

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

**ESTUDO COMPARADO DA DIETA DE DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE
Gymnogeophagus (PERCIFORMES, CICHLIDAE) EM UM RIACHO NO SUL
DO BRASIL**

Andréia Turcati Selmo

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientador(a): Profa. Dra. Clarice Bernhardt Fialho

Co-orientador(a): Tatiana S. Dias

PORTO ALEGRE, DEZEMBRO DE 2010



“És menina do astro
sol, és rainha do
mundo do mar (...)
O teu manto azul
comanda
Respirar toda criação
E depois que a chuva
molha, arco-íris vem
coroar
A floresta é teu
vestido e as nuvens,
teu colar
És tão linda, ó minha
Terra (...)
Nave mãe e nosso
lar”

*Milton Nascimento-
Estrelada*

AGRADECIMENTOS

À Profª Clarice Bernhardt Fialho, pela orientação durante minha graduação.

Ao Prof. Malabarba por sempre me ajudar.

Ao CNPq pelo auxílio financeiro.

À Alice Hirschmann, pela doação dos peixes, ao Juliano Ferrer, Guilherme Frainer e à Ana Paula S. Dufech pela ajuda na identificação dos carás.

À Letícia S. Longoni, por “abrir” vááários peixes e ceder os dados utilizados em sua monografia.

A todos os colegas do Laboratório de Ictiologia. Tati, Fê, Ana, Ju, Déa, Júlia, Letícia, Juliano, Vini, João, Bertaco, Fernando, Thyago, Fuka, Dudu, Artioli, Yuri, Renato... acho que não esqueci ninguém... aos que não estão mais na ictio: Lari e... ô Guiiiiii... e a Simone, que é “quase” do laboratório. VALEU!! Tantas risadas, chimarrão e aprendizado.

Tati! Valeu por tudo! Tu me ajudaste e me ensinaste MUUITO!

Às minhas amigas-irmãs Mari, Marcela e Lidi, por compartilharem tantos ensinamentos, risadas e silêncios. Amo vocês!

À minha família toda, que sempre me incentivou. Ao meu pai e minha mãe, obrigado pelo amor incondicional e por me darem a oportunidade de fazer o que gosto!

Ao Felipe, por ser meu amigo e companheiro...

Manuscrito formatado conforme as normas editoriais da revista *Neotropical Ichthyology*, a exceção das figuras e tabelas que estão no corpo de texto e idioma.

**ESTUDO COMPARADO DA DIETA DE DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE
Gymnogeophagus (PERCIFORMES, CICHLIDAE) EM UM RIACHO NO SUL
DO BRASIL**

Andréia Turcati¹, Tatiana S. Dias^{1,2} e Clarice Bernhardt Fialho^{1,2}

¹Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia, UFRGS. Av. Bento Gonçalves, 9500, bloco IV, sala 104, 91501-970 Porto Alegre, RS. bioturcati@yahoo.com.br

²Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, UFRGS. ts_dias@yahoo.com.br, cbfialho@pro.via-rs.com.br

Abstract

Feeding ecology of two sympatric species, *Gymnogeophagus gymnogenys* and *Gymnogeophagus labiatus*, from creek Forquetinha, Southern Brazil, were analyzed and compared according to the size of individuals and the seasonal period. The collections were performed seasonally from April 2007 to February 2008, totaling eight samples. Both species present an omnivorous diet, basically composed of aquatic insects, organic and vegetal material. The diets did not vary seasonally. Smaller individuals consumed mainly organic material, while the larger ones preferred aquatic insects and vegetal material. In relation to the possible competition for food, it is believed that among these species there is a certain spatial and temporal segregation that permits their coexistence.

Key words: Trophic ecology, Omnivore, Competition, Ontogeny, Resource partitioning.

Resumo

A ecologia alimentar de duas espécies simpátricas, *Gymnogeophagus gymnogenys* e *Gymnogeophagus labiatus*, do riacho Forquetinha, sul do Brasil, foi analisada e

comparada de acordo com o tamanho dos indivíduos e o período sazonal. As coletas foram realizadas sazonalmente, de abril de 2007 a fevereiro de 2008, totalizando oito amostragens. Ambas as espécies apresentaram dieta onívora, composta basicamente por insetos aquáticos, matéria orgânica e matéria vegetal. As dietas não variaram sazonalmente. Os menores indivíduos consumiram principalmente matéria orgânica, enquanto os indivíduos maiores preferiram insetos aquáticos e matéria vegetal. Em relação a uma possível competição por alimento, acredita-se que haja entre estas espécies certa segregação espaço-temporal, permitindo sua coexistência.

Palavras-chave: Ecologia trófica, Onivoria, Competição, Ontogenia, Partição de recursos.

Introdução

Estudos sobre ecologia trófica de peixes geram subsídios para a discussão de aspectos teóricos sobre a composição das espécies através do componente espaço-temporal do nicho (Schöener, 1974), contribuindo para o conhecimento da biologia das espécies, da organização e dinâmica do ecossistema, além da compreensão de mecanismos de interação interespecífica, como competição e predação (Herrán, 1988).

A amplitude de nicho alimentar de uma espécie permite a avaliação quantitativa do grau de especialização desse organismo em explorar os recursos do ambiente (Krebs, 1989). De acordo com Lowe-McConnel (1999), a maioria dos peixes possui ampla tolerância a diferentes tipos de habitats e certa plasticidade alimentar, o que permitiria a partilha dos recursos do seu ambiente com outras espécies. Em revisão da literatura sobre partição de recursos em comunidades de peixes, Ross (1986) aponta três dimensões que atuam na segregação de peixes no ambiente: trófica, temporal e espacial, sendo a dimensão trófica a mais importante. Diferenças ecológicas dessas

dimensões poderiam reduzir a competição, permitindo a coexistência das espécies (Pianka, 1994). Além disso, entre espécies morfologicamente semelhantes e que vivem em simpatria, consumindo os mesmos itens alimentares, pequenas variações na dieta podem indicar ausência de competição (Hynes, 1970).

Segundo o princípio da exclusão competitiva de Gause (1934), quando espécies filogeneticamente aparentadas e com necessidades ecológicas semelhantes coexistem em um ambiente, estas podem competir entre si e resultar na exclusão da espécie menos adaptada. Contudo, se indivíduos que exploram os mesmos recursos em uma comunidade coexistem, pode-se inferir que eles exploram estes recursos de maneira diferenciada ou que os recursos são abundantes no ambiente, e, dessa forma, a competição não se manifestaria (Margalef, 1986; Pianka, 1994). Somado a isso, Abrams (1980) sustenta que, quando duas ou mais espécies utilizam o mesmo recurso no ambiente, geralmente ocorre sobreposição de nicho.

Muitos peixes neotropicais apresentam variações nos hábitos alimentares que podem estar relacionadas, principalmente, com o desenvolvimento ontogenético de estruturas morfológicas (Wootton, 1999) ou a fatores ambientais como a oferta de recursos alimentares (Lowe-McConnell, 1987). Assim, indivíduos da mesma espécie podem experimentar alterações na alimentação, conforme seu estágio de desenvolvimento e demanda energética durante a fase de transição entre juvenis e adultos (Hahn *et al.*, 2000; Abelha *et al.*, 2001).

