



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
NÚCLEO DE ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA DA AMAZÔNIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA

**LEONARDO CESAR PORTAL PINTO**

**FATORES QUE AFETAM A MOVIMENTAÇÃO TERRESTRE DO PEIXE ANFÍBIO  
AMAZÔNICO *Anablepsoides micropus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): PRESENÇA DE  
PREDADOR, SEXO E OUSADIA**

Belém - PA  
2021

**LEONARDO CESAR PORTAL PINTO**

**FATORES QUE AFETAM A MOVIMENTAÇÃO TERRESTRE DO PEIXE ANFÍBIO  
AMAZÔNICO *Anablepsoides micropus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): PRESENÇA DE  
PREDADOR, SEXO E OUSADIA**

Trabalho dissertativo apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca (PPGEAP) da Universidade Federal do Pará (UFPA) com vista a obtenção do título de mestre.

Orientador: Prof. Dr. Helder M. V. Espírito Santo.

Belém - PA  
2021

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD  
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará  
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

---

P659f Pinto, Leonardo Cesar Portal.  
Fatores que afetam a movimentação terrestre do peixe anfíbio amazônico *Anablepsoides micropus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): presença de predador, sexo e ousadia / Leonardo Cesar Portal Pinto. — 2021.  
38 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Helder M. V. Espírito Santo  
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará, Núcleo de Ecologia Aquática e Pesca da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Belém, 2021.

1. Temperamento Animal. 2. Poças temporárias. 3. killifish. 4. mesocosmos. 5. microcosmos. I. Título.

CDD 577.609811

---

## **LEONARDO CESAR PORTAL PINTO**

### **FATORES QUE AFETAM A MOVIMENTAÇÃO TERRESTRE DO PEIXE ANFÍBIO AMAZÔNICO *Anablepsoides micropus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): PRESENÇA DE PREDADOR, SEXO E OUSADIA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca vinculado à Universidade Federal do Pará – UFPA, com vistas a obtenção de título de Mestre.

**Defesa em 30 de julho de 2021**

#### **Banca examinadora:**

Prof. Dr. Helder Mateus V. Espírito Santo  
Orientador – UFPA

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Naraiana Loureiro Benone  
Membro Externo – UEMG

Prof. Dr. Jansen Alfredo Sampaio Zuanon  
Membro Externo – INPA

Prof. Dr. Marcelo Costa Andrade  
Membro interno – PPGEAP

#### **Suplentes:**

Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera  
Membro externo ao PPGAP – Programa de Pós-Graduação em Ecologia (UFPA)

Prof. Dr. Tommaso Giarrizzo  
Membro interno – PPGEAP

*De tão inalcançável que é resumir  
a imensidão de um estalo de existência,  
agarro-me ao insuperável:  
À mãe, Marilena Portal.*

*Qual a necessidade do ser humano?  
Por certo que a experiência não está ao meu favor, Doce Senhora das Águas.  
Mas se me permite o atrevimento, arrisco meus poucos fios de sanidade num sentimento:  
Gratidão representa um fim exitoso em qualquer desfecho  
ganhar ou perder não faz sentido.  
Quem é grato, assim é e pronto.  
Gratidão é gratidão.  
E aquilo que se autoexplica é pleno.  
E quem encontra plenitude é feliz.*

*Ante minha ignorância total às peripécias desse mundo, Mãe do Canto Sereno,  
jamaís experimentaria esse momento, não fosse esse conglomerado de positivities  
gerado pelo encontro dessas almas, força que os homens chamam de "família".  
Especialmente a quem me trouxe, Marilena Portal,  
E a quem me confia, Renata Portal.*

*Pelas minhas incontáveis e inegáveis mazelas, Senhora dos Cabelos de Seda,  
me afogaria em pés firmes, ressequidos pelo Sol. Nem navegaria, sem remar.  
Mas o Universo me brindou com dádivas, as quais dedico minhas melhores gargalhadas:  
Meus amigos. Os quais, dentre muitos posso confiar em vários.  
De tão frondosa a árvore de minhas amizades e tão consolidada suas raízes ao solo,  
Prefiro emanar energias positivas a cada fruto adocicado dessa relação,  
Sem cita-los correndo o risco de desmerecer tão magnificente presença.  
Saibam meus amigos: amo-vos incomensuravelmente.*

*Pelo desconhecido das águas dessa Amazônia de encantos, Bela Dama dos Olhos Negros,  
me perderia pelo doce som de tua voz ressonante em todos os riachos.  
Ai sim, Iara Mãe D'água, terias razão no que dizes, que os rios correm ao seu bel prazer.  
Mas o destino não foi, a mim, ingrato. Ele me trouxe um canoero experiente.  
Orientou meus caminhos de rio até aqui. Alguém que ousou chamar de camarada:  
Helder Espírito Santo.*

*Por tudo isso, Iara, sou grato!  
Pela grandeza colossal que existe nas pequenas atitudes,  
Pela magnitude que é o tempo,  
E pela inexplicabilidade do existir.*

*Sou, até mesmo, grato pela minha incapacidade.  
Incapacidade de ser grato tão quão as coisas mereçam.  
Talvez, à minha ignorância  
A gratidão traga sabedoria.*

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO .....	4
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	6
2.1. Procedimentos prévios .....	6
2.2. Experimento para definição da ousadia .....	7
2.3. Experimento de movimentação e uso do habitat .....	9
2.4. Desenho experimental.....	10
2.5. Protocolo experimental .....	11
2.6. Variáveis resposta .....	12
Distância média por passo .....	12
Exploração.....	13
Fidelidade .....	13
Seletividade .....	14
3. RESULTADOS .....	15
3.1. Movimento e uso do habitat.....	15
Distância média por passo .....	15
Exploração.....	16
Fidelidade .....	17
Seletividade .....	17
3.2. Ousadia .....	19
4. DISCUSSÃO .....	19
REFERÊNCIAS .....	25

## RESUMO

A movimentação animal é de extrema importância em diferentes níveis de organização ecológica, do indivíduo às comunidades bióticas. Ela garante que grupos de indivíduos tenham acesso a novos recursos, novas oportunidades de acasalamento, itens alimentares, garante o fluxo gênico, dentre outros processos. Porém, mover-se não é energeticamente barato e nem existe garantia do sucesso na investida. Este é um claro *trade-off* na ecologia, pois existem consequências antagônicas que regulam a tomada de decisão por permanência ou movimentação. Nos peixes anfíbios que vivem em poças, a movimentação é ainda mais crucial, já que envolve sair da água para alcançar outras poças. Nesse estudo, investigamos qual o papel do predador, da personalidade e do sexo sobre a movimentação terrestre de um peixe anfíbio amazônico, o rivulus da floresta *Anablepsoides micropus* (Steindachner, 1863). Para tal, foi realizado um experimento em microcosmos em aquário para determinação da ousadia e subsequentemente um experimento em mesocosmos para determinação da movimentação terrestre. O experimento em mesocosmos foi feito na Reserva Florestal Adolpho Ducke, em Manaus, Amazonas. Encontramos que os peixes permaneceram mais tempo em poças grandes em relação às poças pequenas e na presença do predador a frequência de uso de poças grandes aumentou: atribuímos esse resultado à possibilidade de poças grandes representarem ambientes mais estáveis e seguros aos peixes no caso de um possível encontro indesejado com o predador. Quanto à personalidade, indivíduos mais ousados apresentaram maiores áreas de movimentação, como previsto pelas nossas hipóteses e sendo amplamente amparado pela literatura. O sexo do peixe não afetou nenhuma das variáveis estudadas.

**Palavras-chave:** temperamento animal, poças temporárias, *killifish*, mesocosmos, microcosmos



## ABSTRACT

Animal movement is extremely important for different levels of ecological organization, from individual level to biotic communities. It provides individuals with access to new resources, new mating opportunities, food items and ensures gene flow, among other biotic processes. However, moving is a costly activity and it brings no guarantee of success. To move or not to move is a known trade-off in ecology, as there are antagonistic consequences that govern the related decision-making process. In amphibious fish living in pools, terrestrial movement is even more crucial, as it involves leaving the water to reach other pools. In this study, we investigate the influence of predator, fish personality and sex on the terrestrial movement of an Amazonian amphibious fish, the forest rivulus *Anablepsoides micropus* (Steindachner, 1863). We performed a microcosm experiment in an aquarium set to determine the individual boldness of rivulus and subsequently we ran a mesocosm experiment in the forest to determine the terrestrial movement. The mesocosm experiment was carried out in Reserva Florestal Adolpho Ducke, in Manaus, Amazonas, Brazil. We found that overall fish stayed longer in large pools than in small pools. In the presence of the predator, the frequency of use of large pools increased: we attribute this result to the higher stability and complexity of larger pools which may confer a safer environment for fish in case of a potentially-harmful encounter with a predator. As for personality, bolder individuals had larger inland areas of exploration, as predicted by our hypotheses, and being largely supported by the literature. The sex of the fish did not affect any of the studied variables.

**Key words:** animal temperament, temporary pools, killifish, mesocosm, microcosm

## 1. INTRODUÇÃO

A movimentação é definida como a variação na posição espacial de um indivíduo ao longo do tempo e inúmeros fatores influem nessa mudança espaço-temporal (Nathan *et al.*, 2008), sendo eles fatores intrínsecos e extrínsecos (Rasmussen & Belk, 2012). Os fatores intrínsecos estão diretamente relacionados aos indivíduos, como idade, sexo e comportamento, enquanto os extrínsecos estão voltados ao ambiente (Yin-Liao, Wright & Laberge, 2019). Estes fatores formam uma complexa rede de interações que influencia a movimentação em diversos grupos biológicos (Nathan *et al.*, 2008; Campos-Candela *et al.*, 2019). A decisão por permanência ou movimentação envolve decisões conflitantes, pois se mover pode resultar em uma maior taxa de encontro de parceiros (Espírito-Santo, Sodr e & Zuanon, 2019), maior taxa de captura de alimento e menor competi o (Clark *et al.*, 2019), mas tamb m   uma atividade energeticamente custosa (Yin-Liao *et al.*, 2019) e pode aumentar o risco de preda o ou inj rias (Clark & Schaefer, 2016; Clark *et al.*, 2019). Nesse trabalho, damos enfoque a um fator extr nseco (presen a de predador) e a dois intr nsecos (sexo e personalidade) e um sobre o paradigma de movimentação de um peixe anf bio.

De modo geral, as intera o es sociais s o relevantes   movimentação dos peixes (Bottinelli *et al.*, 2013; Berdahl, Westley & Quinn, 2017; Herbert-Read *et al.*, 2017). Entre elas, a presen a do predador merece destaque, pois transforma o habitat num lugar in spito (Gilliam & Fraser, 2001) e pode, atrav s de um est mulo visual (Bass & Gerlai, 2008), sonoro (Liu *et al.*, 2019) ou qu mico (L nnstedt & McCormick, 2011), modificar o padr o de movimentação dos peixes, que adaptam seu comportamento aos riscos de preda o (Huntingford, Coyle & Hunter, 2012). Nesse cen rio podemos esperar que os peixes diminuam a m dia de movimentação para evitar um encontro desagrad vel com o predador (Gilliam & Fraser, 2001; Clark & Schaefer, 2016).

