

FRANCISCO DE ARRUDA MACHADO

COMPORTAMENTO E HÁBITOS ALIMENTARES DE QUATRO ESPÉCIES  
DE CICHLIDAE ( TELEOSTEI ) NO PANTANAL MATOGROSSENSE

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas para a obten  
ção do Título de Mestre em Biologia (Ecologia).

Orientador:

Dr. Ivan Sazima

CAMPINAS

1983

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todas as pessoas e Instituições que tiveram participação neste trabalho, em especial às seguintes:

Fundação Universidade Federal de Mato Grosso - Departamento de Biologia, pela concessão de afastamento, oportunidade e condições oferecidas para a realização do Curso de Pós-Graduação e a Sub-Reitoria de Pesquisa e Ensino de Pós-Graduação (antiga Coordenação de Pós-Graduação) pelo apoio e incentivo dados nas várias etapas deste trabalho e bolsa concedida através do Plano Institucional de Capacitação de Docentes (PICD).

Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, pelas condições oferecidas durante o Curso de Pós-Graduação.

Dr. Ivan Sazima, pela amizade dedicada, orientação eficaz, críticas e discussão de várias idéias com paciência, durante todas as fases deste trabalho.

Dra. Antônia Cecília Z. Amaral, Dr. Luiz Octávio M. Machado e Dr. Woodruff W. Benson, Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas e Dr. Júlio César Garavello, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos, por leitura do manuscrito, discussão de idéias e sugestões.

Dr. Heraldo A. Britski, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, pela identificação das espécies de Cichlidae e discussão de algumas idéias e Dr. Naércio A. Menezes, da mesma Instituição, por discussão de algumas idéias sobre alimentação e identificação de uma espécie de Characidae.

Regionais da SUDEPE e IBDF em Mato Grosso, pela concessão de licenças para se trabalhar no Pantanal.

Prof<sup>a</sup> Carolina Joana da Silva, Departamento de Biologia, Fundação Universidade Federal de Mato Grosso, pela discussão de idéias sobre dispersão.

Profª Cátia N. Cunha, Prof. Gilberto O. Aguiar, Departamento de Biologia e auxiliar de campo Sebastião P. de Assumpção, Escritório de Estudos Amazônicos, Fundação Universidade Federal de Mato Grosso e Sr. Aquino Machado, pelo auxílio em algumas coletas.

Prof. Thomas M. Lewinsohn, Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, por auxílio numa das coletas e versão do resumo para o Inglês.

Acadêmico de Biologia na Universidade Estadual de Campinas, Luiz Fernando R. M. Aguiar, pelos bons desenhos e Dr. Ivan Sazima, Departamento de Zoologia da mesma Instituição, pelas fotografias.

Prof. Vangil P. Silva e Profª Vera Lúcia S. Guarim, Departamento de Biologia, Fundação Universidade Federal de Mato Grosso, por terem assumido os meus encargos didáticos a partir de abril de 1983, sem o que seria difícil a conclusão desta Dissertação.

Alfredo Lima Barreto, pela convivência amiga e instrutiva durante o Curso de Pós-Graduação.

D. "Iná", mãe carinhosa; Aquino, pai e amigo inseparável, que me ensinou a gostar e conhecer, de maneira cabocla, os peixes no campo.

"Leninha", companheira e amiga, que suportou minhas longas ausências, muitas vezes fisicamente presente, e ainda datilografou o manuscrito; Eduardo e Fernanda, filhos queridos.

CONTEÚDO

|                                      | Pág. |
|--------------------------------------|------|
| INTRODUÇÃO .....                     | 01   |
| MATERIAL E MÉTODOS .....             | 04   |
| RESULTADOS .....                     | 09   |
| 1. Aspectos morfológicos .....       | 09   |
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 09   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 09   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 13   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 14   |
| 2. Hábitos .....                     | 20   |
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 20   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 21   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 22   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 24   |
| 3. Comportamento alimentar .....     | 27   |
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 27   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 30   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 33   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 35   |
| 4. Conteúdo estomacal .....          | 39   |
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 39   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 39   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 40   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 40   |
| DISCUSSÃO E CONCLUSÕES .....         | 43   |
| 1. Aspectos morfológicos .....       | 43   |

|                                      | Pág. |
|--------------------------------------|------|
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 43   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 44   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 46   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 47   |
| 2. Hábitos .....                     | 48   |
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 48   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 49   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 51   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 53   |
| 3. Comportamento alimentar .....     | 54   |
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 54   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 56   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 57   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 59   |
| 4. Conteúdo estomacal .....          | 60   |
| <u>Astronotus ocellatus</u> .....    | 60   |
| <u>Cichlasoma festivum</u> .....     | 62   |
| <u>Geophagus jurupari</u> .....      | 63   |
| <u>Aequidens paraguayensis</u> ..... | 68   |
| RESUMO .....                         | 72   |
| SUMMARY .....                        | 74   |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....     | 76   |

## INTRODUÇÃO

Nas regiões tropicais há grande diversidade de espécies (Pianka 1978), tendo os peixes um elevado número de representantes. Roberts (1973) analisando, comparativamente, faunas distintas de peixes de água doce, em regiões tropicais, afirma que a África abriga um variado número de espécies e Goulding (1980) afirma que as América do Sul e América Central possuem a mais diversa fauna de peixes de água doce do mundo. Estas espécies possuem também variados modos de vida oferecendo numerosas possibilidades de estudo.

Os hábitos alimentares de peixes continentais tropicais representam um dos aspectos biológicos menos estudados, embora seja uma área importante da pesquisa ictiológica. Importantes discussões sobre peixes tropicais são apresentadas nos trabalhos de Fryer (1959), Fryer & Iles (1972), Lowe-McConnell (1964, 1967 e 1975), Roberts (1973), Saul (1975) e Goulding (1979 e 1980), em todos havendo considerações sobre hábitos alimentares. Podem também ser citados os trabalhos de Marlier (1968), Knöppel (1969, 1970), Honda (1972), Caramaschi (1979) Soares (1979), Nomura e Barbosa (1980), Schroeder-Araújo (1980) e Ferreira (1981) que tratam, principalmente, da alimentação de uma ou poucas espécies, baseados na análise do conteúdo estomacal e/ou intestinal.

Dentre as numerosas espécies de peixes tropicais, as da família Cichli dae oferecem possibilidade atraente para estudos de biologia alimentar. A maioria das espécies é encontrada na África e América Central (Zaret 1980), possuindo esta família cerca de 1.000 espécies (Goldstein, apud Zaret 1980) encontradas preferencialmente em ambientes lênticos.

A África abriga a maioria dos representantes de Cichlidae, tendo os grandes lagos quase 400 espécies endêmicas (Fryer & Iles 1972). A América Central é o segundo pólo de distribuição deste grupo, com 75% das espécies no gênero Cichlasoma (Zaret 1980), seguida da América do Sul, existindo ainda umas pou-

cas espécies na Índia. Na África e América Central houve grande irradiação adaptativa deste grupo, em franco processo de especiação (Lowe-McConnell 1975). De um modo geral, a maior parte dos trabalhos sobre Cichlidae, no ambiente, trata de aspectos reprodutivos. Como exemplo, na América Central, podem ser citados os trabalhos de McKaye (1977a, b). O primeiro trata sobre a defesa de jovens do ciclídeo predador Cichlasoma dovii por C. nicaraguense, um herbívoro; o segundo aborda competição por locais de reprodução entre diversos Cichlidae do Lago Jilóa, Nicarágua. McKaye & Barlow (1976a, b) falam sobre competição entre indivíduos de C. citrinellum com padrão de cor diferente e reconhecimento químico por jovens desta espécie, respectivamente. McKaye & McKaye (1977) discutem aspectos da formação de ninhadas mistas por algumas espécies de Cichlidae do Lago Jilóa.

Na América do Sul Lowe-McConnell (1964 e 1969) discute vários aspectos ecológicos e reprodutivos de ciclídeos da Guiana. Enquanto que no Brasil, a maioria dos trabalhos sobre biologia alimentar de Cichlidae, trata somente de alimentação, baseada principalmente na análise do conteúdo estomacal (Marlier 1968, Knöppel 1970, Nomura e Seixas 1970, Nomura e Barbosa 1980, Honda 1972, Soares 1979 e Ferreira 1981).

A maioria das espécies brasileiras de Cichlidae encontra-se na Amazônia, devido a grande quantidade de lagos existentes (Lowe-McConnell 1975). Outra região brasileira, que possui grande número de espécies desta família, é o Pantanal Matogrossense, uma região com áreas permanentemente ou periodicamente alagadas, com numerosos lagos, lagoas e alagadiços. De maneira geral, não há trabalhos sobre peixes da região do Pantanal, excetuando-se os de sistemática, não se sabendo o número aproximado de espécies.

McKaye (1978) afirma que peixes da família Cichlidae apresentam grande diversidade de adaptações alimentares, utilizando várias fontes de alimentos (detritos, fito e zooplâncton, algas macroscópicas, macrófitas, moluscos, inse-

tos e outros artrópodos bentônicos, peixes). Fryer (1959) e Fryer & Iles (1972) apresentam vários aspectos dos hábitos alimentares de ciclídeos africanos, mostrando as mais diversas maneiras de alimentação e as adaptações alimentares muito especializadas nesse grupo de peixes. Tendo o Pantanal locais de fácil acesso, com águas rasas e transparentes, oferecendo boa visibilidade para observações da atividade de peixes, muito aspectos da biologia alimentar de Cichlidae, como alguns mencionados por McKaye (1978), Fryer (1959) e Fryer & Iles (1972), poderiam ser estudados no ambiente. Estes fatores, associados à facilidade e abundância com que algumas espécies de ciclídeos são encontradas em lagoas desta região, forneceram os motivos básicos para o presente estudo. Os outros motivos basearam-se nas observações preliminares, que sugeriram fortes diferenças em comportamento alimentar.

Neste estudo são tratados aspectos comparativos do comportamento e hábito alimentar de quatro espécies de Cichlidae, sintópicas em vários locais no Pantanal, principalmente nas lagoas ao longo da Rodovia Transpantaneira. Também são abordados aspectos da morfologia e comportamento que se relacionam com a procura de alimento, além da dieta, baseada em conteúdos estomacais. Com base nestes detalhes são indicados alguns dos modos como quatro espécies de ciclídeos exploram os recursos alimentares nessas lagoas e caracterizados o comportamento alimentar e os hábitos de cada uma, culminando com uma análise comparativa entre elas e outras espécies de ciclídeos estudadas. As interações intra e interespecíficas, envolvidas com a alimentação, também são abordadas.

Os objetivos principais deste trabalho são iniciar estudos de espécies de peixes no Pantanal envolvendo aspectos ecológicos e comportamentais e sugerir a importância de estudos desta natureza para a compreensão das complexas interações biológicas, existentes nestes tipos de comunidades neotropicais.

## MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado em lagoas situadas entre os Kms 9 e 130 da Rodovia Transpantaneira, Pantanal Matogrossense, no Município de Poconé, Mato Grosso (Fig. 1). Estas lagoas geralmente são rasas e densamente povoadas de vegetação (Fig. 2). Suas águas são transparentes (Fig. 3), abrigando grande riqueza de espécies de peixes, notadamente Characiformes, Siluriformes e Cichlidae; essas comunidades são complexas, em alguns casos atingindo 60 a 70 espécies. Nos locais onde a profundidade variava entre 50 e aproximadamente 150 cm, havia boa visibilidade. Próximo a esta profundidade máxima, as observações tornavam-se mais difíceis, devido à visibilidade ser prejudicada pelo sombreamento da vegetação aquática e pela ação do vento na superfície d'água que, causando pequenas ondulações, também dificultava as observações. Entretanto, na maioria das vezes, o comportamento alimentar pode ser bem observado, somente não sendo possível verificar o tipo de alimento que estava sendo ingerido nestas ocasiões. Foram também realizadas observações subaquáticas, com auxílio de máscara de mergulho, tubo de respirar ("snorkel") e pés-de-pato, eliminando os problemas de visibilidade devidos a vegetação ou vento.

As observações e coletas foram realizadas em épocas distintas do ano, procurando abranger diversos períodos das épocas seca e cheia, ao longo dos anos de 1979 a 1983. As quatro espécies aqui estudadas são: "carauaçú" - As-tronotus ocellatus Cuvier, "cará" - Cichlasoma festivum Heckel, "cará" - Geophagus jurupari Heckel, "cará" - Aequidens paraguayensis Heckel.

As observações foram feitas separadamente para cada espécie estudada, na maioria das vezes, ocasionalmente sendo registradas interações alimentares entre algumas delas. Estas observações foram realizadas durante o período diurno, das 06:00 às 18:00 horas, em alguns casos estendendo-se até às 19:00 horas, em sessões que variavam de 15 a 60 minutos de duração, perfazendo um total de

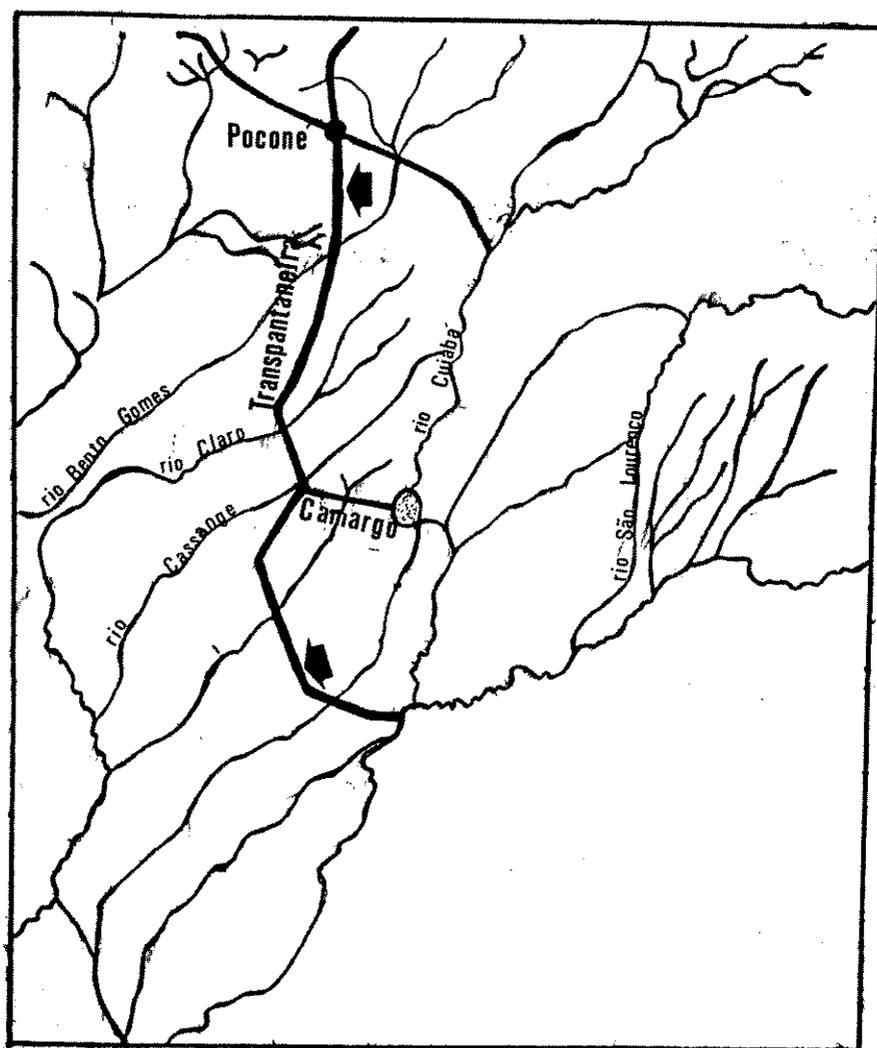


Fig. 1. Mapa da região de Poconé, mostrando a localização da Rodovia Transpantaneira; entre as duas setas está situado o trecho em que foi realizado este estudo (copiado de Conceição e Conceição 1979).



Fig. 2. Aspecto de uma das lagoas estudadas, mostrando o tipo e a quantidade de vegetação aquática.



Fig. 3. Vista subaquática numa das lagoas estudadas no Pantanal, mostrando a transparência da água e algumas das espécies de peixes:

155 horas para as quatro espécies. Durante as sessões de observação foram anotados o período de atividade alimentar, local de alimentação, posição do peixe na coluna d'água e o alimento utilizado, identificável a olho nu. Também foram anotados aspectos como: outras espécies que vivem no mesmo ambiente e suas possíveis influências nos hábitos dos peixes estudados. Foram também feitos alguns experimentos no campo, visando elucidar certos aspectos de comportamento alimentar, como inspeção do alimento. Um destes experimentos consistiu em jogar pedaços cortados de pecíolos de folhas de aguapés (Eichhornia-Pontederiaceae) na água, próximos aos peixes e observar suas respostas. Experimento semelhante consistiu em oferecer presas potenciais (pequenos peixes da família Characidae) a Astronotus ocellatus; as presas foram coletadas com puçá e ofereci-

das vivas ou mortas.

Em diferentes horários do dia, entre uma e outra sessão de observação, foram realizadas coletas por meio de tarrafas, redes de arrasto e, às vezes, linha com anzol, iscado com pequenos Characidae.

Os espécimes coletados foram mortos e fixados no local, em formol a 10%. Além das quatro espécies de Cichlidae, outras espécies foram coletadas para servir de coleção sinóptica, para posterior identificação dos peixes utilizados como presas, pelos ciclídeos aqui estudados. Foram ainda feitas coletas de material de fundo e perifiton, para verificar a existência de outros itens alimentares potenciais e formação de coleção sinóptica. Estas coletas foram conservadas em solução de formol a 5%.

Os exemplares utilizados na análise do conteúdo estomacal, após fixação em formol a 10% por um período de 15 dias, foram conservados em álcool a 70%. Para a análise do conteúdo estomacal, foi feita uma incisão na região ventral do animal, e o seu estômago separado do resto do tubo digestivo. Numa parte dos espécimes analisados foi medido o comprimento-padrão e o comprimento do tubo digestivo (estômago e intestino). Da razão obtida entre o comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão de alguns indivíduos, procurou-se estabelecer uma relação com o regime alimentar para cada espécie estudada, como em estudos realizados por Knöppel (1970).

Os estômagos dos peixes coletados foram analisados quanto ao tipo de itens alimentares; o conteúdo do intestino foi desprezado por causa dos possíveis vícios, devido a digestão rápida diferencial de itens alimentares mais delicados, como no trabalho de Hynes (1950). A análise foi feita, após incisão e esvaziamento do estômago, numa placa de Petri com álcool a 70%, sendo os itens analisados sob estereomicroscópio e microscópio ótico. Com os peixes que se encontravam com os estômagos vazios, foi feita breve análise do conteúdo intestinal. Os resultados da análise dos estômagos foram tabelados, dando as

categorias principais de alimentos para cada espécie de peixe: algas filamentosas, algas unicelulares, peixes, insetos, crustáceos, escamas de peixes. Os dados são apresentados na forma de "frequência de ocorrência": o número de estômagos que contém uma determinada categoria de item é expressa como porcentagem do total de estômagos examinados (Hynes 1950, Winddell 1968). O método indica a constância ou casualidade de um certo item na dieta (Knöppel 1970).

Para cada espécie foram feitos desenhos das estruturas diretamente relacionadas com o comportamento alimentar e o tipo de alimento ingerido - boca e formato dos dentes - utilizando exemplares recém-fixados em formol a 10%. O padrão de coloração e os contornos dos peixes foram baseados em exemplares recém-mortos. Os desenhos foram obtidos com o auxílio de um estereomicroscópio e ou uma câmara clara. Também foram feitas fotos do ambiente e de algumas situações em que cada espécie se alimentava.

Espécimes-testemunho foram depositados na Seção de Peixes, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (MZUSP 16067, 16068, 16069 e 16070) e no Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas (ZUEC s/nº).

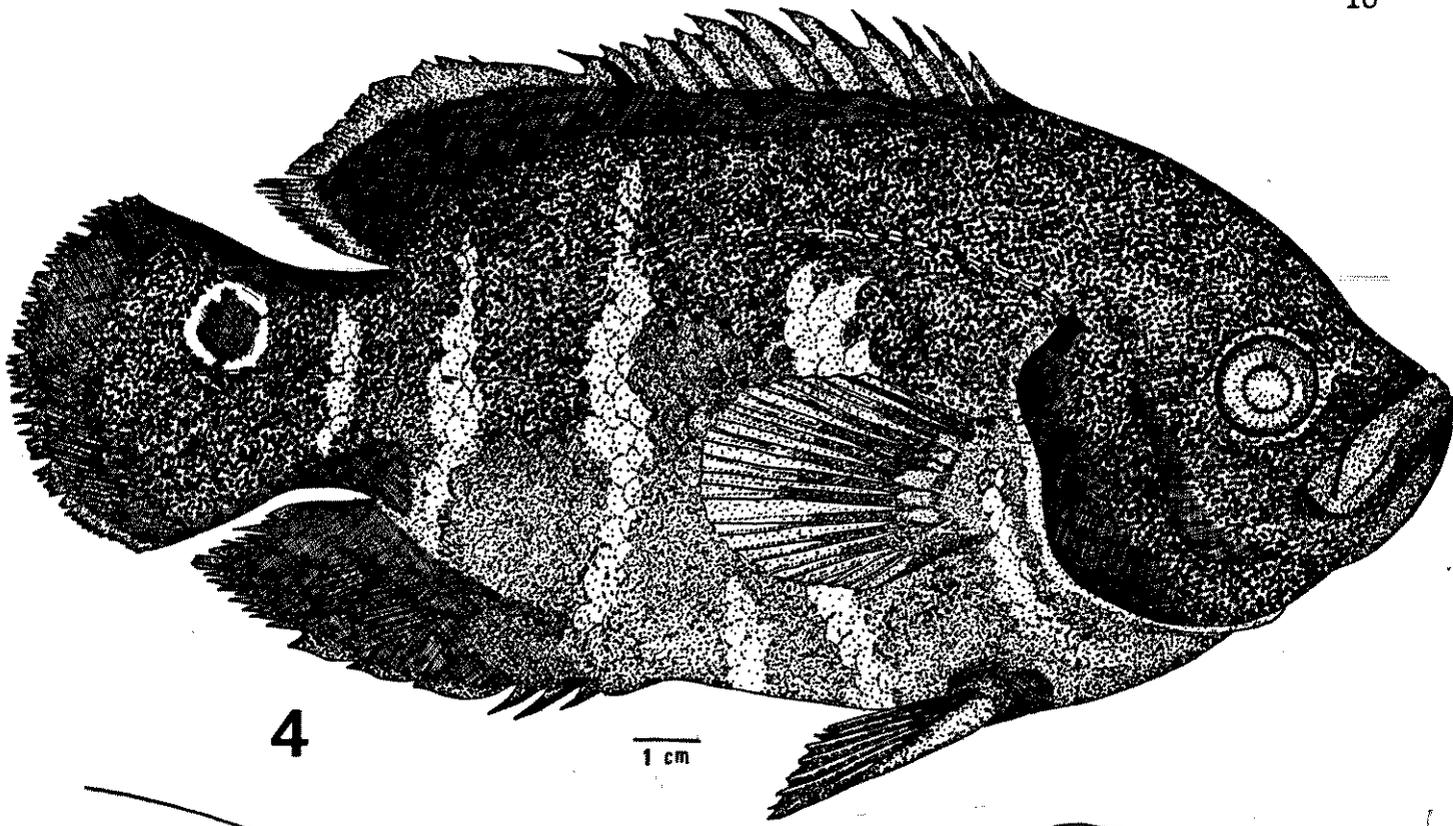
## RESULTADOS

## 1. Aspectos morfológicos

Astronotus ocellatus - O aspecto geral desta espécie pode ser visto na Fig. 4. Seu corpo é achatado lateralmente e o colorido de fundo castanho escuro com tonalidade cinza é mais escuro no dorso. Desde atrás do opérculo até o pedúnculo caudal há barras verticais mais claras, variando muito individualmente. Nadadeiras anal e dorsal com os primeiros raios duros. As peitorais são mais claras que as ventrais e a caudal é mais escura. No final do pedúnculo caudal há, na região superior, um ocelo marginado de tons alaranjados, sendo os tons mais acentuados em indivíduos jovens.

