

# Análise de um padrão motor fixo não específico em *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces: Perciformes: Cichlidae)

Walter Luis Alves dos Santos

Departamento de Ecologia e Zoologia – Centro de Ciências Biológicas – Universidade Federal de Santa Catarina – Campus Universitário, Trindade – 88040-900, Florianópolis, SC. E-mail walters@ccb.ufsc.br

Aceito para publicação em 31/03/98

## Resumo

A análise de um padrão motor fixo de conduta utilizado nas atividades de alimentação, transporte de substrato e cuidado parental foi realizada com seis espécies de ciclídeos do endêmico gênero sul-americano *Gymnogeophagus*. Os peixes foram coletados em várias localidades do Rio Grande do Sul (RS) e as observações foram realizadas em condições de laboratório. O padrão locomotor em questão, denominado “caiaque”, assemelha-se com um padrão de natação frequente em ciclídeos, no qual as nadadeiras peitorais batem alternadamente.

**Unitermos:** *Gymnogeophagus*; Cichlidae; comportamento; padrão “caiaque”.

## Summary

An analysis of a fixed motion pattern used in certain activities, such as feeding, transport of the substrate and care of

the offspring, was undertaken in six species of cichlids from the endemic South American genus *Gymnogeophagus*. The fishes were collected in many localities of the state of Rio Grande do Sul (RS) and the observations were made under laboratory conditions. The locomotion pattern described, called "caiaque", is similar to a frequently exhibited swimming pattern in cichlids, where the pectoral fins flap alternately.

**Key words:** *Gymnogeophagus*; Cichlidae; behavior; "caiaque" pattern.

## Introdução

No repertório comportamental de um animal, se encontram movimentos reconhecíveis, de forma constante, que o animal não precisa aprender e que, da mesma forma que as características corporais, são caracteres específicos (Lorenz e Tinbergen, 1938 e Lorenz, 1953 *apud* Eibl-Eibesfeldt, 1979). Conforme os autores, estes movimentos inatos recebem o nome de padrões fixos de conduta (padrão motor fixo) ou movimentos instintivos.

Os padrões fixos de conduta têm normalmente superpostos determinados movimentos de orientação, denominados taxias, que, diferentemente dos padrões fixos de conduta, necessitam estímulos contínuos para manifestar-se. A soma de taxias e padrões fixos de conduta é conhecida como atividade instintiva (Baerends e Baerends-van Roon, 1950; Eibl-Eibesfeldt, 1979).

Existe um tipo bem definido de padrão motor, que pode ser desenvolvido em muitos sistemas diferentes, e participar tanto de hierarquias como de mosaicos menos integrados de comportamento (Lorenz, 1995). Segundo este autor, algumas "ações multideterminadas" aparecem praticamente em todos



os sistemas mais altamente integrados. A locomoção, por exemplo, é uma parte indispensável de muitas organizações hierárquicas de instinto.

O sistema escolhido para a análise de um padrão motor não específico foram peixes da Família Cichlidae, uma das maiores entre os vertebrados, com mais de 1000 espécies, que integram um grupo monofilético (Kullander, 1997; Wimberger et al., 1997).

Os ciclídeos são notáveis por sua diversidade morfológica e comportamental. Embora a mais famosa radiação evolutiva destes peixes tenha ocorrido nos lagos africanos, existem radiações menores na América do Sul (Fryer e Iles, 1972; Wimberger et al., 1997).

A Família Cichlidae está representada na América do Sul por aproximadamente 400 espécies, distribuídas em 50 gêneros. A análise de um grande número de caracteres morfológicos de taxa recentes suporta um agrupamento monofilético neotropical (Kullander, 1997).

Entre os ciclídeos sul-americanos, o gênero *Gymnogeophagus* destaca-se por integrar espécies que apresentam padrões comportamentais representativos de uma significativa parte do repertório comportamental deste grupo. Santos e Reis (1997) e Santos (1997) analisaram caracteres etológicos para considerações filogenéticas em 12 espécies de ciclídeos do sul da América do Sul, incluindo representantes dos seguintes gêneros: *Gymnogeophagus*, *Apistogramma*, *Mikrogeophagus*, *Geophagus*, *Cichlasoma* e *Crenicichla*.

