

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS
SÃO JOSÉ DO RIO PRETO, SP.**

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

Fabício Barreto Teresa

Biólogo

**COMPORTAMENTO REPRODUTIVO E COOPERAÇÃO NO
CICLÍDEO NEOTROPICAL *LAETACARA* SP.**

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

Orientadora: **Prof^a. Dr^a. Eliane Gonçalves de Freitas**

2007

Teresa, Fabrício Barreto.

Comportamento reprodutivo e cooperação no ciclídeo Neotropical *Laetacara* sp. / Fabrício Barreto Teresa. – São José do Rio Preto : [s.n.], 2007.

43 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Eliane Gonçalves de Freitas

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Peixe - Reprodução. 2. Comportamento reprodutivo – Peixe. 3. *Laetacara*. 4. Cichlidae. I. Gonçalves-de-Freitas, Eliane. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 597.5

DATA DA DEFESA: 16/02/2007

BANCA EXAMINADORA

TITULARES

Prof^ª. Dr^ª. Eliane Gonçalves de Freitas _____
(Orientadora)
UNESP / São José do Rio Preto, SP

Prof. Dr. Gilson Luiz Volpato _____
UNESP / Botucatu, SP

Prof^ª. Dr^ª. Regina Helena Ferraz Macedo _____
UNB / Brasília, DF

SUPLENTES

Prof^ª. Dr^ª. Silvia Mitiko Nishida _____
UNESP / Botucatu, SP

Prof. Dr. Francisco Langeani _____
UNESP / São José do Rio Preto, SP

Dedico

Aos meus pais Maria Luiza e José Teresa que com honestidade, amor, educação, exemplo, moral e incentivo proporcionaram-me segurança, tranquilidade e dignidade durante todos os dias de minha vida.

À minhas queridas irmãs, Amanda e Débora, que sempre me incentivaram e por quem tenho afeto incondicional. Meus dias são mais felizes quando estamos juntos.

À Luciana, namorada, amiga, companheira, conselheira, que com amor, delicadeza, paciência e carinho é o motivo para eu crer em um futuro feliz.

Amo vocês!

“O verdadeiro mestre é aquele que acredita que a sua palavra sempre fará diferença”

Rubem Alves

Agradecimentos

Sou grato a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a execução deste trabalho assim como para a minha formação pessoal e profissional.

À **Prof^a. Dr^a. Eliane Gonçalves de Freitas**, pelos ensinamentos, paciência, amizade e por representar um exemplo de ética e profissionalismo. Diferentemente das tendências atuais, você nos aponta o caminho para uma pesquisa científica de boa qualidade.

Aos amigos **Professores e Alunos do Programa de Pós Graduação em Biologia Animal** pela convivência e ensinamentos.

Aos **Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll e Prof^a. Dr^a. LÍlian Casatti** pelas críticas e sugestões proferidas no exame geral de qualificação.

À **MSc. Roselene S. Costa Ferreira** e ao **bioterista Carlos Eduardo de Souza** pela amizade e disposição em auxiliar nos procedimentos técnicos do laboratório.

Ao **Dr. Elias Francisco L. de Freitas** que pacientemente fomentou a segunda visita aos riachos de Vitória Brasil e por incentivar-me a investir em uma outra paixão, a fotografia.

Ao **MSc. Flávio Luiz Tatsumi** pela amizade, e por me auxiliar nas inúmeras tentativas de manter os peixes vivos em cativeiro.

Aos novos e antigos amigos do Laboratório de Comportamento Animal: **Adriana Sicuto de Oliveira, André Luis da Silva Castro, Angelo R. Manzotti, Cristiani Cortez Mendes, Fernanda S. Gomes, Fernanda Prieto, Flavia B. Izidoro, Francine Z. Mendonça, Marcio**

Rodrigo Garcia, Marco Antônio Varella, Roselene S. Costa Ferreira, Tatiana Barreto, Thaís Billalba de Carvalho, Wagner de Lemos Conchalo pela amizade, ensinamentos e discussões etológicas. Em especial à **Thais**, quarto membro da banca, pela correção da primeira versão da dissertação, apresentando sugestões e questionamentos que contribuíram para a melhoria do trabalho; Ao **André, Angelo e Wagner** pelo auxílio nas coletas, observações e discussões durante uma visita de campo.

À **João Oscar de Carvalho, Aparecida M. S. Carvalho, Cássio J. Carvalho, Fernando Rogério de Carvalho e Marta E. Carvalho** pela atenção e por me receberem como um membro da família em suas casas, proporcionando-me muitas regalias durante minhas estadias mensais em Vitória Brasil.

Ao **Sr. Luciro Franco e Valmir Ognibeni** por permitirem a realização das observações de campo em suas propriedades.

Ao **povo de Vitória Brasil, SP**, pela hospitalidade, simplicidade e presteza tornando minha estadia na cidade muito agradável.

Ao amigo sempre prestativo **Biólogo MSc. Vitório Brasiliense Fernando Rogério de Carvalho** com quem tive o prazer de conviver diariamente durante esses últimos dois anos. Não tenho como agradecer o apoio constante durante todas as fases do mestrado e por apresentar-me a sua cidade com riachos repletos de *Laetacara* sp. Os seus ensinamentos ictiológicos, políticos, a humildade e companheirismo tornaram essa jornada muito profícua.

Ao amigo de longa data e futuro biólogo **Bruno Luis R. Silva**, companheiro de aventuras em nossas pescarias, pela amizade, companheirismo e por compartilhar o amor à biologia.

Ao pessoal da minha segunda casa em São José do Rio Preto: **Isabeth F. Estevão, Luciana S. Ondei, Renata Nobre, Rita L. Peruquetti e Thaís B. Carvalho** pela amizade, paciência e descontração.

Aos futuros sogros **Francisco Ondei e Edna Mendes S. Ondei** e cunhados **Fernando Ondei e Simone S. Teodoro Ondei** pelo carinho, zelo e atenção. Sou muito grato por poder conviver e aprender muito com vocês.

À toda a minha família e, em especial, aos meus pais **Maria Luiza Ribeiro Barreto e José Teresa** pela vida, por incentivarem meus estudos e pelo apoio incondicional; às minhas queridas irmãs **Débora Barreto Teresa Gradella e Amanda Barreto Teresa** pelo amor, amizade e momentos felizes que compartilhamos; ao amigo e agora oficialmente cunhado **Alexandre Negrão Gradella** pela atenção e companheirismo; à nova princesinha da família **Heloisa Teresa Gradella** que tem alegrado nossos dias; à avó **Cecília Barreto** pela atenção, carinho e apoio financeiro durante a graduação.

À **Luciana de Souza Ondei**, geneticista e praticamente uma etóloga, companheira inseparável desde a minha chegada a São José do Rio Preto, pela reciprocidade e amor. Minha vida se confunde com a sua e há de ser assim por muito tempo. Te _ _ _

À **Deus** pela vida e livre arbítrio

SUMÁRIO

Comportamento Reprodutivo e Cooperação no Ciclídeo Neotropical *Laetacara* sp.

Resumo	02
Abstract	03
Introdução Geral	04
Referências	06

Capítulo 1

Comportamento Reprodutivo de *Laetacara* sp. (Teleostei, Cichlidae)

Resumo	09
Introdução	10
Material e Métodos	12
A espécie	12
Área de estudo.....	12
Sexagem	13
Coleta dos dados	13
Resultados	14
Discussão	20
Referências	23

Capítulo 2

Divisão de Funções Parentais em um Ciclídeo Biparental

Resumo	26
Introdução	27
Material e Métodos	29
A espécie	29
Área de estudo	29
Coleta dos dados	29
Análise dos dados	31
Resultados	32
Discussão	36
Referências	39
Considerações Finais	42

**Comportamento Reprodutivo e
Cooperação no Ciclídeo Neotropical**
Laetacara sp.

Resumo

O comportamento reprodutivo dos ciclídeos envolve diferentes sistemas de acasalamento e cuidado parental. No entanto, as espécies neotropicais são pouco conhecidas em relação às africanas. A maior parte dos ciclídeos neotropicais exibe cuidado biparental com predomínio da monogamia (diferentemente dos ciclídeos africanos cujo cuidado intrabucal uniparental prevalece). *Laetacara* sp. é uma nova espécie de ciclídeo sul-americano encontrada em abundância em riachos bastante degradados. A ocupação desses ambientes pode ser favorecida pelas estratégias reprodutivas da espécie. Assim, neste estudo descrevemos o comportamento reprodutivo de *Laetacara* sp. para explorarmos sua importância na determinação do sucesso dessa espécie em ambientes degradados. Inicialmente, descrevemos as fases e as unidades do comportamento reprodutivo (Capítulo 1). Em seguida, quantificamos a cooperação entre machos e fêmeas ao longo do ciclo reprodutivo (Capítulo 2). O comportamento reprodutivo de *Laetacara* sp. é iniciado com a defesa territorial pelo macho e envolve a formação do casal, construção de ninho, acasalamento e cuidado biparental dos ovos e larvas no substrato. O cuidado parental foi dividido em *Manutenção* (ventilação e limpeza dos ovos e larvas) e *Defesa* (interações agressivas contra intrusos nas fases estacionárias e livre natante). Na fase pré-acasalamento, os machos investiram mais em defesa territorial, enquanto as fêmeas investiram mais em construção de ninhos. Na fase ovo/larva, as fêmeas permaneceram mais tempo próximas à prole do que os machos, sem diferir na fase seguinte. Porém, os pais permaneceram por mais tempo junto à prole natante, indicando que nessa fase os filhotes são mais vulneráveis. O comportamento reprodutivo de *Laetacara* sp. parece ser uma das adaptações para a sobrevivência em ambientes aquáticos degradados. Isso se deve, em parte, à capacidade de construir ninhos em substrato arenoso (típico de assoreamento), além da cooperação no cuidado parental que garante a sobrevivência da prole mesmo em alta densidade populacional (alta pressão de predação).

Palavras-chave: Reprodução, cuidado parental, divisão de funções, ambientes degradados.

Abstract

The reproductive behaviour of cichlid fishes attracts many researchers because it is expressed through different types of mating systems and parental care. However, neotropical species are still little studied, in comparison to African species. Most Neotropical cichlids are monogamous and biparental care prevails (contrary to African cichlids where mouth brooding and uniparental care are the rule). *Laetacara* sp. is a new South American cichlid mainly found in degraded streams. Species occupation of such environments may be facilitated by reproductive strategies. Thus, the aim of this study was to describe the reproductive behaviour of *Laetacara* sp. to evaluate its adaptive value for living successfully in degraded environments. In a first step, the phases and units of reproductive behaviour were described (Chapter 1). In a second step, cooperation between males and females during reproductive cycle was quantified (Chapter 2). Reproductive behaviour of *Laetacara* sp. started with territorial defense by males and involved pair bonding, nest building, mating and biparental care of eggs and wrigglers on the substrate. Parental care was divided into *Nurturance* (fanning and cleaning eggs and wrigglers) and *Defense* (aggressive contests against intruders in the brood stationary and free-swimming phases). In the pre-spawning stage, males invest more in territory defense while females invest more in nest building. In the egg/larva phase, females remain close to the brood more than males, but time spent near the brood was similar for both parents in the free-swimming phase and higher than in the previous phase, which indicates higher vulnerability of the fry. Reproductive behaviour of *Laetacara* sp. should be one of several adaptations that enhances the chance of surviving in aquatic degraded environments. This occurs, in part because this species can build nests in sandy substrates (due to siltation) and also because cooperation in parental care improves fry survival in environments where high predation risk is caused by enhanced population density.

Key words: Reproduction, parental care, division of roles, degraded environment.

