

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

Estratégia agressiva de matrinxã
***Brycon amazonicus*: conviver quando**
possível, matar quando preciso.

Mônica Serra

Orientador: Prof. Dr. Gilson Luiz Volpato

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do IBB da Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas - Zoologia.

BOTUCATU – SÃO PAULO – BRASIL
FEVEREIRO 2014

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÊC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE - CRB 8/5651

Serra, Mônica.

Estratégia agressiva de matrinxã *Brycon amazonicus* : conviver quando possível, matar quando preciso / Mônica Serra. - Botucatu, 2014

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Gilson Luiz Volpato

Capes: 20404000

1. Peixe - Pesquisa. 2. Brycon. 3. Animais - Comportamento agressivo. 4. Agressividade (Psicologia). 5. Estratégia.

Palavras-chave: Agressividade; Estratégia; Peixes.

*Dedico este trabalho aos meus animais experimentais,
por manterem minha curiosidade sempre viva.*

*“Anoiteça o que anoitecer, coração aberto”
(André Dahmer)*

Agradecimentos

Ao Professor Gilson Volpato, pela confiança ao aceitar me orientar no doutorado e, principalmente, pela oportunidade de aprender com ele ao longo desses quatro anos.

Aos membros da banca de defesa, pelas valiosas contribuições ao trabalho e à minha formação neste momento tão importante.

À minha família, que mesmo a quilômetros de distância nunca deixou de apoiar meu trabalho e estar do meu lado. Meu infinito amor a vocês!

Aos meus amigos do laboratório, pela parceria e ajuda durante todo esse tempo, e em especial à Graziela e Patrícia, pela cumplicidade e companheirismo. Sentirei muita falta de estar todos os dias com esse grupo!

Aos professores de nosso grupo de trabalho, Percília, Helton, Rodrigo e Hoshino, pelos ensinamentos e toda a ajuda que me deram durante o doutorado.

Aos meus amigos, de Botucatu, Jaboticabal e os espalhados por aí... Todo o meu amor aos que me ajudaram a manter a sanidade mesmo quando parecia impossível.

Aos meus parceiros de 4 patas, por seu amor incondicional e por me fazerem feliz só de olhar suas carinhas redondas e peludas.

Sumário

Resumo geral pág. 5

Parte 1 - Uma nova estratégia de luta: como o matrinxã lida com os subordinados
..... pág. 6

Parte 2 - Disponibilidade de espaço modula a estratégia de interação em matrinxã *Brycon amazonicus* pág. 24

Resumo Geral

Os confrontos do peixe matrinxã *Brycon amazonicus* são agressivos e geralmente resultam até mesmo em morte do subordinado. Como é uma espécie bem armada, inicialmente o matrinxã é cauteloso e, com o estabelecimento hierárquico, o dominante progride em ataques até a morte do oponente, mesmo sem este os revidar. Aqui mostramos também que o matrinxã possui alta motivação agressiva mesmo ainda na fase cautelosa da luta. No entanto, esse comportamento agressivo não ocorre sob qualquer contexto. Testamos díades de matrinxãs e observamos que com aumento do espaço disponível os matrinxãs convivem nadando em *schooling*, com pouca ou nenhuma interação agressiva. Já em espaço reduzido, disputam agressivamente a dominância; entretanto, mesmo que tenha sido definido um dominante, se o espaço disponível aumentar os peixes não ocupam territórios distintos, mas nadam juntos sem interação agressiva. Mais ainda, quando nadam em *schooling* a distância entre os peixes da díade é menor do que a distância máxima que deflagra ataques quando os peixes estão em uma arena menor. Ou seja, não é a distância entre os peixes que deflagra a agressividade, e sim o tamanho do espaço físico disponível ao redor. Portanto, o matrinxã modula sua estratégia de interação com coespecíficos de acordo com o espaço disponível, que provavelmente sinaliza a disponibilidade de recursos para a espécie dado seu habitat natural. No rio Amazonas, os regimes de cheia e seca formam lagoas temporárias, onde os peixes podem ficar restritos. Nesse ambiente de recursos escassos, eliminar o competidor é uma boa estratégia, e características intrínsecas da espécie dão a ela ferramentas que justificam esse tipo de estratégia. Já quando há espaço e recursos disponíveis permanecer em grupo, sem disputas agressivas, favorece a proteção dos matrinxãs contra predadores.

Parte 1

**Uma nova estratégia de luta: como o
matrinxã lida com os subordinados.**

RESUMO

As lutas no peixe matrinxã *Brycon amazonicus* são agressivas e geralmente resultam até mesmo em morte do subordinado. Como é uma espécie armada com várias fileiras de dentes, inicialmente o matrinxã é cauteloso e, com o estabelecimento hierárquico, o dominante progride em ataques até a morte do oponente, mesmo sem este os revidar. Aqui mostramos também que mesmo na fase cautelosa da luta o matrinxã possui alta motivação agressiva. Essa estratégia peculiar pode estar relacionada ao ambiente onde a espécie vive. No rio Amazonas, os regimes de cheia e seca formam lagoas temporárias, onde os peixes podem ficar restritos. Nesse ambiente de recursos escassos, eliminar o competidor é uma boa estratégia, e características intrínsecas da espécie dão a ela ferramentas que justificam esse tipo de estratégia.

Palavras-chave: agressão, confrontos, dominância, estratégia de luta, interação agonística, matrinxã, peixes, tomada de decisão.

INTRODUÇÃO

A vantagem de vencer um confronto é bastante clara. Além do acesso prioritário a recursos, os indivíduos dominantes têm maior sucesso reprodutivo (Ang e Manica, 2010). No entanto, a disponibilidade e valor dos recursos podem modular a forma como os animais os disputam e interagem (Elias *et al.*, 2010; Arnott e Elwood, 2009; Clement *et al.*, 2005). Outro fator que pode influenciar essa interação é a agressividade do indivíduo, que independe tanto do valor do recurso quanto de características como tamanho, armamento e agilidade (Barlow *et al.*, 1986). Assim, uma espécie pode ser mais agressiva como parte de sua personalidade (Sanches *et al.*, 2012) e esse traço pode influenciar a dinâmica das lutas entre os animais.

Apesar das vantagens da agressividade para se obter um recurso, táticas de “guerra total” onde todos os indivíduos da população disputam ferozmente entre si dificilmente ocorrerem na natureza (Maynard Smith e Price, 1973). Confrontos escalados, *i.e.*, progressivamente em direção a níveis mais agressivos de interação agonística, requerem dos animais grande esforço fisiológico e energético (Haller e Wittenberger, 1988). Como o custo da luta é alto, as injúrias decorrentes diminuem a compensação do recurso conquistado (Ridley, 1995). Assim, táticas agressivas que permitam melhor avaliação do balanço entre benefícios e custos são favorecidas evolutivamente (Maynard Smith e Parker, 1976).

Nesse cenário, vemos que os animais apresentam diferentes estratégias de interação agressiva intraespecífica que resultam em diferentes valores adaptativos. Uma estratégia é a disputa por ritualizações, que não envolvem contato direto entre os oponentes e, portanto, são menos custosas para os contendores (Maynard Smith e Price, 1973). Mas há espécies em que as disputas envolvem ataques vigorosos, ocasionando lesões corporais nos oponentes (Maynard Smith e Parker, 1976). Em geral, disputas por recursos de maior valor ou entre oponentes com habilidades (morfológicas ou comportamentais) muito similares entre si convergem para lutas escaladas que podem resultar em sérias injúrias (Maynard Smith e Parker, 1976). Já em espécies armadas (*e.g.*, com garras e dentes capazes de causar injúrias), a interação é mais ritualizada por meio de exhibições e ameaças, o que garante menor risco de injúrias (Enquist e Leimar, 1990; Goodenough *et al.*, 1993). Além disso, diversas espécies formam hierarquias de dominância (existência de dominantes e subordinados) que diminui a frequência de confrontos subsequentes (Huntingford e Chellappa, 2006). Lutas violentas são raras entre os animais e, geralmente, restritas a disputas por recursos de alto valor. Por exemplo, em situações em que a probabilidade de vir a se reproduzir no futuro é muito pequena para os perdedores da disputa, as lutas podem ser conduzidas até a morte de um dos oponentes, pois o perdedor se esforçará

para inverter o resultado da disputa (Grafen, 1987). Esse tipo de confronto fatal é mais observado em artrópodes e em vertebrados sua ocorrência é rara (para revisão ver Enquist e Leimar, 1990).

Uma vez que confrontos injuriantes ou fatais em vertebrados são raros, o matrinxã *Brycon amazonicus* é uma espécie de peixe que chama atenção pois é agressivo e suas lutas muitas vezes resultam em injúrias severas. Em condições laboratoriais, os dominantes desferem grande número de ataques contra os subordinados, por longos períodos (Ferraz e Gomes, 2009; Wolkers *et al.*, 2014). Por ser uma espécie armada, com duas fileiras de dentes na maxila inferior e três a quatro fileiras na maxila superior (Howes, 1982; Santos *et al.*, 2006), seria de se esperar que matrinxãs lutassem ritualizadamente na disputa pela dominância. Entretanto, não é o que observamos em laboratório, pois frequentemente confrontos na espécie resultam na morte de um dos peixes. Essa discrepância levanta a questão do porquê agressividade do matrinxã. Além disso, essas observações sugerem que sua estratégia de confronto não siga os padrões convencionais descritos acima. Assim, neste estudo descrevemos a progressão do comportamento agressivo e a motivação agressiva em díades de matrinxã, detectando uma nova estratégia agressiva, a qual pôde ser interpretada coerentemente com o hábito de vida dessa espécie na natureza.

MATERIAL E MÉTODOS & RESULTADOS

Para caracterizar o perfil agressivo, investigamos díades de matrinxã, nas quais descrevemos, num primeiro estudo, a motivação agressiva e, num segundo, a progressão dos confrontos. Com isso, identificamos a estratégia de agressão intraespecífica do matrinxã. Para fins de referencial, descrevemos também esses comportamentos em dois ciclídeos, a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*; experimento 1) e a tilápia (*Tilapia rendalli*; experimento 2), ambos modelos de peixe territorial (Giaquinto e Volpato, 1997; Torrezani *et al.*, 2013).

Todos os juvenis foram adquiridos de piscicultura comercial e foram mantidos por no mínimo 30 dias antes dos experimentos em caixas de estoque espécie-específicas (1000 L; ~ 1 peixe/5 L), sendo alimentados uma vez ao dia no período da manhã (5% peso corporal; ração comercial com 32% de proteína bruta). Mantivemos a aeração e a temperatura controladas (~26°C), com fotoperíodo das 06:00 h às 18:00 h.