A família Cichlidae está distribuída nas Américas do Sul e Central, Caribe, África, Madagascar, costa da Índia e Sri Lanka (Nelson, 2006). Estudos sobre alimentação de ciclídeos registraram o hábito alimentar onívoro (Escalante, 1984; Grosman, 1999; Yafe *et al.*, 2002; Abelha & Goulart, 2004; Moraes *et al.*, 2004) e grande diversidade de hábitos e táticas alimentares, podendo estar associados à

ocupação de diferentes tipos de ambientes e microhabitats específicos (Knöppel, 1970). O gênero *Gymnogeophagus* abrange nove espécies (Kullander, 2003) incluindo *Gymnogeophagus gymnogenys* e *Gymnogeophagus labiatus* (Hensel, 1870) ambos com distribuição restrita na drenagem da laguna dos Patos e lagoa Mirim, no Brasil e Uruguai (Kullander, 2003).

Dados sobre hábitos alimentares de peixes que coexistem em um mesmo habitat podem ser importantes ferramentas para a compreensão do funcionamento do ecossistema estudado. Este estudo teve como objetivos analisar e comparar a dieta de *Gymnogeophagus gymnogenys* e *Gymnogeophagus labiatus*, verificando a presença de sobreposição alimentar e variação ontogenética nas suas dietas. Considerando que as semelhanças morfológicas tendem a aumentar a competição interespecífica, espera-se que as espécies de *Gymnogeophagus* coexistentes no riacho Forquetinha, sul do Brasil, e com morfologia similar explorem diferentemente os recursos alimentares disponíveis no ambiente estudado.

Material e Métodos

Este estudo foi realizado no riacho Forquetinha (29°21'45,19"S 52°07'38,32"W), localizado na cidade de Lajeado, bacia hidrográfica dos rios Taquari-Antas, planalto médio do Estado do Rio Grande do Sul (Fig. 1). No local de coleta, o riacho apresenta substrato arenoso e presença de cascalhos, com alto nível de erosão (Fig. 2). Foram realizadas duas amostragens por estação, no período de abril de 2007 a fevereiro de 2008, totalizando oito amostragens. Foram realizados cinco arrastos de picaré na área de coleta. Os indivíduos capturados foram fixados, ainda em campo, em formalina 10%. Dados sobre a pluviosidade durante o período de estudo (Fig. 3) foram obtidos junto ao Centro de Informações Hidrometeorológicas (CIH) da Univates, RS. Em laboratório, os peixes foram transferidos para álcool 70°GL e, de cada indivíduo,

foram obtidos os dados de comprimento padrão (Cp) em milímetros; peso total (Wt), peso do estômago (We) e peso das gônadas (Wg) em gramas; comprimento intestinal (Li) em milímetros. Espécies-testemunho foram depositadas na coleção ictiológica do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS 13697 e UFRGS 13698).

Os conteúdos estomacais foram analisados através de microscópio estereoscópico. A identificação dos itens alimentares foi realizada até o menor nível taxonômico possível, com o auxílio de bibliografia específica (Nedham & Nedham, 1978; Lopretto & Tell, 1995). Todas as análises foram realizadas considerando as estações do ano: outono (abril e junho de 2007), inverno (julho e setembro de 2007), primavera (outubro e dezembro de 2007) e verão (janeiro e fevereiro de 2008).

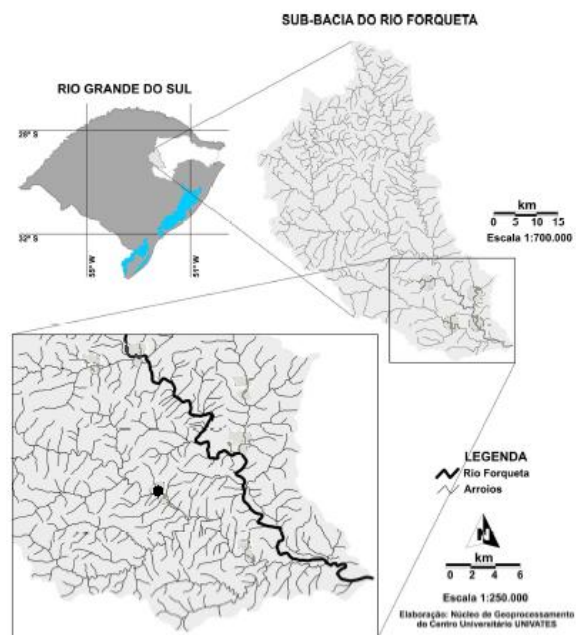


Fig. 1. Mapa da área de estudo no riacho Forquetinha, região do planalto médio do Rio Grande do Sul.



Fig. 2. Área de amostragem no riacho Forquetinha, sub-bacia do rio Forqueta, Rio Grande do Sul.

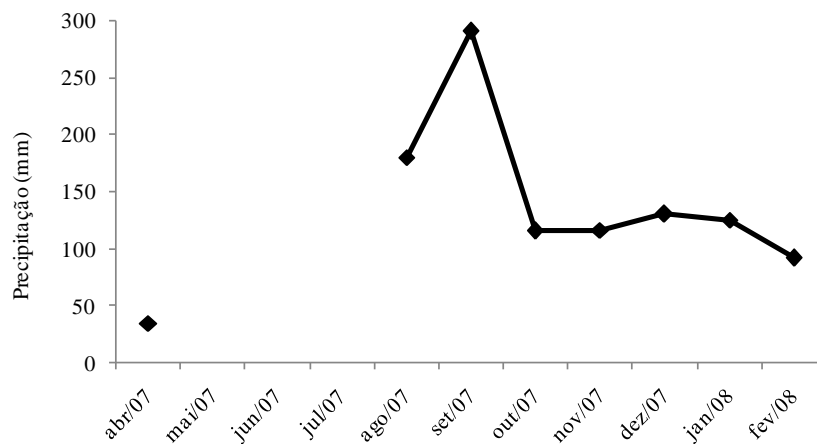


Fig. 3. Precipitação mensal da região do riacho Forquetinha, Rio Grande do Sul, durante o período de abril de 2007 a março de 2008. (Fonte: CIH – Univates).

A dieta das espécies foi analisada pelos métodos de frequência de ocorrência (FO) (Hynes, 1950) e composição percentual volumétrica (CP) (Hyslop, 1980). A frequência de ocorrência foi calculada considerando o número de estômagos contendo

um item alimentar particular e o número total de estômagos com conteúdo. A composição percentual volumétrica (volume relativo) foi estimada levando em consideração a contribuição quantitativa de cada item alimentar. Esta frequência foi determinada pelo número de quadrículas ocupadas por cada item alimentar em um papel quadriculado-milimetrado (método dos pontos), em relação ao número total de quadrículas ocupadas por todos os itens. Para a verificação da proporção dos itens alimentares na dieta, estes dois métodos foram combinados através da análise gráfica de Costello (1990), modificado por Amundsen *et al.* (1996). Para essa análise, os itens alimentares foram agrupados em categorias ecológicas ou taxonômicas amplas, sendo as seguintes: insetos autóctones (IAU) (larvas de Diptera, Coleoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Odonata e fragmentos de insetos autóctones), insetos alóctones (IAL) (Diptera, Coleoptera e fragmentos de insetos alóctones), matéria orgânica (MO), matéria vegetal (MV) e outros (OUT) (Hydracarina, Acari, Hirudinea, Mollusca, microcrustáceos, sedimento e peixe), este último agrupando os itens presentes em menor quantidade. O Índice Alimentar de importância (IA_i) proposto por Kawakami & Vazzoler (1980), foi calculado através da fórmula $IA_i = Fi \times Vi / \sum (Fi \times Vi)$, onde *i* = item alimentar, *Fi* = frequência de ocorrência e *Vi* = volume, com a finalidade de analisar a efetiva importância da presença e do volume de cada item específico.

