

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

História Natural de *Apistogramma hippolytae* (Perciformes: Cichlidae) em  
ambiente lacustre na Amazônia Central

Raoni Rosa Rodrigues

Monografia apresentada à Coordenação do  
Curso de Ciências Biológicas, da  
Universidade Federal de Uberlândia, para a  
obtenção do grau de Bacharel em Ciências  
Biológicas.

Uberlândia – MG  
Setembro – 2006

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

História Natural de *Apistogramma hippolytae* (Perciformes: Cichlidae) em ambiente lacustre na Amazônia Central

Raoni Rosa Rodrigues

Prof. Dr. Kleber Del-Claro

M.Sc. Lucélia Nobre Carvalho

Monografia apresentada à Coordenação do Curso de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Uberlândia, para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Uberlândia – MG  
Setembro – 2006

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

História Natural de *Apistogramma hippolytae* (Perciformes: Cichlidae) em ambiente lacustre na Amazônia Central

Raoni Rosa Rodrigues

Prof. Dr. Kleber Del-Claro  
M.Sc. Lucélia Nobre Carvalho

Instituto de Biologia

Homologado pela coordenação do Curso  
de Ciências Biológicas em 06/11/2006.

  
Prof. Dra. Cecília Lomônaco de Paula

Uberlândia – MG  
Setembro – 2006

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

História Natural de *Apistogramma hippolytae* (Perciformes: Cichlidae) em ambiente lacustre na Amazônia Central

Raoni Rosa Rodrigues

Aprovado pela Banca Examinadora em: 15/09/2006 Nota: 1000

---

Prof. Dr. Kleber Del-Claro  
Presidente da Banca Examinadora

---

Prof. Dr. José Fernando Pinese  
Membro da Banca Examinadora

---

Prof. Dr. Oswaldo Marçal Júnior  
Membro da Banca Examinadora

Uberlândia, 15 de setembro de 2006.

Àqueles que sempre estão ao meu lado:  
Papai, Mamãe, Irmãozinhos, Vovó,  
Moreno (*in memoriam*), Gaby...

## **Agradecimentos**

À todas as Forças Superiores que permitiram que esse trabalho fosse realizado:

À minha Família, que me suportou, na saúde e na doença, na presença e na ausência;

À Gaby, que principalmente na reta final foi o combustível que não me deixou desistir nunca;

Aos meus brilhantes orientadores, Lucélia, que me aturou (mas também riu muito dos meus tombos e desastres...) na selva e Kleber, que deu forma a esse trabalho. Ambos foram essências na minha formação enquanto biólogo e como pessoa;

Ao pessoal de Manaus, especialmente ao Jansen, que tanto contribuiu e tanto me ensinou, sem esquecer da minha família manauara;

Ao pessoal do LECI, que estão sempre disponíveis para ajudar;

Aos meus amigos, de dentro e de fora da UFU. Não vou citar nomes para não correr o risco de cometer nenhuma injustiça, mas aqueles que são queridos sabem o quanto o são;

A toda turma do Bugei, em especial ao nosso paciente Renshi;

Ao PET/BIOLOGIA – UFU, aos sempre Petianos e nossa Tutora Ana Maria Bonetti;

Ao Anselmo, sempre tão solícito e tão engraçado (aquela gargalhada...) nesses anos todos de graduação;

À UFU, todos os professores ligados ao nosso curso, além dos técnicos, que me transformaram (será???) em um Biólogo;

Ao SESu/MEC pelo financiamento na minha bolsa PET durante os últimos três anos;

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, que financiou minha estadia em Manaus.

## Resumo

Peixes são os vertebrados mais numerosos, sendo excelentes modelos para estudos de comportamento animal. Dentre desses estudos, destacam-se os trabalhos de História Natural, que são a base para os demais estudos sobre comportamento de uma determinada espécie. O presente trabalho teve como objetivo caracterizar a História Natural de *Apistogramma hippolytae* em seu ambiente natural, a Amazônia Central. Para tanto, foram realizadas 52 horas de observações diretas, utilizando mergulho livre, bem como observações supra-aquáticas, em uma lagoa formada pelo represamento de um igarapé. Os principais aspectos analisados foram distribuição e população total da lagoa, relação entre coloração e atividade realizada, interações inter e intraespecíficas, alimentação, pico de atividade, cuidado parental, além de caracterização do conteúdo estomacal e número e tamanho dos ovócitos. A população total na lagoa foi de aproximadamente  $221 \pm 16$  ( $\bar{x} \pm EP$ ) indivíduos, distribuídos de forma não homogênea pela lagoa. Foram caracterizadas sete áreas em que há formação de sub-grupos, e outras três consideradas apenas áreas de transição. Foi possível caracterizar cinco padrões de coloração para *A. hippolytae*, dependendo da atividade que o indivíduo estava executando, além de um padrão completamente diferente apresentado apenas pelas fêmeas que guardavam seus filhotes. Aparentemente, *A. hippolytae* vive em cardumes, sem defesa de território. Interagiu principalmente com *Crenicichla* sp., seu principal predador na lagoa. *A. hippolytae* demonstrou ser uma espécie diurna, “digger”, que se alimenta principalmente de larvas de insetos, não apresentando nenhum pico de atividade. Uma única fêmea analisada apresentou 97 ovócitos com diâmetro médio de  $1.42 \pm 0.11$  mm ( $\bar{x} \pm DP$ ). Apenas as fêmeas cuidam dos filhotes, por aproximadamente quatro semanas. Provavelmente apresentam um déficit energético durante esse período de cuidado para com a prole, e se alimentaram menos proporcionalmente ao número de vezes que têm que afugentar intrusos de seu território. Além disso, percorreram distâncias significativamente diferentes para afugentar as diferentes espécies que se aproximam de seus filhotes. Todos esses resultados contribuem para a construção da história de vida dessa espécie, e auxiliará nos futuros estudos sobre comportamento de espécies do gênero *Apistogramma*, especialmente aqueles de ecologia comportamental.

Palavras-chave: *Apistogramma*, história natural, Cichlidae.

## SUMÁRIO

|   |    |
|---|----|
| Introdução .....  | 1  |
| Estudos de história natural .....                           | 1  |
| Peixes, Ciclídeos e Apistogramma.....                       | 1  |
| Objetivos .....   | 6  |
| Objetivos específicos .....                                 | 6  |
| Materiais e Métodos.....                                    | 6  |
| Área de estudo.....   | 6  |
| Observações naturalísticas .....                            | 7  |
| Disponibilidade de recursos .....                           | 9  |
| Conteúdo estomacal, dados morfométricos e fecundidade ..... | 9  |
| Análise estatística.....                                    | 10 |
| Resultados .....  | 11 |
| Dados morfométricos e fecundidade.....                      | 11 |
| História Natural.....                                       | 11 |
| <u>Abundância e distribuição na lagoa</u> .....             | 11 |
| <u>Coloração</u> .....                                      | 12 |
| <u>Interações interespecíficas</u> .....                    | 13 |
| <u>Interações intraespecíficas</u> .....                    | 16 |
| <u>Alimentação</u> .....                                    | 17 |
| <u>Comportamento reprodutivo e Cuidado parental</u> .....   | 18 |
| Discussão .....   | 22 |
| Dados morfométricos e fecundidade.....                      | 22 |
| História Natural .....                                      | 23 |
| <u>Abundância e distribuição horizontal</u> .....           | 23 |
| <u>Coloração</u> .....                                      | 24 |
| <u>Interações interespecíficas</u> .....                    | 25 |
| <u>Interações intraespecíficas</u> .....                    | 26 |
| <u>Alimentação</u> .....                                    | 27 |
| <u>Comportamento reprodutivo e Cuidado parental</u> .....   | 27 |
| Referências Bibliográficas .....                            | 30 |



## LISTA DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| Figura 1: Distribuição de <i>Apistogramma</i> na América do Sul. Adaptado de Römer (2001). ....   | 3  |
| Figura 2: Principais marcas de <i>Apistogramma</i> . 1 – Contorno do primeiro raio da nadadeira dorsal; 2 – Listra sub-orbital; 3 – Coloração da nadadeira pélvica; 4 – Barras laterais; 5 – mácula caudal; 6 – Listra lateral; 7 – Mácula lateral. Modificado de Römer (2001). ....  | 4  |
| Figura 3: Vistas da lagoa localizada na Amazônia Central, Fazenda Dimona, onde o estudo se desenvolveu. a: galhos e troncos submersos. b: mosaico formado pela vegetação marginal. Fotos: Carvalho, L. N. ....  | 7  |
| Figura 4: Variação diária na temperatura no centro e na margem da lagoa onde o estudo se desenvolveu, na Fazenda Dimona, Amazônia Central. ....   | 8  |
| Figura 5: Desenho esquemático da lagoa onde o estudo se desenvolveu, situada na Amazônia Central, ilustrando as áreas citadas no texto. Desenho: Lima-Silva, D. B. ....   | 12 |
| Figura 6: Padrões de coloração exibidos por <i>Apistogramma hippolytae</i> . a, b – P1; c, d – P2; e, f – P3; g – P4; h – P4b; i, j – Fêmea. Detalhes no texto. Fotos: b, d, h – Zuanon, J. A. S.; f – Adaptado de Römer (2001); j – Rodrigues, R. R. Desenhos de Lima-Silva, D. B. ....                                      | 14 |
| Figura 7: Médias de bocadas no substrato por minuto, distribuídos ao longo do dia, para <i>Apistogramma hippolytae</i> em uma lagoa na Amazônia Central. ....   | 17 |
| Figura 8: Comportamento dos filhotes de <i>Apistogramma hippolytae</i> , permanecendo estáticos próximos a folhas. a: no campo, filhotes indicados pela seta. Note com se camuflam nas folhas (foto: Rodrigues, R. R.). b: no laboratório, mantendo o comportamento de ficarem próximos das folhas. (foto: Mendonça, F.) .... | 19 |
| Figura 9: Médias de bocadas no substrato por minuto, distribuídos ao longo do dia, comparados entre população de <i>A. hippolytae</i> com filhotes (losango) e populações sem filhotes (círculos). Barras horizontais representam desvio padrão. ....   | 19 |
| Figura 10: Frequência do número de ataques e distância mediana percorrida pela fêmea para atacar cada espécie que invadia seu ninho. Os valores relativos a <i>H. pretoensis</i> e <i>H. agulha</i> foram os únicos estimados. ....   | 21 |
| Figura 11: Regressão linear entre o logaritmo do número de bocadas e o logaritmo do número de ataques de fêmeas de <i>Apistogramma hippolytae</i> cuidando da prole dentro de uma mesma sessão de observação (30 min.) (n = 17). ....   | 22 |

## LISTA DE TABELAS

|  |    |
|--|----|
| Tabela 1: Média da população, desvio padrão e amplitude das dez áreas caracterizadas pelos seis sentidos visuais. Áreas em negrito foram consideradas áreas de transição, enquanto as restantes foram caracterizadas como subgrupos permanentes, de acordo com o desvio padrão apresentado pelas médias. ....  | 12 |
| Tabela 2: Freqüência de ocorrência (%) das atividades realizadas e padrão de coloração apresentado por <i>A. hippolytae</i> ; n representa o número de indivíduos observados realizando cada tipo de atividade. ....   | 15 |
| Tabela 3: Lista das espécies de peixes habitantes da lagoa onde o estudo foi realizado. ....   | 15 |
| Tabela 4: Freqüência numérica (N), freqüência de ocorrência (O) e eletividade (E) dos itens encontrados no estômago de <i>A. hippolytae</i> (n = 26). N* representa os dados excluindo-se o indivíduo que continha mais de 200 ovos no estômago. ....  | 18 |
| Tabela 5: Número de ataques, mediana e amplitude (cm) das distâncias percorrida pela fêmea para atacar indivíduos que se aproximavam do seu ninho. No caso de <i>H. pretoensis</i> e <i>H. agulha</i> , a distância mediana corresponde à única estimada. Distância zero significa que a fêmea apenas ameaçou um ataque a um indivíduo que já se encontrava muito perto do ninho. .... | 21 |

## **Introdução**

### ***Estudos de história natural***

Estudos de comportamento animal estavam, até o início do século XX, inseridos no que se chamava de estudos de História Natural (Sabino, 1999). Atualmente, os estudos em comportamento se tornaram mais abrangentes, aliando-se a outras áreas da biologia, como ecologia, evolução, genética e fisiologia (Sabino, 1999). A História Natural e o estudo clássico do comportamento animal preocupam-se em responder questões proximais de um comportamento, ou seja, como ele ocorre e quais seus mecanismos (Del-Claro, 2004). Entretanto, desde a década de 1950, muitos pesquisadores vêm se dedicando a investigar o comportamento animal também sob o aspecto de suas causas e origens evolutivas, buscando através de manipulações experimentais demonstrar a função adaptativa ou não dos comportamentos, o que se denomina atualmente de ecologia comportamental (Krebs e Davies, 1996; Del-Claro, 2004).