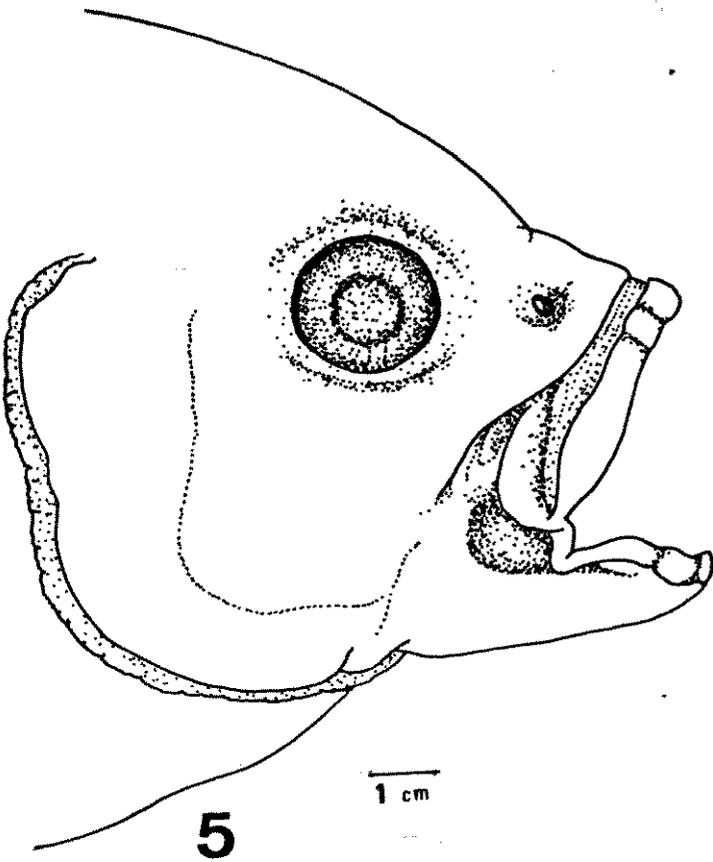
A boca de Astronotus ocellatus é anterior com premaxilar protátil, sendo a maxila inferior prognata, como mostra a Fig. 5. O premaxilar possui 3 séries de dentes cônicos; na primeira série os dentes são mais robustos e ligeiramente curvados para dentro; as duas últimas são formadas de dentes menores, com disposição irregular (Fig. 6A). O dentário é formado por uma série de dentes cônicos fortes, também ligeiramente curvados e voltados para o interior (Fig. 6A, B). A. ocellatus possui cerca de 50 dentes no premaxilar e 17 no dentário. Ainda, possui dentes faríngeos bastante robustos e desenvolvidos, com superfície arredondada, dando a faringe uma consistência grosseira e dura (Fig. 7). A Tabela I mostra a razão da proporção comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão, com média de 0,90, significando que o comprimento padrão dos indivíduos analisados é, na sua maioria, maior que o comprimento do tubo digestivo.

Cichlasoma festivum - O aspecto geral desta espécie pode ser visto na Fig. 8. O corpo é achatado lateralmente e o colorido geral verde acinzentado, com faixa escura, quase negra, diagonalmente disposta desde o focinho até



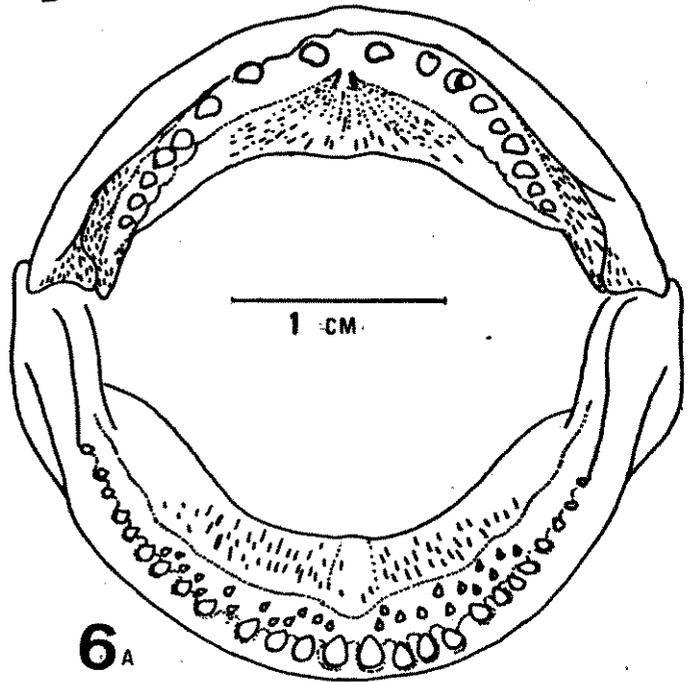
4

1 cm



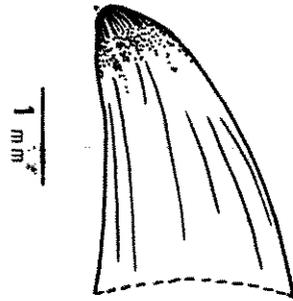
5

1 cm



6A

1 cm



6B

1 mm

Figs. 4, 5, 6A e 6B. Astronotus ocellatus: 4 - aspecto geral; 5 - detalhes da boca protraída; 6A - disposição e formato dos dentes, no premaxilar e dentário; 6B - detalhe de um dente.

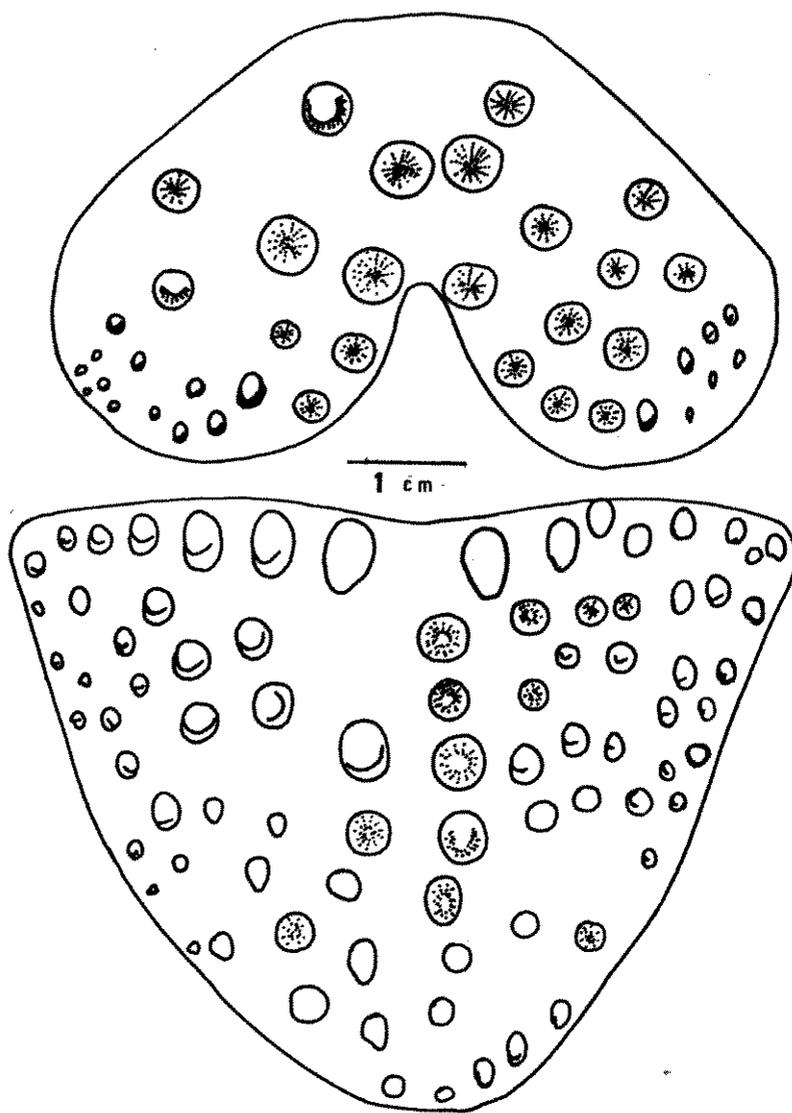
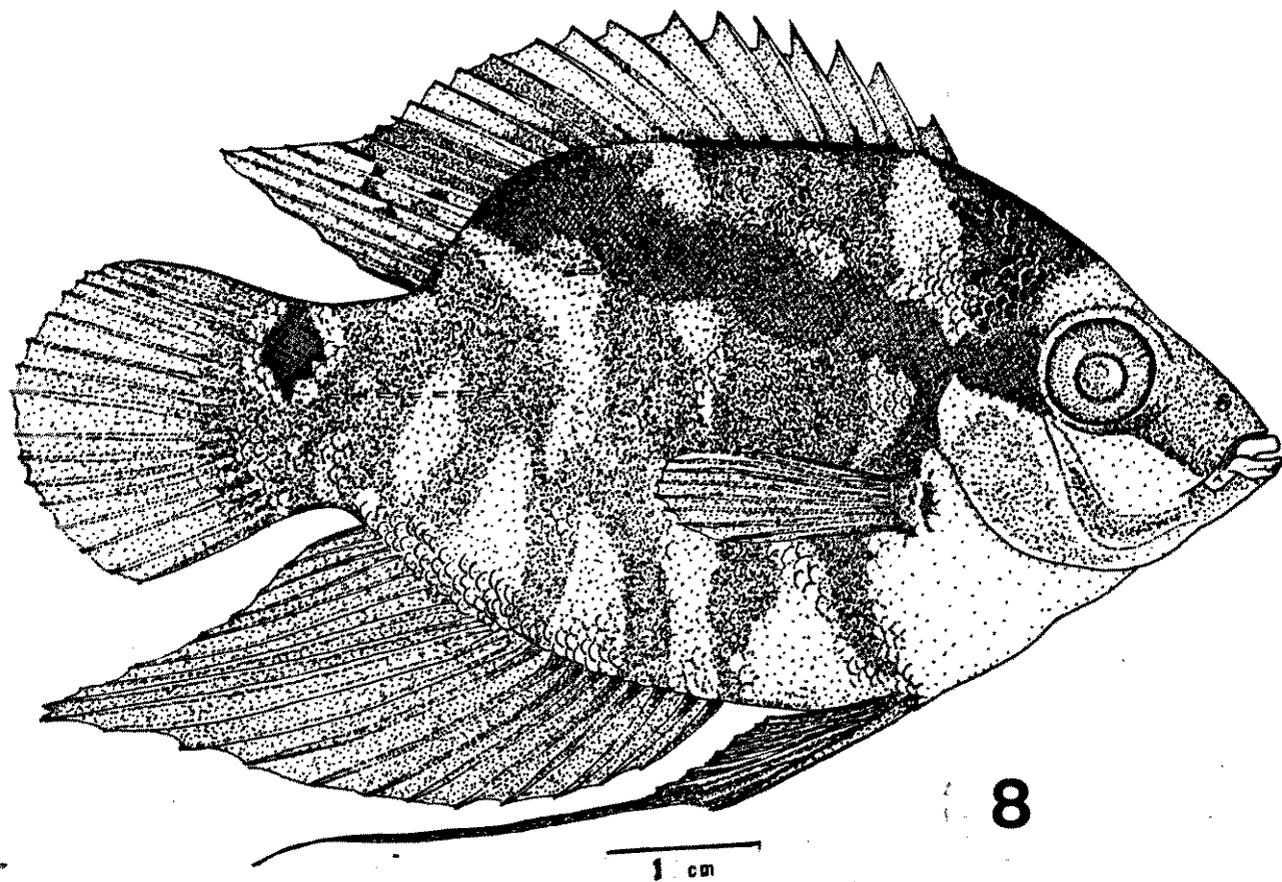


Fig. 7. Disposição e formato dos dentes faringeanos de Astronotus ocellatus.

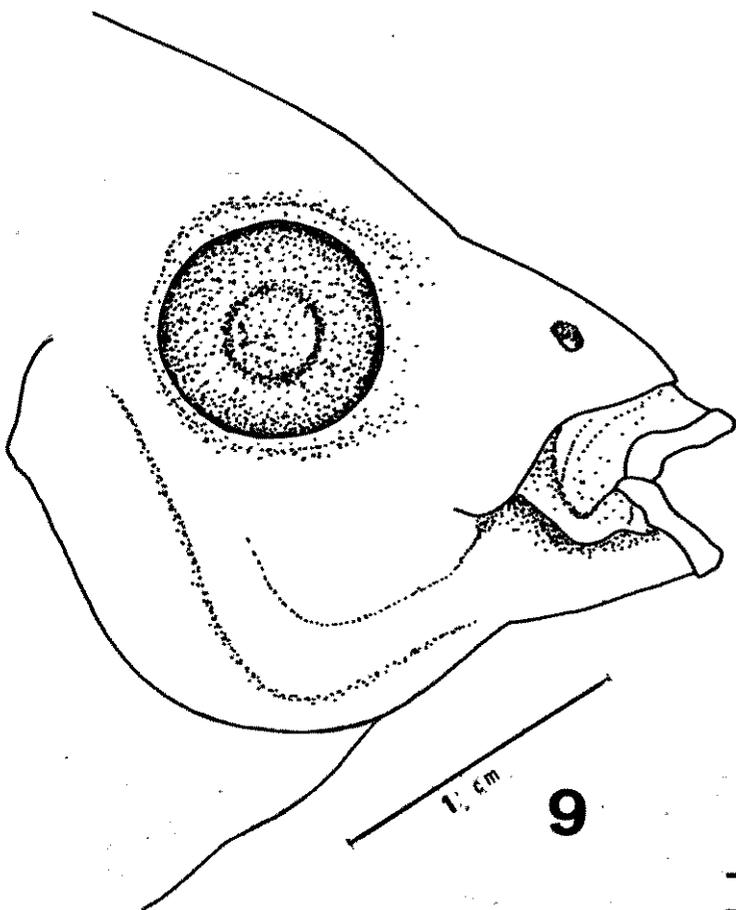
o terço distal da nadadeira dorsal. Na parte superior do pedúnculo caudal há, distalmente, uma mancha ocelar negra, marginada de verde amarelo claro. A nadadeira anal é expandida e as ventrais possuem os primeiros raios alongados, vistosos e de cor branca com tons prateados.

A Fig. 9 mostra os detalhes da boca; esta é anterior, com as maxilas de dimensões semelhantes e o premaxilar protátil. O premaxilar possui 4 séries de dentes, sendo a primeira mais robusta e os dentes bicuspidados. Tanto no premaxilar como no dentário a disposição das últimas séries de dentes são irregulares (Fig. 10A, B). A disposição e formato dos dentes faringeanos podem ser vistos na Fig. 11; estes dentes são fortes e possuem superfície rugosa, parecendo uma lixa bem grossa.



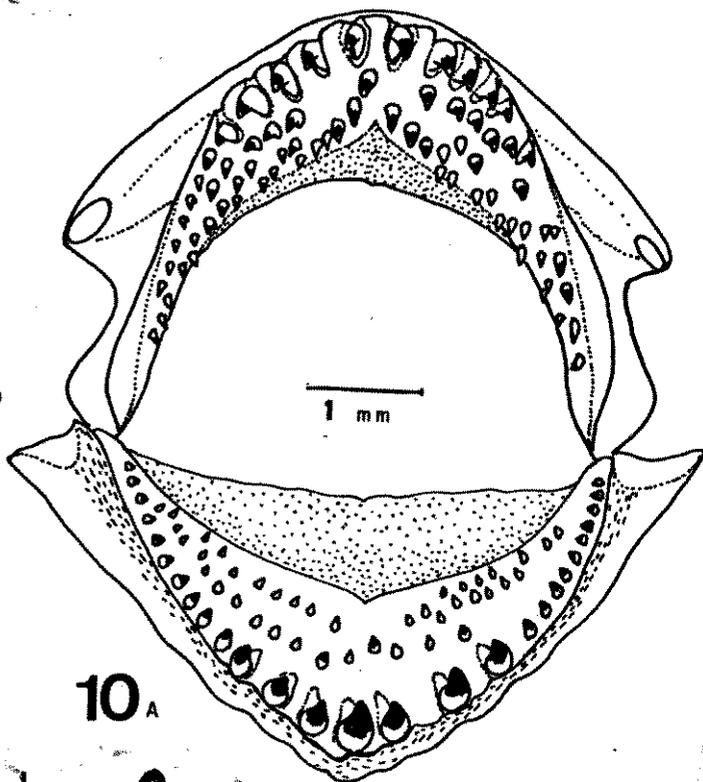
8

1 cm



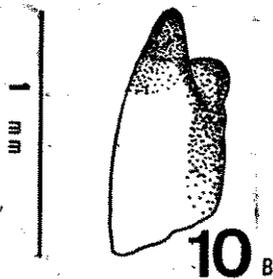
9

1 cm



10 A

1 mm



10 B

1 mm

Figs. 8, 9, 10A e 10B. Cichlasoma festivum: 8 - aspecto geral; 9 - detalhes da boca protraída; 10A - disposição e formato dos dentes, no premaxilar e dentário; 10B - detalhe de um dente.

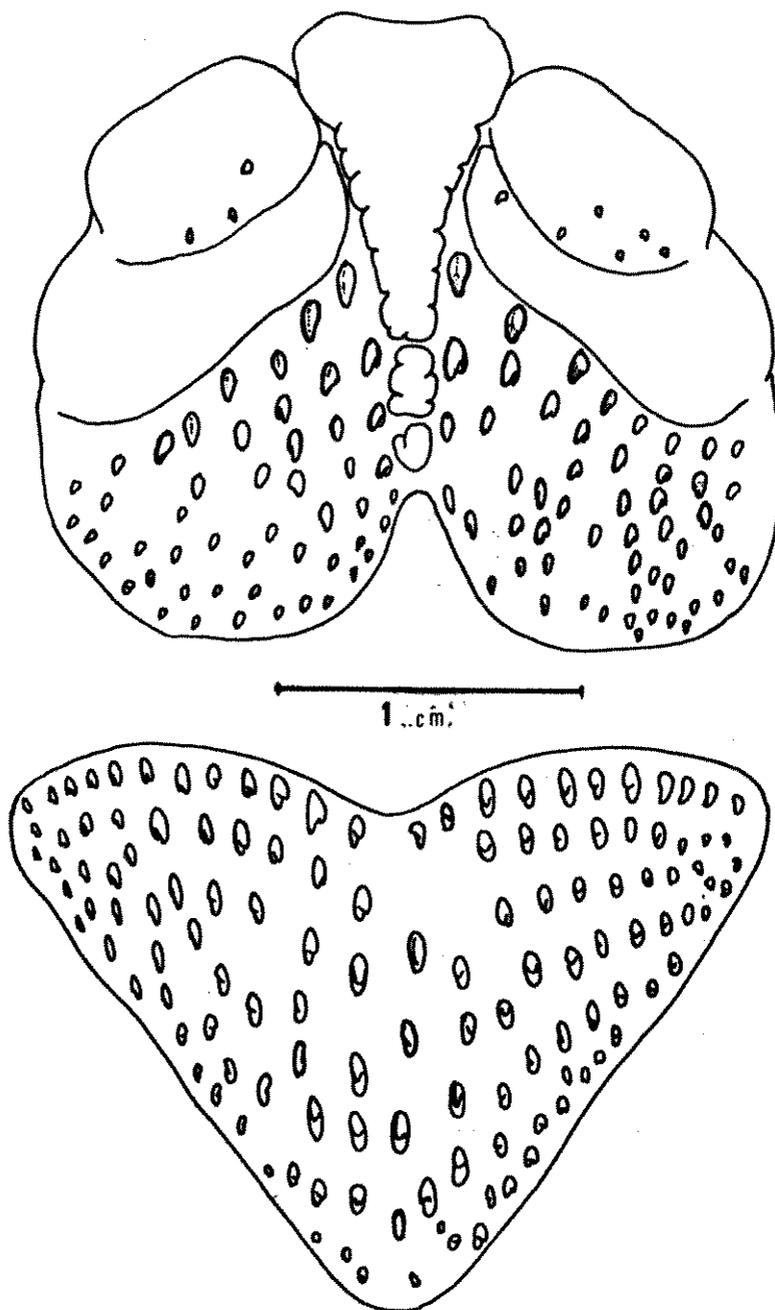


Fig. 11. Disposição e formato dos dentes faringeanos de Cichlasoma festivum.

A Tabela I mostra a razão comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão, baseada nos indivíduos analisados. A média ficou por volta de 2,47, o que significa que o tubo digestivo de Cichlasoma festivum é quase 2,5 vezes maior que o comprimento padrão.