O nível de especialização das dietas das espécies foi estimado através da medida de Levins (Krebs, 1989). A fórmula de Hurlbert (1978) foi aplicada a fim de padronizar a medida de nicho trófico (variando de 0 a 1). Os valores da amplitude de nicho seguem os seguintes níveis: alto (> 0,6), intermediário (0,4 – 0,6) ou baixo (< 0,4) (Novakowski *et al.*, 2008). A sazonalidade da composição alimentar foi testada através de uma análise de variância pelo teste Kruskal-Wallis (Zar, 1999), usando os valores de IA_i. O grau de sobreposição alimentar interespecífico e intraespecífico foram calculados através do

índice simplificado de Morisita (Krebs, 1989), utilizando-se os valores do IAI. Os valores do índice de sobreposição alimentar calculados variam de zero, quando as dietas são completamente distintas, a um, quando apresentam a mesma composição de importância de seus itens. Um valor igual ou maior que 0,6 indica sobreposição significativa das dietas (Zaret & Rand, 1971).

Para a análise ontogenética, três classes de comprimento padrão (Cp) foram consideradas, arbitrariamente, para cada espécie. *Gymnogeophagus gymnogenys*: classe 1 (Cp₁) indivíduos apresentando comprimento padrão entre 20 mm e 40 mm; classe 2 (Cp₂) indivíduos entre 41 mm e 60 mm; e classe 3 (Cp₃) indivíduos maiores de 61 mm. *Gymnogeophagus labiatus*: classe 1 (Cp₁) indivíduos entre 22 mm e 45 mm; classe 2 (Cp₂) indivíduos entre 46 mm e 70 mm; e classe 3 (Cp₃) indivíduos maiores de 71 mm. O comprimento padrão das espécies variou de 20 mm a 98 mm em *G. gymnogenys* e de 22 mm a 139 mm em *G. labiatus*. As dietas das classes de comprimento padrão foram agrupadas empregando-se uma análise de Cluster usando a distância euclidiana pelo método de similaridade através do programa Past (Hammer *et al.*, 2001). Os padrões alimentares entre as três classes de tamanho dos indivíduos de ambas as espécies foram identificados pela análise de correspondência destendenciada (DCA) (Hill & Gauch Jr., 1980), aplicada nos valores de IAI.

Resultados

Neste estudo foram analisados 392 estômagos de *G. gymnogenys* e 267 estômagos de *G. labiatus*. Os resultados indicaram para ambas as espécies uma dieta onívora com tendência a insetivoria, composta principalmente por insetos de origem autóctone, matéria orgânica e matéria vegetal.

Foram encontrados 19 itens compondo a dieta de *G. gymnogenys*, sendo os mais frequentes e com maior IAI: larvas de Diptera, fragmentos de insetos autóctones, matéria orgânica e matéria vegetal (Tabela 1), mostrando baixa amplitude de nicho (outono 0,27; inverno 0,36; primavera 0,25; verão 0,34). Apesar de haver pequenas diferenças nos valores de IAI entre as estações do ano, o teste Kruskal-Wallis indica ausência de sazonalidade na dieta de *G. gymnogenys* ($H=1,576$; $p=0,6649$).

Tabela 1. Composição Percentual volumétrica (CP%), Frequência de Ocorrência (FO%) e Índice Alimentar de importância (IAi%) dos itens da dieta de *Gymnogeophagus gymnogenys* no riacho Forquetinha. * Valores < 0,1.

Itens alimentares	CP%				FO%				IAi%			
	out/07	inv/07	prim/07	ver/08	out/07	inv/07	prim/07	ver/08	out/07	inv/07	prim/07	ver/08
Diptera larva	11.9	7.7	69.2	19.4	12.5	24.4	74.0	32.5	3.8	8.0	69.2	20.2
Diptera pupa	0.1	0.2	2.3	2.5	1.2	2.4	10.4	18.1	*	*	2.3	1.4
Diptera adulto		0.1				1.2				*		
Coleoptera larva	2.9	0.4	0.1	0.1	2.4	6.1	2.6	1.2	0.2	0.1	0.1	*
Coleoptera adulto		0.2			0.6	1.2	*	*	*	*		
Ephemeroptera ninfa	2.6	25.9	0.1	0.4	3.6	20.7	1.3	3.6	0.2	22.9	0.1	*
Plecoptera larva		6.2				2.4				0.7		
Fragmentos de insetos autóctones	37.3	28.0	6.4	28.1	57.1	40.2	11.7	43.4	54.1	48.1	6.4	39.0
Fragmentos de insetos alóctones	1.5	0.2	2.8	1.8	4.8	1.2	10.4	6.0	0.2	*	2.8	0.4
Trichoptera larva	0.4			0.7	2.4			2.4	*			0.1
Odonata larva	2.4	1.5	0.2		0.6	1.2	1.3		*	0.1	0.2	
Ovos de insetos				1.4				2.4				0.1
Hydracarina	0.3	*	0.1		6.0	1.2	2.6		*	*	0.1	
Mollusca	0.2	9.3	0.4		0.6	1.2	2.6		*	0.5	0.4	
Microcrustacea	0.1		*		2.4		1.3		*	0.0	0.0	
Matéria orgânica	34.1	17.8	9.4	26.7	45.2	24.4	20.8	34.9	39.2	18.5	9.4	29.8
Matéria vegetal	3.1	1.7	1.5	3.0	18.5	12.2	15.6	30.1	1.4	0.9	1.5	2.9
Sedimento	3.0	0.8	0.4	15.8	10.7	4.9	5.2	12.0	0.8	0.2	0.4	6.1
Peixe			7.0				6.5				7.0	
n	168	82	77	83	168	82	77	83	168	82	77	83

No conteúdo estomacal de *G. labiatus* foram encontrados 20 itens alimentares compondo a dieta dessa espécie. Os itens mais frequentes e com maiores valores de IAI foram larvas de Diptera e ninfas de Ephemeroptera, fragmentos de insetos autóctones, matéria orgânica e matéria vegetal (Tabela 2). Os valores de amplitude de nicho para esta espécie foram maiores quando comparados com os valores de *G. gymnogenys*,

indicando amplitude de nicho intermediária (outono 0,45; inverno 0,54; primavera 0,28; verão 0,53). O teste Kruskal-Wallis não apresentou significância quanto à sazonalidade ($H=0,5339$; $p=0,9114$) na dieta das espécies, embora sejam observadas pequenas variações na sua alimentação ao longo das estações do ano.