O gênero *Gymnogeophagus* foi originalmente proposto por Ribeiro (1918) e incluía somente *G. balzanii*. Gosse (1976) revisou o gênero *Geophagus* e distinguiu quatro espécies, *G. balzanii*, *G. gymnogenys*, *G. australis* e *G. rhabdotus* que foram, posteriormente, incluídas em *Gymnogeophagus*, compartilhando

do dois importantes caracteres osteológicos. Kullander (1988), estudando espécimens do Rio Grande do Sul (RS), resgatou *G. labiatus* da sinonímia de *G. gymnogenys*. Reis e Malabarba (1988) revisaram o gênero e descreveram duas novas espécies, *G. lacustris* e *G. meridionalis*. A espécie nova, *G. setequeadas* foi descrita por Reis et al. (1992). Existem, no mínimo, outras cinco espécies novas que estão sendo descritas por Malabarba e Reis (comunicação pessoal).

As espécies de *Gymnogeophagus* estão restritas à parte do sul da América do Sul, a saber, rios Paraná médio e inferior, Paraguai, Uruguai e alguns sistemas fluviais costeiros no sul do Brasil e Uruguai (Reis e Malabarba, 1988).

Este estudo analisou um padrão natatório que se apresenta com forma constante, em diferentes atividades realizadas por seis espécies de *Gymnogeophagus*.

## Material e Métodos

### Material biológico

O material biológico foi coletado em ambientes naturais, no Estado do Rio Grande do Sul (RS).

Os locais, as datas de coleta e as respectivas espécies capturadas são mostrados na tabela 1.

*Gymnogeophagus* sp. n. "A" e *G.* sp. n. "B" são duas espécies não descritas, respectivamente, dos rios Quarai e Santa Maria, no Rio Grande do Sul, que estão sendo descritas por Malabarba e Reis (comunicação pessoal).



TABELA 1 – Datas, locais e espécies de *Gymnogeophagus* capturadas.

Data	Locais de coleta	Espécies capturadas
04/03/96	Arroio do Ribeiro, Barra do Ribeiro, RS	<i>G. gymnogenys</i> ,
07/08/96		<i>G. labiatus</i> , <i>G. rhabdotus</i>
07/08/96	Rio Guaíba, Ponta da Figueira, Guaíba, RS.	<i>G. gymnogenys</i> , <i>G. labiatus</i>
14/12/95	Rio do Sinos, praia João Fernandes, Santo Antônio da Patrulha, RS.	<i>G. labiatus</i>
14/12/95	Arroio praia do Barco, Terra de Areia, RS.	<i>G. rhabdotus</i>
22/11/95	Rio Santa Maria, Rosário do Sul, RS.	<i>G. sp.n. "A"</i> , <i>G. rhabdotus</i>
30/05/96		
14/09/96		
21/11/95	Arroio Sarandi, Quaraí, RS.	<i>G. sp.n. "B"</i> , <i>G. rhabdotus</i>
30/05/96		
13/09/96		
21/11/95	Rio Uruguai, praia da Formosa, São Marcos, Uruguiana, RS.	<i>G. balzanii</i>
31/05/96		
12/09/96		

### Coletas

As coletas foram realizadas com puçás, tarrafas e redes de arrasto. Os peixes capturados foram, em grupos de seis indivíduos, imediatamente colocados em sacos plásticos com água do próprio local de coleta. Estes sacos, por sua vez, foram acomodados em caixas de isopor para o transporte até o Laboratório de Etologia da UFSC. Pequenos pedaços de gelo foram adicionados entre os sacos para manter a temperatura da água abaixo da temperatura ambiente e diminuir a perda e o consumo de oxigênio. Em média, foram capturados 20 indivíduos de cada espécie, por coleta.

## **Laboratório**

No Laboratório, os peixes capturados nos locais indicados foram colocados, ainda dentro dos sacos, em tanques-estoque, até que a temperatura da água no interior dos sacos se igualasse à dos tanques. Estes tanques consistiam de caixas d'água de fibrocimento com capacidade de 250 e 500 litros. Os peixes foram retirados dos sacos e liberados nestes tanques. Após vinte dias, em grupos de seis coespecíficos, foram transferidos para os aquários de observação. Estes aquários foram padronizados, apresentando capacidade de 112 litros e as seguintes dimensões: 80 cm de comprimento, 35 cm de largura e 40 cm de altura. Além disto, tiveram suas paredes laterais e posterior pintadas internamente com impermeabilizante preto; filtro biológico cobrindo aproximadamente 90% da superfície inferior e substrato arenoso com granulometria média de três milímetros e coluna de sete centímetros.