O sexo do peixe tamb m   relevante   movimentação e grande parte dos conceitos existentes t m base no tipo de estrat gia reprodutiva adotada. Nessa perspectiva, os machos buscam maximizar suas oportunidades de c pula atrav s do aumento da movimentação, pois s o as f meas, em geral dentre os peixes, que selecionam seus parceiros (Croft *et al.*, 2003; Clark & Schaefer, 2016; Clark *et al.*, 2019). Logo, buscar por novas parceiras   uma alternativa para elevar a probabilidade de sucesso reprodutivo (Andersson & Simmons, 2006).

N o obstante, personalidade tem sido estudada como um atributo intr nseco capaz de influenciar as taxas de movimentação animal (Jonsen *et al.*, 2019; Sakai, 2019; Smit & van Oers, 2019; Yin-Liao *et al.*, 2019; Henseler *et al.*, 2020). Ela pode ser definida como

características comportamentais que se repetem de forma consistente ao longo do tempo e entre situações, e que distingue o indivíduo de coespecíficos do mesmo sexo e faixa etária (Lowe & Bradshaw, 2001), inclusive já relatada em peixes (Budaev, 1997). A ousadia é um traço de personalidade relacionado à propensão a assumir riscos (Sih, Bell & Johnson, 2004; Réale *et al.*, 2007) o que pode acarretar em indivíduos mais ousados possuírem maiores áreas de vida (Schirmer *et al.*, 2019), percorrerem maiores distâncias (Fraser *et al.*, 2001; Schirmer *et al.*, 2019) e serem mais forrageadores (Oldham, Pintor & Gray, 2019). Logo, há espaço para imaginar que a personalidade de peixes anfíbios também influencia a forma com que eles se movimentam por terra.

Os peixes anfíbios são definidos como espécies que deixam a água por breves ou longos intervalos de tempo (Gordon *et al.*, 1969), o que possibilita a exploração de novos itens alimentares, locais de desova e a diminuição de competição interespecífica (Turko & Wright, 2015), diferentemente de peixes que são exclusivamente aquáticos. Porém esse tipo de locomoção requer adaptações morfológicas, fisiológicas e/ou comportamentais (Gordon *et al.*, 1969; Sayer, 2005) mais dispendiosas (Sayer, 2005; Taylor, 2012). Nesse cenário está o peixe anfíbio rivulus da floresta *Anablepsoides micropus* (Turko & Wright, 2015). Ele é um rivulídeo não anual de pequeno porte, com ocorrência comum em riachos de terra firme da Amazônia Central brasileira, habitando o canal principal e as poças temporárias adjacentes, onde chegam através de saltos sobre a serapilheira úmida. As poças temporárias apresentam uma dinâmica de alagamento muito variável e com baixos níveis de oxigênio, mesmo assim os rivulus são encontrados em maior frequência e abundância nas poças do que nos riachos (Pazin *et al.*, 2006; Couto *et al.*, 2015; Espírito-Santo & Zuanon, 2017). Devido ao tipo de locomoção e ao ambiente que enfrentam, o paradigma movimentacional dos rivulus da floresta tende a ter nuances específicas (Nathan *et al.*, 2008), que merecem atenção.

Em um trabalho recente com os rivulus da floresta (Espírito-Santo, Sodré & Zuanon, 2019), foi encontrado que a presença do predador elevou a propensão do peixe a mudar de poça temporária, conseqüentemente enfrentando o ambiente terrestre, e que os machos se movimentam mais que fêmeas entre as poças. Porém esse estudo não mensurou a influência desses fatores sobre a movimentação terrestre, tampouco mediu a influência da ousadia nesse contexto, sendo esse o objeto de nossa inserção no presente trabalho.

Tendo em vista a relevância da movimentação para manutenção e conservação das espécies (Fraser *et al.*, 2001; Réale *et al.*, 2007; Nathan *et al.*, 2008; Clark & Schaefer, 2016; Schirmer *et al.*, 2019), buscamos entender como é dada a movimentação terrestre em um peixe anfíbio, tendo como base as seguintes perguntas: O sexo é preponderante para a movimentação

terrestre? A presença de um potencial predador afeta a movimentação dos rivulus? A ousadia é preponderante para a movimentação terrestre do *A. micropus*? Nós hipotetizamos que (a) os machos se movimentem mais entre poças do que as fêmeas, pois como regra geral, os machos buscam maximizar suas oportunidades de cópula através da movimentação (Andersson & Simmons, 2006). Outra de nossas previsões foi a de que (b) a presença do predador faz os rivulus ficarem mais tempo na mesma poça para evitar possíveis encontros desagradáveis. Pois os peixes se movimentam menos para evitar a predação (Gilliam & Fraser, 2001; Clark & Schaefer, 2016). Além de que (c) a presença de predadores pode fazer os indivíduos utilizarem poças grandes com mais frequência do que poças pequenas, pois a identificação do predador deve ser feita a uma distância que facilite a fuga. Por fim, acreditávamos que (d) a ousadia estaria relacionada positivamente a maiores taxas de movimentação terrestre, como observado noutros peixes em ambiente aquático (Fraser *et al.*, 2001; Rasmussen & Belk, 2012), e que (e) peixes mais ousados seriam mais frequentes em poças pequenas do que grandes, pois esses ambientes são mais instáveis e propensos a secagem, e peixes ousados se ariscam mais em ambientes perigosos.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Para testar nossas hipóteses, foram desenvolvidos dois experimentos, um em microcosmos, realizado em aquário, e um em mesocosmos, composto por conjuntos de poças artificiais montadas no solo da floresta. Os peixes foram submetidos ao microcosmos para determinar individualmente sua ousadia, que é uma de nossas variáveis preditoras. E posteriormente os rivulus foram submetidos ao mesocosmos para acompanharmos a movimentação terrestre dos peixes em uma parcela do habitat onde ocorrem naturalmente. Todos os procedimentos foram realizados de acordo com os protocolos éticos para pesquisa com animais e oficialmente aprovados pela instituição (Comitê de ética do INPA, protocolo 052/2012).

### 2.1. Procedimentos prévios

Os rivulus (*Anablepsoides micropus*) usados nos experimentos foram capturados previamente em poças temporárias na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) (02°55'49" S, 59°58'21" O) usando peneiras e puças de mão em Abril de 2015. Foram então mantidos individualmente em potes plásticos contendo 2,5 L de água e uma planta artificial cada. A manutenção dos peixes foi feita no Laboratório de Ictiologia do Instituto Nacional de Pesquisas

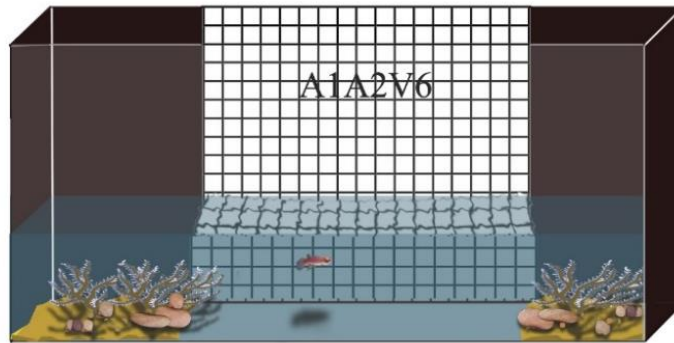
da Amazônia (INPA), em Manaus, onde foi realizado o experimento de ousadia nos aquários. Durante este período foram feitas trocas parciais de água semanalmente e os animais eram alimentados com ração comercial para peixes. O sexo dos peixes foi identificado pela presença/ausência de um ocelo negro na região dorsal do pedúnculo caudal, característica presente apenas nas fêmeas da espécie (Costa, 2006). Antes do experimento em aquário, para que os indivíduos fossem identificados individualmente, todos os peixes foram marcados por injeção subcutânea de um elastômero visível (VIE Tags<sup>®</sup>, Visible Implant Elastomer, NMT). O VIE é um polímero pastoso que se solidifica gradativamente após ser misturado com um agente curador. Suas cores são visíveis à luz natural, mas são realçadas se expostas à luz ultravioleta. Para a marcação, cada peixe foi anestesiado individualmente por imersão em solução de eugenol (óleo de cravo), medido em termos de Comprimento Padrão (CP) com paquímetro digital (acurácia = 1mm, média CP = 3,36 cm, DP = ±1,5) e recebeu três marcas dentre seis posições possíveis na região dorsal do corpo, de forma a permitir a visualização de fora da água. A combinação de cores e posições das marcas geraram o código individual para cada peixe. Após a marcação os peixes passaram por um período de recuperação de pelo menos 5 dias até a realização do experimento em aquário para determinação da ousadia.

## 2.2. Experimento para definição da ousadia

Nossa metodologia foi baseada no experimento de Walsh & Cummins (1976) utilizado por Fraser et al. (2001) para determinar a ousadia em peixes *Anablepsoides hartii*, porém com algumas adaptações. Ao invés do tempo gasto em cada área do aquário sem considerar a *latência* do indivíduo, nos utilizamos a velocidade de locomoção (cm/s) em um ambiente novo e potencialmente perigoso após a *latência* como um parâmetro de ousadia.

Para criar o ambiente potencialmente perigoso e novo, utilizamos um aquário (80 cm de comprimento, 50 cm de altura e 20 cm de largura) contendo uma coluna d'água de aproximadamente 11 cm. Em cada extremidade lateral desse aquário havia um fragmento de habitat mais complexo com 20 cm de comprimento cada, que denominamos de *refúgio*. Os *refúgios* eram separados entre si por uma área mais simples com 40 cm comprimento sem substrato, denominada de *área aberta* (Fig. 1). A parte lateral e traseira do aquário ao redor de cada *refúgio* foi encoberta com um adesivo plástico (“contact”) preto. O substrato dos *refúgios* possuía areia, cascalhos e pequenas pedras e uma planta artificial, semelhantes aos potes individuais nos quais os peixes foram acondicionados anteriormente. Os *refúgios* foram feitos para formar áreas relativamente complexas, mal iluminadas e conhecidas pelos peixes. Na parte traseira da *área aberta*, havia uma folha de papel branca quadriculada utilizada para quantificar

a distância que o peixe percorreu. E nela também havia o código de identificação do indivíduo. A iluminação era mais intensa nesta área, pela presença de uma luminária de LED branca *full spectrum*. O vidro dianteiro não possuía nenhuma obstrução, pois na frente dele estava uma câmera posicionada a 1 m de distância para registrar o comportamento dos indivíduos.



**Figura 1.** Ilustração do aquário experimental utilizado para medir a ousadia dos rivulus da floresta (*Anablepsoides micropus*). Áreas pretas proporcionam um ambiente mais escuro e delimitam as zonas de *refúgio*, contendo areia, cascalho, pedras e plantas artificiais. A zona central representa um ambiente aberto desconhecido pelos indivíduos, denominado *área aberta*, com fundo quadriculado para dimensionar o movimento. Gravado ao fundo um exemplo do código de identificação individual dos peixes.

Cada indivíduo foi liberado individualmente dentro de um dos *refúgios*, definido por sorteio a cada nova seção experimental. Nesse momento, foi utilizada uma barreira móvel que impossibilitava a passagem do peixe para além do *refúgio*. Passados cinco minutos, essa barreira era removida, o observador saía da sala e o comportamento passava a ser registrado em vídeo.