Tabela 2. Composição percentual volumétrica (CP%), frequência de ocorrência (FO%) e Índice alimentar de importância (IAi%) dos itens da dieta de *Gymnogeophagus labiatus* no riacho Forquetinha. * Valores < 0,1.

Itens alimentares	CP%				FO%				Iai%			
	out/07	inv/07	prim/07	ver/08	out/07	inv/07	prim/07	ver/08	out/07	inv/07	prim/07	ver/08
Diptera larva	14.4	23.2	48.4	36.6	37.5	50.0	71.1	56.5	17.4	37.6	85.0	63.7
Diptera pupa		1.2	0.6	4.1		6.9	8.9	21.0		0.3	0.1	2.6
Diptera adulto			0.3	1.7			4.4	1.6			*	0.1
Coleoptera larva	1.7	0.2	0.6	1.5	3.1	3.4	4.4	3.2	0.2	*	0.1	0.2
Coleoptera adulto	1.0	1.7	0.3		1.6	3.4	2.2		*	0.2	*	
Ephemeroptera ninfa	32.2	23.8	0.6	11.6	28.1	19.0	2.2	25.8	29.1	14.6	*	9.2
Fragmentos de insetos autóctones	9.0	21.5	7.7	7.1	31.3	37.9	15.6	21.0	9.0	26.4	3.0	4.6
Fragmentos de insetos alóctones	4.1	3.2	3.3	4.5	10.9	13.8	11.1	17.7	1.4	1.4	0.9	2.4
Trichoptera larva	1.1	0.1	0.1	12.6	6.3	1.7	2.2	14.5	0.2	*	*	5.6
Odonata larva	0.3		1.2		6.3		2.2		0.1		0.1	
Ovos de insetos				0.4				3.2				*
Hirudinea		0.4	0.4	5.1		6.9	4.4	4.8				
Acari	0.1		0.3		4.7		4.4				*	
Hydracarina	0.2			0.2	4.7			4.8	*			*
Mollusca	4.4				3.1				0.4			
Microcrustacea	*		0.4	0.1	1.6		2.2	1.6	*		*	*
Matéria orgânica	26.7	18.2	9.2	9.5	46.9	27.6	20.0	29.0	40.1	16.2	4.5	8.5
Matéria vegetal	4.1	3.1	3.6	3.4	14.1	17.2	13.3	22.6	1.9	1.7	1.2	2.3
Sedimento	0.9	3.2	0.7	1.6	6.3	13.8	8.9	12.9	0.2	1.4	0.2	0.7
Peixe			22.2				8.9				4.9	
n	64	58	45	62	64	58	45	62	64	58	45	62

O índice de sobreposição alimentar interespecífico apresentou valor elevado durante quase todo o período analisado (outono 0,62; inverno 0,76; primavera 0,98; verão 0,49), o que sugere que as espécies utilizam recursos alimentares semelhantes.

Gymnogeophagus gymnogenys e *G. labiatus* mostraram uma tendência a mudança da dieta durante seu desenvolvimento. Os indivíduos menores de *G. gymnogenys* consumiram mais matéria orgânica, enquanto os indivíduos maiores se

alimentaram mais frequentemente de insetos autóctones (Fig. 3 a-c). O consumo de matéria orgânica foi maior também entre os indivíduos menores de *G. labiatus* e os indivíduos de maior tamanho de apresentaram elevado consumo de ninfas de Ephemeroptera (Fig.3 d-f). Também foi observado um aumento na ingestão de matéria vegetal pelos indivíduos maiores dessas espécies, quando comparado com os indivíduos de menor tamanho.

O índice de sobreposição alimentar intraespecífico indica mudanças ontogenéticas na alimentação dessas espécies. Foram encontrados altos valores de sobreposição alimentar entre as classes 1 e 2 de *G. gymnogenys* nas estações do outono (0,68) e inverno (0,98), e entre as classes 2 e 3 no inverno (0,86). Os menores valores foram encontrados entre as classe 1 e 3 no outono (0,28) e no inverno (0,46), e entre a classe 2 e 3 no inverno (0,58). Os valores de sobreposição alimentar foram altos entre as três classes de comprimento ($Cp_1 \times Cp_2 = 0,99$ e $0,92$; $Cp_1 \times Cp_3 = 0,99$ e $0,85$; $Cp_2 \times Cp_3 = 0,99$ e $0,95$) nas estações de primavera e verão, respectivamente. No entanto, não foram verificadas variações sazonais significativas nas dietas das diferentes classes de comprimento de *G. gymnogenys*. Os valores de amplitude de nicho foram baixos para as três classes desta espécie ($Cp_1 = 0,35$; $Cp_2 = 0,34$; $Cp_3 = 0,34$).

O índice de sobreposição alimentar entre as classes de comprimento 1 e 2 de *G. labiatus* foi de 0,95 no outono e 0,80 no inverno. Nas estações de outono e inverno foram encontrados os menores valores, indicando baixa sobreposição das dietas, entre as classes 1 e 3 (0,33 e 0,13, respectivamente) e entre as classes 2 e 3 (outono 0,38 e inverno 0,43). Na primavera ocorreram os maiores valores ($Cp_1 \times Cp_2 = 0,98$; $Cp_1 \times Cp_3 = 0,97$; $Cp_2 \times Cp_3 = 0,98$). Durante o verão, os valores encontrados foram 0,56 entre as classes 1 e 2; 0,79 entre as classes 1 e 3 e 0,51 entre as classes 2 e 3. Não foi observada sazonalidade significativa na utilização do alimento pelas diferentes classes de tamanho

de *G. labiatus*. A classe 1 desta espécie apresentou baixa amplitude de nicho (0,27), enquanto as classes 2 e 3 apresentaram valores intermediários de amplitude ($Cp_2 = 0,42$; $Cp_3 = 0,44$).