A iluminação, artificial, foi controlada por um "timer" que manteve um fotoperíodo de 10 horas diárias.

A temperatura foi controlada com aquecedores ligados em série a termostatos eletrônicos e manteve-se, no mínimo, em 22°C. Não houve controle de temperatura máxima que, desta forma, oscilou conforme a temperatura ambiente.

## **Sessões de observação**

As sessões de observação foram realizadas entre fevereiro de 1996 e maio de 1997. Constaram de trinta minutos por aquário e, conseqüentemente, por espécie, diariamente, durante cinco dias por semana.

As primeiras sessões foram, em parte, dedicadas à caracterização individual dos seis membros pertencentes à cada um dos seis grupos. Registrou-se particularidades rapidamente



identificáveis, como desenho e disposição de manchas, porte, marcas nas nadadeiras e outras características individuais.

Em algumas sessões, foram registradas imagens em filmes VHS, analisadas posteriormente, quadro a quadro.

Padrões motores foram registrados descritiva e cinematograficamente.

## Resultados

As observações revelaram um padrão motor fixo, aqui proposto e denominado "caiaque" (Figura 1), que foi realizado por diferentes espécies, durante a execução das atividades de rolagem de alimento, transporte de substrato e cuidado de filhotes.

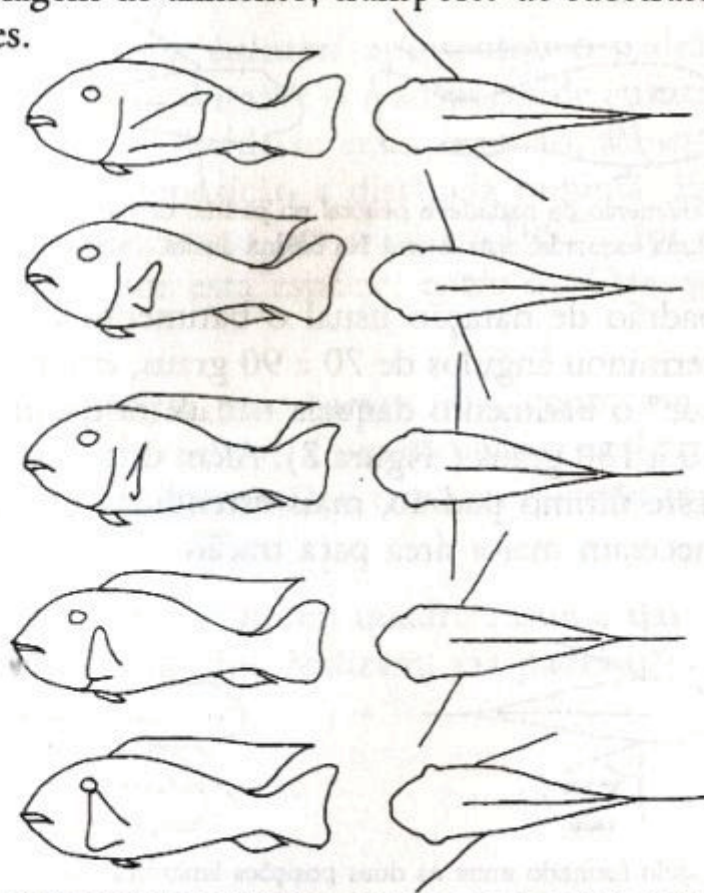


FIGURA 1 - Movimento da nadadeira peitoral no padrão "caiaque". Na coluna esquerda, vista lateral. Na coluna direita, vista superior.

O padrão motor em questão é produzido em grande parte por movimentos alternados de cada uma das nadadeiras peitorais. A amplitude e, em alguns casos, a frequência dos batimentos destas nadadeiras mostraram-se aumentadas em relação a um movimento semelhante (padrão usual), normalmente realizado por ciclídeos, quando estacionários ou deslocando-se lentamente (Figura 2).