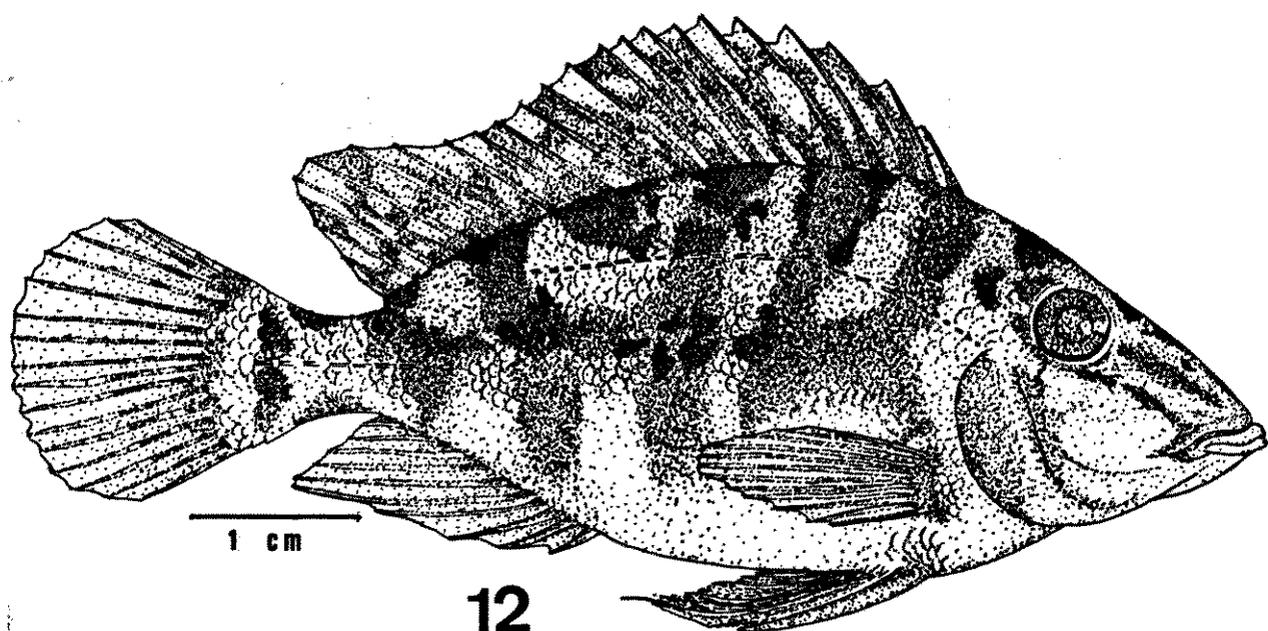
Geophagus jurupari - O aspecto geral desta espécie pode ser visto na Fig. 12. Seu corpo é achatado lateralmente, bem mais longo que alto e sua coloração geral, cinza esverdeado, mais escuro na região dorsal que na ventral,

a qual pode apresentar tons amarelados ou róseos. O corpo é todo barrado, de forma irregular, desde o dorso até a altura das nadadeiras peitorais. As barras são cinza escuro, quase negro, abaixo da linha lateral, podendo formar-se uma faixa irregular, longitudinal ao corpo do animal. A nadadeira dorsal é bem desenvolvida e as ventrais, na época reprodutiva, apresentam-se alongadas e com coloração viva, verde-azulada e alaranjada. Em vista dorsal, indivíduos de G. jurupari podem ser facilmente confundidos com os de outra espécie que vive no mesmo ambiente, Aequidens paraguayensis.

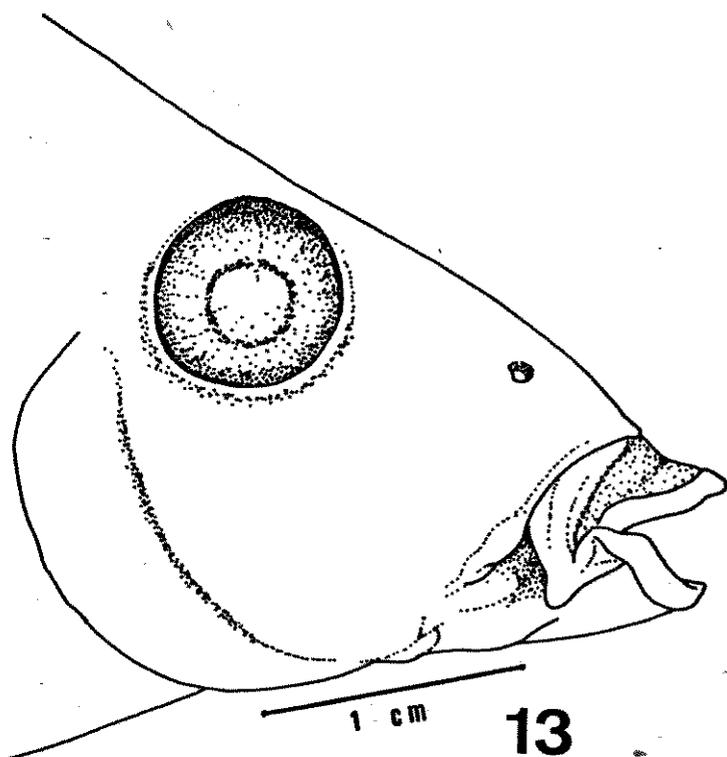
A boca de Geophagus jurupari é anterior, com premaxilar protátil e ambas as maxilas com o mesmo comprimento (Fig. 13). O premaxilar possui uma única série de dentes cônicos (fig. 14A, B). A disposição dos dentes no dentário pode ser vista na Fig. 14. Os dentes faríngeanos (Fig. 15) são fortes, cônicos, recurvados, formando uma superfície grosseira, que pode triturar alimento bastante consistente.

Dados sobre a relação existente entre a proporção comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão, determinada nos exemplares analisados, estão apresentados na Tabela I. Esta razão apresenta uma média de 1,14, sendo o comprimento do tubo digestivo em torno de 1,1 vezes maior que o comprimento padrão.

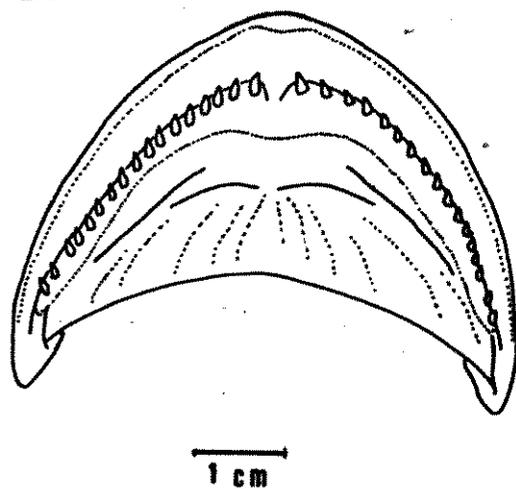
Aequidens paraguayensis - O aspecto geral desta espécie pode ser visto na Fig. 16, existindo forte semelhança com Geophagus jurupari, principalmente quanto ao padrão de desenhos do corpo. O colorido de A. paraguayensis é cinza esverdeado a cinza amarelado, mais escuro na região dorsal que na ventral, a qual pode apresentar tons róseos. O corpo é barrado, sendo as barras quase negras e mais definidas que em G. jurupari. Uma faixa negra, longitudinal, abaixo da linha lateral, inicia-se na região acima do olho e descreve uma pequena curva, terminando próxima do pedúnculo caudal. Há uma mancha negra na parte superior do pedúnculo caudal, por vezes marginada de amarelo. A nadadei



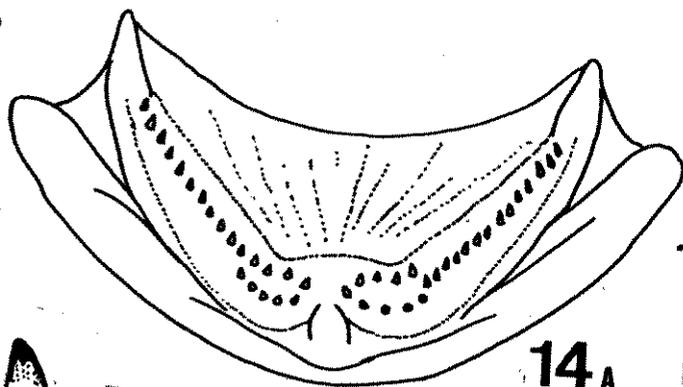
12



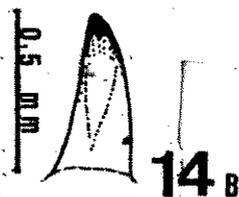
13



1 cm



14A



14B

Figs. 12, 13, 14A/e 14B. Geophagus jurupari: 12 - aspecto geral;

13 - detalhes da boca protraída; 14A - disposição e formato dos dentes, no premaxilar e dentário; 14B - detalhe de um dente.

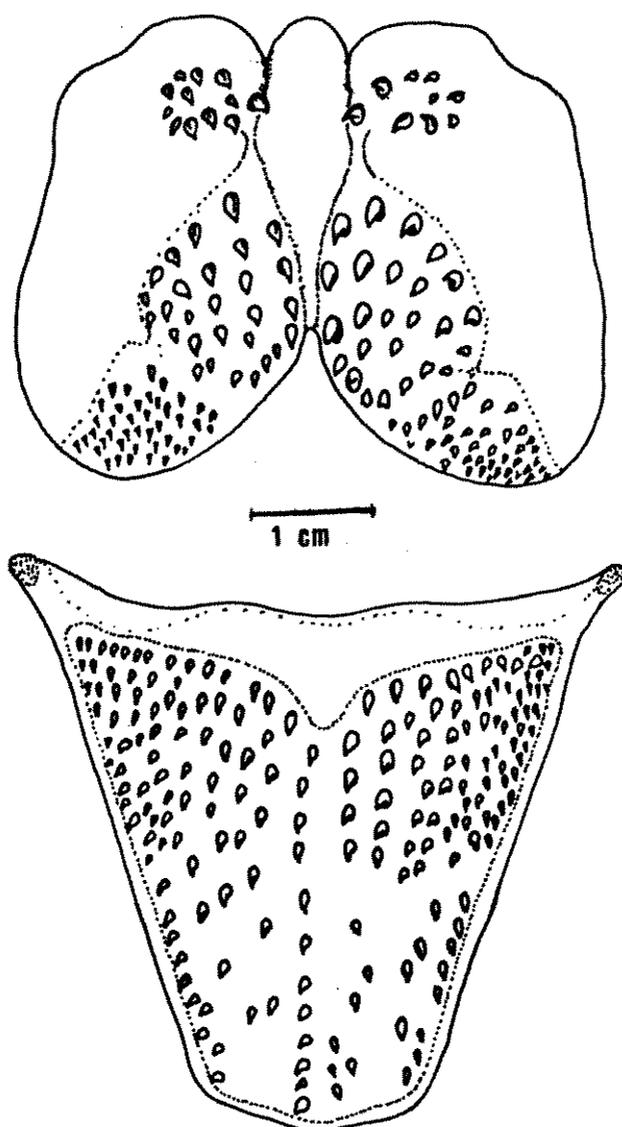
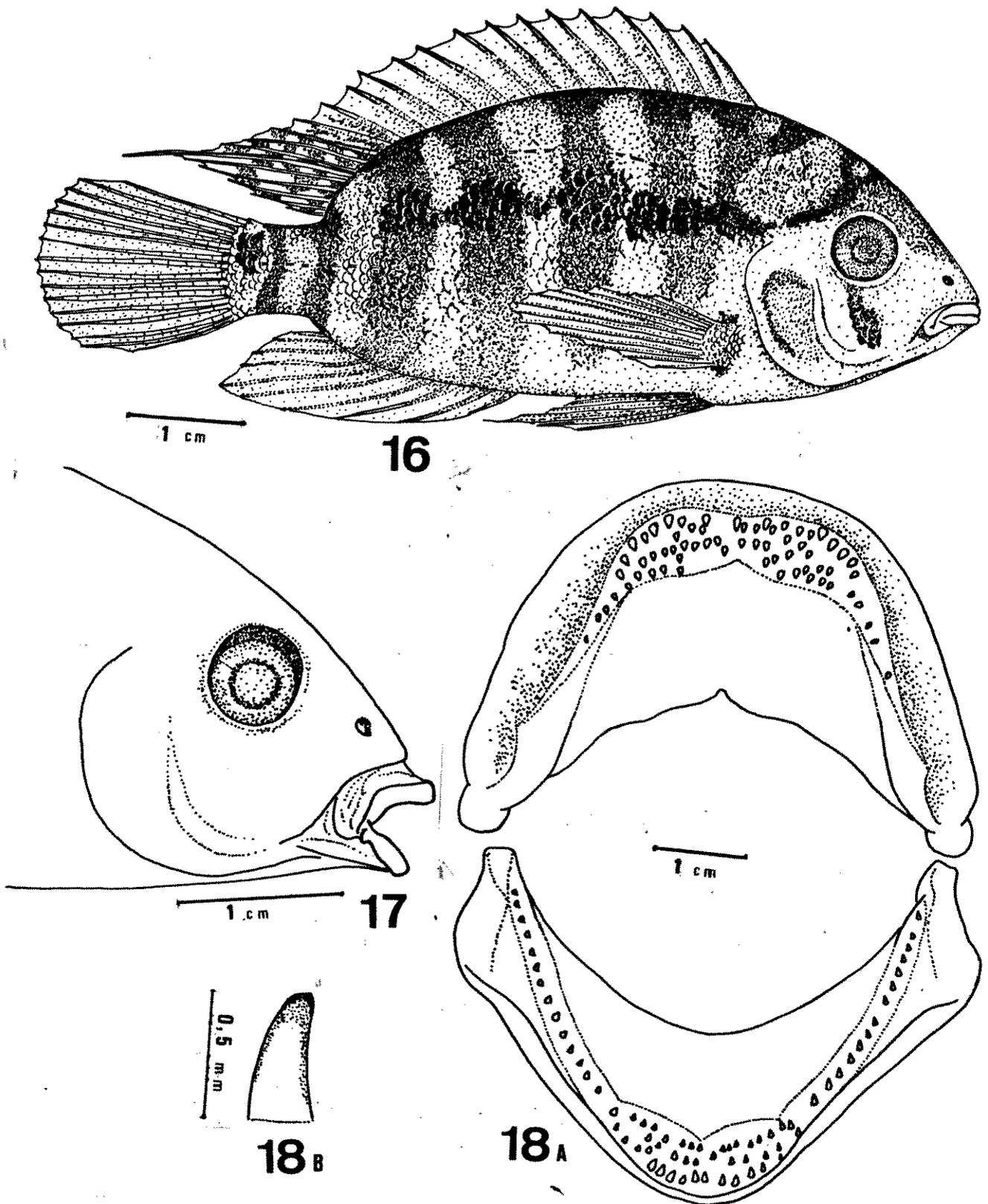


Fig. 15. Formato e disposição dos dentes faringeanos de Geophagus jurupari.

ra dorsal é a maior, tendo um dos raios terminais bastante alongado, que chega a atingir quase o final da caudal. As nadadeiras ventrais, na época reprodutiva, apresentam cores vivas, semelhantes a G. jurupari.

Na Fig. 17 são apresentados os detalhes da boca, com premaxilar protátil e maxilar superior e inferior de tamanho igual, ocupando uma posição anterior. Os dentes são cônicos e recurvados (fig. 18A, B) e o premaxilar possui cerca de quatro séries de dentes com disposição irregular, sendo os anteriores mais robustos. No dentário há três séries, sendo os da região mediana também distribuídos irregularmente. Os dentes faringeanos (Fig. 19) são distribuídos de maneira uniforme, em placas, na parte inferior e superior da fa-



Figs. 16, 17, 18A e 18B. *Aequidens paraguayensis*: 16 - aspecto geral; 17 - detalhes da boca protraída; 18A - disposição e formato dos dentes, no premaxilar e dentário; 18B - detalhe de um dente.

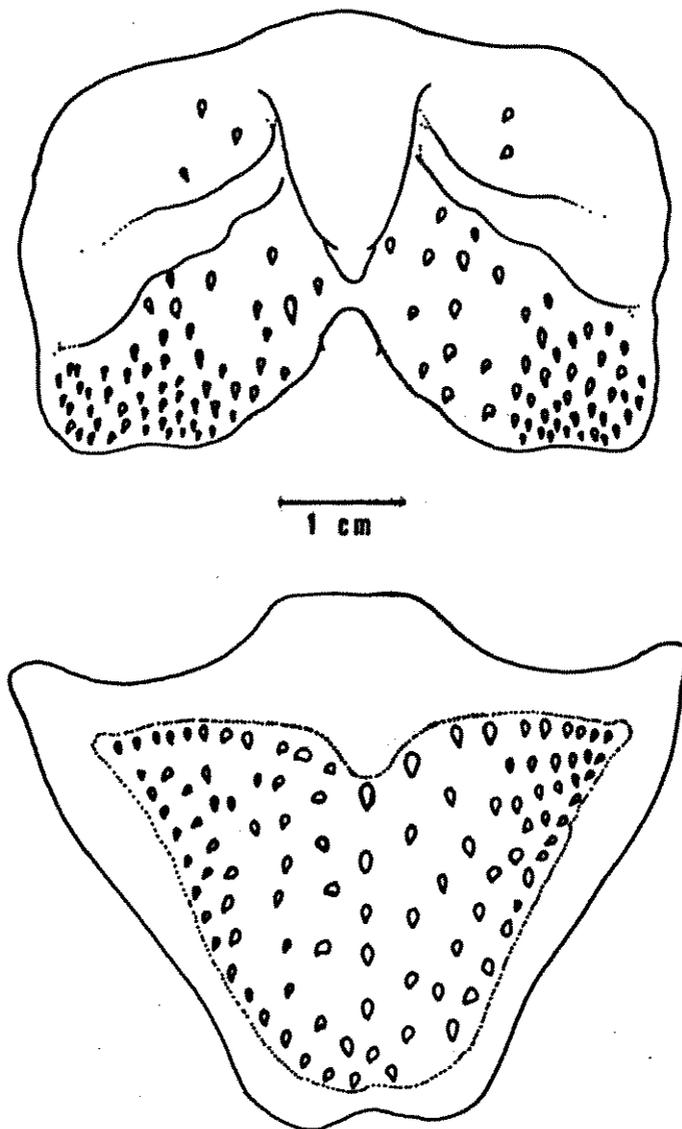


Fig. 19. Disposição e formato dos dentes faringeanos de Aequidens paraguayensis.

ringe; eles são duros e formam uma estrutura que se assemelha a uma lixa, com superfície sólida.

A razão comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão dos indivíduos analisados, mostrada na Tabela I, evidencia que o tamanho do tubo digestivo é, em média, 1,2 vezes maior que o comprimento padrão, sendo semelhante a encontrada em Geophagus jurupari.



## 2. Hábitos

Astronotus ocellatus - As observações sobre esta espécie totalizaram 33 horas. Os indivíduos podem ser encontrados em locais rasos nas lagoas e, nos rios, somente nas partes remansosas. O substrato geralmente é lodoso, existindo também locais com substrato argilo-arenoso. Em ambos havia uma boa quantidade de matéria orgânica depositada. Esta espécie sempre está próxima à vegetação flutuante (Fig. 20).



Fig. 20. Três indivíduos de Astronotus ocellatus, entre ramos da vegetação aquática, local habitualmente usado para despreita de pequenos Characidae.

Astronotus ocellatus procura alimento no fundo, à meia água e na superfície (Fig. 21). Durante as observações foi mais comum na superfície ou a meia água, raras vezes no fundo. Geralmente na superfície mantém-se estacionária; a meia água, pode também ficar estacionária ou em deslocamento. Poucas vezes foi vista deslocando-se próxima ao fundo.

Astronotus ocellatus é comumente observado em agrupamentos de 3 a 9

indivíduos. Em local com alimento disponível, o grupo permanece estacionário, havendo certa uniformidade na distância entre os indivíduos (ca. 10 cm). A partir deste momento podem ser iniciados os deslocamentos unitários, onde cada indivíduo sai à procura de alimento, voltando em seguida e mantendo-se estacionário junto aos demais membros do grupo. Mais de um indivíduo pode sair ao mesmo tempo, para apreender o alimento. Nesta situação há certo distanciamento entre os integrantes do agrupamento (20 a 40 cm). Algumas vezes observei estes cardumes próximos um do outro, distanciados um do outro de 5 a 10 metros. Julguei-os distintos porque não observei troca de indivíduos ou fusão entre eles, quando cruzaram em seus deslocamentos.

Astronotus ocellatus é ativa durante o dia, com atividade alimentar máxima entre as 10:00 e 13:00 horas. No período da tarde os indivíduos parecem ser bem mais lentos e permanecem, preferencialmente, na superfície e em locais sombreados do ambiente. Entretanto, observei alguns indivíduos alimentando-se no período da tarde (entre 15:00 e 17:00 horas). Durante a noite esta espécie permanece estacionária, ficando em locais onde há vegetação aquática, geralmente próxima às suas ramificações.

Cichlasoma festivum - As observações sobre esta espécie totalizaram 41 horas. Foi observada em locais de água rasa, até 1 metro de profundidade, em lagoas que ladeiam a Rodovia Transpantaneira. As características destes locais são as mesmas descritas para Astronotus ocellatus. Geralmente, os indivíduos de C. festivum estão em grupo (variando entre 7 a mais de 30 indivíduos, em alguns casos), dispõem-se próximos à superfície e junto a vegetação aquática submersa ou emergente.

Cichlasoma festivum é uma espécie que explora, preferencialmente, os estratos próximos à superfície da água, nos locais com vegetação; poucas vezes foi visto à meia água e raramente no fundo (Fig. 21); neste último caso, a profundidade observada não foi maior que 80 cm. Os agrupamentos geralmente perma

necem semi-estacionários, sendo os deslocamentos dos indivíduos feitos por distâncias curtas, em busca de alimento, quase sempre bem próximo. Quando se deslocavam para a meia água ou para o fundo, faziam-no em busca de alimento (algas presas nos ramos da vegetação ou tufo de algas existentes no fundo). Tais deslocamentos foram feitos por indivíduos isolados, que em seguida voltavam ao grupo. Os indivíduos ficam bem próximos um do outro, cerca de 5 cm. O tamanho dos peixes no cardume era variável (de 40 a 80 mm, aproximadamente) e podia haver indivíduos jovens e adultos. Algumas vezes observei deslocamentos destes grupos por locais desabrigados, geralmente rasos ou próximo à superfície; os cardumes pareciam distintos, e quando bem próximos, agiam independentes um do outro.

A atividade alimentar de Cichlasoma festivum é diurna, sempre iniciando-se por volta de 06:30 horas indo até por volta de 17:30 horas. Esta atividade ficava mais reduzida nas primeiras horas da manhã, intensa entre 09:00 e 16:00 horas, horário em que decrescia novamente até cessar em torno das 17:30 horas. Deste horário em diante, os cardumes tendiam a abrigar-se, procurando locais bem rasos e com vegetação densa. Nestes locais foram vistos estacionários, em observação noturna, realizada às 19:00 horas.

Ataques predatórios do Characidae Acestrorhynchus altus Menezes a C. festivum foram comuns no período de observações, assim como o foram investidas de Serrasalmus spilopleura (Kner) à cauda dos indivíduos em atividade alimentar.

Geophagus jurupari - As observações sobre esta espécie totalizaram 39 horas. Geophagus jurupari foi sempre observado em locais rasos, onde o substrato é menos consistente. De maneira geral, os indivíduos dispõem-se próximos ao fundo, sendo mais frequente observá-los fora da vegetação densa.

Geophagus jurupari explora o substrato de fundo (Fig. 21) em agrupamentos de poucos indivíduos, geralmente 2 a 5 e raramente mais de 10. Indiví-

duos menores de 50 a 80 mm de comprimento podem formar cardumes mistos com indivíduos de Aequidens paraguayensis, com os quais podem eventualmente serem confundidos. Neste caso, o número de componentes do grupo misto excede 20 indivíduos, sendo A. paraguayensis mais numeroso. Nos cardumes mistos, os indivíduos ficam próximos uns dos outros, numa distância de mais ou menos 5 cm. G. jurupari foi visto somente a meia água, enquanto realizando deslocamentos pelo ambiente. Durante estes deslocamentos podia ir ao fundo, para se alimentar. Os deslocamentos eram, de modo geral, de pequena amplitude e, na maioria das vezes, em busca de alimento.

Quando indivíduos de Geophagus jurupari encarduma com Aequidens paraguayensis, não há mudança na sua maneira de se alimentar. Neste caso há, somente, alternância de uma e outra espécie para se alimentar, sendo que a primeira forma uma cova no substrato ao revolver o substrato com o focinho (fugar), enquanto que a segunda somente revolve a camada superior ou cata alimento sobre o substrato. Em cardume misto, os indivíduos podem se alimentar estacionários num local ou realizar incursões pelas proximidades.