Em ambos experimentos, a normalidade dos dados foi testada por Kolmogorov-Smirnov e a homocedasticidade pelo teste de Levene. Quando normais e homocedásticos, os dados foram analisados utilizando testes paramétricos; testes não-paramétricos correspondentes

foram utilizados quando não foi possível normalizar os dados. Como não há teste estatístico não paramétrico equivalente à Anova de duas vias com medidas repetidas, quando necessário (ameaça de matrinxãs e tilápias) os dados foram transformados em $\log_{10}$ para alcançar normalidade. O teste estatístico utilizado em cada análise está descrito nos resultados e os níveis críticos de significância foram determinados para $\alpha = 0,05$.

Todos os procedimentos foram feitos de acordo com os princípios éticos adotados pelo Colégio Brasileiro de Experimentação Animal - COBEA. Ambos os experimentos foram aprovados pelo Comitê de Ética para Experimentação Animal do Instituto de Biociências de Botucatu-SP, protocolo número 256.

Experimento 1: Motivação agressiva em matrinxã - Material e Métodos

Neste experimento medimos a motivação agressiva de matrinxãs e de tilápias-do-Nilo pelo método de *startle* (Arnott e Elwood, 2009). Peixes de mesmo peso (diferença média entre os peixes do par: matrinxã $0,28 \text{ g} \pm 0,21 \text{ g}$, tilápia-do-Nilo $0,30 \text{ g} \pm 0,11 \text{ g}$) foram usados para formar cada par intraespecífico (16 pares para cada espécie); os peixes de cada par provinham de diferentes caixas de estoque no biotério para evitar efeito de hierarquia prévia (Giaquinto e Volpato, 2007). Os pares eram formados em arena neutra (aquário onde nenhum dos peixes havia sido mantido antes do teste), isoladas fisicamente entre os peixes e sem recurso de alto valor, o que permitia avaliar a agressão intrínseca dos animais. Colocamos cada peixe do par em aquários separados e adjacentes, permitindo a interação agonística entre eles apenas pela visualização através do vidro do aquário (Fig. 1). Após 5 min de interação, introduzíamos abruptamente num dos aquários (peixe foco) um objeto (método de *startle*) [bola de vidro de 2 cm de diâmetro], enquanto o seu oponente permanecia sem essa perturbação. Então, registrávamos a latência de retorno do peixe foco à luta após a interrupção pela queda da bola de vidro. Essa latência indica inversamente a motivação agressiva dos peixes (Elwood *et al.*, 1998; Arnott e Elwood, 2009). Também registramos o número de mordidas, investidas e tempo de ameaça dos peixes antes do *startle* para avaliação de suas relações com a motivação agressiva.

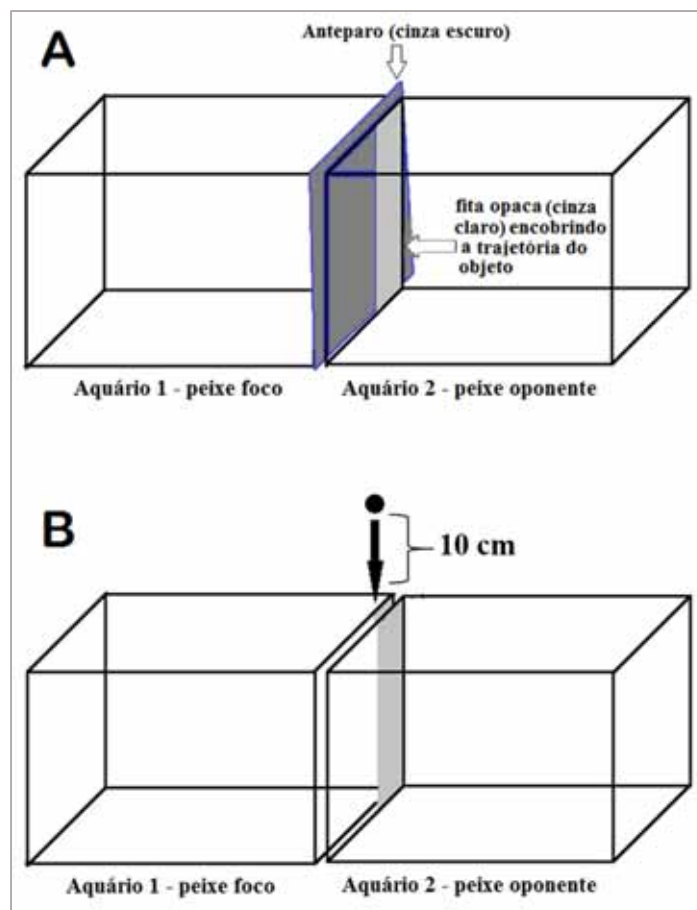


Figura 1. Aquários experimentais para o teste de motivação agressiva. O peixe foco foi inserido no aquário 1, e o peixe oponente no aquário 2, com um anteparo opaco entre eles (A). Após 10 minutos de aclimação, o anteparo foi removido, permitindo a interação agonística entre os animais, e cinco minutos após o início da luta um objeto (bola de vidro) foi derrubado no aquário do peixe foco (B) de uma altura de 10 cm em relação à linha da água.

No período da manhã, os matrinxãs e as tilápias-do-Nilo foram capturadas das caixas de estoque; após anestesiadas (~2 min em benzocaína – 80 mg L⁻¹ de água) e medidas, esses indivíduos foram isolados em aquários de vidro (4,5 L) durante 3 dias sob as mesmas condições gerais de manutenção das caixas de estoque. Na manhã do quarto dia os peixes foram aleatoriamente transferidos para aquários de 16 L, sendo os pares separados por um anteparo que impedia a visão do aquário ao lado onde estava seu oponente (Fig. 1A).

Após 10 min de aclimação, o anteparo entre os dois aquários teste foi retirado (Fig. 1B) e, 5 min após o início da interação entre na díade, a bola de vidro foi abruptamente introduzido no aquário do peixe foco (Fig. 1B), sempre enquanto o peixe foco estava com a cabeça voltada para o oponente no aquário ao lado. O trajeto da bola passava por uma faixa opaca, o que impedia o oponente do peixe foco de ver o estímulo; havia um recipiente de plástico no fundo do aquário, onde a bola caía, o que preveniu que houvesse vibração quando a bola de vidro atingia o fundo do aquário, o que poderia ter sido percebido pelo peixe oponente.

Avaliamos a motivação agressiva em 16 díades de matrinxã e 14 díades de tilápia-do-Nilo (o desbalanceamento entre as espécies ocorreu porque 2 díades de tilápia não interagiram com confrontos após a retirada do anteparo e foram descartadas). O peso dos peixes foi similar entre as espécies: matrinxã: 5,97 g $\pm$ 1,17 g; tilápia-do-Nilo: 5,97 g $\pm$ 1,26 g; teste t, P = 0,985.

Toda a interação entre os peixes foi filmada para análise posterior. Adaptamos o etograma de matrinxãs de Wolkers *et al.* (2012) e o de tilápias-do-Nilo de Giaquinto e Volpato (1997). Contabilizamos mordidas toda vez que o peixe abocanhava efetivamente o vidro na direção do oponente (no outro aquário); uma investida era contabilizada sempre que o peixe nadava rapidamente na direção do lado do aquário onde o oponente estava visível, se deslocando ao menos a distância de um corpo. Contabilizamos também ameaças quando eram feitas exhibições, tanto frontais quanto laterais, no campo de visão do oponente. A latência de retorno à luta foi cronometrada até que algum dos componentes agressivos citados acima fosse deflagrado pelo peixe foco.

Experimento 1: Motivação agressiva em matrinxã - Resultados

Não houve diferença no comportamento de peixes foco e oponente nem em matrinxãs, nem em tilápias-do-Nilo antes do *startle* (mordida, teste t: matrinxã t = 0,392, P = 0,698, GL = 30, tilápia t = -0,223, P = 0,825, GL = 26; investida, Mann-Whitney: matrinxã U = 145,5, P = 0,449, GL = 30, tilápia U = 90,0, P = 0,521, GL = 26; ameaça, Mann-Whitney: matrinxã U = 130,0, P = 0,955, GL = 30, tilápia U = 79,0, P = 0,203, GL = 26), ou seja, os resultados não foram influenciados por diferença na agressividade entre peixes foco e oponente. Antes do *startle* matrinxãs ameaçaram mais enquanto tilápias morderam mais (Tabela 1). No teste *startle*, os matrinxãs apresentaram maior motivação agressiva que as tilápias-do-Nilo (Fig. 2).

Tabela 1. Perfil de confrontos antes da interrupção da interação pela introdução de estímulo brusco (método de *startle*).

Tipo de confronto	Matrinxã	Tilápia
Mordida (média $\pm$ DP)	43,2 $\pm$ 30,5*	75,7 $\pm$ 38,6
Ameaça (mediana)	Mediana = 10,2 [0,8 – 35,3] Q _{25%} = 2,7 Q _{75%} = 16,6 *	Mediana = 0,0 [0,0 – 2,9] Q _{25%} = 0,0 Q _{75%} = 1,9

[] = amplitude; Q = quartil. Asterisco indica diferença entre espécies. Mordida: teste t, t = -2,57, P = 0,016, GL = 28; ameaça: Mann-Whitney, U = 211,00, P < 0,001, GL = 28.

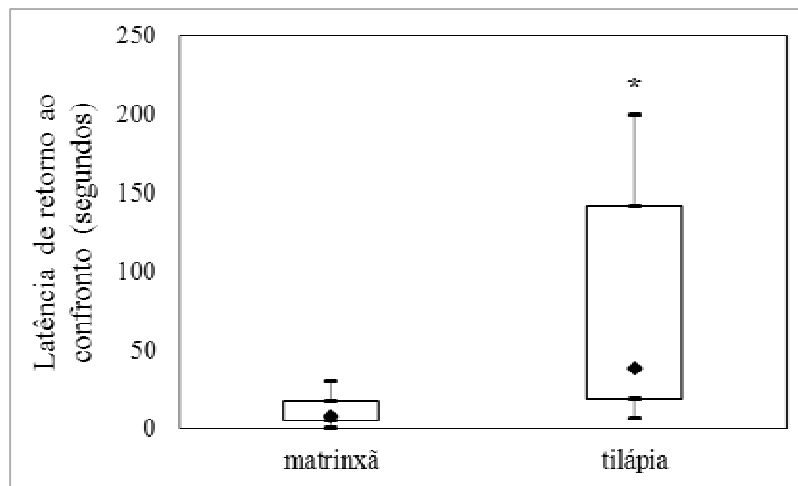


Figura 2. Box plot da latência para retorno à luta após interrupção entre matrinxãs e tilápias. O ponto (losango) indica a mediana. Asterisco indica diferença entre espécies: Mann-Whitney, $U = 28,00$, $P < 0,001$, $GL = 28$.