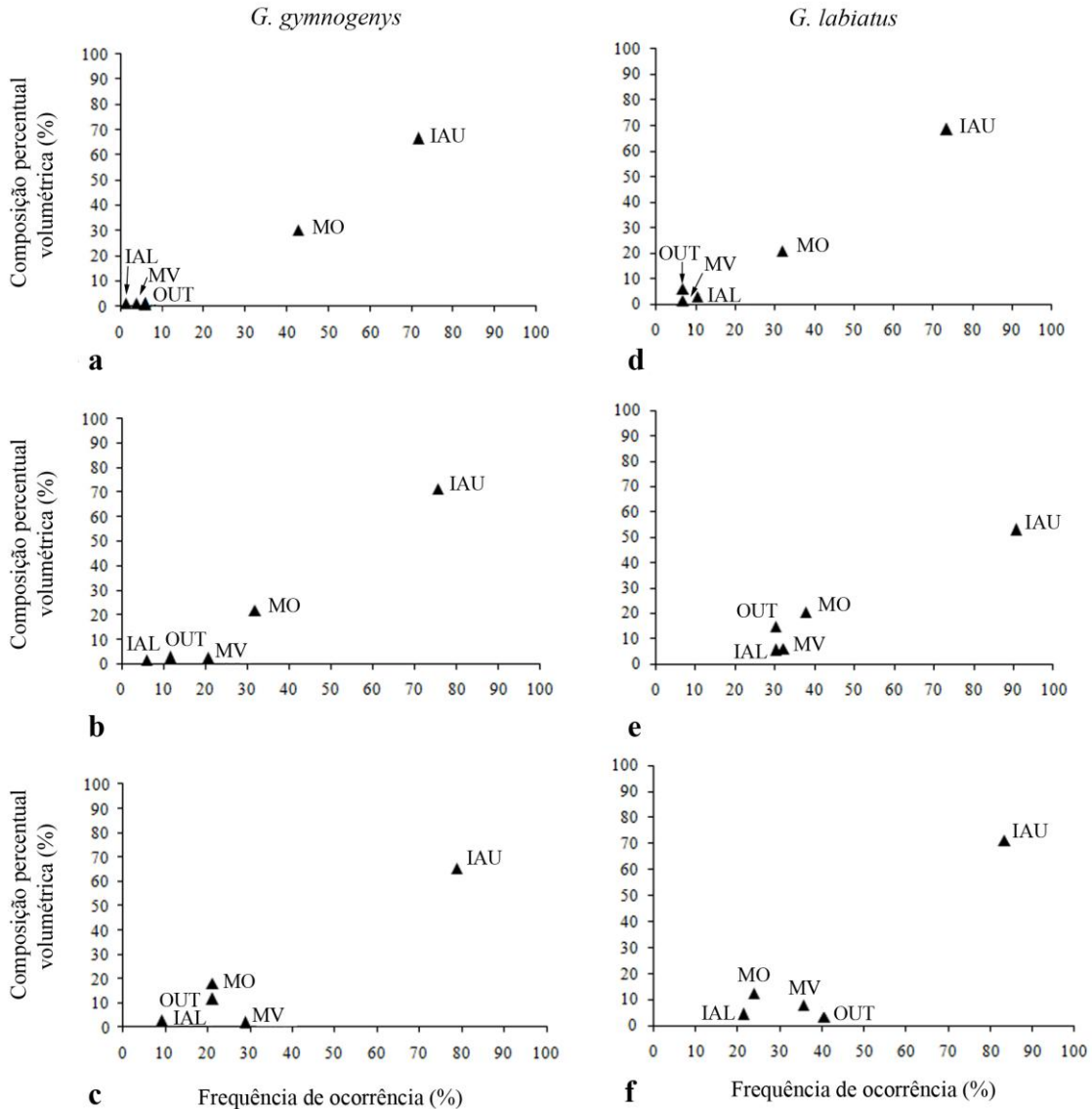


Fig. 3. Análise gráfica de Costello da dieta das classes de comprimento de *Gymnogeophagus gymnogynys*: a) Cp_1 (20 mm – 40 mm); b) Cp_2 (41 mm – 60 mm); c) Cp_3 (≥ 61 mm) e *Gymnogeophagus labiatus*: d) Cp_1 (22 mm – 45 mm); e) Cp_2 (46 mm – 70 mm); f) Cp_3 (≥ 71 mm), coletados no riacho Forquetinha no período de abril de 2007 a fevereiro de 2008. (IAU = insetos autóctones; IAL = insetos alóctones; MO = matéria orgânica; MV = matéria vegetal; OUT = outros).

A análise de agrupamento do tipo Cluster mostra similaridade da composição das dietas das classes 1 e 2, diferindo da dieta da classe 3, evidenciando a existência de certa segregação alimentar ontogenética em ambas as espécies. O coeficiente de relação, utilizando a distância euclidiana, é de 0,58 para *G. gymnogenys* e de 0,81 para *G. labiatus*.

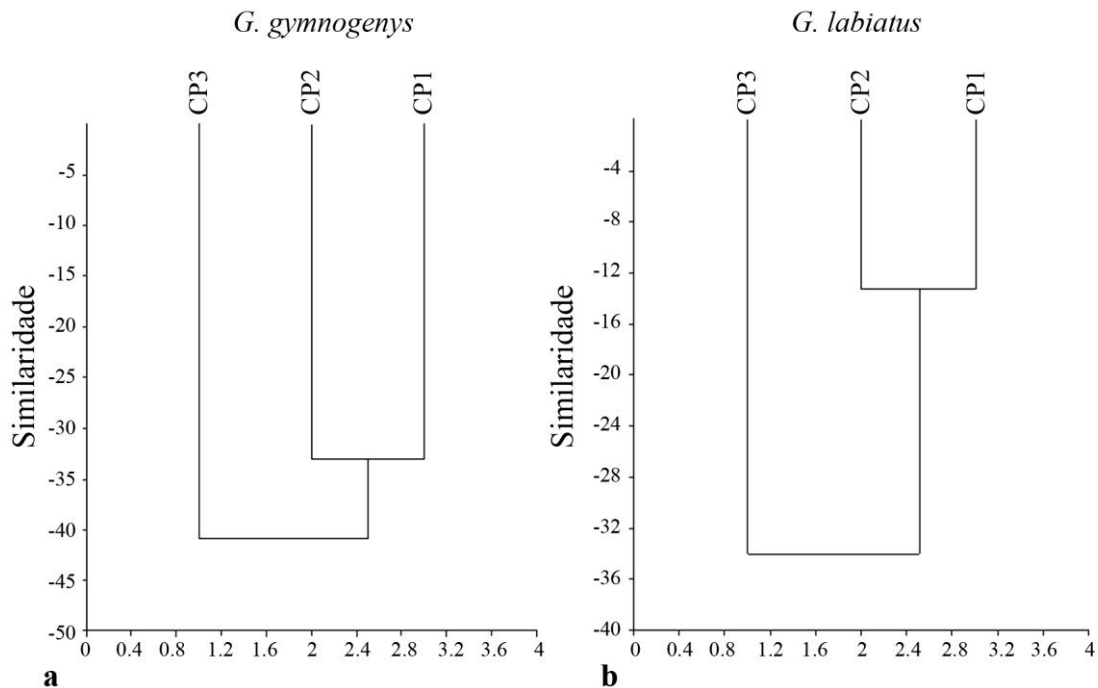


Fig. 4. Análise de Cluster entre as classes de comprimento de (a) *G. gymnogenys* (Cp₁ 20 mm – 40 mm; Cp₂ 41 mm – 60 mm; Cp₃ ≥ 61 mm) e (b) *G. labiatus* (Cp₁ 22 mm – 45 mm; Cp₂ 46 mm – 70 mm; Cp₃ ≥ 71 mm), gerado a partir dos valores de IAI dos itens consumidos, utilizando a distância euclidiana.

Da mesma forma, a análise de correspondência (DCA) mostra uma tendência à segregação alimentar entre as diferentes classes de comprimento, confirmando a ontogenia alimentar observada em *G. gymnogenys* e *G. labiatus* (Fig. 5 a-b). Para *G. gymnogenys*, o eixo 1 explica 61,4% da variabilidade e divide as classes de

comprimento em três grupos. A variabilidade entre as classes de comprimento de *G. labiatus* é explicada em 45,4% pelo eixo 1 do DCA, dividindo-as em três grupos.

