UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Estudo da ecomorfologia comparada de Pantodontidae (Teleostei: Osteoglossiformes)
e Gasteropelecidade (Teleostei: Characiformes)”

Gustavo D'Abrantes Vaz

Dissertação apresentada à Faculdade
de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
USP, como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ciências, Área: BIOLOGIA
COMPARADA

RIBEIRÃO PRETO - SP

2016

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

“Estudo da ecomorfologia comparada de Pantodontidae (Teleostei: Osteoglossiformes)
e Gasteropelecidae (Teleostei: Characiformes)”

Versão corrigida - o original se encontra disponível na Faculdade de Filosofia, Ciências
e Letras de Ribeirão Preto da USP

Gustavo D'Abrantes Vaz

Dissertação apresentada à Faculdade
de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
USP, como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ciências, Área: BIOLOGIA
COMPARADA

Orientador: Ricardo M. C. Castro

RIBEIRÃO PRETO - SP

2016

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Vaz, Gustavo D' Abrantes

Estudo da ecomorfologia comparada de Pantodontidae (Teleostei: Osteoglossiformes) e Gasteropelecidade (Teleostei: Characiformes).
Ribeirão Preto, 2016.

57 p.

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Castro, Ricardo Macedo Corrêa e.

1. Ecomorfologia comparada. 2. Anatomia muscular 3. Adaptações convergentes 4. Peixes-borboleta de água doce.

Resumo

A ecomorfologia apresenta diferentes ramos, sendo a ecomorfologia comparada o ramo proposto neste trabalho, qual segue a análise das estruturas convergentes dos representantes das famílias africana Pantodontidae e neotropical Gasteropelecidae. Para tal, são analisadas e discutidas as pressões seletivas exercidas pelos ambientes muito similares encontrados nos pequenos córregos e igarapés localizados no interior da Floresta do Congo e Floresta Amazônica, onde vivem respectivamente as espécies africanas e neotropicais. Assim, foi possível identificar uma forte convergência adaptativa na musculatura das nadadeiras peitorais, uma vez que são adaptações aos saltos de longo alcance para fora d'água, característicos de todas as espécies analisadas, tratadas em conjunto por peixes-borboleta de água doce (Weist, 1995; Saidel et al., 2003).

Abstract

The ecomorphology studies present different fields. The Comparative Ecomorphology, the field suggested at this work, follows the analyses of convergent structures found among Pantodontidae african families and Gasteropelecidae neotropical families. Due to that, we evaluated the selective pressures from similar aquatic environments, such as streams and small rivers. The analyses of african and neotropical species were done in relation to the Congo and Amazon Forest areas, respectively. In this context, we identified strong adaptive convergence in the musculature associated to the pectoral fins. These adaptations are related, in both studied cases, to the ability to jump long distances out of the water (Weist, 1995; Saidel et al., 2003).

Sumário

Resumo	4
Abstract	5
Introdução	7
Peixes-borboleta de água doce	10
Objetivo	12
Material e métodos.....	13
Resultados e discussão	14
Ecomorfologia comparada.....	14
Musculatura	18
Forma	18
Função.....	22
Ambiente e pressões seletivas	32
Conclusões.....	41
Agradecimentos	42
Referências bibliográficas	43
Figuras	51
Anexo	57

Introdução

Para entendermos o que representa a ecomorfologia nos estudos recentes, primeiro temos de olhar para o processo que resultou sua concepção inicial, o qual está intimamente relacionado com os conceitos e práticas nos estudos tradicionais de morfologia e ecologia.

