

Universidade Estadual Paulista
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS

SÃO JOSÉ DO RIO PRETO – SP

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

FRANCINE ZOCOLER DE MENDONÇA
BIÓLOGA

EFEITO DA PRIVAÇÃO DE NINHO SOBRE A
AGRESSIVIDADE E O SUCESSO DE ACASALAMENTO EM
MACHOS DE TILÁPIA-DO-NILO.

Orientadora: PROFA. DRA. ELIANE GONÇALVES DE FREITAS

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, para obtenção do título de mestre em Biologia Animal

-2006-

Data da defesa: 02/03/2006

Banca Examinadora

TITULARES:

Profa. Dra. Eliane Gonçalves de Freitas _____
(Orientadora) UNESP/São José do Rio Preto

Profa. Dra. Rosana Mattioli _____
UFSCAR/São Carlos

Prof. Dr. Mateus J. R. Paranhos da Costa _____
UNESP/Jaboticabal

SUPLENTES:

Profa. Dra. Mariza Fernandes Castilho _____
UFPR/Curitiba

Prof. Dr. Silvia Mitiko Nishida _____
UNESP/Botucatu

Dedico esse trabalho,

*Aos meus pais, Enoch e Maria de Lourdes, que com todo amor
sempre me mostraram os melhores caminhos.*

As minhas irmãs, Poliana e Veridiana, sempre companheiras.

Ao Rodrigo, pelo imenso carinho e atenção.

Vocês são meus amores!

AGRADECIMENTOS

Meus sinceros agradecimentos:

À minha orientadora, Profa. Dra. Eliane Gonçalves de Freitas, por todos os ensinamentos, atenção, pela oportunidade de estudar comportamento animal e pelo exemplo de profissionalismo.

À Profa. Dra. Denise de C. Rossa Feres e ao Prof. Dr. Classius de Oliveira, pelas críticas e sugestões, durante o exame de qualificação.

Ao Rodrigo Damasco Daud, pela paciência, pelas sugestões, leituras, correções dos textos, amizade e companheirismo que ajudaram esses dois anos se tornarem mais alegres.

Aos companheiros de estágio: André, Thaís, Fabrício, Fernanda G., Fernanda P., Wagner e Adriana pelas discussões. Em especial a Thaís, pela imprescindível ajuda na análise estatística e pela prontidão de poder ajudar sempre, e a Fernanda Pietro pela dedicação na coleta de dados.

Aos professores da pós-graduação e à todos os meus professores que tive durante todos os anos de minha vida, que de alguma forma contribuíram para minha formação.

À Lia Raquel, pela amizade, companheirismo, ajuda com os experimentos e com as sugestões.

Ao Prof. Dr. Classius de Oliveira, pelo empréstimo da balança do laboratório de Anatomia.

Ao Márcio R. Garcia pelo auxílio no treinamento das técnicas durante o estágio de aperfeiçoamento.

Ao Carlos Eduardo Souza e à bióloga Roselene S. C. Ferreira pelo auxílio técnico no laboratório.

Aos amigos e colegas da pós-graduação, pelo companheirismo e convivência.

Aos meus pais, Enoch e Maria de Lourdes, às irmãs Poliana e Veridiana, aos meus avós Judith (*In memorian*) e Enoch, Gentila e João, pelo carinho e incentivo.

Ao Peterso R. Demite, Rodrigo Zieri, Adriana Sicuto e ao Fábio Akashi pelo auxílio com as fotos.

Trabalho financiado pelo CNPq

ÍNDICE

1. RESUMO.....	01
2. ABSTRACT.....	02
3. INTRODUÇÃO.....	03
4. MATERIAL & MÉTODOS	07
4.1. Estoque e Manutenção dos Peixes.....	07
4.2. Condições do Experimento.....	07
4.3. Delineamento Experimental.....	08
4.4. Amostragem 1– Efeito da Privação de Ninho Sobre a Agressividade.....	10
4.5. Amostragem 2 – Efeito da Privação de Ninho Sobre o Sucesso de Acasalamento.....	14
4.6. Análise Estatística.....	16
4.7. Ética.....	17
5. RESULTADOS.....	18
5.1. Investimento em Ninho e Agressividade Inicial.....	18

5.2. Interação Agressiva.....	18
5.3. Indicadores de Gasto Energético.....	20
5.4. Sucesso de Acasalamento.....	20
5.5. Investimento em Gônadas.....	24
6. DISCUSSÃO.....	26
6.1. Investimento em Ninho e Interação Agressiva.....	26
6.2. Indicadores de Gasto Energético.....	28
6.3. Sucesso de Acasalamento.....	29
6.4. Investimento em Gônada.....	32
6.5. Conclusões Finais.....	33
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	35

**O presente trabalho será submetido para publicação na
revista Applied Animal Behaviour Science**

(ISSN: 0168-1591)

Machos dominantes de *Oreochromis niloticus* defendem território no substrato, onde escavam ninhos para a reprodução. Alguns sistemas de criação de tilápia do Nilo utilizam tanques sem substrato, assim, testamos se a privação da construção de ninho aumenta a agressividade e interfere no sucesso de acasalamento dos machos dominantes. Foram utilizados dois grupos formados por 2 machos e 3 fêmeas: um com substrato (COM: n = 9), onde o aquário (~140L) continha uma camada de 3 cm de substrato de pedrisco, e um grupo sem substrato (SEM: n = 11) onde os animais foram privados da construção de ninho. Os animais permaneceram agrupados por 10 dias e o comportamento agonístico do macho dominante foi registrado através de quatro sessões de filmagens (20 min cada), sendo a primeira, 24 horas após o agrupamento e as outras três, a cada 72 horas. A agressividade foi inferida pela frequência total de unidades de alta intensidade (frontal, lateral, paralelo e ondulação) emitidas pelo macho dominante para o submisso e para as fêmeas. A agressividade foi maior no grupo SEM ($97.73 \pm 31.77. 80 \text{ min}^{-1}$) do que no COM ($61.75 \pm 13.24. 80 \text{ min}^{-1}$; Mann-Withney, $p = 0.008$). Foram analisados a Taxa de Crescimento Específico (TCE) e o Índice Hepatosomático (IHS) dos dominantes como indicador de gasto energético. A TCE e o IHS foram menores para os dominantes que construíram ninhos (TCE: COM $0.86 \pm 0.44\% .10 \text{ dia}^{-1}$; SEM $1.48 \pm 0.52\% .10 \text{ dia}^{-1}$; teste t, $p = 0.10$; IHS: COM $1.39 \pm 0.42\% .10 \text{ dia}^{-1}$; SEM $2.16 \pm 0.82\% .10 \text{ dia}^{-1}$; teste t, $p = 0.10$), o que é indicativo de que os machos dominantes gastam energia escavando ninho, diminuindo a energia disponível para os ataques de alta intensidade. Além disso, foram registrados a latência e a porcentagem de desova, sendo esses similares nos grupos COM e SEM. O Índice gonadosomático foi também analisado e maior nos dominantes do grupo COM ($0.85 \pm 0.15\%$) em relação aos dominantes do grupo SEM ($0.64 \pm 0.26\%$). Embora o sucesso de acasalamento tenha sido similar entre os grupos, é provável que a privação de ninho retarde as próximas reproduções. Fatores que poderiam afetar o sucesso de acasalamento (tamanho do dominante, frequência de corte, investimento em ninho e frequência de agressão) foram analisados em dois subgrupos dos grupos COM e SEM, formado por réplicas que tinham ou não desovado. No grupo COM, o investimento em ninho foi o fator que determinou a escolha da fêmea, mas nenhum fator analisado determinou a escolha da fêmea no grupo SEM. Assim, concluímos que a construção de ninho é um regulador da agressividade, e um fator de seleção sexual na tilápia-do-Nilo. Entretanto, o ninho não é necessário para a reprodução, o que explica o sucesso dessa espécie em uma grande diversidade de ambientes.

Palavras-chave: *Oreochromis niloticus*, comportamento territorial, comportamento agonístico, escolha da fêmea, reprodução, ciclideo.

Dominant males of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, defend territory on substrates where they dig mating nests. Because some kinds of rearing systems of Nile tilapia use tanks with no substrate inside, our aim was to test whether nest digging privation increases aggressiveness in that species. As we have observed spawning in such conditions, we also tested the effect of nesting privation on dominant's mating success. Two groups formed by 2 males and 3 females each were used: a substrate inside-group (INS; n = 9), whose glass aquaria (~140L) had a 3 cm-layer of gravel, and a non substrate-group (NOS; n = 11) where animals were unable to dig nests. Groups were kept by 10 days and the agonistic behavior of dominant male was video-recorded in 4 sessions (20 min each), the first after 24 hours from grouping and the other 3, every 72 hours. Aggressiveness was inferred by the total frequency of high aggression intensity units (nip, mouthfight, lateral fight and undulation) given by the dominant male in contests with females and subordinate males. The aggressiveness was higher in the NOS ($97.73 \pm 31.77 \cdot 80 \text{ min}^{-1}$) than in the INS group ($61.75 \pm 13.24 \cdot 80 \text{ min}^{-1}$; Mann-Whitney, $p = 0.008$). We analyzed the Specific Growth Rate and Hepatosomatic Index of dominants as indicators of energy expenditure, whose were higher for dominants that dig nests (SGR: INS $0.86 \pm 0.44\% \cdot 10 \text{ day}^{-1}$; NOS $1.48 \pm 0.52\% \cdot 10 \text{ day}^{-1}$; t test, $p = 0.10$; HIS: INS $1.39 \pm 0.42\% \cdot 10 \text{ day}^{-1}$; NOS $2.16 \pm 0.82\% \cdot 10 \text{ day}^{-1}$; t test, $p = 0.10$). Dominant males seem to spend much energy digging nests and deviate energy from high aggressive contests. Moreover, we registered the latency to spawn and the percentage of spawning, whose was similar among INS and NOS groups. Gonadosomatic Index was also analyzed and it was higher in dominant from INS ($0.85 \pm 0.15\%$) than NOS group ($0.64 \pm 0.26\%$). Thus, although mating success was similar between the 2 groups, it is possible that nest privation delay future reproductions. Factors affecting mate success (dominant size, frequency of courtship, nest investment and frequency of aggression) were analyzed in subgroups from INS and NOS, formed by replicates that have or have not spawning. In INS group, nest investment was the main factor driving female choice, but none factor tested drove female choice in NOS group. Thus, we concluded that nest digging is one regulator of aggressiveness, and a factor driving sexual selection in Nile tilapia. However, nesting is not necessary to reproduction, which may explain the high reproductive success of such species in a wide range of environments and aquaculture.