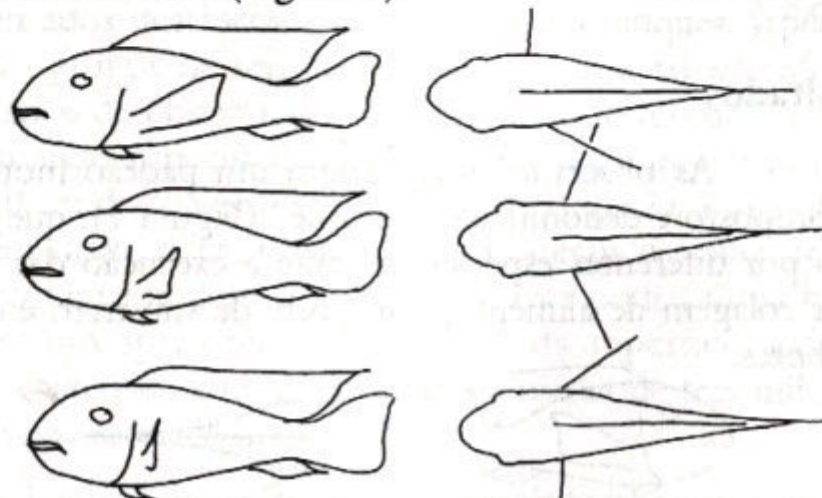


FIGURA 2 - Movimento da nadadeira peitoral no padrão de deslocamento usual. Na coluna esquerda, vista lateral. Na coluna direita, vista superior.

No padrão de natação usual o batimento da nadadeira peitoral determinou ângulos de 70 à 90 graus, enquanto no padrão "caiaque" o batimento daquela nadadeira determinou ângulos de 110 à 130 graus (Figura 3). Além disto, as nadadeiras peitorais neste último padrão, mais estendidas do que usualmente, forneceram maior área para tração.

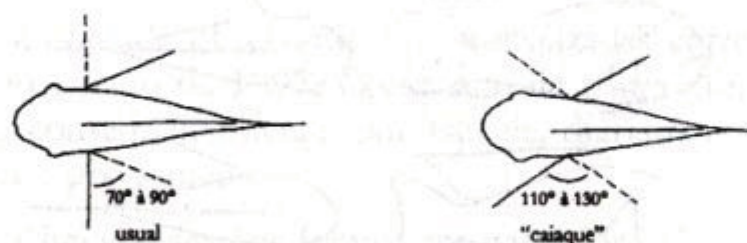


FIGURA 3 - Ângulo formado entre as duas posições limítrofes, anterior e posterior, atingidas pela nadadeira peitoral. Na esquerda, padrão deslocamento usual. Na direita, padrão "caiaque".



A frequência de batimento da nadadeira peitoral, durante o padrão "caiaque", foi aumentada por fator 1,5 em *G. sp. n. "B"* e *G. gymnogenys*. Conforme a quantificação feita através de análise quadro a quadro, estas espécies apresentam frequência de duas batidas de uma nadadeira peitoral por segundo durante o padrão usual, enquanto no padrão "caiaque", a frequência é de três batidas por segundo. Nas outras espécies as frequências mantiveram-se inalteradas após a mudança de um para o outro padrão de natação.

Todas as espécies analisadas apresentaram o padrão "caiaque" durante a alimentação, quando realizavam a rolagem (seleção) do alimento junto com o substrato (pedrisco) na boca.

*Gymnogeophagus balzanii* apresentou o padrão na alimentação e também durante o transporte de substrato. Esta última atividade subdivide-se em apreensão, transporte propriamente dito e deposição a distância mínima. Este transporte, conforme descrito por Santos (1997), foi exclusivamente realizado por esta espécie, entre os *Gymnogeophagus* analisados.

*Gymnogeophagus gymnogenys* que, conforme Santos e Reis (em desenvolvimento), é um incubador oral tardio, mostrou o padrão na alimentação e também quando transportou filhotes na boca.

A tabela 2 apresenta um quadro resumo das espécies e respectivas atividades que realizam, via padrão "caiaque".