Em tal contexto, é importante o trabalho de Bock (1994), que discute duas formas correntes de explicações em termos morfológicos: a forma nomológica e a forma histórica. A primeira consiste em um conjunto de fatos e de leis, iniciais e limitadores, os quais juntamente com as causas permitem explicar como ou por que um fenômeno específico ocorreu. Já a explicação histórica, por sua vez, inclui o estudo evolutivo de grupos e características, classificação, biogeografia histórica, entre outros. A descrição morfológica em si pode ser a parte mais trabalhosa de uma análise anatômica, pois deve ser minuciosa e precisa a fim de elucidar as características morfológicas necessárias para o entendimento da função, dentre outras coisas (Bock, 1994), com isso, verificamos o que é chamado de morfologia funcional, na qual complexos de atributos funcionalmente conectados quase sempre podem ser estudados em conjunto para entender-se de forma quase completa o funcionamento individual de um atributo (Bock, 1994). Assim, o entendimento da função deve ser embasado em uma descrição morfológica que permita delimitar o sistema funcional de um atributo específico de um organismo, o qual compreende a unidade funcional (Kraemer & Bock, 1989; Bock, 1989 a, b, c).

Desse modo, a parte mais importante da morfologia funcional é a correlação entre forma e função (Bock & Homberger, 1988; Bock, 1988; Bomberger 1988). Estabelecidas as relações nomológicas, tal como a distância de encurtamento de um músculo, por exemplo, tais correlações podem ser usadas para deduzir as propriedades funcionais de uma característica para qual se conhece a morfologia, tal como a máxima distância de encurtamento das fibras musculares, por exemplo, (Bock, 1994).

Esse tipo de estudo esteve muito presente na década de cinquenta passada, durante a qual uma série de questões relacionadas aos conceitos de

nicho, habitat, estrutura de comunidades e diversidade entre táxons passaram a ser respondidas pelos ecólogos com o uso de medidas morfológicas como instrumento de análise e, foi em 1975, que o termo “ecomorfologia” foi cunhado pela primeira vez por Karr & James, em um trabalho voltado mais para os aspectos ecológicos, que examinava a relação das características morfológicas de táxons de peixes de água doce estudados com aspectos ambientais.

No entanto, a ecomorfologia, tal como a entendemos atualmente, se difere da morfologia funcional e da ecomorfologia de Karr & James (1975) em três aspectos principais: 1) seu conceito básico é o de papel biológico (segundo o predito em Bock & von Wahlet, 1965), e não o de função; 2) são necessárias observações in situ do organismo de estudo, enquanto que a morfologia funcional pode ser desenvolvida estritamente em condições controladas; e 3) a ecomorfologia depende dos resultados dos estudos em morfologia funcional, enquanto que estes, por sua vez, podem ser feitos de forma independente da primeira (Bock, 1994).

Dada à importância da ecomorfologia nos estudos dos organismos em seu ambiente e de suas histórias evolutivas, muitos foram os conceitos que tentaram defini-la. Nesse cenário temos que, em um sentido mais amplo, a ecomorfologia pode ser tratada como toda e qualquer covariação da morfologia e ecologia (Winkler, 1988); e, em um sentido mais específico, a “ecomorfologia é principalmente interessada nas análises das adaptações das estruturas morfológicas e todos os tópicos correlacionados e dependentes, tais como as comparações de adaptações em diferentes organismos; modificações de características adaptativas devido à competição e outras causas; estrutura da ecologia de comunidade e diversidade dentre táxons” (Bock, 1990).

No presente trabalho a ecomorfologia compreende a área da ciência que estuda um determinado atributo morfológico (no presente estudo os músculos abdutores de representantes das famílias Pantodontidae e Gasteropelecidae) que desempenha um papel biológico (no caso o salto fora d'água para fuga, por exemplo) essencial à espécie em um determinado nicho (igarapés, por exemplo). Assim, essa ecomorfologia faz referência às diferentes explicações em termos morfológicos de Bock (1994), onde se pode entender

como: 1) explicação nomológica sendo as pressões ambientais, se estas forem fatos causais ou leis de “diretrizes do ambiente”, como as pressões seletivas, que ao mesmo tempo foram suficientes para iniciar e necessárias para limitar um processo de adaptação morfológica; e 2) a explicação histórica, que consiste principalmente na herança das características adaptadas de um ancestral.