Introdução Geral

Convencionalmente, os ciclídeos são divididos em três grupos com relação às estratégias reprodutivas: os *substrate-guarders*, os *mouth-brooders* e o terceiro grupo que é uma combinação das duas (Keenleyside, 1991). No primeiro, a monogamia e o cuidado biparental prevalecem sendo caracterizados por manterem os ovos adesivos e as larvas no substrato. O cuidado parental estende-se até que a prole atinja a independência (Barlow, 1974). Essa é a estratégia predominante entre os ciclídeos neotropicais, os asiáticos e os africanos de riachos.

Um outro grupo de espécies, os *mouth-brooders*, são predominantemente poligâmicos com cuidado uniparental intrabucal executado na maioria dos casos pelas fêmeas. Essa estratégia é comum entre os ciclídeos lacustres africanos (Fryer e Iles, 1972). Em algumas espécies é o macho ou ambos que encubam a prole na boca (Trewavas, 1982). Em uma estratégia menos comum, com características das duas estratégias descritas anteriormente, os ovos são mantidos no substrato por ambos os pais até a eclosão. As larvas são então acondicionadas dentro da boca até que se tornem livre natantes. Esta forma de cuidado parental é conhecida como *mouth-brooder* tardio (*sensu* Keenleyside, 1991) e ocorre em algumas espécies de ciclídeos neotropicais (Lowe-McConnell, 1969).

A monogamia com cuidado biparental é a forma plesiomórfica entre os ciclídeos (Gittleman, 1981; Goodwin et al. 1998) cuja manutenção entre os representantes neotropicais seria uma resposta à alta pressão de predação (Barlow, 1974; Keenleyside et al. 1990). Por outro lado, o surgimento do cuidado intrabucal parece ser ponto chave para a evolução do cuidado uniparental e da poligamia (Goodwin et al. 1998). Isso ocorreu especialmente nos lagos africanos e, convergentemente em alguns táxons neotropicais (*mouth-brooders* tardios).

O entendimento das causas próximas envolvidas na manifestação das diferentes estratégias reprodutivas pode fornecer subsídios para a compreensão das condições pelas quais os sistemas de acasalamento e as diferentes formas de cuidado parental evoluíram entre os peixes (Perrone e Zaret, 1979). Para isso, são necessárias informações básicas sobre biologia, ecologia e comportamento que, na maioria das vezes, estão indisponíveis. A América do Sul, por exemplo, possui uma ictiofauna altamente diversa, mas paradoxalmente pouco conhecida, com poucas espécies cujo comportamento tem sido estudado (ex. Keenleyside e Bietz, 1981; Cacho et al. 1999; Teresa e Gonçalves-de-Freitas,

2003). Como consequência, as generalizações sobre o comportamento dos ciclídeos neotropicais são baseadas, principalmente, nos padrões exibidos pelos peixes da América Central (Barlow, 1974; Keenleyside, 1991).

Laetacara sp. é um ciclídeo de riacho sul-americano que tem sido encontrado em abundância em ambientes sob forte influência antrópica e que possuem baixa heterogeneidade estrutural (Casatti et al. 2006a) com ausência de matas ciliares, substrato arenoso típico de assoreamento, muitas vezes com baixas concentrações de oxigênio (Casatti et al. 2006b). As estratégias reprodutivas exibidas pela espécie podem favorecê-la na ocupação desses ambientes.

Nesse sentido, o comportamento reprodutivo de *Laetacara* sp. foi descrito. Em uma primeira etapa (Capítulo 1) foi realizada a descrição qualitativa do seu comportamento no ambiente natural. Entre os ciclídeos neotropicais o cuidado biparental da prole predomina. A forma e a intensidade com que machos e fêmeas cooperam pode garantir o seu sucesso, principalmente em ambientes degradados (Carlisle, 1982; Annett et al. 1999). A cooperação no cuidado parental é variável entre as espécies (Keenleyside, 1991) e podem ser melhor evidenciadas por meio de estudos quantitativos. Assim, em uma segunda etapa (Capítulo 2), a cooperação no cuidado parental de *Laetacara* sp. foi investigada mais detalhadamente.

Referências

Annett CA, Pierotti R, Baylis JR (1999) Male and female parental roles in the monogamous cichlid, *Tilapia mariae*, introduced in Florida. *Environ Biol Fish* 54: 283-293

Barlow GW (1974) Contrasts in social behaviour between Central American cichlids and coral-reef surgeon fishes. *Am Zool* 14: 09-34

Barlow GW (2000) *The cichlid fishes: nature's grand experiment in evolution*. Perseus Publishing, Cambridge, Massachusetts

Cacho MSRF, Yamamoto ME, Chellappa S (1999) Comportamento reprodutivo do acará bandeira, *Pterophyllum scalarae* Cuvier & Valenciennes (Osteichthyes, Cichlidae). *Rev Bras Zool* 16: 653-664

Carlisle TR (1982) Brood success in variable environments: implications for parental care allocation. *Anim Behav* 30: 824-836

Casatti L, Langeani F, Ferreira CP (2006) Effects of physical habitat degradation on the stream fish assemblage structure in a pasture region. *Environ Manage* 38: 974-982

Casatti L, Langeani F, Silva AM, Castro RMC (2006) Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, Southeastern Brazil. *Braz J Biol* 66: 681-696

Fryer G, Iles TD (1972) *The cichlid fishes of the great lakes of Africa*. T.F.H. publications, Neptune City

Gittleman JL (1981) The phylogeny of parental care in fishes. *Anim Behav* 29: 936-941

Goodwin NB, Balshine-Earn S, Reynolds JD (1998) Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish. *Proc R Soc Lond B* 265: 2265-2272

Keenleyside MHA (1991) Cichlid fishes: behavior, ecology and evolution. Chapman & Hall, Great Britain

Keenleyside MHA, Bietz BF (1981) The reproductive behaviour of *Aequidens vittatus* (Pisces, Cichlidae) in Surinam, South América. Environ Biol Fish 6: 87-94

Keenleyside MHA, Bailey RC, Young VH (1990) Variation in the mating system and associated parental behaviour of captive and free-living *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces, Cichlidae). Behaviour 112: 202-221

Lowe-McConnell RH (1969) The cichlid fishes of Guyana, South America, with notes on their ecology and breeding behaviour. Zool J Linn Soc 48:255-302

Perrone MJ, Zaret TM (1979) Parental care of fishes. Amer Nat 113: 351-361

Teresa FB, Gonçalves-de-Freitas E (2003) Interação agonística em *Geophagus surinamensis* (Teleostei, Cichlidae). Rev Etol 5: 121-126

Trewavas E (1983) Generic groupings of Tilapiini used in aquaculture. Aquaculture 27: 79-81

- Capítulo 1 -

**Comportamento Reprodutivo de
Laetacara sp. (Teleostei, Cichlidae)**

Este capítulo será submetido ao Journal of Ethology (Japão)

Resumo

Laetacara sp. é uma espécie de ciclídeo de riacho que se encontra em fase de descrição taxonômica e que ocorre em abundância mesmo em riachos degradados. O objetivo deste estudo foi descrever o comportamento reprodutivo dessa espécie. O comportamento reprodutivo de 23 casais foi observado em um riacho do município de Vitória Brasil, SP, Bacia do Paraná. As observações de campo foram complementadas com observações de 10 casais no cativeiro. Em *Laetacara* sp. o estabelecimento e a defesa de um território por parte dos machos precede a formação do casal. Antes do acasalamento, o casal envolveu-se em atividades de defesa de território, corte e seleção e preparação de ninhos circulares no substrato. Após o acasalamento, o casal permaneceu cuidando da prole até a independência. Durante o cuidado com os ovos e larvas os pais se revezaram na execução das atividades parentais. Enquanto um membro do par permaneceu junto aos filhotes (envolvido em atividades de manutenção), o outro envolveu-se na defesa da prole. Quando os filhotes começaram a nadar livremente, a família movimentou-se lentamente pelo território e imediações e ambos os pais passaram a permanecer junto aos filhotes, distanciando-se brevemente apenas para atacar outros peixes que se aproximavam. O comportamento reprodutivo de *Laetacara* sp. seguiu o padrão dos ciclídeos neotropicais. A utilização de substrato arenoso e a cooperação exibida por machos e fêmeas durante o cuidado parental provavelmente favorecem a colonização dessa espécie em ambientes degradados.

Palavras-chave: Reprodução, cuidado parental, corte, coloração, defesa territorial, ictiofauna Neotropical.

Introdução

As estratégias reprodutivas variam amplamente entre os peixes e, particularmente, na família Cichlidae (Lowe-McConnell, 1969; Fryer e Iles, 1972). Esses peixes são conhecidos pelo comportamento reprodutivo complexo e extenso cuidado parental (Barlow, 1974). Entre os ciclídeos neotropicais, conhecidos como *substrate guarders*, a monogamia com cuidado biparental da prole no substrato predomina (Keenleyside, 1991). De acordo com este autor, o comportamento reprodutivo padrão desses peixes inicia-se com a formação do casal e o estabelecimento de um território. Após o acasalamento, os ovos aderentes e, posteriormente, as larvas são mantidos no substrato sob guarda constante dos pais. Nesse período, a prole é estacionária e as principais atividades parentais são ventilação e limpeza dos filhotes alternada com defesa territorial. Com a absorção dos sacos vitelínicos os filhotes começam a nadar livremente e abandonam o ninho deslocando-se em cardumes pelo território acompanhados pelos pais.

No entanto, existem variações em diversas etapas do comportamento reprodutivo dos ciclídeos neotropicais. Por exemplo, enquanto em algumas espécies o estabelecimento de um território ocorre antes da formação do casal (Perrone, 1978; Neil, 1984), em outras ele ocorre posteriormente (McKaye, 1977). A seleção de sítios para acasalamento também é outro aspecto do comportamento reprodutivo que difere entre as espécies. Algumas utilizam locais fixos do substrato como rochas ou raízes (Baylis, 1974; McKaye, 1977), enquanto outras depositam os ovos em superfícies móveis como folhas soltas no substrato (Timms e Keenleyside, 1975; Dupuis e Keenleyside, 1982).

As diferenças no padrão do comportamento reprodutivo dos ciclídeos neotropicais ocorrem especialmente em espécies sul-americanas (Keenleyside e Bietz, 1981). Entretanto, os registros detalhados do comportamento desses peixes no ambiente natural são raros e bem menos abrangentes se comparados com os ciclídeos da América Central (Barlow, 1974) e os africanos (Fryer e Iles, 1972). Similarmente, as condições ecológicas e as pressões seletivas associadas com a variação nas táticas reprodutivas dos ciclídeos sul-americanos são pouco conhecidas.

Laetacara sp. é uma espécie de ciclídeo sul-americano reconhecida como nova e que se encontra em fase de descrição (Pavanelli, C.S., comunicação pessoal). Ela é encontrada em abundância em diversos riachos da Bacia do Paraná, Brasil ocorrendo em

abundância, principalmente em ambientes sob forte pressão antrópica (Casatti et al. 2006). A manutenção e aumento populacional de uma espécie dependem, invariavelmente, do seu sucesso na reprodução. Nesse sentido, é provável que *Laetacara* sp. possua adaptações comportamentais envolvidas na reprodução que favorecem a ocupação desses ambientes. Assim, o objetivo deste estudo foi descrever o comportamento reprodutivo dessa espécie.