Nos estudos de comportamento de peixes em ambiente natural, a técnica amplamente utilizada é a de mergulhos com observações diretas (Sabino, 1999; Sabino e Carvalho, 2003). No Brasil, Sazima (1986) foi um dos pioneiros a utilizar esse método. Desde então, vários estudos têm demonstrado a importância e a eficiência da observação sub-aquática, tanto em ambiente marinho (e.g. Sazima, 1986; Sazima *et al.*, 2005; Sazima e Grossman, 2005), quanto dulcícola (e.g. Sabino e Castro, 1990; Sazima *et al.*, 2000; Carvalho *et al.*, 2006; Zuanon *et al.*, 2006). Mesmo assim, ainda são poucas as informações sobre comportamento de peixes em riachos brasileiros (Sabino, 1999). Diversas podem ser as causas para essa carência de estudos, entre elas a grande turbidez da água da maioria dos rios e riachos brasileiros. Contudo, existem regiões, como os igarapés da Amazônia Central, que apresentam riachos com águas transparentes, o que facilita o uso de observações diretas, por mergulho livre ou autônomo (obs. pess.). Isso pode ser especialmente interessante para peixes lacustres, pois geralmente se acostumam facilmente à presença do observador, se comportando de forma natural (Sabino, 1999; Römer, 2001).

### ***Peixes, Ciclídeos e Apistogramma***

Peixes são provavelmente os vertebrados mais antigos, representando aproximadamente 50% (25 mil espécies) de todos os animais vertebrados descritos (Vazzoler, 1996; Lowe-McConnell, 1999; Pough *et al.*, 1999; Sabino, 1999). Essa diversidade alcança seu ápice nos trópicos, onde

as estimativas, apenas para a Amazônia, são de que existam mais de 3.500 espécies desconhecidas da ciência (Lowe-McConnell, 1999).

A ictiofauna amazônica está representada principalmente pelas ordens Characiformes, Siluriformes e Perciformes (Lowe-McConnell, 1999). Perciformes, apesar de não ser a mais abundante na Amazônia, constitui-se na maior ordem dentre todos os vertebrados, com 156 famílias de peixes que habitam água doce, salgada e salobra (Froese e Pauly, 2006).

Nessa ordem, a família Cichlidae Heckel 1840, apresenta cerca de 105 gêneros e 1.500 espécies descritas, podendo chegar a 1.900, sendo considerada uma das maiores famílias de vertebrados (Kullander, 2003). Possui ampla distribuição, ocorrendo nas Américas Central e do Sul, no Texas, África, Madagascar, Oriente Médio e costa sudeste da Índia, além de ter sido introduzida em muitos locais pela ação antrópica (Kullander, 2003). Ciclídeos têm a forma do corpo bastante variada. A linha lateral é, em geral, interrompida; as escamas são ctenóides; os menores indivíduos medem pouco mais de 30 mm de comprimento (gêneros *Apistogramma* e *Taeniacara*) e os maiores passam de 1 m (*Cichla temensis*). Por apresentarem grande variedade de tamanho e coloração, muitas espécies já foram ou são utilizadas como peixes ornamentais. Outras espécies dessa família são exploradas na pesca e alimentação, como os amazônicos tucunaré (gênero *Cichla*) e o oscar ou apaiari (gênero *Astronotus*) (Kullander, 2003).

O gênero *Heterogramma* foi descrito por Regan, em 1906 (Römer, 2001). Porém, como esse nome já era utilizado para designar um gênero de besouros (*Heterogramma* Gueneé 1854), o mesmo autor propôs o nome *Apistogramma* Regan 1913 (Römer, 2001). O nome do gênero, segundo Kullander (2005), tem origem em duas palavras gregas, *apistos* (inconstante, incerta) e *gramme* (linha). *Apistogramma* possui cerca de 65 espécies (Froese e Pauly, 2006), sendo considerado o segundo maior gênero de ciclídeos da América do Sul (Römer 2001). Esses peixes estão distribuídos por praticamente toda a região neotropical a leste dos Andes (Figura 1), estando virtualmente adaptados a todos os tipos de águas e sistemas dessa região (Römer, 2001). No Brasil, ocorrem nas Bacias dos Rios Solimões/Amazonas, da Prata, Parnaíba e Paraguai (Römer, 2001; Kullander, 2003).

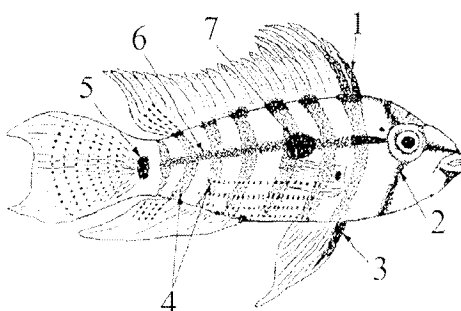


**Figura 1:** Distribuição de *Apistogramma* na América do Sul. Adaptado de Römer (2001).

*Apistogramma* são peixes pequenos (conhecidos em inglês como *dwarf cichlids* – ciclídeos anões) geralmente não ultrapassando os 30 mm de comprimento padrão (Kullander, 2003), os menores alcançando pouco mais de 20 mm e os maiores até 60 mm (Römer, 2001). Apresentam, usualmente, grande dimorfismo sexual, sendo os machos maiores e com nadadeiras mais bem desenvolvidas que as fêmeas (Römer, 2001). Römer e Beisenherz (1996) demonstraram que a temperatura é importante na determinação do sexo em 33 espécies do gênero. Em temperaturas maiores que 28°C e menores que 24°C, ocorre menor taxa de sobrevivência da prole, redução no peso e em tamanho, e no tamanho dos ovos, interferindo negativamente no sucesso reprodutivo (Römer, 2001). Essas diferenças parecem explicar muito do comportamento dos animais na natureza, pois a distribuição dos indivíduos nos diversos micro-habitats e profundidades está relacionada com uma preferência por temperaturas entre 25 e 27°C. Assim sendo, provavelmente, os grandes rios de águas mais quentes servem como barreira geográfica, isolando pequenas populações vizinhas, o que ajudaria a explicar a grande diversidade desse grupo (Römer, 2001). As espécies de *Apistogramma* preferem ambientes rasos e lênticos, com substratos (troncos, vegetação, pedras) que possam servir como abrigo (Römer, 2001). As espécies podem ser separadas em três ecotipos: “ribeirão” (*riverine*), que habitam águas quentes e rasas, ao longo da

margem dos grandes rios, em bancos de areia e fundos de pedra; “ribeirinho” (*creek*), que vive na margem de bancos de folhiço em pequenos riachos; “amplo” (*unspecialized*), que ocorre em todos os tipos de hábitat (Römer, 2001). Henderson e Walker (1990), estudando os habitantes de liteira do Igarapé Tarumã-Mirim, Amazônia Central, encontraram *Apistogramma* cf. *regani* vivendo na margem do folhiço submerso, em pequenos grupos. No Igarapé Candiru, também na Amazônia Central, Silva (1993) observou três espécies desse gênero, *Apistogramma* sp., *A. regani* e *A. agassizii*, todas vivendo no alagado marginal do igarapé e, *Apistogramma* sp. e *A. agassizii*, habitando também o centro do igarapé (água livre).

A coloração tem um papel muito importante nas relações intraespecíficas dos ciclídeos (Baerends e Baerends van-Roon, 1950). Esses autores descreveram seis sistemas diferentes de cromatóforos, cuja contração e expansão determinam a ausência ou presença de cor, respectivamente, concluindo que tais sistemas são úteis para descrever as marcas das oito diferentes espécies de ciclídeos por eles estudados. Römer (2001) caracterizou as marcas específicas para *Apistogramma* (Figura 2).



**Figura 2:** Principais marcas de *Apistogramma*. 1 – Contorno do primeiro raio da nadadeira dorsal; 2 – Listra sub-orbital; 3 – Coloração da nadadeira pélvica; 4 – Barras laterais; 5 – mácula caudal; 6 – Listra lateral; 7 – Mácula lateral. Modificado de Römer (2001).

Ciclídeos podem ser considerados animais sociais, pois apresentam uma série de comportamentos e sinais que permitem a comunicação com os outros indivíduos da mesma espécie (Baerends e Baerends van-Roon, 1950). Dessa forma, são reconhecidos dois tipos de organização social nos ciclídeos: formação de cardumes, na qual praticamente não há limites na distância entre os indivíduos, mais característico nas fases jovens, antes da primeira reprodução, ou quando as condições ambientais são desfavoráveis à reprodução; e formação de territórios,

quando há a defesa de um espaço definido, comum após os indivíduos atingirem a maturidade ou durante os períodos reprodutivos (Baerends e Baerends van-Roon, 1950).

Na literatura há poucas informações sobre a alimentação de *Apistogramma*. Alguns trabalhos mostram que as espécies desse gênero são onívoras, se alimentando desde detritos e algas a pequenos artrópodes terrestres e aquáticos (Silva, 1993; Henderson e Walker, 1990; Sánchez *et al.* 2003).

Como todos os ciclídeos, *Apistogramma hippolytae* Kullander 1982 apresenta cuidado parental (Kullander, 2003). Essa família tem sido objeto de diversos estudos que visam compreender esse comportamento (*e.g.* Baerends e Baerends van-Roon, 1950; Keenleyside, 1985; Baerends, 1993; Jones e Reynolds, 1997; Amundsen, 2003; Bonnevier *et al.*, 2003; Afonso e Santos, 2005; Kolm e Ahnesjo, 2005; Awata *et al.*, 2006; Kolm *et al.*, 2006). Cuidado parental pode ser definido de modo simples como sendo um investimento de energia dos pais na prole, uma associação entre pais e filhos após a fertilização dos ovos, que aumenta a sobrevivência dos filhotes (Keenleyside, 1979; Jameson, 1988; Sargent e Gross, 1993). Desde os clássicos estudos de Darwin esse comportamento tem atraído a atenção de biólogos, mas apenas a partir 1960 é que se passou a estudar o cuidado parental de forma mais sistemática (Sargent e Gross, 1993). Embora vários modelos matemáticos tentem explicar esse comportamento (veja Sargent e Gross, 1993; Krebs e Davies, 1996), ainda é muito difícil mensurar e avaliar os custos que os pais têm com o cuidado da prole (Jameson, 1988).

Römer (2001) afirma que existe em *Apistogramma* grande diversidade de comportamentos reprodutivos. Em geral, são as fêmeas, menos conspícuas, que escolhem o parceiro, e a estruturação da população é normalmente em haréns, com um macho para diversas fêmeas, sendo ele o responsável pela defesa do território e de suas fêmeas, enquanto ela protege a prole (Römer, 2001). A escolha da fêmea parece estar relacionada com o formato do corpo, das marcas e das nadadeiras (Römer, 2001). Há casos de monogamia facultativa, com formação de casais, com os parceiros cuidando da prole e do território. Curiosamente, em um processo mais raro de ser observado, pode haver inversão do dimorfismo, com a fêmea maior que o macho, e a população se estruturando em poliandria, onde os machos se organizam hierarquicamente para a proteção do território de desova (Römer, 2001).

Esse estudo tem destacada importância, pois será um dos primeiros a caracterizar os comportamentos de uma espécie de *Apistogramma* em seu ambiente natural, com registros

fotográficos, servindo assim como pano-de-fundo para futuras pesquisas sobre esse gênero, especialmente as relacionadas à ecologia comportamental, de populações e comunidades, investigando interações entre animais de lagoas amazônicas.

## **Objetivos**

No presente estudo será investigada a História Natural de *Apistogramma hippolytae*, em igarapés da Amazônia Central.