Keywords: *Oreochromis niloticus*, territorial behavior, agonistic behavior, female choice, reproduction, cichlid fish.

A construção de ninho é uma característica do comportamento reprodutivo de vários grupos de vertebrados, incluindo o de peixes. Os teleósteos apresentam uma diversidade de formas de ninhos que inclui desde simples depressões no substrato até ninhos mais elaborados. Alguns ciclídeos, por exemplo, constroem ninhos em forma de vulcões ou em forma semelhante a uma estrela, enquanto outros fazem ninhos mais simples, culminando numa depressão circular no substrato (Fryer & Iles, 1972; Mckaye et al., 1993). Existem, ainda, outros ninhos elaborados, como o do *Gasterosteus aculeatus*, um túnel construído com algas (Giles, 1984) e o ninho de bolhas do *Betta splendens*, construído na superfície (Jaroensutasinee & Jaroensutasinee, 2003). Na maioria dos casos são os machos quem constroem ninhos, os quais servem como sítio de acasalamento, sítio de cuidado com a prole, reduzem a interferência de co-específicos e hetero-específicos no momento da desova, além de funcionarem como elementos da seleção sexual (Fryer & Iles, 1972; Mckaye et al., 1993).

Apesar da importância do ninho para o desenvolvimento do comportamento natural do animal, alguns sistemas de criação e manutenção de teleósteos utilizam tanques ou aquários que carecem de elementos para a construção de ninho. Locais com fundo livre de cascalho, por exemplo, impedem a construção de ninho em espécies que cavam ninhos no substrato. Embora algumas espécies ainda sejam capazes de reproduzir nessas condições, não há estudos sobre como a privação da construção de ninho pode afetar o comportamento em peixes.

Na maioria das vezes, os ninhos são construídos dentro de territórios, os quais são disputados por meio de interações agressivas, que fazem parte do comportamento social dessas espécies. Na tilápia-do-Nilo, por exemplo, os machos estabelecem hierarquia de dominância por meio de interações agressivas, sendo que o dominante tem

prioridade de acesso ao sítio de acasalamento em seu território e às fêmeas receptivas (Gonçalves-de-Freitas & Nishida, 1998). O macho dominante constrói um ninho circular no substrato, retirando pedriscos com a boca e depositando-os longe e ao redor de um ponto central. O macho passa a defender o ninho contra intrusos e a cortejar fêmeas para desova, que ocorre dentro do ninho (Gonçalves-de-Freitas & Nishida, 1998).

A agressividade em peixes geralmente fica aumentada durante a estação reprodutiva. Nesse período ocorre a ativação do eixo hipotálamo-hipófise-gônada, que controla a maturação das gônadas, o desenvolvimento de características sexuais secundárias e o comportamento reprodutivo por meio do aumento da liberação de andrógenos gonadais (Liley & Stacey, 1983; Villars, 1983). Esses hormônios, particularmente a testosterona e a 11-Ketotestosterona (Ros et al., 2004), são responsáveis também pelo aumento da agressividade em ciclídeos (Munro & Picher, 1983; Francis et al., 1993).

O macho da tilápia-do-Nilo despense grande parte do seu tempo construindo ninho, atividade que perdura ao longo de quase todo o período reprodutivo (McBay, 1961). Dessa forma o tempo e energia disponíveis para interações agressivas com outros congêneres podem ficar reduzidos. Assim, é possível que a atividade de construção de ninho seja também um fator de regulação da agressividade nessa espécie, num período onde a agressividade fica aumentada em função das mudanças fisiológicas associadas à reprodução (Kraak et al., 1997). Mediante essas premissas foi levantada a hipótese de que a privação da construção de ninho aumenta a agressividade na tilápia-do-Nilo. Além disso, se a construção de ninho estiver associada à agressividade individual, é esperado que indivíduos mais agressivos realizem um maior investimento em ninhos. O aumento da agressividade pode ser um fator que reduz o bem estar em peixes, uma vez

que aumenta o estresse social (Volpato & Fernandes, 1994), podendo aumentar o gasto energético e reduzir a taxa de crescimento (Volpato & Fernandes, 1994). Assim é possível que a privação de construção de ninho afete também o gasto energético.

Estudos sobre esse tema são escassos na literatura. Wootton (1970) demonstrou que machos de *Gastorosteus aculeatus* são mais agressivos quando estão defendendo ninho e que essa agressividade está correlacionada com o nível de desenvolvimento gonadal. Colgan (1993) observou um aumento progressivo da agressividade em *Lepomis gibbosus* na fase de construção de ninho. Outros estudos enfocam o ninho como sítio de desova (Fryer & Iles, 1972) e como elemento de seleção sexual em peixes (McKaye et al., 1990; McKaye, 1991). No entanto, o papel do ninho como regulador da agressividade nunca foi explorado.

Foi observado em nosso laboratório, que a desova da tilápia-do-Nilo ocorre mesmo em condições onde não há substrato disponível para construção de ninho. Assim, se o ninho for um fator de seleção sexual ou de redução de interferência por co-específicos, a ausência dele poderá reduzir o sucesso de acasalamento dos machos dominantes. Por outro lado, como a reprodução ocorre, é possível que na ausência de ninho a fêmea possa escolher um macho baseando-se em outras características como tamanho corporal, agressividade e investimento em corte. Como observado em outras espécies (Nelson, 1995; McKaye et al., 1990; Carvalho et al., 2003).

Assim, este estudo teve como objetivo testar o efeito da privação da construção de ninho na agressividade e no sucesso de acasalamento em machos de tilápia-do-Nilo.

Os objetivos operacionais foram:

- Correlacionar os níveis iniciais de agressividade com o posterior investimento em ninhos;

- Comparar a agressividade do macho dominante na presença e ausência de substrato para construção de ninho;
- Testar o efeito da privação de ninho sobre 2 indicadores de gasto energético, como a Taxa de Crescimento Específico e o Índice Hepatossomático;
- Comparar o sucesso de acasalamento na presença e ausência de substrato para construção de ninho;
- Testar o efeito da privação de ninho sobre o índice gonadossomático de machos dominantes e submissos como indicador da condição reprodutiva.

4.1. Estoque e Manutenção dos Peixes

A pesquisa foi realizada no laboratório de Comportamento Animal do Departamento de Zoologia e Botânica do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da UNESP de São José do Rio Preto, SP. Foram utilizados exemplares adultos de tilápia-do-Nilo, *Oreochromis niloticus* (Teleostei, Cichlidae), provenientes de União Paulista, SP e mantidos em tanques da mini-estação de piscicultura do câmpus da UNESP de São José do Rio Preto. Os animais foram capturados no mínimo 15 dias antes dos experimentos e foram mantidos em caixas de cimento amianto (500 L), sem substrato, com aeração e filtro biológico, para aclimatação no laboratório. A temperatura da água foi mantida em $27,4 \pm 1$ °C e o fotoperíodo foi controlado para 12 horas de luz (das 7:00 às 19:00 h). Os animais foram alimentados com ração extrusada e balanceada oferecida em excesso duas vezes ao dia, pela manhã e ao final da tarde. As caixas de água foram sifonadas duas vezes por semana para retirada de resíduos e ¼ do volume de água foi renovado.

4.2. Condições do Experimento

Foram utilizados aquários de 40x60x60cm, equipados com termostato individual para manutenção da temperatura (27 °C), filtro biológico para manutenção da qualidade da água e fotoperíodo mantido em 12 horas de luz. Os aquários foram revestidos com plástico azul opaco em 3 laterais para evitar contato visual entre os animais de aquários vizinhos. A cor azul foi escolhida porque reduz o estresse e favorece a reprodução na tilápia-do-Nilo (Volpato & Barreto, 2001; Volpato et al.,

2004). A parte frontal dos aquários ficou livre para observações e registro dos comportamentos.