Numerosas vezes observei Geophagus jurupari somente aos pares, ao se alimentar. Estes pares eram formados de indivíduos grandes, com cerca de 150 mm. Raramente indivíduos desta espécie foram vistos solitários e, nestas circunstâncias, sempre abrigados na vegetação.

Geophagus jurupari inspeciona itens que caem próximos. Pedacos de pecíolos de aguapé jogados próximos a um grupo de indivíduos desta espécie eram inicialmente inspecionados a distância, com os peixes apenas voltando a cabeça na direção de pedacos de vegetais, para depois voltarem sua atenção novamente ao substrato. Em alguns casos, os indivíduos chegam a "ensaiar" um deslocamento em direção aos objetos jogados, ficam por alguns momentos (ca. 30 seg.) voltados na direção deles, para depois desistirem.

A atividade alimentar de Geophagus jurupari é diurna, tendo início

cerca de 06:30 horas e cessando por volta das 17:30 horas. O período de maior atividade fica compreendido entre as 09:30 e 16:30 horas. Aproximadamente às 17:30 horas, os indivíduos procuram, rapidamente, abrigo em locais mais rasos e mais ricos em vegetação aquática. Em observação noturna, realizada às 19:00 horas, observei estes carás estacionários em locais bastante abrigados.

Aequidens paraguayensis - As observações sobre esta espécie totalizam 41 horas. Na maioria das observações, indivíduos desta espécie foram encontrados próximos a indivíduos de Geophagus jurupari. As diferenças principais entre as duas espécies consistem no fato de A. paraguayensis fazer incursões verticais na coluna d'água e fuçar no substrato sem formar covas. Com frequência, A. paraguayensis desloca-se do fundo para ficar entre os ramos e raízes dos aguapés situados mais à superfície (Fig. 21), onde pode permanecer vários minutos estacionário, algumas vezes realizando deslocamentos horizontais, a curtas distâncias. Enquanto estacionário, realiza movimentos com o corpo, sem que fosse possível descobrir o que o peixe estava fazendo.

Como Geophagus jurupari, Aequidens paraguayensis também explora o substrato areno-lodoso, mas seus agrupamentos geralmente possuem número maior de indivíduos (às vezes chegam a 30). Como descrito anteriormente, estas duas espécies vivem em cardumes mistos, raríssimas vezes observei A. paraguayensis solitário.

Comparativamente, Aequidens paraguayensis é a espécie mais ativa dos Cichlidae estudados. Com exceção das ocasiões em que se encontrava na superfície, foi sempre observada em atividade alimentar. O período de atividade alimentar é semelhante ao apresentado para Geophagus jurupari. Em observação noturna (19:00 hs), estes peixes foram vistos abrigados entre a vegetação da margem, isolados ou em duplas ou, no máximo observado, em quatro indivíduos. Enquanto em repouso noturno, permanecem imóveis, sendo possível capturá-los com a mão.

Aequidens paraguayensis, enquanto em atividade alimentar, frequentemente é incomodado pela piranha Serrasalmus spilopleura, a qual investe por trás, cortando porções de sua nadadeira caudal. A. paraguayensis também sofre investidas de Acestrorhynchus altus; neste caso, porém, sempre observei que o peixe atacado conseguia se esquivar, fugindo para locais muito rasos.

Em observações feitas no ambiente, Aequidens paraguayensis investia contra a própria imagem, num espelho colocado em posição vertical no fundo. Seu comportamento consistia principalmente em golpes contra a imagem, abdução de opérculos e distensão das nadadeiras dorsal, anal e caudal.

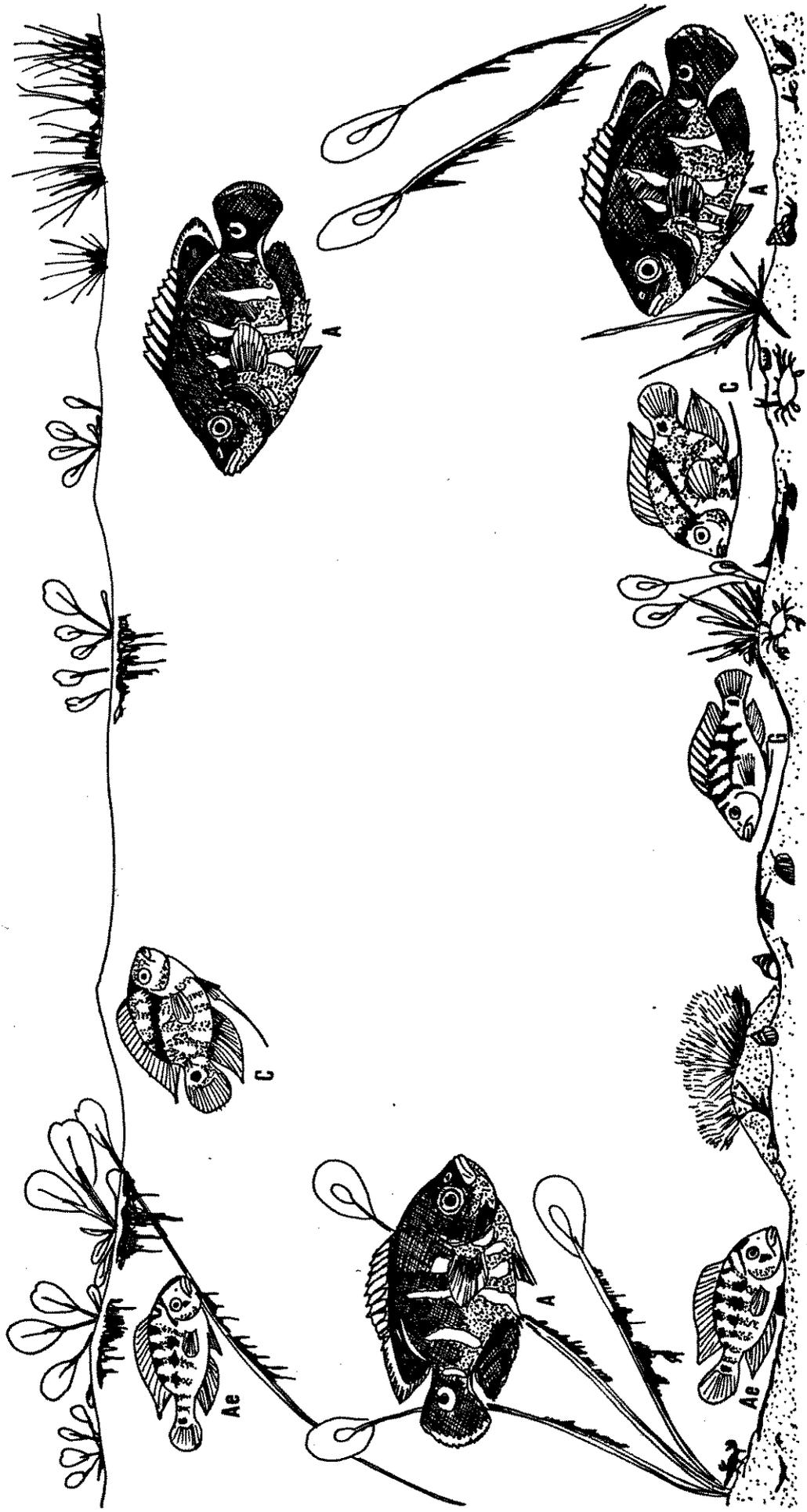


Fig. 21. Esquema do ambiente estudado, mostrando a distribuição das espécies de Cichlidae quando em atividade alimentar. A - Astronotus ocellatus; Ae - Aequidens paraguayensis; C - Cichlasoma festivum; G - Geophagus juru-

pari.

### 3. Comportamento alimentar

Astronotus ocellatus - Esta espécie apanha seu alimento na superfície e a meia água; uma única vez observei um indivíduo, num dos seus deslocamentos pelo fundo, estacionar e revolver o substrato com o focinho. A. ocellatus foi observado utilizando, como presa, espécies de pequenos Characidae que vivem em cardumes mistos de cerca de 60 indivíduos, geralmente dispostos à superfície ou próximos à margem, entre a vegetação emergente ou flutuante.

O comportamento alimentar de Astronotus ocellatus é aqui descrito somente a partir do momento em que o predador "percebia" a presa, habitualmente quando esta se afastava da margem. Neste momento, os indivíduos agrupados de A. ocellatus moviam os olhos, seguido de suaves movimentos das nadadeiras, principalmente das peitorais e caudal. Em seguida, com batimentos das nadadeiras, realizavam deslocamentos de pequena amplitude, como girar em torno do próprio eixo, ficando alguns indivíduos do cardume de presas à sua frente (Fig. 22A). Nas ocasiões em que a presa estava mais à superfície, o predador elevava o seu corpo na coluna d'água, ligeiramente inclinado, com a cabeça voltada para cima. Ocasionalmente, ficava quase que perpendicular à superfície, neste último caso quando estava situado abaixo da presa (Fig. 22B). A ascensão, na coluna d'água, era suave, aparentemente não sendo percebida pelas presas. Quando o predador distava cerca de 15 cm do cardume de presas, impulsionava rapidamente o corpo para frente e apresava uma delas. Durante esta investida, protraía a boca e, ao abocanhar a presa, emitia um som característico, perceptível fora d'água, semelhante a "estalar de lábios".

Não observei ataques de mais de três indivíduos de Astronotus ocellatus ao mesmo tempo. Cada um deles visava uma determinada presa, que geralmente era a mais próxima e aparentemente mais favorável ao ataque. Passadas as primeiras investidas, as presas ficavam um pouco "desnorteadas" e algumas se des-

locavam para mais próximo à superfície e para a meia água, nas proximidades do agrupamento de A. ocellatus. Nesta última situação, o predador também aproveitava para apanhar mais presas, mantendo-se estacionário e esperando sua aproximação ou deslocando-se em direção às presas. O predador investia quando a presa se encontrava a sua frente e próxima cerca de 15 cm (Fig. 22C). Nos casos

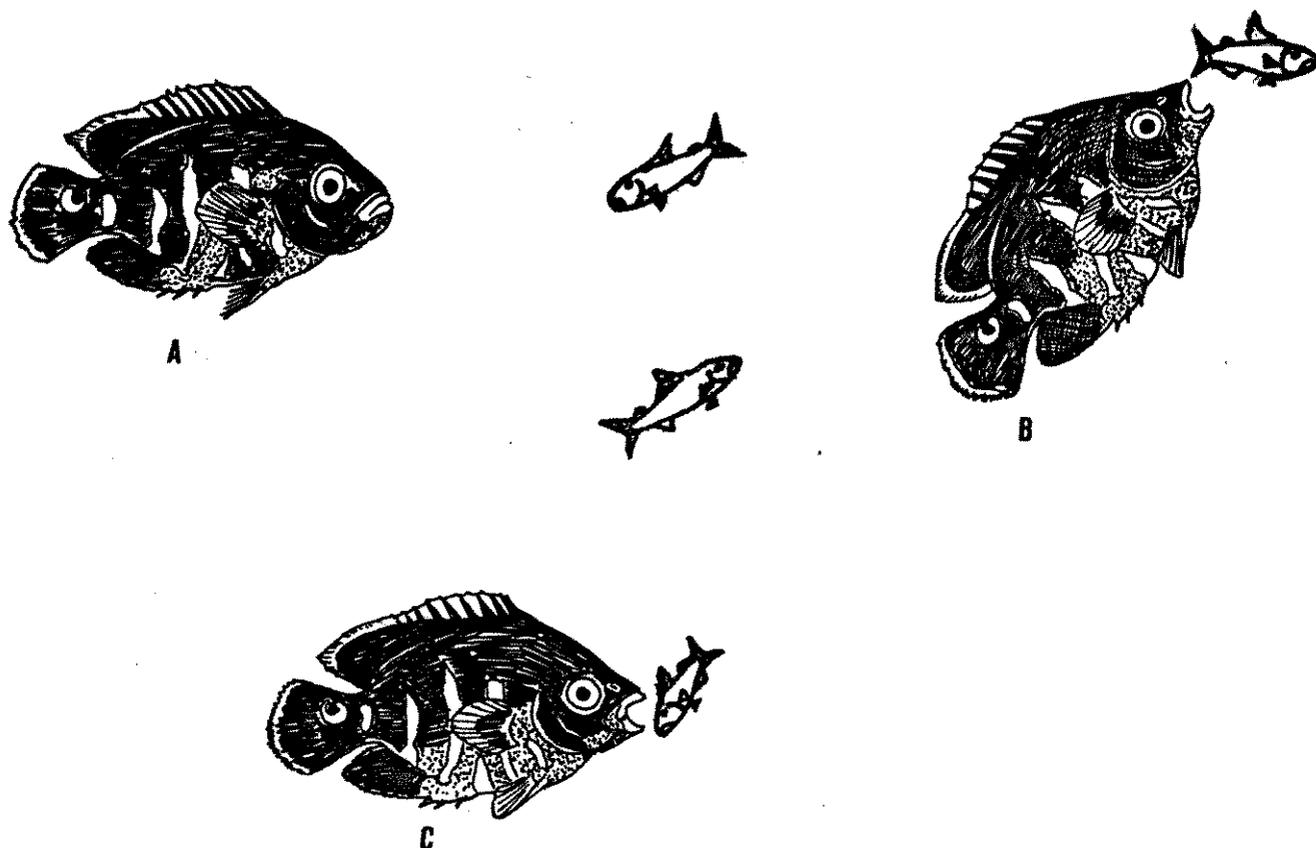


Fig. 22. Comportamento predatório de Astronotus ocellatus; A - aproximando-se da presa, à sua frente; B - arremetendo contra a presa situada à superfície; C - arremetendo contra a presa à meia água.

em que a presa se deslocava próximo ao seu flanco, o predador deslocava-se de maneira que ela ficasse à sua frente, para então apresá-la. Perseguições da presa à meia água, eram feitas apenas por distâncias curtas. A ingestão da presa era feita concomitante ao seu apresamento, sendo percebidos apenas sua-

ves movimentos operculares do predador.

Passados alguns instantes (ca. 5 min.) dos ataques efetivados às presas, os indivíduos do agrupamento de Astronotus ocellatus voltavam a permanecer à meia água, próximos aos ramos submersos da vegetação aquática. Podia haver curtos deslocamentos, como uma pequena volta pelo local, retornando em seguida. Nestas circunstâncias, parecem aguardar novo cardume de presas, por determinado período de tempo (ca. 30 min.). Havendo aproximação de presas, há novas investidas; caso contrário, o grupo de predadores se desloca de um local para outro. Uma única vez, durante o deslocamento de um cardume, à meia água, um indivíduo abandonou os demais e dirigiu-se até o fundo. Ficou cerca de dois minutos revolvendo o substrato, com o premaxilar, realizando constantes movimentos de vaivém com o corpo. Em seguida, o peixe tremulou suavemente todo o corpo e concomitante a isto, expeliu pela boca areia e porções de vegetais.

Os pequenos Characoidei oferecidos a Astronotus ocellatus como presas foram quase todos aproveitados. Inicialmente foram oferecidas presas vivas e posteriormente, alternando vivas ou mortas. As presas vivas, assim que coletadas, foram jogadas próximas aos predadores; nestas circunstâncias, ficavam ligeiramente desorientadas, sendo apresadas de maneira semelhante àquela descrita anteriormente quando se deslocavam naturalmente pelo ambiente. Os peixes oferecidos mortos foram sempre apresados na superfície, uma vez que flutuavam; nestas circunstâncias, o comportamento de A. ocellatus assemelhava-se ao exibido quando do apresamento de presas vivas na superfície. Os experimentos foram repetidos quatro vezes, no mesmo local, por um período de duas horas, em dias alternados. Parece que os indivíduos de A. ocellatus acostumavam-se rapidamente com a oferta e, em determinados momentos, davam a impressão de estar esperando que o alimento fosse jogado à água.

Cichlasoma festivum - Esta espécie geralmente apanha seu alimento nos ramos submersos da vegetação aquática. Seu comportamento alimentar é descrito a partir do momento em que o peixe se deslocava para apanhar alimento.

O item alimentar mais frequente, utilizado por Cichlasoma festivum no decorrer das observações, foi as algas filamentosas que, normalmente, crescem em tufos nos ramos da vegetação submersa (Fig. 23B, C) ou ficam soltas no substrato. Nos locais onde permanecia o cardume de C. festivum a vegetação era rica em algas epífitas, principalmente nos ramos próximos à superfície (Fig. 23B). Algas em tufos foram observadas próximas da vegetação ou em locais abertos. Vários indivíduos podem se distanciar do cardume, estacionário, e aproximar-se das algas na vegetação próxima da superfície. O alimento é abocado estando o indivíduo em posição frontal ao ramo em que estão as algas (Fig. 23A, B), ou com a cabeça voltada para cima (Fig. 23B). A posição do animal em relação ao ramo varia de acordo com a facilidade em abocar o alimento. Independente do ângulo em que se encontra, o peixe realiza movimentos de vaivém com o corpo, em cada um deles dando uma bocada. Pode um indivíduo efetuar vários vaivéns consecutivos, parar por instantes e recomeçar em seguida; a série de vaivéns pode durar cerca de 2 min, sendo dirigida a um mesmo local do ramo e podendo insistir no mesmo local, ou se dirigir a um outro. Geralmente, o animal visa as algas mais próximas, abaixo ou acima no mesmo ramo. Os pequenos deslocamentos (vaivéns) são suaves e feitos com movimentos das nadadeiras peitorais, principalmente a caudal, auxiliando nos impulsos menores.

Uma segunda maneira, menos frequente, de adquirir o alimento, foi observada no decorrer do deslocamento de todo o grupo (esporadicamente há este tipo de deslocamento, de um local para outro, que ocorre quando há qualquer perturbação no local do cardume). Durante um destes deslocamentos, indivíduos do cardume aproveitam para abocar algas que se localizam em ramos frontais às suas trajetórias (Fig. 23A, B). A maior diferença consiste no fato de cada

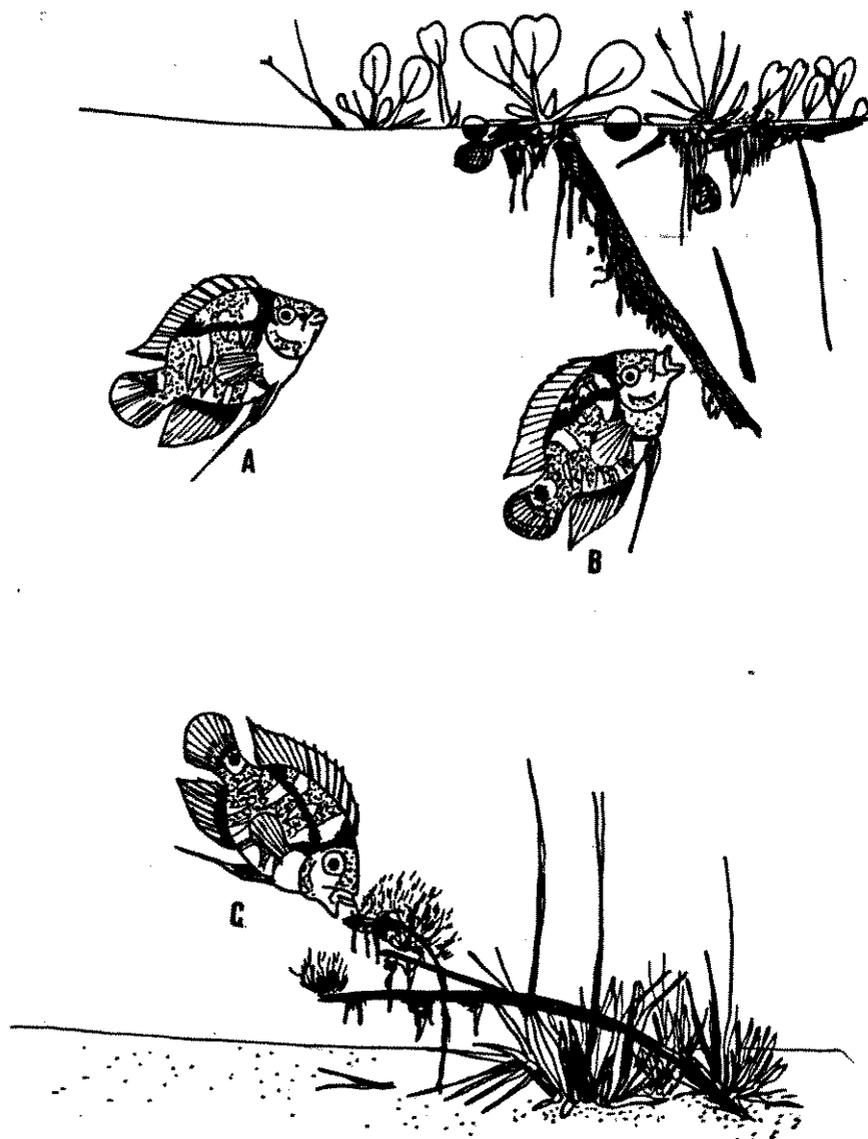


Fig. 23. Cichlasoma festivum em atividade alimentar. A - Inspecionando o alimento; B - retirando alimento por baixo dos ramos de aguapé; C - retirando alimento de vegetação submersa, nas partes rasas do ambiente.

indivíduo, após completar uma série de vaivéns, continuar seu deslocamento com o grupo, indo realizar outra série em outro local, adiante. Isto é possível, por ser o deslocamento do cardume bastante lento, havendo tempo suficiente para que os indivíduos, que se atrasam para se alimentar, reintegrem o grupo, mais adiante.

A terceira maneira que observei não difere quanto ao modo de adquirir o alimento, mas quanto ao local da aquisição, sendo realizada em locais destituídos de vegetação. Cichlasoma festivum aproveita os tufos de algas sol

tos, localizados sobre o substrato, no fundo. Neste caso os peixes permaneciam com o corpo inclinado e cabeça voltada para baixo (Fig. 23C). Esta utilização de algas, nos locais rasos, próximos à margem, quase sempre foi feita por indivíduos solitários (que são poucos), ou por pequenos cardumes de indivíduos pequenos, jovens.