### ***Objetivos específicos***

- Determinar o tamanho da população da espécie em uma lagoa;
- Caracterizar a distribuição dessa população nos diferentes micro-habitats da lagoa;
- Caracterizar os padrões de coloração relacionando-os com as diferentes atividades executadas pelos indivíduos;
- Evidenciar diferenças morfológicas entre machos e fêmeas;
- Determinar o período de atividade dos indivíduos; assim como sua dieta, o comportamento alimentar e o período de forrageamento;
- Caracterizar as interações intra e inter-específicas, com ênfase na territorialidade, no comportamento reprodutivo e no cuidado parental;
- Descrever o número e tamanho dos ovócitos por fêmea e grau de maturação.

## **Materiais e Métodos**

### ***Área de estudo***

O estudo foi realizado entre abril e setembro de 2005, com trabalhos de campo semanais concentrados nos meses de agosto e setembro, em uma lagoa situada próximo ao acampamento da Fazenda Dimona (S 02.34042° / W 60.10160°), na área do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, PDBFF (convênio INPA / Smithsonian Institution), localizada a cerca de 80 km ao norte da cidade de Manaus. Esse local apresenta área de mata contínua, fragmentos de vários tamanhos, regiões de mata secundária de várias idades, além de pastagens. A floresta apresenta um dossel de 30-37 m de altura, sendo classificada como tropical fluvial, com média de precipitação anual variando entre menos de 100 mm na estação seca (junho a novembro) a 2500 mm na estação chuvosa (dezembro a maio) (Gascon e Bierregaard, 2001). A Fazenda Dimona



apresenta floresta de terra-firme, sendo drenada pela bacia do Rio Cuieras, afluente do Rio Negro (Gascon e Bierregaard, 2001).

A lagoa onde o estudo foi desenvolvido foi formada a aproximadamente 15 anos, devido ao represamento de um pequeno igarapé para a construção de uma estrada, que nunca chegou a ser terminada. O fundo é coberto principalmente por uma espessa camada de sedimentos finos e folhas em decomposição (aproximadamente 80%), e o restante (praticamente 20%) é coberto de troncos e galhos (Figura 3a). A lagoa é cercada por mata, compondo um mosaico de árvores e arbustos vivos que adentram a superfícies da lagoa e diversos troncos e galhos caídos já em processo de decomposição (Figura 3b).



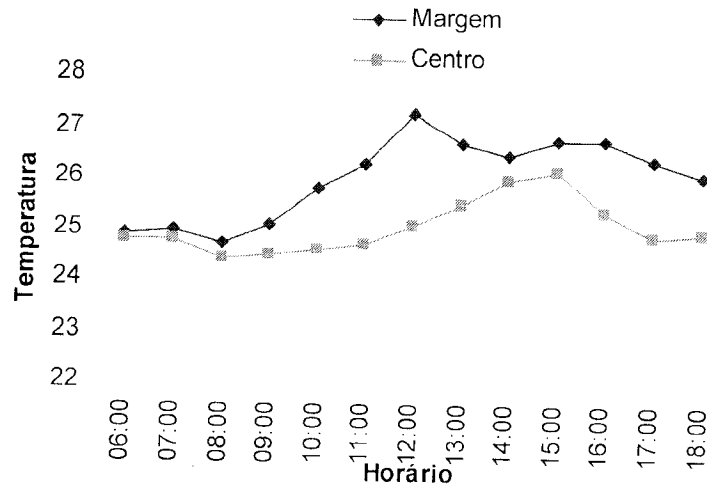
**Figura 3:** Vistas da lagoa localizada na Amazônia Central, Fazenda Dimona, onde o estudo se desenvolveu. a: galhos e troncos submersos. b: mosaico formado pela vegetação marginal. Fotos: Carvalho, L. N.

No período de estudo, a lagoa apresentava comprimento médio de 38,86 m, largura média igual a 13,58 m e a profundidade média foi de 47,71 cm. As médias do pH, da condutividade, da temperatura e do oxigênio dissolvido tiveram valores iguais a  $4,94 \pm 0,06$ ,  $8,7 \pm 0,14 \mu\text{S}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $25,2 \pm 0,28 \text{ }^\circ\text{C}$  e  $4,18 \pm 0,96 \text{ mg/L}$ , respectivamente ( $\bar{x} \pm \text{DP}$ ). A Figura 4 ilustra a variação da temperatura ao longo do dia.

### ***Observações naturalísticas***

Foi utilizado o método de observação direta através de mergulho livre, com auxílio de máscara, snorkel e roupa de neoprene, bem como observação supra-aquática, quando a profundidade local era inferior a 50 centímetros. Nos mergulhos noturnos, foi utilizada uma lanterna estanque, com um filtro vermelho, para diminuir a interferência da luz sobre os animais (Sabino, 1999). As informações foram anotadas a lápis em uma prancheta de acrílico branca (Sabino e Zuanon, 1998; Sabino, 1999). As observações foram divididas em sessões de 15 a 30

minutos, com intervalo mínimo de 20 minutos entre cada sessão. Utilizou-se o método animal focal e amostragem de todas as ocorrências (Altman, 1974).



**Figura 4:** Variação diária na temperatura no centro e na margem da lagoa onde o estudo se desenvolveu, na Fazenda Dimona, Amazônia Central.

Com a finalidade de se estimar a população na lagoa e a formação de subgrupos, foram realizados seis censos visuais. Dividiu-se a lagoa em 10 áreas e determinou-se um percurso que seria utilizado durante a coleta dos dados. Esse percurso foi dividido em três partes, e cada terço era percorrido em uma sessão de observação (30 minutos), durante os quais era anotada a quantidade de indivíduos presente em cada área. Calculou-se a média e o desvio padrão de indivíduos por área. Uma área seria considerada como um subgrupo caso a diferença entre a média e o desvio padrão fosse superior a 60%. Caso essa diferença fosse inferior a 60%, a área seria considerada apenas como área de transição. Além disso, calculou-se o valor do Índice de Dispersão (ID – Odum, 1988), para se confirmar o padrão de distribuição encontrado.

A análise da relação entre atividade executada e a coloração de *A. hippolytae* foi feita percorrendo-se percursos pré-determinados, focando um animal específico, durante aproximadamente três segundos. Anotava-se então a atividade que este estava executando e o padrão de coloração que exibia. No caso de haver mudança de coloração, observava-se até a mudança completa, e se anotava o que o indivíduo estava fazendo antes e depois da mudança. Os padrões de coloração foram descritos segundo Baerends e Baerends van-Roon (1950) e Römer (2001).

Para se definir a tática alimentar empregada, assim como o pico de atividade e a frequência de alimentação, observou-se um indivíduo durante um minuto, anotando-se o número de vezes que ele investia contra o substrato. Esse procedimento foi repetido para dez indivíduos em cada hora, das 06 às 18 horas. Fez-se a média de “bocadas” por minuto para cada hora. O mesmo procedimento foi utilizado para se calcular o número de “bocadas” por minuto para indivíduos que exibiam cuidado parental.

O comportamento de cuidado parental foi analisado em 17 sessões de 30 minutos. Observou-se um indivíduo com seus filhotes, concentrando as observações nas investidas desse indivíduo a invasores, anotando-se a espécie atacada, o número de ataques consecutivos e a distância percorrida pelo indivíduo para desferir o ataque. Comparou-se também o número total investidas com o número de “bocadas” totais das fêmeas para cada sessão de observação (30 min.).

#### ***Disponibilidade de recursos***

A disponibilidade de recursos alimentares foi analisada utilizando-se um amostrador de substrato padronizado (“*subber*”), de 30 x 30 cm, para se inferir sobre a distribuição dos indivíduos e sobre a abundância de alimento na lagoa. Coletaram-se três amostras em cinco áreas que variavam no número de indivíduos e na quantidade de fêmeas que cuidavam de seus filhotes. Devido a diferenças na quantidade de sedimento das diferentes áreas, as amostras tiveram seu tamanho padronizado.

#### ***Conteúdo estomacal, dados morfométricos e fecundidade***

A análise do conteúdo estomacal foi analisada utilizando-se 30 indivíduos. O todo digestório foi extraído, medindo-se o comprimento completo (esôfago, estômago e intestino). Os itens encontrados foram analisados sob estereomicroscópio e classificados em grandes grupos, e suas importâncias para a dieta foram calculados segundo os métodos de frequência de ocorrência e frequência numérica, como descritos por Hyslop (1980) e Zavala-Camin (1996). Calculou-se o valor do quociente intestinal (QI) pela divisão do comprimento total do intestino pelo comprimento padrão do peixe. Utilizou-se o método de Ivlev (1961) para se calcular a eletividade de cada item, de acordo com a seguinte fórmula:

$$E = \frac{(r_i - p_i)}{(r_i + p_i)}$$

Sendo:

$E$  = eletividade;

$r_i$  = porcentagem do item  $i$  encontrado no estômago;

$p_i$  = porcentagem do item  $i$  encontrado no ambiente.

Quando  $E$  é igual a zero, não há seleção dos itens, ou seja, a proporção encontrada no estômago é igual ao encontrada no ambiente. Quando  $E$  vale +1, existe alto grau de seleção, e o oposto, quando  $E$  é igual a -1, a espécie evita ingerir esse tipo de item (Ivlev, 1961).

As fêmeas sexualmente maduras tiveram seus ovários extraídos, e os ovócitos foram medidos e contados sob estereomicroscópio, para se calcular a fecundidade dessa espécie, segundo Vazzoler (1996).

Todos os indivíduos foram medidos em seu comprimento padrão (CP) e pesados. Espécimes testemunhos foram depositados na Coleção de Peixes do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) sob os números 26114 (machos) e 26115 (fêmeas).

### ***Análise estatística***

Utilizou-se Análise de Variância (ANOVA para um fator) para se analisar as diferenças entre as médias de bocadas por minuto ao longo do dia (pico de atividade), e ANOVA para medidas repetidas foi utilizada para se investigar diferenças na média de bocadas por minuto para indivíduos com e sem filhotes. Para se avaliar as diferenças na distância percorrida pela fêmea para atacar as diferentes espécies, utilizou-se o teste Kruskal-Wallis, seguindo pelo método de Dunn. Os dados do número de ataques e número de bocadas dentro de uma mesma sessão de observação foram logaritmizados ( $\log_{x+1}$ ) e fez-se regressão linear simples com os dados transformados.

O teste Kruskal-Wallis foi utilizado também para analisar diferenças na quantidade de alimento disponível entre as áreas. A comparação entre peso, tamanho (CP) e QI entre machos e fêmeas foi feita utilizando o teste  $t$  de Student, também utilizado para confirmar o valor do ID.

Utilizou-se os programas Systat 10.2, BioEstat 3.0 e Statistica 6.0 para a realização dos cálculos estatísticos. Em todos os testes, foi aceito  $\alpha$  crítico igual a 0,05. Os testes paramétricos foram feitos respeitando-se as premissas de cada teste.

## Resultados

### *Dados morfológicos e fecundidade*

Machos apresentaram CP médio de 40,90 mm, peso médio igual a 2,32 g e QI de 1,04, enquanto as fêmeas apresentaram valores médios de 34,82 mm, 1,26 g, 1,02, para CP, peso e QI, respectivamente. Comprimento padrão e peso apresentaram diferenças significativas entre os sexos (CP:  $t_{0,05,27} = 2,97$ ,  $p = 0,0031$ ; Peso:  $t_{0,05,27} = 3,40$ ,  $p = 0,0014$ ), enquanto valor do quociente intestinal (QI) não apresentou diferença (QI:  $t_{0,05,27} = 0,67$ ,  $p = 0,2680$ ) (N = 16 e 13, respectivamente)

Coletou-se apenas uma fêmea que apresentava ovócitos maduros. Dessa fêmea foram contados 97 ovócitos, com diâmetro médio de  $1,42 \pm 0,11$  mm ( $\bar{x} \pm DP$ ) e mais seis ovócitos menos desenvolvidos, que tinham diâmetro médio de  $0,3 \pm 0,06$  mm ( $\bar{x} \pm DP$ ).

### *História Natural*

Totalizou-se 52 horas de observação na natureza, divididas em 120 sessões (aproximadamente 26 minutos cada uma), sendo que sete horas foram de observações supra-aquáticas e o restante de observações sub-aquáticas.