TABELA 2 – Resumo das atividades realizadas através do padrão “caiaque”. Os pontos de interrogação indicam aquelas espécies para as quais a informação sobre o cuidado parental ainda não foi determinada.

Espécie	Atividades		
	Rolagem de alimento	Transporte de substrato	Cuidado parental
<i>G. rhabdotus</i>	X		
<i>G. balzanii</i>	X	X	?
<i>G. labiatus</i>	X		?
<i>G. sp. n. “A”</i>	X		?
<i>G. gymnogenys</i>	X		X
<i>G. sp. n. “B”</i>	X		

## Discussão

Em todos os peixes semelhantes à *Perca* (*Perca flavescens*), as nadadeiras peitorais tem dois padrões motores executados em coordenação absoluta. Em um padrão, ambas as nadadeiras se movem, pressionando o lado mais largo contra a água e empurrando o peixe para a frente, enquanto durante o golpe de retorno, elas movem-se avançando de lado. No outro padrão, as nadadeiras também se movem em absoluta coordenação, mas alternadamente e com uma ondulação se formando entre os raios individuais da nadadeira, produzindo uma corrente descendente de água. A primeira coordenação serve para empurrar o peixe para a frente, a segunda permite permanecer no mesmo lugar e somente esta segunda coordenação da nadadeira peitoral influencia a batida das nadadeiras dorsal e caudal (Lorenz, 1995). O padrão “caiaque” se assemelha ao segundo tipo, acima descrito por Lorenz, mas apresenta ítems particulares, como amplitude e freqüência dos batimentos das nadadeiras peitorais.



Segundo Baerends e Baerends-van Roon (1950), quando estão nadando rapidamente, os ciclídeos colocam as peitorais contra o corpo e se movem somente por meio de ondulações da parte posterior do corpo e da nadadeira caudal. Ainda, conforme estes autores, os ciclídeos usam suas nadadeiras peitorais principalmente para mover-se lentamente, batendo-as para trás como superfícies planas. As peitorais são auxiliadas pelas forças propulsivas das ondulações das nadadeiras caudal, dorsal e anal, além dos jatos da respiração.

O padrão “caiaque” é utilizado em deslocamentos lentos. Não existe registro de sua ocorrência em deslocamentos velozes.

O padrão de deslocamento usual foi um dos caracteres etológicos analisados por Santos (1997), e apresentou dois estados, a saber: deslocamento via arranque e parada repentinos (surtos) e deslocamento via arranque e parada progressivos. O padrão “caiaque” não deve ser confundido com qualquer um dos padrões referidos no caráter “deslocamento usual”, pois apresenta forma constante e diversa deste último. Pode-se afirmar que os padrões “caiaque” e “usual”, são mutuamente excludentes nas espécies analisadas, mas podem se suceder em curto prazo de tempo no mesmo indivíduo. Geralmente há um intervalo de transição, aparentemente descoordenado, entre estes padrões, que pode representar um ajuste nos ritmos dos batimentos das nadadeiras.

As espécies de *Gymnogeophagus* estudadas aqui, utilizaram o padrão “caiaque” durante a alimentação. A descrição da autora abaixo pode subsidiar a discussão. *Sarotherodon mossambicus*, durante a alimentação, adotam uma posição inclinada para baixo, por vezes quase vertical, e apanham a comida. Neste caso apanham o máximo que podem de uma só vez, alojando-o no fundo da boca, que se dilata, ficando com um aspecto semelhante às fêmeas que incubam ovos, e efetuam a seguir



movimentos de rolagem, provavelmente deglutição. Após terem consumido toda a comida à vista, os peixes passam por um certo tempo (entre 20min e 1h) revolvendo o fundo. Apanham pedras, rolam-nas na boca e deitam-nas fora (Pinheiro, 1980). Esta descrição pode ser estendida às espécies analisadas neste estudo. O padrão "caiaque", observado em *Gymnogeophagus* é, no entanto, mais calaramente identificável nos primeiros minutos após a adição de alimento (ração floculada), pois os peixes ficam, por mais tempo, rolando o alimento na boca.