Na quarta maneira observada, Cichlasoma festivum mandibula e raspa algas dos ramos de Cyperaceae (Fig. 24). Algumas vezes pedaços de fibras se

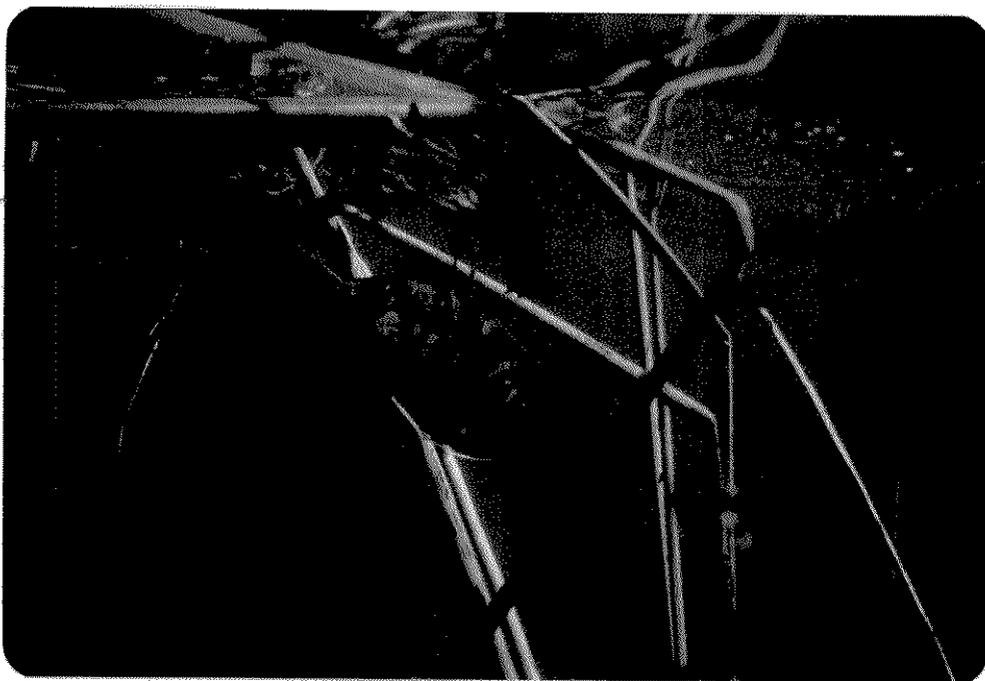


Fig. 24. Cichlasoma festivum mandibulando um ramo de Cyperaceae, retirado da planta.

soltaram dos ramos, no momento de raspar (Érica M. P. Caramaschi, comunicação pessoal), outras vezes os peixes cortaram e ingeriram os ramos durante a atividade de raspar algas.

Quando um indivíduo está se alimentando, protraí o premaxilar e aboca certa porção das algas. Entre um vaivém e outro, efetua movimentos com a região opercular, provavelmente o momento em que "mastiga" o alimento; estes movimentos são realizados estando o peixe com a boca fechada. Em seguida expe

le pela boca restos do material abocado, provavelmente a parte que não é aproveitada como alimento (geralmente, pedaços de vegetais onde as algas estavam fixas).

Em várias oportunidades pude observar, num mesmo agrupamento, indivíduos alimentando-se enquanto outros, próximos, mantinham-se estacionários. Houve, também, momentos em que era possível visualizar todo um cardume estacionário. Isto geralmente aconteceu em períodos de menor atividade do cardume, principalmente nas horas de maior intensidade solar e no entardecer, quando estes peixes já estavam cessando suas atividades para irem aos locais onde passam a noite.

Os pedaços de folhas e pecíolos de aguapés, jogados próximos aos cardumes de Cichlasoma festivum, eram prontamente inspecionados, pela maioria dos indivíduos presentes, quando não todos. Assim que um pedaço de vegetal caía na água, os peixes aproximavam-se, tocavam-no levemente com a boca e em seguida, voltavam para o local de onde tinham vindo. Ao tocar um pedaço de vegetal, que flutuava, o peixe ficava com o corpo ligeiramente inclinado, com a cabeça voltada para cima. Uma vez tocados, os pedaços de aguapés eram abandonados e não mais procurados. Os deslocamentos para inspeção e a volta eram lentos, estando o peixe próximo à superfície.

Geophagus jurupari - Esta espécie apanha seu alimento no fundo, revolvendo o substrato. Seu comportamento é descrito a partir do momento em que um indivíduo se deslocava para iniciar uma série de "fuçadas", formando covas no substrato. Os locais onde indivíduos de Geophagus jurupari apanham alimento possuem pouca ou nenhuma vegetação, não sendo observado nenhum caso em que um indivíduo catasse alimento em outro local do ambiente. A sua maneira de obter o alimento é fuçando, enterrando o focinho e apanhando porções do substrato (Fig. 25A, B,C). É possível constatar os locais que foram explorados por indivíduos de G. jurupari, pois ficam formadas pequenas covas (Fig. 25C).

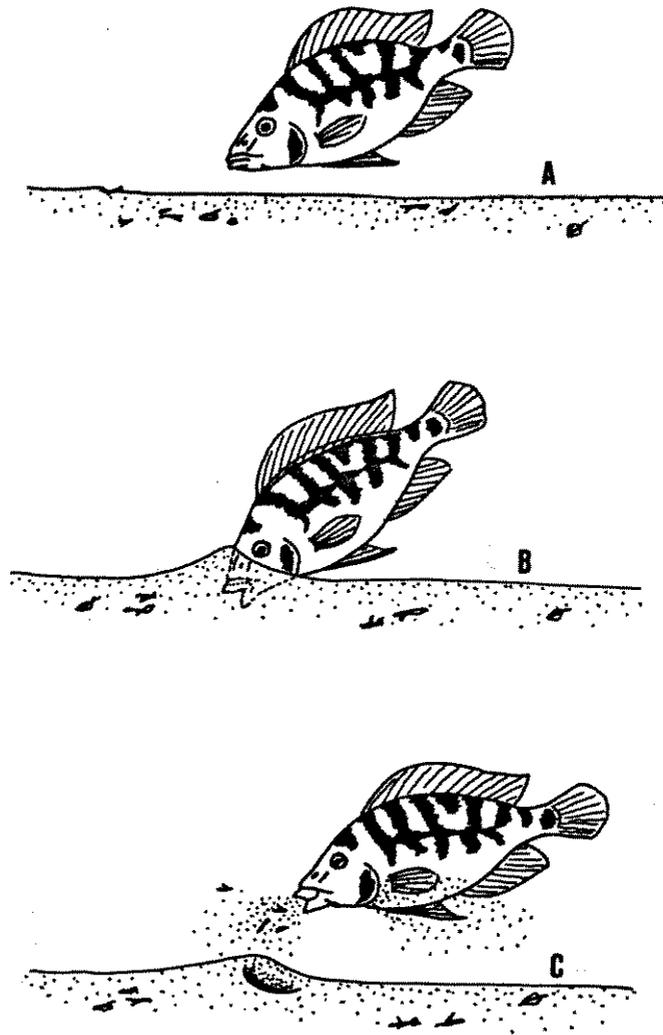


Fig. 25. Atividade alimentar de Geophagus jurupari. A - inspecionando o substrato; B - Introduzindo o focinho no substrato ("fuçando"); C - selecionando o alimento, com expulsão de areia e outros itens, pelas aberturas branquiais e bucal.

Ao fuçar, este cará fica com o corpo inclinado e a cabeça voltada para baixo, com boa parte do focinho enterrada no substrato (Fig. 26). O animal se desloca da posição em que está, aproximadamente horizontal, e inclina o corpo num ângulo entre  $45^\circ$  e  $60^\circ$  com o substrato. Com o corpo inclinado e a boca quase tocando o substrato, realiza movimentos com as nadadeiras, principalmente as peitorais, auxiliadas pela caudal, que impulsionam e equilibram o seu corpo. Nesta posição, fuçadas sucessivas são feitas no substrato, com o peixe realizando movimentos de vaivém em que a sua cabeça ou somente a boca fica entrando e saindo da cova, assim formada. Após uma série de fuçadas, o indivíduo volta



Fig. 26. Geophagus jurupari, ao introduzir o focinho no substrato areno-lodoso, fuçando à procura de alimento. À direita, um indivíduo jovem de Crenicichla lepidota Heckel.

à posição aproximadamente horizontal e expelle, pelas aberturas branquiais e pela boca, parte do material abocado (Fig. 27). O material eliminado pelas aberturas branquiais é mais fino que aquele expelido pela boca. A eliminação desse material não aproveitado pode ser concomitante pela boca e aberturas branquiais (Fig. 25C), ou alternando boca e aberturas branquiais ou vice-versa. Pode perceber, tão logo o peixe voltou à posição horizontal, pequenos movimentos da boca, ainda fechada, semelhantes a mastigação. Somente após estes movimentos com a boca (durando cerca de 20 seg.) é que o peixe começa a expelir o material não aproveitado.

Após uma sequência de fuçadas e expulsão de material, o animal pode recomeçar no mesmo local ou em locais diferentes. Pode, ainda, entre uma e outra série de fuçadas permanecer estacionário por longo período de tempo, se o grupo estiver estacionário, ou acompanhar o cardume em deslocamento.

Aequidens paraguayensis - Esta espécie geralmente apanha seu alimen-

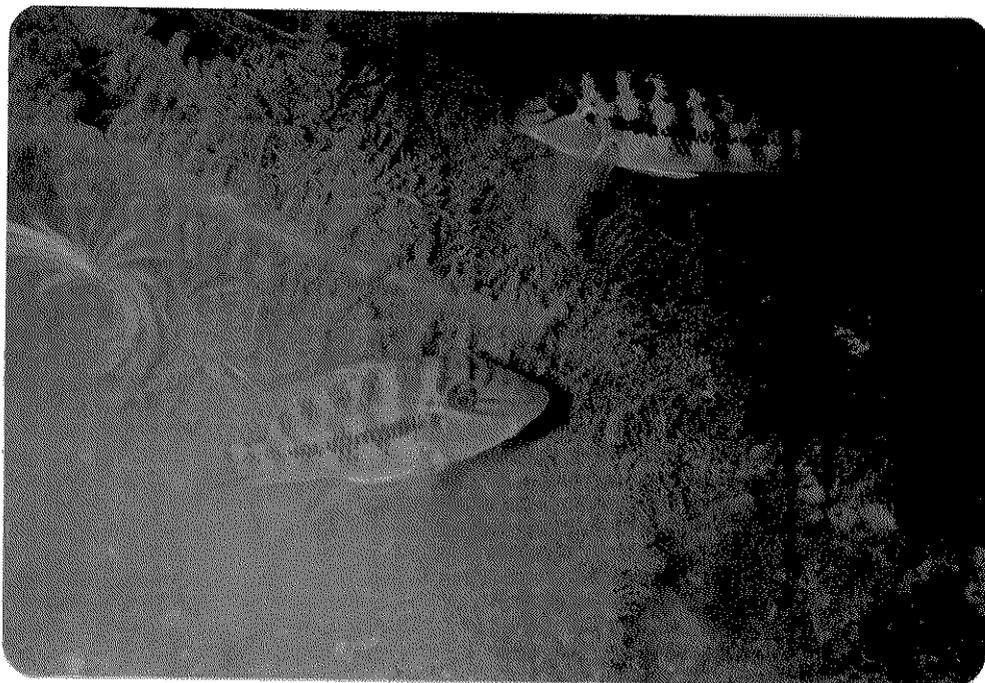


Fig. 27. Dois indivíduos de Geophagus jurupari, ao expelir pelas aberturas branquiais, parte do material abocado no substrato. Note a turbidez da água, à esquerda do indivíduo maior, causada por este comportamento.

to no fundo, ocasionalmente faz incursões à superfície, entre ramos da vegetação flutuante. Seu comportamento alimentar foi descrito a partir do momento em que um indivíduo se deslocava para iniciar uma fuçada.

Nas observações aqui descritas, este cará foi visto procurando seu alimento no fundo, fuçando ou catando (Figs. 28 e 29). Ao fuçar, revolve o substrato superficial sem, entretanto, formar covas como o faz Geophagus jurupari. Geralmente, Aequidens paraguayensis explora uma única vez um mesmo ponto, daí indo a outro habitualmente próximo, podendo ser adjacente ao anteriormente explorado. Quando chega a fuçar mais de uma vez no substrato, não observei que o fizesse mais que 3 vezes em seguida. Quando o animal está próximo à superfície, desloca-se inclinado, com a cabeça voltada para baixo. Uma vez próximo ao substrato, adquire posição ligeiramente oblíqua, inspecionando à procura de alimento (Fig. 29). Para fuçar, A. paraguayensis inclina o seu corpo até ficar num ângulo aproximado de 45 - 50° e efetua movimentos com as na-

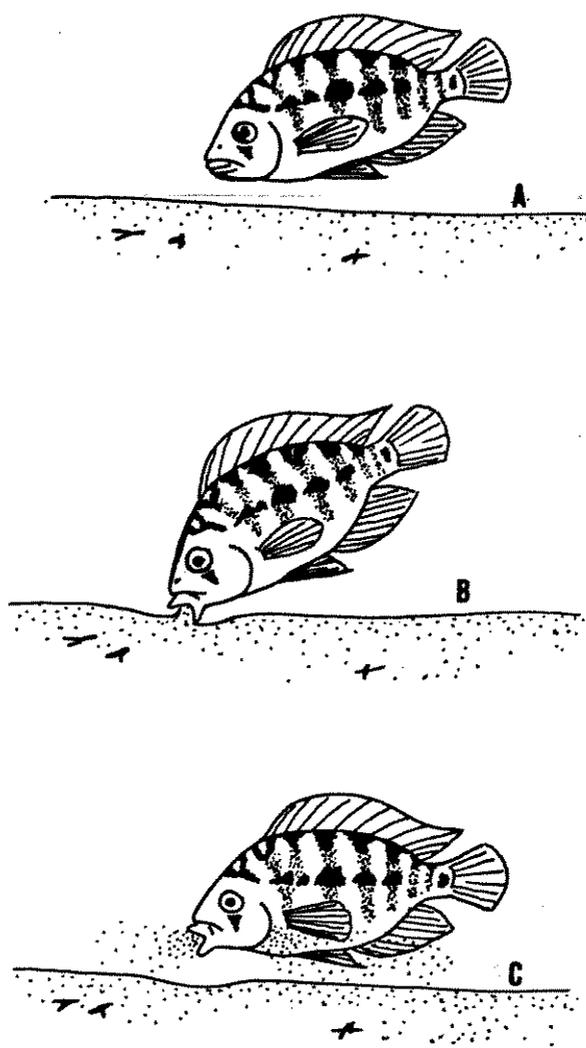


Fig. 28. Atividade alimentar de Aequidens paraguayensis. A - inspecionando o substrato; B - abocando parte do substrato, ao fuçar; C - selecionando o alimento, com expulsão de areia e outros itens pelas aberturas branquiais e bucal.



Fig. 29. Aequidens paraguayensis, ao inspecionar o substrato à procura de alimento.

dadeiras peitorais e caudal, principalmente. Com o impulso dado pelas nadadeiras, sua cabeça toca no substrato, neste momento protraindo o premaxilar e abocando um item alimentar qualquer. Depois de uma ou mais destas abocadas ou fuçadas, o indivíduo volta à posição horizontal e expelle, pela boca e pelas aberturas branquiais, parte do que foi abocado (Fig. 28C). O expelir pode ser por uma e/ou outra destas aberturas, como também pode ser concomitante em todas elas. Os resíduos mais finos (aparentemente areia) são habitualmente expelidos pelas aberturas branquiais e os mais grossos (aparentemente restos vegetais), pela boca. Expelido o material indesejável, o animal realiza movimentos semelhantes à mastigação e, somente após, investe novamente contra o substrato. Em cardume misto, A. paraguayensis se comporta de maneira idêntica, catingando o alimento ou fuçando o substrato.

Um modo pouco frequente desta espécie fuçar, ocorre quando no substrato existem elevações que permitem ao peixe permanecer em posição horizontal no momento em que se alimenta. Geralmente, estas elevações ocorrem junto à parte basal de plantas aquáticas submersas. Com exceção da posição, horizontal, não há outras diferenças no comportamento alimentar.

Numa ocasião, estando com Ivan Sazima observando o comportamento alimentar de Catoprion mento (Cuvier), uma piranha lepidófaga, observamos um indivíduo de Aequidens paraguayensis catar escamas espalhadas ao fundo, em seguida ao ataque desta piranha a um indivíduo de Astyanax bimaculatus (Linnaeus). Vários indivíduos de A. paraguayensis estavam próximos a diversas espécies de Characoidei, quando C. mento investiu contra o flanco de um Astyanax bimaculatus, arrancando e ingerindo escamas, algumas delas caindo ao fundo. Tão logo as escamas tocaram o substrato, um dos Aequidens paraguayensis aproximou-se e abocou diversas delas, inclinando o corpo e tocando o substrato com a boca. Era possível observar as escamas sendo ingeridas, inclusive com uma delas sendo ajeitada na boca para ser ingerida.

#### 4. Conteúdo estomacal

Astronotus ocellatus - Na Tabela II são mostrados os principais itens encontrados no conteúdo estomacal desta espécie, mostrados em frequência de ocorrência. A maioria dos estômagos analisados continha alimento. De um modo geral, A. ocellatus ingere principalmente espécies pequenas de Characiformes e Siluriformes; há também boa quantidade de escamas, Moluscos e crustáceos, quando encontrados, lotavam o estômago. Em 35, 71% de estômagos foram encontrados fragmentos de fanerógamas, mas em pequenas quantidades. O item alimentar insetos (um indivíduo de Coleoptera e outro, de Plecoptera) foi encontrado uma única vez nos conteúdos estomacais analisados. Areia, também foi um item que apareceu uma única vez.

Somente os itens encontrados no estômago foram analisados, mas uma breve análise do conteúdo intestinal dos exemplares com estômago vazio mostrou, com uma única exceção, fragmentos de moluscos, crustáceos e tecido animal em avançado estágio de digestão.

Cichlasoma festivum - Na Tabela II estão dispostos os principais itens encontrados nos estômagos analisados e seus índices de frequência. Poucos foram os estômagos vazios encontrados (nove num total de 86, representando 10,47%). Algas filamentosas, principalmente Chlorophyceae, foram quantitativamente o principal item encontrado. Apesar de fragmentos de fanerógamas, detritos e algas unicelulares apresentarem altos índices de frequência, pouco representavam no volume total de um estômago, quase sempre cheio de algas filamentosas. Outros itens encontrados parecem ser pela frequência apresentada, pouco importantes, enquanto que o item areia apareceu, nos estômagos analisados, em quantidades consideráveis.

Em breve análise do tubo digestivo dos indivíduos, com estômagos vazios, foi possível constatar filamentos de algas em estágios diferentes de di-

gestão.

Geophagus jurupari - A alimentação desta espécie é bastante diversificada (Tabela II). Com diversos itens aparecendo em quantidades e porcentagens semelhantes. Podem ser agrupados, pela ordem de importância, larvas de Chironomidae, escamas de peixe, Cladocera e fragmentos vegetais. Areia, apesar de 100% de ocorrência, não esteve presente em grandes quantidades. Em segundo lugar podem ser agrupados Ostracoda e sementes. Detritos diversos mesmo ocorrendo em 37,29% dos estômagos, o foram em pequena quantidade. Um item relativamente frequente foi Copepoda, seguido de outros itens menos frequentes algas filamentosas e moluscos. Cabendo ressaltar grande quantidade de fragmentos de peixes, por exemplo dente, espinho, opérculo, olho e nadadeira. Houve pequena quantidade de estômagos vazios (04) dentre o total analisado (59).

O intestino dos espécimes, com estômagos vazios, foram rapidamente analisados, sendo constatados material orgânico em avançado estágio de digestão.

Aequidens paraguayensis - A Tabela II mostra as categorias de itens encontrados nos estômagos analisados, em frequência de ocorrência. A alimentação de A. paraguayensis é semelhante a de Geophagus jurupari, diferindo muitas vezes somente na quantidade relativa ingerida. A. paraguayensis ingere muitos itens em quantidades aproximadamente equivalentes, que podem ser agrupados. Os fragmentos de fanerógamas são os itens mais comuns, sendo frequentes e, na maioria dos estômagos, em grande quantidade, seguido de areia com frequência alta, mas quantitativamente pouca. Escamas formam uma categoria que chama atenção pela quantidade encontrada nos estômagos. Itens como larvas de Chironomidae e algas, quer filamentosas ou unicelulares, estão quantitativamente pouco representados nos estômagos. Os detritos foram percentualmente elevados, mas quantitativamente poucos em cada estômago. Cabe ainda ressaltar grande quantidade de fragmentos de peixes (por exemplo pedaços de ossos, nadadeiras).

Na análise dos intestinos dos espécimes com estômagos vazios, encontrei muito material de origem vegetal em avançado estágio de digestão.

Tabela II - Frequência de ocorrência (%) de itens encontrados no estômago de 4 espécies de Cichlidae do Pantanal Matogrossense.

| Itens  | Espécies                                     |   |  |  |
|--|--|---|--|--|
|  | <u>A. ocellatus</u> (N=14)<br>(180 - 258 mm) | <u>C. festivum</u> (N=77)<br>(23 - 68 mm) | <u>G. jurupari</u> (N=59)<br>(56 - 115 mm) | <u>A. paraguayensis</u> (N=57)<br>(37 - 90 mm) |
| <b>ANIMAIS</b>                                     |  |   |  |  |
| PEIXES   |  |   |  |  |
| Characiformes (Characidae)                         | 57,1   |   |  |  |
| Siluriformes (Loricariidae)                        | 21,4   |   |  |  |
| Escamas  | 42,9   | 1,3                                       | 76,2                                       | 59,6   |
| MOLUSCOS ( <u>Pomacea</u> )                        | 21,4   |   | 11,9                                       |  |
| INSETOS  |  |   |  |  |
| Terrestres: Coleoptera (adultos)                   | 7,1  | 3,9                                       |  | 1,7  |
| Aquáticos: Diptera (larvas)                        |  | 2,6                                       | 83,0                                       | 50,9   |
| CRUSTÁCEOS   |  |   |  |  |
| Malacostraca ( <u>Trichodactylus orbicularis</u> ) | 14,2   |   |  |  |
| Branchiopoda ( <u>Cladocera</u> )                  |  | 3,9                                       | 74,1                                       | 10,53  |
| Ostracoda  |  | 3,9                                       | 55,9                                       | 1,75   |
| Copepoda   |  |   | 25,4                                       | 8,77   |
| ANELÍDEOS  |  |   |  |  |
| Oligochaeta  |  |   | 3,4  | 1,75   |
| PROTOZOÁRIOS ( <u>Thecamoeba</u> )                 |  |   |  | 3,51   |
| <b>FANERÓGAMAS</b>                                 |  |   |  |  |
| Raízes, folhas, caule (fragmentos)                 | 35,7   |   | 84,7                                       | 87,7   |
| Sementes   |  | 100,0                                     | 57,6                                       | 19,3   |
| Detritos   |  | 100,0                                     | 37,3                                       | 66,7   |
| CRIPTÓGAMAS  |  |   |  |  |
| Algas filamentosas (cianofíceas e clorofíceas)     |  | 100,0                                     | 15,2                                       | 59,6   |
| Algas unicelulares (crisofíceas e clorofíceas)     |  | 97,4                                      | 1,7  | 21,0   |
| AREIA  | 7,1  | 100,0                                     | 100,0                                      | 89,5   |
| <b>VEGETAIS</b>                                    |  |   |  |  |

N = número de indivíduos analisados.

O número em mm refere-se ao comprimento padrão mínimo e máximo dos indivíduos analisados.

