

Efeitos da experiência de machos no sucesso reprodutivo em acará bandeira, *Pterophyllum scalare* Lichtenstein, 1823 (Osteichthyes, Cichlidae)¹

Maria do Socorro R. F. Cacho², Sathyabama Chellappa² & Maria Emília Yamamoto³

¹Instituição Financiadora: CAPES/MEC

² Programa de Pós-Graduação em Bioecologia Aquática, UFRN - Praia de Mãe Luiza, s/n. Via Costeira. Natal/RN. CEP: 59014-100. Brasil. E-mail: socorrocacho@ufrnet.br; bama@dol.ufrn.br

³ Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia, Departamento de Fisiologia, UFRN - Avenida Salgado Filho, 3000, Lagoa Nova, Natal/RN. CEP: 59072-970. Brasil. E-mail: eyamamot@uol.com.br

Abstract. Effects of males experience on reproductive success in angel fish, *Pterophyllum scalare* Lichtenstein, 1823 (Osteichthyes, Cichlidae). This study investigates the effects of experience on mate selection and reproductive success by male angel fish. Six pairs of experienced and inexperienced males were used along with six females. Males were placed in pairs in six aquaria and aggressive behavior in relation to number of attacks and bites given by males during the establishment of territory was registered. Then the female was introduced to investigate mate selection. Behavior in relation to courtship, mate selection, mating and parental care were observed. Mate selection was verified by the time spent by the female near one of the males. After mating, reproduction of the couples was followed up to verify the relation between aggressiveness of males and parental care during the egg and larval phases. Six tests were carried out using inexperienced males to verify mate selection by female and survival of eggs and larvae. Results evidenced that females preferred larger, aggressive, territorial and experienced males. Correlation between males aggressiveness and eggs survival was significantly, besides correlation of ventilation of eggs and their survival. Aggressiveness of experienced males was significant higher during parental care of larvae in relation to their survival. Correlation between intra-buccal transport and survival of larvae was significantly in relation to the parental care exhibited by experienced, paired and isolated fish. However, females stayed with inexperienced males only when there was no other choice. Females evaluate males by courtship behavior and consequently the males obtain more reproductive success.

Key words: reproductive behavior, reproductive experience of males, mate choice by female.

Resumo: Este estudo investigou os efeitos da experiência dos machos na escolha do parceiro e no sucesso reprodutivo em acará bandeira. Seis pares de machos experientes e inexperientes foram utilizados juntamente com seis fêmeas. Os machos foram colocados aos pares em seis aquários e durante o estabelecimento de território foi registrado o comportamento agressivo por meio do número de ataques e mordidas por eles emitidos. Para investigar a escolha do parceiro foi introduzida uma fêmea. Foram observados os comportamentos em relação à corte, escolha do parceiro, acasalamento e cuidado parental. A escolha do parceiro foi verificada pelo tempo gasto pela fêmea próximo a um dos machos. Após o acasalamento, foi acompanhada a reprodução dos casais para verificar a relação entre agressividade de machos e cuidado parental durante as fases de ovo e de larvas. Foram realizados seis testes utilizando machos inexperientes para verificar a escolha do parceiro pela fêmea e a sobrevivência de ovos e de larvas. Os resultados mostraram que as fêmeas preferiram machos maiores, mais agressivos, territoriais e experientes. A correlação entre a agressividade dos machos e a sobrevivência dos ovos foi significativa. Além disso, também foi significativa a correlação entre a ventilação dos ovos e a sobrevivência deles. A agressividade dos machos experientes foi significativamente mais alta durante o cuidado parental das larvas e em relação à sobrevivência delas. A correlação entre o cuidado através do transporte intra-bucal realizado por machos experientes acasalados e isolados e a sobrevivência das larvas foi significativa. As fêmeas só permaneceram com machos inexperientes quando não houve nenhuma outra escolha. As fêmeas avaliam seus parceiros através do comportamento de corte e por meio deste os machos obtêm maior sucesso reprodutivo.

Palavras-chave: Comportamento reprodutivo, experiência reprodutiva de machos, escolha de parceiro pela fêmea.