Para tanto, nos estudos ecomorfológicos, o primeiro passo é fazer a descrição morfológica detalhada das estruturas analisadas para então se analisar a função das mesmas (neste trabalho, os músculos abdutores). Os papéis biológicos das características escolhidas e as demandas ambientais nos organismos são determinados pela observação dos animais em seu habitat (e.g. Casatti & Castro, 1997 e 2006). Os atributos ecomorfológicos de cada espécie podem refletir importantes características de sua ecologia e podem ainda ser um indicativo de seus hábitos e adaptações a diferentes habitats (Gatz, 1979b; Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984); bem como revelar a importância direta da ancestralidade com relação à morfologia.

A determinação de padrões de características adaptativas nos táxons por meio da ecomorfologia é, geralmente, feita a partir de medidas morfométricas simples. Medidas externas, tais como comprimentos, profundidades, larguras e áreas de superfícies, que possibilitam muitas vezes inferir as relações de pressões seletivas e suas adaptações (Bock, 1980; 1993). Assim, ainda se faz necessário introduzir novas medidas e parâmetros ecomorfológicos relativos a outras estruturas, tais como aquelas relativas à miologia e osteologia, por exemplo.

Uma vez que a seleção natural atua diretamente sobre os diferentes fenótipos que sobrevivem, reproduzem e exploram o ambiente onde habitam, as comparações ecomorfológicas de grupos evolutivamente distintos e que vivem em ambientes com fisiografias similares, normalmente revelam que a adaptação de cada um ocorreu de forma independente, e que pressões seletivas semelhantes geram estruturas similares (Winemiller, 1991), enquanto que pressões seletivas diferentes proporcionam o surgimento de estruturas divergentes (Beaumord & Petrere, 1994).

Ainda segundo Casatti & Castro, 2006, a integração da informação filogenética com a ecomorfologia é o único modo de identificar objetivamente casos de convergência e divergência adaptativa.

Portanto, o uso da análise ecomorfológica em estudos de comunidades é uma ferramenta importante na identificação de casos de adaptações convergentes e divergentes quando se tem uma hipótese filogenética conhecida (Karr & James, 1975; Reilly & Wainwright, 1994). Sendo, conseqüentemente, aqui utilizada para entender parte dos respectivos processos evolutivos dos peixes-borboleta de água doce.

Peixes-borboleta de água doce

Conhecidos no mundo todo devido ao fato de serem comercializados como peixes de aquário, o peixe-borboleta africano *Pantodon buchholzi* (Fig. 1) (Osteoglossomorpha: Osteoglossiformes) e espécies dos três gêneros de peixes-borboleta neotropicais (*Carnegiella*, *Gasteropelecus* e *Thoracocharax*) da família Gasteopelecidae (Ostariophysi) (Fig. 2) são representados por espécies que permanecem a maior parte do tempo junto à superfície da água, onde alimentam-se de pequenas presas aquáticas e aéreas e, dentre outras características em comum, possuem as nadadeiras peitorais bem desenvolvidas e modificadas, de modo a possibilitar o seu impulso para fora do corpo d' água (Greenwood & Thomson, 1960; Abe, 2007). Tal fato conferiu a esses peixes seus nomes populares de peixes-borboleta.

As respectivas musculaturas das nadadeiras peitorais - estruturas que permitem a essas espécies o comportamento de saltar longas distâncias fora d'água (Weist, 1995; Saidel et al., 2003) -, são, em uma observação macroscópica, muito semelhantes com relação ao seu tamanho relativo aos demais músculos da nadadeira peitoral do mesmo organismo e grau de hipertrofia. Embora sejam pertencentes a grupos filogeneticamente distintos e distantes, tais semelhanças, entre outras mais entre os peixes-borboleta africanos e neotropicais, podem ser explicadas por convergências adaptativas resultantes de pressões seletivas semelhantes (Winemiller, 1991).