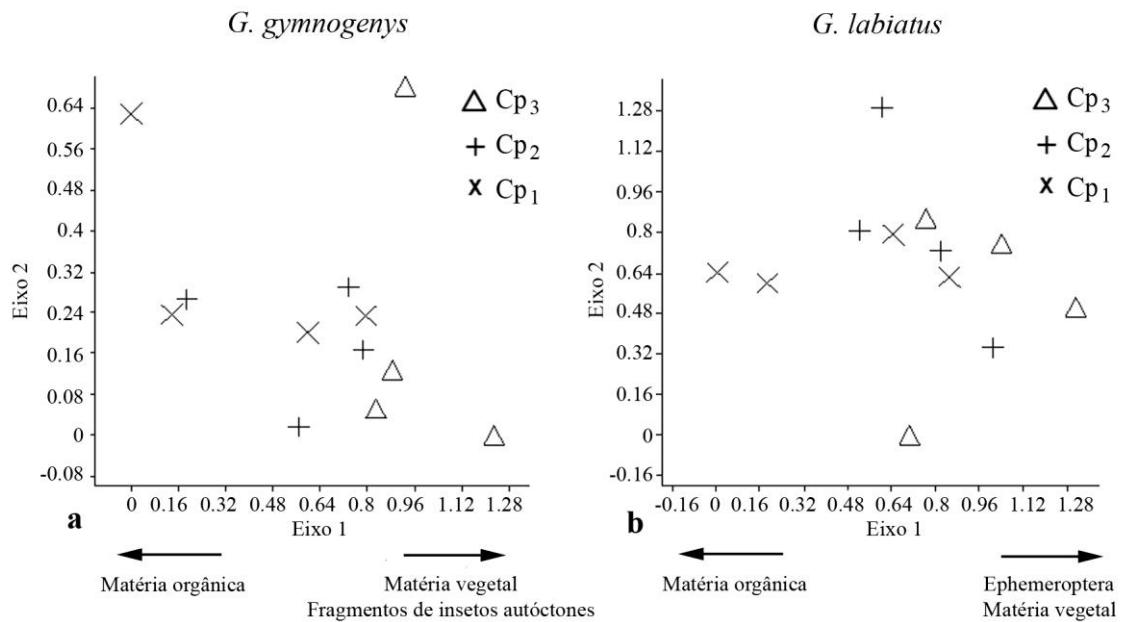


Fig. 5. Gráfico da análise de correspondência (DCA) das classes de comprimento de acordo com a preferência alimentar, utilizando os valores de IAI. (a) *Gymnogeophagus gymnogenys* (Cp₁ 20 mm – 40 mm; Cp₂ 41 mm – 60 mm; Cp₃ ≥ 61 mm) e (b) *Gymnogeophagus labiatus* (Cp₁ 22 mm – 45 mm; Cp₂ 46 mm – 70 mm; Cp₃ ≥ 71 mm).

Discussão

Vários estudos citam o hábito alimentar onívoro para espécies da família Cichlidae (Nomura & Carvalho, 1972, Schroeder-Araujo, 1980; Sabino & Corrêa-Castro, 1990; Grosman, 1999; Hartz *et al.*, 2000; Moraes *et al.*, 2004). O termo onívoro é usado para caracterizar a dieta de indivíduos que utilizam alimento de origem animal e vegetal em partes relativamente equilibradas (Zavala-Camim, 1996). As espécies aqui estudadas foram classificadas como onívoras com tendência a insetivoria, uma vez que se observou o predomínio de larvas de insetos autóctones. Apesar de apresentarem um amplo espectro alimentar, composto por cerca de 20 itens, as espécies de

Gymnogeophagus aqui estudadas apresentam uma clara preferência por insetos de origem autóctone, o que pode estar associado à disponibilidade destes itens no ambiente (Weatherley, 1972) ou, de fato ser uma preferência das espécies pela obtenção deste item em suas dietas. Segundo Corbet (1961), a ingestão de insetos, aparentemente, não requer grandes especializações do predador, sendo o principal alimento consumido. Em estudo sobre o hábito alimentar do ciclídeo *Geophagus brasiliensis* na lagoa Caconde, Hartz *et al.* (2000) mencionam a importância do alimento de origem animal, proveniente da comunidade bentônica na dieta dessa espécie.

Embora muitas espécies de ciclídeos sejam caracterizadas, em geral, como onívoras, certas tendências foram observadas por alguns autores dentro do gênero *Gymnogeophagus*. Estudando aspectos da dieta de *Gymnogeophagus lacustris* na lagoa Caconde, Hartz *et al.* (2000) encontraram itens semelhantes, porém em proporções de ingestão diferentes, e definiram a espécie como carnívora bentófaga. Yafe *et al.* (2002) descrevem o hábito onívoro de *G. rhabdotus* no lago Rodó (Uruguai), enquanto Escalante (1984) menciona a dieta onívora de *G. australis* na região do rio La Plata. Wantzen *et al.* (2002), relatam o hábito alimentar invertívoro de *G. balzanii* no lago Coqueiros. Estudando aspectos alimentares de *G. gymnogenys* na região do Delta do Jacuí, RS, Longoni (2009) encontrou uma dieta composta por itens de origem animal e vegetal em proporções semelhantes, caracterizando a espécie como onívora.

Quanto à utilização dos recursos, *G. gymnogenys* apresentou baixa amplitude de nicho alimentar e itens com altas frequências, indicando maior especialização na exploração do alimento, enquanto *G. labiatus* apresentou amplitude de nicho intermediária. O valor de amplitude de nicho é maior quando os indivíduos utilizam os itens alimentares na mesma proporção (Krebs, 1989). De fato, *G. labiatus* apresenta um número maior de itens com frequências elevadas quando comparado a *G. gymnogenys*.

Em geral, espécies com maior amplitude de nicho são definidas como generalistas e espécies que apresentam menor amplitude são reconhecidas como especialistas (Santos, 2005; Novakowski *et al.*, 2008).

A sobreposição alimentar interespecífica foi alta durante o período estudado, com exceção dos meses de verão, em que a sobreposição foi intermediária. Essa elevada sobreposição pode ocorrer devido ao fato de as espécies consumirem, em geral, os mesmos itens alimentares. De acordo com Ross (1980), entre espécies morfológicamente semelhantes, espera-se que as dietas também sejam semelhantes. A competição interespecífica é considerada um fator importante quando se estuda a sobreposição alimentar entre espécies (Gerking, 1994). A partição de recursos é um importante mecanismo que permite que espécies competidoras coexistam (Schöener, 1974). Entre as espécies de *Gymnogeophagus* do riacho Forquetinha não foram observadas, aparentemente, relações competitivas tão evidentes quanto aos aspectos alimentares. Dessa forma, duas hipóteses podem explicar a coexistência das duas espécies. Primeiro, que há oferta abundante do alimento no ambiente, não sendo causa de competição. A segunda seria a existência de certa segregação espaço-temporal, permitindo a sua coexistência.

Muitos peixes têm a capacidade de modificar seu hábito alimentar devido a alterações ontogenéticas (Abujanra *et al.*, 1999). Segundo Lowe-McConnell (1999), a maioria dos peixes apresenta certa flexibilidade no hábito alimentar relacionada à morfologia, comportamento e mudanças durante seu desenvolvimento. As espécies de *Gymnogeophagus* apresentaram ontogenia pouco evidente, uma vez que insetos de origem autóctone constituem o item alimentar mais importante para as três classes de comprimento. Entretanto, Olson (1996) ressalta que os estágios de desenvolvimento não são, necessariamente, independentes entre si.