Material e Métodos

A Espécie

Laetacara sp. (Fig. 1) é uma espécie de pequeno porte cujos adultos em atividade reprodutiva possuem comprimento total variando de 4 a 6,5 cm. Essa espécie foi reconhecida como nova e encontra-se em fase de descrição (Pavanelli, C.S. comunicação pessoal). O gênero *Laetacara* Kullander 1986 inclui quatro espécies neotropicais já descritas: *L. dorsigera*, *L. curviceps*, *L. flavilabris* e *L. tayeri*. A espécie *Laetacara* sp. distingue-se das demais congêneras pela ausência de mancha escura na porção mediana inferior da nadadeira dorsal (vs. mancha escura em *L. curviceps*, *L. dorsigera*, *L. flavilabris* e *L. tayeri*) e extremidade posterior do lobo superior da nadadeira caudal com 3 listras estreitas: negra (mais inferior), uma porção mediana transparente e a porção superior vermelha (vs. ausência de listras em *L. flavilabris* e *L. tayeri* e faixa estreita, normalmente vermelha em *L. curviceps* e *L. dorsigera*) (Carvalho, F.R., comunicação pessoal).



Fig. 1. *Laetacara* sp. recém coletado no córrego do Cedro, Vitória Brasil, SP. Comprimento total = 6,2 cm

Local de Estudo

O estudo foi realizado no município de Vitória Brasil, SP, em um riacho de primeira ordem de volume de água pequeno inserido em uma região dominada por pastagens. Nas margens predominam herbáceas (Poaceae) não havendo vegetação marginal arbórea. *Laetacara* sp. ocorre em abundância especialmente em trechos mais rasos (5-20cm), com fundo arenoso e que possuem velocidade da água reduzida. Esse local

foi escolhido porque a transparência da água propicia a visualização dos animais das margens do riacho sem a necessidade de observação subaquática.

Sexagem

Machos e fêmeas de *Laetacara* sp. possuem diferenças sutis na coloração, o que na maioria das vezes os torna indistinguíveis. Porém, um dimorfismo de tamanho foi observado. Em um estudo piloto, vinte animais compondo dez casais tiveram o sexo confirmado de duas maneiras. 1) dissecação e observação das gônadas (n = 5); 2) observação de acasalamentos onde é possível identificar o sexo através do comportamento (n = 5). Nesses casos, o maior membro do casal foi sempre o macho. Assim, neste estudo, o maior membro do casal foi assumido ser o macho. De fato, isso foi corroborado em diversas oportunidades quando se observou acasalamento.

Coleta dos Dados

As observações de comportamento foram realizadas ao longo de três meses (Setembro a Novembro de 2005). Foi descrito o comportamento de 23 casais identificados durante caminhadas lentas às margens do riacho. O método de amostragem *Ad libitum* (Lehner, 1996) foi utilizado para a descrição do comportamento reprodutivo, perfazendo um total de 54 horas de observação.

Para um maior detalhamento do comportamento, foram realizadas também observações complementares em cativeiro durante quatro meses (Dezembro de 2005 a Março de 2006). Para isso, cerca de 100 exemplares foram capturados em riachos próximos aos locais de observação utilizando peneiras de arroz (3 mm entre nós). Em seguida foram transportados para dois tanques de concreto (180 x 100 x 20 cm) da UNESP, campus de São José do Rio Preto, SP. Os animais eram inspecionados periodicamente e assim que foi constatado o início de atividades reprodutivas, como por exemplo, a formação de um casal, defesa territorial ou atividades corte, as observações passaram a ser diárias. O comportamento de 10 casais que reproduziram no cativeiro foi registrado qualitativamente por meio do método *Ad libitum*. Essas observações permitiram também obter informações sobre duração das fases do ciclo reprodutivo. Isso dependeu da identificação do início e término de cada fase, o que não foi conseguido para todos os casais resultando em número de réplicas diferente para cada etapa.

Resultados

O início do comportamento reprodutivo (fase pré-acasalamento) defesa de um território por parte de um casal que envolveram-se também em atividades de corte, seleção de local para construção e preparação de ninhos.

Após o acasalamento, o casal permaneceu cuidando da prole por cerca de quatro a cinco semanas até a sua independência. As fases de ovo e larva tiveram duração média de $2,5 \pm 0,84$ dias ($n = 6$) e 3 ± 1 dias ($n = 3$) respectivamente, e compreenderam o período de cuidado com a prole estacionária durante seus respectivos estágios de desenvolvimento. Nessas fases, os pais revezaram na execução das atividades parentais. Enquanto um dos pais permaneceu junto aos filhotes envolvido em atividades de manutenção (ventilação e limpeza), o outro envolveu-se na defesa da prole nas imediações do ninho. O casal trocou de funções seguidamente, de forma que raramente a prole permaneceu desatendida.

Diferentemente dos ovos, as larvas não permaneceram aderidas ao substrato e, por isso, eventualmente foram lançadas para fora do ninho por correntes de água oriundas da movimentação dos pais. Quando isso aconteceu, os pais apanharam os filhotes com a boca devolvendo-os para dentro do ninho. Durante a fase larval, alguns casais trocaram a prole de lugar levando-as com a boca para outros ninhos previamente escavados.

Quando os filhotes começaram a nadar livremente e deixaram o ninho, iniciou-se a fase prole natante que se estendeu por $31,67 \pm 5,86$ dias ($n = 3$) até a independência da prole. Nessa fase, a família movimentou-se lentamente pelo território e imediações, geralmente pelas margens do riacho em locais com alta densidade de macrófitas. Os filhotes formaram cardumes e forragearam junto ao substrato. Durante essa fase, ambos passaram a permanecer junto aos filhotes, distanciando-se somente para atacar outros peixes que se aproximavam, retornando imediatamente.

O comportamento dos animais em campo e cativeiro não diferiu, com exceção da seleção de sítio para construção de ninhos. Também não houve diferenças qualitativas no comportamento de machos e fêmeas. A exceção, nesse caso, envolve o estabelecimento do território, que foi uma atividade exclusiva dos machos. A seguir, as etapas do comportamento reprodutivo serão descritas detalhadamente.

a) Formação do casal

O estabelecimento de um território por parte do macho precedeu a formação do casal. Os machos adultos estabeleceram e defenderam um território expulsando outros peixes que se aproximavam, principalmente coespecíficos por meio de interações agonísticas. A aceitação da presença de uma fêmea em seu território através da redução de ataques entre ambos, além do engajamento da fêmea na defesa do território, foram os indicativos da formação do casal. Posteriormente, macho e fêmea alternaram comportamentos de corte, escavação de ninho e defesa do território.

Em uma ocasião foi observado o processo de formação de um casal. Uma fêmea invadiu constantemente o território de um macho que respondeu perseguindo-a. Isso se repetiu diversas vezes, até que em determinado momento ambos se aproximaram e começaram a interagir intensamente. O que se seguiu foi uma seqüência de unidades de corte.

b) Defesa territorial

A defesa territorial ocorreu durante a fase pré-acasalamento e foi realizada por ambos os sexos. O casal se deslocou pelo território e expulsou os peixes que se aproximaram por meio das unidades agonísticas descritas a seguir:

1. Abertura Opercular: Um peixe aproxima-se com a cabeça direcionada para o oponente com o opérculo aberto e a membrana branquiostegal rebaixada podendo assumir uma postura corporal curvada longitudinalmente em forma de “S”.

2. Ameaça Lateral: um peixe posiciona-se próximo ao oponente, eriça as nadadeiras expondo a porção lateral do corpo podendo abrir os opérculos.

3. Ameaça Frontal Simultânea: dois peixes posicionam-se frente a frente podendo abrir parcialmente os opérculos. Podem permanecer nessa postura mesmo estando distantes e por tempo variável.

4. Ataque Lateral: um peixe aproxima-se e bate com a boca aberta no corpo do oponente.

5. Confronto Frontal: dois peixes aproximam-se frontalmente com a boca aberta e se tocam ou mordem suas maxilas. Esse comportamento pode cessar imediatamente após o contato ou durar até cerca de um minuto.

6. Ondulação: movimentos laterais do corpo de alta amplitude no sentido ântero-posterior contra um oponente.

7. Perseguição: Um peixe nada em direção ao oponente que foge.

A duração e intensidade dos confrontos variaram de acordo com a espécie e o status reprodutivo do intruso. Os residentes foram mais tolerantes à aproximação de heteroespecíficos, mas expulsaram prontamente coespecíficos. Quando os confrontos envolveram indivíduos de territórios vizinhos ou casais com prole natante, as lutas incluíram unidades agonísticas mais agressivas. A ameaça frontal simultânea, na maioria das vezes, foi a primeira unidade a ser exibida em confrontos de fronteira de territórios. Em seguida, os peixes geralmente executavam a abertura opercular e a ameaça lateral alternadamente. O confronto terminou com a fuga de um dos oponentes ou progrediu para unidades agonísticas de alta agressividade, tais como ataque lateral e confronto frontal.

c) Construção de ninho

Macho e fêmea construíram ninhos no substrato dentro do território que foram utilizados como sítio de acasalamento e cuidado com a prole nos estágios de ovos e larvas. Os casais escavaram vários ninhos dentro do território defendido, mas o acasalamento ocorreu somente em um deles.

O comportamento de escavação dos ninhos incluiu duas unidades comportamentais:

1. Escavação com a boca: o peixe captura partículas do substrato com a boca e transfere-as para fora do ninho.
2. Escavação por ondulação: A porção ventral do corpo é pressionada contra o substrato enquanto o peixe se movimenta para frente executando movimentos rápidos de batida de cauda e ondulações do corpo promovendo a dispersão do substrato. É a unidade comportamental de escavação de ninho predominante.

Ninhos circulares rasos com diâmetro entre 5 e 10 cm foram construídos em locais rasos, no fundo dos riachos, próximos a raízes ou folhas de macrófitas aquáticas. Em alguns casos, durante a fase larval, os pais transferiram os filhotes para outros ninhos previamente construídos. No cativeiro, as paredes verticais dos tanques foram utilizadas como sítios para acasalamento. Nesses casos, a preparação do ninho consistiu na retirada de algas e outras partículas que se encontravam aderidas na superfície das paredes.

d) Corte

A corte foi realizada próxima ou dentro dos ninhos e finalizou com o acasalamento. Os comportamentos de corte envolveram três unidades comportamentais:

1. Exibição lateral: um peixe eriça total ou parcialmente as nadadeiras ímpares expondo a porção lateral do corpo ao parceiro.
2. Tremor: uma série ondulações corporais breves, repetidas e de baixa amplitude.
3. Tremor com batida de cauda: os peixes posicionam-se lado a lado, eriçam as nadadeiras e assumem uma postura com o corpo curvado longitudinalmente em forma de “S”, com a cabeça levemente voltada para o lado oposto ao parceiro. Tremem rapidamente o corpo seguido de uma batida de cauda em direção ao parceiro. Esses movimentos podem ser repetidos seguidamente.

e) Acasalamento

Todos os acasalamentos observados ($n = 6$) no período entre 16:30 e 19:00h. Eles tiveram duração de cerca de uma hora e consistiram de seqüências alternadas de entrada e saída do ninho entre macho e fêmea. A fêmea entrou no ninho descrevendo uma trajetória circular pressionando a porção ventral do corpo contra o substrato e vibrando rapidamente a porção posterior do corpo. Durante esses movimentos os ovócitos foram liberados. Alternadamente, o macho entrou no ninho com movimentos similares aos da fêmea, mas com o corpo mais afastado do substrato passando por cima dos ovócitos, provavelmente esperminado. Raramente macho e fêmea entraram simultaneamente no ninho. Os ovos aderentes foram depositados no ninho.

f) Cuidado Parental

f1) Manutenção da prole

Imediatamente após o acasalamento, os pais passaram a investir em comportamentos direcionados à prole. Durante o estágio ovo e larva, a prole permaneceu dentro do ninho. Nessa fase, os comportamentos mais comuns dos pais foram ventilação e limpeza que cessaram quando a prole começou a nadar livremente.