A sexagem dos animais foi realizada por meio de inspeção da papila genital corada com azul de metileno. Essa coloração evidencia a abertura do oviduto na papila genital da fêmea (Afonso & Lebouté, 1993). Os peixes foram identificados com pequenos cortes na nadadeira caudal que, de acordo com Fernandes & Volpato (1993) e Gonçalves-de-Freitas (1999), não provoca alteração no comportamento. Os animais foram alimentados com 2% da biomassa duas vezes ao dia (8:00 e 17:00) com ração extrusada e balanceada. Para todas as manipulações necessárias nos experimentos os peixes foram anestesiados com Benzocaína (2,5 : 5000).

4.3. Delineamento Experimental

Para testar o efeito da privação de ninho sobre a agressividade do macho dominante foram utilizados dois grupos compostos de 2 machos e 3 fêmeas cada. O grupo COM (n = 9) contendo 8 L de substrato de pedriscos, onde os machos podiam construir ninhos; e grupo SEM (n = 11), onde não havia substrato e os machos eram privados de construir ninho. Os animais permaneceram por 10 dias nas duas condições.

Os mesmos grupos foram utilizados para testar o efeito da privação de ninho sobre o sucesso de acasalamento dos machos dominantes. O peso e comprimento médio dos animais utilizados em cada grupo estão na tabela 1. Os machos foram sempre maiores que as fêmeas para manter o padrão natural da espécie.

Tabela 1

Média (\pm desvio padrão) do peso inicial e do comprimento padrão inicial dos machos e das fêmeas dos grupos com (COM) e sem substrato (SEM).

	Macho dominante			Macho submisso			Fêmeas		
	COM (n = 9)	SEM (n = 11)	<i>P</i>	COM (n = 9)	SEM (n = 11)	<i>P</i>	COM (n = 27)	SEM (n = 33)	<i>P</i>
Peso (g)	29,33 \pm 13,22	32,12 \pm 16,05	n.s.	26,58 \pm 12,17	27,80 \pm 13,90	n.s.	22,24 \pm 6,77	24,00 \pm 8,31	n.s.
Comprimento Padrão (cm)	9,35 \pm 1,25	9,48 \pm 1,41	n.s.	9,05 \pm 1,30	9,21 \pm 1,29	n.s.	8,60 \pm 0,98	8,17 \pm 1,01	n.s.

Teste *t* de Student. n.s. = não significativo ($P > 0,05$).

4.4. Amostragem 1 – Efeito da Privação de Ninho Sobre a Agressividade

4.4.1. Investimentos em Ninhos

O grupo COM foi inspecionado diariamente para registro dos ninhos. O investimento em ninhos foi pelo peso de substrato removido (g) dividido pelo peso corporal do animal (g), de acordo com Gonçalves-de-Freitas (1999) e Volpato et al. (2004). O ninho é uma depressão circular (Fig. 1A) e em corte transversal apresenta a forma de um cone aberto invertido (Fig. 1B). O volume do ninho foi, portanto, obtido pelo cálculo do volume do cone (Fig.1). O peso do substrato foi avaliado multiplicando-se o volume por um coeficiente de peso / volume de substrato (Gonçalves-de-Freitas, 1999), como mostrado na seguinte equação:

$$P = [(\pi \cdot h/3) \cdot (R^2 + r^2 + R \cdot r)] \cdot k$$

onde: **P** = peso do substrato (g)

h = altura da camada de substrato (cm)

R = raio maior do ninho na superfície do substrato (cm)

r = raio menor do ninho no fundo do substrato (cm)

k = relação entre peso de pedras do substrato e o volume, com valor igual a 2,5

A



B

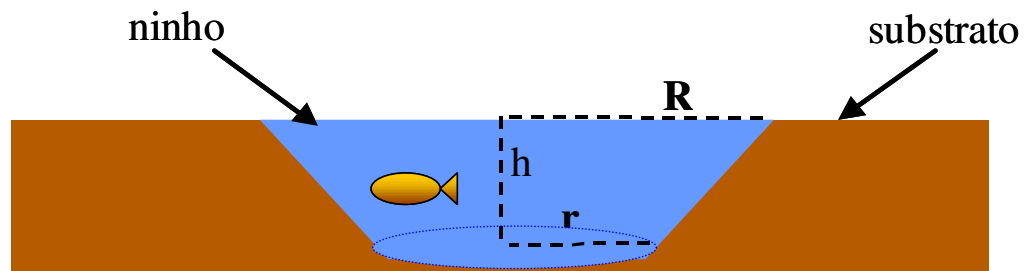


Fig. 1. Ninho de tilápia-do-Nilo. A = Ninho construído em aquário pelo macho dominante. B = Esquema do ninho em corte transversal evidenciando o raio maior (R), raio menor (r), e a altura (h).

4.4.2. Agressividade

O registro do comportamento agonístico foi realizado por meio de 4 filmagens de 20 min cada: 24 horas após o pareamento e à cada 72 horas, durante os 10 dias de agrupamento. As interações agressivas foram quantificadas a partir de um etograma baseado nas descrições de Alvarenga & Volpato (1995) e Gonçalves-de-Freitas (1999).

- *Ameaça*: um peixe se aproxima de outro, geralmente com a boca aberta e com as nadadeiras eriçadas, sem atacar o oponente.
- *Ameaça Lateral Simultânea*: caracterizado pelo nado lento em trajetória circular dos dois animais, geralmente com as nadadeiras eriçadas.
- *Perseguição*: um animal nada em direção ao outro, acompanhando sua trajetória. Pode culminar em ataque do perseguidor ou numa natação mais rápida do animal perseguido, distanciando-se do oponente.
- *Ataque lateral*: Um animal se aproxima de outro e ataca a região lateral do oponente com mordidas ou golpes com a boca aberta.
- *Confronto frontal*: dois animais se orientam frontalmente, justapõem as mandíbulas e se empurram, ondulando vigorosamente a região caudal do corpo.
- *Confronto paralelo*: dois animais posicionam-se lado a lado, voltados para o mesmo sentido ou em sentidos opostos. Ondulam simultaneamente o corpo sem que ocorra contato físico direto.
- *Ondulação*: animal movimentava seu corpo no sentido antero-posterior, movendo a cauda de um lado para o outro e descrevendo movimentos ondulatórios. Esse padrão é semelhante ao confronto paralelo, porém é emitido por apenas um indivíduo.

A hierarquia de dominância foi quantificada apenas entre os machos, sendo considerado dominante o peixe que emitiu maior frequência de ataques. Além disso,

foram utilizados parâmetros qualitativos, como coloração do corpo e da íris (o dominante tem o corpo e íris mais claros que dos submissos) (Volpato et al., 1989; Volpato et al., 2003) e defesa de território no substrato (Gonçalves & Nishida, 1994).

O nível de agressividade do macho dominante do grupo COM foi comparado com o do macho dominante do grupo SEM por meio da frequência de confrontos. Foram considerados os confrontos emitidos pelo dominante para todos os animais do grupo (macho e fêmeas). Inicialmente foram analisadas todas as unidades agonísticas e, posteriormente, foram considerados apenas os ataques de alta intensidade, baseado em Gómez-La Plaza & Morgan (1993). Foram considerados como confrontos de alta intensidade aqueles que envolvem contato físico direto ou indireto e que pode deslocar o animal atingido: confrontos frontal, lateral, paralelo e ondulação. Os confrontos de alta intensidade registrados para os machos dominantes na primeira observação (antes da construção de ninho) foram correlacionados com o posterior investimento em ninhos para avaliação do efeito da motivação agressiva sobre a nidificação.

4.4.3. Indicadores de Gasto Energético

Foi utilizada a taxa de crescimento específico (TCE) que é a taxa instantânea de crescimento obtido em um período de tempo definido (Wooton, 1998) e que pode ser utilizada como um indicador de gasto energético (Vollestad & Quinn, 2003). **TCE = $(\ln \text{Peso final} - \ln \text{Peso inicial}) / \Delta t$. 100**, sendo $\Delta t = 10$ dias. Foi utilizado o índice hepatossomático [**IHS = $(\text{peso fresco do fígado} / \text{peso fresco corporal}) \cdot 100$**] (Bruslé & Anadon, 1996) como um segundo indicador de gasto energético. Esses parâmetros foram analisados para os dominantes.

4.5. Amostragem 2 – Efeito da Privação de Ninho Sobre o Sucesso de Acasalamento

4.5.1. Sucesso de Acasalamento e Escolha da Fêmea

O sucesso de acasalamento na presença (COM) e ausência (SEM) de ninhos foi registrado pela frequência e pela latência (em dias) para desova. Além disso, cada grupo foi dividido em 2 subgrupos (Desova: réplicas nas quais ocorreu desova; e Não desova: réplicas nas quais não ocorreu desova) para comparação dos fatores que poderiam interferir na escolha da fêmea.