Alterações na dieta durante as diferentes fases de desenvolvimento de uma espécie podem estar relacionadas a diferenças na demanda energética ou a limitações morfológicas de cada estágio (Wolff *et al.*, 2009). A ingestão de itens alimentares maiores por indivíduos de menor tamanho pode ser limitada pela abertura da boca (Wootton, 1990; Abelha *et al.*, 2001; Dufech *et al.*, 2003). Neste estudo, os indivíduos de menor tamanho de ambas as espécies apresentaram um consumo reduzido de matéria vegetal comparado aos indivíduos de maior tamanho, assim como Kraemer & Bryant (1995), estudando a dieta de sete espécies onívoras de peixes neotropicais, observaram que há uma tendência dos onívoros em aumentar o consumo de matéria vegetal com o aumento do seu tamanho.

Analisando os valores de amplitude de nicho, *G. gymnogenys* apresentou baixa amplitude de nicho em todas as fases de desenvolvimento, indicando preferência por determinados itens alimentares. Esse fato é evidenciado quando se observa o espectro alimentar da espécie, que, embora seja constituído por vários itens, apresenta poucos deles em altas frequências. Quanto a *G. labiatus*, foi observado um aumento da amplitude de nicho alimentar durante o desenvolvimento dessa espécie. Alguns estudos mencionam o aumento da variedade de itens consumidos, conforme o crescimento do peixe (Platell *et al.*, 1997; Schafer *et al.*, 2002; Cassemiro *et al.*, 2008). Os resultados aqui obtidos corroboram essa observação.

Quando se analisa a sobreposição alimentar intraespecífica, baixos valores de sobreposição no uso dos recursos alimentares pelas diferentes classes de tamanho seriam um indicativo de ontogenia alimentar (Yafe *et al.*, 2002). No presente estudo, verificou-se baixa sobreposição alimentar entre as classes 1 e 3 das espécies de *Gymnogeophagus* durante os meses de outono e inverno, evidenciando a ocorrência de certa segregação das dietas. Entretanto, nos meses de primavera, houve a maior

sobreposição intraespecífica das dietas. A sobreposição entre as classes também foi alta nos meses de verão. No riacho Forquetinha, as estações de primavera e verão apresentaram menores níveis de precipitação durante o período de estudo. Zaret & Rand (1971), estudando riachos de floresta na América Central, observaram que quando o recurso é limitante (época seca), a sobreposição alimentar é mínima, e na época chuvosa, com alimento abundante, a sobreposição é máxima. Por outro lado, Power (1983), estudando a dieta loricarídeos de um riacho do Panamá, verificou que a sobreposição alimentar foi maior na época seca. Em alguns ambientes a sobreposição de dieta é mais pronunciada quando o alimento é escasso, enquanto que em outros, quando é abundante. Essa aparente contradição evidencia como a estrutura das comunidades pode variar entre habitats (Goulding, 1980).

Diferenças na sobreposição alimentar das classes de comprimento entre as estações do ano indicam variação da disponibilidade do recurso alimentar (Deus & Petrere-Junior, 2003). Para as espécies de *Gymnogeophagus* do riacho Forquetinha, observa-se diferenças na sobreposição alimentar entre as classes de comprimento ao longo das estações do período estudado. No entanto, não foram observadas diferenças significativas quanto a sazonalidade das dietas. Variações sazonais na oferta do alimento e seus efeitos na dieta de peixes têm sido amplamente verificados em riachos neotropicais (Power, 1983; Uieda, 1995; Esteves & Aranha, 1999; Deus & Petrere-Junior, 2003; Hahn *et al.*, 2007). O padrão alimentar registrado para as espécies de *Gymnogeophagus* não corrobora essa tendência. Alguns estudos relataram baixa sazonalidade em riachos no Brasil que sofrem alta variação hidrológica ao longo do ano (Esteves & Lobón-Cerviá (2001) em um riacho de mata Atlântica; Rocha *et al.* (2009) na bacia do rio Turvo-Grande). Longoni (2009) encontrou resultado semelhante na região do Delta do Jacuí, RS, verificando ausência de sazonalidade no uso do alimento

por jovens e adultos de *G. gymnogenys*. Acredita-se que essas espécies consumiram o item mais abundante durante todo o período – insetos autóctones – o que explica a ausência de sazonalidade na utilização do recurso alimentar.

Considerando-se os resultados obtidos neste estudo para as espécies de ciclídeos, *Gymnogeophagus gymnogenys* e *Gymnogeophagus labiatus*, pode-se inferir que elas coexistem no mesmo ambiente, partilhando os recursos alimentares, seja em aspectos relativos a dieta ou diferenças espaço-temporais da utilização dos recursos. As mudanças ontogenéticas das dietas evidenciam a plasticidade alimentar das espécies e sua capacidade de explorar os recursos alimentares disponíveis no ambiente.

Agradecimentos

Agradecemos a Alice Hirschmann por ceder o material coletado, ao CNPq, pela bolsa de Iniciação Científica concedida a primeira autora e aos colegas do Laboratório de Ictiologia (UFRGS).

Literatura Citada

- Abelha, M. C. F., A. A. Agostinho & E. Goulart. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum, Biological Sciences*, 23(2): 425-434.
- Abelha, M. C. F. & E. Goulart. 2004. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum, Biological Sciences*, 26(1): 37-45.
- Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61(1): 44-49.
- Abujanra, F.; M. R. Russo & N. S. Hahn. 1999. Variações espaço-temporais na alimentação de *Pimelodus ortmanni* (Siluriformes, Pimelodidae) no reservatório de Segredo e áreas adjacentes (PR). *Acta Scientiarum, Biological Sciences*, 21(2): 283-289.

- Amundsen, P. A., H. M. Gabler & F. J. Staldvik. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48(4): 607-614.
- Casemiro, F. A. S., T. F. L. V. B. Rangel, F. M. Pelicice & N. S. Hahn. 2008. Allometric and ontogenetic patterns related to feeding of a neotropical fish, *Satanoperca pappaterra* (Perciformes, Cichlidae). *Ecology of Freshwater Fish*, 17(1): 155-164.
- Corbet, P. S. 1961. The food of non-cichlid fishes in the Lake Victoria Basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustrine condition. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 136(1): 1-101.
- Costello, M. J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, 36: 261-263.
- Dufech, A. P. S., M. A. Azevedo & C. B. Fialho. 2003. Comparative dietary analysis of two populations of *Mimagoniates rhocharis* (Characidae: Glandulocaudinae) from two streams of Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(1): 67-74.
- Deus, C. P. & M. Petrere-Junior. 2003. Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic Rainforest stream in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(4): 579-588.
- Escalante, A. 1984. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del area platense. IV. Dos especies de Cichlidae y misceláneas. *Limnobiós*, 2(8): 562-578.
- Esteves, K. E. & J. M. R. Aranha. 1999. Ecología trófica de peixes de riacho. Pp. 157-182. In: Caramaschi, E. P., R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (Eds). *Ecologia de Peixes de Riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. 6. Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ, 260p.