### Abundância e distribuição na lagoa

Observações não quantificadas sugerem que *Apistogramma hippolytae* seja uma espécie típica de fundo, permanecendo rente ou próximo ao fundo grande parte do tempo. Quando se deslocava, não chegava a atingir a meia-água. Ao anoitecer, repousava sob as folhas ou troncos, sendo também observados dentro dos troncos.

Os seis censos visuais realizados revelaram uma população média de  $221 \pm 16$  ( $\bar{x} \pm EP$ ) peixes, distribuídos de forma agregada (ID = 3,79,  $t = 5,92$ ,  $p < 0,05$ ). Entre as 10 áreas analisadas (Figura 5) seis foram considerados permanentes, isto é, com formação de subgrupos, e quatro como sendo áreas de transição (Tabela 1).

A densidade média na lagoa foi igual a 0,4 indivíduos/m<sup>2</sup>, sendo que a maior densidade foi encontrada na área 05, que havia, em média, 7,22 indivíduos/m<sup>2</sup>.

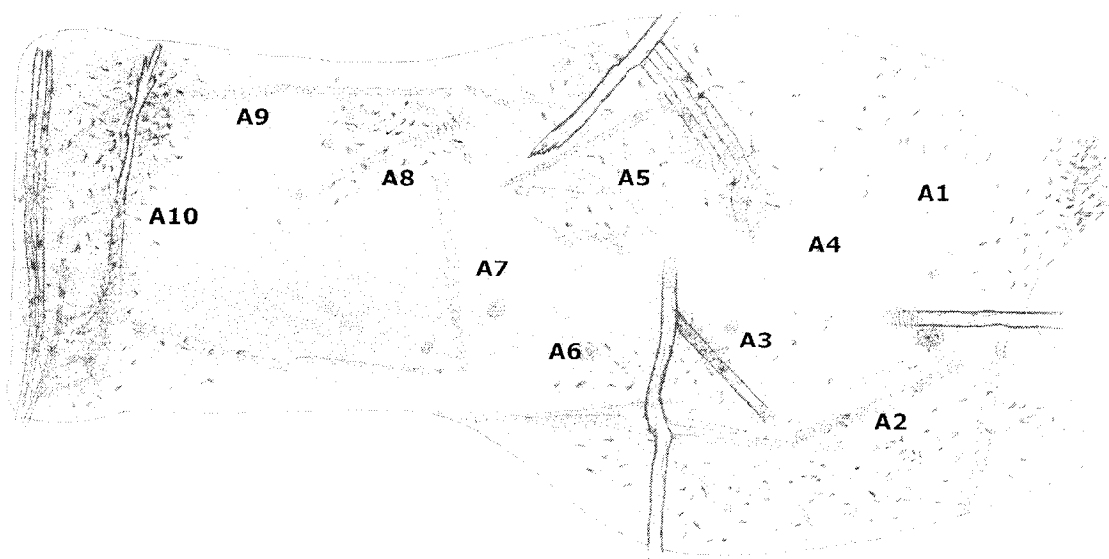
A análise do substrato não revelou diferenças significativas (Kruskal-Wallis, GL = 2,  $p = 0,6113$ ) entre a disponibilidade de recursos alimentares entre as áreas que apresentam *A. hippolytae* e as áreas que não se encontrou peixes.

**Tabela 1:** Média da população, desvio padrão e amplitude das dez áreas caracterizadas pelos seis sentidos visuais. Áreas em negrito foram consideradas áreas de transição, enquanto as restantes foram caracterizadas como subgrupos permanentes, de acordo com o desvio padrão apresentado pelas médias.

| Área      | População ( $\bar{x}$ ) | DP           | Amplitude        |
|-----------|-------------------------|--------------|------------------|
| 01        | 28,50                   | 8,26         | 21 (19-40)       |
| 02        | 22,17                   | 6,15         | 16 (14-30)       |
| 03        | 19,17                   | 7,39         | 16 (11-27)       |
| <b>04</b> | <b>13,67</b>            | <b>7,03</b>  | <b>21 (3-24)</b> |
| 05        | 43,33                   | 9,81         | 27 (31-58)       |
| 06        | 14,17                   | 6,21         | 18 (7-25)        |
| 07        | 24,00                   | 10,83        | 30 (10-40)       |
| <b>08</b> | <b>26,00</b>            | <b>14,39</b> | <b>39 (6-45)</b> |
| <b>09</b> | <b>6,33</b>             | <b>5,96</b>  | <b>17 (0-17)</b> |
| 10        | 24,50                   | 11,64        | 26 (10-36)       |

### Coloração

Puderam ser caracterizados cinco tipos diferentes de coloração exibidos por *A. hippolytae* dependendo da atividade que o animal estava realizando (Figura 6. Tabela 2), além de uma coloração exibida exclusivamente pelas fêmeas em cuidado parental. As mudanças de coloração são muito rápidas, bastando poucos segundos para uma mudança completa, exceto a coloração apresentada pelas fêmeas que cuidavam dos seus filhotes.



**Figura 5:** Desenho esquemático da lagoa onde o estudo se desenvolveu, situada na Amazônia Central, ilustrando as áreas citadas no texto. Desenho: Lima-Silva, D. B.

A cor mais comum é cinza prateada, sem mácula lateral ou pouco intensa. A listra sub-orbital também pode aparecer, normalmente pouco intensa (Figura 6c e 6d). Esse padrão foi denominado de P2, e foi encontrado principalmente quando os indivíduos estão se alimentando (Tabela 2).

No padrão denominado P1 (Figura 6a e 6b), o animal perde o brilho encontrado em P2. A listra lateral está bem intensa, bem como as máculas lateral e caudal. A pupila dilata, escurecendo também os olhos. Desaparece a listra sub-orbital. Barras laterais também podem aparecer. Esse padrão foi encontrado principalmente quando os indivíduos se encontravam parados pouco acima do fundo da lagoa (repouso, Tabela 2), ou quando eram perturbados, seja por movimentação brusca do observador, pela presença de um predador (em geral, *Crenicichla* sp.), ou por perseguição/agressão por um coespecífico. Raramente se encontravam grandes machos (CT superior a 5 cm) com esse padrão de coloração.

O padrão P3 (Figura 6e e 6f) foi encontrado principalmente em indivíduos grandes, pouco antes de efetuarem uma agressão a outros indivíduos (Tabela 2). A cor é cinza prateada, e não há sinais de nenhuma mácula ou listras, exceto a listra sub-orbital, que está bem evidente.

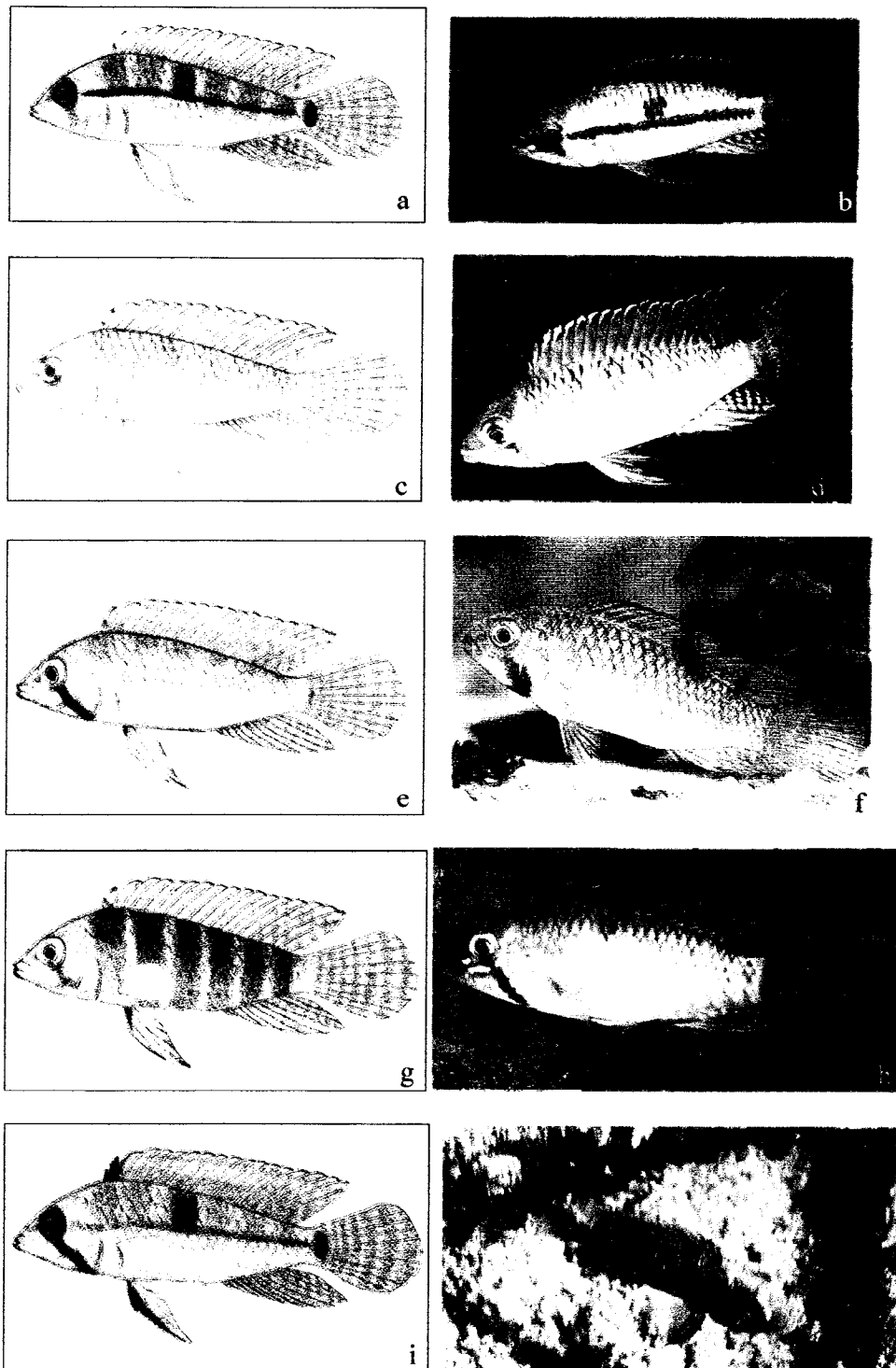
O padrão P4 (Figura 6g) é caracterizado por um aumento no brilho do animal, seguido pelo surgimento de barras laterais, e a listra sub-orbital pode aparecer com diferentes intensidades. Há uma contração da pupila, aumentando o brilho também na região dos olhos. Foi encontrado apenas nos indivíduos durante o display agonístico (Tabela 2).

O padrão exibido durante o display sexual (Tabela 2) foi considerado uma divisão do padrão P4 por ambos serem muito semelhantes (Figura 6h). A diferença do padrão P4b em relação ao P4 é que não há as barras laterais, e há um ligeiro aumento no brilho da região ventral.

O padrão exibido pelas fêmeas que cuidavam dos filhotes é exclusivo, apresentando manchas e coloração específicas. A coloração acinzentada é substituída por amarelo intenso (Figura 6i e 6j), e os primeiros raios da nadadeira ventral e dorsal se tornam negros. Geralmente, as máculas lateral e caudal estão bem evidentes, e a listra lateral não aparece.

#### Interações interespecíficas

Além de *Apistogramma hippolytae*, foram identificadas outras 12 espécies de peixes que habitavam a lagoa (Tabela 3). Todas essas espécies foram identificadas visualmente durante os mergulhos, com exceção de *H. malabaricus*, que foi registrada apenas pela captura de um juvenil e por relatos dos guias de campo.



**Figura 6:** Padrões de coloração exibidos por *Apistogramma hippolytae*. a, b – P1; c, d – P2; e, f – P3; g – P4; h – P4b; i, j – Fêmea. Detalhes no texto. Fotos: b, d, h – Zuanon, J. A. S.; f – Adaptado de Römer (2001); j – Rodrigues, R. R. Desenhos de Lima-Silva, D. B.