INTRODUÇÃO

Na maioria dos animais, as fêmeas escolhem seus parceiros com base na contribuição que eles podem oferecer para o sucesso de suas proles (GOULD & GOULD, 1989). Em muitas espécies a escolha do parceiro é realizada pela fêmea e está relacionada com o sistema de acasalamento. Em espécies monogâmicas, ambos os sexos são seletivos e cada um dos membros que formam o par deve contribuir da melhor maneira possível para o sucesso da reprodução (WICKLER & SEIBT, 1985). Estas espécies apresentam geralmente cuidado biparental e durante a corte as fêmeas através de características fenotípicas avaliam a habilidade e disposição dos machos para investirem na criação da prole (GOODENOUGH *et al.* 1993). As fêmeas preferem parceiros que demonstrem habilidade parental, naturalmente porque essa característica prediz um alto sucesso reprodutivo (CLUTON BROCK, 1988). Em peixes, a posse de um território de boa qualidade é um dos requisitos para a procriação (HUNTINGFORD, 1979; CHELLAPPA *et al.* 1999a; CACHO *et al.* 2004). Neste grupo, as fêmeas preferem machos territoriais, acasalam-se e depositam seus óvulos em territórios adequados à reprodução. Os territórios são geralmente ocupados por machos de grande porte e o tamanho do corpo, a agressividade e a escolha dos machos pelas fêmeas estão sempre inter-relacionados. Os machos maiores, mais agressivos geralmente conseguem defender território de melhor qualidade, atrair maior número de fêmeas e alcançar maior sucesso reprodutivo. (TORRICELLI *et al.* 1993; CHELLAPPA *et al.* 1999b; CACHO *et al.* 2004). Nos ciclídeos, a maioria das espécies é territorial e defende sítios de acasalamento durante o período reprodutivo (KEENLEYSIDE, 1991; CHELLAPPA, 2000).

O acará bandeira, *Pterophyllum scalare*, é um ciclídeo nativo da Bacia Amazônica do Brasil, usado em aquarofilia e comumente exportado como espécie ornamental (LOWE-Mc CONNEL, 1991). Os machos são territoriais e competem por fêmeas para acasalamento. É provável, que os casais em acará bandeira adotem a monogamia serial, um raro sistema no qual os parceiros, após investirem nos

seus descendentes por determinado tempo, buscam novos companheiros, freqüentemente na mesma estação reprodutiva (GOULD & GOULD, 1989). Na natureza, o acará bandeira se reproduz em um sistema bastante competitivo, onde há grande envolvimento do casal com a prole. Esses peixes apresentam cuidado biparental, principalmente durante a fase inicial da reprodução, quando os machos são mais assíduos e envolvidos no cuidado à prole (CACHO *et al.* 1999). A contribuição do macho é muito importante para o sucesso reprodutivo, uma vez que as fêmeas sozinhas dificilmente conseguem proteger os ovos de predadores.

Este trabalho teve como objetivo investigar a importância da experiência reprodutiva adquirida pelos machos para a escolha do parceiro pelas fêmeas e para o sucesso da reprodução.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de trabalho

As observações foram realizadas no Laboratório de Ictiologia do Departamento de Oceanografia e Limnologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Brasil.

Aquisição e manutenção dos peixes

Foram utilizados 18 exemplares de acará bandeira (doze machos e seis fêmeas) originados do Rio Tapajós, localizado na Bacia Amazônica. Os peixes foram adquiridos em um posto de venda de peixes ornamentais próximo a Natal, RN, Brasil. Para manutenção dos peixes foram utilizados dois tanques de cimento com capacidade para 1000L, com aeração constante. Foram mantidos níveis de oxigênio dissolvido em torno 8.0 mgL^{-1} , pH variando de 6.8 a 7.0 e temperatura da água em torno de 27°C . A dieta foi à base de ração comercial para ciclídeos, com 43% de proteína bruta correspondente a 5% do peso do corpo e oferecida duas vezes ao dia. A composição básica do produto consistiu de proteína texturizada de soja, farinha de peixe, farinha de trigo, camarão fresco, farinha de milho, farinha de algas marinhas, cenoura desidratada, leveduras, óleo de soja refinado,

Spirulina, óleo de peixe, aditivo prebiótico, sal, aditivo enzimático, premix vitamínico mineral, corantes naturais, minerais orgânicos quelatados, vitamina C estabilizada e antioxidante.