1. Ventilação: um dos pais posiciona-se próximo aos ovos ou larvas movimentando as nadadeiras pares. Isso proporciona maior circulação de água no ninho.
2. Limpeza: retirada de partículas estranhas do ninho com a boca.

f2) Defesa da prole

Nas fases ovo e larva, a prole é estacionária e permanece no ninho dentro do território. Nessa fase, o casal expulsou os peixes que se aproximaram do território por meio

de unidades agonísticas. A defesa da prole foi alternada com atividades de manutenção. Quando os filhotes começaram a nadar livremente e passaram a se deslocar pelo território, o casal ficou mais próximo da prole e passou a defender um espaço em torno dela. As unidades comportamentais envolvidas na defesa da prole foram as mesmas descritas para a defesa territorial.

g) Coloração

A coloração corporal de *Laetacara* sp. variou ao longo do período reprodutivo. Os peixes apresentaram diversas manchas distribuídas pelo corpo, identificadas como opercular, supra-opercular, médio-lateral, sub-ocelar, ocelar, pós-celar 1, 2 e 3 e transversais dorsais (Fig. 2).

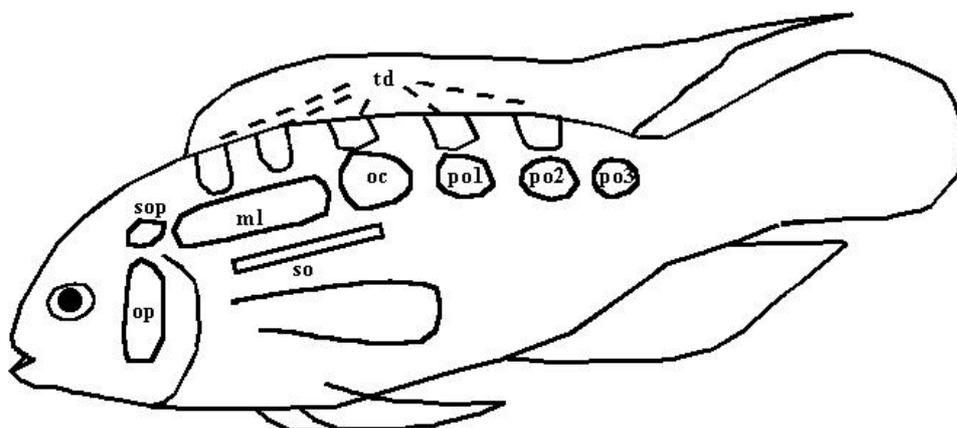


Fig. 2. Esquema destacando as manchas de *Laetacara* sp.: opercular (op), supra-opercular (sop), médio-lateral (ml), sub-ocelar (so), ocelar (oc), pós-celar 1 (po1), 2 (po2) e 3 (po3) e transversais dorsais (td).

Os peixes não reprodutivos apresentaram o corpo com uma coloração pálida, acinzentada com a mancha ocelar escurecida (Fig. 3a). Os peixes em atividade reprodutiva apresentaram coloração mais evidente. O corpo passou a ter uma coloração amarelada com tonalidades variando do azul ao roxo na porção ventral. Diversos pontos azuis brilhantes foram observados na cabeça, opérculo e nadadeiras. Estas eram amareladas, com exceção das nadadeiras pélvicas que apresentaram uma coloração azul brilhante.

Durante a fase pré-acasalamento, o casal apresentou uma coloração mais intensa e brilhante. A mancha opercular foi evidente e as manchas supra-opercular e médio-lateral, quando visíveis, apresentaram tonalidades alaranjado claro (Fig. 3b). A porção dorsal do

corpo e as nadadeiras apresentaram coloração amarelada enquanto a porção ventral apresentou tons de azul brilhantes. Pequenos pontos vermelhos foram observados pelo corpo das fêmeas, especialmente na nadadeira dorsal.

As manchas opercular, supra-opercular, médio-lateral, ocelar e sub-ocelar tornaram-se evidentes durante a fase ovo e larva. Na fase natante, ocorreu um progressivo escurecimento do corpo e das manchas pós-ocelares e transversais dorsais. As fêmeas escureceram mais rapidamente que os machos e apresentaram, em alguns casos, manchas vermelhas entre as manchas médio-lateral, ocelar e pós-ocelares (Fig. 3c,d). Os peixes com prole natante exibiram escurecimento máximo do corpo em dois contextos: quando ocuparam ambientes com maior demanda por defesa da prole e quando ocuparam locais protegidos em meio à vegetação.

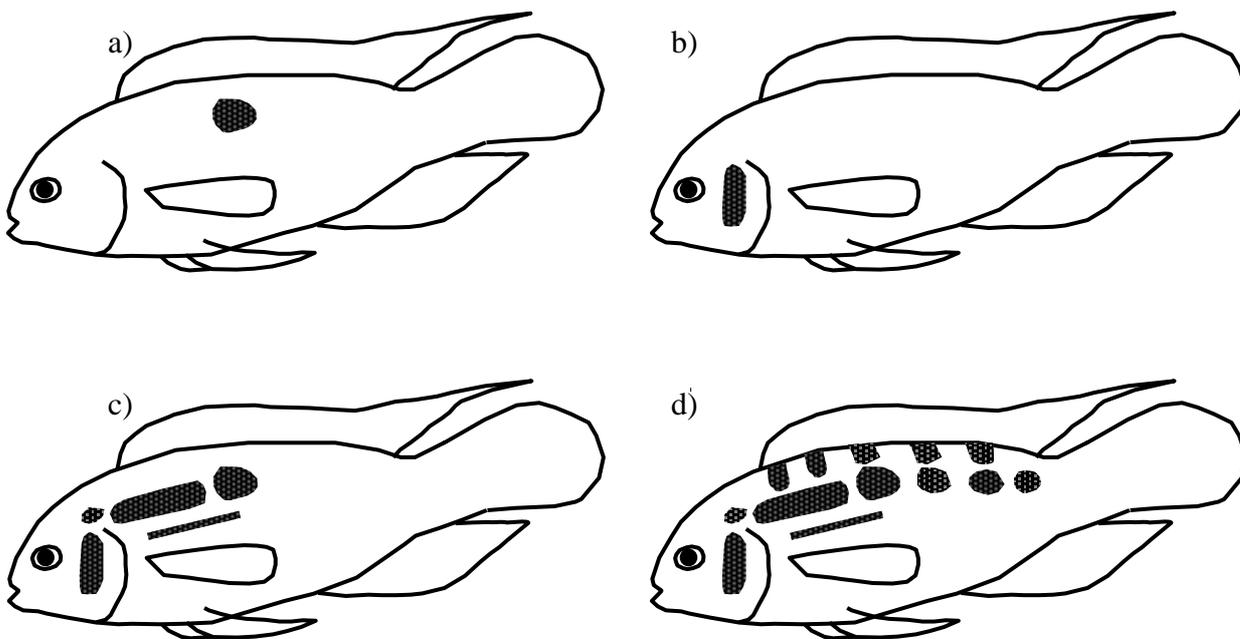


Fig. 3. Padrão de manchas de adultos: a. não reprodutivo, b. fase pré-acasalamento, c. cuidando da prole no estágio ovo-larva, d. cuidando de prole natante.

Discussão

O comportamento reprodutivo de *Laetacara* sp. é típico dos ciclídeos neotropicais que cuidam da prole no substrato iniciando com o estabelecimento e defesa de território e estendendo até o cuidado com a prole livre natante. Algumas características do comportamento reprodutivo dessa espécie parecem favorecer a sua ocorrência em ambientes alterados.

A primeira etapa do comportamento reprodutivo é o estabelecimento de um território por parte dos machos. Isso também ocorre em *Cichlasoma maculicauda* (= *Vieja maculicauda*) (Perrone, 1978), *C. meeki* (= *Amphilophus macracanthus*) (Neil, 1984) e *Herotilapia multispinosa* (Baylis, 1974). No entanto, difere do que foi observado por McKaye (1977), nas quais a formação do casal precede o estabelecimento dos territórios. No lago Jiloá, McKaye (1977) observou intensa competição intra e interespecífica por sítios para acasalamento. Nessas situações as chances de sucesso no estabelecimento e manutenção de um território por um macho solitário podem ser reduzidas. Porém, nos ambientes ocupados por *Laetacara* sp. a competição parece ser menos intensa, o que pode favorecer o estabelecimento de territórios por machos solitários. Essa constatação é baseada na ocorrência de potenciais sítios para acasalamento desocupados. Além disso, a outra espécie de peixe territorial simpátrica, *Cichlasoma paranense*, ocupa preferencialmente as regiões mais profundas, que são evitadas por *Laetacara* sp. Portanto, parece não haver competição por sítios para acasalamento entre essas espécies.

As superfícies rígidas são utilizadas para deposição dos ovos na maior parte das espécies de ciclídeos neotropicais (Barlow, 1974; Mckaye, 1977). Os resultados obtidos em cativeiro demonstram que *Laetacara* sp. pode utilizar substratos rígidos como ninhos. Porém, os riachos que essa espécie ocupa são predominantemente de fundo arenoso, resultado de intenso assoreamento, havendo pouca disponibilidade de superfícies rígidas como rochas. Nesse ambiente, a construção de ninhos é realizada no substrato arenoso, tática menos comum entre os ciclídeos (Barlow, 1974). A capacidade de construir ninhos nesse tipo de substrato parece ser uma das adaptações reprodutivas da espécie que garantem o seu sucesso em ambientes degradados.

As atividades envolvidas na manutenção da prole são bem difundidas entre os *substrate guards* (Keenleyside, 1991). Na fase larval, os filhotes não se encontram mais

aderidos ao substrato e os pais podem trocá-los de lugar, levando-os com a boca até outros ninhos previamente escavados. Outras espécies, tais como *Bujurquina vittata* e *A. coeruleopunctatus* também transportam a prole durante a fase estacionária, porém, adotando uma estratégia diferente (Keenleyside e Prince, 1976; Keenleyside e Bietz, 1981). Esses peixes depositam seus ovos aderentes sobre folhas soltas no substrato e, eventualmente, podem deslocá-la para outros locais. Esse comportamento parece ser uma resposta anti-predação e contra oscilações do nível de água (Keenleyside e Prince, 1976; Dupuis e Keenleyside, 1982). Em ambientes cujas alterações ambientais são imprevisíveis e recorrentes, como os que *Laetacara* sp. ocupa, a capacidade de transportar a prole para locais mais seguros pode ser determinante para a sua sobrevivência.

Os benefícios do cuidado biparental resultam primariamente das vantagens que os pais extraem do fato de possuírem um parceiro. O revezamento de funções permite que os pais alternem vigilância com alimentação (Ward e Samarakoon, 1981) e, com isso, mantenham melhores condições de saúde (Perrone e Zaret, 1979). Mas, fundamentalmente, a coordenação das atividades proporciona defesa mais efetiva contra predadores (Nagoshi, 1987).

A cooperação entre machos e fêmeas durante a reprodução é característica dos ciclídeos neotropicas (Barlow, 1974) e foi evidente neste estudo, tendo iniciado imediatamente após a formação do casal. Machos e fêmeas defenderam o território atacando intrusos, principalmente coespecíficos que se aproximavam. Durante a fase de ovo e larva em que a prole é estacionária, a defesa e a manutenção da prole são atividades mutuamente exclusivas. Assim, a cooperação através do revezamento de funções entre machos e fêmeas garante a execução dessas atividades simultaneamente. Em pares, há um aumento nas chances de um dos pais se distanciar e participar de atividades de defesa territorial sem comprometer a segurança da prole (Itzkowitz et al. 2001). Isso se torna evidente quando se retira um dos membros do par resultando no comprometimento de uma das funções parentais. Por exemplo, em *Archocentrus nigrofasciatus*, o tempo gasto em defesa territorial foi reduzido quando um membro de um casal foi retirado (Itzkowitz et al. 2001). Isso pode ser prejudicial à medida que expõe a prole a maior aproximação de predadores.