Nós consideramos que a introdução do indivíduo no aquário foi um estímulo ameaçador e atípico que poderia interferir nos resultados. E alguns indivíduos pareciam atravessar a *área aberta* por conta do estímulo causado pela remoção da barreira. Por isso, o comportamento começou a ser observado a partir da *latência* do indivíduo. Ela consistia em um comportamento característico, o qual se repetiu na maioria dos indivíduos observados (>80%), no qual o peixe mudava seu padrão de natação de uma posição horizontal para uma mais verticalizada em forma de "S" de frente para a *área aberta* com a diminuição expressiva na velocidade de locomoção. Indivíduos que não apresentavam *latência* dentro de 30 minutos foram excluídos da avaliação de personalidade, pois não apresentaram o comportamento que definimos como a coleta de informações/identificação de um ambiente novo e potencialmente perigosos para que assim pudesse enfrentá-lo ou não.

Analisamos o traço de personalidade através da velocidade de deslocamento em direção à *área aberta* a partir da *latência*. A velocidade de deslocamento foi adotada por conta de ser

um parâmetro justo de comparação entre os indivíduos, pois existia variação na posição em que cada peixe apresentava a *latência* (uns mais próximos, outros mais distantes à *área aberta*). Logo, utilizar o deslocamento do peixe por unidade de tempo é uma maneira de padronizar a avaliação sobre como os rivulus enfrentaram a *área aberta*.

O comportamento parou de ser observado quando a nadadeira caudal do peixe ultrapassava o início do *refúgio* do lado oposto ao do que ele foi introduzido no aquário, ou seja, quando terminava de cruzar a *área aberta*. Os indivíduos que apresentaram o comportamento de *latência*, mas não cruzaram para o outro refúgio, tiveram a velocidade quantificada até a distância máxima de deslocamento frontal percorrida. Achamos precioso utilizar as informações de deslocamento desses indivíduos mesmo que não tenham atravessado completamente a *área aberta*, pois eles apresentaram a *latência*, evidenciando que identificaram estar diante um ambiente novo e potencialmente perigoso, o qual deram início ao enfrentamento.

O parâmetro de ousadia foi baseado na ordem de classificação dos indivíduos de acordo com a velocidade de deslocamento. Consideramos que aqueles que atravessaram a *área aberta* mais rapidamente eram menos ousados, pois se expunham menos aos riscos que ela poderia trazer. Então primeiramente classificamos individualmente cada peixe, o indivíduo que cruzou a *área aberta* em menor velocidade recebeu a classificação 1 (mais ousado) e os demais receberam uma classificação crescente de acordo com sua velocidade. Com essa classificação, calculamos o índice de ranking ( $IR_i$ ) como:

$$IR_i = 1 - \left(\frac{r_i}{R'}\right)$$

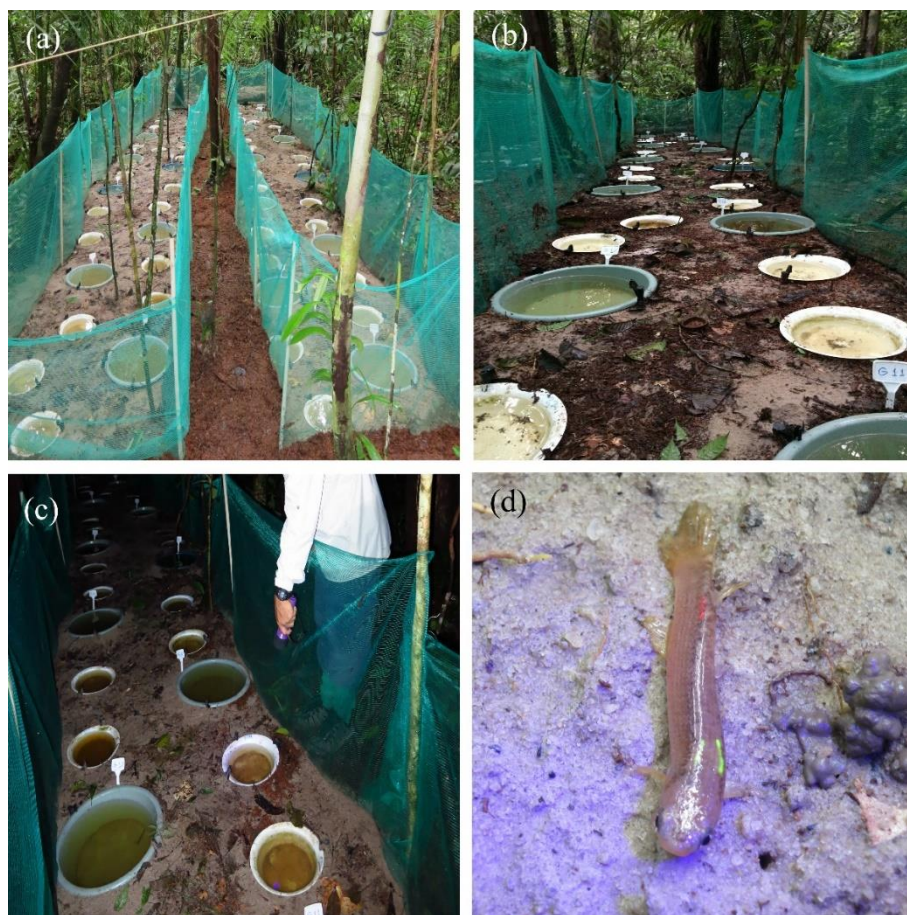
Onde  $r_i$  é a classificação individual e  $R'$  é a classificação mais alta total no ranking. Assim, quando maior o valor do  $IR_i$  mais ousado é o indivíduo.

### 2.3. Experimento de movimentação e uso do habitat

Enquanto no experimento de ousadia havia maior controle das variáveis para que pudéssemos observar o comportamento do peixe sob determinadas condições, no experimento de movimentação e uso do habitat as condições oferecidas eram minimamente controladas para que o comportamento de movimentação terrestre fosse o máximo próximo ao natural possível. Descrevemos as condições do experimento em mesocosmos em seguida.

Os peixes foram levados nos potes individuais do laboratório do INPA ao sítio experimental na microbacia do igarapé Barro Branco, na Reserva Ducke. Onde dois conjuntos de poças artificiais, aqui denominados arenas, foram instalados na floresta, cada uma delas

cercada com uma tela de malha fina (Fig. 2). Cada arena recebeu um tratamento quanto à presença de um predador aquático: arena com e sem predador. Antes de adicionar os peixes às arenas, as poças artificiais foram preenchidas com água do igarapé Barro Branco e deixadas por dois dias para que a água se aproximasse em características às poças naturais, com um teor mais baixo de oxigênio dissolvido e coloração mais avermelhada por acúmulo e decomposição de matéria orgânica. Mais detalhes nas seções a seguir.



**Figura 2.** Visão geral do experimento em mesocosmos realizado na Reserva Ducke, Manaus, evidenciando (a) as arenas com seus respectivos grupos de poças artificiais; (b) esquema de identificação das poças; (c) utilização de lanterna UV no levantamento dos registros de localização dos peixes; e (d) um rivulus da Amazônia (*Anablepsoides micropus*) emerso à beira de uma poça sob a luz UV, com enfoque na marcação com elastômero.

## 2.4. Desenho experimental

O experimento foi conduzido entre 30 de abril e 07 de maio de 2015, período que corresponde ao final da estação chuvosa da região. O local de instalação do experimento era coberto por floresta de terra-firme e a sua escolha se deu por estar próximo ao igarapé Barro Branco, de onde a água foi retirada para o experimento, e por ser de fácil acesso, por estar próximo à sede da Reserva. As arenas estavam sob um dossel nativo, o qual proporcionava



sombra de forma homogênea, representando uma parcela do ambiente real na qual os peixes experimentam em vida livre.

A área experimental, onde os indivíduos foram alocados, consistia em duas arenas de 11 m de comprimento por 1,5 m de largura (16,5 m<sup>2</sup>) dispostas lado a lado, separadas por uma distância de 1,10 metros (Fig. 2a). Ambas as arenas foram cercadas por uma tela antimosquito verde (malha de 1mm de diâmetro). A estrutura para a tela foi feita com tubos hidráulicos de PVC de ½ polegada, enterrados no solo, e a fixação da tela aos tubos foi feita com arame galvanizado. A margem inferior da tela foi enterrada, para evitar a evasão dos peixes ou a possível entrada de potenciais predadores, como serpentes, quelônios e pequenos jacarés, comuns em poças temporárias da Reserva Ducke (Espírito-Santo & Zuanon, 2017). A altura do cercado de tela foi de aproximadamente um metro.

Cada arena possuía 30 bacias plásticas, que simulavam as poças temporárias, sendo 20 bacias pequenas (diâmetro = 25 cm, área total de bacias pequenas = 0,98 m<sup>2</sup>) e 10 grandes (diâmetro = 50 cm, área total de bacias grandes = 1,96 m<sup>2</sup>). A poça pequena quando preenchida com água, possuía uma profundidade aproximada de 4 cm, enquanto a poça grande tinha uma coluna de água com cerca de 10 cm. Todo o ambiente terrestre que circundava as bacias foi recoberto com serragem para que pequenas depressões geradas durante a montagem da arena não viessem a formar poças ao longo do experimento. Esta camada de serragem foi rapidamente incorporada ao solo pelas chuvas e recoberta por folhas que caíram da floresta. A área total de ambiente terrestre dentro das arenas era de 13,56 m<sup>2</sup>.

Cada bacia possuía um código de identificação único, registrado em uma pequena placa plástica ao lado das bacias grandes e nas bordas das bacias pequenas (Fig. 2b). Dadas às irregularidades do terreno, especialmente à presença de raízes, não era possível estabelecer uma distância fixa entre bacias. No entanto, procurou-se espacializá-las de maneira mais equitativa possível. A posição exata de cada bacia ao longo dos dois eixos da arena (longitude e latitude) foi determinada com trena, com acurácia de 1 mm, para permitir a futura estimativa de movimentação dos peixes.

## 2.5. Protocolo experimental

Na arena com predador, foram colocados em três poças aleatórias um jovem de jeju (*Erythrinus erythrinus*, Characiformes: Erythrinidae, Bloch & Schneider, 1801), espécie comumente encontrada em poças e que já demonstrou afetar o comportamento de *A. micropus* (Espírito-Santo *et al.*, 2019) e também possui comportamento anfíbio, podendo se locomover entre poças. Nós optamos utilizar espécimes jovens (CP médio = 6,73 cm, DP = ± 0,66) para

minimizar o risco de morte dos rivulus por predação, a partir de recomendação do CEUA/INPA. Em cada arena experimentava-se um ambiente, tendo apenas uma delas a presença hostil gerada pelos predadores.

Foram utilizados 26 indivíduos de *A. micropus*, sendo sorteados 12 entre as 27 bacias livres da arena com predador (3 bacias já continham predadores) e 14 entre nas 30 bacias da arena sem o predador. Não se permitiu a colocação de dois indivíduos na mesma poça. A relação de presa : predador foi utilizada com base nas abundancias em poças temporárias no período mais chuvoso encontradas em outro trabalho na mesma reserva, onde para cada juju foram encontradas menos de cinco rivulus (Espírito-Santo & Zuanon, 2017). Aqui, para cada juju, colocamos quatro rivulus.