A estabilidade dos peixes depende, em primeiro lugar, das posições relativas dos centros de gravidade e flutuação (centro de volume) (Breder, 1926 e Magnan, 1930 *apud* Lorenz, 1995). Somente se ambos os centros coincidem, o peixe está apto a flutuar em qualquer ângulo. Os movimentos das nadadeiras que podem ser observados em peixes flutuando livremente, não são necessários para manter o equilíbrio. Este último autor afirma que as posições dos centros podem mudar, por exemplo, em peixes excessivamente alimentados ou em fêmeas maduras. Em tais casos, o peixe precisa compensar os centros para evitar perda de postura. Em laboratório observou-se que alguns indivíduos, incluindo representantes de todas as espécies analisadas, perderam a postura horizontal. Esta perda possivelmente retratou um artefato de técnica, criado pela restrição espacial e por eventos agonísticos, pois foi antecedida por danos às nadadeiras e, algumas vezes, foi seguida de morte. Desta forma, as observações em laboratório, sugerem uma interdependência significativa entre nadadeiras íntegras e manutenção da estabilidade.

À respeito das fêmeas que realizaram incubação oral, pode-se acrescentar que o padrão "caiaque" foi utilizado exclusivamente durante esta atividade. Naqueles momentos em que os filhotes nadaram livremente em suas primeiras aparições, a fêmea não apresentou o padrão, mas o reapresentou quando iniciou rolagem de alimento na boca e quando recolheu seus filhotes.



Esta última ação foi frequente em situações de perturbação visual ou sonora. Neste contexto, o padrão "caiaque" pode representar uma forma de compensar a perda da flutuabilidade que, por sua vez, parece ter sido causada por uma momentânea restrição de alguns movimentos dos opérculos e da boca. O padrão "caiaque" auxiliou a detecção da presença de filhotes na boca de fêmeas *G. gymnogenys*, antes que estes filhotes fossem efetivamente observados. Este indicador pode ser adequado para ações de manejo nesta espécie, principalmente porque seus ovos ficam, por poucos dias, expostos sobre pedras previamente limpas, antes de eclodir e permanecer duas longas semanas na boca da fêmea.

Breder (1926 *apud* Lorenz, 1995)) afirmou que raramente todas as nadadeiras, exceto as peitorais, estão em completo repouso. Este autor acredita que a função do movimento das peitorais na flutuação é só checar a propulsão do jato através das aberturas branquiais. Baerends e Baerends-van Roon (1950) afirmaram que suas observações em ciclídeos confirmaram a opinião de Breder, acrescentando que, muitas vezes, viram ciclídeos mantendo sua posição estacionária enquanto moviam somente as peitorais. Breder defendeu a idéia de que o jato propulsor e os movimentos das nadadeiras trabalham intimamente juntos. Ele mostrou que, se um peixe é mantido rígido, a respiração é influenciada.

Holst (1934, *apud* Lorenz, 1995), de forma diferente, mostrou que existem distintas relações entre os centros nervosos da locomoção e respiração. Segundo este autor, não é improvável que o significado biológico destas relações seja facilitar a natação.

Em *Gymnogeophagus* as peitorais são, frequentemente, as únicas nadadeiras que apresentam movimento de grande amplitude, quando estes peixes adotam uma posição estacionária.



A alteração do padrão usual de natação, quando se instala o padrão "caiaque", pode representar uma restrição morfo-fisiológica do animal, que tem a atividade de ventilação diminuída pela presença de pedrisco ou filhotes em sua boca. Isto parece ocorrer em função da limitação imposta ao movimento de aspirar a água, por sua vez, causada pela necessidade de manter a boca fechada e o opérculo não elevado. Desta forma, a maior amplitude no batimento das nadadeiras peitorais, pode produzir uma elevação da sustentação do peixe e isto, por sua vez, pode representar um mecanismo para compensar o decréscimo na ventilação.

Outros ciclídeos sul-americanos como *Geophagus brasiliensis* e *Crenicichla* sp., coletados na lagoa Zé Menino, em Laguna, SC, além de *Cichlasoma portalegrense*, coletados no Arroio praia do barco, em Terra de Areia, RS e *Cichlasoma dimerus*, coletados no rio Uruguai, em Uruguaiana, RS, apresentaram o padrão "caiaque" durante a rolagem do alimento (Santos, 1997).