Os fatores amostrados foram:

- *Tamanho inicial do macho* (comprimento padrão). Em *Oreochromis mossambicus*, quando os machos apresentam ninhos de tamanhos próximos as fêmeas escolhem os machos maiores (Nelson, 1995);
- *Agressividade*. Frequência de ataques de alta intensidade emitidos para os animais do grupo. As fêmeas podem escolher machos mais agressivos que, além de dominarem e manterem os melhores territórios para reprodução, defendem mais intensamente seu território, garantindo proteção no momento da reprodução (Gozlan, et al., 2003). Por outro lado, em *Semotilus atromaculatus* a agressão é inversamente correlacionada com a desova (Ross, 1977). Assim é importante testar se agressão têm alguma relação com a seleção de parceiros nessa espécie;
- *Corte*. Foi amostrada a frequência de unidades comportamentais de corte emitidas pelo macho dominante para as fêmeas. As unidades de corte consideradas foram ondulação (Gonçalves-de-Freitas, 1999) e paralelo (Gonçalves-de-Freitas & Nishida, 1998). Em *Bothus podas* a corte foi

correlacionada com a desova, indicando que as fêmeas preferiram desovar com machos que cortejaram mais vigorosamente. (Carvalho et al., 2003)

- *Fator de Condição* (peso / comprimento . b, onde b é o fator angular da regressão peso / comprimento). De acordo com Vazzoler (1996), esse fator é um indicador quantitativo de bem estar do peixe, refletindo condições alimentares recentes. Para o cálculo foi usado o peso e o comprimento inicial de cada macho;
- *Investimento em ninho* (fator analisado apenas dentro do grupo COM). Segundo McKaye et al. (1990) as fêmeas de *Cyrtocara eucinostomus* (Cichlidae) preferem machos que possuem ninhos mais altos.

O investimento em ninhos também foi correlacionado com a frequência com que as fêmeas entraram ou chegaram até a borda do ninho (visitação do ninho), pois em outros ciclídeos as fêmeas entram mais frequentemente nos ninhos maiores (McKaye et al., 1990) e essa visita da fêmea no ninho pode representar maiores chances de reprodução para o macho.

4.5.2. Investimento em Gônadas

No décimo dia após a última filmagem, os animais foram mortos por dose letal de anestésico para a confirmação do sexo e as gônadas retiradas e pesadas para cálculo do índice gonadossomático [**IGS = (peso fresco das gônadas / peso fresco corporal) . 100**]. O IGS foi analisado por ser um bom indicador de desenvolvimento gonadal para ambos os sexos na tilápia-do-Nilo (Babiker & Ibrahim, 1979).

4.6. Análise Estatística

Inicialmente verificou-se a presença de outliers (valores discrepantes) que, quando encontrados, foram retirados das amostras (Tukey, 1977 *apud* Volpato, 2004). Foi aplicado o teste de Shapiro-Wilks para testar a normalidade dos dados (Zar, 1999). Em seguida foram aplicados testes paramétricos ou não paramétricos, os quais foram baseados em Zar (1999). O nível de significância considerado foi de 5%.

4.6.1. Investimento em Ninho e Agressividade Inicial. Para testar a associação entre o investimento em ninhos com a agressividade inicial (1ª filmagem) dos dominantes do grupo COM foi aplicado o Coeficiente de Correlação de Spearman.

4.6.2. Interação Agressiva. Foi utilizado o teste de Mann-Whitney para comparar as interações agressivas dos dominantes entre os grupos COM e SEM, tanto para o total de unidades agonísticas como para os confrontos de alta intensidade.

4.6.3. Indicadores de Gasto Energético. Foi utilizado o teste *t* de Student para comparar a TCE e o IHS de submissos e de dominantes entre os grupos COM e SEM.

4.6.4. Sucesso de Acasalamento. Foi utilizado o teste de Mann-Whitney para comparar a latência (em dias) para a desova entre os grupos COM e SEM. A frequência de desova foi transformada em porcentagem e comparada entre os grupos através do teste do Qui-Quadrado.

Para comparar o tamanho do macho, a agressividade, a frequência de corte, o fator de condição e o investimento em ninhos dentro de cada subgrupo (onde ocorreu ou não ocorreu desova) foi utilizado o teste de Mann-Whitney. A associação entre o

investimento em ninhos e a unidade de visitar ninho foi avaliado pelo Coeficiente de Correlação de Spearman.

4.6.5. Investimento em Gônadas. Para análise do IGS dos machos dominantes e submissos entre os grupos COM e SEM foi utilizado *two-way* ANOVA.

4.7. ÉTICA

Os procedimentos adotados neste trabalho estão de acordo com os princípios éticos do Colégio Brasileiro de Experimentação Animal (COBEA). Além disso, este experimento foi aprovado pela Comissão de Ética na Experimentação Animal (CEEA) da UNESP – Instituto de Biociências de Botucatu, protocolo - 045/04.

Foi possível definir os machos dominantes e os submissos pela frequência de ataques emitidos, associada à coloração do corpo e da íris. No grupo COM ($n = 9$) as frequências de ataques para dominantes e submissos foram, respectivamente (média \pm desvio padrão): $112,00 \pm 50,61$ e $17,00 \pm 15,72$. 80 min^{-1} . No grupo SEM ($n = 11$) as frequências de ataques para dominantes e submissos foram, respectivamente (média \pm desvio padrão): $140,55 \pm 63,96$ e $8,82 \pm 8,46$ 80 min^{-1} . Todos os machos que emitiram maior frequência de ataques apresentaram o corpo e a íris mais claras que os submissos, além de apresentarem uma nítida defesa de território próximo ao fundo do aquário.

5.1. Investimento em Ninho e Agressividade Inicial

Em todas as réplicas do grupo COM houve construção de ninho, sendo todos construídos por machos dominantes. A agressividade inicial (unidades de alta intensidade) dos dominantes do grupo COM não apresentou correlação com o posterior investimento em ninhos ($R = 0,01$; $P = 0,98$).

5.2. Interação Agressiva

Não houve diferenças significativas na frequência total de atos agressivos emitidos entre os dominantes dos grupos COM ($388 \pm 122,97$. 80 min^{-1}) e SEM ($509,64 \pm 172,33$. 80 min^{-1} ; $U = 28,00$, $P = 0,10$). Porém, os dominantes do grupo SEM apresentaram maior frequência de ataques de alta intensidade do que os dominantes do COM ($U = 14,50$, $P = 0,008$; Fig. 2).

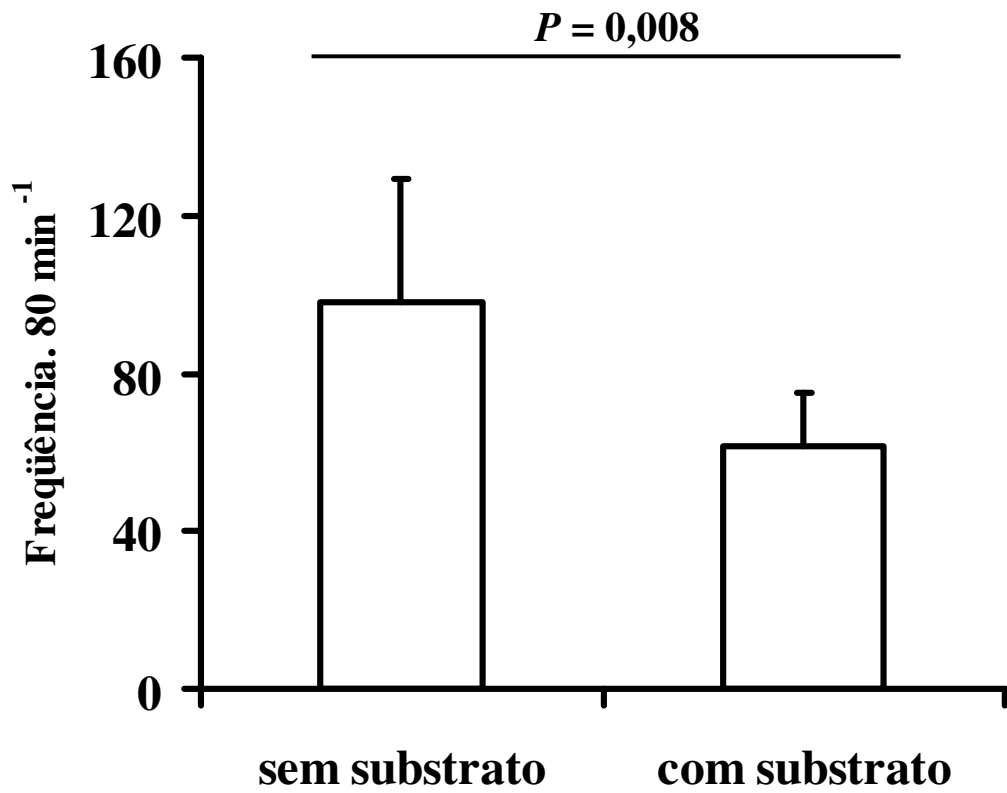


Fig. 2. Média (\pm desvio padrão) da frequência de ataques de alta intensidade emitidos pelos dominantes de cada grupo (SEM: n = 11; COM: n = 9). Teste de Mann-Withney.

5.3. Indicadores de Gasto Energético

A Taxa de Crescimento Específico e o Índice Hepatosomático foram maiores nos dominantes do grupo SEM (TCE $t = -2.86$, $P = 0,01$; Fig. 3A; IHS $t = -2,23$, $P = 0,04$; Fig. 3B).

5.4. Sucesso de Acasalamento

Apenas os machos dominantes se reproduziram em ambos os grupos. Não houve diferença significativa na latência (COM = $5,80 \pm 2,77$ dias; SEM = $8,60 \pm 1,34$ dias; $U = 5,00$, $P = 0,12$) e nem na frequência de desova (COM = 56%; SEM = 45%; $X^2 = 1,20$, $P = 0,32$).