**Tabela 2:** Frequência de ocorrência (%) das atividades realizadas e padrão de coloração apresentado por *A. hippolytae*; n representa o número de indivíduos observados realizando cada tipo de atividade.

| Atividade                 | Padrão           | P1    | P2    | P3    | P4  | P4b |
|---------------------------|------------------|-------|-------|-------|-----|-----|
| <b>Alimentando</b>        | <b>(n = 513)</b> | 12,25 | 89,96 | 0,79  | 0   | 0   |
| <b>Repouso</b>            | <b>(n = 506)</b> | 89,28 | 10,82 | 0     | 0   | 0   |
| <b>Ataque</b>             | <b>(n = 36)</b>  | 19,44 | 19,44 | 61,11 | 0   | 0   |
| <b>Fuga</b>               | <b>(n = 34)</b>  | 32,35 | 67,65 | 0     | 0   | 0   |
| <b>Display sexual</b>     | <b>(n = 10)</b>  | 10    | 0     | 0     | 0   | 90  |
| <b>Display agonístico</b> | <b>(n = 5)</b>   | 0     | 0     | 0     | 100 | 0   |

Em geral, *A. hippolytae* interagiu pouco com os outros habitantes da lagoa. Foram observados alguns jovens de *Aequides pallidus* se alimentando juntamente com *A. hippolytae*.

**Tabela 3:** Lista das espécies de peixes habitantes da lagoa onde o estudo foi realizado.

| Ordem         | Família      | Espécie                         |                                |
|---------------|--------------|---------------------------------|--------------------------------|
| Characiformes | Characidae   | <i>Hemigrammus pretoensis</i>   |                                |
|               |              | <i>Hyphessobrycon agulha</i>    |                                |
|               |              | <i>Bryconops</i> sp.            |                                |
|               |              | <i>Crenuchus spirulus</i>       |                                |
|               |              |                                 |                                |
|               | Erythrinidae | <i>Erythrinus erythrinus</i>    |                                |
|               |              | <i>Hoplias malabaricus</i>      |                                |
|               | Lebiasinidae | <i>Copella nattereri</i>        |                                |
|               |              | <i>Copella nigrofasciata</i>    |                                |
|               |              | <i>Pirrhulina brevis</i>        |                                |
|               |              | <i>Nannostomus trifasciatus</i> |                                |
|               | Perciformes  | Cichlidae                       | <i>Apistogramma hippolytae</i> |
|               |              |                                 | <i>Aequidens pallidus</i>      |
|               |              |                                 | <i>Crenicichla</i> sp.         |

*Crenicichla* sp. foi a espécie que mais interagiu com *A. hippolytae*, numa típica interação predador-presa. Quando grandes indivíduos de *Crenicichla* sp. (comprimento total maior de 20 cm) se aproximavam, todos os indivíduos de *A. hippolytae* fugiam direção à margem, se escondendo sob folhas, raízes e entre os galhos. Foram observados apenas dois exemplares desse

tamanho, reconhecidos por marcas individuais. Quando se aproximavam indivíduos jovens (comprimento total entre 10 e 20 cm) de *Crenicichla* sp., *A. hippolytae* se posicionava perpendicularmente, exibindo a lateral do corpo, enquanto abria as nadadeiras caudal, dorsal e pélvica. Em duas oportunidades, foram observados ataques de grandes machos de *A. hippolytae* a indivíduos jovens de *Crenicichla* sp. que não acarretaram modificações no comportamento do espécime atacado. Em outras duas oportunidades, foram observados ataques e perseguições de *Crenicichla* sp. jovens a *A. hippolytae*. Indivíduos juvenis (comprimento total menor que 10 cm) de *Crenicichla* sp., por sua vez, se alimentavam junto com indivíduos de *A. hippolytae*, e algumas vezes foram atacados, perseguidos e afugentados por grandes machos de *A. hippolytae*.

Outra espécie predadora que foi vista atacando *A. hippolytae* foi *Erythrinus erythrinus*. Essa espécie permanecia próxima à margem e dava botes rápidos na direção aos grupos de *A. hippolytae* que se alimentavam.

#### Interações intraespecíficas

Além da divisão em subgrupos em locais específicos da lagoa, *Apistogramma hippolytae* ainda se dividia em pequenos grupos, com um número médio entre quatro e cinco indivíduos. Os tamanhos desses grupos variaram entre indivíduos solitários até um grande grupo no qual se contou 30 indivíduos. Porém, a maioria dos agrupamentos observados continha três indivíduos. Como a diferenciação entre macho e fêmea no campo é difícil, não foi possível determinar se há mistura de sexos nesses grupos menores.

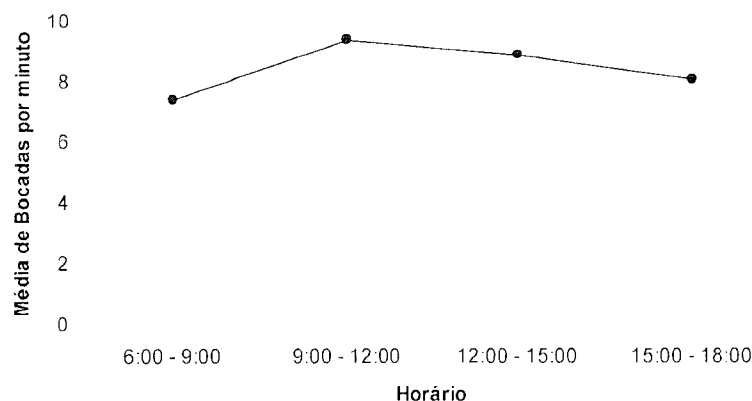
Não há defesa de território. Os indivíduos se alimentam lado a lado. Contudo, grandes machos (CT estimado maior que 5 cm) costumavam não permitir que outros indivíduos se permanecessem em seu local de forrageamento. Eles mudavam a coloração para P3 e afugentavam esses indivíduos que se aproximavam deles. Entretanto, tão logo os grandes machos voltavam a se alimentar, os menores se aproximavam novamente, permanecendo até serem afugentados de novo.

Também foi observada exibição entre machos, denominado display agonístico. Nesse comportamento, dois ou três indivíduos se exibiam simultaneamente. Todas as nadadeiras se abriam e ocorria mudança de coloração para o padrão P4. O indivíduo se posicionava paralelamente ao seu “adversário”, vibrando a cauda lateralmente, contudo sem se locomover. Os movimentos eram alternados, cada indivíduo por vez. Após dois ou três ciclos de exibição, os indivíduos retornavam ao padrão de coloração P2 e voltavam a se alimentar. Podia haver

alteração dos indivíduos que se exibiam. Um indivíduo podia sair da “disputa”, voltando a sua cor original, e outro entrar na disputa, mudando a coloração e começar a exibição, sem que o terceiro interrompesse o comportamento. Grandes machos, quando entravam durante a exibição de outros dois menores, acabavam imediatamente com o comportamento, os dois voltando rapidamente para o padrão P2 e indo se alimentar. Interessante notar que o macho grande não precisava agitar o corpo, apenas a mudança de coloração e a abertura das nadadeiras já eram suficientes para que a exibição fosse interrompida.

### Alimentação

Para capturar alimento, *Apistogramma hippolytae* insere a boca no substrato, filtrando as partículas digeríveis com os rastros branquiais, expelindo poeira de sedimento pelas aberturas operculares; partículas não digeríveis maiores eram eliminadas pela boca. Outra tática utilizada, mais raramente, consistia em abocanhar pequenas partículas em troncos e folhas, ou suspensas na coluna d'água. Os animais passavam a maior parte do tempo se alimentando junto ao fundo da lagoa. O horário de atividade dos animais foi predominantemente diurno, no período entre 06 e 18 horas. Não houve diferença significativa (ANOVA, GL = 1, F = 593,84,  $p > 0,05$ ) na quantidade de bocadas por minuto da população de *A. hippolytae* ao longo do dia, não caracterizando qualquer pico de atividade alimentar (Figura 7).



**Figura 7:** Médias de bocadas no substrato por minuto, distribuídos ao longo do dia, para *Apistogramma hippolytae* em uma lagoa na Amazônia Central.

A análise do conteúdo estomacal ( $n = 26$ ) revelou que *A. hippolytae* é principalmente microcarnívoro, se alimentando majoritariamente de larvas de insetos. Também utiliza pedaços

de insetos (Tabela 4). Detritos foram encontrados em todos os estômagos e 23% dos estômagos só continham esse item.

A análise do índice de eletividade permitiu perceber que há seleção de larvas dos insetos da família Chironomidae (Tabela 4).

**Tabela 4:** Frequência numérica (N), frequência de ocorrência (O) e eletividade (E) dos itens encontrados no estômago de *A. hippolytae* (n = 26). N\* representa os dados excluindo-se o indivíduo que continha mais de 200 ovos no estômago.

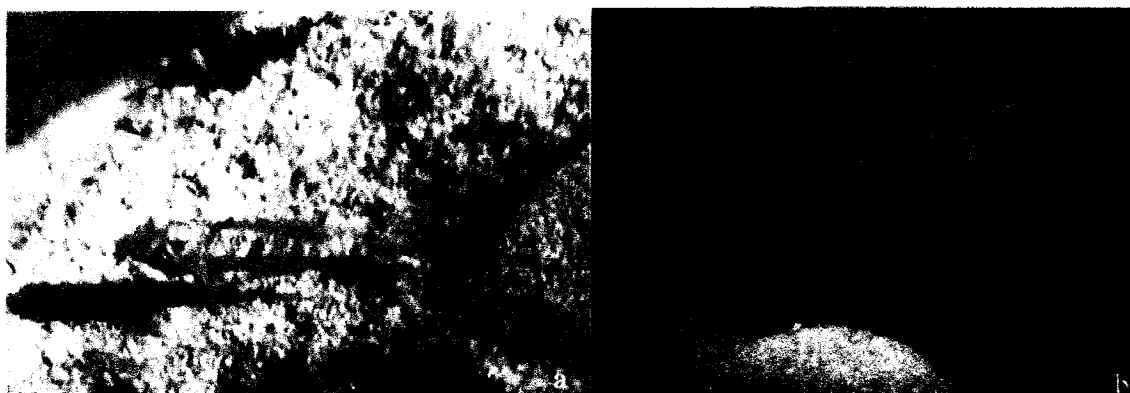
| <b>Itens alimentares</b> | <b>N(%)</b> | <b>N*(%)</b> | <b>O(%)</b> | <b>E</b> |
|--------------------------|-------------|--------------|-------------|----------|
| Diptera                  |             |              |             |          |
| Chironomidae             | 63,84       | 81,68        | 85,19       | 0,45     |
| Ceratopogonidae          | 6,30        | 8,11         | 48,15       | -0,38    |
| Fragmentos de inseto     | 5,10        | 6,29         | 66,67       | -0,67    |
| Ovos de peixes           | 23,45       | 2,24         | 33,33       | -0,15    |
| Outros (ácaros, algas)   | 1,30        | 1,68         | 29,63       | --       |
| Detritos                 | --          | --           | 100         | --       |

#### Comportamento reprodutivo e Cuidado parental

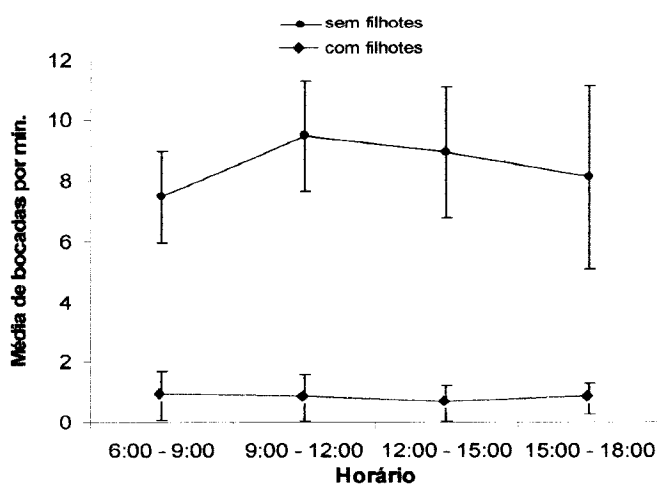
Não foi possível determinar exatamente qual o sistema de acasalamento adotado por *Apistogramma hippolytae*. Apenas as fêmeas cuidavam dos filhotes, sendo encontradas algumas vezes reunidas em pequenos espaços, aparentando a formação de haréns, mas outras vezes eram encontradas isoladas. A análise do substrato revelou que as fêmeas não estavam distribuídas devido à quantidade nem qualidade de recursos alimentares, pois não há diferenças significativas (Kruskall-Wallis, GL = 2, p = 0.7334) entre as três áreas analisadas (com muitas, poucas e sem nenhuma fêmea). Nas regiões em que havia mais de uma fêmea próxima a outra, era possível encontrar um macho grande nadando por perto, mas que não defendia um território, pois outros indivíduos nadavam entre as fêmeas, sendo atacados por elas. As fêmeas com filhotes disputavam territórios entre si, sendo observado confrontos com display agonístico que antecederiam ataques diretos com mordidas. As fêmeas mudavam de coloração, passando a exibir o padrão P4, sem, entretanto, perder o tom de amarelo, que nesse caso ficava mais intenso.