O gênero monotípico *Pantodon*, contendo a espécie descrita *Pantodon buchholzi*, distribui-se no oeste do continente africano, principalmente nas

bacias do baixo rio Niger e bacia central do Rio Congo, no interior da floresta tropical do Congo, em ambientes lênticos (Gosse, 1984; Lavoué, 2010) (Fig. 3); enquanto os três gêneros da família Gasteropelecidae - *Carnegiella*, *Gasteropelecus* e *Thoracocharax* -, totalizando nove espécies válidas (Eschmeyer & Fong, 2013; Weitzman & Palmer, 2003) (Fig. 4). As espécies dos gêneros *Gasteropelecus* e *Thoracocharax* são encontradas em águas abertas de grandes rios, em córregos e em lagos, enquanto as espécies do gênero *Carnegiella* são encontradas em pequenos riachos e córregos (Abe et al., 2013).

Assim, a comparação de exemplares do gênero africano *Pantodon* e dos gêneros neotropicais *Carnegiella*, *Gasteropelecus* e *Thoracocharax* com *Astyanax* e outros grupos de peixes que apresentem um plano básico pouco derivado, ou seja, peixes que apresentem a forma “típica” de um peixe teleósteo basal generalizado, podem, a medida que forem identificadas e descritas as adaptações convergentes dos peixes-borboletas de água doce, endossar o uso da ecomorfologia não apenas em estudos de comunidade, mas também em discussões filogenéticas, quando se tem uma filogenia já estabelecida.

Objetivo

Analisar as convergências adaptativas vinculadas às mesmas pressões ambientais. É proposta a análise dos componentes estruturais das nadadeiras peitorais, pois estas são atributos morfológicos que têm as mesmas faculdades em ambos os grupos e, portanto, a principal característica definidora do grupo artificial “peixes-borboleta de água doce”.

Analisar previamente alguns conceitos associados aos estudos em ecomorfologia, como por exemplo, forma, função e faculdade.

Analisar a macroestrutura dos músculos *abductor profundus* e *abductor superficialis* de representantes das famílias Pantodontidae e Gasteropelecidae.

Analisar a conformação ambiental onde habitam as espécies em estudo, dando ênfase às características comuns entre os ambientes africanos e neotropicais que podem exercer pressões seletivas responsáveis pelas convergências adaptativas entre as duas famílias de peixe-borboleta de água doce.

Material e métodos

Nesse estudo foram analisados os lotes de *Pantodon buchholzi* (Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto: LIRP - 14019 - 3 ind. e 14020 - 1 ind.), *Carnegiella strigata* (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo: MZUSP – 020953), *Gasteropelecus sternicla* (Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto: LIRP - 10674) e de *Toracocharax stellatus* (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo: MZUSP – 020923), que tiveram algumas medidas padrão anotadas para 3 exemplares de cada espécie para possíveis novos estudos (Anexo I).

Foram dissecados um exemplar de cada espécie (exemplar 3) a fim de evidenciar a musculatura abduutora da nadadeira peitoral. Para tanto, seguiu-se a metodologia de coloração e dissecação de Datovo & Bockmann (2010), que permite a visualização e identificação dos músculos.

Adotamos como parâmetro da forma da musculatura sua aparência externa, pois na morfologia seria a forma da estrutura, que em um exato momento determina sua exata função; e no comportamento, a forma seria a configuração de display incluindo as estruturas envolvidas, seus movimentos, intensidades, entre outras ações (Bock & von Wahlert, 1965).

Com base nisso faz-se uso da descrição macroscópica da musculatura abduutora associada ao salto fora d'água realizado pelos representantes das famílias Pantodontidae e Gasteropelecidae.

A nomenclatura adotada para a musculatura da nadadeira peitoral é a proposta por Greenwood & Thomson (1960).

Após a dissecação, foram feitas fotos utilizando-se uma estativa e, posteriormente, as mesmas trabalhadas em um programa de edição de imagens, com a finalidade de diminuir artefatos indesejáveis e também evidenciar melhor os músculos.

Resultados e discussão

Ecomorfologia comparada

A ecomorfologia não é uma área da ciência unificada em seus conceitos, uma vez que há inúmeras e diversas questões a serem respondidas. Assim, pode-se distinguir pelo menos duas ramificações bem evidentes, que são baseadas na morfologia e ecologia tradicionais, respectivamente (Bock, 1994).