A visitação de fêmeas no ninho foi diretamente correlacionada com o investimento em ninhos dos machos dominantes (Fig. 4). No grupo COM, as desovas foram mais frequentes para os dominantes que apresentaram maior investimento em ninhos ($U = 2,00$, $P = 0,05$). Por outro lado, não foram registradas associações de desova com agressividade, corte, fator de condição e tamanho do macho dominante (Tabela 2). No grupo SEM, todos os fatores analisados no sucesso de acasalamento tiveram valores similares ($P > 0,05$) entre as réplicas nas quais ocorreu ou não desova (Tabela 2).

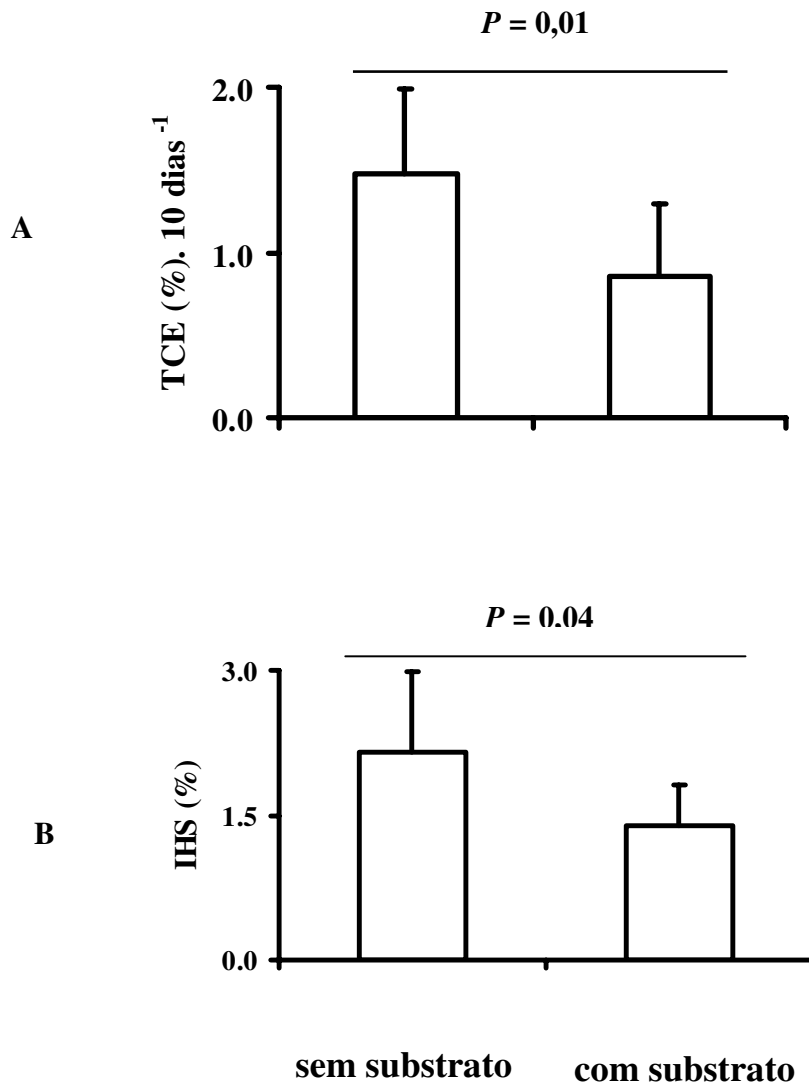


Fig. 3. Médias (\pm desvio padrão) dos indicadores de gasto energético dos machos dominantes do grupo COM (n = 9) e do grupo SEM (n = 11). A = Taxa de Crescimento Específico (TCE); B = Índice Hepatossomático (IHS). Teste *t* de Student.

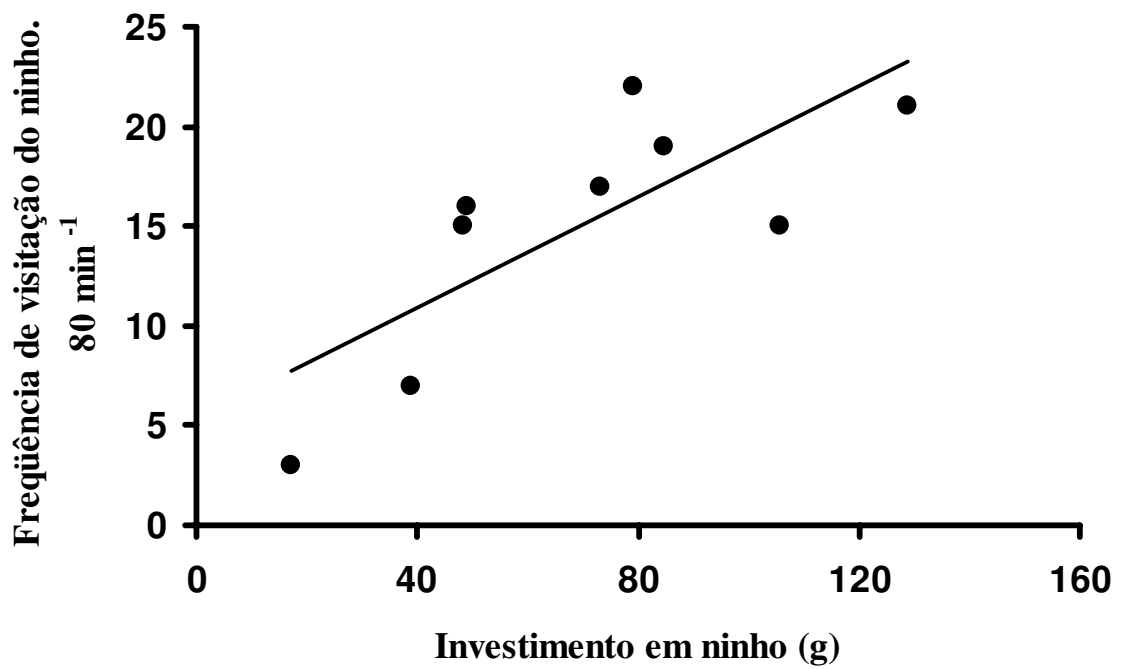


Fig. 4. Correlação da visitação do ninho emitida pelas fêmeas do grupo COM ($n = 27$) com o investimento em ninhos dos machos dominantes. Teste de Spearman; $R = 0,73$; $P = 0,03$.

Tabela 2

Médias (\pm desvio padrão) das variáveis analisadas em função da disponibilidade de substrato e de ocorrência ou não de desova.

	COM substrato			SEM substrato		
	Desova (n = 5)	Não Desova (n = 4)	<i>P</i>	Desova (n = 5)	Não Desova (n = 6)	<i>P</i>
Comprimento padrão (cm)	8,92 \pm 0,99	9,98 \pm 1,47	n.s.	9,23 \pm 1,37	9,69 \pm 1,54	n.s.
Agressividade (Frequência. 80 min ⁻¹)	54,55 \pm 7,54	70,75 \pm 14,03	n.s.	112,20 \pm 9,78	85,67 \pm 39,47	n.s.
Fator de condição	0,90 \pm 0,19	1,14 \pm 0,38	n.s.	0,98 \pm 0,31	1,04 \pm 1,39	n.s.
Corte (Frequência. 80 min ⁻¹)	21,13 \pm 21,82	13,25 \pm 21,90	n.s.	23,12 \pm 11,97	10,5 0 \pm 17,01	n.s.
Investimento em ninho (Peso (g) de substrato removido/peso (g) do animal)	89,37 \pm 30,10	44,55 \pm 23,26	0,05	-	-	-

Teste de Mann-Withney. n.s. = não significativo ($P > 0,05$).

5.5. Investimento em Gônadas

O desenvolvimento das gônadas dos dominantes do grupo COM foi maior do que dos dominantes do grupo SEM ($F_{1,38} = 5,12$, $P = 0,03$; teste LSD, $P = 0,01$; Fig. 5) e dos submissos do grupo COM (teste LSD, $P = 0,0002$). Não foi observada diferença significativa no IGS de dominantes e submissos do grupo SEM (teste LSD, $P = 0,89$; Fig. 5).