Quando a prole começa a nadar livremente, torna-se mais visível e susceptível à predação (Fitzgerald e Keenleyside, 1978). Em *Laetacara* sp. isso foi verificado em uma oportunidade em que um membro do casal foi retirado para a coleta de dados biométricos. O membro do par restante não foi capaz de evitar a predação de grande parte dos filhotes

natantes. Assim, o incremento na defesa dos filhotes possivelmente é assegurado através da permanência de ambos os pais junto à prole. Os principais predadores de filhotes parecem ser coespecíficos, especialmente os jovens. De fato, a maior taxa de predação da prole é atribuída aos coespecíficos na maior parte das espécies de ciclídeos neotropicais (e.g., Baylis, 1974; Keenleyside et al. 1990). Isso explica a prontidão com que casais de *Laetacara* sp. atacam esses peixes quando se aproximam do território ou da prole.

Seguindo o padrão de coloração dos ciclídeos (Baylis, 1974; Keenleyside, 1991), *Laetacara* sp. possui manchas distribuídas pelo corpo, cujo grau de escurecimento é dependente do contexto. Ao longo do ciclo reprodutivo elas tendem a se tornar evidentes atingindo grau máximo de escurecimento durante o cuidado com a prole natante. Os membros de casais com maiores demandas por defesa têm seus corpos mais escurecidos indicando um possível efeito da coloração como sinal de advertência, conforme sugerido por Baylis (1974). Além disso, o maior escurecimento do corpo pode também conferir camuflagem, especialmente aos casais com prole natante que se deslocam para áreas com altas densidades de vegetação.

As estratégias comportamentais exibidas por *Laetacara* sp. durante a reprodução, tais como utilização de substratos arenosos, capacidade de transporte da prole e cooperação entre machos e fêmeas no cuidado parental, provavelmente são fundamentais para o sucesso dessa espécie na ocupação de ambientes sob forte pressão antrópica. Estes resultados são relevantes para subsidiar futuros estudos sobre o efeito das alterações ambientais sobre a reprodução nos ciclídeos.

Referências

Barlow GW (1974) Contrasts in social behaviour between Central American cichlids and coral-reef surgeon fishes. *Amer Zool* 14:09-34

Baylis JR (1974) The behavior and ecology of *Herotilapia multispinosa* (Teleostei, Cichlidae). *Z. Tierpsychol* 34:115-146

Casatti L, Langeani F, Ferreira CP (2006) Stream fish, water and habitat quality in a pasture dominated basin, Southeastern Brazil. *Braz J Biol* 66:681-696

Dupuis HMC, Keenleyside MHA (1982) Egg-care behaviour of *Aequidens paraguayensis* (Pisces, Cichlidae) in relation to predation pressure and spawning substrate. *Can J Zool* 60:1794-1799

Fitzgerald GJ, Keenleyside MHA (1978) The effects of numerical density of adult fish on reproduction and parental behavior in the convict cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther). *Can J Zool* 56:1367-1371

Fryer G, Iles TD (1972) The cichlid fishes of the great lakes of Africa. T.F.H. publications, Neptune City

Itzkowitz M, Santangelo N, Richter M (2001) Parental division of labour and the shift from minimal to maximal role specializations: an examination using a biparental fish. *Anim Behav* 61:1237-1245

Keenleyside MHA (1991) Cichlid fishes: behavior, ecology and evolution. Chapman & Hall, Great Britain

Keenleyside MHA, Prince CE (1976) Spawning-site selection in relation to parental care of eggs in *Aequidens paraguayensis* (Pisces: Cichlidae). *Can J Zool* 54:2135-2139

Keenleyside MHA, Bietz BF (1981) The reproductive behaviour of *Aequidens vittatus* (Pisces, Cichlidae) in Surinam, South America. *Environ Biol Fish* 6:87-94

Keenleyside MHA, Bailey RC, Young VH (1990) Variation in the mating system and associated parental behaviour of captive and free-living *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour* 112:202-221

Lehner PN (1996) *Handbook of ethological methods*, 2nd edn. Cambridge University Press, United Kingdom

Lowe-McConnell RH (1969) The cichlid fishes of Guyana, South America, with notes on their ecology and breeding behaviour. *Zool J Linn Soc* 48:255-302

McKaye KR (1977) Competition for breeding sites between the cichlid fishes of Lake Jiloá, Nicaragua. *Ecology* 58:291-302

Nagoshi M (1987) Survival of broods under parental care and parental roles of the cichlid fish, *Lamprologus toae*, in Lake Tanganyika. *Jap J Ichthyol* 34:71-75

Neil SJ (1984) Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environ Biol Fish* 10:59-68

Perrone MJ (1978) Mate size and breeding success in a monogamous cichlid fish. *Environ Biol Fish* 3:193-201

Perrone MJ, Zaret TM (1979) Parental care of fishes. *Amer Nat* 113:351-361

Timms AM, Keenleyside MHA (1975) The reproductive behaviour of *Aequidens paraguayensis* (Pisces, Cichlidae). *Z Tierpsychol* 39:8-23

Ward JA, Samarakoon JI (1981) Reproductive tactics of the Asian cichlids of the genus *Etroplus* in Sri Lanka. *Environ Biol Fish* 6:95-103

- Capítulo 2 -

**Divisão de Funções Parentais em
um Ciclídeo Biparental**

Este capítulo será submetido a Acta Ethologica (Portugal-Espanha)

Resumo

As funções parentais foram investigadas na espécie de ciclídeo biparental *Laetacara* sp. durante as fases pré e pós-acasalamento. As observações foram realizadas em dois riachos de primeira ordem da Bacia do Paraná. Para isso, o tempo gasto próximo à prole, a frequência de unidades agonísticas emitidas e a frequência de escavação de ninho foram utilizados como indicadores de funções. Essas variáveis foram quantificadas em três contextos: antes do acasalamento (n = 11), durante o cuidado com ovos ou larvas (n = 11) e com prole livre natante (n = 12). As funções parentais foram executadas por ambos os pais, porém houve diferenças quantitativas. Na fase pré-acasalamento os machos investiram mais em defesa territorial enquanto as fêmeas investiram mais em construção de ninhos. As fêmeas gastaram mais tempo próximas à prole do que os machos na fase ovo/larva, mas não diferiram na fase livre natante. Isso indica que a divisão de funções continua durante a fase ovo/larva mas desaparece na fase seguinte. A vulnerabilidade da prole natante provavelmente é compensada pela permanência de ambos os pais próximos e pelo aumento da defesa manifestado através do aumento da emissão de ataques pelas fêmeas. Assim, cooperação reprodutiva nessa espécie é definida pela execução de papéis distintos nas primeiras fases reprodutivas e compartilhamento no cuidado com a prole natante.

Palavras-chave: Cuidado parental, cooperação reprodutiva, Cichlidae, peixe Neotropical.

Introdução

Nas espécies biparentais, a forma e intensidade com que os pais cooperam durante a manutenção da prole têm sido investigadas nos diferentes táxons (Keenleyside, 1991; Wynne-Edwards, 1995; Stenhouse et al. 2004). A maior parte dos estudos aponta para uma divisão de funções parentais entre machos e fêmeas. Em aves a especialização na execução de funções parentais pode ocorrer através do maior envolvimento das fêmeas na incubação dos ovos (Bartlett et al. 2005) e alimentação dos filhotes (Carere e Alleva, 1998). Machos e fêmeas também exibem papéis diferentes em roedores biparentais, com as fêmeas investindo mais tempo em atividades direcionadas à prole (Gubernick et al. 1993; Wynne-Edwards, 1995). Finalmente, os estudos em humanos revelam a mesma tendência de maior envolvimento das mães com atividades de manutenção dos filhos em detrimento do menor tempo investido pelos pais (Jones e Heermann, 1993).

Nos peixes, o cuidado biparental ocorre em uma pequena parcela das espécies (Sargent e Gross, 1993). Porém, na família Cichlidae, especialmente entre os representantes neotropicais denominados *substrate guarders*, esse tipo de cuidado é predominante. Nesses peixes o cuidado com a prole inicia-se imediatamente após o acasalamento e termina quando a prole atinge a independência (Keenleyside, 1991). A cooperação entre machos e fêmeas é manifestada na forma de divisão de funções, especialmente nos primeiros estágios de desenvolvimento da prole (ovo e larva) (Barlow, 1974). As fêmeas envolvem-se mais em atividades de manutenção da prole enquanto os machos, em defesa territorial. Essas diferenças reduzem ou desaparecem à medida que a prole se desenvolve (Barlow, 1974; Neil, 1984; Keenleyside, 1991).

Laetacara sp. é um ciclídeo típico *substrate guarder* sul-americano que exhibe extenso período de cuidado parental com cooperação de ambos os pais (Capítulo 1). No entanto, a generalização de que a divisão de funções parentais representa o padrão dos ciclídeos neotropicais não foi testada nessa espécie. Alguns autores sugerem que a diferença de tamanho entre machos e fêmeas é um importante preditor de divisão de funções parentais, cujo maior membro do par investe mais em defesa territorial (Barlow, 1974; Itzkowitz et al. 2005). O fato dos machos de *Laetacara* sp. serem maiores do que as fêmeas (Capítulo 1) indicaria uma predisposição deste sexo em investir mais em defesa da prole do que as fêmeas. Baseado nessas premissas, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que há divisão de funções parentais entre machos e fêmeas de *Laetacara* sp.

O comportamento de machos e fêmeas foi investigado em casais em diferentes fases reprodutivas. O tempo gasto próximo a prole foi utilizado como indicador de divisão de funções entre os sexos. O membro do par que se envolve em defesa territorial distancia-se mais dos filhotes e, conseqüentemente permanece menos tempo próximo deles, enquanto que as atividades de manutenção requerem maior proximidade com a prole. Assim, espera-se que em *Laetacara* sp., os machos permaneçam menos tempo próximos da prole do que as fêmeas.

Além disso, no Capítulo 1 ficou evidente que a emissão de ataques é um importante componente da defesa territorial e da prole. Como os sexos podem diferir nas estratégias de lutas que empregam (Itzkowitz, 1985; Nakano e Nagoshi, 1990), além do tempo gasto próximo à prole, as possíveis diferenças na frequência de unidades agonísticas emitidas entre os sexos também foi considerada neste estudo.

Material e Métodos

A espécie

Laetacara sp. é uma espécie de pequeno porte cujos adultos em atividade reprodutiva possuem comprimento total variando de 4 a 6,5 cm. Essa espécie foi reconhecida como nova e encontra-se em fase de descrição (Pavanelli, C.S. comunicação pessoal). O gênero *Laetacara* Kullander 1986 inclui quatro espécies neotropicais já descritas: *L. dorsigera*, *L. curviceps*, *L. flavilabris* e *L. tayeri*. A espécie *Laetacara* sp. distingue-se das demais congêneras pela ausência de mancha escura na porção mediana inferior da nadadeira dorsal (vs. mancha escura em *L. curviceps*, *L. dorsigera*, *L. flavilabris* e *L. tayeri*) e extremidade posterior do lobo superior da nadadeira caudal com 3 listras estreitas: negra (mais inferior), uma porção mediana transparente e a porção superior vermelha (vs. ausência de listras em *L. flavilabris* e *L. tayeri* e faixa estreita, normalmente vermelha em *L. curviceps* e *L. dorsigera*) (Carvalho, F.R., comunicação pessoal).