Foram feitos 17 eventos amostrais num período de nove dias, com intervalo médio de nove horas e dezessete minutos entre amostragens. Os eventos amostrais consistiam na procura ativa pela posição dos peixes realizada simultaneamente por dois observadores, um em cada arena. Eles percorriam uma trilha externa a arena para não interferir diretamente no comportamento dos indivíduos. Cada observador portava uma lanterna com opção de filtro UV, que ajudava na localização dos peixes a partir da visualização das marcas fluorescentes (Fig. 2cd). Todo cuidado era tomado para evitar perturbar os peixes durante a amostragem. Cada poça era vistoriada assim como a superfície do solo circundante. Quando um peixe era encontrado, usava-se a lanterna UV para registrar a sua marca e a sua poça de ocorrência era anotada. Para evitar vieses na obtenção dos dados, os observadores se alternavam entre as arenas a cada nova rodada. Ao final da amostragem, se algum peixe deixou de ser encontrado, mais cinco minutos eram despendidos por um observador naquela arena. Caso a ausência persistisse após este tempo, o peixe era registrado como não detectado

Para descrever o efeito da presença do predador, do sexo e da ousadia sobre o comportamento dos rivulus, usamos os dados de posição dos peixes em cada evento amostral para determinar diferentes atributos do comportamento, que foram usados como variáveis resposta nos modelos estatísticos.

## **2.6. Variáveis resposta**

### **Distância média por passo**

Um passo é definido como um deslocamento de um indivíduo dentro de um espaço de tempo (Nathan et al. 2008). Nesse trabalho, utilizamos a distância percorrida total de cada

indivíduo dividido pelo número de passos dos mesmos, para que chegássemos à distância média por passo (cm).

A distância percorrida foi mensurada com base na movimentação registrada no experimento em mesocosmos, utilizando-se o software estatístico R (R Core Team, 2019) com a utilização do pacote AdeHabitat (Calenge, 2006), desenvolvido para cálculos de movimentação animal no espaço e tempo.

Cada observação era registrada numa poça com posição conhecida. Nas situações em que o indivíduo era registrado fora das poças, era adotada a notação “entre poças X e Y”. Nesse caso, estimávamos um ponto de referência central entre as poças que o peixe foi encontrado e calculávamos a locomoção com base nesse ponto. Já a posição dos animais registrados próximos às poças, mas fora delas, foram reajustadas por meio da soma do raio de cada poça experimental. Deste modo obtivemos as posições dos indivíduos (total de registros das posições = 18, incluindo a posição inicial) e seus respectivos passos ( $n = 17$ ). Após o cálculo da distância percorrida total por indivíduo, a mesma foi dividida pelo número de passos de cada indivíduo.

Algumas vezes não foi possível localizar determinados indivíduos, sendo o mesmo encontrado no evento subsequente. Para contornar esse problema, quando o indivíduo não foi encontrado em algum evento, consideramos os pontos em que ele foi registrado e ignoramos o ponto faltante. Calculamos a distância total desse movimento e posteriormente dividimos a distância dessa relocação pelo número de passos que deveriam existir nesse período de tempo, para que não superestimássemos a distância média por passo desses indivíduos.

### **Exploração**

A exploração foi estimada através do cálculo da área do polígono formado pela junção dos pontos periféricos registrados nas caminhadas dos peixes. Para isso, plotamos as caminhadas dos indivíduos separadamente e ligamos os pontos periféricos, não permitindo que nenhum registro de localização ficasse para além desse polígono. Após esse processo, calculamos a área ( $m^2$ ) formada pelo polígono encontrado. Todo esse processo foi feito utilizando a função *polygon* do software estatístico R (R Core Team 2019).

### **Fidelidade**

A fidelidade foi estimada por meio da permanência do indivíduo nas poças, sendo calculada pelo número de eventos consecutivos em que o indivíduo foi encontrado na mesma poça. Logo, o peixe que passou dois eventos consecutivos na mesma poça obtinha um ponto,

aqueles que trocavam não pontuavam. Também pontuavam aqueles encontrados no entorno da poça à qual estava anteriormente. Nessa perspectiva o primeiro evento não era considerado, pois não era possível quantificar a permanência de um evento sem a localização anterior. Aqueles não encontrados em algum evento não pontuavam no evento subsequente. Ao final, a cada indivíduo foi atribuída uma contagem de vezes que ficou consecutivamente na mesma poça, sendo essa contagem convertida em porcentagem com relação ao número de eventos observados. Assim, cada indivíduo obteve um “índice de permanência”, o qual indica a fidelidade (%) de cada um deles.

### **Seletividade**

Com o objetivo de sabermos se algum dos fatores (sexo, predador ou personalidade) é capaz de influenciar a forma com que o indivíduo utiliza o ambiente calculamos a seletividade individual ( $S_i$ ). Isso foi feito através do número de vezes que o indivíduo foi encontrado em poças pequenas ou em poças grandes, desconsiderando o número de vezes que foram encontrados em ambiente terrestre. Essas frequências foram obtidas da seguinte forma:

$$S_i = \frac{N_g}{N_p}$$

Onde o número de vezes que o indivíduo foi registrado em poças grandes é  $N_g$  e em poças pequenas é  $N_p$ .

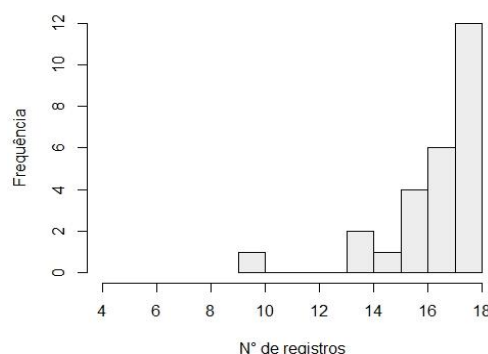
Desse jeito criamos uma relação de seletividade para cada indivíduo, onde a soma das frequências é igual ao número de eventos observados por peixe. O valor resultante dessa divisão demonstra o número de registros que um peixe ocorreu em poças grandes em relação a uma poça pequena. Alguns indivíduos foram encontrados apenas em poças grandes nos 17 eventos amostrados. Nesses casos adotou-se o valor 17 para o  $S_i$ . Nos casos opostos, em que o indivíduo não foi encontrado em nenhuma poça grande, adotou-se o valor 0, pois não foi necessário nenhum evento em poça grande para que esse mesmo indivíduo ocorresse em uma poça pequena.

A influência do sexo do peixe e da presença do predador em relação às variáveis de movimentação (seletividade, fidelidade, distância média por passo e exploração) foram testados através da ANOVA (5%). Já para testar a influência da ousadia sobre as mesmas variáveis utilizamos o teste de Regressão (5%). Os resíduos dos modelos passaram pelo teste de Shapiro-Wilk para normalidade e de teste de Levene para homogeneidade de variâncias. Quando não atingiram os critérios, os dados foram transformados e novos testes foram realizados. O Comprimento Padrão dos grupos comparados (machos *vs* fêmeas, predador presente *vs* ausente

e subgrupos da interações do sexo e de presença do predador) não diferiam entre para o teste t de Student (5%).

### 3. RESULTADOS

Mais de 84% (22 indivíduos) dos rivulus foram registrados pelo menos 16 vezes, outros 11,5% (3 indivíduos) ficaram entre 14 e 15 registros e apenas um indivíduo foi registrado menos de 10 vezes, nos 17 eventos de amostragem (Fig. 3).



**Figura 3.** Frequência do número de registros de rivulus (*Anablepsoides micropus*) em um experimento em mesocosmos realizado na Reserva Ducke, Manaus. O número total de indivíduos era 26 e o número total de registros possíveis era 18.

As respostas comportamentais do predador não foram incorporadas nos modelos porque não faziam parte das perguntas, mas nós achamos importante apresentá-las. Um predador deixou de ser encontrado no evento 6 e foi substituído por outro que foi colocado na mesma poça do seu último registro. O peixe que desapareceu não foi mais localizado durante o experimento. Os predadores se movimentaram entre as poças, obtendo uma média de distância média por passo de 17,23 ( $\pm 1DP = 12,08$ ) cm, uma exploração média de 0,13 ( $\pm 0,25$ ) m<sup>2</sup>, uma média de fidelidade igual a 81,84 ( $\pm 15,38$ ) %. De modo geral, os predadores utilizaram em média 3,75 ( $\pm 1,25$ ) poças diferentes. Esses dados revelam baixos níveis de movimentação do predador na arena em comparação aos rivulus, podendo ser considerados como sedentários.

#### 3.1. Movimento e uso do habitat

##### Distância média por passo

A média geral de movimentação foi de 77,85 ( $\pm 48,18$ ) cm por passo. Os peixes se movimentaram 65,70 ( $\pm 36,19$ ) cm na arena com os predadores, enquanto na arena sem a presença destes a movimentação média foi de 88,26 ( $\pm 55,69$ ) cm por passo. As fêmeas se

movimentaram 87,54 ( $\pm 50,18$ ) cm por passo em média, enquanto machos 70,74 ( $\pm 47,09$ ) cm. Os resultados médios e desvios padrões dessa variável resposta e das demais estão na tabela 01. Todos os peixes se movimentaram entre poças. O indivíduo de maior movimentação apresentou média de 189,41 cm por passo, sendo ele um indivíduo macho na arena sem o predador. Já o peixe com menor movimentação apresentou média de 8,98 cm por passo, sendo uma fêmea na mesma arena. O sexo dos rivulus ( $F_{1,22} = 0,72$ ;  $p = 0,40$ ), a presença do predador ( $F_{1,22} = 1,37$ ;  $p = 0,25$ ) ou a interação desses ( $F_{1,22} = 0,15$ ;  $p = 0,69$ ) não causaram efeito na distância média por passo segundo a ANOVA.

### Exploração

A exploração média geral foi de 1,85 ( $\pm 1,44$ ) m<sup>2</sup>, o que corresponde a cerca de 11% da área total da arena (16,5 m<sup>2</sup>). A média de exploração dos machos foi de 1,5 ( $\pm 1,07$ ) m<sup>2</sup>,

**Tabela 1.** Médias e desvios padrões da Distância Média por Passo, Exploração, Fidelidade e Seletividade dos rivulus (*Anablepsoides micropus*) fêmeas e machos submetidos ou não à presença do predador e um experimento em mesocosmos na Reserva Ducke, Manaus.

Variáveis	Predador		Sexo	
	Ausente	Presente	Macho	Fêmea
Passo (cm)	88.26 $\pm$ 55.69	65.70 $\pm$ 36.19	70.74 $\pm$ 47.09	87.54 $\pm$ 50.18
Exploração (m <sup>2</sup> )	1.87 $\pm$ 1.39	1.82 $\pm$ 1.55	1.50 $\pm$ 1.07	2.32 $\pm$ 1.77
Fidelidade (%)	59.34 $\pm$ 16.59	56.90 $\pm$ 19.96	59.53 $\pm$ 15.62	56.43 $\pm$ 21.27
Seletividade	4.29 $\pm$ 4.29	9.48 $\pm$ 6.29	6.56 $\pm$ 5.27	6.84 $\pm$ 6.78
N	14	12	15	11

Tabela1 cont.