No início do comportamento de corte (n = 5), um macho, três quartos de tamanho maior que a fêmea, exibindo padrão de coloração do tipo P4b, posicionado perpendicularmente à fêmea abria todas as nadadeiras e fazia movimentos ondulatórios com o corpo. A fêmea permanecia com as

nadadeiras fechadas, em coloração P1 e, algumas vezes, executava o movimento de vibrar a cauda, sem, contudo, se posicionar perpendicularmente ao macho. Os movimentos eram intercalados, nunca ambos movimentando o corpo simultaneamente. Em todas as observações, após um ou dois ciclos de exibição, o casal nadou para um lugar que não permitia a continuidade da observação, em geral atrás de algum obstáculo.



**Figura 8:** Comportamento dos filhotes de *Apistogramma hippolytae*, permanecendo estáticos próximos a folhas. a: no campo, filhotes indicados pela seta. Note com se camuflam nas folhas (foto: Rodrigues, R. R.). b: no laboratório, mantendo o comportamento de ficarem próximos das folhas. (foto: Mendonça, F.).



**Figura 9:** Médias de bocadas no substrato por minuto, distribuídos ao longo do dia, comparados entre população de *A. hippolytae* com filhotes (losango) e populações sem filhotes (círculos). Barras horizontais representam desvio padrão.

Com relação à prole, a fêmea se posicionava sobre o cardume, ou, quando os filhotes estavam dispersos próximos às folhas, ela se posicionava no centro, com os juvenis ao seu redor. Mantinha as nadadeiras pélvicas e dorsal sempre bem abertas, exibindo as marcas negras (Figura

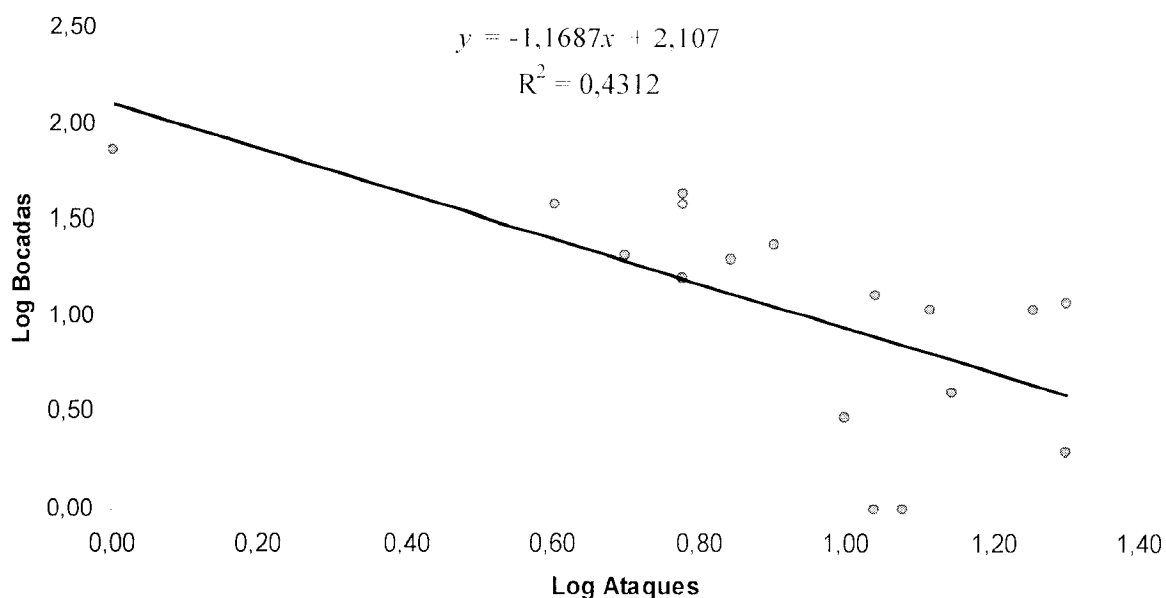
6i e 6j). Uma mesma fêmea foi acompanhada cuidando dos filhotes por quatro semanas consecutivas, sempre numa mesma área. Inicialmente eram entre 30 e 40 filhotes, com tamanho de cerca de 1 mm, que permaneciam sempre próximos à mãe. Os juvenis tinham coloração amarronzada sendo avistados sempre próximos às folhas secas. Os filhotes se dividiam em grupos menores, geralmente não permanecendo todos em um único cardume, e nunca eram avistados solitários. Nadavam pequenas distâncias de cada vez, em geral entre duas folhas, permanecendo estáticos ao se colocarem ao lado delas (Figura 8a e 8b). As folhas também eram usadas como esconderijo, sob as quais os juvenis se escondiam, juntamente com suas mães, caso fossem perturbados, bem como ao escurecer. Ao final da quarta semana, eram aproximadamente 20 filhotes com um tamanho entre 4 e 5 mm e a fêmea os abandonava, voltando à sua coloração original, atacando e expulsando para longe os jovens que a seguiam.

As fêmeas, enquanto cuidavam de sua prole, alimentavam-se menos que os indivíduos que não estavam em cuidado parental. Comparando-se as frequências de alimentação desses dois grupos, da população sem filhotes e das fêmeas com filhotes, percebe-se uma diminuição significativa (ANOVA para medidas repetidas, GL = 1, F = 415,31,  $p < 0,05$ ) na média do número de bocadas por minuto (Figura 9).

A fêmea atacava todos os indivíduos que se aproximavam de seus filhotes. Ela se afastava da sua prole, avançando rapidamente com a boca na direção do intruso. Podia perseguir um indivíduo, sem, contudo, desferir nenhum ataque, ou então podia persegui-lo desferindo até três ataques contra um mesmo invasor. A grande maioria dos ataques foi direcionada a outros indivíduos de *Apistogramma hippolytae* (64,15%). A análise da distância percorrida pela fêmea para atacar indivíduos que se aproximavam do seu ninho revelou diferenças significativas entre as espécies encontradas na lagoa (Kruskall-Wallis, GL = 5,  $p = 0,026$ ) (Tabela 5, Figura 10).

O Método de Dunn mostra que essa distância varia significativamente entre *Apistogramma hippolytae* e *Copella nigrofasciata*; entre *Crenicichla* sp. e *C. nigrofasciata* e entre *Crenicichla* sp. e *Nannostomus trifasciatus*. A fêmea não precisava morder o intruso para que este se afastasse. Para *Crenuchus spirulus*, bastava que a fêmea se voltasse para ele, ameaçando um ataque, que os indivíduos se afastavam. Para *Crenicichla* sp., o comportamento era diferenciado: a fêmea se afastava do ninho aproximadamente 60 cm, mantendo todas as nadadeiras bem abertas e exibindo a lateral do corpo para a *Crenicichla*. Realizava movimentos laterais com o corpo, balançando a cauda. Em seguida, desferia uma ou duas bocadas na direção da lateral do corpo da

Relacionando-se o quanto a fêmea se alimentava (número de “bocadas”) com o número de vezes que a fêmea afugentava outros indivíduos dentro de uma mesma sessão de observação (30 min.), notou-se um decréscimo no número de vezes que a fêmea se alimenta devido a um aumento do número de vezes que ela ataca outros indivíduos ( $r^2 = 0,43$ ,  $p = 0,0043$ ) (Figura 11).



**Figura 11:** Regressão linear entre o logaritmo do número de bocadas e o logaritmo do número de ataques de fêmeas de *Apistogramma hippolytae* cuidando da prole dentro de uma mesma sessão de observação (30 min.) ( $n = 17$ ).

## Discussão

### *Dados morfométricos e fecundidade*

As diferenças em tamanho e peso encontradas quando comparados machos e fêmeas de *Apistogramma hippolytae* reforça o padrão característico do gênero, com os machos maiores e mais pesados que as fêmeas (Römer, 2001; Kullander, 2003).

O tamanho médio dos ovócitos encontrados para *Apistogramma hippolytae* não difere daqueles descritos na literatura para outras espécies do gênero (Coleman, 2004). Apesar da relação positiva entre tamanho dos ovócitos e cuidado parental ser conhecida há muito tempo (*e.g.* Gross e Sargent, 1985), novos estudos vêm mostrando empiricamente que esse modelo deve ser revisto (Kolm e Ahnesjo, 2005; Kolm *et al.*, 2006). O número de ovos encontrados na fêmea (97) pode ser considerado pequeno quando comparado aos dados obtidos em laboratório por Römer (2001), que encontrou entre 250 e 300 ovos. Embora apenas uma fêmea madura tenha

sido analisada, o que inviabiliza uma conclusão, não se pode deixar de considerar que as condições de laboratório favoreçam uma maior disponibilidade de recursos energéticos e sua alocação na reprodução pela fêmea, ou então, como ciclídeos possuem desova parcelada (Kullander, 2003) a fêmea poderia já ter desovado uma vez na estação reprodutiva, e quando coletada estava se preparando para uma segunda desova.

### ***História Natural***

#### Abundância e distribuição horizontal

A distribuição dos indivíduos de uma população pode estar diretamente relacionada com a distribuição dos recursos alimentares nesse ambiente (Ricklefs, 2003). Porém, esse fator não pode ser utilizado para explicar a distribuição agregada encontrada em *Apistogramma hippolytae*, pois a análise da quantidade de recursos alimentares disponíveis nas áreas onde se encontrou *A. hippolytae* e onde essa espécie ocorreu apenas raramente mostrou que esse tipo de recurso estava distribuído de forma homogênea por toda a lagoa. Römer (2001) demonstrou que a temperatura da água é um importante fator determinando a presença de várias espécies do gênero *Apistogramma*, tanto na coluna d'água (distribuição vertical) quanto ao longo do fundo do rio (distribuição horizontal). Outro estudo com o ciclídeo *Pseudotropheus aurora*, no Lago Malawi, na África, encontrou resultado semelhante (Hert, 1992). Contudo, esse também parece não ser o caso da lagoa em estudo, pois a temperatura no fundo e na margem da lagoa se mantêm, ao longo do dia, na faixa ótima de temperatura descrita por Römer (2001) (Figura 4). Logo, a formação de subgrupos de *Apistogramma hippolytae* em locais específicos da lagoa parece estar relacionada com a presença do seu principal predador nessa lagoa, *Crenicichla* sp. Os exemplares dessa espécie que apresentavam riscos reais (CT superior a 20 cm), causando a fuga imediata de todos os indivíduos de *A. hippolytae*, eram mais comumente avistados nadando nas regiões mais profundas da lagoa, locais que coincidiam com a ausência de *Apistogramma hippolytae*. Além disso, nos locais mais rasos havia uma maior quantidade de folhas e galhos submersos, o que aumentava a quantidade de abrigo disponível.

Analisando as densidades calculadas para os subgrupos, percebemos que são semelhantes àquelas já descritas na literatura para essa espécie, de aproximadamente cinco indivíduos/m<sup>2</sup> (Römer, 2001). Como enfatizado por Römer (2001), essa espécie apresenta uma densidade inferior às outras espécies do gênero, que chegam a ter centenas de indivíduos por metro



quadrado. Porém, Henderson e Walker (1990) encontraram uma baixa densidade também para *Apistogramma cf. regani* (média de 7 indivíduos/m<sup>2</sup>). Calculando-se a densidade total da lagoa, esse valor é ainda menor, reflexo dos amplos espaços nos quais não se encontra subgrupos de *Apistogramma hippolytae* (Figura 5). Da mesma forma, *A. cf. regani* também apresentou densidade menor (3,2 indivíduos/m<sup>2</sup>) quando analisada toda a extensão do banco de folhas (Henderson e Walker, 1990).