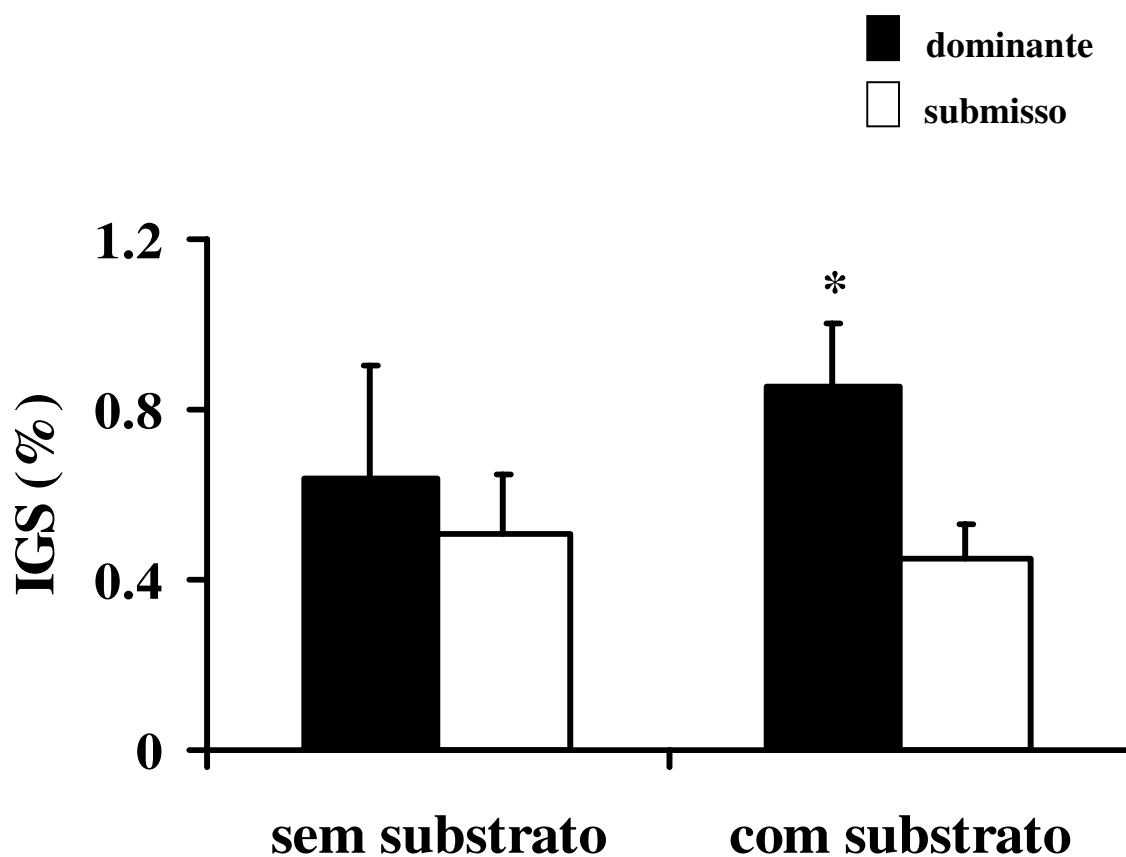


Fig. 5. Média (\pm desvio padrão) do índice gonadosomático (IGS) dos machos dominantes e submissos do grupo SEM ($n = 11$) e COM ($n = 9$). *Two-way* ANOVA, completada com o teste LSD. * indica diferença significativa dentro do grupo e entre os grupos.

Este estudo demonstrou que o macho dominante de tilápia-do-Nilo privado de construir ninho engaja em confrontos mais intensos na defesa de seu território e, portanto, foi possível concluir que o ninho pode funcionar como um regulador da agressividade nessa espécie. Foi observado também que machos que investem mais em ninhos tem maior sucesso de acasalamento, embora a privação de ninhos não impeça sua reprodução.

Vários fatores podem afetar as interações agressivas em ciclídeos, e o tamanho é uma delas (Beeching, 1992). Esse fator, no entanto, foi bem controlado entre os grupos, abolindo qualquer possibilidade de interferência nos experimentos deste estudo.

Características da hierarquia de dominância na tilápia-do-Nilo estão bem estabelecida na literatura e foram adequadamente utilizadas em nosso estudo. O macho dominante emitiu maior número de ataques (83 a 95% de ataques emitidos) do que os submissos, apresentou a coloração mais clara do corpo e da íris, bem como defendeu território no substrato e reproduziu, concordando com as descrições de Falter (1983), Volpato et al. (1989) e Gonçalves-de-Freitas & Nishida (1998).

6.1. Investimento em Ninho e Interação Agressiva

O investimento em ninho utilizado neste estudo levou em conta o esforço individual do macho na construção de ninho, como utilizado por Gonçalves-de-Freitas (1999) e Volpato et al. (2004). O tamanho do ninho pode estar associado ao tamanho do peixe (McBay, 1961). Embora o tamanho dos animais tenha sido controlado, ainda foram observadas diferenças individuais entre o tamanho e a profundidade do ninho.

Por isso, considerou-se que o peso de substrato deslocado, corrigido pelo peso corporal, tenha sido um indicador mais adequado para testar as hipóteses neste estudo.

Na primeira análise realizada, não foi encontrada correlação do investimento em ninho com a agressividade inicial dos animais, revelando que o posterior investimento em ninhos não depende dos níveis iniciais de agressividade individual do animal. Com isso, considerou-se que a motivação agressiva do macho não afeta o seu investimento em ninhos. Por outro lado, o ninho pode ser considerado um regulador da agressividade do macho dominante, já que a privação de substrato para construção de ninho aumentou os ataques de alta intensidade.

Nos poucos estudos considerando ninho e agressividade foi observado um aumento na agressividade do macho em presença de ninho (Wootton, 1970; Colgan, 1993). Em *Gastoresteus aculeatus*, por exemplo, o aumento da agressão de machos com ninhos não foi diretamente controlada por hormônios gonadais, mas é consequência da presença de ninhos (Wootton, 1970). Provavelmente, os resultados encontrados no presente trabalho diferem dos resultados encontrados para *G. aculeatus* devido às diferenças no modo reprodutivo das duas espécies. Em *O. niloticus* é a fêmea que faz o cuidado parental intrabucal, e o ninho representa apenas um sítio de acasalamento (Gonçalves-de-Freitas, 1999). Já em *G. aculeatus*, o ninho é um sítio de desova e de cuidado com a prole, realizada pelo macho (Giles, 1984). De fato, recursos mais valiosos são disputados com maior agressividade entre os animais (Maynard-Smith & Parker, 1976), o que pode explicar o motivo da diferença encontrada nessas 2 espécies.

Como já observado por Lowe-McConnell (1958), o macho dominante de tilápia-do-Nilo defende o ninho e ataca os intrusos nos limites do território. A presença de ninho pode ser também uma representação espacial mais eficiente do território e reduzir a interferência de co-específicos. É possível que a ausência de substrato e, portanto, a

ausência de delimitação espacial mais evidente, tenha aumentado as interferências de co-específicos no território, aumentando os ataques de alta intensidade no grupo com privação de ninho.

6.2. Indicadores de Gasto Energético

Os indicadores de gasto energético utilizados neste trabalho são comumente usados para peixes. A TCE indica se o animal apresentava reservas de energia suficiente para ganhar peso (Gonçalves-de-Freitas, 1999; Volestad & Quinn, 2003). O IHS indica variação no peso do fígado, sendo que sua redução pode ser devida à depleção dos estoques de glicogênio hepático, indicando maior consumo de energia (Blasco et al., 1992).

Lutas mais intensas são responsáveis por um maior gasto de energia em peixes, (Haller & Wittenberger, 1988), incluindo a tilápia-do-Nilo (Alvarenga & Volpato, 1995). Neste estudo, apesar dos animais privados de construir ninho apresentarem maior frequência de lutas intensas, eles apresentaram menor gasto energético. Provavelmente, as lutas em geral (alta e baixa intensidade), associadas à atividade de construção de ninho, representaram gasto de energia significativo para os machos dominantes que ficaram na presença de substrato. Grantner & Taborsky (1998) avaliaram a performance agonística, os comportamentos de submissão e de escavação em termos de razões metabólicas para o consumo de oxigênio no ciclídeo *Neolamprologus pulcher*, e não encontraram diferenças significativas entre os três comportamentos. Assim, a perda de energia refletida no crescimento e no peso do fígado dos dominantes do grupo COM pode ser devido à duradoura atividade de escavação do ninho acompanhada da emissão de comportamentos agressivos. Por outro lado, o gasto energético com a construção de ninho pode ser o fator de redução da frequência de comportamentos de maior

intensidade agressiva pois, de acordo com Neat et al. (1998), um aumento na taxa metabólica reduz os confrontos em *Tilapia zilli*.

Mesmo que o IGS dos dominantes tenha sido maior no grupo COM, não podemos atribuir os menores valores da TCE e do IHS desse grupo ao aumento das gônadas, pois a alocação de energia para os testículos não é significativa. Esses representam menos de 2 % do peso corporal e, de acordo com Wootton (1998), esse valor de IGS não afeta diretamente o crescimento em peixes.

6.3 Sucesso de Acasalamento

Vários trabalhos com peixes têm mostrado que o sucesso de acasalamento do macho depende da escolha da fêmea (McKaye et al., 1990; Mckaye, 1991; Peterson et al., 1999). No grupo COM, as fêmeas escolheram uma característica comportamental e não morfológica dos machos pois os animais melhores sucedidos na reprodução foram os que apresentaram maior investimento em ninhos. Já no grupo SEM, não foi possível identificar qual fator determinou a escolha da fêmea, pois não foi encontrada diferença em nenhum dos fatores analisados.

Como neste estudo, outros trabalhos relataram que o ninho é um fator determinante para a escolha da fêmea, sendo que as fêmeas preferem machos com ninhos maiores (McKaye et al., 1990; Stauffer et al., 2005). Essa preferência também foi constatada na tilápia-do-Nilo, pois houve correlação positiva do investimento em ninhos com a frequência de visitação das fêmeas. Resultados semelhantes foram encontrados no trabalho realizado por McKaye et al. (1990), com outro ciclídeo, *Cyrtocara eucinostomus*, que constrói ninhos em forma de vulcão, sendo que machos com ninhos altos atraíram mais fêmeas do que machos que apresentavam ninhos mais baixos.