- Esteves, K. E. & J. Lobón-Cerviá. 2001. Composition and trophic structure of a fish community of a clear water Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 62(4): 429-440.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. New York, Hafner, 163p.
- Gerking, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. San Diego, California Academic Press, 416p.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest. Exploration in Amazonian Natural History*. Berkeley, University of California Press, 280p.
- Grosman, F. 1999. Estructura da comunidade de peixes da represa "Lago del Fuerte" Tandil, Argentina. *Acta Scientiarum, Biological Sciences*, 21(2): 267-275.
- Hahn, N. S., C. S. Pavanelli & E. K. Okada. 2000. Dental development and ontogenetic diet shifts of *Roeboides paranensis* Pignatelli (Osteichthyes, Characinae) in pools of the upper Rio Paraná floodplain (state of Paraná, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 60(1): 93-99.
- Hahn, N. S. & R. Fugé. 2007. Alimentação de peixes em reservatórios brasileiros: alterações e conseqüências nos estágios iniciais do represamento. *Oecologia Brasiliensis*, 11(4): 469-480.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1): 1-9.
- Hartz, S. M., J. S. Verani & G. Barbieri. 2000. Partilha de recursos entre as espécies de ciclídeos (Teloestei, Perciformes) em uma lagoa no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Biociencias*, 8(1): 33-58.
- Herrán, R. A. 1988. Análisis de contenidos estomacales en peces: revisión bibliográfica de los objetivos y la metodología. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 63: 1-73.

- Hill, M. O. & H. G. Gauch Jr. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1): 67-77.
- Hynes, H. B. N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterostomus aculeatus* and *Pigosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, 19: 36-58.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis - a review of method and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4): 411-429.
- Kawakami, E. & G. Vazzoler. 1980. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto de Oceanografia*, 29(2): 205-207.
- Knöppel, H. A. 1970. Food of central Amazonian fishes: contribution to the nutrient ecology of Amazonian Forest streams. *Amazoniana*, 2(3): 257-352.
- Kramer, D. L. & M. J. Bryant. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet - the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42(2): 129-141.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. New York, Harper Collins Publishers, 654p.
- Kullander, S. O. 2003. Family Cichlidae (Cichlids). Pp. 605-654. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.). *Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs, 729p.
- Longoni, L. S., A. P. S. Dufech & C. B. Fialho. 2009. Biologia alimentar e reprodutiva do cará *Gymnogeophagus gymnogenys* (Perciformes: Cichlidae), na região do Delta do

- Jacuí, Rio Grande do Sul. Unpublished Monography, Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 42p.
- Lopretto, E. C. & G. Tell. 1995. Ecosistemas de aguas continentales: metodologias para su estudio. La Plata, Ediciones Sur, 895p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish community. Cambridge, Cambridge University Press, 371p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo, Edusp, 536p.(as duas citações são a mesma referência, escolher só uma e modificar no texto. Sugiro a mais recente, de 1999)
- Margalef, R. 1986. Ecologia. Barcelona, Omega Ediciones, 951p.
- Moraes, M. F. P. G., I. F. Barbola & L. F. Duboc. 2004. Feeding habits and morphometry of digestive tracts of *Geophagus brasiliensis* (Osteichthyes, Cichlidae), in a lagoon of high Tibagi River, Paraná State, Brazil. Publicatio UEPG: Ciências Biológicas e da Saúde, 10(1): 37-45.
- Motta, R. L. & V. S. Uieda. 2004. Dieta de duas espécies de peixes do Ribeirão do Atalho, Itatinga, SP. Revista Brasileira de Zoociências, 6(2): 191-205.
- Needham, J. G. & P. R. Needham. 1978. Guía para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces. Barcelona, Editorial Reverte, 131p.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. New York, John Wiley Press, 601p.
- Nomura, H. & S. C. Carvalho. 1972. Biología e número de rastros do acará *Geophagus brasiliensis* (Pisces, Cichlidae). Revista Brasileira de Biologia, 32(2): 169-176.
- Novakowski, G. C., N. S. Hahn & R. Fugi. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. Neotropical Ichthyology, 6(4): 567-576.
- Olson, M. H. 1996. Ontogenetic niche shifts in largemouth bass: variability and consequences for first-year growth. Ecology, 77: 179-190.

- Pianka, E. R. 1994. Evolutionary ecology. New York, Harper Collins Colege, 416p.
- Platell, M. E., G. A. Sarre & I. C. Potter. 1997. The diets of two co-occurring marine teleosts, *Parequula melbournensis* and *Pseudocaranx wrighti*, and their relationships to body size and mouth morphology, and the season and location of capture. *Environmental Biology of Fishes*, 49(3): 361-376.
- Power, M. 1983. Grazing responses of tropical freshwater fishes to different scales of variation in their food. *Environmental Biology of Fishes*, 9(2): 103-115.
- Rocha, F. C., L. Casatti & D. C. Pereira. 2009. Structure and feeding of a stream fish assemblage in Southeastern Brazil: evidence of low seasonal influences. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21(1): 123-134.
- Ross, S. T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 1986(2): 352-388.
- Sabino, J. & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50(1): 23-36.
- Santos, A. C. A. 2005. Ecologia alimentar do mole, *Trachelyopterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Siluriformes, Auchenipteridae), em trechos inferiores dos rios Santo Antônio e São José (Chapada Diamantina, Bahia). *Sitientibus, Série Ciências Biológicas*, 5(2): 93-98.
- Schroeder-Araujo, L. T. 1980. Alimentação dos peixes da Represa Ponte Nova, Alto Tietê. São Paulo. Unpublished PhD Thesis, São Paulo, Universidade de São Paulo, 154 p.
- Schöener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145): 27-39.

- Schafer, L. N., M. E. Platell, F. J. Valesini & I. C. Potter. 2002. Comparisons between the influence of habitat type, season and body size on the dietary compositions of fish species in nearshore marine waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 278(1): 67-92.
- Uieda, V. S. 1995. Comunidade de peixes de um riacho litorâneo: composição, habitat e hábitos. Unpublished PhD Thesis, Campinas, Universidade de Campinas, 229p.
- Wantzen, K. M., F. A. Machado, M. Voss, H. Boriss & W. J. Junk. 2002. Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences*, 64(3): 239-251.
- Weatherley, A. H. 1972. Growth and ecology of fish populations. London, Academic Press, 239p.
- Wolff, L. L., V. Abilhoa, F. S. Rios & L. Donatti. 2009. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in the diet of *Astyanax aff. fasciatus* (Ostariophysi: Characidae) in an Atlantic Forest river, Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7(2): 257-266.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of Teleost Fishes. London, Chapman and Hall, 404p.
- Wootton, R. J. 1999. Ecology of teleostei fish. The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, 386p. (escolhe uma dessas referências e arruma no texto, porque é o mesmo livro. Sugiro a mais recente)
- Yafe, A., M. Loureiro, F. Scasso & F. Quintas. 2002. Feeding of two Cichlidae species (Perciformes) in an hypertrophic urban lake. *Iheringia, Série Zoologia*, 92(4): 73-79.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. New Jersey, Prentice-Hall, 663p.
- Zaret, T. M. & A. S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52(2): 336-342.
- Zavala-Camin, L. A. 1996. Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes. Maringá, Eduem, 129p.