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

## 1. Aspectos morfológicos

Astronotus ocellatus - Nikolsky (1963) e Marshall (1976) afirmam que peixes com hábitos predatórios geralmente possuem corpo alongado e atacam as presas em arremetidas rápidas. O formato do corpo de A. ocellatus é ovalado, daí resultando, provavelmente, na necessidade deste predador de aproximar-se, a curta distância de sua presa, para poder apresá-la com eficiência. Levando em consideração o padrão de cor encontrado em A. ocellatus, esta idéia é fortalecida. As barras transversais mais escuras sobre fundo castanho acinzentado confere certo grau de camuflagem a esta espécie, num ambiente com água escura e grande quantidade de vegetação aquática, principalmente aguapés (Eichhornia spp.); camuflagem, ao lado de função defensiva (Edmunds 1974, Eibl-Eibesfeldt 1974) pode facilitar em muito, a aproximação às presas. A curta distância da presa (peixe), o impulso deste predador é rápido e eficaz, característica apresentada por alguns Cichlidae africanos, predadores (Fryer 1959, Fryer & Iles 1972). O modo sorrateiro de aproximação e investida rápida, explicam o sucesso desta espécie com presas ágeis, como é o caso de diversos Characidae de pequeno porte; estes dois aspectos, junto com a disposição e o formato dos olhos sugerem orientação visual neste peixe. Predador visualmente orientado, principalmente piscívoro, possui olhos grandes e hábitos geralmente diurnos (Fryer 1959, Fryer & Iles 1972, Lowe-McConnell 1969 e 1975, Eibl-Eibesfeldt 1974, Alcock 1979), no que, pelo menos hábitos diurnos, A. ocellatus possui.

A boca anterior, protátil, com dentes cônicos, recurvados, voltados para dentro, em ambas as maxilar, encontrados para Astronotus ocellatus neste estudo, concordam com os de Ferreira (1981), para a mesma espécie, estudada junta com outros Cichlidae na Amazônia. Os aspectos anteriores, contribuem

com a idéia de hábitos carnívoros e predatórios em A. ocellatus, na região do Pantanal em que foi estudado, apesar de Ferreira (1981) considerá-lo carnívoro não predador, tendendo à onivoria. Os dentes recurvados podem também indicar que, uma vez apresada, uma presa dificilmente escapa; diversos ciclídeos africanos, piscívoros, apresentam dentição semelhante (Fryer 1959, Fryer & Iles 1972). Os mesmos autores apresentam várias espécies africanas que possuem dentes faringeanos fortes, semelhantes aos de A. ocellatus e também com hábitos semelhantes. A dentição normal na boca e os dentes faringeanos fortes poderiam explicar porque esta espécie consegue triturar e ingerir presas como moluscos e caranguejos, além de peixes; Ferreira (1981) também atribui aos dentes faringeanos fortes, o fato deste peixe poder ingerir presas como caranguejos.

Raios duros das nadadeiras anal e dorsal, comuns na família Cichlidae poderiam, eventualmente, constituir-se em importantes elementos de defesa contra determinados predadores, como é o caso de piranhas (*Serrassalmus* spp.) que se alimentam de porções de nadadeiras. No decorrer de estudos na região do Pantanal, junto com Ivan Sazima, observamos piranhas atacando e cortando porções de nadadeiras de outras espécies de Cichlidae (p.ex.: Geophagus jurupari). Não é difícil imaginar que o mesmo aconteça com Astronotus ocellatus, sintópico com piranhas na maioria dos locais onde são encontrados.

A relação comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão de Astronotus ocellatus fica próxima àquela apresentada por Ferreira (1981), apesar deste autor ter constatado regime diferente para este ciclídeo na Amazônia; estudos realizados por Knöppel (1970) e Ferreira (1981), na mesma região, também revelam certa proximidade com outros ciclídeos carnívoros.

Cichlasoma festivum - O formato do corpo desta espécie auxilia muito na sua disposição e deslocamento, entre os ramos da vegetação aquática que se dispõe em locais rasos. Segundo Lowe-McConnel (1969), o padrão de cor serve

mais ao reconhecimento e conseqüente reorientação de jovens desgarrados de um cardume após a reprodução. No entanto, em visão subaquática, o padrão barrado confere-lhe excelente camuflagem contra um fundo constituído por vegetação aquática ramificada, como certa Pontedericeae (I. Sazima, comunicação pessoal).

Knöppel (1970) afirma que a disposição dos dentes e a maneira como são inseridos nas maxilas, auxiliam bastante na aquisição do alimento e Ricklefs (1979), afirma que a natureza da dieta pode influenciar na evolução de dentes em diferentes organismos. Os dentes de Cichlasoma festivum, associado ao seu regime herbívoro neste estudo, concordam com os dados de Ferreira (1981) estudando a mesma espécie na Amazônia. Muitos Cichlidae africanos possuem dentes semelhantes, utilizando recursos semelhantes, como é o caso de Hemitylapia oxyrhynchus do Lago Malawi (Fryer 1959, Fryer & Iles 1972). Dentes faringianos são comuns na família Cichlidae, mas o formato e a disposição geralmente está associado ao regime alimentar em cada espécie. Em C. festivum, a textura grosseira, lembrando uma lixa, pode ajudar no rompimento da capa de celulose dos vegetais.

Eventualmente, os raios duros das nadadeiras dorsal e anal auxiliam na defesa; quando manuseado ou na presença de predadores, Cichlasoma festivum eriça as nadadeiras, deixando bastante evidentes os raios duros. Eriçar nadadeiras pode ser considerado como um comportamento de defesa agressiva (Edmunds 1974). Em várias oportunidades pude observar o quanto C. festivum é visado por predadores piscívoros do local; constatei ataques de Acestrorhynchus altus e Serrassalmus spp. (mais frequente) e também de Hoplias malabaricus (pouco frequente), a indivíduos que se encontravam afastados do cardume. Lowe-McConnell (1969) estudando hábitos reprodutivos e ecologia de diversas espécies de Cichlidae nas Guianas, constatou exemplares de C. festivum nos estômagos dos peixes piscívoros Cichla ocellaris e Hoplias malabaricus.

A proporção comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão indica

que Cichlasoma festivum é um fitófago, proporção e hábito também constatado por Knöppel (1970) e Ferreira (1981). Em média o tubo digestivo desta espécie é 2,5 vezes maior que o comprimento padrão, próprio de animais herbívoros (Pianka 1978, Ricklefs 1979).

Geophagus jurupari - O corpo relativamente alongado desta espécie parece estar relacionado com o seu modo de nadar e catar alimento do substrato, no fundo. O padrão de cor provavelmente tem funções semelhantes às sugeridas para Cichlasoma festivum: camuflagem e reconhecimento intraespecífico.

O formato da boca de Geophagus jurupari, pelo fato de alongar o focinho no momento em que fuça no substrato, no fundo, funciona como acessório importante para revolver o substrato. Lethrinops furcifer do Lago Malawi, na África, possui morfologia bucal semelhante (Fryer & Iles 1972), sendo também uma espécie fuçadora.

Os dados obtidos, para a morfologia dos dentes, neste estudo, concordam com os dados obtidos por Ferreira (1981). O mesmo autor afirma que as espécies carnívoras do gênero Geophagus, por ele estudadas, possuem rastros branquiais, em forma de franja, que vão de um lado a outro no arco branquial, com uma estrutura semelhante a "dente de pente" na parte interna do primeiro arco; as estruturas são perpendiculares e, quando sobrepostas, se assemelha a uma peneira. Apesar desta constatação, Ferreira afirma que Geophagus jurupari se alimenta preferencialmente de peixes, em relação às outras espécies do gênero Geophagus por ele estudadas. Com base nos dados de Ferreira (1981), não é difícil imaginar que G. jurupari, no Pantanal, faça a triagem de larvas de Chironomidae, através dos rastros branquiais.

Geophagus jurupari apresenta, em média, um tubo digestivo 1,2 vezes maior que o comprimento padrão. Ferreira (1981) apresenta média semelhante para algumas espécies de Cichlidae, inclusive G. jurupari, apesar deste ciclídeo possuir regime diferente daquele apresentado para o mesmo peixe no Pantanal.

No trabalho de Knöppel (1970) também são apresentados dados semelhantes para G. jurupari.

Aequidens paraguayensis - As diferenças entre esta espécie e Geophagus jurupari quanto a morfologia são: 1 - formato e disposição das barras, que julgo servirem exclusivamente ao reconhecimento intraespecífico; 2 - o formato da boca que não é tão afunilada, provavelmente relacionado com o fato de A. paraguayensis não enterrar o focinho no substrato tão profundamente como G. jurupari; 3 - os dentes, em ambas as maxilas, são maiores e dispostos em maior número de fileiras; 4 - a superfície grosseira, como uma lixa, dos dentes faríngeanos, mais próxima à de Cichlasoma festivum que G. jurupari, talvez relacionado com o fato de A. paraguayensis comer principalmente restos de fanerógamos.

A média encontrada para Aequidens paraguayensis, da razão comprimento do tubo digestivo/comprimento padrão, é bastante semelhante a encontrada para Geophagus jurupari no presente estudo e outras espécies com dieta semelhante, nos trabalhos de Knöppel (1970) e Ferreira (1981).

## 2. Hábitos

Astronotus ocellatus - O fato desta espécie ficar preferencialmente, em locais rasos e na maioria das vezes em águas com boa visibilidade para o observador, facilita o estudo dos hábitos desta espécie. O difícil é visualizar o peixe inicialmente, devido à sua camuflagem em meio à vegetação aquática.

A presença de indivíduos de Astronotus ocellatus em diferentes alturas na coluna d'água pode estar relacionada com o hábito carnívoro (as diferentes presas encontradas no conteúdo estomacal ocupam alturas distintas na coluna d'água), tendo em vista o peixe realizar deslocamentos em grupo à procura do alimento. É de se esperar que um grupo de predadores podem interagir para aumentar a eficiência de captura, ainda mais levando em consideração que há um distanciamento de 20 a 40 cm entre os membros de um cardume desta espécie. Alcock (1979) afirma que diversos animais caçam em grupos para obter alimentos mais difíceis e isto aumenta a eficiência de captura, citando exemplos conhecidos em insetos, aranhas, aves e mamíferos. Com um cardume misto de pequenos Characidae, peixes ariscos e ágeis, fica mais evidente que esta tática de caça é vantajosa a A. ocellatus, pois cada indivíduo tem probabilidade de capturar e ingerir presas após a "confusão" provocada pela investida inicial nas presas ou, como afirma Alcock (1979), isto aumenta a eficiência de Captura. Caçar em grupo também aumenta a proteção contra os predadores. Eibl-Eibesfeldt (1974) diz que um cardume representa uma adaptação eficaz para defesa contra predadores, partindo do princípio que maior número de olhos podem ver mais.

Algumas vezes vi dois grupos distintos deste predador, próximos um do outro. Se um cardume estava em plena atividade alimentar, o outro não ocupava a área explorada pelo primeiro, não se integrando e nem mesmo se aproximando muito. Isto poderia indicar certo grau de territorialidade do grupo como um todo e não de indivíduos separados, como é o caso de Serrassalmus na-

ttereri Kner, Characoidei predador que vive em cardume (Zbiden 1973).

A atividade máxima entre 10:00 e 13:00 horas, em A. ocellatus, pode ser justificada devido a grande exposição ao sol; nas lagoas no Pantanal, mesmo num local sombreado, há certo aumento da temperatura da água, como constatei três vezes em dias diferentes, nos horários mais quentes do dia pode chegar a 32,5°C. Como a maioria dos locais habitados pelo caruaçu é rasa, é possível haver temperaturas maiores ainda nos horários mais quentes do dia. Antes das 10:00 horas, boa parte dos organismos nas lagoas está iniciando suas atividades, podendo ser este o motivo da procura do alimento ser feita em menor escala.

Lowe-McConnell (1967) afirma que espécies de Cichlidae ficam em completa imobilidade durante a noite, com isso não atraindo predadores noturnos sensíveis à vibrações da água, o que foi observado em Astronotus ocellatus no Pantanal.

Cichlasoma festivum - Julgo que a distribuição dos grupos desta espécie em locais rasos e com densa vegetação, pode atenuar a predação sobre os seus indivíduos. Um predador pode ter sua arremetida mal sucedida nestas circunstâncias, devido aos vários obstáculos que se interpõem à sua trajetória. A pouca profundidade pode se constituir numa dificuldade adicional, pois no raso é mais difícil para um predador (habitualmente maior) se deslocar. Além disso, nos ramos submersos da vegetação a quantidade de alimento disponível a C. festivum é maior, não necessitando incursões pelo ambiente, o que evitaria a maior exposição aos predadores. Quando os deslocamentos maiores ocorrem, resumem-se na substituição de uma área de forrageio por outra e são efetuados em períodos breves.

A vida em cardume é considerada uma adaptação defensiva, devido ao efeito de confusão que causa ao predador (Eibl-Eibesfeldt 1974). O mesmo autor afirma que o sucesso de captura depende do predador se fixar numa determi-

nada presa; o tamanho do cardume e a proximidade dos indivíduos entre si dificultam ao predador a escolha e a apreensão da presa. Se, por um lado, quando um indivíduo se isola de um cardume, ele pode facilmente ser detectado e predado por um piscívoro, por outro ele pode, devido à conspicuidade dos membros e do próprio cardume, reconhecer e se reorientar, voltando em seguida a integrar o grupo. Este tipo de situação pode ocorrer quando um indivíduo de Cichlasoma festivum se encontra num local raso e afastado do cardume. Numa ocasião, um indivíduo de Acestrotrhynchus altus, predador piscívoro, investiu de uma distância de mais ou menos 60 cm, ao mesmo tempo que o exemplar de C. festivum rumou de volta ao cardume. O predador chegou a tocá-lo com o focinho, sem contudo, conseguir apresá-lo. Esta observação indica que se um indivíduo, quando isolado, perceber um predador, ainda tem chances de não ser predado, se tiver condições de voltar rapidamente ao cardume. Investidas de A. altus acontecem com frequência sobre Triportheus spp., Geophagus jurupari e Aequidens paraguayensis, dentre outras presas. C. festivum tem porções de suas nadadeiras constantemente arrancadas por piranhas (Serrassalmus spp.). O fato de C. festivum ser principalmente herbívoro, sem muita tendência a interferência mútua quando forrageando e a sua capacidade de realizar vaivéns suaves com o corpo, quase sempre trocando de posição, em relação a fonte de alimento, permite a cada indivíduo abocar porções de algas sem com isso quebrar a coesão do cardume, aumentando também a detecção de um predador potencial.

A intensa atividade alimentar de Cichlasoma festivum, durante todo o dia, pode ser explicada pelos hábitos fitófagos desta espécie. Alimento de origem vegetal é mais difícil de ser digerido que os de origem animal e os herbívoros tem necessidade de processar grandes quantidades de alimento (Pianka 1978, Ricklefs 1979).

Numa comparação dos hábitos de Cichlasoma festivum com os de outras espécies de Cichlidae, eles mais se aproximam ao que observei, várias vezes,

para Pterophyllum scalare (Valenciennes) em condições de cativeiro. Apesar de não ter observado P. scalare em condições naturais, o formato do corpo e o padrão de colorido também dão indicação de afinidade comportamental com C. festivum.

Geophagus jurupari - Lowe-McConnell (1969) afirma que esta espécie vive em lagoas onde o substrato de fundo é macio, dada a natureza do seu hábito reprodutivo. Acredito ser bastante razoável acreditar, também, que o fundo macio está igualmente relacionado à sua alimentação e ao comportamento de fuçar.

O fato de Geophagus jurupari viver em agrupamentos intra ou interespecíficos (neste caso os indivíduos das espécies envolvidas são de porte aproximado) associa-se, possivelmente, com funções defensivas e alimentares. Não tenho dúvidas que o segundo caso, analisado num contexto social, confere certas vantagens a estas duas espécies. Ambas são fuçadoras de fundo e catam alimento no mesmo local; o padrão de cor é conspícuo e semelhante nas duas espécies; os predadores são, essencialmente, os mesmos; há alternância de uma e outra espécie para fuçar no substrato, quando estão juntas; a classe de tamanho que utiliza cardumes mistos pode estar mais exposta aos seus predadores. Estes fatos parecem ser suficientes para que se possa sugerir que, pelo menos nos ambientes onde ocorrem juntas, estas espécies se alimentam e se protegem melhor usando tal estratégia. Moynihan (1968, 1981) e Barnard (1979) apresentaram vários exemplos e discussões sobre "mimetismo social" em bandos "multi-específicos" de pássaros. As duas espécies de Cichlidae parecem enquadrar em diversos aspectos às situações descritas por estes autores, mesmo tratando-se de organismos diferentes. Contudo, estudos mais detalhados são necessários para confirmar esta possibilidade.

Considero que uma das funções de formação de grupos em Geophagus jurupari seja de defesa contra predadores. Sazima (1980) observou piranhas ali-

mentando-se de porções da nadadeira caudal de indivíduos de G. jurupari, particularmente quando estavam com o focinho enterrado no substrato, durante o fuçar. No decorrer das observações, também registrei ataques de Acestrorhynchus altus, de tamanho avantajado, a membros de um cardume de G. jurupari. Levando em conta ambos os tipos de predação, pode ser imaginada a vantagem de formar grupos mistos, notadamente para G. jurupari, uma vez que Aequidens paraguayensis apanha alimento sem enterrar o focinho no substrato, e G. jurupari fuça enterrando profundamente o focinho. É de se supor que A. paraguayensis possa detectar a aproximação de um predador potencial, além do que pode se beneficiar com o fuçar de G. jurupari para catar alimento; esta seria outra função da formação de grupos mistos. Num grupo misto, em que G. jurupari representa cerca de 1/3 do total, poderia ter maiores possibilidades de não sofrer investidas de piranhas, ou pelo menos terem essas investidas diminuídas, pelo virtual desvio da atenção causada por alguns dos indivíduos do grupo. O predador não investe se uma das espécies de Cichlidae está em posição frontal, já que suas investidas são furtivas e, geralmente, quando a presa está ocupada em outras atividades. Quando um dos peixes de um grupo, misto ou não, é atacado, imediatamente alguns dos indivíduos de G. jurupari se destacam e eriçam as nadadeiras adquirindo postura agressiva. Em vários destes encontros, o predador (especialmente no caso de piranhas) se afastou para longe. Houve casos em que apenas a aproximação das piranhas e sua detecção visual provocou o comportamento defensivo de G. jurupari. A maior atenção que A. paraguayensis pode dispensar ao seu redor, enquanto se alimenta, e o comportamento agressivo ou dissuasivo de G. jurupari fazem com que ambas as espécies se beneficiem, em agrupamentos mistos. Indivíduos maiores de G. jurupari (ca. 150 mm) vivem aos pares, neste caso em locais mais abrigados, sendo também menos visados por predadores como piranhas. Isto provavelmente se deve ao seu tamanho, que pode intimidar o predador (em locais rasos as piranhas são, no máximo, de dimensões equivalen-

tes aos grandes espécimes de G. jurupari) ou por estarem mais próximos de vegetais, que diminuem a chance de investidas.

Diferente das espécies anteriores, Geophagus jurupari tem seu pico máximo de alimentação nos horários mais quentes do dia. Provavelmente este fato também esteja relacionado com o horário de menos atividade dos predadores, que neste horário caçam menos em locais mais abertos e também por estar aumentada a capacidade visual da presa, sendo mais difícil a aproximação sorrateira, principalmente de piranhas.

Aequidens paraguayensis - A sintopia e a semelhança desta espécie com Geophagus jurupari e a formação de cardumes mistos entre elas já foram discutidas. Um indivíduo de A. paraguayensis dos pouquíssimos que encontrei isolado, deveria estar desgarrado do grupo, talvez em decorrência do ataque de um predador, tendo em vista estarem em locais extremamente rasos, com menos de 15 cm de profundidade, de difícil acesso a um dos peixes predadores habituais.

Aequidens paraguayensis é um "façador brando", que revolve superficialmente o fundo ou cata itens sobre o substrato. A atividade alimentar de A. paraguayensis lembra a de grandes mamíferos herbívoros ou, melhor ainda, a de espécies de Cichlidae pastadores de algas litófilas e epífitas, citadas em Fryer & Iles (1972). O fato de A. paraguayensis às vezes vir à superfície, provavelmente está relacionado com a aquisição de determinados tipos de itens, discutidos adiante ao tratar do conteúdo estomacal desta espécie.

A atividade intensa de Aequidens paraguayensis parece estar relacionada com o fato de ingerir principalmente itens de origem vegetal, aspecto discutido em atividade alimentar de Cichlasoma festivum, com dieta predominantemente herbívora.

### 3. Comportamento alimentar

Astronotus ocellatus - Acredito que a posição na coluna d'água, com maior frequência à meia água, e o fato desta espécie ficar em cardume, fazem com que este predador tenha uma boa visão do ambiente explorado e de presas potenciais. Uma vez detectado um cardume de presas, o predador procede como um "predador de espreita" "sensu" (Curio 1976), aproximando-se lento e sorrateiro. A aproximação de A. ocellatus à pequenos peixes pode ser facilitada por dois fatores principais: 1 - a presa possivelmente não percebe bem o predador a meia água e entre a vegetação, uma vez que o seu padrão de cor facilita a camuflagem; 2 - a presa está, quase sempre, nadando bem à superfície. Além disso, vários indivíduos de A. ocellatus fazem aproximação concomitante, ficando difícil a algumas presas atacadas escaparem, uma vez que o cardume de presas geralmente é grande. Esta tática é tão eficaz que outros integrantes do grupo podem apresar o seu alimento, pois os ataques iniciais deixam as presas desorientadas e com nado errante, sendo muitas delas facilmente apanhadas neste momento. No Pantanal, alguns Ciconiformes caçam peixes em grupo, como é o caso da ave Mycteria americana (cabeça-seca), que formam três a quatro fileiras irregulares e em leque, para caçar peixes em locais rasos; dificilmente um indivíduo fica sem alimento. A estratégia de A. ocellatus parece-me semelhante e bem sucedida. Outro tipo de ataque é efetivado a partir de uma postura estacionária, o predador aparentemente não interessado na presa ("sensu" Curio 1976). Esta tática de A. ocellatus também tem sucesso, devido ao fato de uma presa não poder distingui-lo com clareza no ambiente, aproximando-se a uma distância em que pode ser atacada. Observei, no mesmo ambiente, dois predadores de tocaia, Hoplias malabaricus (Bloch) e Crenicichla vittata Heckel, que vivem no fundo escondidos entre a vegetação, aguardando a aproximação de uma presa. Estes dois predadores possuem o corpo alongado e fazem investidas mais longas, pró-

prias de piscívoros (Nikolsky 1963, Marshall 1976); o fato de A. ocellatus não possuir estas características, pode explicar porque este predador tem necessidade de ficar bastante próximo da presa, para investir com sucesso. O hábito de A. ocellatus permanecer quase sempre estacionário após os ataques, favorece a aproximação de outros cardumes de presas. Ocasionalmente, A. ocellatus realizou curtos deslocamentos, que poderiam explicar como este predador detecta outros tipos de presas, como crustáceos e moluscos.

Na ingestão da presa, em que o predador protraía o premaxilar quando na superfície, era possível ouvir um som característico, semelhante a "estalar de lábios. Levando-se em conta a dimensão da boca do carauçu, protraída, é possível imaginar que dificilmente um pequeno peixe escapa de tal arremetida. Nikolsky (1963), Marshall (1976) e Ricklefs (1979) afirmam que muitos peixes predadores possuem boca grande, com maxilas que podem ser distendidas podendo apanhar presas grandes.

A observação de indivíduos de Astronotus ocellatus fuçando no substrato pode explicar o achado de moluscos e caranguejos em alguns estômagos, organismos que habitualmente ficam próximos ao substrato, no fundo. Após as fuçadas, A. ocellatus realizou movimentos com a boca, com conseqüente eliminação de detritos pela boca e aberturas operculares; muitas espécies de Cichlidae possuem comportamento semelhante, eliminando partículas que não são utilizadas como alimento (Fryer 1959, Fryer & Iles 1972).