Experimento 2: Progressão dos confrontos intraespecíficos no matrinxã - Material e Métodos

Avaliamos a estratégia de confronto de matrinxãs, comparando com a estratégia utilizada pelo ciclídeo tilápia. Para isso, pareamos os peixes de uma mesma espécie em territórios neutros, filmando seus comportamentos durante 90 min, o que possibilitava o registro das interações durante o estabelecimento hierárquico na dupla e após esse estabelecimento. Nas análises das filmagens computamos, para períodos consecutivos de 10 min, a latência para o início do confronto, duração do confronto, o número de mordidas, número de investidas e tempo de exibição de ameaça.

Matrinxãs e tilápias das caixas de estoque foram capturadas no período da manhã e medidas após anestesia [~ 2 min em benzocaína (80 mg L^{-1} de água)] para a formação de pares intraespecíficos de mesmo tamanho (diferença média entre os peixes de cada par: matrinxã $0,08 \text{ cm} \pm 0,06 \text{ cm}$, tilápia $0,1 \text{ cm} \pm 0,07 \text{ cm}$). Em seguida, esses animais foram isolados em aquários de vidro (4,5 L) durante 3 dias sob as mesmas condições gerais de manutenção. Na manhã do quarto dia, os peixes foram aleatoriamente pareados em arena neutra (aquário de vidro; 16 L), mas provindos de diferentes caixas de estoque no biotério para evitar efeito de hierarquia prévia (Giaquinto e Volpato, 2007). Foram constituídos 13 pares de cada espécie. Não houve diferença no peso entre as espécies: matrinxã = $6,2 \text{ g} \pm 0,7 \text{ g}$; tilápia = $7,0 \text{ g} \pm 0,4 \text{ g}$; teste t, $P = 0,26$.

Apesar da intenção de acompanharmos as interações agressivas ao longo do dia, como vimos que os ataques causavam injúrias sérias ao peixe subordinado em pares de matrinxã, reduzimos o tempo de exposição dos peixes para 90 min. Para acompanhamento do

comportamento individual nas díades, fizemos um pequeno corte (após anestesia) na nadadeira caudal dos peixes para diferenciá-los nas observações. Utilizamos etograma de matrinxã adaptado de Wolkers *et al.* (2012) e o de tilápia adaptado de Torrezani *et al.* (2013), padronizando a classificação dos comportamentos de forma a podermos comparar as respostas entre as duas espécies. Toda exibição sem contato físico (em tilápias, exibições laterais em que os peixes não se encostassem; em matrinxãs, ondulações e abertura de opérculo também sem contato entre os peixes) foi contabilizada como “ameaça”; todo “confronto bucal” em tilápias foi contabilizada como uma mordida, uma vez que matrinxãs não apresentam “luta bucal”, mas apenas mordidas. Consideramos que havia sido definido um dominante quando um dos peixes deixava de revidar os ataques do outro.

Experimento 2: Progressão dos confrontos intraespecíficos no matrinxã - Resultados

Após 30 min de interação, ocorreu um aumento no número de mordidas e investidas dos matrinxãs dominantes, que se manteve até o final da observação (Fig. 3); essa escalada nesses componentes agressivos ocorreu após a definição da dominância, que ocorreu em $1070,92 \text{ s} \pm 529,24 \text{ s}$ após início do pareamento. Nos primeiros 20 min de confronto foi observado um maior número de mordidas e investidas por parte dos dominantes de matrinxã (Fig. 3). A maioria dos matrinxãs que iniciou o confronto perdeu a disputa (69,23%, teste de Goodman, $G_{\text{calculado}} = 2,12 > G_{\text{crítico}} = 1,96$). Mas não houve correlação entre o comportamento do subordinado antes da definição da dominância e o número de mordidas do dominante após a definição hierárquica (mordida do subordinado antes da definição x mordida dominante depois da definição: $\rho = 0,137$, $P = 0,643$, $GL = 12$; ameaça do subordinado antes da definição x mordida dominante depois da definição: $\rho = -0,044$, $P = 0,878$, $GL = 12$; teste de correlação de Spearman).

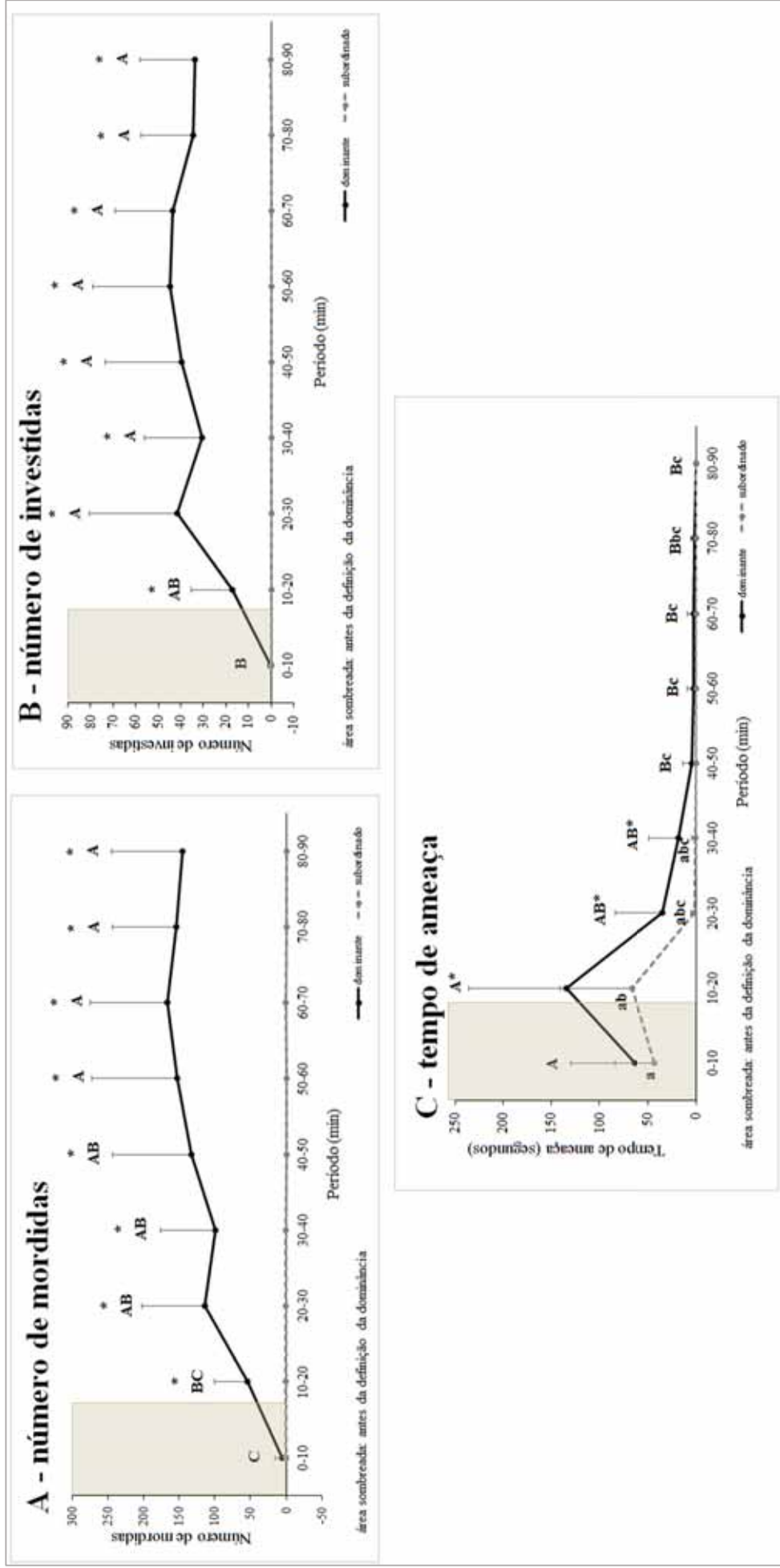


Figura 3. Progressão da interação agonística em pares de matrinxã. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença nas frequências ao longo do tempo de dominantes; letras minúsculas diferentes indicam diferença nas frequências ao longo do tempo de subordinados; asterisco indica diferença entre os *status* sociais no respectivo período. Análise de cada *status* social ao longo do tempo (dominante/subordinado x tempo): Anova de uma via com medidas repetidas, pós teste Tukey. Comparação entre os *status* sociais ao longo do tempo (*status* x tempo): Anova de duas vias com medidas repetidas, pós teste Tukey. Valores médios $\pm$ DP; as frequências médias dos subordinados não variaram ao longo do tempo em A e B. Em A: dominantes x tempo $F = 7,34$, $P < 0,001$, $GL = 24$; subordinados x tempo $F = 2,50$, $P = 0,016$ sem diferença no pós teste, $GL = 24$ (valores > 0 nos períodos 0-10 e 10-20 min); *status* social x tempo $F = 9,99$, $P < 0,001$, $GL = 24$. Em B: dominantes x tempo $F = 5,87$, $P < 0,001$, $GL = 24$; subordinados x tempo $F = 1,00$, $P = 0,441$, $GL = 24$ (valores $= 0$ nos períodos 0-10 a 70-80 min); *status* social x tempo $F = 3,42$, $P = 0,001$, $GL = 24$. Em C: dominantes x tempo $F = 14,05$, $P < 0,001$, $GL = 24$; subordinados x tempo $F = 10,56$, $P < 0,001$, $GL = 24$; *status* social x tempo $F = 2,48$, $P = 0,014$, $GL = 24$.

Após 20 min de interação, as tilápias dominantes morderam mais do que os subordinados e o número de mordidas dos subordinados decaiu, padrão mantido até o fim do confronto (Fig. 4). Essa escalada no número de mordidas de dominantes e subordinados ocorreu ainda durante a disputa da dominância, que se definiu em $1326,77 \text{ s} \pm 551,60 \text{ s}$ após início do pareamento. A maioria das tilápias que iniciou a luta venceu (76,92%, $G_{\text{calculado}} = 3,26 > G_{\text{crítico}} = 1,96$). Não houve correlação entre o comportamento do subordinado antes da definição da dominância e o número de mordidas do dominante após a definição em tilápias (mordida do subordinado antes da definição x mordida dominante depois da definição: $\rho = -0,262$, $P = 0,372$; ameaça do subordinado antes da definição x mordida dominante depois da definição: $\rho = -0,401$, $P = 0,166$; teste de correlação de Spearman).