Variáveis	Predador Ausente		Predador Presente	
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
Passo (cm)	78.16 $\pm$ 52.78	111.72 $\pm$ 61.51	62.26 $\pm$ 42.03	87.45 $\pm$ 30.03
Exploração (m <sup>2</sup> )	1.48 $\pm$ 1.02	2.40 $\pm$ 1.74	1.53 $\pm$ 1.21	2.23 $\pm$ 2.01
Fidelidade (%)	62.58 $\pm$ 14.73	55.02 $\pm$ 19.31	56.04 $\pm$ 17.01	58.11 $\pm$ 25.66
Seletividade	5.27 $\pm$ 5.16	2.97 $\pm$ 2.63	8.05 $\pm$ 5.38	11.5 0 $\pm$ 7.54
N	8	6	7	5

N é o número de indivíduos no grupo. Passo é a média alcançada por passo movimentação dos peixes. Exploração é a área de abrangência do polígono formado pelos registros mais periféricos encontrados na movimentação dos rivulus. Fidelidade é o índice de permanência do indivíduo numa mesma poça em eventos consecutivos. Seletividade indica a relação entre o número de poças grandes e poças pequenas usadas pelos peixes.

enquanto das fêmeas foi de 2,33 ( $\pm 1,77$ ) m<sup>2</sup>. Na presença do predador a média de exploração foi de 1,82 ( $\pm 1,55$ ) m<sup>2</sup>, na ausência 1,87 ( $\pm 1,39$ ) m<sup>2</sup>. Um indivíduo macho na arena sem o predador apresentou área de exploração de 0 m<sup>2</sup>, pois ele utilizou apenas duas poças diferentes

em 9 registros, não sendo formada uma área de exploração mensurável (ver apêndices A e B). A segunda menor área de exploração observada foi de 0,06 m<sup>2</sup>, exibida por uma fêmea na arena com o predador. A maior exploração foi de 5,42 m<sup>2</sup>, cerca de um terço da área total da arena, exibida por uma fêmea na ausência do predador. Não foram encontrados efeitos do sexo ( $F_{1,22} = 1,97$ ;  $p = 0,17$ ), da presença do predador ( $F_{1,22} = 0,007$ ;  $p = 0,92$ ) ou da interação destes dois fatores ( $F_{1,22} = 0,03$ ;  $p = 0,8$ ) sobre a exploração.

### **Fidelidade**

A média geral de fidelidade foi de 58,22 ( $\pm 17,89$ ) %, demonstrando que dos 17 eventos amostrais que o indivíduo poderia mudar de posição, em 9,89 deles os peixes permaneceram na mesma poça. As fêmeas apresentaram uma fidelidade de 56,43 ( $\pm 21,27$ ) % e os machos 59,53 ( $\pm 15,62$ ) %. Na presença dos predadores os rivulus foram 56,90 ( $\pm 19,96$ ) % fiéis às poças, na ausência 59,34 ( $\pm 16,59$ ) %. Os dois indivíduos que permaneceram mais eventos consecutivos na mesma poça apresentaram 88,23 % de fidelidade, sendo um deles um macho na presença de um predador e uma fêmea na ausência do mesmo. Já o que mais trocou de poça apresentou 20% de fidelidade, sendo uma fêmea na arena com predador. Não foram encontrados efeitos do sexo ( $F_{1,22} = 0,17$ ;  $p = 0,67$ ), da presença do predador ( $F_{1,22} = 0,10$ ;  $p = 0,74$ ) ou da interação ( $F_{1,22} = 0,41$ ;  $p = 0,52$ ) sobre a fidelidade.

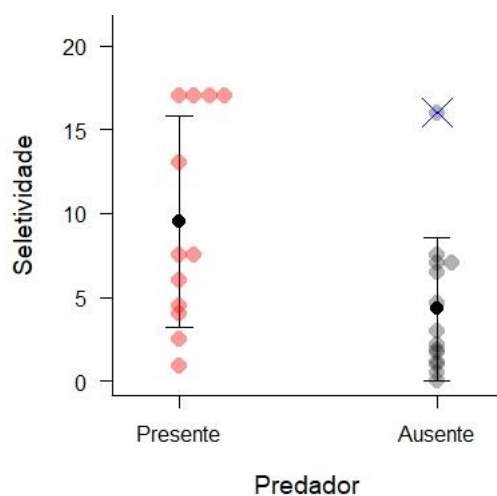
### **Seletividade**

A área total disponibilizada de ambiente aquático dentro de cada arena foi 2,94 m<sup>2</sup>, contra 13,56 m<sup>2</sup> de ambiente terrestre disponível. Os peixes foram registrados na maioria das vezes (81,43 %) dentro das poças ou em áreas muito próximas a essas (<15cm). A área de poças pequenas somava 0,98 m<sup>2</sup>, já a área de poças grandes somava 1,96 m<sup>2</sup>. Logo, se a utilização das poças nas arenas fosse dada pela aleatoriedade, os peixes tenderiam a ser mais encontrados em poças grandes com uma média de Seletividade em torno de 2. Porém encontramos a Seletividade média em 6,68 ( $\pm 5,83$ ) poças grandes para cada poça pequena, sendo isso cerca de 3 vezes maior que a esperada, indicando que os rivulus preferiram poças maiores.

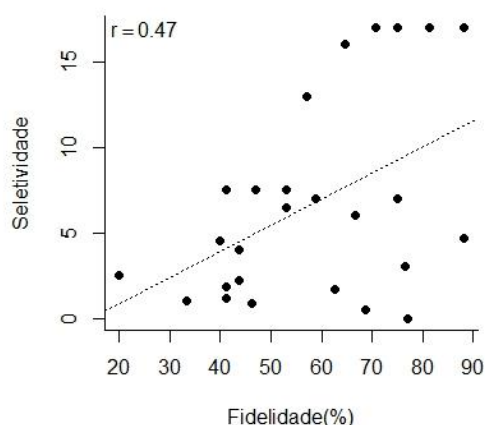
Apenas um peixe foi encontrado sempre em poças pequenas. Em contrapartida, outros quatro foram sempre encontrados em poças grandes. O sexo do peixe ( $F_{1,22} = 0,001$ ;  $p = 0,89$ ) ou a interação do sexo com a presença do predador ( $F_{1,22} = 1,84$ ;  $p = 0,18$ ) não causaram efeito na seletividade. Porém a presença do predador ( $F_{1,22} = 6,18$ ;  $p = 0,02$ ) causou aumento na seletividade dos indivíduos. Enquanto os rivulus submetidos ao predador apresentaram média de seletividade igual a 9,48 ( $\pm 6,29$ ), aqueles não submetidos exibiram média de 4,29 ( $\pm 4,29$ ) (Tab. 1; Fig. 4).

Um indivíduo apresentou, mesmo sem estar submetido à presença do predador, Seletividade igual a 16 (Fig. 4; ciclo grifado com X), como nosso trabalho foca nas variações individuais de resposta ao predador e não temos motivos para acreditar que ele represente algum erro de coleta, achamos prudente mantê-lo nas análises. De qualquer modo, realizamos um outra ANOVA (5%) sem esse peixe, que também resultou em diferença significativa entre grupos submetidos ou não a presença do predador (Seletividade média: Com predador =  $9,48 \pm 6,29$ , Sem predador =  $3,57 \pm 2,75$ ;  $F_{1,21} = 10,08$ ;  $p = 0,004$ ).

Encontramos, também, um resultado não esperado, a fidelidade e a seletividade foram correlacionados ( $r = 0,47$ ;  $t_{24} = 2,61$ ;  $p = 0,01$ ), de modo que os peixes foram mais fiéis às poças grandes (Fig. 5).



**Figura 4.** Médias e desvio padrão da Seletividade de rivulus (*Anablepsoides micropus*) dos grupos submetidos a arenas com predador (vermelho) ou sem predador (cinza) um experimento em mesocosmos na Reserva Ducke, Manaus. A seletividade significa o uso de poças grandes em relação a uma poça pequena. Realizamos duas análises (ANOVA 5%), com e sem o rivulus grifado (X). A presença do predador intensificou o uso de poças grandes em ambas as análises.



**Figura 5.** Correlação de Pearson entre Seletividade e Fidelidade encontrados um experimento em mesocosmos com rivulus (*Anablepsoides micropus*) usando poças artificiais com dois tamanhos diferentes, pequenas e grandes (25 e 50 cm de diâmetro, respectivamente). A seletividade significa o uso de poças grandes em relação a uma poça pequena. Fidelidade é o índice de permanência do indivíduo numa mesma poça em eventos consecutivos.

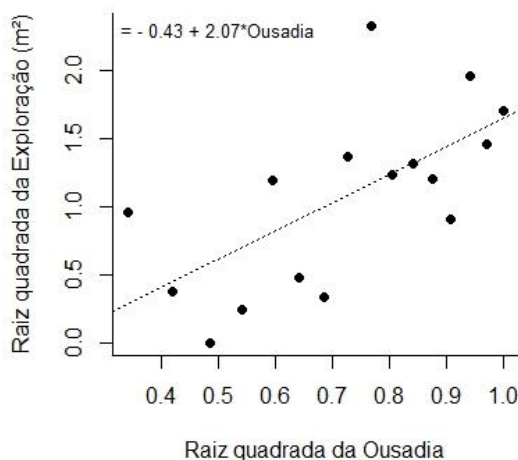


### 3.2. Ousadia

Dos 26 rivulus utilizados, cinco deles tiveram que ser retirados das análises de comportamento, pois encontramos influências de reflexos no aquário as quais poderiam influir mensuração dos resultados nos vídeos, outros cinco foram removidos pois não apresentaram *latência* (critério estabelecido na metodologia). Sendo assim, as análises aqui apresentadas são referentes a 16 rivulus, sendo 8 fêmeas e 8 machos.

O peixe que atravessou a *área aberta* mais rapidamente (menos ousado) obteve a velocidade de 3,23 cm/s e o mais lento (mais ousado) a velocidade de 0,07 cm/s, ambas fêmeas. A média de velocidade dos peixes foi igual a 0,74 ( $\pm 0,93$ ) cm/s.

O grau de Ousadia não influenciou a escolha de poças (Ousadia  $\times$  Seletividade:  $R^2 = 0,14$ ;  $t_{1,14} = -1,49$ ;  $p = 0,16$ ) nem no tempo de permanência nas mesmas (Ousadia  $\times$  Fidelidade:  $R^2 = 0,16$ ;  $t_{1,14} = -1,61$ ;  $p = 0,13$ ), bem como não afetou à distância percorrida dos rivulus (Ousadia  $\times$  Distância média por passo:  $R^2 = 0,05$ ;  $t_{1,14} = 0,89$ ;  $p = 0,39$ ). Por outro lado, os indivíduos mais ousados abrangeram maiores áreas com sua movimentação (Ousadia  $\times$  Exploração:  $R^2 = 0,41$ ;  $t_{1,14} = 3,14$ ;  $p = 0,007$ ; Fig. 6).



**Figura 6:** Influência da Ousadia individual sobre a exploração em um experimento em mesocosmos com rivulus da floresta (*Anablepsoides micropus*) na Reserva Ducke, Manaus. A Ousadia é um traço de personalidade relacionado à capacidade que um indivíduo tem de enfrentar situações potencialmente perigosas. A exploração é a área de abrangência dos registros mais periféricos encontrados na caminhada terrestre dos peixes. Apresentamos aqui o resultado para a Regressão Linear Simples a 5% ( $R^2 = 0.41$ ,  $p = 0.007$ ).

## 4. DISCUSSÃO

Neste trabalho reportamos que indivíduos mais ousados de um peixe anfíbio amazônico, o rivulus da floresta *Anablepsoides micropus*, exploraram maiores áreas em sua movimentação do que indivíduos tímidos. A presença de um predador (*Erythrinus erythrinus*) fez os peixes

utilizarem poças grandes em maior frequência do que poças pequenas. Além disso, os rivulus permaneceram mais tempo em poças grandes do que em poças pequenas, independente da presença do predador. Já o sexo do peixe não afetou nenhuma das variáveis estudadas.

