Rubio., 141-143
- Giaquinto, P.C. Volpato, G. L., 1997. Chemical communication, aggression, and conspecific recognition in the fish Nile tilapia. *Physiol. and Behav.* 62, 1333-1338.
- Gonçalves-de-Freitas, E. & Nishida, S.M., 1998. Sneaking behaviour of the Nile tilapia. *Boletim Técnico do CEPTA*, 11: 71-79
- Gonçalves-de-Freitas, E., Teresa, F. B., Gomes, F. S. & Giaquinto, P. C., 2008. Effect of water renewal on dominance hierarchy of juvenile Nile tilapia. *Applied Animal Behaviour Science* 112. 187-195.
- Heuts, B.A., Nijman, V., 1998. Aggressive behavior of two swordtail colour breeds (*Xiphophorus*, Poeciliidae) in a prior residence situation. *Behav. Process.* 43, 251-255.
- Jenkins, T.M., 1971. Role of social behavior in dispersal of introduced rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of the fisheries research board of Canada* 28 1019-&.
- Johnsson, E., Johnsson, J.I. & Bjornsson, B.T., 1998. Growth hormone increases aggressive behavior in juvenile rainbow trout. *Hormones and Behavior* 33, 9-15.
- Johnsson, J.I. & Akerman A., 1998. Intersexual differences in aggression in juvenile rainbow trout. *Journal of Fish Biology* 52, 1292–1294.

- Kadry V.O. & Barreto R.E., 2010. Environmental enrichment reduces aggression of pearl cichlid (*Geophagus brasiliensis*) during resident-intruder interactions. *Neotropic. Ichthyol.* 8, 329-332.
- Kidd, M.R.; Danley, P.D. & Kocher, T.D., 2006. A direct assay of female choice in cichlids: all the eggs in one basket. *Journal of Fish Biology*, 68: 373-384.
- Langmore, N.E., Cockrem, J.F. & Candy, E.J., 2002. Competition for male reproductive investment elevates testosterone levels in female dunnocks, *Prunella modularis*. *Proceedings of the Royal Society of London* 269, 2473-2478.
- Manning, A., Dawkins, M.S., 1992. An introduction to animal behaviour. 4th ed. Cambridge: Cambridge Press.
- Maynard-Smith, J., Price, G.R., 1973. Logic of animal conflict. *Nature* 246, 15-18.
- Makino, L.C.; Nakaghi, L.S.O.; Paes, M.C.F. et al., 2009. Efetividade de métodos de identificação sexual em tilápias-do-nilo (*Oreochromis niloticus*) revertidas sexualmente com hormônio em ração com diferentes granulometrias. *Biosc. J.* 25, 112-121.
- Morishita, V.R., Buchmann, F.S.D., Christofolletti, R.A., Volpato, G.L., Barreto, R.E., 2009. Prior residence and body size influence interactions between black sea urchins. *Behav. Process.* 80, 191-195.
- Nijman, V., Heuts, B.A., 2000. Effect of environmental enrichment upon resource holding power in fish in prior residence situations. *Behav. Process.* 49, 77-83.
- Oliveira, R. F. & Almada, V. C., 1996. Dominance hierarchies and social structure in captive groups of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* (Teleostei, Cichlidae). *Ethol. Ecol. Evol.* 8, 39-55.

- Overli, O., Kotzian, S. & Winberg, S., 2002. Effects of cortisol on aggression and locomotor activity in rainbow trout. *Hormones and Behavior* 42, 53-61.
- Peixoto, P.E.C., Benson, W.W., 2008. Body mass and not wing length predicts territorial success in a tropical satyrine butterfly. *Ethology* 114, 1069-1077.
- Ploger, B.J., Yasukawa, K., 2003. Exploring animal behavior in laboratory and field. Academic Press, Elsevier Science, USA.
- Ridley, M., 1995. *Animal Behavior: an introduction to behavioral mechanisms, development and ecology*. Blackwell Science.
- Turner, G.F., Huntingford, F.A., 1986. A problem for game-theory analysis - assessment and intention in male mouthbrooder contests. *Anim. Behav.* 34, 961-970.
- Volpato, G.L., Luchiari, A.C., Duarte, C.R.A., Barreto, R.E., Ramanzini, G.C., 2003. Eye color as an indicator of social rank in the fish Nile tilapia. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 36, 1659-1663.
- Zayan, R.C., 1976. Modification of prior residence effects in xiphophorus - role of isolation and of size difference. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie - J. Comp. Ethol.* 41, 142-190.