Antes da definição da dominância, os matrinxãs ameaçaram mais e as tilápias morderam mais seus oponentes (Fig. 5). No entanto, após a definição, os matrinxãs dominantes aumentaram a frequência de mordidas, passando a morder mais o subordinado do que as tilápias dominantes, cuja frequência de mordidas diminuiu após a definição (Fig. 5A). As tilápias dominantes deflagraram, em média, $121,54 \pm 121,41$ mordidas para vencer a disputa, um valor maior do que no caso dos matrinxãs, que deram $16,0 \pm 19,28$ mordidas (teste t, $t = -3,095$, $P = 0,005$, $GL = 24$). Os matrinxãs e as tilápias tiveram latência similar para início dos confrontos (matrinxã: $297,59 \text{ s} \pm 134,00 \text{ s}$; tilápia: $326,94 \text{ s} \pm 289,02 \text{ s}$; teste t, $t = 0,359$, $P = 0,723$, $GL = 24$), tempo para definição da dominância (teste t, $t = -1,207$, $P = 0,239$, $GL = 24$) e duração do confronto antes da definição hierárquica (matrinxã: $767,87 \text{ s} \pm 532,01 \text{ s}$; tilápia: $999,83 \text{ s} \pm 503,02 \text{ s}$; teste t, $t = -1,143$, $P = 0,264$, $GL = 24$).

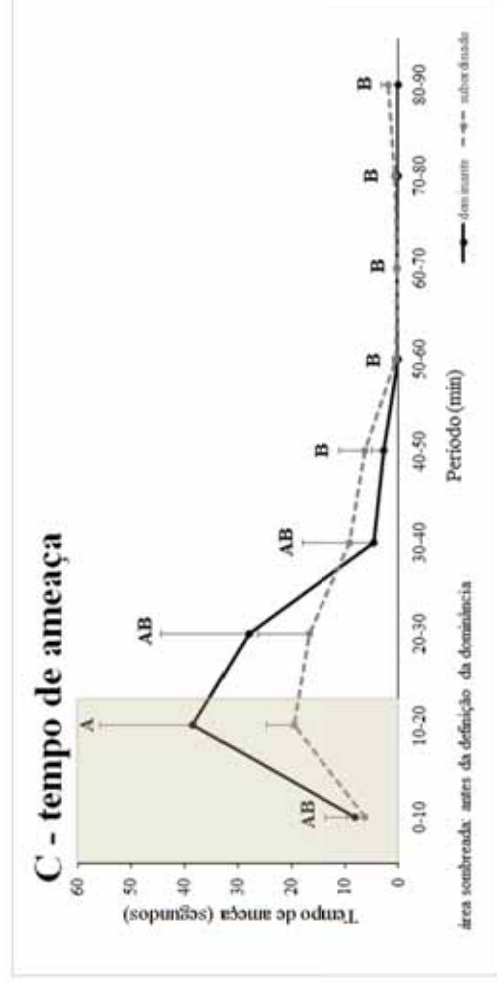
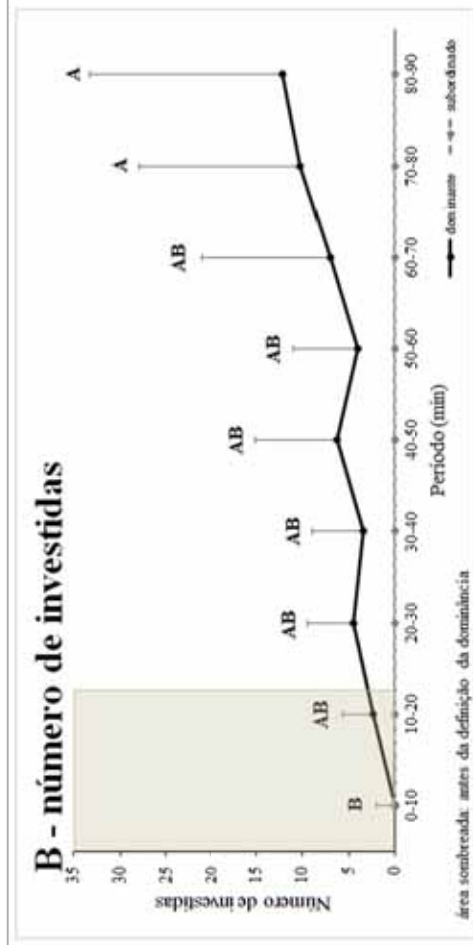
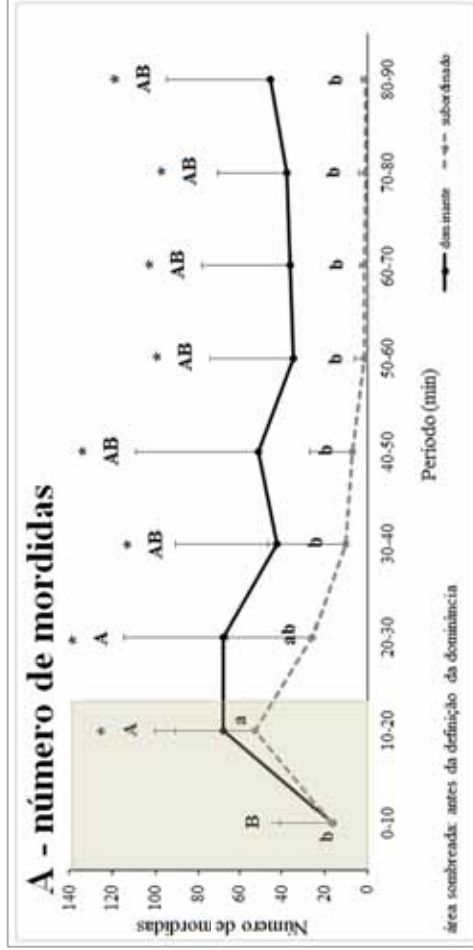


Figura 4. Progressão da interação agonística em pares de tilápia. Letras maiúsculas diferentes indicam diferenças nas frequências ao longo do tempo de dominantes; letras minúsculas diferentes indicam diferenças nas frequências ao longo do tempo de subordinados; asterisco indica diferença entre os *status* sociais no respectivo período. Análise de cada *status* social ao longo do tempo (dominante/subordinado x tempo): Anova de uma via com medidas repetidas, pós teste Tukey. Comparação entre os *status* sociais ao longo do tempo em (*status* x tempo): Anova de duas vias com medidas repetidas, pós teste Tukey. Valores médios + DP; as frequências médias dos subordinados não variaram ao longo do tempo em B e C. Em A: dominantes x tempo $F = 2,31$, $P = 0,002$, $GL = 24$; subordinados x tempo $F = 3,62$, $P < 0,001$, $GL = 24$; *status* social x tempo $F = 6,59$, $P < 0,001$, $GL = 24$. Em B: dominantes x tempo $F = 2,98$, $P = 0,004$, $GL = 24$; subordinados x tempo $F = 2,18$, $P = 0,42$, $GL = 24$ (valor > 0 apenas no período 0-10 min, sem diferença no pós teste); *status* social x tempo $F = 1,71$, $P = 0,25$, $GL = 24$; subordinados x tempo $F = 3,34$, $P = 0,001$, $GL = 24$; dominantes x tempo $F = 0,72$, $P = 0,638$, $GL = 24$.

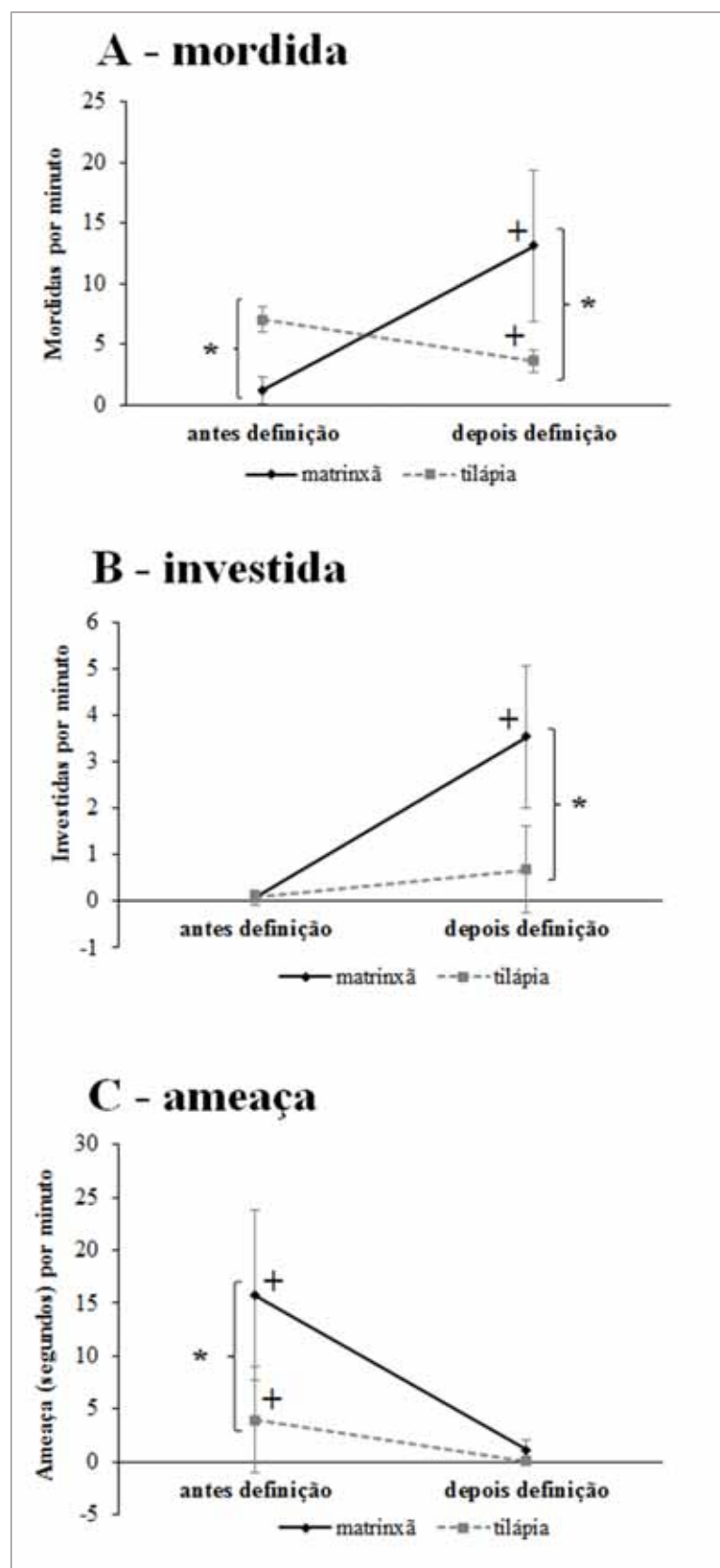


Figura 5. Interação agonística de matrinxãs dominantes e tilápias dominantes antes e depois da definição hierárquica. Cruz (+) indica diferença na espécie entre os períodos; asterisco indica diferença entre as espécies no respectivo período; valores em média $\pm$ DP. Anova de duas vias com medidas repetidas, pós teste utilizado foi Tukey. Em A, $F = 45,26$, $P < 0,001$, $GL = 24$; em B, $F = 32,58$, $P < 0,001$, $GL = 24$; em C, $F = 16,40$, $P < 0,001$, $GL = 24$.