Os rivulus permaneceram mais tempo em poças grandes. Esse resultado não era previsto, porém parece pertinente, uma vez que as informações ambientais são relevantes para a movimentação animal em diversas escalas (Bauer *et al.*, 2011). Os peixes, por exemplo, podem utilizar informações ambientais para decidir quando transicionar entre rio principal e afluentes (Bramblett *et al.*, 2002; Nunn *et al.*, 2010; Koster *et al.*, 2014). Algumas espécies podem utilizar o nível de água para decidir quando migrar dos riachos aos remansos ou às áreas alagadas laterais (Hohausova, Copp & Jankovsky, 2003; Lyon *et al.*, 2010), como é o caso da *Pyrrhulina brevis*, no mesmo habitat que os rivulus, capaz de utilizar pistas hidrológicas finas para decidir quando transicionar entre poças adjacentes e riacho (Espírito-Santo, Rodríguez & Zuanon, 2017). Logo, para os rivulus da floresta, peixes que permanecem nas poças adjacentes onde há grandes variações no nível de água (Pazin *et al.*, 2006; Couto *et al.*, 2015; Espírito-Santo & Zuanon, 2017) já tendo sido encontrados enterrados entre a lama e folhas úmidas após três meses da secagem da poça (Pazin *et al.*, 2006), é pertinente imaginar que exista a capacidade de utilizar informações do habitat para avaliar a propensão da poça à secagem. Fator que faria *A. micropus* permanecer mais tempo em poças grandes dado ao seu maior volume de água.

As informações sobre o risco de predação também são relevantes e os peixes podem, em meio aquático, acessá-las por meio de um estímulo visual (Bass & Gerlai, 2008), sonoro/mecânico (Liu *et al.*, 2019), olfativo (Lönnstedt & McCormick, 2011) ou até mesmo através de informações repassadas socialmente (Chivers *et al.*, 2016; McGhee, 2019) aprendendo quais os predadores e como modular seu comportamento (Mitchell *et al.*, 2011). Apesar de vantajosa à sobrevivência, a identificação do predador necessita proximidade com o risco de predação. Devido a menor interligação aquática entre as poças, podemos esperar que os indícios químicos e mecânicos sejam limitados às poças nas quais o predador efetivamente esteve ou está. Porém nossos resultados revelaram que na presença do predador, os rivulus usaram poças grandes com maior frequência, evidenciando que eles foram capazes de identificar o predador e readaptar seu comportamento mesmo num ambiente menos interligado. Nossa justificativa é que os peixes escolheram estar mais em poças maiores por conta da facilitação da identificação do predador no meio aquático, através de sinais químicos ou mecânicos, especialmente pelo papel desempenhado pela linha lateral (Montgomery, Coombs & Halstead, 1995), a uma distância maior que acaba por facilitar a fuga.

Não podemos esquecer também que uso das informações, que se adquire ao longo da vida, fornece ao indivíduo uma base para antecipar oportunidades e evitar os possíveis perigos (Dall *et al.*, 2005). Em ambientes naturais é provável que poças grandes possuam ambientes mais complexos e com maiores oportunidades de refúgio, sendo está uma informação conhecida por rivulus adultos de vida livre, como é o caso dos peixes nesse trabalho. Logo é possível, em nosso experimento, poças maiores indicassem aos peixes ambientes mais complexos, o que facilitaria a evasão dos mesmos no caso da investida do predador, fazendo-os permanecer nesses locais por mais tempo após ter encontrado um predador em uma poça próxima. Além de que experimentos em riachos com *Fundulus olivaceus* (Clark & Schaefer, 2016) e *Anablepsoides hartii* (Gilliam & Fraser, 2001) mostraram que os peixes continuaram a movimentar-se normalmente na presença de predadores quando os habitats eram mais complexos, reforçando a ideia que ambientes mais estruturados são preferíveis na presença de predadores. Também não é impossível que poças grandes possuíssem maiores quantidades de recursos alimentares, uma vez que a movimentação é fortemente influenciada pelo forrageamento (Owen-Smith, Fryxell & Merrill, 2010) e a taxa de crescimento de peixes está atrelada a maiores quantidades de recursos alimentares disponíveis (Johnson *et al.*, 2019). Apesar de não esperarmos uma diferença consistente da queda de recursos da floresta sobre poças grandes e pequenas, devido à aleatorização de suas posições nas arenas, é possível que as poças grandes, por terem mais área de superfície, captem uma maior quantidade de recursos que caem. No entanto, esta variável não foi medida e pode ser um bom ponto a se considerar em futuros ensaios sobre a movimentação terrestre dos rivulus da floresta.

A distância média por passo, a exploração e a fidelidade não foram diferentes entre indivíduos submetidos ou não à presença do predador *Erythrinus erythrinus*, contrariando nossa hipótese inicial de que o risco de predação alteraria estes parâmetros da movimentação, como observado em outros estudos com peixes (Gilliam & Fraser, 2001; Bass & Gerlai, 2008; Lönnstedt & McCormick, 2011; Clark & Schaefer, 2016; Balaban-Feld *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2019) e com os indícios deixados pelo trabalho com *A. micropus*, onde a presença do predador fez os machos saírem mais das poças (Espírito-Santo, Sodr e & Zuanon, 2019). Nesse sentido, é possível que a capacidade de transicionar entre  gua e terra permita ao indiv duo gozar de um ambiente mais complexo capaz de contornar os efeitos da preda o em primeira inst ncia, sem afetar a movimentação terrestre prioritariamente. Sendo apenas o aumento da frequ ncia de uso das poças grandes suficiente, devido ao ambiente mais complexo e seguro que essas poças podem representar aos peixes como explicado anteriormente.

Devemos lembrar que em condições naturais a maioria dos indivíduos são expostos a diversos predadores simultaneamente, gerando efeitos de predação maiores e mais complexos (Sih, Englund & Wooster, 1998). Podemos citar como exemplo serpentes, quelônios e pequenos jacarés, comuns em poças temporárias da Reserva Ducke (Espírito-Santo & Zuanon, 2017) como força de predação que poderiam interferir na movimentação desses animais. Até mesmo os efeitos de outros fatores comuns em ambientes naturais poderiam agir como covariável à predação, a exemplo a densidade nas poças temporárias, que afeta taxa de crescimento dos peixes que ali habitam (Vrtílek *et al.*, 2019). Assim sendo, são necessários estudos que levem em consideração o nível de predação e outros fatores que podem influir na movimentação dos peixes anfíbios nesse ambiente.

Não achamos qualquer influência do sexo dos rivulus sobre a movimentação ou uso do habitat, o que contrariou nossas hipóteses iniciais, onde acreditávamos que a seleção pré e pós-cópula das fêmeas forçaria os machos a buscar novas parceiras reprodutivas (Croft *et al.*, 2003; Andersson & Simmons, 2006; Clark & Schaefer, 2016; Clark *et al.*, 2019). Estudos envolvendo o sexo dos peixes *Fundulus olivaceus* (Clark & Schaefer, 2016) e *Salvelinus fontinalis* (Hutchings & Gerber, 2002) são exemplos desse padrão, em que machos se movimentaram mais que as fêmeas especialmente nos períodos de desova, sendo que os machos de *F. olivaceus* se moviam ainda mais quando em baixas densidades. Um experimento com *A. micropus* mostrou que a probabilidade do macho sair da poça é aumentada quando ele está com um peixe do mesmo sexo (Espírito-Santo *et al.*, 2019), reforçando a ideia do viés do sexo sobre a movimentação terrestre. Em contrapartida, em outro estudo as fêmeas de *F. olivaceus* se mostraram mais móveis quando observadas escalas espaciais maiores (Clark *et al.*, 2019), possivelmente pela busca de habitats de maior qualidade para forrageamento e desova. É possível que as diferenças entre o grupo de machos e fêmeas podem não ter sido captados nesse estudo por conta dos recursos disponíveis localmente nas poças e baixo nível de predação (apenas *Erythrinus erythrinus*). Estar em um ambiente favorável à sobrevivência pode fazer os indivíduos permanecerem mais tempo nele utilizando seus recursos, fazendo com que os efeitos do sexo sobre a movimentação sejam suprimidos até certo ponto. Além do mais, deve-se considerar a experiência dos indivíduos sobre como o alimento está disponível no ambiente (Smit & van Oers, 2019) pois ela influi no forrageamento, como observado no peixe *Theragra chalcogramma* (Ryer & Olla, 1995). Já que capturamos os espécimes de condições naturais, há espaço para uma gama de informações individuais que desconhecemos e que podem ter sido preponderantes nesse sentido.

Estudos mostram que a ousadia é um traço de personalidade capaz de influir em vários âmbitos do comportamento, pode moldar a forma com que os indivíduos respondem à presença de predadores (Henseler *et al.*, 2020), como utilizam informações na busca por alimentos (Smit & van Oers, 2019) ou se escolhem posições mais arriscadas nos habitats (Sakai, 2019). Isso acaba afetando direta e indiretamente a movimentação, onde geralmente se observa uma correlação positiva entre movimentação e ousadia (Fraser *et al.*, 2001; Oldham *et al.*, 2019; Schirmer *et al.*, 2019). O peixe *Lepidomeda aliciae* mais ousado, por exemplo, teve maior probabilidade de ser encontrado mais longe do local de origem a longo prazo (Rasmussen & Belk, 2012) e os peixes *Anablepsoides hartii* mais ousados foram relacionados a maiores taxas de dispersão inicial em campo (Fraser *et al.*, 2001).

Neste estudo encontramos que o binômio ousadia/movimentação se repete, onde indivíduos mais ousados alcançaram maiores áreas em sua movimentação na arena. Esse resultado, apesar de esperado, não era óbvio, pois os rivulus necessitam de adaptações energeticamente custosas para enfrentar a movimentação terrestre, sobretudo num ambiente com alagamento muito variável e com baixos níveis de oxigênio, (Pazin *et al.*, 2006; Couto *et al.*, 2015; Espírito-Santo & Zuanon, 2017). Nesse contexto, a desidratação, excreção de nitrogênio, temperatura corporal e das trocas gasosas são decisivas à sobrevivência (Sayer, 2005; Taylor, 2012). Ao se movimentar por terra, a incidência de luz direta, por exemplo, pode matar peixes anfíbios em poucas horas (Gordon *et al.*, 1969). Em um estudo com o peixe anfíbio *Kryptolebias marmoratus*, a transição de um ambiente aquático para o terrestre gerou a diminuição da expressão em um traço da personalidade (Yin-Liao *et al.*, 2019). Logo, havia espaço para imaginar que os obstáculos oferecidos pelo ambiente terrestre fossem capazes de modificar o efeito da personalidade sobre a movimentação por conta da plasticidade comportamental. Esse conceito indica que o indivíduo pode regular seu comportamento de acordo com a situação (Mittelbach, Ballew & Kjolvik, 2014). Porém, reportamos aqui que mesmo tendo que enfrentar situações adversas na movimentação terrestre, os rivulus da floresta continuaram seguindo um padrão de ousadia/movimentação esperado. Contudo, a ousadia não afetou a distância média por passo, e podemos atribuir esse resultado ao fato de que indivíduos menos ousados necessitam movimentar-se mais em menores áreas do habitat, para forragear por exemplo. Apesar de não significativo, observamos uma tendência de aumento na distância média por passo quando os indivíduos eram mais ousados. Logo, estudos futuros com escalas temporais mais longas podem revelar outros resultados.