### Coloração

A coloração animal pode ter diferentes funções, tais como termorregulação, comunicação intra e interespecífica (Endler, 1978). A coloração em ciclídeos tem um importante papel, não só para a comunicação intraespecífica (Baerends e Baerends van-Roon, 1950), mas também interespecífica, mesmo entre espécie do gênero (Römer e Beisenherz, 2005; Ready, *et al.* 2006). Embora a mudança de coloração de acordo com o humor dos ciclídeos seja bem conhecida pelos aquaristas (*e.g.* Römer, 2001), não se conhece nenhum trabalho que tenha quantificado as atividades executadas com as cores exibidas pelos indivíduos, buscando inferir o humor em que se encontrava o animal. Nesse sentido, o padrão P2, apesar de apresentar um leve brilho, os animais se confundiam com o fundo da lagoa que também é claro, sendo o padrão mais observado, ocorrendo quando o animal executava sua atividade mais comum, se alimentar (89,96%, Tabela 2) sem nenhuma perturbação. Römer (2001) relaciona essa coloração com humor neutro, tranqüilo. Em verdade, a ocorrência de distúrbios no ambiente era rapidamente seguida por uma mudança na coloração, em geral para P1. A combinação de manchas, listras e barras apresentadas no padrão P1, aliado à redução no brilho do animal, parece ser disruptiva, quebrando o contorno do peixe, facilitando sua camuflagem e fuga (Zavalla-Camin, 1986). Isso é particularmente verdadeiro se considerarmos camuflagem e/ou cripticidade como sendo a capacidade de um animal se confundir com o pano-de-fundo do substrato ambiental no qual ele se encontra (Endler, 1978, 1988; Del-Claro e Vasconcellos-Neto, 1992). Apesar do discutido acima, 67,65% dos indivíduos em fuga apresentavam o padrão P2 (Tabela 2). A explicação pode estar no fato de que a grande maioria das observações de ataque e fuga observados estavam relacionadas com pequenos botes desferidos por indivíduos de *A. hippolytae* grandes (CT maior que 5 cm) durante a alimentação (veja abaixo *interações intraespecíficas*). Como esses botes eram curtos e não contínuos, o indivíduo atacado se afastava poucos centímetros e não era mais perseguido, não havendo mudança de coloração. Entretanto, perseguições contínuas, por

*Crenicichla* sp., ou movimentações e aproximações bruscas do observador eram rapidamente seguidas de uma mudança da coloração para o padrão P1.

No padrão P3, o sinal de agressividade é representado pela listra sub-orbital, presente também nas fêmeas enquanto cuidam dos seus filhotes e que são muito agressivas. O padrão apresentado por Römer (2001) para indivíduos levemente agressivos não está de acordo com nossas observações; para esse autor, o padrão P3 corresponderia a indivíduos dominantes. Contudo, isso não parece ser o que acontece na natureza, pois os peixes que apresentam essa coloração (apenas aqueles com comprimento total maior que 5 cm) o faziam poucos instantes antes de desferirem um ataque a um coespecífico, não permanecendo com a listra sub-orbital todo tempo, como esperado em indivíduos dominantes.

Ambos padrões P4 e P4b apresentam em comum um aumento considerável no brilho do corpo como um todo. Esse aumento no brilho pode estar relacionado com o fato do indivíduo estar se exibindo para fêmeas ou competindo por elas, e já foi demonstrado que fêmeas de alguns ciclídeos preferem machos com brilho mais intenso (Maan *et al.*, 2006). Convém notar que em um estudo em cativeiro com *Apistogramma cacatuoides*, Römer e Beisenherz (2005) demonstraram o contrário.

A coloração amarela para fêmeas, quando em cuidado parental, é bem difundida em todo o gênero *Apistogramma*, bem como o padrão de manchas (veja imagens em Römer, 2001; Azas, 2006; Froese e Pauly, 2006). O amarelo, combinado com manchas ou listras negras, é reconhecido como um dos padrões de coloração aposemáticos mais comuns não só em peixes (Endler, 1978) e pode, no caso em estudo, estar associado com a grande agressividade das fêmeas, servindo de alerta para os outros habitantes da lagoa para não se aproximarem do seu ninho. Em geral, um padrão de coloração só tem sentido biológico quando associado a um comportamento (Del-Claro, 1996). O caráter de advertência do amarelo nas fêmeas de *Apistogramma* está provavelmente associado ao comportamento de vibrar a cauda lateralmente ou de ataque direto ao possível agressor.

#### Interações interespecíficas

*Apistogramma hippolytae* e os demais habitantes da lagoa interagem pouco provavelmente porque apenas *Aequidens pallidus* habita a mesma região (fundo da lagoa) e explora o mesmo recurso alimentar que *A. hippolytae*, vivendo e se alimentando de pequenas larvas de insetos no fundo. Mesmo assim, a população de *A. hippolytae* é superior a de *A. pallidus*, e os adultos

preferem habitar as partes mais profundas da lagoa, onde há apenas uma pequena população de *A. hippolytae*. Além disso, adultos de *A. pallidus* são ictiófagos oportunistas (Carvalho, L. N., comunicação pessoal) e os indivíduos jovens de *Apistogramma hippolytae* evitam permanecer próximos a eles. Como resultado, apenas os jovens de *A. pallidus* são vistos se alimentando próximos ou mesmo entre os grupos de *Apistogramma hippolytae*. Todas as outras espécies são apanhadoras de superfície, ocupando estratos superiores na coluna d'água, com exceção dos predadores, *Hoplias malabaricus* e *Erithrynus erithrynus* que vivem escondidos nas margens e de *Crenicichla* sp. que, quando adulto, fica rondando a lagoa nadando à meia água, além de *Crenuchus spirulus*, que se desloca pouco, se concentrando em poucos grupos com muitos indivíduos à meia-água.

Analisando o comportamento frente ao principal predador, *Crenicichla* sp., nota-se que apenas os indivíduos com tamanho superior a 20 cm de comprimento total oferecem riscos a *Apistogramma hippolytae*, provocando a fuga imediata de todos os peixes para abrigos próximos. Como já foi dito, a presença de exemplares desse porte parece estar diretamente relacionada com a distribuição dos subgrupos de *A. hippolytae*, que evitam áreas mais profundas onde foram avistados com mais frequência os exemplares de *Crenicichla* desse tamanho. Ricklefs (2003) demonstra vários exemplos de outras espécies cuja distribuição espacial está relacionada com a presença de predadores. Agrupamentos, dispersões, fuga para áreas de difícil acesso ao predador são exemplos de táticas de evasão à predação comuns em presas de diferentes grupos animais, incluindo peixes (e.g. Alcock 2004).

#### Interações intraespecíficas

A população estudada de *Apistogramma hippolytae* parece estar organizada em cardumes, mesmo os exemplares adultos (Baerends e Baerends van-Roon, 1950). Não foi observada uma única luta por território, ou indivíduos que defendessem uma mesma região por um período superior a quatro horas. Eram observadas apenas pequenas disputas por espaços de alimentação, que são comuns em cardumes de ciclídeos (Baerends e Baerends van-Roon, 1950). Além disso, as condições eram favoráveis, pois a lagoa apresentava abundância de alimentos e refúgios, não justificando dessa forma a formação de cardumes pelos adultos, mesmo durante o período de reprodução. Contudo, também foram identificadas características de sociedades territorialistas, durante essa disputa por alimento, com um indivíduo maior atacando todos os outros menores. Esse comportamento foi descrito apenas para peixes em aquário, quando havia uma densidade

muito alta (Baerends e Baerends van-Roon, 1950). Contudo, pode não ser o que acontece na lagoa, pois a densidade média total é muito inferior àquela encontrada por Römer (2001).

#### Alimentação

*Apistogramma hippolytae* está incluído na categoria de “*diggers*”, que inserem suas mandíbulas protráteis no substrato, utilizando os rastros branquiais para “filtrar” os itens que fazem parte da dieta (Keenleyside, 1979; Sazima, 1986). O horário de atividade, durante o período diurno, bem como a análise dos itens alimentares de *A. hippolytae* corroboram os dados de que a maioria dos ciclídeos (e também dos *Apistogramma*) são animais diurnos e microcarnívoros (Römer, 2001; Kullander, 2003).

Os indivíduos se alimentavam constantemente ao longo do dia, não apresentando pico de atividade. Römer (2001) já chamava atenção para esse fato, explicando que para se manter essa espécie em aquário é necessário que o fundo seja coberto de areia, que os peixes passam “mastigando” durante todo o dia. Dois fatores poderiam explicar esse fenômeno: o tipo de alimento utilizado (principalmente larvas e pedaços de insetos) e a estabilidade da temperatura. Em geral, peixes que se alimentam de pequenos insetos e de sedimentos junto ao substrato passam a maior parte do tempo forrageando (Zavala-Camin, 1996). A temperatura quase constante ao longo do dia (Figura 4) permite que os indivíduos permaneçam se alimentando, não tendo que migrar para regiões mais profundas para fugirem de mudanças bruscas da temperatura.

Os indivíduos de *Apistogramma hippolytae* demonstram uma preferência alimentar por larvas de insetos Chironomidae. Esses insetos são abundantes em ambientes de água doce, servindo de alimento para uma grande quantidade de espécies de peixes (Borror e De Long, 1988). Talvez essa abundância seja a causa desse item ser o mais consumido e o preferido por *Apistogramma hippolytae*, simplesmente porque era o alimento mais disponível no substrato.

#### Comportamento reprodutivo e Cuidado parental

Römer (2001), mantendo *A. hippolytae* em aquário durante oito anos, não documentou um único caso de poligamia, afirmando que sempre observou a formação de casais estáveis. Contudo, nosso estudo parece corroborar Schmettkamp (1982 *appud* Römer, 2001), que documentou poligamia como sendo o comportamento reprodutivo adotado, quando relatou a primeira reprodução em cativeiro dessa espécie. A concentração de fêmeas em uma área restrita, com apenas um único e grande macho nadando pelo local, parece indicar a formação de haréns.

Além disso, a permissividade da fêmea, que não atacava esses grandes indivíduos, pode indicar grau de parentesco desses com os filhotes, pois a fêmea não relutava em atacar indivíduos de *Crenicichla* sp. duas vezes maiores que esses machos.

Segundo o Princípio de William (veja discussão em Sargent e Gross, 1993), um indivíduo permanece investindo no cuidado de seus filhotes com um custo em seu potencial para futuras reproduções. Esse “*trade-off*” entre reprodução atual e futura é evidente em *Apistogramma hippolytae*, pois as fêmeas, cuidando de seus filhotes, parecem apresentar déficit energético quando comparadas à população que não está em cuidado parental. Além de redução no número de bocadas por minuto das fêmeas (Figura 9), a escolha do território de nidificação interfere negativamente no tempo que a fêmea terá para se alimentar (Figura 11). Outros trabalhos com o gênero *Apistogramma* apresentaram resultados semelhantes. Römer e Beisenherz (2005) sugerem que o território do macho pode ser importante na escolha da fêmea de *Apistogramma cacatuoides*, assim como estudos com outras espécies de ciclídeos (e.g. Walter e Trillmich, 1994).

Essa relação entre números de bocadas e ataques a intrusos pode determinar a duração do tempo de proteção aos filhotes. Um ninho que fica muito exposto à aproximação de outros indivíduos pode aumentar o déficit alimentar da fêmea, que possivelmente abandonará os filhotes para não morrer de fome. Logo, supõe-se que as fêmeas de *A. hippolytae* procurem os machos com territórios mais escondidos. Como a análise do substrato revelou que o recurso alimentar não é fator decisivo na escolha do local de nidificação, outros recursos, como abrigos e presença de potenciais predadores, parecem ter um papel importante.

O comportamento dos filhotes coincide com aquele documentado por Baerends e Baerends van-Roon (1950) para outras espécies de ciclídeos que depositam seus ovos no substrato. Os juvenis livre-natantes tendiam a permanecerem reunidos em pequenos cardumes, sempre próximos às folhas. Esse comportamento, aliado à cor amarronzada dos filhotes, parece auxiliar muito na camuflagem dos indivíduos (Endler, 1978; Carvalho *et al.*, 2006), pois dessa maneira se confundiam com os sedimentos que ficavam aderidos às algas presas às folhas (Figura 8a e 8b). Como se observou o cuidado parental apenas após os filhotes passarem para a fase de livre-natantes, não foi possível determinar com exatidão o local de nidificação. Acredita-se que seja escondido sob as folhagens, uma vez que foi possível observar uma fêmea com uma leve coloração amarelada defendendo uma região sob folhas.