Apesar do ninho atuar como fator de seleção sexual, a presença de ninhos não é essencial para que ocorra reprodução em *O. niloticus*. Os resultados desta pesquisa mostraram que a ausência de ninhos não retardou e nem diminuiu a frequência de desovas. Aparentemente, o ninho seria um ponto crucial na reprodução já que o macho despende parte do seu tempo e de sua energia escavando-o, situação clara que ocorre na natureza. No entanto, a plasticidade comportamental da tilápia-do-Nilo para reprodução em cativeiro e na ausência de alguns elementos ambientais foi demonstrada. Possivelmente a capacidade de reprodução na ausência de ninho está centrada em dois fatores. Primeiro, pelo fato da tilápia-do-Nilo reproduzir em sistema de leque (Mckaye, 1984), que por definição apresenta territórios simbólicos, sem recursos importantes para as fêmeas (Krebs & Davies, 1993; Mckaye, 1991). De fato, os ninhos não são elaborados e os machos defenderam territórios no fundo, mesmo em ausência de substrato. O segundo, pela possibilidade das fêmeas apresentarem-se superestimuladas para reprodução na condição de cativeiro, onde elas percebem (visual e/ou quimicamente) o macho dominante e interagem com ele o tempo todo. De fato, Castro (2004) observou que apenas o estímulo visual do macho (em ausência de contato físico) é suficiente para provocar desova em fêmeas de tilápia-do-Nilo.

Nelson (1995) observou em *Oreochromis mossambicus* que a fêmea escolhe o maior ninho para desova, mas na presença de machos com ninhos de mesmo tamanho ela desovava com mais frequência no ninho do macho maior. No poecílideo *Brachyrhaphis rhabdophora*, o tamanho do corpo também é um fator de seleção sexual e as fêmeas dessa espécie preferem machos maiores (Basolo, 2004). Os resultados desses trabalhos diferem de nossos resultados, provavelmente porque o tamanho do macho foi um fator controlado dentro de cada grupo experimental. A diferença de

tamanho dos machos que se reproduziram com os que não reproduziram pode ter sido muito sutil para que as fêmeas percebessem.

Embora as diferenças de tamanho tenham sido pequenas entre os machos, levantamos a hipótese de que a fêmea poderia avaliar a condição geral do macho. Assim, utilizamos o fator de condição, que relaciona tamanho e peso do animal (Vazzoler, 1996). Esse fator também foi semelhante para os animais que desovaram e não desovaram dentro do grupo COM e SEM. Certamente, assim como o tamanho, os pesos eram semelhantes entre os animais utilizados para os experimento. O fator de condição é usado como indicador de bem estar em peixes (Vazzoler, 1996) e, com a semelhança desse fator entre os peixes que desovaram ou não desovaram dentro de cada grupo, foi possível concluir que todos tinham boas condições para a reprodução.

Ross (1977) observou em *Semotilus atromaculatus* que machos que emitem menor frequência de agressão intensa são os que apresentam maior sucesso de acasalamento. Na tilápia-do-Nilo, a desova sempre ocorre com o animal dominante apesar de existir comportamento oportunista do submisso (Gonçalves-deFreitas & Nishida, 1998). No entanto, o nível de agressividade do macho não é um fator primordial na seleção intersexual nessa espécie.

A frequência e a forma da corte é um fator avaliado pela fêmea em muitas espécies animais como indicador da aptidão reprodutiva do macho (Alcock, 2001). Embora a frequência de corte seja um fator de escolha da fêmea em outras espécies de peixes (Carvalho et al., 2003), esse foi mais um fator que não atuou na seleção sexual para a tilápia-do-Nilo. Apesar disso, não podemos descartar a corte como elemento importante na reprodução após a formação do par, pois os estímulos visuais da corte aceleram o desenvolvimento das gônadas e a desova na tilápia-do-Nilo (Castro, 2004).

6.4. Investimento em Gônadas

O IGS é um indicador que reflete a produção e volume de sêmen em testículos de tilápias (Jalabert & Zohar, 1984). Na tilápia-do-Nilo, o macho dominante apresenta IGS maior que dos submissos, mesmo após ter reproduzido (Gonçalves-de-Freitas, 1999). Isso ocorre porque peixes que defendem território apresentam aumento no volume dos corpos neurais da área pré-óptica do hipotálamo, que é a região que produz hormônios liberadores de gonadotrofinas (Francis et al., 1993). Em consequência, as gônadas se desenvolvem mais rapidamente que nos submissos (não territoriais), que apresentam volume menor dos corpos neuronais da área pré-óptica (Francis et al., 1993).

O resultado obtido entre os machos do grupo COM foi o esperado, pois os dominantes apresentam IGS maior que os submissos. O mesmo não foi verificado para os animais privados da construção de ninho, cujos dominantes apresentaram IGS semelhante ao dos submissos e significativamente menor do que dos dominantes do grupo com substrato. É possível que níveis aumentados de agressividade afetem negativamente o desenvolvimento das gônadas dos dominantes, como observado por Teresa (2005). Esse autor estudou machos de tilápia-do-Nilo submetidos à redução da coluna de água, que causou aumento da agressividade no grupo, além de abolir a diferença de IGS entre dominante e submissos. Alternativamente, o investimento em ninhos pode funcionar como estímulo para desenvolvimento das gônadas dos dominantes.

A tilápia-do-Nilo é uma espécie poligínica que apresenta espermatogênese contínua (Babiker & Ibrahim, 1979), o que permite ao macho acasalar várias vezes numa mesma estação reprodutiva. O sucesso reprodutivo do macho está, portanto, diretamente relacionado com o número de fêmeas que consegue fertilizar. Sendo assim,

mesmo que a desova tenha sido semelhante entre os grupos, os dominantes privados de construir ninho teriam menor prontidão para futuros acasalamentos devido à redução na velocidade do desenvolvimento das gônadas.

Um outro ponto considerável é que machos de *O. niloticus* com gônadas mais desenvolvidas têm altos níveis de testosterona plasmática (Yaron et al., 1983) além da presença da 11-Ketotestosterona, um outro hormônio, que tem sido considerado o maior andrógeno responsável pelo desenvolvimento do testículo em teleósteos (Borg, 1994). Esses hormônio estão associados tanto à reprodução quanto ao aumento da agressividade em peixes teleósteos (Munro & Pitcher, 1983; Ros et al., 2004). Essas informações suportam a conclusão de que o ninho pode ser um regulador da agressividade na tilápia-do-Nilo, pois mesmo com as gônadas mais desenvolvidas, os dominantes do grupo COM mostraram-se menos agressivos que os dominantes do grupo SEM.

6.5 Conclusões Finais

Os animais privados de construir ninho podem exibir semelhante sucesso de acasalamento a animais que podem construir ninho. Porém, a ausência de substrato pode retardar futuras reproduções, já que o IGS dos dominantes foi reduzido nessa condição.

Para fins produtivos, deve ser levado em conta que os animais mantidos em ausência de substrato cresceram mais, porém, lutaram mais intensamente. É importante considerar que o aumento da agressividade pode ser um fator que reduz o bem estar em peixes, uma vez que aumenta o estresse social (Volpato & Fernandes, 1994). O estresse crônico, por sua vez, pode causar supressão do crescimento (Barton et al., 1987),

disfunção reprodutiva (Campbell et al., 1992) e imunossupressão (Pickering & Pottinger, 1989) em peixes.

O ninho, para *Oreochromis niloticus*, é um sítio reprodutivo (Gonçalves-de-Freitas & Nishida, 1998), um fator de seleção sexual, além de poder aumentar a prontidão reprodutiva dos machos e ser um regulador da agressividade durante a fase reprodutiva. Porém, a presença de ninho não é essencial para que a reprodução dessa espécie ocorra. Provavelmente, essa plasticidade no comportamento reprodutivo explica o fato da tilápia-do-Nilo ser uma espécie bem sucedida em uma grande diversidade de ambientes.

- Afonso, L.O.B., Lebout, E.L., 1993. Métodos para a sexagem visual de alevinos de tilápia. Nilótica (*Oreochromis niloticus*). Anais do IV Rio-Grandense de técnicos em Aquicultura. Porto Alegre, RS. 100-03.
- Alcock, J., 2001. Animal behavior. Sinauer associates, Sunderland, MA, pp. 316-358.
- Alvarenga, C.M.D. & Volpato, G.L., 1995. Agonistic profile and metabolism in alevins of the Nile tilapia. *Physiol. Behav.* 57, 75-80.
- Babiker, M.M. & Ibrahim, H., 1979. Studies on the biology of reproduction in the cichlid *Tilapia nilotica* (L.): gonadal maturation and fecundity. *J. Fish Biol.* 14, 437-448.
- Barton, A.B.; Screck, C.B., Barton, L.D., 1987. Effects of chronic cortisol administration and daily acute stress on growth, physiological condition, and stress response in juvenile rainbow trout. *Dis. Aquat. Organ.* 2, 173-185.
- Basolo, A.L., 2004. Variation between and within the sexes in body size preferences. *Anim. Behav.* 68, 75-82.
- Beeching, S.C., 1992. Visual assessment of relative body size in a cichlid fish, the Oscar, *Astronotus ocellatus*. *Ethology*, 90, 177-186.