Local de Estudo

O estudo foi realizado em dois riachos de primeira ordem localizados nos municípios de Vitória Brasil e Dolcinópolis, SP. Ambos os ambientes possuem volume de água pequeno, e estão inseridos em uma região dominada por pastagens. Nas margens predominam herbáceas (Poaceae) não havendo vegetação marginal arbórea. *Laetacara* sp. ocorre em abundância especialmente em trechos mais rasos (5-20cm), com fundo arenoso e que possuem velocidade da água reduzida. Esses locais foram escolhidos porque a transparência da água propicia a visualização dos animais das margens dos riachos sem a necessidade de observação subaquática.

Coleta dos Dados

Para testar as possíveis diferenças de funções parentais, o tempo gasto próximo a prole (a menos de um corpo de distância dos filhotes), a frequência de unidades agonísticas emitidas e frequência de unidades de escavação de ninho foram avaliadas para machos e fêmeas de casais em diferentes contextos reprodutivos. Os casais em atividade reprodutiva foram identificados durante caminhadas pelas margens dos riachos. O comportamento dos dois membros de cada casal foi quantificado por meio do método de animal focal (15 min) nas diferentes fases reprodutivas (de acordo com descrição do Capítulo 1): fase pré-

acasalamento (n=10), ovo/larva (n=10) (a prole nesse estágio encontra-se dentro do ninho e, muitas vezes, esteve inacessível visualmente o que impossibilitou a discriminação desses estágios de desenvolvimento) e prole natante (n=12).

Foi utilizado um gravador portátil para registro das informações. A quantificação da frequência de escavação de ninho e das interações agonísticas foi baseada nos etogramas descritos no Capítulo 1.

Construção de ninho

Escavação por ondulação: A porção ventral do corpo é pressionada contra o substrato enquanto o peixe se movimenta para frente executando movimentos rápidos de batida de cauda e ondulações do corpo.

A outra unidade comportamental descrita, escavação com a boca, é pouco frequente (Capítulo 1) e não foi considerada aqui em função da dificuldade de discerni-la de atividades de forrageamento.

Interação agonística

As unidades comportamentais que envolvem sinalizações foram incluídas na categoria “ameaças”. Por outro lado, as unidades de maior agressividade que envolvem contato físico direto ou indireto foram definidas como sendo “ataques”. A frequência de unidades agonísticas totais, as ameaças e os ataques foram comparados entre os sexos e ao longo das fases reprodutivas.

AMEAÇAS

Ameaça Lateral: um peixe posiciona-se próximo ao oponente, eriça as nadadeiras e abre os opérculos expondo a porção lateral de seu corpo.

Ameaça Frontal Simultânea: dois peixes posicionam-se frente a frente sem abrir os opérculos. Podem permanecer nessa postura mesmo estando distantes e por tempo variável.

Abertura Opercular: Um peixe posiciona-se com a cabeça direcionada para um oponente, abre o opérculo e abaixa a membrana braquiostegal assumindo uma postura corporal lateralmente curvada em forma de “S”.

ATAQUES

Perseguição: Um peixe nada em direção ao oponente que foge.

Ondulação: um peixe ou ambos ondulam intensamente o corpo antero-posteriormente contra o oponente.

Ataque Lateral: um peixe aproxima-se e bate com a boca aberta no corpo do oponente.

Confronto Frontal: dois peixes aproximam-se frontalmente com a boca aberta e se tocam ou mordem suas maxilas. Eles podem descrever uma trajetória circular enquanto mantêm suas bocas em contato. Esse comportamento pode ter duração variando de poucos segundos até cerca de um minuto.

Análise dos Dados

Os dados foram testados quanto a normalidade e homocedasticidade por meio do teste de Shapiro Wilk e teste Fmax, respectivamente (Zar, 1999). Foram utilizados testes paramétricos para as análises dos dados de tempo próximo à prole e frequência total de unidades agonísticas, estes últimos após transformação $(x + 0,5)^{1/2}$ (Lehner, 1996).

O tempo gasto próximo à prole e a frequência de unidades agonísticas totais foram comparados entre os sexos e entre as fases reprodutivas por meio de 2-way ANOVA complementado por Tukey (Zar, 1999). Como no casal um membro do par pode modular o comportamento do outro (Itzkowitz et al. 2003), o sexo foi designado como medida repetida.

Nos demais casos, as premissas de normalidade e/ou homocedasticidade foram violadas e, por isso, foram utilizados testes não paramétricos. A análise do perfil agonístico (ameaças e ataques) foi realizada utilizando-se o teste de Wilcoxon para comparações entre os sexos e Kruskal Wallis complementado por Dunn para testar o efeito da fase reprodutiva em cada sexo (Zar, 1999). A frequência de escavação de ninho, atividade exclusiva da fase pré-acasalamento (Capítulo 1), foi comparada entre machos e fêmeas por meio do teste de Wilcoxon (Zar, 1999).

Resultados

Na fase pré-acasalamento o casal envolveu-se em atividades de corte, construção de ninho e defesa territorial. As fêmeas exibiram maior frequência de construção de ninho do que os machos (Teste de Wilcoxon, $Z = -2,11$, $p = 0,03$, Fig. 1).

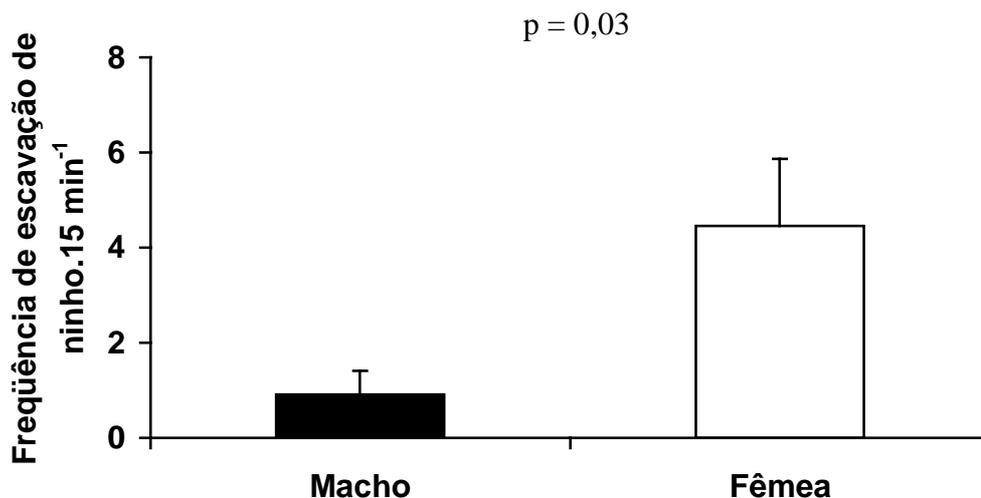


Fig. 1. Frequência de escavação de ninho média \pm erro padrão de machos e fêmeas na fase pré-acasalamento ($n = 11$)

Considerando o tempo em que os pais permaneceram próximos a prole, houve interação estatisticamente significativa entre fase reprodutiva e sexo ($F_{(1,20)} = 6,84$, $p = 0,017$, Fig. 2). As fêmeas de casais na fase ovo/larva permaneceram por mais tempo próximo a prole do que os machos (teste de Tuckey, $p = 0,017$, Fig. 2). No entanto, essa diferença não foi observada em casais com prole natante ($p = 0,98$). Ambos os sexos permaneceram por mais tempo junto à prole na fase prole natante ($p < 0,001$, Fig. 2).

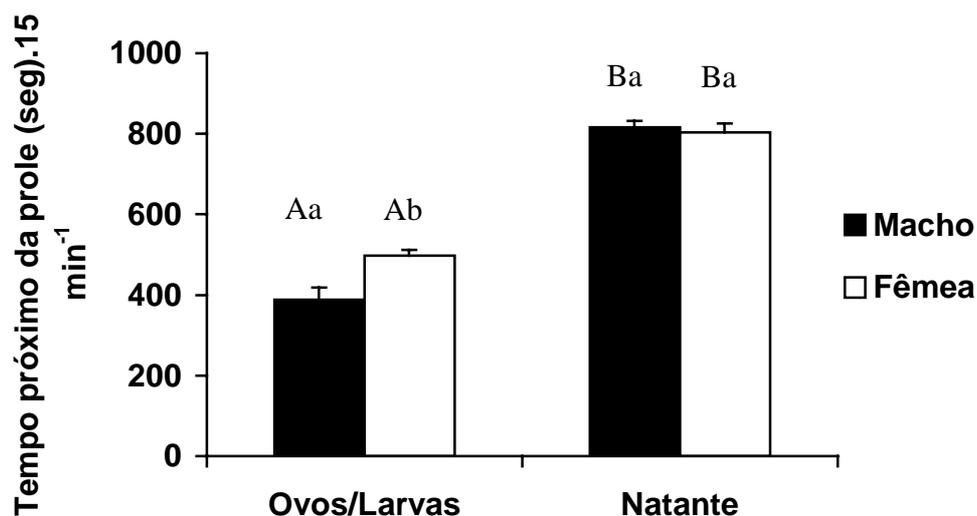


Fig. 2. Tempo próximo à prole (média \pm erro padrão) despendido por machos e fêmeas nas fases ovo/larva ($n = 11$) e livre natante ($n = 11$). Letras diferentes indicam significância estatística. Letras maiúsculas indicam comparação entre as fases reprodutivas e as minúsculas indicam comparação entre sexos em cada fase.

Com relação às unidades agonísticas totais, foi constatada interação entre fase e sexo ($F_{(2,31)} = 4,97$, $p = 0,013$). Os machos de casais em fase pré-acasalamento exibiram maior frequência de unidades agonísticas do que as fêmeas (teste de Tuckey, $p = 0,04$), padrão não observado em casais após o acasalamento ($p > 0,92$, Fig. 3). A frequência de unidades agonísticas não diferiu ao longo das fases reprodutivas tanto para os machos quanto para as fêmeas ($p > 0,1$).

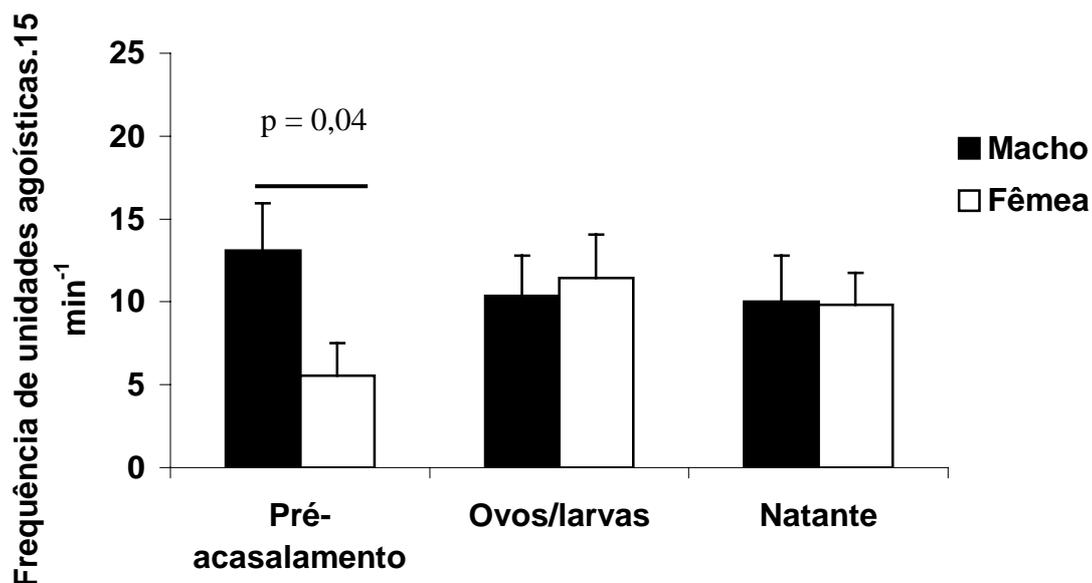


Fig. 3. Frequência média \pm erro padrão de unidades agonísticas emitidas por machos e fêmeas nas fases pré-acasalamento ($n = 11$), ovo/larva ($n = 11$) e livre natante ($n = 12$). A única diferença constatada ocorre entre machos e fêmeas na fase pré-acasalamento.