A personalidade, como já dito, influi em como os indivíduos utilizam informações e em que posição se encontram no habitat (Sakai, 2019; Smit & van Oers, 2019). Contudo, aqui a

ousadia não influenciou a escolha de poças, nem o tempo de permanência nas mesmas. Nesse contexto o Forrageamento Ótimo (Macarthur & Pianka, 1966) pode ter sido mais preponderantes que a personalidade nessa instância, pois os recursos disponíveis localmente podem ser tão benéficos que não é interessante investir energia numa busca incerta (Owen-Smith *et al.*, 2010). Além disso, os peixes permaneceram mais tempo em poças grandes, que são ambientes menos propensos a secagem e que podem representar maior probabilidade de recursos. Isso reforça a ideia de que um micro-habitat muito benéfico favoreceu a permanência dos peixes na mesma poça, deixando os efeitos da personalidade sobre a movimentação terrestre em segundo plano. O que não invalida este trabalho, pois nossos esforços foram no sentido de recriar um ambiente o máximo possível do natural, com poças expostas aos mesmos recursos alóctones. Aqui reportamos evidências de que é promissor estudar o efeito da ousadia sobre a movimentação terrestre de peixes anfíbios submetidos a poças com diferentes níveis de recursos.

Frisamos que estudos desse nível de acompanhamento de espécies tão pequenas são complexos e requerem atenção redobrada. O esforço para recriar as condições mais próximas possíveis do natural é uma barreira dispendiosa, porém os resultados aqui apresentados são coerentes para responder aos questionamentos formulados. Destacamos que a disponibilidade de recursos nas poças, diferentes níveis de predação e de densidades, bem como estudos com uma escala temporal maior, são fatores promissores para entendermos melhor de que forma é dada a decisão individual quando há influência de fatores conflitantes na movimentação de peixes anfíbios.

## REFERÊNCIAS

- Andersson M. & Simmons L.W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* **21**, 296–302. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.015>
- Balaban-Feld J., Mitchell W.A., Kotler B.P., Vijayan S., Tov Elem L.T., Rosenzweig M.L., *et al.* (2019). Individual willingness to leave a safe refuge and the trade-off between food and safety: A test with social fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **286**, 1–7. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0826>
- Bass S.L.S. & Gerlai R. (2008). Zebrafish (*Danio rerio*) responds differentially to stimulus fish: The effects of sympatric and allopatric predators and harmless fish. *Behavioural Brain Research* **186**, 107–117. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2007.07.037>
- Bauer S., Nolet B.A., Giske J., Chapman J.W., Åkesson S., Hedenström A., *et al.* (2011). Cues and decision rules in animal. *Animal Migration*, 1–67
- Berdahl A., Westley P.A.H. & Quinn T.P. (2017). Social interactions shape the timing of spawning migrations in an anadromous fish. *Animal Behaviour* **126**, 221–229. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.01.020>
- Bottinelli A., Perna A., Ward A. & Sumpter D. (2013). How do fish use the movement of other fish to make decisions?: From individual movement to collective decision making. *Springer Proceedings in Complexity*, 591–606. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-00395-5\\_73](https://doi.org/10.1007/978-3-319-00395-5_73)
- Bramblett R.G., Bryant M.D., Wright B.E. & White R.G. (2002). Seasonal Use of Small Tributary and Main-Stem Habitats by Juvenile Steelhead, Coho Salmon, and Dolly Varden in a Southeastern Alaska Drainage Basin. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 498–506. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<0498:suosta>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0498:suosta>2.0.co;2)
- Budaev S. V (1997). “Personality” in the Guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. *Journal of Comparative Psychology* **111**, 399–411
- Campos-Candela A., Palmer M., Balle S., Álvarez A. & Alós J. (2019). A mechanistic theory of personality-dependent movement behaviour based on dynamic energy budgets. *Ecology Letters* **22**, 213–232. <https://doi.org/10.1111/ele.13187>
- Chivers D.P., McCormick M.I., Allan B.J.M. & Ferrari M.C.O. (2016). Risk assessment and predator learning in a changing world: Understanding the impacts of coral reef degradation. *Scientific Reports* **6**, 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep32542>
- Clark S.R., Kreiser B.R., Schaefer J.F. & Stewart L.K. (2019). Scale dependence of sex - specific movement in a small - bodied stream fish. *Freshwater Biology*, 1342–1353.

<https://doi.org/10.1111/fwb.13309>

- Clark S.R. & Schaefer J.F. (2016). Ecological influences on the local movement dynamics of the blackspotted topminnow, *Fundulus olivaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **70**, 557–567. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2073-7>
- Costa W.J.E.M. (2006). Relationships and taxonomy of the killifish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei: Rivulidae) from the Brazilian Amazonas river basin, with notes on historical ecology. *Aqua Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* **11**, 133–175
- Couto T.B. d'Araújo, Espírito-Santo H.M.V., Leitão R.P., Bastos D.A., Dias M.S. & Zuanon J. (2015). Os peixes e as poças: o uso de áreas marginais alagáveis por peixes de igarapés amazônicos. *Boletim Sociedade Brasileira de Ictiologia* **116**, 31–40
- Croft D.P., Albanese B., Arrowsmith B.J., Botham M., Webster M. & Krause J. (2003). Sex-biased movement in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Oecologia* **137**, 62–68. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1268-6>
- Dall S.R.X., Giraldeau L.A., Olsson O., McNamara J.M. & Stephens D.W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **20**, 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>
- Espírito-Santo H.M.V., Rodríguez M.A. & Zuanon J. (2017). Strategies to avoid the trap: stream fish use fine-scale hydrological cues to move between the stream channel and temporary pools. *Hydrobiologia* **792**, 183–194. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3054-6>
- Espírito-Santo H.M.V., Sodr e J.G. & Zuanon J. (2019). He leaps, she beats: The role of social interactions on the overland movements of an Amazonian amphibious killifish. *Ecology of Freshwater Fish* **28**, 356–364. <https://doi.org/10.1111/eff.12458>
- Espírito-Santo H.M.V. & Zuanon J. (2017). Temporary pools provide stability to fish assemblages in Amazon headwater streams. *Ecology of Freshwater Fish* **26**, 475–483. <https://doi.org/10.1111/eff.12292>
- Fraser D.F., Gilliam J.F., Daley M.J., Le A.N. & Skalski G.T. (2001). Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist* **158**, 124–135. <https://doi.org/10.1086/321307>
- Gilliam J.F. & Fraser D.F. (2001). Movement in corridors: Enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology* **82**, 258–273. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0258:MICEBP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0258:MICEBP]2.0.CO;2)
- Gordon M.S., Boetius I., Evans D.H., McCarthy R. & Oglesby L.C. (1969). Aspects of the



physiology of terrestrial life in amphibious fishes. *Journal of Experimental Biology* **50**, 141–149

- Henseler C., Nordström M.C., Törnroos A., Snickars M. & Bonsdorff E. (2020). Predation risk and competition affect habitat use of adult perch (*Perca fluviatilis*). *Fish Biology*. <https://doi.org/10.1111/jfb.14258>
- Herbert-Read J.E., Rosén E., Szorkovszky A., Ioannou C.C., Rogell B., Perna A., *et al.* (2017). How predation shapes the social interaction rules of shoaling fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1126>
- Hohausova E., Copp G.H. & Jankovsky P. (2003). Movement of fish between a river and its backwater: diel activity and relation to environmental gradients. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 107–117
- Huntingford F., Coyle S. & Hunter W. (2012). Avoiding Predators. *Aquaculture and Behavior*, 220–247. <https://doi.org/10.1002/9781444354614.ch8>
- Hutchings J.A. & Gerber L. (2002). Sex-biased dispersal in a salmonid fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **269**, 2487–2493. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2176>
- Johnson D.W., Stirling B.S., Paz J. & Satterfield D.R. (2019). Geographic variation in demography of black perch (*Embiotoca jacksoni*): Effects of density, food availability, predation, and fishing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **516**, 16–24. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.04.008>
- Jonsen I.D., McMahon C.R., Patterson T.A., Auger-Méthé M., Harcourt R., Hindell M.A., *et al.* (2019). Movement responses to environment: fast inference of variation among southern elephant seals with a mixed effects model. *Ecology* **100**, 1–8. <https://doi.org/10.1002/ecy.2566>
- Koster W.M., Dawson D.R., O'Mahony D.J., Moloney P.D. & Crook D.A. (2014). Timing, frequency and environmental conditions associated with mainstem-tributary movement by a lowland river fish, golden perch (*Macquaria ambigua*). *PLoS ONE* **9**. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096044>
- Liu G., Wu Y., Shen X., Hu Y., Qin X.H., Tian W., *et al.* (2019). Laboratory experiments demonstrate that the hissing of the Chinese alligator can effectively inhibit movement of flower fish *Ptychobarbus kaznakovi*. *Hydrobiologia* **836**, 97–108. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3943-6>
- Lönngstedt O.M. & McCormick M.I. (2011). Chemical alarm cues inform prey of predation threat: The importance of ontogeny and concentration in a coral reef fish. *Animal*

*Behaviour* **82**, 213–218. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.04.015>

Lowe S.E. & Bradshaw J.W.S. (2001). Ontogeny of individuality in the domestic cat in the home environment. *Animal Behaviour* **61**, 231–237. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1545>

Lyon J., Stuart I., Ramsey D. & O'Mahony J. (2010). The effect of water level on lateral movements of fish between river and off-channel habitats and implications for management. *Marine and Freshwater Research* **61**, 271–278. <https://doi.org/10.1071/MF08246>

MacArthur R.H. & Pianka E.R. (1966). ON OPTIMAL USE OF A PATCHY ENVIRONMENT. *The American Naturalist* **100**, 603–609

McGhee K.E. (2019). Mosquitofish use the past experiences of others with risk to make shoaling decisions. *Animal Behaviour* **154**, 137–142. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.018>

Mitchell M.D., McCormick M.I., Ferrari M.C.O. & Chivers D.P. (2011). Coral reef fish rapidly learn to identify multiple unknown predators upon recruitment to the reef. *PLoS ONE* **6**. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015764>

Mittelbach G.G., Ballew N.G. & Kjelson M.K. (2014). Fish behavioral types and their ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **71**, 927–944. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0558>

Montgomery J., Coombs S. & Halstead M. (1995). Biology of the mechanosensory lateral line in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **5**, 399–416. <https://doi.org/10.1007/BF01103813>

Nathan R., Getz W.M., Revilla E., Holyoak M., Kadmon R., Saltz D., *et al.* (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**, 19052–19059. <https://doi.org/10.1021/i360006a005>

Nunn A.D., Copp G.H., Vilizzi L. & Carter M.G. (2010). Seasonal and diel patterns in the migrations of fishes between a river and a floodplain tributary. *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 153–162. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00399.x>

Oldham R.C., Pintor L.M. & Gray S.M. (2019). Behavioral differences within and among populations of an African cichlid found in divergent and extreme environments. *Current Zoology* **65**, 33–42. <https://doi.org/10.1093/cz/zoy027>

Owen-Smith N., Fryxell J.M. & Merrill E.H. (2010). Foraging theory upscaled: The behavioural ecology of herbivore movement. *Philosophical Transactions of the Royal*