- Blasco, J., Fernández, J., Gutiérrez, J., 1992. Fasting and refeeding in carp, *Cyprinus carpio* L.: the mobilization of reserves and plasma metabolite and hormone variations. *J. Comp. Physiol. B.* 162, 539-546.
- Borg, B., 1994. Androgens in teleost fishes. *Comp. Biochem. Physiol. C.* 109, 219-245.
- Bruslé, J., Anadon, G.G., 1996. The structure and function of fish liver. In: Munshi, J. S. D., Dutta, M. H. (Eds.), *Fish Morphology-Horizon of New research*. Balkema, Rotterdam, pp. 77-93.
- Campbell, T.L., Pottinger, T.G. & Sumpter, J.P., 1992. Stress reduces the quality of gametes produced by rainbow trout. *Biol. Reprod.* 47, 1140-150.
- Carvalho, N., Carvalho, P., Santos, R.S., 2003. The haremius mating system and mate choice in the wide-eyed flounder, *Bothus podas*. *Environ. Biol. Fish.* 66, 249-258.
- Castro, A.L.S., 2004. Efeitos de estímulos visuais e químicos do sexo oposto na reprodução da tilápia-do-Nilo. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual Paulista. 35 pp.
- Colgan, P., 1993. The motivational basis of fish behaviour. In: Pitcher, T.J. (Ed.), *The behaviour of teleost fishes*. Chapman & hall, London, pp. 31-50.

- Falter, U., 1983. Les comportements agonistiques de *Sarotherodon niloticus* (Pisces, Cichlidae) et al signification évolutive de l'incubation buccale. Bull. Cl. Sci., 69, 566-593.
- Fernandes, M.O., Volpato, G.L., 1993. Heterogeneous growth in the Nile tilapia: Social stress and carbohydrate metabolism. *Physiol. Behav.* 54, 319- 23.
- Francis, R.C.; Soma, K. & Fernald, R.D., 1993. Social regulation of the brain-pituitary-gonadal axis. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 90, 7794-7798.
- Fryer, G., Iles, T.D., 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa. T.F.H. publications, Neptune City, pp. 105-172.
- Giles N., 1984. Implications of parental care of offspring for the anti-predator behaviour of adult male and female three-spined stickbacks, *Gasterosteus aculeatus* L. In: Potts, G.W., Wootton, R.J. (Eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, pp. 275-287.
- Gomez-Laplaza, L.M., Morgan, E., 1993. Social isolation, aggression, and dominance in Attacks in juvenile Angelfish, *Pterophyllum scalare*. *Aggressive Behav.* 19, 213-222.
- Gonçalves, E, Nishida, S.M., 1994. Estratégias reprodutivas e hierarquia de dominância em peixes. *Anais de etologia.* 12, 31-51.

Gonçalves-de-Freitas, E., Nishida, S.M., 1998. Sneaking behavior of the Nile tilapia. Boletim Técnico do CEPTA. 11, 71-79.

Gonçalves-de-Freitas, E., 1999. Investimento reprodutivo e crescimento em machos de tilápia-do-Nilo. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista. 44 pp.

Gozlan, R.E., Flower, C.J., Pinder, A.C., 2003. Reproductive success in male sunbleak, a recent invasive fish species in the U.K. J. Fish Biol. 63, 131-143.

Grantner, A., Taborsky, M., 1998. The metabolic rates associated with resting and with the performance of agonistic, submissive and digging behaviours in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae). J. Comp Physiol. B., 168, 427-433.

Haller, J., Wittenberger, C., 1988. Biochemical energetics of hierarchy formation in *Betta splendens*. Physiol. Behav. 43, 447-450.

Jalabert, B., Zohar, Y., 1984. Reproductive physiology in cichlid fishes, with particular reference to *Tilapia* and *Sarotherodon*. In: Pullin, R.S.V., Lowe-McConnell (Eds.), The Biology and Culture of Tilapia. ICLARM, Manila, pp. 129-139.

Jeroensutasinee, M., Jeroensutasinee, K., 2003. Type of intruder and reproductive phase influence male territorial defence in wild-caught Siamese fighting fish. Behav. Process. 64, 23-39.

Kraak, G.V.D., Chang, J.P., Janz, D.M., 1997. Reproduction. In: Evans, D.H. (Ed.). The

- Physiology of Fishes. Boca Raton: CRC Press, Florida, pp. 465-483.
- Krebs, J.R., Davies, N.B., 1993. An Introduction to Behavioural Ecology. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 175-207.
- Liley, N.R., Stacey, N.E., 1983. Hormones, pheromones, and reproductive behavior in fish. In: Hoar, W.S., Randall, D.J., Donaldson, E.M. (Eds.). Fish Physiology, vol. IXB. Academic Press, Orlando, pp. 1-63.
- Lowe-McConnell, R., 1958. Observation on the biology of *tilapia nilotica* linné in east Africa waters (Pisces: Cichlidae). Rev.Zool.Bot. Afr. 57, 129-170.
- Maynard-Smith, J., Parkeer, G.A., 1976. The logic of asymmetric contest. Anim. Behav. 24, 159-175.
- McBay, L.E., 1961. The biology of the *Tilapia nilotica* Linnaeus. Proceedings of Annual Conference Southeastern Association of Game and fish Commissioners.15, 208-218.
- McKaye, K.R., 1984. Behavioural aspects of cichlid reproductive strategies: Patterns of territoriality and brood defence in Central America substratum spawners and African mouth broods. In: Potts, G.W., Wootton, R.J. (Eds.), Fish Reproduction: Strategies and Tactics. Academic Press, London, pp. 245-273.

- McKaye, K.R., Louda, S. M., Stauffer, J.R., 1990. Bower size and male reproductive success in a cichlid fish lek. *Am. Nat.* 135, 597-612.
- McKaye, K.R., 1991. Sexual selection and the evolution of cichlid fishes of lake Malawi, Africa. In: Keenleyside, M.H.A. (Ed.), *Behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London, pp.241-257.
- McKaye, K.R., Howard, J.H., Stauffer, J.R., Morgan, R.P., Shonhiwa, F, 1993. Sexual selection and genetic-relationships of a sibling species complex of bower building cichlids in lake Malawi, Africa. *Japanese Journal of Ichthyology*. 40, 15-21.
- Munro, A.D., Pitcher, T.J., 1983. Hormones and agonistic behaviour in teleosts. In: Rankin, J. C., Pitcher, T.J., Duggan, R. T., (Eds.). *Control processes in fish physiology*. Croom Helm, London, pp. 155-175.
- Neat, F.C., Taylor, A.C., Huntingford, F.A., 1998. Proximate costs of fighting in male cichlid fish: the role of injuries and energy metabolism. *Anim. Behav.* 55, 875-882.
- Nelson, M.C., 1995. Male size, spawning pit size and female mate choice in a lekking cichlid fish. *Anim. Behav.* 50, 1587-1599.
- Petersson, E., Järvi, T., Olsén, H., Mayer, I., Hedenskog, M., 1999. Male-male competition and female choice brown trout. *Anim. Behav.* 57, 777-783.
- Pickering, A.D., Pottinger, T.G., 1989. Stress responses and disease resistance in

- salmonid fish: effects of chronic elevation of plasma cortisol. *Fish. Physiol. Biochem.* 7, 253-258.
- Ros, A.F.H., Brintjes, R., Santos, R.S., Canario, A.V.M., Oliveira, R.F., 2004. The role of androgens in the trade-off between territorial and parental behavior in the Azorean rock-pool blenny, *Parablennius parvicornis*. *Horm. Behav.* 46, 491-497.
- Ross, M.R., 1977. Aggression as a social mechanism in the creek chub (*Semolilus atromaculatus*). *Copeia.* 2, 393-397.
- Stauffer, J.R., Kellogg, K.A., McKaye, K.R., 2005. Experimental evidence of female choice in lake Malawi cichlids. *Copeia.* 3, 657-660.
- Teresa, F.B., 2005. Redução do nível de água e interação social em machos de tilápia-do-Nilo. Monografia de final de curso de bacharelado. Universidade Estadual Paulista. 21 pp.
- Vazzoller, A. E. A. M., 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e Prática. EDUEM, pp. 3-97.
- Villars, T.A., 1983. Hormones and aggressive behavior in Teleost fishes. In: Svare, B.B., (Ed.), *Hormones and Aggressive Behavior*. Plenum Press, New York, 611 pp.
- Vollestad, L.A., Quinn, T. P., 2003. Trade-off between growth rate and aggression in juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Anim. Behav.* 66, 561-568.

- Volpato, G.L., Frioli, P.M.A., Carrieri, M.P., 1989. Heterogeneous growth in fishes: some new data in the Nile tilapia *Oreochromis niloticus* and a general view about the causal mechanism. *Boletim de Fisiologia Animal*, 13, 7-22.
- Volpato, G.L., Fernandes, M.O., 1994. Social control of growth in fish. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 27, 797-810.
- Volpato, G.L., Barreto, R.E., 2001. Environmental blue light prevents stress in Nile tilapia. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 34, 1041-1045.
- 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.
- Volpato, G.L., Duarte, C.R.A., Luchiari, A.C., 2004. Environmental color affects Nile tilapia reproduction. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 37, 479-483.
- Volpato, G.L., 2004. *Ciência da filosofia à publicação*. Tipomic, Botucatu, pp. 123-141.
- Wendelaar-Bonga, S.E., 1997. The stress response in fish. *Physiol. Rev.* 77, 591-625.
- Wootton, R.J., 1998. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London, pp. 159-195.

Wootton, R.J., 1970. Aggression the early phases of the reproductive cycle of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Anim. Behav.* 18, 740-746.

Yaron, Z., Ilan, Z., Bogolnaya, A., Vermaak, J.F., 1983. Steroid hormones in two tilapia species: *Oreochromis aureus* and *O. niloticus*. *Annal of International Symposium on Tilpapia in Aquaculture*. Israel, pp. 41-42.

Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 663 p.