Procedimentos

Foram utilizados peixes com mais de um ano de idade que apresentavam tamanhos diferentes, competidores em potencial (machos experientes com comprimento total médio igual a $136,7 \pm 6,1$ mm; machos inexperientes com comprimento total médio de $115,0 \pm 6,3$ mm; e fêmeas com comprimento total médio igual a $109,3 \pm 13,4$ mm).

Foram realizados seis testes, cada teste com seis observações, totalizando 36 horas de observação. Cada observação teve duração de 60 min que foram subdivididos em três períodos de 20 min. Foram utilizados seis pares de machos, cada par composto por um macho experiente e outro inexperiente. Foram considerados experientes os machos que conseguiram proteger os filhotes até a independência em ciclos reprodutivos anteriores e inexperientes os machos que não conseguiram ir além da corte durante a primeira tentativa de acasalamento.

Testes de acasalamento, observação de comportamentos e parâmetros avaliados

Os machos experientes e inexperientes foram colocados aos pares em seis aquários de 70x40x40 cm. Cada aquário, com fundo de cascalho originário de rio, foi ornamentado com plantas aquáticas de diferentes espécies, com folhas largas (anúbia, *Anubia sp.* e amazonenses, *Echinodorus amazonensis*, Fasset) e estreitas (capim-d'água, *Valisneria gigas*, Graebener e elódea, *Egeria densa*, Planchon). Foram registrados e descritos os comportamentos apresentados pelos machos durante 48 horas por ocasião do estabelecimento de território. Os machos selecionaram um sítio e defenderam o território através de comportamentos agressivos. A agressividade dos machos foi avaliada, pelo número de ataques e mordidas quantificados durante cinco sessões de 30 min. Foi considerado como ataque o movimento brusco em direção ao oponente e mordida como o ato de comprimir ou ferir com os

dentos o oponente através da abertura e fechamento da boca. Os peixes foram considerados agressivos quando exibiram uma frequência de agressividade acima de 70% de acordo com ROGERS (1995).

Após este período foi introduzida uma fêmea em cada aquário para investigação da escolha do parceiro pela fêmea. Foram observados os comportamentos apresentados durante a corte, a escolha do parceiro, o acasalamento e o cuidado parental.

Para a realização da corte, os machos adotaram a natação em círculo em volta das fêmeas como meio de atraí-las. Durante a corte foram observados comportamento de aproximação, quando os machos dirigiram-se às fêmeas mantendo uma distância de 8 a 10 cm; comportamento de afastamento, quando machos e fêmeas se distanciaram nadando para longe durante o encontro; e permanência, quando machos e fêmeas permaneceram próximos aos sítios selecionados pelos machos ou nadando lado a lado.

A escolha do parceiro foi verificada através do maior tempo de permanência da fêmea junto a um dos machos. Durante o acasalamento, machos e fêmeas juntos realizaram a limpeza do substrato para a desova, através do contato da boca, da nadadeira dorsal, e do próprio ventre com o substrato de plantas de folhas largas da espécie amazonenses (*Echinodorus amazonensis*).

Após o acasalamento, a reprodução dos casais foi acompanhada para verificar a relação entre a agressividade dos machos e o cuidado parental. Foi verificado o efeito da relação entre agressividade e cuidado parental na sobrevivência de ovos e de larvas, além da relação entre o cuidado apresentado pelos machos experientes na sobrevivência das larvas.

Para verificar a relação entre a agressividade e o cuidado parental na sobrevivência de ovos e de larvas foi realizada a contagem de ambos para cada casal. O cuidado com a prole foi observado durante duas fases: a fase de ovos quando os pais permaneceram próximos aos ovos que ficaram aderidos às folhas logo após a desova, defendendo-os agressivamente ou aerando-os através de movimentos das nadadeiras peitorais, até a eclosão e a fase de larvas quando os pais permaneceram próximos às larvas protegendo-

as, através da agressão ou apanhando-as na boca, transferindo-as de um local para outro e cuidando delas na boca. Este tipo de comportamento foi definido como transporte intrabucal das larvas (CACHO *et al.* 1999).