Não houve mudança no comportamento de Astronotus ocellatus quanto ao apresamento dos peixes oferecidos experimentalmente (vivos ou mortos), mas houve mudança quanto ao comportamento de espera, uma vez que quase todos os indivíduos de um grupo ficavam próximos à superfície, aguardando que as presas fossem jogadas à água. Não ultrapassou 10 minutos o período para que os predadores se acostumassem com a presença do observador, jogando presas. Nem mesmo a atividade de apanhar pequenos peixes com a peneira, rente à margem, parecia

assustar os carauaços. Esse comportamento corrobora com Fryer & Iles (1972), que Cichlidae são peixes "inteligentes", de aprendizagem rápida. Estes autores ainda afirmam que Cichlidae podem explorar seus poderes de comunicação para reorganizar um sinal e reagindo de maneira específica a uma mensagem transmitida. A. ocellatus, devido ao padrão de comportamento observado nestas circunstâncias, parece "trabalhar" rapidamente com as informações visuais recebidas, aprendendo em poucos minutos que aquela situação momentânea favorece a obtenção de alimento.

Cichlasoma festivum - As três maneiras desta espécie alimentar-se indicam o alto grau de coesão de seus cardumes: mesmo durante um deslocamento pelo modo como o fazem, lento, não há uma separação muito grande entre os componentes de um grupo. Havendo grande quantidade de alimento disponível, esta coesão pode auxiliar na defesa de cada indivíduo contra os predadores piscívoros, também possível pela sua disposição entre os ramos de vegetais aquáticos. Alimentar-se em locais muito rasos e abertos, destituídos de vegetação, foi observado somente para cardumes de indivíduos muito jovens e, também, indivíduos maiores, isolados. Mesmo nestes locais, C. festivum parece estar protegido, pois a profundidade existente (25 cm ou menos) dificulta um ataque bem sucedido por parte de um predador. Piranhas (Serrassalmus spp.), com seu corpo alto e com porte suficiente para poder atacar um indivíduo de C. festivum com aquelas dimensões, teriam dificuldades em arremeter em águas rasas. Num dos ataques predatórios observados, um indivíduo de Acestrorhynchus altus foi parar fora d'água, na margem, em consequência da arremetida, que foi mal sucedida. Parece que a predação é um dos fatores que mais influenciam o comportamento de C. festivum, na aquisição do seu alimento; por outro lado, os alimentos e o comportamento alimentar de C. festivum permite a utilização de táticas defensivas eficientes. Atividade basicamente realizada entre vegetação aquática, nado lento, procura de locais rasos por jovens e indivíduos solitários.

rios, são táticas anti-predatórias que parecem compatíveis com a eficiência alimentar de C. festivum (uma vez que o alimento é abundante nesses locais), em decorrência da pressão exercida por predadores.

Cichlasoma festivum é um peixe que pode catar alimento em posturas diferentes (à sua frente, horizontalmente, acima e abaixo, verticalmente), sendo favorecido pela posição frontal da boca e tipo de dentição. Fryer (1959) e Fryer & Iles (1972) mostram comportamento alimentar idêntico para diversas espécies de Cichlidae africanos, com adaptações semelhantes, como Cyathochromis obliquidens, Haplochromis lividus e Hemilapia oxyrhynchus, por exemplo.

O "mastigar" de Cichlasoma festivum parece ter dupla função: 1 - triagem da maioria dos itens que ingere, uma vez que, em seguida a uma sequência de movimentos com a boca, o animal expelle parte do material coletado; 2 - maceação dos itens ingeridos, pelos ásperos dentes faríngeos, cabendo ao estômago e intestino o restante do processo digestivo.

Geophagus jurupari - Fryer (1959), Fryer & Iles (1972) teceram várias considerações sobre o comportamento alimentar de Lethrinops furcifer, da África. As posturas adotadas por este Cichlidae durante a aquisição do alimento são praticamente idênticas àsquelas de G. jurupari, ilustradas no presente estudo. Fuçar no fundo está relacionado diretamente ao principal tipo de alimento encontrado no estômago desta espécie de cará, larvas de Chironomidae, que vivem enterradas. Acredito que as covas formadas no substrato, durante o fuçar, possam servir de orientação aos indivíduos de um cardume, no sentido de não procurarem alimento nos locais já fuçados. Este aspecto aumenta a possibilidade de sucesso quanto a obtenção do alimento. A sugestão somente é válida enquanto um cardume está num mesmo lugar e para um mesmo dia, devido a ação de outros organismos sobre o substrato (p.ex.: jacarés, que à noite fazem constantes deslocamentos pelo ambiente, ou grandes cascudos, Hypostomus spp.).

São extraordinárias as semelhanças existentes entre o comportamento

alimentar de Geophagus jurupari e Lethrinops furcifer, podendo se afirmar que sejam equivalentes ecológicos num caso típico de convergência. Até o ângulo de inclinação do corpo, para fuçar, é semelhante nas duas espécies. Fryer & Iles (1972) descrevem que as larvas de Chironomidae ingeridas por L. furcifer são robustas e não podem passar através dos rastros branquiais, onde são retidas e posteriormente ingeridas; grãos de areia maiores também são retidos, por esse motivo ingeridos juntamente com as larvas. Os rastros branquiais e os dentes faríngeanos de L. furcifer estão intimamente relacionados com o tipo de alimentação, afirmam os mesmos autores. G. jurupari provavelmente tria o alimento do mesmo modo, eliminando as partículas que passam pelos rastros, pelas aberturas operculares e pela boca. Ferreira (1981) constata que G. jurupari possui rastros branquiais que se dispõem como peneira, daí não sendo difícil imaginar que na região do Pantanal ele trie um alimento, apesar do autor ter constatado regime bastante diferente para este ciclídeo, na Amazônia. Para L. furcifer não foi descrita a eliminação de partículas pela boca (Fryer & Iles 1972), como ocorre em G. jurupari, que aparentemente consegue triar na própria boca as partículas maiores, que foram os itens por aí expelidos. Movimentos realizados com a boca, após as fuçadas, podem significar que o alimento ingerido estava sendo macerado pelos fortes dentes faríngeanos, pois nos estômagos foram encontrados itens bastante triturados, principalmente larvas de Chironomidae.

Dentro de um cardume, vários indivíduos de Geophagus jurupari ficavam sem fuçar por um longo período de tempo, alternando com aqueles que fuçavam. Esta parece ser mais uma evidência de que no momento em que um indivíduo (ou indivíduos) não estejam fuçando, "fiscaliza" as imediações, para detectar predadores. Sazima (1980) observou que, após diversas arremetidas por parte de piranhas, indivíduos de G. jurupari podiam se retirar do local ou ficar alerta e não mais se alimentar, enquanto a piranha permanecesse próxima.

Aequidens paraguayensis - No Pantanal uma grande quantidade de matéria vegetal é depositada no fundo das lagoas. Aequidens paraguayensis colhe e seleciona este material do substrato. Uma das diferenças básicas entre esta espécie e Geophagus jurupari reside na sua maneira de escolher alimento no fundo. Ao revolver o substrato, A. paraguayensis parece ter "objetivos definidos". No entanto, num local onde há muito material depositado, ocorre a ingestão de outros itens, que são triados na câmara bucal. É bastante provável que também A. paraguayensis filtra o material coletado através dos rastros branquiais, uma vez que expelle, pelas aberturas operculares, sedimentos finos. No entanto, julgo que partículas maiores sejam expelidas pela boca, onde são, aparentemente, selecionados outros itens maiores (escamas, por exemplo), ao passo que porções maiores de fanerógamos são rejeitadas. Esta sugestão está apoiada no fato de aberturas operculares expelirem resíduos finos e a boca, partículas maiores. Quando um A. paraguayensis repete mais de uma fucada, julgo que deve ter detectado algum outro item que pode aproveitar (por exemplo, uma larva de Chironomidae).

Os movimentos com a boca, após a eliminação de detritos, provavelmente correspondem ao momento em que os dentes faríngeos maceram ou trituram o alimento selecionado. Muitos alimentos no estômago foram encontrados macerados ou triturados. Aequidens paraguayensis apresenta, assim como Geophagus jurupari, então, quatro passos importantes na aquisição e ingestão do alimento: 1 - coleta dos itens; 2 - eliminação daqueles que não servem à alimentação, concomitante ou não, pela boca e aberturas operculares; 3 - ação de dentes faríngeos; 4 - ingestão dos itens.

As escamas apanhadas no fundo por Aequidens paraguayensis após um ataque de Catoprion mento a um exemplar de Astyanax bimaculatus, reforça a idéia desta espécie ter o hábito de ingerir escamas, não sendo este um hábito ocasional.

#### 4. Conteúdo estomacal

Astronotus ocellatus - Fontenelle (1951) faz referências a alimento que era dado a indivíduos desta espécie em cativeiro, num estudo sobre hábitos de desova. Provavelmente a alimentação deste peixe, na natureza, era conhecida do autor citado, já que camarões e Tetragnopterinae mortos eram oferecidos. Ferreira (1981) apresenta a dieta de A. ocellatus, com base na análise do conteúdo estomacal de exemplares coletados na Amazônia.

A Tabela II mostra o regime de Astronotus ocellatus, predominando pequenos peixes Characidae na dieta deste ciclídeo, com 57,1% dos estômagos analisados. Esta quantidade é compreensível, em vista da abundância destas presas nos ambientes estudados e a quantidade de tempo dedicada à captura destes pequenos peixes. Os Loricariidae encontrados nos estômagos (21,4%) são peixes que vivem sobre os ramos da vegetação aquática local, ou no fundo, sobre o substrato. A baixa porcentagem deste item nos estômagos de A. ocellatus pode ser explicada por serem os Loricariidae mais raros ou, também, por estarem bastante camuflados nos locais onde ficam, diminuindo a eficiência de captura do predador (Alcock 1979). Roberts (1972) afirma ser uma das defesas dos Loricariidae, possuir corpo recoberto por placas ósseas, não sendo de muita valia no caso de predação por A. ocellatus, uma vez que esta presa é triturada pelos seus dentes faríngeos (nos seus estômagos os exemplares de Loricariidae estavam bastante fragmentados). Este modo de macerar a presa foi também observado no caso dos moluscos e caranguejos encontrados, principalmente indivíduos jovens com revestimento mais fácil de ser triturado.

A incidência de escamas em 42,9% dos estômagos deve ser analisada com atenção, pois eram escamas maiores que aquelas dos peixes habitualmente apresados, afirmação também feita por Ferreira (1981). Tendo o hábito de fu-

çar, Astronotus ocellatus provavelmente apanha escamas no fundo, uma vez que este item parece ser comum no substrato dos ambientes observados. Diversas outras espécies se alimentam de escamas, como Catoprion mento, um lepidófago especializado, que arranca escamas de Astyanax bimaculatus e outros peixes e nem sempre consegue apanhar as que foram ao fundo, devido à competição, por este item, com outras espécies oportunistas.

Apesar de 35,8% dos estômagos conterem fragmentos de fanerógamos, a quantidade em cada um era pouca, podendo ser um caso de ingestão incidental, mesmo sendo Astronotus ocellatus um carnívoro com capacidade de triar o seu alimento. O fato deste tipo de item estar associado a caramujos, caranguejos ou Loricariidae, presas que se encontram em locais que contém fragmentos de fanerógamos, torna-se aceitável imaginar que foram ingeridos concomitante.

Considero alta a proporção de estômagos vazios, 26,3% da amostra total, que pode ser explicado pelo fato da dieta do predador ser basicamente piscívora, tendo com isto coeficiente nutricional maior que outras espécies (Nikolsky 1963), podendo ficar mais tempo sem se alimentar. Este fato é comum em outras espécies piscívoras estudadas (p.ex: Caramaschi 1979, Schroeder-Araújo 1980).

O método de frequência de ocorrência não fornece informações quantitativas e não leva em consideração o acúmulo de organismos alimentares resistentes à digestão (Windell 1968). Hynes (1950) demonstrou que quando um grande número de peixes é examinado e os resultados expressos comparativamente, isto é, cada item alimentar é mostrado como uma porcentagem do total de itens, todos os métodos apresentam resultados semelhantes. Para uma indicação dos hábitos alimentares de Astronotus ocellatus, uma abordagem qualitativa da alimentação pelo método de frequência de ocorrência parece ser satisfatória. Quanto ao acúmulo de materiais resistente à digestão, é um problema real, mas também apresentado por outros métodos (Caramaschi 1979).

Ferreira (1981) constatou regime carnívoro para Astronotus ocellatus, mas devido à grande incidência de itens alimentares de origem vegetal, classificou-o como carnívoro com tendência a onivoria. Baseado no hábito alimentar observado e no conteúdo estomacal analisado, posso afirmar que A. ocellatus, na região do Pantanal, possui regime alimentar essencialmente carnívoro, tendo pequenos peixes como fonte principal de alimento.

Cichlasoma festivum - Marlier (1968), Knöppel (1970) e Ferreira (1981) analisaram o conteúdo estomacal de diversos exemplares coletados na Amazônia, concluindo que C. festivum é um peixe herbívoro; Lowe-McConnell (1969) constata regime semelhante para exemplares desta espécie, coletados nas Guianas. No entanto, as diferenças na alimentação dos exemplares analisados por estes autores e, os resultados do presente estudo, indicam que C. festivum utiliza outros recursos no ambiente, fato habitualmente observado com a alimentação de populações que vivem em ambientes diferentes, com diferentes composições de recursos alimentares. Em julho de 1980, observei três cardumes de C. festivum no "Lago do Cemitério", situado à margem direita do rio Negro, acima de Manaus-Am. Também neste local observei esta espécie ingerindo algas filamentosas, como o observado em ambientes no Pantanal, apesar de algas filamentosas ser um recurso escasso nas águas pretas do rio Negro. Outra espécie, C. bimaculatum, foi analisada por Marlier (1968) e Lowe-McConnell (1969), sendo os exemplares analisados pela primeira autora, os que mais se aproximam ao regime de C. festivum observado neste estudo, ingerindo algas filamentosas e restos de vegetais superiores, diferentes dos exemplares analisados pela segunda autora, com regime mais diversificado.

Analisando os dados sobre os itens encontrados nos estômagos de Cichlasoma festivum (Tabela II), pode-se dizer que esta espécie alimenta-se quase exclusivamente de algas filamentosas. Em todos os estômagos cheios havia esse tipo de item e, mesmo nos peixes com estômagos vazios, encontrei fi-

lamentos de algas nos intestinos.

Detritos, algas unicelulares e fragmentos de fanerógamos, embora com frequência alta, sempre foram uma fração mínima da quantidade total do alimento contido num estômago. Microcrustáceos e sementes ocorreram esporadicamente em poucos estômagos e em quantidades baixas. Larvas de dípteros e dípteros adultos, mesmo com baixa frequência, devem ser considerados como ingestão proposital, pois são móveis e poderiam ter sido detectados e predados. Marlier (1968) constata um pequeno coleóptero, num peixe examinado e Knöppel (1970) constata larvas de tricópteros e coleópteros. Nestes estudos os itens são comparáveis qualita e quantitativamente aos resultados obtidos no Pantanal. Entretanto, estes autores não teceram considerações à respeito da ocorrência de pequenos artrópodos na dieta, embora o segundo autor considere as ingestões como acidentais.

Areia teve ocorrência quantitativamente marcante. Acredito que areia tenha importante função na digestão de Cichlasoma festivum. Knöppel (1970) e Ferreira (1981) relacionam areia como item encontrado nos estômagos dos espécimes analisados, mas nenhum deles faz comentários sobre o assunto. Levando em consideração a difícil digestão de alimento de origem vegetal, em decorrência da capa de celulose que recobre suas células (Ricklefs 1979), a areia pode assumir um papel importante, como abrasivo, na quebra dessa capa de celulose. Esta idéia poderia ser testada experimentalmente, criando peixes jovens, com e sem presença de areia, medindo suas taxas de crescimento quando dada a mesma quantidade de algas filamentosas como alimento. Isto, por não acreditar que C. festivum possa realizar esta função somente com o auxílio dos seus dentes faríngeos. Nomura e Barbosa (1980) analisaram a alimentação de C. bimaculatum e encontraram várias algas na alimentação deste peixe, junto com 50% de areia, sem no entanto, apresentarem discussão para o fato.

Geophagus jurupari - Honda analisou 78 exemplares de peixes do gêne-

ro Geophagus, quanto ao conteúdo gastro-intestinal, do Lago do Castanho, Amazonas. Os itens encontrados são, basicamente, os mesmos encontrados nos estômagos de G. jurupari. Apesar dessa aparente semelhança, deve ser levado em conta o fato de que a autora citada analisou numerosos indivíduos de um mesmo gênero, mas é quase certo que não eram da mesma espécie e, mesmo sendo, não mencionou a sua identidade. Estes fatos invalidam qualquer comparação com os resultados do presente estudo e, acredito, também invalidam o esforço de Honda (1972).

Outros trabalhos envolvendo a alimentação de espécies de Geophagus foram realizados. Marlier (1968) considerou Geophagus surinamensis (Bloch) do Lago Redondo, como carnívoro não especializado. Lowe-McConnell (1969) encontrou no estômago de G. jurupari, das Guianas, insetos num exemplar e disse que em aquário esta espécie come larvas de insetos e crustáceos e no ambiente pode comer vários itens que se encontram no fundo. Knöppel (1970) encontrou sementes, matéria vegetal e crustáceos em G. jurupari do Lago Calado; muitos outros itens foram encontrados por este autor, mas não foram objeto de maiores considerações. Ferreira (1981) relacionou peixes, vegetais e crustáceos como os itens alimentares principais para G. jurupari do rio Negro e alguns afluentes, afirmando ser peixes o alimento mais consumido por esta espécie. Em decorrência disto, o mesmo classificou este ciclídeo como "carnívoro com tendência a predador", apesar da categoria peixes ser composta predominantemente por escamas. Mesmo G. jurupari recebendo classificações diversas quanto à alimentação, pelos autores acima, há certa relação alimentar dos indivíduos analisados por eles, com os do presente estudo, variando somente a quantidade deste ou daquele item, para os diferentes locais de estudo.

A frequência de ocorrência dos itens constantes da Tabela II deve ser interpretada com cuidado. Itens como restos de fanerógamas, detritos e algas verdes filamentosas, não ocorreram em grandes quantidades num estômago;

tudo indica que estes itens tenham pouca importância na dieta de Geophagus jurupari. Entretanto, estas ocorrências não devem ser atribuídas a ingestão ocasional, tendo em vista a aparente grande capacidade seletiva que esta espécie possui. Moluscos e Oligochaeta também não podem ser atribuídos a ingestão ocasional ou acidental porque, mesmo em baixa frequência quando ocorreram, lotaram os estômagos.

Areia ocorreu em todos os estômagos, sendo ela de textura grosseira. Fryer & Iles (1972) encontraram areia grossa em estômagos de Lethrinops furcifer e atribuíram este fato ao comportamento desta espécie triar larvas de Chironomidae através dos rastros branquiais. Em L. furcifer as partículas finas são eliminadas pela abertura opercular, enquanto as larvas e os grãos de areia maiores são retidos e ingeridos. Não acredito que Geophagus jurupari ingira a areia grossa apenas como consequência dela ficar retida na triagem, mas adicionalmente porque auxilia na maceração de outros itens, como no caso de sementes.

Quatro itens merecem especial atenção quando considerado o regime alimentar de Geophagus jurupari: larvas de dípteros (Chironomidae), escamas, microcrustáceos e sementes. A quantidade de larvas encontradas na maioria dos estômagos foi considerável. Na maioria das vezes, escamas representavam boa quantidade do conteúdo, sendo que em alguns estômagos era o único item, dado também constatado no estudo de Ferreira (1981). Fryer & Iles (1972) e Liem & Stewart (1976) relacionaram quatro a cinco gêneros lepidófagos de Cichlidae na África, com adaptações próprias aos hábitos lepidofágicos, que não são apresentadas por G. jurupari. Mesmo não tendo adaptações evidentes à lepidofagia, Ferreira (1981) encontrou considerável frequência de ocorrência de escamas no estômago de G. jurupari. O mesmo autor encontrou escamas no estômago de outros ciclídeos, no mesmo estudo, admitindo que estas não pertenciam às espécies de peixes consumidas por ciclídeos predadores, pois tinham diâmetros maio

res. Apesar destas considerações, Ferreira (1981) não relacionou as ingestões de escamas ao hábito lepidofágico, mas ao hábito piscívoro em algumas das espécies de peixes estudadas. Lowe-McConnell (1969), Knöppel (1970), Saul (1975), Soares (1979) e Nomura e Barbosa (1980) são outros autores que encontraram escamas na dieta de algumas espécies de ciclídeos, mas não apresentaram explicações para o fato; entretanto, Soares (1979) considerou escamas como um dos componentes mais importantes da dieta de Aequidens tetramerus (Heckel). Sazima (1980), estudando hábitos lepidofágicos, observou Cichlasoma facetum (Jenyns) recolhendo e ingerindo escamas soltas, em condições de aquários. Em G. jurupari, mesmo no estômago, encontrei escamas bastante digeridas, diferente de C. facetum, que até no intestino as continha pouca digeridas (Sazima (1980)). Acredito que, devido ao hábito de G. jurupari fuçar o fundo, é mais provável que as escamas ingeridas sejam captadas no substrato. Escamas maiores eram, quase sempre, de Cichlidae e algumas continham porções de pele, sendo neste último caso do próprio G. jurupari. É possível que em alguns casos estas últimas tenham sido arrancadas e ingeridas em encontros agonísticos e intraespecíficos; tal comportamento foi registrado duas vezes em observações subaquáticas. Eibl-Eibesfeldt (1970) e Fryer & Iles (1972) afirmam que uma boa parte das espécies de Cichlidae exibe comportamento agressivo e Sazima (1983) relaciona este hábito como uma das possíveis origens do hábito lepidofágico, para diversas espécies, Cichlidae e Characoidei. Muitas escamas de Cichlidae são também arrancadas durante ataques de predadores, sendo que no momento do ataque muitas escamas destacadas da vítima vão ao fundo, onde podem ser catadas por peixes como G. jurupari. Sendo lepidofagia o hábito de ingerir escamas (Sazima 1980) e o fato de G. jurupari não possuir adaptações aparentes ao hábito lepidofágico, considero esta espécie, neste estudo, como um lepidófago facultativo, principalmente porque consegue digerir escamas e este item alimentar foi importante no estômago dos indivíduos aqui analisados.

Microcrustáceos são itens relativamente difíceis de analisar do ponto de vista quantitativo, tendo em vista o pequeno tamanho destes organismos. Considerando que G. jurupari e outros Cichlidae possuem visão bem desenvolvida, devem ter a capacidade de detectar presas pequenas e em seguida apresá-las. Outra alternativa que explicaria a presença de microcrustáceos na dieta seria a filtração; partindo da hipótese que larva de Chironomidae sejam filtradas, não seria absurdo considerar que microcrustáceos também o fossem.