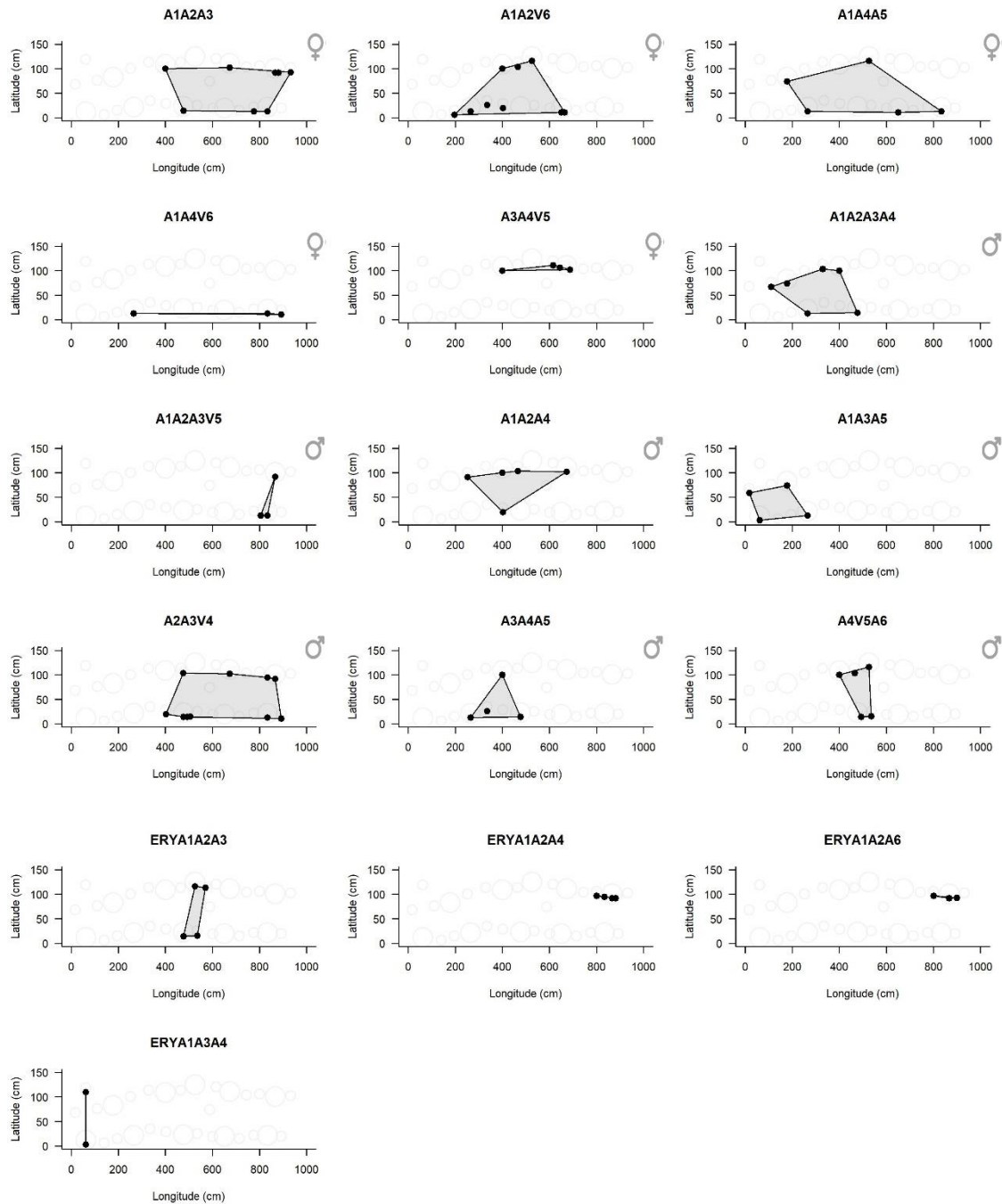
*Society B: Biological Sciences* **365**, 2267–2278. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0095>

- Pazin V.F.V., Magnusson W.E., Zuanon J. & Mendonça F.P. (2006). Fish assemblages in temporary ponds adjacent to “terra-firme” streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology* **51**, 1025–1037. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01552.x>
- Rasmussen J.E. & Belk M.C. (2012). Dispersal behavior correlates with personality of a North American fish. *Current Zoology* **58**, 260–270. <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.2.260>
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T. & Dingemanse N.J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* **82**, 291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Ryer C.H. & Olla B.L. (1995). Influences of food distribution on fish foraging behaviour. *Animal Behaviour* **49**, 411–418. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0054>
- Sakai O. (2019). Behavioural tendencies associated with microhabitat use in a clonal gecko species living in the wild. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **73**. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2679-7>
- Sayer M.D.J. (2005). Adaptations of amphibious fish for surviving life out of water. *Fish and Fisheries* **6**, 186–211. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2005.00193.x>
- Schirmer A., Herde A., Eccard J.A. & Dammhahn M. (2019). Individuals in space: personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. *Oecologia* **189**, 647–660. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04365-5>
- Sih A., Bell A. & Johnson J.C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sih A., Englund G. & Wooster D. (1998). Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 350–355. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01437-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01437-2)
- Smit J.A.H. & van Oers K. (2019). Personality types vary in their personal and social information use. *Animal Behaviour* **151**, 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.02.002>
- Taylor D.S. (2012). Twenty-four years in the mud: What have we learned about the natural history and ecology of the mangrove rivulus, *kryptolebias marmoratus*? *Integrative and Comparative Biology* **52**, 724–736. <https://doi.org/10.1093/icb/ics062>
- Turko A.J. & Wright P.A. (2015). Evolution, ecology and physiology of amphibious killifishes (Cyprinodontiformes). *Journal of Fish Biology* **87**, 815–835. <https://doi.org/10.1111/jfb.12758>

Vrtílek M., Žák J., Polačik M., Blažek R. & Reichard M. (2019). Rapid growth and large body size in annual fish populations are compromised by density-dependent regulation. *Journal of Fish Biology* **95**, 673–678. <https://doi.org/10.1111/jfb.14052>

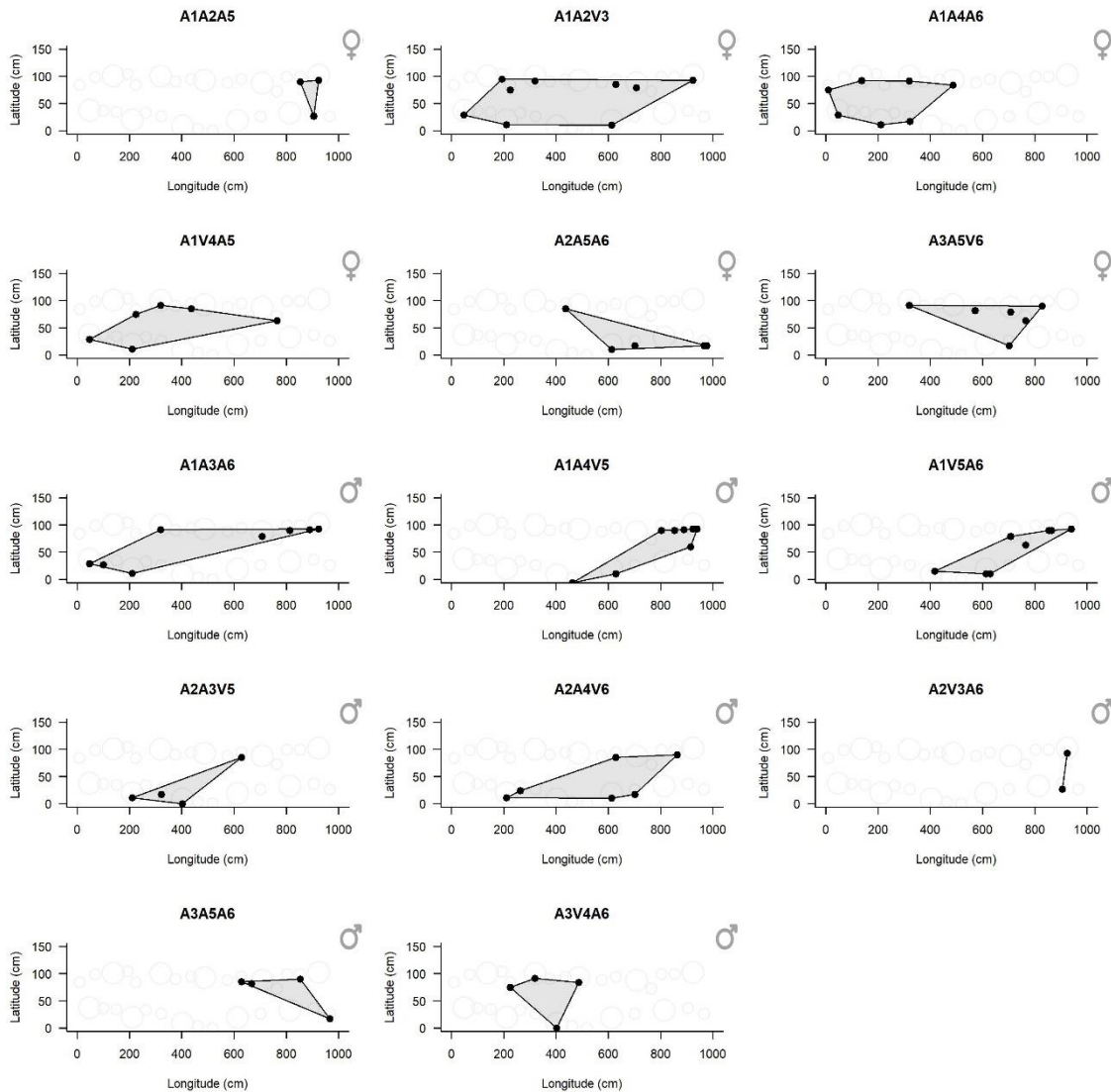
Yin-Liao I., Wright P.A. & Laberge F. (2019). Factors affecting terrestrial movement in the amphibious mangrove rivulus (*Kryptolebias marmoratus*). *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1111/jfb.14085>

## APÊNDICE A – ÁREA DE EXPLORAÇÃO NA ARENA COM PREDADOR



**Figura S1.** Exploração dos rivulus da floresta (*Anablepsoides micropus*) submetidos a um experimento em mesocosmos que consistia sistemas de poças artificiais (arena) em uma floresta de terra-firme na Reserva Ducke, Manaus. Acima de cada figura está a identificação de cada peixe e no lado superior à direita, o sexo dos rivulus. Os círculos cinza-claros plotados ao longo do gráfico representam as poças experimentais. As últimas quatro áreas de exploração são referentes aos predadores (*Erythrinus erythrinus*). Cada ponto representa um registro do peixe ao longo do tempo. Apesar de separados, cada figura representa o mesmo local, com registros que ocorreram simultaneamente. A exploração é a área de abrangência dos registros mais periféricos encontrados na caminhada dos rivulus na arena. Aqui apresentamos apenas resultados para o sistema de poças que continham predadores.

## APÊNDICE B – ÁREA DE EXPLORAÇÃO NA ARENA SEM PREDADOR



**Figura S2.** Exploração dos rivulus da floresta (*Anablepsoides micropus*) submetidos a um experimento em mesocosmos que consistia sistemas de poças artificiais (arena) em uma floresta de terra-firme na Reserva Ducke, Manaus. Acima de cada figura está a identificação de cada peixe e no lado superior à direita, o sexo dos mesmos. Os círculos cinza-claros plotados ao longo do gráfico representam as poças experimentais. Cada ponto representa um registro do peixe ao longo do tempo. Apesar de separados, cada figura representa o mesmo local, com registros que ocorreram simultaneamente. A exploração é a área de abrangência dos registros mais periféricos encontrados na caminhada dos rivulus na arena. Aqui apresentamos apenas resultados para o sistema de poças que não continham predadores.