Posteriormente foram realizados seis testes utilizando apenas machos inexperientes na presença das fêmeas para verificar a relação de escolha através da permanência, sobrevivência de ovos e de larvas, comparando os resultados com aqueles de casais com machos experientes.

Análise estatística

Para a comparação dos parâmetros avaliados foi utilizada a análise de variância (ANOVA), os testes t-Student, F-Fisher/Snedecor para identificação das diferenças entre os tratamentos e o teste de correlação de Pearson, primeiro para verificar a relação entre a agressividade e o cuidado parental apresentados por machos experientes na sobrevivência de ovos e de larvas; segundo para verificar a relação entre o cuidado apresentado pelos casais experientes na sobrevivência das larvas e terceiro, para verificar a relação entre a permanência das fêmeas com machos experientes bem sucedidos e inexperientes na sobrevivência de ovos e larvas. Os testes estatísticos foram feitos por meio do Programa Statistica versão 6.0.

RESULTADOS

Em todos os testes realizados, as fêmeas preferiram machos experientes permanecendo próximo a eles (ANOVA, t - teste, $t = 14,02$; $p < 0,001$). As fêmeas de acará bandeira só escolheram os machos reprodutivamente inexperientes quando foram testadas apenas com esses machos não havendo outra opção (Fisher/Snedecor, $F = 0,21$; $p = 0,646$).

Os machos reprodutivamente experientes, durante o cuidado parental, foram significativamente mais agressivos (Fisher/Snedecor, $F = 163,46$; $p < 0,0001$) e se empenharam na proteção dos ovos com maior intensidade do que os machos reprodutivamente inexperientes. O resultado da correlação entre agressividade e sobrevivência dos

ovos, apenas para machos experientes foi significativo (Pearson, $r=0,96$; $p<0,002$; $n=6$)(Fig. 1).

A correlação entre o cuidado parental (aeração dos ovos) realizado por esses machos e sobrevivência dos ovos (Fig. 2) foi significativa (Pearson, $r = 0,94$; $p < 0,005$; $n = 6$).

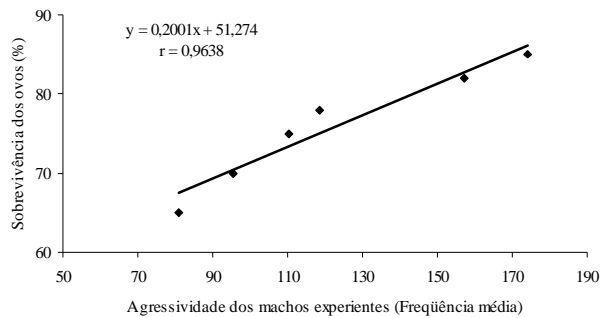


Figura 1. Sobrevivência dos ovos em relação à agressividade dos machos experientes (Pearson, $p < 0,002$; $n = 6$).

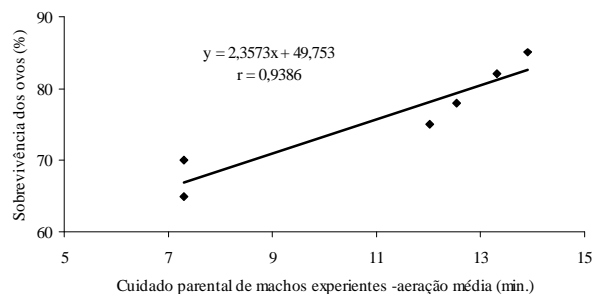


Figura 2. Sobrevivência dos ovos em relação ao cuidado dos machos experientes através, da aeração (Pearson, $p < 0,005$; $n = 6$).

Durante o cuidado com as larvas, os machos reprodutivamente experientes foram mais agressivos e protegeram melhor os filhotes, através do transporte intrabucal do que os machos inexperientes. A correlação entre agressividade dos machos experientes e sobrevivência das larvas foi significativa (Pearson, $r = 0,97$; $p < 0,001$; $n = 6$) (Fig.3).

No que diz respeito ao cuidado com as larvas houve correlação significativa entre o cuidado realizado pelos machos reprodutivamente experientes e pelas fêmeas em relação à sobrevivência das larvas (Pearson, machos: $r = 0,94$; $p < 0,004$; $n = 12$; fêmeas: $r = 0,95$; $p < 0,003$; $n=6$).