O item sementes foi também considerável nos estômagos analisados. Muitas sementes, em quase todos os estômagos, estavam inteiras; numa rápida análise até o final do tubo digestivo encontrei algumas sementes inteiras e outras quase que completamente digeridas. É possível que Geophagus jurupari seja um dispersor ocasional de espécies vegetais, no Pantanal. Goulding (1980) afirma que muitas plantas de mata inundada, na Amazônia, possuem estratégias tanto para atrair um peixe dispersor como para afastar aqueles somente predadores. Estendendo a idéia de Goulding (1980), talvez seja oportuno considerar que uma planta possa produzir um grande número de sementes, nas quais algumas tem fins exclusivamente germinativos, passando intacta pelo tubo digestivo de um peixe enquanto outras possam ser digeridas e servir de alimento ao dispersor. Carolina Joana da Silva (comunicação pessoal), estudando macrófitas no Pantanal, acredita que muitas destas, principalmente monocotiledôneas são dispersas por peixes. Num sistema como o Pantanal, em que as plantas tem todo o seu ciclo dentro d'água ou, pelo menos, frutificam na época inundada, interações mútuas são potencialmente de alta importância. Pontederia lanceolata (Pontederiaceae), por exemplo, possui uma inflorescência em que o pedúnculo se volta para dentro d'água após amadurecer e lança muitas sementes (C. J. da Silva, comunicação pessoal). A produção de muitas sementes, voltadas em direção à água, pode indicar que a planta esteja adaptada, também, a grande perda. Mesmo acreditando que G. jurupari seja um oportunista na

aquisição de sementes, ele pode funcionar como dispersor, baseado na hipótese de que as sementes com potencial germinativo possam passar pelo tubo digestivo e não serem danificadas. Muitos outros itens encontrados nos estômagos de Geophagus jurupari como pedaço de nadadeira, olho, osso e dentes de peixe, porção de inseto terrestre e larva de Ephemeroptera, dentre outros, parecem indicar elevado grau de oportunismo nesta espécie.

Somente quatro estômagos estavam vazios de 63 indivíduos analisados, mesmo assim, continham alimento bastante digerido no intestino. Isto pode indicar que peixes com o tipo de regime de Geophagus jurupari, com atividade diurna, é difícil de ser encontrado com estômago vazio.

Geophagus jurupari, apesar de mostrar nítida predominância em larvas de dípteros no seu regime alimentar, pode ser considerado como onívoro. Considerando os resultados de Lowe-McConnell (1969), Knöppel (1970), Ferreira (1981) e o presente estudo, fica caracterizada a onivoria desta espécie.

Aequidens paraguayensis - Não conheço nenhum trabalho que considere o regime alimentar de A. paraguayensis. Knöppel (1970) analisou o conteúdo estomacal de A. tetramerus do Lago Calado, Amazônia e constatou que esta espécie come principalmente larvas de insetos (Ephemeroptera, Trichoptera, Chironomidae), grande quantidade de pedaços vegetais, formigas e peixes. O regime onívoro de A. tetramerus também foi constatado por Saul (1975) estudando exemplares coletados na região de Santa Cecília, Equador e por Soares (1979), que examinou indivíduos coletados no Igarapé do Porto, Aripuanã, Mato Grosso. Saul (1975) ainda analisou outras duas espécies, Aequidens vittatus (Heckel) e Aequidens sp., em ambas, constatando regimes onívoros. Apesar dos estudos de Knöppel (1970), Saul (1975), Soares (1979), terem constatado regimes onívoros, para outras espécies de Aequidens, o regime de A. paraguayensis é bastante diferente daqueles citados por estes autores. O regime que mais se aproxima ao de A. paraguayensis, deste estudo, foi constatado por Ferreira (1981) para

Aequidens duopunctata Haseman, com dieta composta de restos de vegetais e escamas, principalmente.

A análise da Tabela II demonstra claramente uma sobreposição alimentar entre Aequidens paraguayensis e Geophagus jurupari. No entanto, como a frequência de ocorrência não dá um enfoque quantitativo, são necessárias algumas considerações. Zaret e Rand (1971), ao analisarem a dieta de diversas espécies de peixes num riacho em área com nítidas diferenças sazonais, afirmam que, quantitativamente, sobreposição alimentar é inteiramente reduzida por diferenças de habitat e separação de alimento. Os autores citados analisaram as populações de um riacho nas estações seca e úmida, constatando que justamente na seca as espécies aumentam suas especializações e diminuem a sobreposição alimentar. Já na úmida acontece o inverso, há maior sobreposição, tendo em vista maior disponibilidade de alimento. Pianka (1978), Ricklefs (1979) afirmam que espécies similares podem coexistir, desde que utilizem recursos diferentes. Entretanto, para os autores anteriormente citados, competição só ocorre se duas espécies utilizarem um ou mais recursos iguais do ambiente, vitais a sobrevivência de ambas, entrando em vigor o princípio de exclusão competitiva. Competição ainda depende da quantidade disponível do recurso, sendo neste caso, mais importante as estratégias envolvidas na sua utilização, como é caso de Cichlidae no Lago Malawi, África, com mais de 200 espécies, em que muitas delas possuem características ecológicas similares (Fryer 1959, Fryer & Iles 1972).

Baseado nas colocações anteriores, julgo não existir competição, por determinado item alimentar, nos locais onde coexistem Aequidens paraguayensis e Geophagus jurupari. Os itens mais importantes, na ordem decrescente para estas espécies são: fragmentos de fanerógamas, escamas e detritos para A. paraguayensis e larvas de dípteros (Chironomidae), escamas, microcrustáceos e sementes para G. jurupari.

O único item que é quantitativamente igual entre estas duas espécies de Cichlidae são as escamas. Considerando a grande quantidade de escamas que são espalhadas por ataque de diversos predadores piscívoros, nas lagoas estudadas, não é difícil imaginar que este recurso é consideravelmente grande, para que duas espécies (ou mais) possam usufruir dele sem que haja competição. No entanto, se houver uma diminuição deste item, provavelmente haverá também uma diminuição ou até uma substituição no uso desse recurso, sabendo que as espécies aqui analisadas são bastante generalistas. Entretanto, o hábito de ingerir escamas parece ser comum no gênero Aequidens pois, além do presente estudo foi constatado para outras espécies (Knöppel 1970, Saul 1975, Soares 1979, Ferreira 1981).

Determinados itens são mais importantes que outros na dieta de uma espécie; mesmo assim, dado o comportamento de Aequidens paraguayensis, reluto em considerar como ocasional a ingestão de determinado item. Certo número de itens foram encontrados isoladamente em estômagos de A. paraguayensis, como é o caso de insetos adultos, um aquático e um terrestre (não identificado). Apesar de ter sido um de cada ambiente, terrestre e aquático, pode perfeitamente justificar o motivo das constantes incursões para a superfície, próximas a raízes de plantas flutuantes, lugar onde diversos insetos aquáticos procuram abrigo; do mesmo local, na superfície, pode muito bem apanhar um inseto terrestre que caía na água.

Como admito a hipótese de não haver ingestões acidentais nesta espécie, ou, quando existem, são reduzidíssimas, considero Aequidens paraguayensis como um peixe onívoro, mesmo sabendo que o item mais ingerido seja de origem vegetal. Por outro lado, esta espécie utiliza grande número de itens de origem animal, em menor escala.

Como consideração final, quero ressaltar alguns aspectos deste estudo, que poderiam auxiliar em futuros trabalhos na região do Pantanal. As es-

pécies aqui abordadas vivem em grupo, aspecto que parece estar relacionado a forte pressão de predação exercida por peixes piscívoros. Este poderia ser um dos motivos da formação de agrupamentos mistos de Geophagus jurupari e Aequidens paraguayensis; além disso, viver em grupo pode facilitar a alimentação, principalmente por aumentar a chance de encontrar alimento (Eibl-Eibesfeldt 1974, Alcock 1979).

Apesar das limitações, o presente estudo apresenta diversas hipóteses que poderão ser testadas nos ambientes do Pantanal Matogrossense. São muito importantes as observações feitas no campo, incluindo as subaquáticas; este tipo de observação auxilia na compreensão de determinadas adaptações (ecológicas, etológicas, fisiológicas) encontradas em peixes, que estudos em cativeiro não revelam. Certamente, este estudo deveria ser ampliado para as demais espécies de Cichlidae e, mesmo para as demais espécies de peixes que vivem nas lagoas no Pantanal, mas a grande diversidade de espécies e suas complexas interações impedem um estudo mais global. Assim sendo, estudos parciais contribuem para uma visão posterior das complexas comunidades aquáticas tropicais.

## RESUMO

Foram estudados o comportamento e o hábito alimentar de quatro espécies de Cichlidae, no Pantanal Matogrossense, Município de Poconé, Mato Grosso. As observações e coletas foram feitas entre o Km 9 e o Km 130 da Rodovia Transpantaneira, nos anos de 1979 a 1983, em meses diversos (cobrindo épocas de seca e cheia), em lagoas, rios e corixos situados ao longo dessa rodovia.

Astronotus ocellatus vive em pequenos grupos de 3 a 9 indivíduos, de dimensões semelhantes entre si. Alimenta-se, essencialmente, de pequenos peixes Characidae. Possui modo sorrateiro para se aproximar destas presas, seu padrão de cor críptico na vegetação aquática submersa, podendo facilitar esta aproximação. Uma vez na proximidade, arremete contra uma das presas, abocando-a. Além de Characidae, indivíduos pequenos de Loricariidae foram também encontrados no estômago de A. ocellatus, junto a outros itens alimentares (moluscos, crustáceos, escamas). Cichlasoma festivum forma agrupamentos de 7 a 30 indivíduos, que podem ser de dimensões diferentes entre si. Ingere basicamente algas epífitas de ramos de vegetação aquática, emergente ou submersa. Para a aquisição do alimento, com o premaxilar protraído, aboca porções de algas nos ramos, podendo também cortar e ingerir porções de Cyperaceae, enquanto raspa algas na superfície das folhas. Além de algas filamentosas, outros itens alimentares, de pouca importância (escamas, insetos, microcrustáceos), foram constatados no estômago de C. festivum. Geophagus jurupari vive em grupos pequenos, de 2 a 5 indivíduos, raramente em número maior. Procura alimento no substrato, fuçando, formando covas características, após várias destas fuçadas. A porção abocada, do substrato, é processada na boca e os itens não ingeridos são expelidos, juntamente com areia ou lodo, pela boca e aberturas operculares. Vários itens alimentares foram encontrados no estômago de G. jurupari (larvas de Chironomidae, escamas, microcrustáceos, sementes). Aequidens

paraguayensis forma agrupamentos maiores que G. jurupari, ocasionalmente chegando a 30 indivíduos. Também expelle, de maneira semelhante, itens não aproveitados pela boca ou aberturas operculares, após fuçar no fundo ou catar alimento no substrato. Os itens alimentares encontrados no estômago desta espécie foram, principalmente, restos de fanerógamas, escamas e detritos. G. jurupari e A. paraguayensis podem formar cardumes mistos em alguns locais; nesta circunstância o número de indivíduos num cardume é bem maior, havendo menor número de indivíduos de G. jurupari. Em cardumes mistos não há mudança no modo como cada uma destas duas espécies adquire o alimento.

As espécies estudadas apresentaram várias táticas comportamentais na busca e ingestão do alimento, algumas aparentemente relacionadas com pressão de predação exercida por peixes piscívoros. Com base no alimento ingerido no ambiente e na análise do conteúdo estomacal, A. ocellatus foi classificado como carnívoro não especializado; C. festivum como fitófago; G. jurupari e A. paraguayensis como onívoros, havendo certo grau de sobreposição alimentar nestas duas últimas espécies. O estudo sugere, também, um certo oportunismo alimentar nestas espécies de Cichlidae.

## SUMMARY

The behavior and food habits of four species of cichlid species were studied in the "Pantanal" (Chaco) in Poconé County, State of Mato Grosso, Brazil. Observations and collections were effected in ponds, rivers and temporary (flood) creeks along the Transpantaneira Highway, between Km 9 and Km 130, in different months (during both dry and flood seasons) from 1979 to 1983.

Astronotus ocellatus lives in small groups of 3 to 9 similar-sized individuals. It feeds mostly on small characid fish. Prey are approached stealthily, which is facilitated by this predator's cryptic color pattern among the submerged vegetation. Once near the prey, it thrusts itself upon a fish and catches it in the mouth. Besides characids, small loricariids were also found in the gut of A. ocellatus, together with other food items (molluscs, crustaceans, fish's scales). Cichlasoma festivum forms groups of 7 to 30 individuals which may be of different sizes. It feeds mostly on epiphytic algae attached to emerging or submerged vegetation. To obtain food, it either grasps mouthfuls of algae from the branches to which they are attached, or scrapes them of the surface of Cyperaceae leaves, portions of which may also be cut and ingested. Besides filamentous algae, other food items of less importance (scales, insects, microcrustacea) were also noted in the gut content of C. festivum. Geophagus jurupari lives in small groups of 2 to rarely more than 5 individuals. It searches for food in the substrate in which it grubs repeatedly, which results in characteristic depressions on the bottom. Each mouthful of substrate material is processed in the mouth and non-ingested items are expelled, together with sand and mud, through the mouth and opercular gill slits. A diversity of food items was found in G. jurupari stomachs: chironomid larvae, scales, microcrustacea, seeds. Aequidens paraguayensis forms larger groups than those of G. jurupari, occasionally attaining 30 individuals.

It also expels unused items through the mouth or gill slits after grubbing among the substrate or picking up food from the bottom. The main food items found in its stomach contents were portions of angiosperms, scales and organic debris. G. jurupari and A. paraguayensis sometimes form mixed schools in some places; when this happens the total size of the school is much larger of which the majority belongs to A. paraguayensis. No change of feeding behavior was noted in either species in these mixed schools.

The four species studied presented several behavioral tactics for locating and ingesting food, some of which apparently are linked to predation pressures to due piscivorous fishes. Field observations of food ingestion and comparison of stomach contents allow A. ocellatus to be classified as an unspecialized carnivore, C. festivum as a herbivore, and G. jurupari and A. paraguayensis as omnivores, with some food overlap among the latter two species. The study also indicates that, to varying degrees, of these cichlid species are feeding opportunists.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS\*

- ALCOCK, J., 1975. Animal behavior: an evolutionary approach. 2.ed. Sunderland, Sinauer Associates, 532p.
- BARNARD, C. J., 1979. Predation and the evolution of social mimicry in birds. Am.Nat., 113 (4): 613-18.
- CARAMASCHI, E. M. P., 1979. Reprodução e alimentação de Hoplias malabaricus (Bloch, 1974) na represa do rio Pardo (Botucatu, SP) (Osteichthyes, Cypriiformes, Erytrinae). São Carlos, 1979 (Dissertação-Mestrado), Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências Biológicas, 144p.
- CONCEIÇÃO, P. N. & CONCEIÇÃO, E. N., 1979. Construções de rodovias no Pantanal: Método Nonatiano. Mato Grosso, Fundação Universidade Federal de Mato Grosso, Centro de Ciências Agrárias "CCA", 9p.
- CURIO, E., 1976. The ethology of predation. Berlin, Springer, 249p.
- EDMUNDS, M., 1974. Defence in animals. New York, Longman, 357p.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1974. Etologia: introducción al estudio comparado del comportamiento. Barcelona, Omega, 643p.
- FERREIRA, E. J. G., 1981. Alimentação dos adultos de doze espécies de ciclídeos (Perciformes, Cichlidae) do rio Negro, Brasil. Manaus, 1981 (Dissertação-Mestrado), Fundação Universidade do Amazonas-INPA, 254p.
- FONTENELE, O., 1950. Contribuição para o conhecimento da biologia dos tucunares (Actinopterygii, Cichlidae), em cativeiro. Aparelho de reprodução. Hábitos de desova e incubação. Revta.bras.Biol., 10 (4): 503-19.

---

\* A elaboração das referências foi feita segundo a Associação Brasileira de Normas Técnicas. PNB 66/77. Rio de Janeiro.

- \_\_\_\_\_, 1951. Contribuição para o conhecimento da biologia do apaiari, As-  
tronotus ocellatus (Spix) (Pisces, Cichlidae), em cativeiro. Aparelho de  
 reprodução. Hábitos de desova e prolificidade. Revta. bras. Biol., 11 (4):  
 467-84.
- FRYER, G., 1959. The trophic interrelationships and ecology of some littoral  
 communities of Lake Nyasa with especial reference to the fishes, and a  
 discussion of the evolution of a group of rock frequenting Cichlidae. Proc.  
Zool. Soc. Lond., 132: 153-281.
- \_\_\_\_\_, & Iles, T. D., 1972. The cichlid fishes of the Great Lakes of Afri-  
ca: their biology and evolution. Neptune city, T.F.H., 641p.
- GOULDING, M., 1979. Ecologia da pesca do rio Madeira. Manaus, Conselho Nacio-  
 nal de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (INPA), 172p.
- \_\_\_\_\_, 1980. The fishes and the forest: exploration in Amazonian natural  
history. California, California Univ. Pr, 280p.
- HONDA, E. M. S., 1972. Contribuição ao conhecimento da biologia de peixes do  
 Amazonas. I - Alimentação de Geophagus. Acta Amazônica, 2: 81-8.
- HYNES, H. B. N., 1950. The food of fresh-water sticklebacks (Gasterosteus  
aculeatus and Pygosteus pungitius), with a review of methods used in stu-  
 dies of the food of fishes. J. Anim. Ecol., 19: 36-57.
- KNÖPPEL, H-A., 1969. Investigação acerca da oferta alimentar em um igarapé de  
 água clara amazônico, baseada no conteúdo estomacal de Gymnotus carapo L.  
 e Pyrrhulina brevis Steind (Pisces, Gymnotoidei). SIMPOSIO Y FORO DE BIOLO  
 GIA TROPICAL AMAZONICA, 2., Leticia, AM, 1969. p.73-80.
- \_\_\_\_\_, 1970. Food of Central Amazonian fishes; contribution to the nutri-  
 ent-ecology of Amazonian rain forest streams. Amazoniana, 2 (3): 257-352.
- LIEM, K. F. & STEWART, D. J., 1976. Evolution of the scale-eating cichlid  
 fishes of Lake Tanganyika: A generic revision with a description of a new

species. Bull.Mus.Comp.Zool., 147 (7): 319-50.

LOWE-McCONNELL, R. H., 1964. The fishes of the Rupununi savana district of British Guiana, South America. Part I Ecological groupings of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. L.Linn.Soc.Zool., 45 (304): 103-44.

\_\_\_\_\_, 1967. Some factors affecting fish populations in Amazonian waters. Atas Simp.Biota Amazônica, 7: 177-86.

\_\_\_\_\_, 1969. The cichlid fishes of Guiana, South America, with notes on their ecology and breeding behaviour. Zool.J.Linn.Soc., 48: 255-302.

\_\_\_\_\_, 1975. Fish communities in tropical freshwaters: Their distribution, ecology and evolution. London, Longman, 337p.

MARLIER, G., 1968. Études sur les lacs de l'Amazonie Centrale III. Les poissons du lac Redondo; Les poissons du rio Preto da Eva. Cadern, Amazônia, 11: 23-57.

MARSHALL, N. B., 1976. The life of fishes. 5.ed. New York, Universe Books, 402p. (The Universe Natural History Series).

McKAYE, K. R., 1977a. Defense of a predator's young by a herbivorous fish: an unusual strategy. Amer.Natur., 111: 301-15.

\_\_\_\_\_, 1977b. Competition for breeding sites between the cichlid fishes of Lake Jilóa, Nicaragua. Ecology, 58 (2): 291-302.

\_\_\_\_\_, 1978. Explosive speciation: the cichlid fishes of Lake Malawi. Discovery, 13 (1): 24-29.

\_\_\_\_\_ & BARLOW, G. W., 1976a. Competition on between color morphs of the midas cichlid, Cichlasoma citrinellum, in Lake Jilóa, Nicaragua. In T. B. THORSON (ed.). Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan Lakes. Lincoln, School of Life Sciences, University of Nebraska, p.465-75.

\_\_\_\_\_ & BARLOW, G. W., 1976b. Chemical recognition of young by the midas

- cichlid, Cichlasoma citrinellum. Copeia, (2): 276-82.
- \_\_\_\_\_ & MCKAYE, N. M., 1977. Communal care and kidnapping of young by parental cichlids. Evolution, 31 (3): 674-81.
- MOYNIHAN, M., 1968. Social mimicry: character convergence versus character displacement. Evolution, 22 (2): 315-31.
- \_\_\_\_\_, 1981. The coincidence of mimics and other misleading coincidences. Am.Nat., 117: 372-78.
- NIKOLSKY, G. V., 1963. The ecology of fishes. London Academic, 352p.
- NOMURA, H. & SEIXAS, M. H., 1970. Considerações sobre a biologia da tilápia, Tilapia melanopleura Dumeril., 1859 da Fazenda Monte Alegre (Ribeirão Preto, São Paulo). Ciência e Cultura, 22 (3): 199-205.
- \_\_\_\_\_ & BARBOSA, J. M., 1980. Biologia do acará-cascudo, Cichlasoma bimaculatum (L., 1758) do riacho Bem Posta (Campo Maior, Piauí) (Osteichthyes, Cichlidae). Revta.bras.Biol., 40 (1): 159-63.
- PIANKA, E. R., 1978. Evolutionary ecology. 2.ed. New York, Harper & Row, 397p.
- RICKLEFS, R. E., 1979. Ecology. 2.ed. New York, Chiron Press, 966p.
- ROBERTS, T. R., 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo Basins. Bull. Mus.comp.Zool., 143 (2): 117-47.
- SAUL, W. G., 1975. An ecological study of fishes at a site in uper Amazonian Ecuador. Proc.Acad.nat.Sci.Philad., 127 (12): 93-134.
- SAZIMA, I., 1980. Estudo comparativo de algumas espécies de peixes lepidófagos (Osteichthyes). São Paulo, 1980 (Tese-Doutoramento), Universidade de São Paulo, Instituto de Biociência, 264p.
- \_\_\_\_\_, 1983. Scale-eating in Characoids and other fishes. Env.Biol.Fish., 9 (2): 2-17.
- SCHROEDER-ARAÚJO, L. T., 1980. Alimentação dos peixes da represa de Ponte Nova, Alto Tietê, São Paulo, 1980 (Tese-Doutoramento), Universidade de São

- Paulo, Instituto de Biociências, 88p.
- SOARES, M. G. M., 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do Igarapé do Porto, Aripuanã, Mt. Acta Amazônica, 9 (2): 325-52.
- WINDELL, J. T., 1968. Food analysis and rate of digestion. In: RICKER, W. E. ed. Methods for assessment of fish production in fresh waters. Oxford, Blackwell, p.197-203.
- ZARET, T. M., 1977. Inhibition of cannibalism in Cichla ocellaris and hypothesis of predator mimicry among South American fishes. Evolution, 31 (2): 421-37.
- \_\_\_\_\_, 1980. Life history and growth relationships of Cichla ocellaris, a predatory South American cichlid. Biotropica, 12 (2): 144-57.
- \_\_\_\_\_ & RAND, A. S., 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. Ecology, 52 (2): 336-42.
- ZBINDEN, K., 1973. Verhaltensstudien an Serrassalmus nattereri. Rev. suisse Zool., 80 (2): 521-542.