Considerando as unidades agonísticas por categorias (Ameaças e Ataques), os machos emitiram maior frequência de ameaças do que as fêmeas somente na fase pré-acasalamento (teste de Wilcoxon, $Z = -2,18$, $p = 0,02$, Fig. 4a). Entre os machos, houve efeito da fase de desenvolvimento na frequência de ameaças (Kruskal Wallis, $H = 10,15$, $p = 0,006$, Fig. 4a) que diminuiu da fase pré-acasalamento para a prole natante (teste de Dunn, $p < 0,05$). Não houve efeito da fase reprodutiva sobre a frequência de ameaças emitidas pelas fêmeas ($H = 1,23$, $p = 0,54$, Fig. 4a).

A frequência de ataques emitidos não diferiu entre machos e fêmeas em nenhuma das fases (teste de Wilcoxon, $p > 0,06$, Fig. 4b). Não houve efeito da fase reprodutiva entre os machos (Kruskal Wallis, $H = 0,003$, $p = 0,99$, Fig. 4b), porém, a frequência de ataques aumentou na fase de prole natante em relação a fase pré-acasalamento para as fêmeas ($H = 6,76$, teste de Dunn, $p < 0,05$, Fig. 4b).

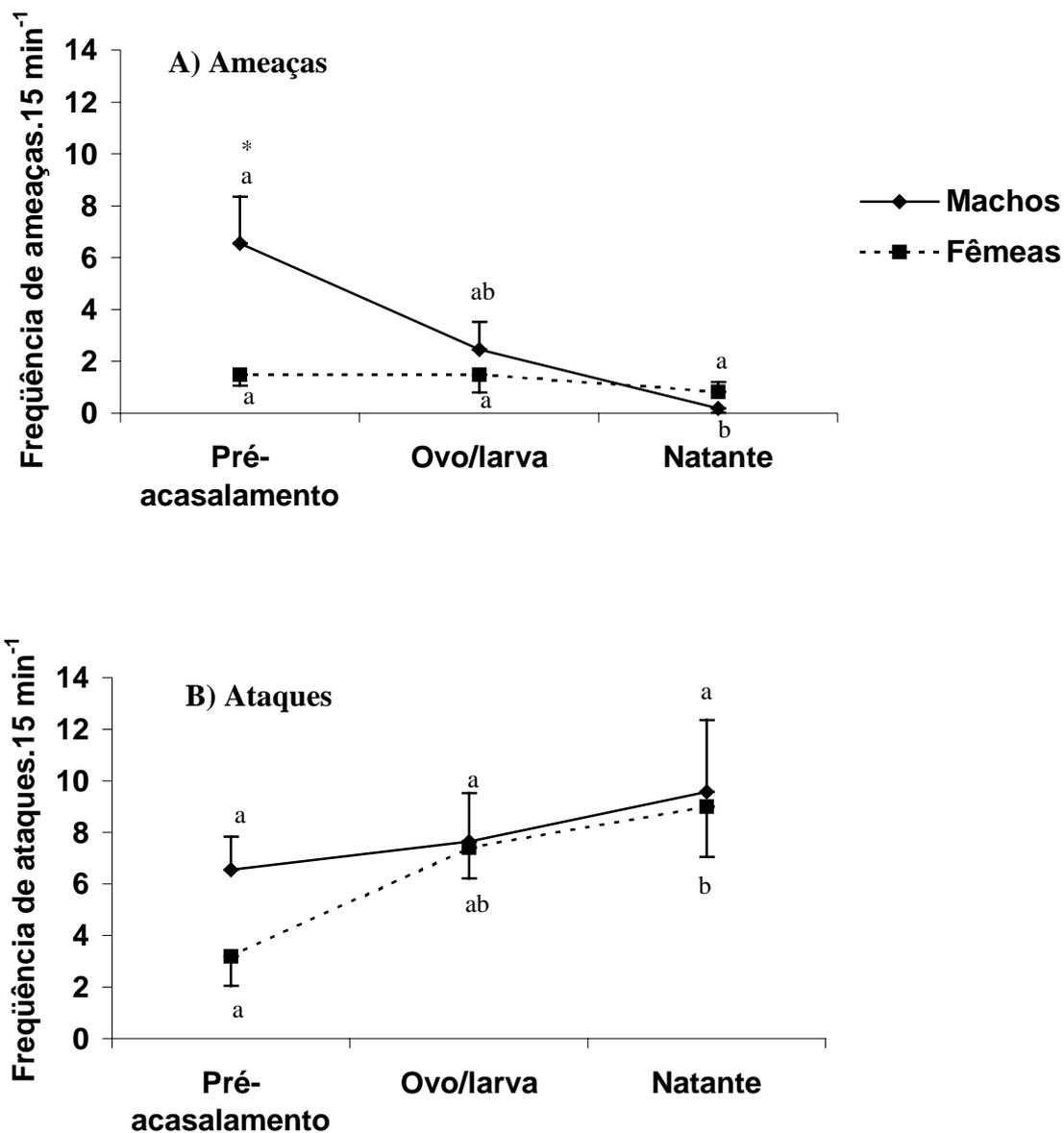


Fig. 4. Frequência média \pm erro padrão de ameaças e ataques emitidos por machos e fêmeas nas fases pré acasalamento ($n = 11$), ovo/larva ($n = 11$) e livre natante ($n = 12$). Asterisco indica diferença significativa entre os sexos. Letras diferentes indicam significância estatística entre as fases.

Discussão

O cuidado biparental em *Laetacara* sp. é uma atividade cooperativa entre machos e fêmeas com divisão de funções parentais. Embora machos e fêmeas executem todas as atividades, cada sexo envolve-se mais em uma função parental. Essas diferenças são evidentes nas primeiras fases reprodutivas desaparecendo quando a prole começa a nadar livremente.

As funções exercidas por machos e fêmeas durante o cuidado parental incluem atividades de manutenção e defesa da prole (Capítulo 1). A primeira atividade é positivamente enquanto a segunda é negativamente correlacionada com o tempo em que os pais permanecem próximos à prole (Itzkowitz e Nyby, 1982; Rogers, 1988; Itzkowitz et al. 2001). Por isso, neste estudo o tempo gasto próximo à prole foi utilizado como indicador de compartilhamento ou divisão de funções parentais, estratégia também utilizada por outros autores (Keenleyside e Bietz, 1981; Keenleyside, 1991; Annett et al. 1999).

Os ciclídeos biparentais são conhecidos pelo extenso período de cuidado parental (Keenleyside, 1991) o que resulta em um alto investimento por parte dos pais (Rogers, 1988). No entanto, as atividades reprodutivas do período que antecede o acasalamento também representam um importante componente do investimento parental (Mackereth e Keenleyside, 1993). Em *Laetacara* sp., as fêmeas investem mais na construção de ninhos, enquanto os machos em defesa territorial durante a fase pré-acasalamento. Esse padrão também foi observado em *Aequidens paraguayensis* (= *Bujurquina vittata*) (Timms e Keenleyside, 1975) e *Cichlasoma citrinellum* (= *Amphilophus citrinellus*) (Rogers, 1988). Assim, a generalização de que as fêmeas envolvem-se mais em atividades de manutenção da prole (Keenleyside, 1991) pode ser aplicada mesmo antes do acasalamento, manifestando-se através do maior investimento em preparação dos ninhos.

Na fase ovo/larva, machos e fêmeas revezam na execução de defesa territorial e manutenção da prole (Capítulo 1). No entanto, os machos permaneceram menos tempo próximos dos filhotes do que as fêmeas, indicando um maior envolvimento em defesa territorial em detrimento do maior investimento das fêmeas em atividades de manutenção. A divisão de funções é típica dos ciclídeos biparentais, principalmente durante a fase estacionária da prole (Itzkowitz e Nyby, 1982; Townshend e Wootton, 1985; Rogers, 1988).

A divisão de funções observada na fase pré-acasalamento e na fase ovo/larva pode resultar do significado que as atividades representam para cada sexo. O investimento na execução de alguma atividade é diretamente proporcional ao valor que ela representa (Trivers, 1972). As fêmeas investem mais na produção de gametas do que os machos e, por isso, investiriam prioritariamente em atividades direcionadas a prole. Antes do acasalamento, isso seria representado pelo investimento em ninhos e nas fases ovo/larva pelas atividades de manutenção. Por outro lado, a posse do território pode ter maior valor para os machos pois eles podem garantir a atração de novos parceiros e ter novas chances de acasalamento se falharem em uma primeira tentativa de reprodução (Schwanck, 1989). Nesses casos, a divisão de funções seria resultado de um conflito entre os sexos.

Porém, alternativamente, a divisão de funções pode ser resultado das diferenças na habilidade com que os sexos executam cada uma das atividades. Assim um casal otimizaria o seu desempenho se cada membro do par se especializasse nas atividades que executam com maior sucesso. Por exemplo, os machos, via de regra maiores do que as fêmeas, seriam mais efetivos na defesa territorial e, por isso, enfatizariam essa atividade (Barlow, 1974; Schwanck, 1989).

Além do investimento desigual nas atividades parentais, machos e fêmeas diferem na forma com que executam essas atividades. Apesar de terem permanecido menos tempo distante da prole na fase ovo/larva, as fêmeas não diferiram dos machos com relação à frequência de unidades agonísticas emitidas. Isso implica na emissão de maior frequência de itens agonísticos por unidade de tempo e revela a existência de diferenças nas táticas de lutas entre os sexos. Os itens agonísticos emitidos pelas fêmeas são mais rápidos e, possivelmente, atingem intrusos a menores distâncias, fatos também constatados em outras espécies (Itzkowitz, 1985; Nakano e Nagoshi, 1990).

Neste estudo as diferenças nas funções parentais observadas nas primeiras fases reprodutivas desapareceram em casais com prole natante. Essa é uma tendência observada nos ciclídeos biparentais (Keenleyside, 1991) e parece ser uma resposta à mudança de comportamento da prole. Quando os filhotes começam a nadar livremente, deixam o ninho e passam a se deslocar em cardumes pelo território forrageando geralmente junto ao substrato (Capítulo 1). Essa é uma fase em que os filhotes ficam mais vulneráveis à predação (Fitzgerald e Keenleyside, 1978; Nagoshi, 1987). A permanência de ambos os pais junto à prole garantiria, segundo Annett et al. (1999), uma área maior ao redor da prole livre de predação do que se mantida por somente um indivíduo.

Se por um lado a prole natante exige uma maior demanda por defesa, o que pode ser manifestado pelo aumento na frequência de unidades agonísticas (Smith-Grayton e Keenleyside, 1978; Neil, 1984; Itzkowitz, 1985), o deslocamento da família para locais com maior densidade de vegetação (Capítulo 1), onde a conspicuidade da prole é reduzida e a densidade de potenciais predadores é menor do que nas áreas abertas, possivelmente confere uma proteção adicional à prole natante. Nesse sentido, a semelhança na frequência de unidades agonísticas observada na fase natante com relação às fases anteriores pode não ter refletido o estado motivacional do casal, mas ter sido uma função da menor densidade de potenciais predadores presentes nos locais que eles passaram a ocupar.