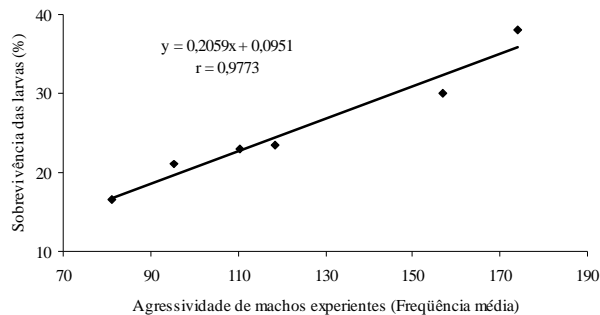


Figura 3. Sobrevivência das larvas em relação à agressividade dos machos experientes (Pearson, $p < 0,001$; $n = 6$).

Quando comparada a sobrevivência de cada uma das proles resultantes de acasalamentos com machos reprodutivamente experientes e inexperientes (Fig. 4), verificou-se que os machos experientes obtiveram maior sucesso reprodutivo com diferenças significativas em relação à sobrevivência de ovos e de larvas (Fischer/Snedecor, percentual de ovos sobreviventes: $F = 151,38$; $p = 0,0001$; percentual de larvas sobreviventes: $F = 11,08$; $p = 0,006$).

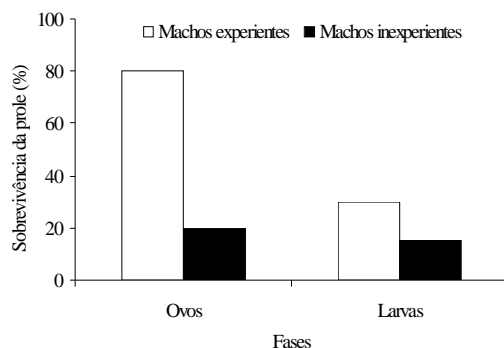


Figura 4. Percentual de sobrevivência de ovos e larvas resultantes de acasalamentos com machos reprodutivamente experientes e com machos reprodutivamente inexperientes (Ovos: $F = 151,38$; Larvas: $F = 11,08$) no teste de Fischer/Snedecor.

DISCUSSÃO

Os resultados indicam que a experiência reprodutiva pode ser uma das características que influencia na escolha dos machos pelas fêmeas. Os dados obtidos contrastam com aqueles resultantes de estudos que dizem que a escolha dos machos se

dá por fêmeas desconhecidas como descrito por KELLEY *et al.* (1999) para guppies, *Poecilia reticulata*. Nesses peixes, existem casos nos quais os machos escolhem as fêmeas, maximizando as oportunidades reprodutivas através do acasalamento preferencial com fêmeas diferentes. O comportamento dos machos facilita a expansão de seus genes resultando em um maior fluxo, ao mesmo tempo em que aumenta o número de proles fazendo com que alcancem maior sucesso reprodutivo. Porém, para que sejam beneficiados os machos precisam desenvolver habilidades para reconhecer as fêmeas ou exibir comportamentos que aumentem a probabilidade de encontrá-las. Em acará bandeira, as fêmeas escolheram seus parceiros. É possível que as fêmeas tenham de alguma forma reconhecido nos machos experientes, habilidade parental como a capacidade e disposição para investimento na criação da prole. Além disso, os machos reprodutivamente experientes eram maiores e o maior tamanho do corpo frequentemente aumenta as oportunidades de acasalamento e de sucesso reprodutivo devido à seleção intra-sexual, competição ou escolha do parceiro pela fêmea (CACHO *et al.* 1999; CHELLAPPA *et al.* 1999b). Características como tamanho do corpo, agressividade e experiência reprodutiva dos machos estão ligadas e não é fácil separá-las. Assim, neste trabalho, não foi possível destacar apenas os efeitos da experiência reprodutiva dos machos sobre a escolha das fêmeas.

Durante o cuidado parental, os machos reprodutivamente experientes foram significativamente mais agressivos e se empenharam na proteção dos ovos com maior intensidade do que os machos reprodutivamente inexperientes. A resposta agressiva destes machos frente ao oponente foi fundamental para a proteção da prole, diminuindo o risco de predação nestes peixes. Os benefícios do cuidado parental, para a sobrevivência de embriões reduzindo o risco de predação mesmo sob condições ambientais adversas, também foi descrito por SARGENT (1997).