DISCUSSÃO

Aqui demonstramos que o matrinxã é uma espécie com alta motivação agressiva e que representa uma estratégia de luta intraespecífica diferente, que muda após a definição. Ao contrário do padrão clássico no qual a definição hierárquica substitui as lutas agressivas por ritualizações, no matrinxã a percepção da vitória deflagra uma sequência de ataques (não revidados pelo oponente) em direção à eliminação do oponente. Este fato inusitado pode ser entendido pela constituição morfológica do matrinxã e de peculiaridades em seu habitat natural, numa situação de minimização de riscos.

No primeiro experimento vimos que o matrinxã possui alta motivação agressiva (Fig. 2). O teste de motivação agressiva por meio de um *startle* (susto) distingue a relação entre continuar lutando ou desviar a atenção para o estímulo súbito (que poderia ser um predador) (Arnott e Elwood, 2009). Quando esse desvio da luta para o estímulo súbito é mínimo, o animal revela alta motivação agressiva. Assim, alguns exemplares de matrinxã chegaram ao extremo de latência de retorno à luta após o *startle* de 1 s; isso significa que o peixe não investigou a causa do distúrbio, continuando focado na disputa pela dominância.

A motivação agressiva do matrinxã é alta não apenas comparada com a tilápia-do-Nilo, mas também em relação a outros ciclídeos: aqui o matrinxã apresentou motivação agressiva cerca de 10 vezes maior que a relatada para ciclídeo convicto (Arnott e Elwood, 2010) e ciclídeo daffodil (Reddon *et al.*, 2013). Isso mostra uma característica intrínseca do matrinxã para agressão. De fato, a análise do comportamento dos peixes foco antes do *startle* mostrou o mesmo padrão do Experimento 2, com matrinxãs mordendo menos e ameaçando mais do que as tilápias (Tabela 1). Assim, mesmo na fase de luta cautelosa, a motivação agressiva do matrinxã maior a que da tilápia.

No início do pareamento, o matrinxã disputou a dominância de forma cautelosa, exibindo mais ameaças e raramente mordendo o oponente. O baixo número de mordidas e maior frequência de ameaças nessa fase sugere uma ação de cautela. Ela se confirma ainda mais quando vemos que o matrinxã é uma espécie bem armada (possui dentes multicuspidados dispostos em duas fileiras na maxila inferior e de três a quatro fileiras na maxila superior; Howes, 1982; Santos *et al.*, 2006). O padrão nas espécies bem armadas é mais a ritualização do que o confronto escalado, pois o custo (em injúrias) de confrontos violentos diminui o valor do recurso obtido (Goodenough *et al.*, 1993). Comparado à tilápia, antes da definição hierárquica o matrinxã mordeu o oponente, em média, sete vezes menos (Fig. 5A) e exibiu mais ameaças (Fig. 5C).

Outro ponto discordante do matrinxã em relação ao padrão da tilápia é que quem iniciou o confronto geralmente perdeu a dominância. A explicação usual é que o início do confronto decorre da avaliação de se poder ser o dominante (Martin *et al.*, 1997). No caso do matrinxã vemos que outro motivador pode ocorrer; possivelmente, uma tentativa de intimidação ante a percepção da possibilidade de perda para o oponente.

A maior discordância, no entanto, é o aumento da agressividade não no decorrer da luta (escalada), mas apenas após a definição hierárquica; a escalada com grande possibilidade de morte do oponente. Após a definição da dominância, sua estratégia passou de cautela para luta altamente agressiva levando a lesões corporais no oponente, que não revidava. Ou seja, mecanismos naturais de inibição da agressão comuns no estabelecimento hierárquico não ocorrem no matrinxã. Depois que o oponente se submeteu e não mais revidou os ataques, o matrinxã aumentou em 12 vezes a frequência de mordidas, atacando e investindo contra o subordinado agressivamente (Fig. 5A). Essa agressividade não teve relação com a habilidade em lutar do indivíduo que perdeu a luta, uma vez que não houve correlação entre o comportamento do subordinado durante a disputa da dominância e o comportamento do dominante após a definição em matrinxãs. Em outras espécies essa escalada na agressividade, quando ocorre, é observada ainda durante a disputa da dominância, quando ambos os oponentes estão motivados a vencer e não possuem assimetrias claras (Maynard Smith e Parker, 1976), como vimos na tilápia (Fig. 4A).

Mudanças de estratégia podem ocorrer ainda durante a disputa da dominância, o que se denomina estratégia condicionada (Goodenough *et al.*, 1993), onde os oponentes adequam seu comportamento durante o andamento da luta. No entanto, a mudança de estratégia no matrinxã ocorre após a disputa da dominância, quando a vitória já está estabelecida (Fig 3 e 5). Nesse caso, a presença visual do matrinxã perdedor pode ter sido um elemento contínuo estimulador dos ataques do dominante. De fato, diferentemente de outras espécies (*e.g.* tilápia-do-Nilo, Giaquinto e Volpato, 1997; salmão-do-Atlântico *Salmo salar* O'Connor *et al.*, 1999), o matrinxã subordinado não apresenta nenhuma alteração postural ou de coloração aparente, o que poderia sinalizar apaziguamento para o dominante (Goodenough *et al.*, 1993). Como o matrinxã possui alta motivação agressiva e armamento, caso o subordinado não consiga fugir o resultado seria uma estratégia de eliminação do oponente.

A ausência de fuga, embora um artefato de laboratório neste estudo, foi uma estratégia que mostrou a motivação intrínseca agressiva do matrinxã e a ausência de um componente do subordinado para frear a agressão, exceto pela saída do alcance do dominante. Essa constatação pode ser entendida considerando hábitos naturais do matrinxã.

O matrinxã vive na região amazônica, onde os regimes de cheia e seca são bem delimitados no ano. Nesse regime, o escoamento de água no período de seca forma lagoas temporárias, que podem aprisionar peixes. De fato, larvas e juvenis de matrinxã são frequentemente encontrados na área de floresta alagada e nessas lagoas (Leite e Araújo-Lima, 2002); a permanência nesse hábitat pode condicionar mecanismos específicos de sobrevivência. Nessas condições, os recursos do ambiente passam a ser bastante escassos, onde a eliminação de concorrentes tem alto valor adaptativo. Embora outras estratégias possam ocorrer, o fato do matrinxã ter alta motivação agressiva e armamentos condizentes faz com que a evolução da estratégia aqui descrita tenha sido possível no matrinxã. Isso é confirmado tanto pela luta desenfreada até a possibilidade de morte do oponente, quanto pelo fato do matrinxã ser espécie onívora com tendência à herbivoria (Pizango-Paima *et al.*, 2001). Ou seja, a morte do oponente parece menos ligada ao canibalismo (o oponente é o recurso alimentar) do que à posse dos recursos que o oponente poderia deter. Dada a ausência de dados sobre a ecologia e a interação de matrinxãs nas populações em ambiente natural, são necessários mais estudos para elucidar se esse aumento da agressividade apenas após a definição hierárquica é realmente uma estratégia ligada aos fatores ambientais onde a espécie evoluiu.

REFERÊNCIAS

- Ang, T. Z.; Manica, A. Benefits and costs of dominance in the angelfish *Centropyge bicolor*. **Ethology** 116, 855–865, 2010.
- Arnott, G.; Elwood, R. W. Gender differences in aggressive behaviour in convict cichlids. **Animal Behaviour** 78, 1221–1227, 2009.
- Arnott, G.; Elwood, R. W. Startle durations reveal visual assessment abilities during contests between convict cichlids. **Behavioural Processes** 84, 750–756, 2010.
- Barlow, G.W.; Rogers, W.; Fraley, N. Do Midas cichlids win through prowess or daring? It depends. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 19, 1–8, 1986.
- Clement, T. S.; Parikh, V.; Schruppf, M.; Fernald, R. D. Behavioral coping strategies in a cichlid fish: the role of social status and acute stress response in direct and displaced aggression. **Hormones and Behavior** 47, 336– 342, 2005.
- Elias, D. O.; Botero, C. A.; Andrade, M. C. B.; Mason, A. C.; Kasumovic, M. M. High resource valuation fuels “desperado” fighting tactics in female jumping spiders. **Behavioral Ecology** 21, 868-875, 2010.

Elwood, R. W.; Wood, K. E.; Gallagher, M. B.; Dick, J. T. A. Probing motivational state during agonistic encounters in animals. **Nature** 393, 66–68, 1998.

Enquist, M.; Leimar, O. The evolution of fatal fighting. **Animal Behaviour** 39, 1-9, 1990.

Ferraz, F. B.; Gomes, L. C. Social relationship as inducer of immunological and stress responses in matrinxã (*Brycon amazonicus*). **Comparative Biochemistry and Physiology Part A** 153, 293-296, 2009.

Giaquinto, P. C.; Volpato, G. L. Chemical communication, aggression and conspecific recognition in the fish Nile tilapia. **Physiology & Behavior** 62, 1333-1338, 1997.

Goodenough, J.; McGuire, B.; Wallace, R. Perspectives on animal behavior. New York: John Wiley & Sons, 1993, 1ª edição, 764p.

Grafen, A. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. **Animal Behaviour** 35, 462–467, 1987.

Haller, J.; Wittenberger, C. Biochemical energetics of hierarchy formation in *Betta splendens*. **Physiology & Behavior** 43, 447-450, 1988.

Howes, G. Review of the genus *Brycon* (Teleostei: Characoidei). **Bulletin of the British Museum of Natural History and Zoology** 43, 1-47, 1982.

Huntingford, F. A.; Chellappa, S. Agressão. In: Yamamoto, M. E.; Volpato, G.L. (Org.). Comportamento Animal. Natal: Editora da UFRN, 2006, 1ª edição, 298p.

Leite, R. G.; Araújo-Lima, C. A. R. M. Feeding of the *Brycon cephalus*, *Triportheus elongates* and *Semaprochilodus insignis* (Osteichthyes, Characiformes) larvae in Solimões/Amazonas river and floodplain areas. **Acta Amazonica** 32, 499-515, 2002.

Martin, F.; Beaugrand, P. J.; Lague, C. P. The role of recent experience and weight on hen's agonistic behavior during dyadic conflict resolution. **Behavioural Processes** 41, 159–170, 1997.

Maynard Smith, J.; Price, G. R. The logic of animal conflict. **Nature** 246, 15-18, 1973.

Maynard Smith, J.; Parker, G. A. The logic of asymmetric contests. **Animal Behaviour** 24, 159–175, 1976.

O'Connor, K. I.; Metcalfe, N. B.; Taylor, A. C. Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*? **Animal Behaviour** 58, 1269–1276, 1999.