A frequência de ameaças entre os machos com prole natante foi reduzida. Por outro lado, as fêmeas aumentaram a frequência de ataques com o desenvolvimento da prole. As ameaças são unidades agonísticas menos agressivas, importantes para sinalização do território, garantindo a defesa do território ao mesmo tempo em que confere menor risco de injúrias (Itzkowitz, 1985). O fato dos machos serem mais envolvidos na defesa territorial nas primeiras fases reprodutivas pode explicar a alta frequência de ameaças que eles emitem. A redução na emissão de ameaças coincide com o desaparecimento do território na fase natante, período em que o casal passa a defender um espaço em torno da prole e não um espaço físico fixo. O aumento da agressividade na fase natante, comum em outras espécies de ciclídeos neotropicais (Smith-Grayton e Keenleyside, 1978; Neil, 1984; Itzkowitz, 1985), não foi manifestado no presente estudo pelo aumento da frequência de unidades agonísticas totais, mas através do aumento de ataques emitidos pelas fêmeas. A menor demanda da prole natante por atividades de manutenção provavelmente favorece a mudança de comportamento da fêmea. Portanto, o aumento dos níveis de agressividade é, provavelmente, uma resposta compensatória ao aumento da vulnerabilidade da prole natante decorrente da sua maior capacidade de mobilidade e dispersão.

Em *Laetacara* sp. a cooperação entre os sexos é manifestada através da divisão de funções e não simplesmente através do efeito aditivo de dois pais executando a mesma função. Isso, possivelmente, contribui para o sucesso dessa espécie na colonização de ambientes que seriam menos prováveis para espécies solitárias ou sem cuidado parental.

Referências

Annett CA, Pierotti R, Baylis JR (1999) Male and female parental roles in the monogamous cichlid, *Tilapia mariae*, introduced in Florida. *Environ Biol Fish* 54: 283-293

Barlow GW (1974) Contrasts in social behaviour between Central American cichlids and coral-reef surgeon fishes. *Am Zool* 14: 09-34

Bartlett TL, Mock DW, Schwagmeyer PL (2005) Division of labor: incubation and biparental care in House Sparrows (*Passer domesticus*). *Auk* 122: 835-842

Carere C, Alleva E (1998) Sex differences in parental care in the common swift (*Apus apus*): effect of brood size and nestling age. *Can J Zool* 76: 1382-1387

Fitzgerald GJ, Keenleyside MHA (1978) The effects of numerical density of adult fish on reproduction and parental behavior in the convict cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther). *Can J Zool* 56: 1367-1371

Gubernick DJ, Wright SL, Brown RE (1993) The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. *Anim Behav* 46: 539-546

Itzkowitz M (1985) Sexual differences in offspring defense in a monogamous cichlid fish. *Z Tierpsychol* 70: 247-255

Itzkowitz M, Nyby J (1982) Field observations of parental behaviour of the Texas cichlid *Cichlasoma cyanoguttatum*. *Am Mid Nat* 108: 364-368

Itzkowitz M, Santangelo N, Richter M (2001) Parental division of labour and the shift from minimal to maximal role specializations: an examination using a biparental fish. *Anim Behav* 61: 1237-1245

Itzkowitz M, Santangelo N, Richter M (2003) How does a parent respond when its mate emphasizes the wrong role? A test using a monogamous fish. *Anim Behav* 66: 863-869

Itzkowitz M, Santangelo N, Cleveland A, Bockelman A, Richter M (2005) Is the selection of sex-typical parental roles based on an assessment process? A test in the monogamous convict cichlid fish. *Anim Behav* 69: 95-105

Jones LC, Heermann JA (1993) Parental division of infant care: contextual influences and infant characteristics. *Nurs Res* 41: 228-234

Keenleyside MHA (1991) *Cichlid fishes: behavior, ecology and evolution*. Chapman & Hall, Great Britain

Keenleyside MHA, Bietz BF (1981) The reproductive behaviour of *Aequidens vittatus* (Pisces, Cichlidae) in Surinam, South America. *Environ Biol Fish* 6: 87-94

Lehner PN (1996) *Handbook of ethological methods*. Cambridge University Press, United Kingdom

Mackereth RW, Keenleyside MHA (1993) Breeding territoriality and pair formation in the convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*; Pisces, Cichlidae). *Can J Zool* 71: 960-967

Nagoshi M (1987) Survival of broods under parental care and parental roles of the cichlid fish, *Lamprologus toae*, in Lake Tanganyika. *Jap J Ichthyol* 34: 71-75

Nakano S, Nagoshi M (1990) Brood defense and parental roles in a biparental cichlid fish *Lamprologus toae* in Lake Tanganyika. *Jap J Ichthyol* 36: 468-476

Neil SJ (1984) Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environ Biol Fish* 10: 59-68

Rogers W (1988) Parental investment and division of labor in the Midas Cichlid (*Cichlasoma citrinellum*). *Ethology* 79: 126-142

Sargent RC, Gross MR (1993) Williams' principle: an explanation of parental care in teleost fishes. In: Pitcher TJ (ed) Behaviour of teleost fishes. Chapman & Hall, Great Britain, pp 333-361

Schwanck EJ (1989) Parental care of *Tilapia mariae* in the field and in aquaria. Environ Biol Fish 24: 251-265

Smith-Grayton PK, Keenleyside MHA (1978) Male-female parental roles in *Herotilapia multispinosa* (Pisces: Cichlidae). Anim Behav 26: 520-526

Stenhouse IJ, Gilchrist HG, Montevecchi WA (2004) Reproductive investment and parental roles in Sabine's gulls *Xema sabini*. J Ethol 22: 85-89

Timms AM, Keenleyside MHA (1975) The reproductive behaviour of *Aequidens paraguayensis* (Pisces, Cichlidae). Z Tierpsychol 39: 8-23

Townshend TJ, Wootton RJ (1985) Variation in the mating system of a biparental cichlid fish, *Cichlasoma pananense*. Behaviour 95: 181-197

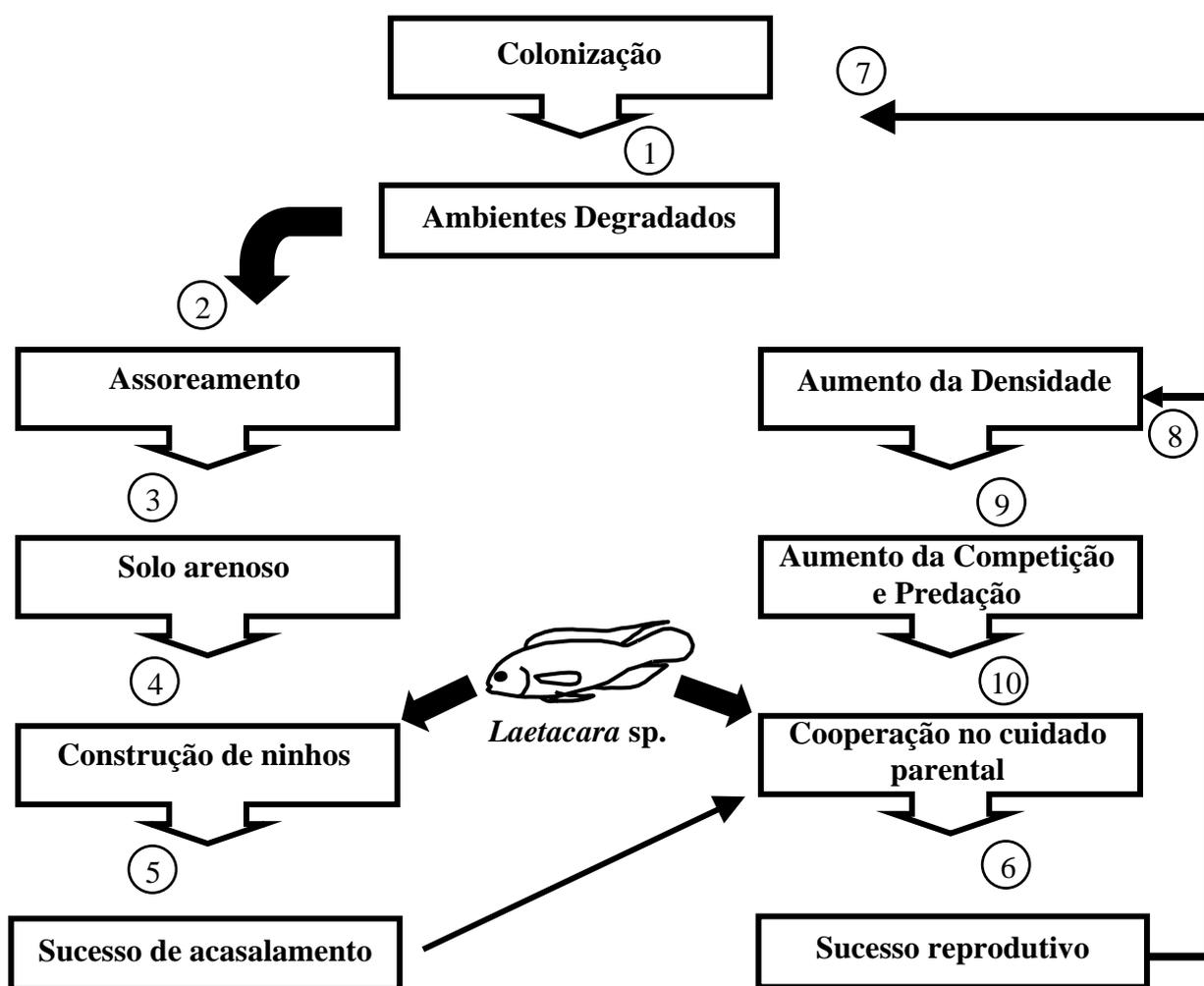
Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell BG (ed) Sexual selection and descent of man, 1871-1971. Aldine, Chicago, pp 136-179

Wynne-Edwards KE (1995) Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*). Anim Behav 50: 1571-1585

Zar JH (1999) Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey

Considerações Finais

O extenso investimento parental exibido por *Laetacara* sp. manifesta-se através da seleção e preparação para sítios de acasalamento, intensa defesa territorial e extenso período de cuidado parental (Capítulo 1). A cooperação reprodutiva nesta espécie é definida pela divisão de tarefas nas primeiras fases reprodutivas e por compartilhamento de funções à medida que a prole se desenvolve (Capítulo 2). Essa estratégia favorece o seu sucesso na ocupação de ambientes degradados (esquema a seguir).



Laetacara sp. é encontrada em abundância em ambientes degradados (1) que apresentam avançado grau de assoreamento (2), resultando no predomínio de um substrato arenoso (3). Diferentemente da maior parte dos ciclídeos neotropicais, essa espécie é capaz de construir ninhos nesse tipo de substrato (4) garantindo o sucesso de acasalamento (5). O cuidado biparental garante a sobrevivência da prole e o sucesso reprodutivo (6)

favorecendo a colonização desses tipos de ambientes (7) ao mesmo tempo em que contribui para o aumento da densidade populacional (8). Isso pode afetar negativamente a sobrevivência da prole através do aumento da pressão de competição e predação (9). Porém, a cooperação entre machos e fêmeas durante o cuidado com a prole, provavelmente, exerce um efeito compensatório (10) garantindo o sucesso reprodutivo. Assim, as estratégias comportamentais envolvidas na reprodução exibidas por *Laetacara* sp. favorecem a colonização de ambientes degradados.