Em acará bandeira, os machos experientes também prestaram expressiva contribuição para o cuidado com os ovos por meio da aeração. Esse tipo de comportamento pode ser utilizado para

aumentar o nível de oxigênio em volta dos embriões em desenvolvimento, o que aumenta a taxa de sobrevivência, como descrito por SARGENT & GEBLER (1980) em *Etroplus maculatus*; Zoran & Ward (1983) em *Onchorhynchus Kisutch*; e SARGENT (1985) em *Gasterosteus aculeatus*. A maioria dos peixes que provem cuidado paterno utiliza a aeração (BLUMER, 1979; 1982), aumentando assim a quantidade de oxigênio para os embriões (SARGENT, 1997), como acontece em *Gasterosteus aculeatus* (REEBS, 1984) e em *Padogobius martensii* (TORRICELLI *et al.* 1985). O maior empenho dos machos experientes no cuidado dos ovos por meio da aeração, também pode ser considerado como uma tática que lhes conferirá vantagens em função da maior sobrevivência da prole.

Durante o cuidado com as larvas, os machos reprodutivamente experientes foram mais agressivos e protegeram melhor os filhotes por meio do transporte intrabucal do que os machos inexperientes, com reflexos significativos na sobrevivência da prole. A resposta agressiva ao oponente e a experiência reprodutiva dos machos foram fundamentais no cuidado e sobrevivência da prole e os pares formados com esses machos foram melhor sucedidos. Isto tem sido descrito em outros estudos nos quais foi mostrado que a escolha de parceiro pela fêmea está relacionada com a atenção e as habilidades dos machos (HOELZER, 1989; YAMAMOTO *et al.* 1999).

Apenas quando não houve outra opção, as fêmeas de acará bandeira permaneceram com machos reprodutivamente inexperientes. Porém, o sucesso na sobrevivência das proles originadas de acasalamentos com estes machos foi significativamente menor do que o registrado para proles resultantes de acasalamentos com machos reprodutivamente experientes. Resultados semelhantes foram obtidos por ROGERS (1995), estudando o comportamento de escolha do parceiro no ciclídeo de Midas, *Cichlasoma citrinellum*. Nesta espécie, as fêmeas preferiram machos maiores, mais agressivos e mais experientes reprodutivamente e os casais formados com esses machos obtiveram vantagens na defesa de território e proteção da prole

contra predadores. Portanto, nossos resultados concordam com os dados obtidos por este autor e mostram que o melhor desempenho durante a reprodução ocorreu em machos de acará bandeira maiores, mais agressivos, experientes e empenhados no cuidado parental. Estes machos têm a preferência das fêmeas e alcançam maior sucesso reprodutivo.

AGRADECIMENTOS

A primeira autora agradece a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da Bolsa de estudos concedida durante o curso de Doutorado e as demais autoras agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa de Produtividade em Pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BLUMER, L.S. 1979. Male parental care in the bony fishes. *The Quarterly Review of Biology* 54: 149-161.
- BLUMER, L.S. 1982. A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zoological Journal of the Linnean Society* 76: 1-22
- CACHO, M.S.R.F.; YAMAMOTO, M.E. & CHELLAPPA, S. 2004. Preferência de substrato para a desova e escolha do parceiro em um peixe dulcícola, acará bandeira, *Pterophyllum scalare* Lichtenstein, 1823 (Osteichthyes, Cichlidae), pp.79-88. *In*: CHELLAPPA, N.T.; CHELLAPPA, S. & PASSAVANTE, J.Z.O. (eds.). *Ecologia Aquática Tropical*. Natal. 165p.
- CACHO, M.S.R.F.; YAMAMOTO, M.E. & CHELLAPPA, S. 1999. Comportamento reprodutivo do acará bandeira, *Pterophyllum scalare* (Osteichthyes, Cichlidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 653-664.
- CHELLAPPA, S. 2000. A review on reproductive strategies and ecology of cichlid fishes of North-Eastern Brazil. *Ecologia Aquática Tropical* 10: 5-1.
- CHELLAPPA, S.; YAMAMOTO, M.E. & CACHO, M.S.R.F. 1999a. Reproductive behaviour and ecology of two species of Cichlid fishes. pp.113-126. *In*: VAL, A.L. & VAL, V.M.F.A. (eds.). *Biology of Tropical Fishes*. Manaus, INPA. 460p.
- CHELLAPPA, S.; YAMAMOTO, M.E.; CACHO, M.S.R.F. & HUNTINGFORD, F.A. 1999b. Prior residence, body size and the dynamics of territorial disputes between male freshwater angelfish. *Journal of Fish Biology* 55: 1163-1170.