Pizango-Paima, E. G.; Pereira-Filho, M.; Oliveira-Pereira, M. I. Composição corporal e alimentar do matrinxã, *Brycon cephalus* (Günther, 1869), na Amazônia central. **Acta Amazonica** 31, 509-520, 2001.

Reddon, A. R.; Balk, D.; Balshine, S. Probing aggressive motivation during territorial contests in a group-living cichlid fish. **Behavioural Processes** 92, 47– 51, 2013.

Ridley, M. Animal Behavior. Boston: Blackwell Scientific Publications, 1995, 2^a edição, 288p.

Sanches, F. H. C.; Miyai, C. A.; Costa, T. M.; Christofoletti, R. A.; Volpato, G. L.; Barreto, R. E. Aggressiveness overcomes body-size effects in fights staged between invasive and native fish species with overlapping niches. **PLoS ONE** 7, 1-5, 2012.

Santos, G. M.; Ferreira, E. J. G.; Zuanon, J. A. S. Peixes comerciais de Manaus. Manaus: ProVárzea, 2006, 1^a edição, 144p.

Torrezani, C. S.; Pinho-Neto, C. F.; Miyai, C. A.; Sanches, F. H. C.; Barreto, R. E. Structural enrichment reduces aggression in *Tilapia rendalli*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 46, 183-190, 2013.

Wolkers, C. P. B.; Serra, M.; Hoshiba, M. A.; Urbinati, E. C. Dietary L-tryptophan alters aggression in juvenile matrinxã *Brycon amazonicus*. **Fish Physiology and Biochemistry** 38, 819-827, 2012.

Wolkers, C. P. B.; Serra, M.; Szawka, R. E.; Urbinati, E. C. The time course of aggressive behaviour in juvenile matrinxã *Brycon amazonicus* fed with dietary L-tryptophan supplementation. **Journal of Fish Biology** 84, 45-57, 2014.

Parte 2

**Disponibilidade de espaço modula a
estratégia de interação em matrinxã *Brycon
amazonicus*.**

RESUMO

O matrinxã é uma espécie de peixe com alta motivação agressiva, armada com várias fileiras de dentes e cujo padrão de confronto, com sucessivos ataques do dominante contra o subordinado, frequentemente resulta em injúrias e morte do subordinado. No entanto, esse comportamento agressivo não ocorre sob qualquer contexto. Testamos dúades de matrinxãs e observamos que com aumento do espaço disponível os matrinxãs convivem nadando em *schooling*, com pouca ou nenhuma interação agressiva. Já em espaço reduzido, disputam agressivamente a dominância; entretanto, mesmo que tenha sido definido um dominante, se o espaço disponível aumentar os peixes não ocupam territórios distintos, mas nadam juntos sem interação agressiva. Mais ainda, quando nadam em *schooling* a distância entre os peixes da dúade é menor do que a distância máxima que deflagra ataques quando os peixes estão em uma arena menor. Ou seja, não é a distância entre os peixes que deflagra a agressividade, e sim o tamanho do espaço físico disponível ao redor. Portanto, o matrinxã modula sua estratégia de interação com coespecíficos de acordo com o espaço disponível, indo de um extremo de interação (convivência em grupo) ao outro (luta fatal), provavelmente porque o espaço sinaliza a disponibilidade de recursos para a espécie dado seu habitat natural.

Palavras-chave: agressão, dominância, estratégia de interação, matrinxã, peixes, *schooling*, tomada de decisão.

INTRODUÇÃO

Tanto a territorialidade quanto a vida gregária trazem vantagens e desvantagens para os animais. Em peixes, temos tanto a formação de cardumes quanto a divisão do espaço em territórios, que são disputados e defendidos agressivamente. Quando em grupo, os peixes têm de dividir recursos com os indivíduos ao seu redor. Entretanto, a detecção de predadores e proteção contra seus ataques são mais eficazes quando os peixes nadam em *schooling* (nado em grupo e sincronizado) (Pitcher e Parrish, 1993). Já quando defendem territórios, cada peixe concentra os recursos para si, embora isso implique em maior gasto energético ao defender de invasores esses recursos (Adams, 2001). Permanecer em *schooling* ou defender território, no entanto, pode variar dependendo da avaliação dos peixes sobre seus custos e benefícios naquele momento (Pitcher e Parrish, 1993).

Em laboratório o matrinxã *Brycon amazonicus* apresenta um comportamento bastante territorialista, disputando agressivamente a dominância e o espaço (Ferraz e Gomes, 2009; Wolkers *et al.*, 2012; Wolkers *et al.*, 2014). Mais do que isso, o matrinxã possui alta motivação agressiva e alta frequência de ataques que machucam e podem até matar o subordinado (Parte 1 desta tese). Em geral, esse tipo de disputa violenta ocorre apenas em condições em que os recursos são escassos (Grafen, 1987). Entretanto, como vimos no estudo anterior, o matrinxã não disputa agressivamente a dominância, sendo cauteloso e ritualizado no início e apenas depois que um dominante emerge é que a agressividade aumenta, ocorrendo uma mudança de estratégia no confronto.

Essa mudança de perfil de agressão levanta a questão sobre quais fatores estão desencadeando, ou refreando, a emissão de ataques violentos no matrinxã. Como no estudo anterior levantamos a possibilidade das condições ambientais do matrinxã justificarem seu perfil de ataques, aqui buscamos examinar o quanto o espaço disponível para o matrinxã interfere na sua estratégia de interação intraespecífica.

Caso o espaço disponível seja reduzido e isso limite o acesso a recursos alternativos, a agressividade dos animais, ao disputar esses recursos, pode aumentar (Guerra e Pollack, 2010); já quando os recursos são abundantes, a disputa por territórios pode desaparecer (Goodenough *et al.*, 1993). Afinal, a agressividade de um indivíduo pode sofrer variações temporárias e reversíveis que refletem sua resposta a diferentes contextos onde os custos e benefícios de lutar flutuam (Huntingford *et al.*, 2012). Assim, quando o espaço reflete a disponibilidade de recursos, a relação custo/benefício de lutar pode ser alterada junto com o espaço disponível.

Neste estudo nós testamos duas hipóteses para a mudança de estratégia de cautelosa para violenta em matrinxãs. Primeiramente, testamos se o matrinxã dominante ataca agressivamente o subordinado após a definição hierárquica porque o subordinado não sai de seu território. Se os indivíduos desta espécie não coabitam num mesmo espaço, aumentar o espaço disponível permitiria que o subordinado fugisse e cessaria os ataques. Mais ainda, os matrinxãs, dominantes e subordinados, permaneceriam em territórios afastados um do outro e o subordinado só seria atacado caso se aproximasse do território previamente ganho pelo dominante. Em contrapartida, se for a redução do espaço que deflagra o comportamento agressivo e territorial em matrinxãs, o aumento desse espaço disponível reduziria ou aboliria a interação agressiva, não defendendo territórios específicos. Aqui os dados corroboraram esta segunda hipótese, pois quando o espaço foi aumentado, os matrinxãs nadaram em *schooling* praticamente sem ocorrer interação agressiva; já quando o tamanho da arena era menor, os matrinxãs disputaram a dominância agressivamente. Esse comportamento provavelmente tem paralelo com uma situação natural de hábitat pobre em recursos (Leite e Araújo-Lima, 2002) onde a espécie evoluiu.

MATERIAL E MÉTODOS

Os juvenis de matrinxã *Brycon amazonicus* foram adquiridos em piscicultura comercial e mantidos em caixas de estoque (1000 L; ~ 1 peixe/5 L) para manutenção por 30 dias antes do experimento, sendo alimentados uma vez ao dia no período da manhã (5% peso corporal; ração comercial com 32% de proteína bruta). Mantivemos aeração e temperatura controladas (~26°C), com fotoperíodo das 06:00 às 18:00 h.

Avaliamos se o espaço disponível modula a agressividade de matrinxãs, observando a interação (confrontos e *schooling*) de 24 dúzias de peixes em arenas cujo tamanho aumentávamos (12 dúzias – Fig. 1A) ou diminuíamos (12 dúzias – Fig. 1E) progressivamente em três escalas – menor (23 L), intermediário (46 L) e maior (147 L). A variação do tamanho da arena reduzindo ou aumentando o tamanho visou controlar o efeito do tempo de agrupamento na interação.

Para isso, utilizamos peixes isolados por três dias para minimizar o efeito da hierarquia prévia e estudamos dúzias formadas com peixes de mesmo tamanho (diferença entre os peixes do par, média $\pm$ DP: 0,32 cm $\pm$ 0,28 cm, 1,01 g $\pm$ 0,21 g) em um aquário de 36,8 cm de largura, 200 cm de comprimento, e 20 cm de coluna de água. O espaço disponível para os peixes nesse aquário era alterado movendo-se um anteparo de acrílico opaco. As dúzias permaneceram em

cada tamanho de arena por 30 min, sendo os cinco primeiros minutos de ajuste dos animais e as observações comportamentais feitas nos 25 min restantes. Contabilizamos a latência para o início do confronto, o número de mordidas, investidas, tempo de ameaça e de *schooling*, e a distância máxima para deflagrar ataque.

Capturamos os matrinxãs das caixas de estoque pela manhã, os anestesiámos (~2 min em benzocaína, 80 mg L⁻¹ de água) para medir peso e comprimento e marcá-los com um pequeno corte em posições distintas na nadadeira caudal dos peixes da díade para diferenciação nas observações comportamentais. Antes da formação das díades, isolamos os peixes em aquários de 16 L, sendo mantidas as condições gerais como na estocagem. Na manhã do quarto dia, transferimos as díades para o aquário teste onde filmamos a interação para posterior análise detalhada dos comportamentos. As díades foram randomicamente distribuídas nos dois grupos (tamanho da arena aumenta ou tamanho da arena diminui), e variamos o lado (esquerda ou direita) em que as arenas intermediária e menor eram montadas.

Os padrões de confrontos investigados foram extraídos do etograma de Wolkers *et al.* (2012), sendo assim caracterizados: mordidas (abocanhamento efetivo em qualquer parte do corpo do oponente), investidas (movimentação rápida na direção do oponente, deslocando-se no mínimo a distância de um corpo) e tempo de ameaça (exibições com ondulações do corpo e abertura da boca e opérculo, feitas na direção do oponente). Além disso, registramos também tempo em *schooling* (nado em grupo na mesma direção, sem exibição de componentes agressivos), expresso em tempo relativo (%), latência para início do primeiro confronto na díade, existência de dominância (detectada quando um dos peixes da díade não mais revidava com confronto aos ataques do oponente) e a distância máxima para ataque (distância entre os indivíduos imediatamente antes de cada ataque do dominante contra o subordinado).

O tamanho dos animais não diferiu entre as díades do teste de aumento do tamanho da arena em relação ao teste da redução desse tamanho, respectivamente: 25,36 g ± 1,29 g x 24,71 g ± 1,37 g (teste t, P = 0,271); 11,30 cm ± 0,19 cm x 10,95 cm ± 1,19 cm (teste t, P = 0,485).