A análise da diferença nas distâncias percorridas pela fêmea para atacar intrusos de diferentes espécies que se aproximaram de seu ninho permite-nos deduzir que a fêmea tem a capacidade de reconhecer as espécies que oferecem um risco maior a sua prole. Basta notar que a distância mediana percorrida para afugentar *Crenicichla* sp. (predador) é seis vezes maior que aquela percorrida para atacar *Copella nigrofasciata* ou *Nannostomus trifasciatus* (comedores de insetos e algas). Essa capacidade em reconhecer as espécies que são potenciais predadores já foi descrita por Ochi e Yanagisawa (1998), para duas espécies de *Lepidolamprologus* na África. Evolutivamente, esse reconhecimento pode aumentar o sucesso reprodutivo da fêmea, pois proporciona economia de energia, uma vez que a protetora evita se deslocar uma distância desnecessária para afugentar um indivíduo de uma espécie inofensiva à sua prole.

Futuros estudos sobre comportamento reprodutivo, dinâmica da população de *Apistogramma hippolytae* em ambientes não modificados e de interações intraespecíficas auxiliariam na construção da história de vida dessa espécie, conhecimento fundamental quando se pensa em preservação ambiental (Sabino, 1999; Römer, 2001).

## Referências Bibliográficas

AFONSO, P.; SANTOS, R.S. Within-nest spawning-site preferences of female bluefin damselfish: the effect of early-stage eggs. **Acta Ethol.** v. 8. p. 5–11, 2005.

ALCOCK, J. **Animal Behavior, an evolutionary approach.** New York: Sinauer Associates, Inc. 640 pp. 2004.

ALTMAN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, v. 49, p. 227-267, 1974.

AMUNDSEN, T. Fishes as models in studies of sexual selection and parental care. **Journal of Fish Biology.** v. 63 (Supplement A). p. 17–52, 2003.

AWATA, S.; TAKEUCHI, H.; KOHDA, M. The effect of body size on mating system and parental roles in a biparental cichlid fish (*Julidochromis transcriptus*): a preliminary laboratory experiment. **J Ethol.** v. 24. p. 125–132, 2006.

AZAS, J. M. A. The Cichlid Companion. disponível em: <<http://www.cichlidae.com>>. Acesso em jul. 2006.

BAERENDS, G. P. A comparative study of stimulus selection in the filial following response of fry of substrate spawning cichlid fish. **Behaviour.** n. 125. v.1-2. p.79-155, 1993.

BAERENDS, G. P.; BAERENDS VAN-ROON, J. M. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. **Behaviour**, supplement 1. p 1-243, 1950.

BONNEVIER, K.; LINDSTR, K.; MARY, C. S. Parental care and mate attraction in the Florida flagfish, *Jordanella floridae*. **Behav Ecol Sociobiol.** v. 53. p. 358–363, 2003.

BORROR, D. J.; DE LONG, D. M. **Introdução ao estudo dos insetos.** São Paulo: Ed. Blucher. 653 p. 1988.

CARVALHO, L. N.; ZUANON, J.; SAZIMA, I. The almost invisible league: crypsis and association between minute fishes and shrimps as a possible defence against visually hunting predators. **Neotropical Ichthyology.** v. 4. n. 2. p. 219-224, 2006.

COLEMAN, R. Cichlid Research home page. Disponível em: <<http://cichlidresearch.com/index.html#Contents>>. Acesso em jun. 2004

DEL-CLARO, K. A Função Defensiva da Coloração Animal. *In: XIV Encontro Anual de Etologia, Etologia 14.* Uberlândia, MG. v. 1, p. 175-184. 1996.

DEL-CLARO, K. **Comportamento Animal: uma introdução à ecologia comportamental**. Jundiaí: Livraria Conceito. 132p. 2004.

DEL-CLARO, K.; VASCONCELLOS-NETO, J. Os Padrões de Coloração Animal: Exemplos na Serra do Japi. *In*: MORELLATO, L. P. (Org.). **História natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. CAMPINAS, 1992. p. 202-234.

ENDLER, J. A. A predators view of animal colour patterns. **Evolution Biology**. v. 11. p. 319-364. 1978.

ENDLER, J. A. Frequency-Dependent Predation, Crypsis and Aposematic Coloration. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B**. 319. p. 505-523. 1988.

FROESE, R.; PAULY, D. (eds.) 2006. **FishBase**: World Wide Web electronic publication. Disponível em: <<http://www.fishbase.org>> Acesso em: set. 2006.

GASCON, C.; BIERREGAARD, R. O. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: the study site, experimental design, and research activity. *In*: Bierregaard, R. O.; Gascon, C.; Lovejoy, T. E.; Mesquita, R. (eds.) **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. New Haven: Yale University Press. 2001. p. 31-42.

GROSS, M. R.; SARGENT, R. C. The evolution of male and female parental care in fishes. **American Zoologist**. v. 25. p. 807-822. 1985.

HENDERSON, P. A.; WALKER, I. Spatial organization and population density of the fish community of the litter banks within a central Amazonian blackwater stream. **Journal of Fish Biology**, v. 37, p. 401-411, 1990.

HERT, E. Homing and home-site fidelity in rock-dwelling cichlids (Pisces: Teleostei) of Lake Malawi, Africa. **Environmental Biology of Fishes**. n. 33. p. 229-237, 1992.

HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. **Journal of Fish Biology**. v. 17. p. 411-429, 1980.

IVLEV, V.S. **Experimental ecology of the feeding fishes**. Yale University Press. New Haven, CT. 1961.

JAMESON, E. W. **Vertebrate reproduction**. Nova York: John Wiley & Sons. 526p. 1988.

JONES, J. C.; REYNOLDS, J. D. Effects of pollution on reproductive behaviour of fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**. v. 7. pp. 463-491, 1997.



- KEENLEYSIDE, M. H. A. Bigamy and mate choice in the biparental cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. **Behav Ecol Sociobiol.** v. 17. p. 285-290. 1985.
- KEENLEYSIDE, M. H. A. **Diversity and Adaptation in fish behaviour**. Berlin: Springer, 1979. 208p.
- KOLM, N.; AHNESJO, I. Do egg size and parental care coevolve in fishes? **Journal of Fish Biology** 66, 1499 – 1515. 2005.
- KOLM, N.; GOODWIN, N. B.; BALSHINE, S.; REYNOLDS, J.D. Life history evolution in cichlids 1: revisiting the evolution of life histories in relation to parental care. **J . Evol. Biol.** v. 19. p. 66–75, 2006.
- KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **Introdução a ecologia comportamental**. São Paulo: Atheneu, 1996. 420p.
- KULLANDER, S. O. Family Cichlidae. In: Reis, R.E.; Ferraris, J., Jr; Kullander, S.O. (eds). **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central América**. Porto Alegre: EDPU CRS. 2003. p. 611-660.
- KULLANDER, S. O. Guide to the South American Cichlidae. Disponível em: <<http://www2.nrm.se/ve/pisces/acara/apistogr.shtml>>. Acesso em: 13 de mai. 2005.
- LOWE-MCCONNELL, R. H. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais**. São Paulo: EDUSP, 1999. 534p.
- MAAN, M. E.; VAN DER SPOEL, M.; JIMENEZ, P. Q.; VAN ALPHEN, J. J. M.; SEEHAUSEN, O. Fitness correlates of male coloration in a Lake Victoria cichlidae fish. **Behavioral Ecology**. v. 17. p. 691-699. 2006.
- OCHI, H.; YANAGISAWA, Y. Comensalism between fishes through differential tolerance of guarding parents toward intruders. **Journal of Fish Biology**. v. 52. p. 985-996. 1998.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro, Guanabara. 1988. 434p.
- POUGH, F.H., HEISER, H.B.; MCFARLAND, W.H. **A Vida dos Vertebrados**. 2ª ed. São Paulo: Ed. Atheneu. 1999.
- READY, J. S.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; VINSON, C.; DOS SANTOS, T. TURNER, G. F. Colour forms of Amazonian cichlid fish represent reproductively isolated species. **Journal of Evolutionary Biology**. v. 19. p. 1139-1148, 2006.
- RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. Rio de Janeiro: Ed. Guanabara Koogan, 2003. 503p.

- RÖMER, U. **Baensch/Mergus Cichlid Atlas**. Berlin: Mergus Publisher, 2001. 1310p.
- RÖMER, U.; BEISENHERZ, W. Environmental determination of sex in *Apistogramma* (Cichlidae) and two other freshwater fishes (Teleostei). **Journal of Fish Biology**, v. 48, p. 714-725, 1996
- RÖMER, U.; BEISENHERZ, W. Intra- and interspecific mate choice of female *Apistogramma cacatuoides* (Teleostei: Cichlidae). **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 16, n. 4, pp. 339-345. 2005
- SABINO, J. Comportamento de peixes em riachos: métodos de estudo para uma abordagem naturalística. In: CARAMASHI, E. P.; MAZZONI, R.; PERES-NETO, P. R. (eds.). **Ecologia de peixes de riachos**. Série Oecologia Brasiliensis. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ, 1999. p. 183-208.
- SABINO, J.; CARVALHO, L. N. Puxando brasa pra nossa sardinha: é muito legal estudar comportamento de peixes. In: DEL-CLARO, K.; PREZOTO, F. (Ed.) **As distintas faces do comportamento animal**. Jundiaí: Ed. Conceito, 2003. pp
- SABINO, J.; CASTRO, R. M. C. Alimentação, período de atividade e uso de espaço dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudoeste do Brasil). **Rev. Bras. Biol.**, v. 50, p. 23-36, 1990.
- SABINO, J.; ZUANON, J. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 8, n. 3, p. 201-210, 1998.
- SÁNCHEZ, R. M.; GALVIS, G.; VICTORIANO, P. F. Relacion entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del Rio Yucao, sistema del Rio Meta (Colombia). **Gayana**, n. 67, v. 1, p. 75-86. 2003.
- SARGENT, R. C.; GROSS, M. R. William's principle: an explanation of parental care in teleost fishes. In: PITCHER, T. J. (Ed.) **Behaviour of Teleost Fishes**. Londres: Chapman & Hall, 1993. pp. 332-361.
- SAZIMA, C.; GROSSMAN, A. 2005. A non-digging zoobenthivorous fish attracts two opportunistic predatory fish associates. **Neotropical Ichthyology**, n. 3, v. 3, p.445-448.
- SAZIMA, C.; KRAJEWSKI, J. P.; BONALDO, R. M.; SAZIMA, I. 2005. The glassy sweeper's way: seeking a versatile wrasse to be cleaned. **Neotropical Ichthyology**, n. 1, v. 3, p.119-122.

- SAZIMA, I. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. **Journal of Fish Biology**, v. 29, p. 53-65, 1986.
- SAZIMA, I.; MACHADO, F. A.; ZUANON, J. Natural history of *Scoloplax empousa* (Scoloplacidae), a minute spiny catfish from the Pantanal wetlands in western Brazil. **Ichthyol. Explor. Freshwaters**, v. 11, n. 1, p. 89-95, 2000.
- SCHMETTKAMP, W. **Die Zwergcichliden Südamerikas**. Hannover: Landbuch-Verlag GmbH. 178p. 1982.
- SILVA, C. P. D. Alimentação e distribuição espacial de algumas espécies de peixes do Igarapé do Candiru, Amazonas, Brasil. **Acta Amazônica**, v. 23, n. 2-3, p. 271-285, 1993.
- VAZZOLER, A. E. A. M. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática**. Maringá: EDUEM; São Paulo: SBI, 1996. 169p.
- WALTER, B.; TRILLMICH, F. Female aggression and male peace-keeping in a cichlid fish harem: conflict between and within the sexes in *Lamprologus ocellatus*. **Behav Ecol Sociobiol**, v. 34, pp.105-112. 1994.
- ZUANON, J.; BOCKMANN, F. A.; SAZIMA, I. A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. **Neotropical Ichthyology**, v. 4, n. 1, p. 107-118, 2006.
- ZAVALA-CAMIN, L. A. **Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes**. Maringá: EDUEM. 129p. 1996.