- CLUTTON BROCK, T.H. 1988. Reproductive success. Cambridge, Royal Society of Research. 538p.
- GOODENOUGH, J.; MCGUIRE, B. & WALLACE, R. 1993. Perspectives on Animal Behavior. New York, John Wiley & Sons. 764p.
- GOULD, J.L. & GOULD, C.G. 1989. Sexual Selection. New York, Scientific American Library. 173p.
- HOELZER, G.A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behavior* 38: 1067-1078.
- HUNTINGFORD, F. 1979. Pre-breeding aggression in male and female three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Aggressive Behavior* 5: 51-54.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. 1991. Parental care, pp.190-208. In: KEENLEYSIDE, M.H.A. (ed.). *Cichlid Fishes – Behaviour, Ecology and Evolution*. London, Chapman and Hall. 378p.
- KELLEY, J.L.; GRAVES, J.A. & MAGURRAN, A.E. 1999. Familiarity breeds contempt in guppies. *Nature* 401: 661-662.
- LOWE-Mc CONNEL, R.H. 1991. Ecology of cichlids in South American and African waters, excluding the African great lakes. pp.60-85. In: KEENLEYSIDE, M.H.A. (ed.). *Cichlids Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution*. London, Chapman and Hall. 378p.
- REEBS, S.G.; WHORISKEY, F.G. & FITZGERALD, G.J. 1984. Dial patterns of fanning activity, egg respiration, and the nocturnal behaviour of male three spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. (*F. trachurus*). *Canadian Journal of Zoology* 62: 329-334.
- ROGERS, W. 1995. Female choice predicts the best father in a biparental fish, the Midas cichlid (*Cichlasoma citrinellum*). *Ethology* 100: 230-241.
- SARGENT, R.C. 1985. Territoriality and reproductive tradeoffs in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Behavior* 93: 217-226.
- SARGENT, R.C. 1997. Parental care. pp.292-315. In: GONDIN, J.J.J. (ed.). *Behavioural Ecology of Teleost Fishes*. Oxford: Oxford University Press. 362p.
- SARGENT, R.C. & GEBLER, J.B. 1980. Effects of nest site concealment on hatching success, reproductive success and paternal behavior of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7: 137- 142.
- TORRICELLI, P; LUGLI, M. & BOBBIO, L. 1993. The importance of male-male competition and sexually selected dimorphic traits for male reproductive success. pp.231-256. In: HUNTINGFORD, F.A. & TORRICELLI, P. (eds.). *Behavioural Ecology of Fishes*. Chue, Harwood. 322p.
- TORRICELLI, P; LUGLI, M. & GANDOLF, G. 1985. A quantitative analysis of the fanning activity in the male *Padogobius martensi* (Pisces: Gobiidae). *Behavior* 92: 288-301.
- WICKLER, W. & SEIBT, U. 1985. Monogamy: an ambiguous concept. pp.33-47. In: BATESON, P. (ed). *Mate Choice*. London, Cambridge University Press. 220p.
- YAMAMOTO, M.E.; CHELLAPPA, S.; CACHO, M.S.R.F. & HUNTINGFORD, F.A. 1999. Mate guarding in an Amazonian cichlid, *Pterophyllum scalare*. *Journal of Fish Biology* 55: 888-891.
- ZORAN, M.J. & WARD, J.A. 1983. Parental egg care behavior and fanning activity for the orange chromide, *Etroplus maculatus*. *Environmental Biology of Fishes* 8: 301-310.

Recebido: 03/06/2005

Revisado: 15/05/2006

Aceito: 20/11/2006