Análise estatística

A normalidade dos dados foi testada por Kolmogorov-Smirnov e a homocedasticidade pelo teste de Levene. Cada teste estatístico utilizado está descrito na própria apresentação dos valores. O nível de significância adotado foi para $\alpha = 0,05$.

Todos os procedimentos foram feitos de acordo com os princípios éticos adotados pelo Colégio Brasileiro de Experimentação Animal - COBEA. Ambos os experimentos foram aprovados pelo Comitê de Ética para Experimentação Animal do Instituto de Biociências de Botucatu-SP, protocolo número 256.

RESULTADOS

O tamanho da arena influenciou a interação agonística: na arena menor ocorreu maior número de componentes agressivos entre as díades, enquanto na arena maior os peixes passavam a maior parte do tempo em *schooling*, sem interagir agonisticamente (Fig. 1). Esse padrão ocorreu independente da sequência com foi realizada a variação no tamanho da arena. Além disso, nas díades cuja interação começou em uma arena maior (e o tamanho da arena diminuía) o confronto demorou mais para se iniciar (Fig. 2).

Mais ainda, na arena maior não houve definição hierárquica por meio dos confrontos, sendo que essa definição ocorreu apenas quando o espaço era reduzido. Ocorreu dominância hierárquica em sete das díades para as quais o tamanho da arena aumentava, e em nove das díades em que o tamanho da arena diminuía; essa proporção foi igual entre os grupos (teste de Goodman, $G_{\text{calculado}} = 0,88 < G_{\text{crítico}} = 1,96$). Mesmo com a dominância já estabelecida (arena menor no primeiro momento), ao invés de defender território com o aumento da arena (intermediária e maior), os peixes passaram progressivamente para natação em *schooling*, desaparecendo a formação hierárquica, ao invés do subordinado se afastar do território onde o seu oponente se tornou dominante. De fato, em todas as díades na arena maior ambos oponentes não se afastavam um do outro e quando eventualmente um dos peixes se afastava, rapidamente eles se reagrupavam. Dessa forma, a distância máxima para iniciar o ataque foi pequena e igual entre todos os tamanhos de arena testados, independentemente da sequência de variação do espaço (Anova de duas vias com medidas repetidas, $F = 0,976$, $P = 0,385$, $GL = 22$). A média geral da distância máxima entre os peixes do par para deflagrar o ataque foi de $8,72 \text{ cm} \pm 0,46 \text{ cm}$ ($\pm$ E.P.M; coeficiente de variação = 44,59%), que corresponde a cerca de 80% de comprimento médio dos peixes do par. Essa distância é bem maior que as distâncias que os peixes ficavam entre si na natação em *schooling* (~ 2 a 3 cm).

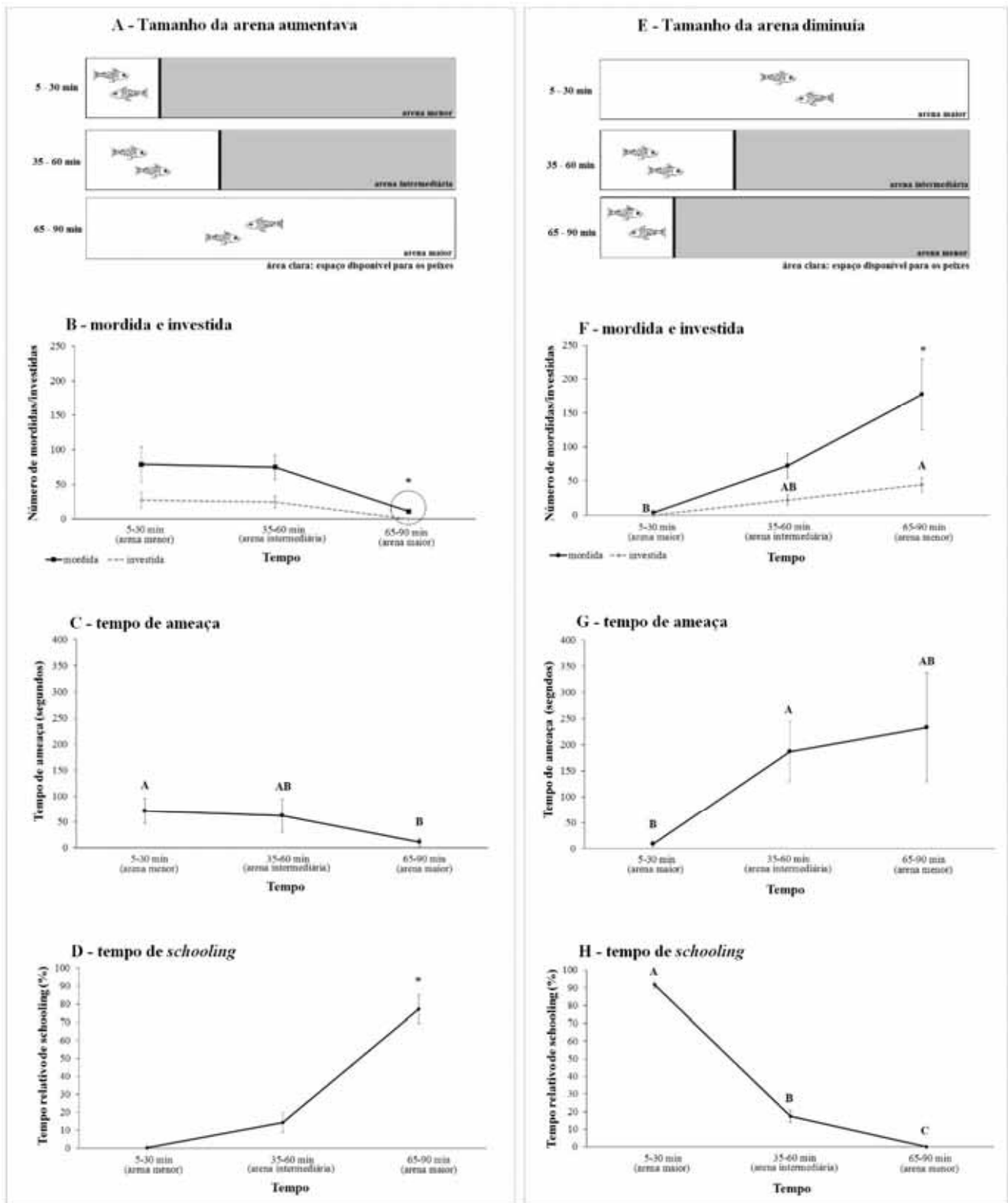


Figura 1. Papel do tamanho da arena na interação em díades de matrinxãs. A sequência de modificação do tamanho da arena foi invertida para os gráficos das duas colunas (esquerda e direita). Dados médios ($\pm$ E.P.M.) de 12 pares acompanhados ao longo do tempo para cada sentido de variação do espaço. Nos primeiros 5 min de cada tamanho da arena oferecido não foram feitas observações e considerado período de ajuste dos peixes. Todas as análises foram feitas por Anova com medidas repetidas, e o pós teste foi Tukey. Médias com ao menos uma letra igual são iguais entre si na comparação ao longo do tempo num mesmo comportamento; * = diferença entre as médias ao longo do tempo. Em B: mordida, $F = 5,63$, $P = 0,011$, $GL = 22$; investida, $F = 5,30$, $P = 0,013$, $GL = 22$. Em C: $F = 4,80$, $P = 0,019$, $GL = 22$. Em D: $F = 69,81$, $P < 0,001$, $GL = 22$. Em F: mordida, $F = 8,84$, $P = 0,002$, $GL = 22$; investida, $F = 7,80$, $P = 0,003$, $GL = 22$. Em G: $F = 4,25$, $P = 0,028$, $GL = 22$. Em H: $F = 617,951$, $P < 0,001$, $GL = 22$.

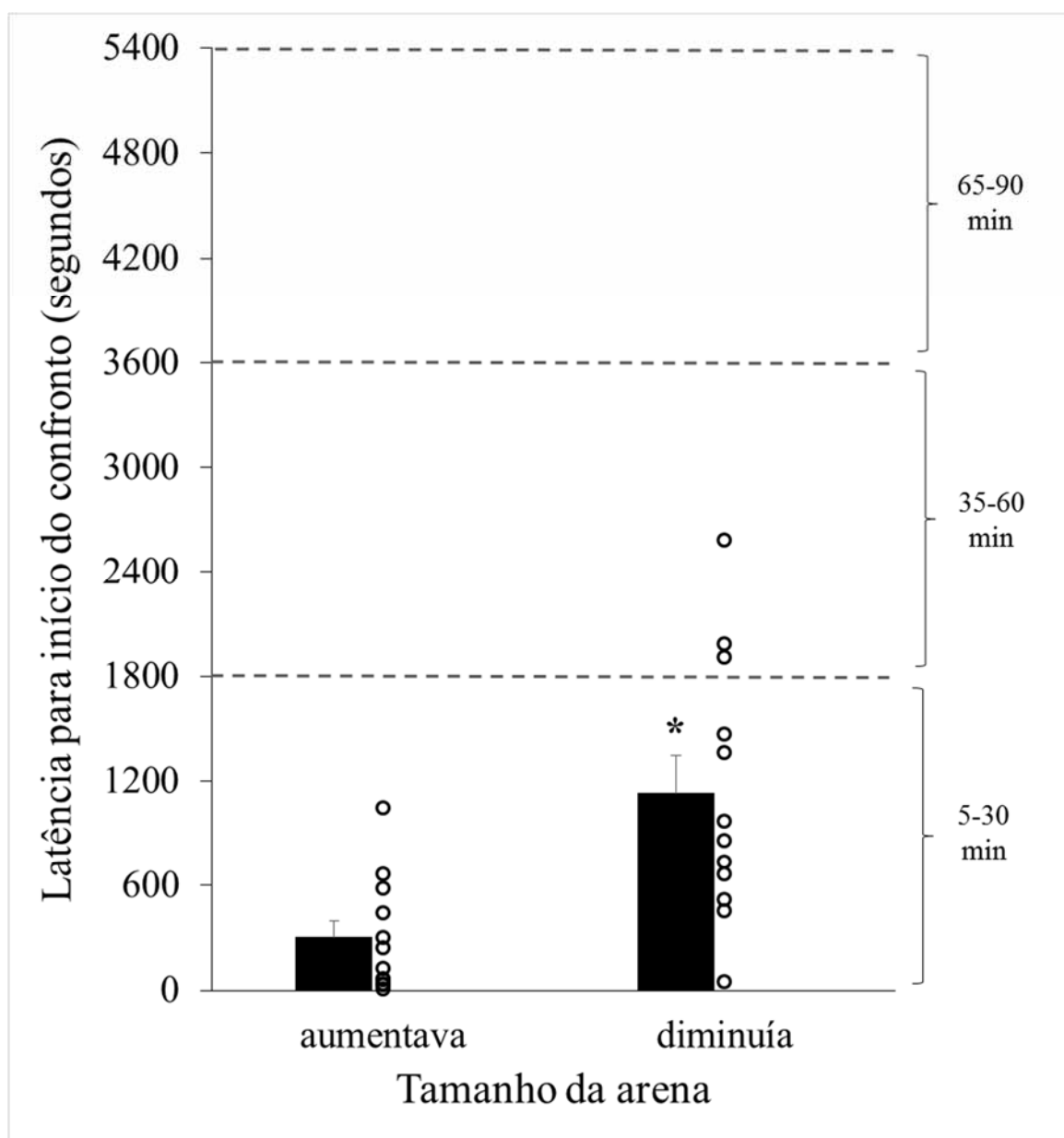


Figura 2. Papel da sequência de mudança do tamanho da arena no início do confronto de matrinxãs. As díades para as quais o tamanho da arena aumentava iniciaram a interação em arena menor (n = 12 pares); díades para as quais o tamanho da arena diminuía iniciaram a interação em arena maior (n = 12 pares). Círculos sem preenchimento: tempo de início do confronto de cada díade ao longo da escala de tempo (os três períodos são indicados pelas linhas pontilhadas horizontais; escala da direita). Barras: média $\pm$ E.P.M. * = diferença entre as médias; teste t, $t = -3,32$, $P = 0,003$, $GL = 22$.