A presença do padrão "caiaque", durante a rolagem do alimento, em ciclídeos não incluídos no gênero *Gymnogeophagus*, pode representar uma condição filogenética primitiva para o grupo. Neste contexto, utilizando-se o critério de comparação com grupo externo, a utilização do padrão "caiaque" no transporte de substrato e no cuidado parental pode representar estados derivados em *Gymnogeophagus*. Este gênero foi recentemente analisado por Wimberger et al. (1997) e Santos (1997). Estes autores, utilizando respectivamente caracteres moleculares e comportamentais, verificaram que filogeneticamente *G. balzanii* compartilha um clado terminal com os *Gymnogeophagus* que apresentam incubação oral tardia. *Gymnogeophagus gymnogenys*, por sua vez, ocupa uma posição terminal dentro deste clado. O clado basal é compartilhado pelas espécies que desovam no substrato mas não realizam incubação oral posteriormente.



O padrão "caiaque" é igualmente utilizado, para a "rolagem" do alimento, para o transporte de substrato (pedrisco) e para o cuidado parental. Isto o caracteriza como um padrão motor não específico para o sistema ou, como também pode ser chamado, padrão multiproposital.

### Agradecimentos

À Prof<sup>a</sup> Ivani Callado de Souza Fernandes por suas valiosas sugestões.

Ao Prof. Kay Saalfeld por sua inestimável contribuição para minha conduta neste e em outros trabalhos.

### Referências Bibliográficas

- Baerends, G. P.; Baerends-van Roon, J. M. 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. **Behav. Suppl.**, 1: 1-243.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1979. **Etologia**. Ediciones Omega, Barcelona, 643pp.
- Fryer, G.; Iles, T. D. 1972. **The cichlid fishes of the Great Lakes of Afrika: Their biology and evolution**. T.F.H., Neptune City, 641pp.
- Gosse, J. P. 1976. Revision du genre *Geophagus* (Pisces, Cichlidae). **Mem. Acad. r. Belg. Cl. Sci.**, 19 (3): 1-172.
- Kullander, S.O. 1988. Cichlid fishes from the La Plata basin. Part I. Collections from Paraguai in the Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. **Rev. Suisse Zool.**, 88: 675-692.
- Kullander, S.O. 1997. Molecular phylogeny of neotropical cichlids: The relationships in cichlasomines and heroines. **Proceedings of the International Symposium on Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**, Porto Alegre, Brasil, (in press).

- Lorenz, K. 1995. **Os fundamentos da etologia**. Editora da UNESP, São Paulo, 467pp.
- Pinheiro, M. 1980. Observações etológicas em *Sarotherodon mossambicus* (Peters) (Pisces, Cichlidae). **Garcia de Orta, Sér. Zool.**, 9, (1-2): 13-50.
- Reis, R. E.; Malabarba, L. R. 1988. Revision of the neotropical cichlid Genus *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918, with descriptions of two new species (Pisces, Perciformes). **Rev. Bras. Zool.**, 4 (4): 259- 305.
- Reis, R. E.; Malabarba, L. R.; Pavanelli C. S. 1992. *Gymnogeophagus setequedas*, a new cichlid species (Teleostei:Labroidei) from middle Rio Parana System, Brazil and Paraguai. **Ichthiol. Explor. Freshwaters**, 3 (3): 265-276.
- Ribeiro, A. M. 1918. Dois gêneros e três espécies novas de peixes Brasileiros determinados nas coleções do Museu Paulista. **Revta. Mus. Paulista**, 10: 787-791.
- Santos, W. L. A. 1997. **Análise filogenética de *Gymnogeophagus* Ribeiro, 1918 (Pisces: Perciformes). Abordagem etológica**. Dissertação de mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil, 80pp.
- Santos, W. L. A.; Reis, R. E. 1997. Behavioral characters of *Gymnogeophagus* species (Perciformes:Cichlidae) and their phylogenetic content. **Resumos do International Symposium on Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**, Porto Alegre, Brasil (in press).
- Wimberger, P.H., Thornton, K.; Reis, R.E. 1997. Molecular phylogenetics and the evolution of parental care and mating systems in *Gymnogeophagus*. **Proceedings of the International Symposium on Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**, Porto Alegre, Brasil (in press).