Os resultados mostrados nas Figuras 1 e 2 incluem as díades confinadas (nas arenas menor e intermediária) tanto à esquerda quanto à direita no aquário teste, uma vez que o comportamento dos matrinxãs foi igual quando comparado entre os peixes testados em cada um desses dois lados (teste t, $GL = 34$. Tamanho da arena aumentava: mordida $t = 0,894$, $P = 0,378$; investida $t = 0,877$, $P = 0,386$; ameaça $t = 0,556$, $P = 0,522$; *schooling* $t = 0,164$, $P =$

0,871. Tamanho da arena diminuíu: mordida $t = 0,351$, $P = 0,728$; investida $t = -0,260$, $P = 0,796$; ameaça $t = 0,485$, $P = 0,631$; *schooling* $t = 0,113$, $P = 0,91$).

DISCUSSÃO

Neste estudo vimos que o matrinxã não é altamente agressivo em qualquer contexto. A disponibilidade de espaço modula a estratégia de interação entre os matrinxãs: quando há mais espaço disponível, os peixes nadam juntos, bastante próximos um do outro, com pouca ou nenhuma interação agonística ocorrendo; já em espaço reduzido, os peixes lutam e o dominante ataca violentamente o subordinado, podendo até mata-lo. Possivelmente, essa condição de espaço limitado mimetiza uma situação do ambiente onde a espécie evoluiu. Nessas condições, ficar preso em lagoas na vazante, onde os recursos são limitados, matar o oponente acaba sendo boa estratégia. Mais ainda, vimos que o matrinxã possui em seu repertório os dois extremos opostos da disputa por recursos: de um lado, a convivência em grupo sem interação agressiva, e do outro a luta fatal.

A estratégia de interação do matrinxã varia entre nadar em grupo ou disputar agressivamente o território de acordo com a disponibilidade de espaço. Um espaço maior provavelmente significa maior disponibilidade de recursos alimentares (Jan *et al.*, 2003). Neste caso, o balanço entre defender um território e permanecer em grupo tende para a formação em *schooling*. Ao permanecer em grupo, os peixes têm de disputar o alimento com um número maior de indivíduos; entretanto, a vantagem na detecção e proteção contra predadores pode superar essa disputa em ambientes cujo recurso alimentar é mais abundante (Pitcher e Parrish, 1993). Observamos esse comportamento de interação não agressiva (*schooling*) quando havia maior espaço disponível, tanto em díades de matrinxã que iniciaram a interação em uma arena maior, quanto em díades que estavam lutando em uma arena menor mas cujo espaço disponível aumentou (Fig. 1). Ou seja, mesmo o matrinxã sendo uma espécie de alta motivação agressiva e cuja estratégia de luta escala em ataques agressivos após a definição da disputa (Parte 1 dessa tese), não é sob qualquer contexto que disputas ferozes por recursos ocorrerão. De fato, quando a interação entre as díades se iniciou em arenas maiores, o início do confronto ocorreu apenas mais tardiamente (Fig. 2).

Se a mudança de estratégia de cautelosa para agressiva que ocorre em matrinxãs após a definição da dominância (Parte 1 dessa tese) decorresse do subordinado ser incapaz de evadir do território após perder a disputa, esperava-se que quando o tamanho da arena aumentasse, o perdedor se afastasse do território onde ocorreu a luta e só fosse atacado pelo vencedor caso se

aproximasse. No entanto, quando o tamanho da arena aumentou, as díades mudaram completamente de tipo de interação. Os peixes começaram a nadar em *schooling*, e o número de componentes agressivos da interação diminuiu, chegando a zero em muitos casos. É interessante notar que a distância entre os peixes quando o espaço disponível é maior diminui, com os peixes ficando bastante próximos entre si, nadando em *schooling*. Ficam geralmente a uma distância menor do que a que deflagraria ataques em um contexto de espaço disponível reduzido. Ou seja, não é a distância entre os indivíduos que determina o tipo de interação, mas o espaço físico disponível para os peixes.

É a diminuição desse espaço disponível que deflagra a agressividade em matrinxãs, tanto em díades que iniciam a interação em um espaço reduzido (Fig. 1, lado esquerdo) quanto em díades que estavam nadando em *schooling* em uma arena maior e foram confinadas (Fig. 1, lado direito). Essa diminuição do espaço pode sinalizar para os matrinxãs uma situação de recursos alimentares escassos; nesse contexto, disputas agressivas geralmente ocorrem entre os animais (Grafen, 1987; Guerra e Pollack, 2010). Durante a cheia do rio Amazonas, onde o matrinxã vive, áreas de floresta são alagadas, e os peixes entram nesse habitat que é abundante em recursos alimentares (Pizango-Paima *et al.*, 2001). Entretanto, na vazante, muitas vezes, formam-se lagoas desconectadas do rio, onde encontramos juvenis e larvas de matrinxãs, cujos recursos são limitados. O matrinxã possui forte armamento (várias fileiras de dentes multicuspidados; Howes, 1982; Santos *et al.*, 2006) e alta motivação agressiva (Parte 1 dessa tese). Para uma espécie com essas características, provavelmente foi possível desenvolver uma estratégia de eliminação dos oponentes, que são concorrentes diretos, quando em um contexto de recursos escassos (caso das lagoas formadas na vazante do rio).

O matrinxã, de acordo com o contexto, tem estratégias de interação social totalmente opostas. A interação entre os indivíduos da mesma espécie pode variar de convivência em grupo até disputa de territórios (Goodenough *et al.*, 1993), sendo que essa disputa inclui um leque de estratégias de confronto que vão de apenas ameaças à lutas fatais (Maynard Smith e Parker, 1976). Aparentemente o espaço disponível é um recurso valioso para o matrinxã, uma vez que sua redução resulta em intensa agressividade, podendo ocorrer lutas fatais. No outro extremo está a convivência em grupo, no caso de peixes nado em *schooling*, que ocorre quando o espaço disponível é maior. Em nosso estudo vimos que a estratégia do matrinxã vai de um extremo a outro dessa interação intraespecífica em minutos, de acordo com a disponibilidade de um recurso potencialmente valioso. Portanto, o contexto em que os indivíduos dessa espécie se encontram irá determinar se o matrinxã agirá como um assassino impiedoso ou um peixe pacífico que nada em grupo.

REFERÊNCIAS

- Adams, E. S. Approaches to the study of territory size and shape. **Annual Review of Ecology and Systematics** 32, 277-303, 2001.
- Ferraz, F. B.; Gomes, L. C. Social relationship as inducer of immunological and stress responses in matrinxã (*Brycon amazonicus*). **Comparative Biochemistry and Physiology Part A** 153, 293-296, 2009.
- Goodenough, J.; McGuire, B.; Wallace, R. Perspectives on animal behavior. New York: John Willey & Sons, 1993, 1ª edição, 764p.
- Grafen, A. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. **Animal Behaviour** 35, 462–467, 1987.
- Guerra, P. A.; Pollack, G. S. Colonists and desperadoes: different fighting strategies in wing-dimorphic male Texas field crickets. **Animal Behaviour** 79, 1087-1093, 2010.
- Howes, G. Review of the genus *Brycon* (Teleostei: Characoidei). **Bulletin of the British Museum of Natural History and Zoology** 43, 1-47, 1982.
- Huntingford, F.; Tamilselvan, P.; Jenjan, H. Why do some fish fight more than others? **Physiological and Biochemical Zoology** 85, 585-593, 2012.
- Jan, R. Q.; Ho, C. T.; Shiah, F. K. Determinants of territory size of the dusky gregory. **Journal of Fish Biology** 63, 1589–1597, 2003.
- Leite, R. G.; Araújo-Lima, C. A. R. M. Feeding of the *Brycon cephalus*, *Triportheus elongates* and *Semaprochilodus insignis* (Osteichthyes, Characiformes) larvae in Solimões/Amazonas river and floodplain areas. **Acta Amazonica** 32, 499-515, 2002.
- Maynard Smith, J.; Parker, G. A. The logic of asymmetric contests. **Animal Behaviour** 24, 159–175, 1976.

Pitcher, T. J.; Parrish, J. K. Functions of shoaling behaviour in teleosts. *In*: Pitcher, T. J. (Org.). The behaviour of teleost fishes. Sydney: Springer, 1993, p. 337-364.

Pizango-Paima, E. G.; Pereira-Filho, M.; Oliveira-Pereira, M. I. Composição corporal e alimentar do matrinxã, *Brycon cephalus* (Günther, 1869), na Amazônia central. **Acta Amazonica** 31, 509-520, 2001.

Santos, G. M.; Ferreira, E. J. G.; Zuanon, J. A. S. Peixes comerciais de Manaus. Manaus: ProVárzea, 2006, 1ª edição, 144p.

Wolkers, C. P. B.; Serra, M.; Hoshiba, M. A.; Urbinati, E. C. Dietary L-tryptophan alters aggression in juvenile matrinxã *Brycon amazonicus*. **Fish Physiology and Biochemistry** 38, 819-827, 2012.

Wolkers, C. P. B.; Serra, M.; Szawka, R. E.; Urbinati, E. C. The time course of aggressive behaviour in juvenile matrinxã *Brycon amazonicus* fed with dietary L-tryptophan supplementation. **Journal of Fish Biology** 84, 45-57, 2014.