Os estudos de ecomorfologia baseados na morfologia tradicional seguem, em geral, uma sequência investigativa: a partir da morfologia das características em análise, são feitas descrições morfológicas minuciosas, seguidas de análises funcionais; então o papel biológico de uma característica e a demanda ambiental de um organismo são determinados por investigações dos animais na natureza (Bock, 1994).

Por sua vez, os estudos ecomorfológicos baseados na ecologia tradicional, têm como princípio básico a determinação de características adaptativas em táxons – melhor aplicado em grupos aparentados –, a determinação da composição de comunidades, estrutura de nichos e outros problemas da vertente ecológica da ecomorfologia. Nesse tipo de investigação, a morfologia usada é mais simples, estabelecida por meio de medidas lineares externas tais como, por exemplo, comprimentos e áreas (Bock, 1994). Segundo Winkler (1988), tais estudos seguem: a formulação de hipótese que predizem os aspectos morfológicos e as condições ecológicas; levantamento do maior número de dados das espécies e das condições dos ambientes e sua subsequente análise por meio de técnicas adequadas de covariação, tal como a análise de componentes principais; e explanação das correlações encontradas.

Essas análises são melhores empregadas em comparações entre membros de grupos relacionados, tais como gênero e família, comparações de diferentes grupos em ambientes similares, normalmente revelam que cada grupo se adaptou às demandas ambientais seguindo caminhos diferentes (Bock, 1994).

No entanto, podemos distinguir mais uma nova ramificação da ecomorfologia - a ecomorfologia comparada -, que pode ser aplicada a estudos de táxons não aparentados e, assemelha-se à ecomorfologia baseada na ecologia tradicional na determinação de estruturas adaptativas, mas no entanto, *tem por princípio o objetivo de determinar estruturas adaptativas convergentes ou herdadas de um ancestral entre diferentes táxons*; bem como, por sua vez, analisar a morfologia do atributo em estudo de forma mais precisa como na ecomorfologia baseada na morfologia tradicional, mas diferente desta, *considerando a ancestralidade e as pressões seletivas específicas de cada ambiente como responsáveis por seu surgimento na história evolutiva dos grupos em análise*.

Portanto, a *ecomorfologia comparada* é um ramo válido da ecomorfologia, tal como a ecomorfologia ecológica e a ecomorfologia funcional, pois segundo Bock (1994), de modo geral, todo estudo ecomorfológico é aquele em que os organismos podem ser observados em seus ambientes naturais e que as correlações são feitas entre os atributos das características dos organismos e atributos dos fatores ambientais atuando nesses organismos. Logo, apenas o estudo que não considere as observações dos organismos interagindo com seu ambiente não deverá ser classificado dentro da ecomorfologia.

Portanto, define-se nesse trabalho a ecomorfologia comparada como “*a ciência que estuda a interação de um atributo morfológico de um organismo com um determinado ambiente, considerando, para tanto, aspectos nomológicos – onipresentes em qualquer grau taxonômico – e históricos evolutivos responsáveis ao surgimento dessas estruturas*”.

Outros autores entendem a ecomorfologia da mesma forma apresentada neste trabalho, um exemplo é Papp, et al., 2013, que busca encontrar correspondências entre características anatômicas e características do habitat.

Segundo Dohrn (1975) apud Bock & von Wahlert (1965), a mudança funcional é a causa para a mudança morfológica. De modo que, a morfologia na forma pura – isolada da função e da interação entre o complexo forma-

função e os fatores ambientais – não proporciona um fundamento sólido o suficiente se analisar o fenômeno da adaptação biológica. Fato refletido nas discussões inacabáveis sobre a forma de uma característica ser adaptada à sua função, ou se a forma da estrutura é adaptada aos fatores ambientais sem considerar sua função, ou se a forma ou a função de uma estrutura se modifica primeiro na evolução (Bock & von Wahlert, 1965).

Segundo Bock & von Wahlert (1965), o complexo forma-função compõe as duas dimensões das características fenotípicas de um organismo, são componentes inseparáveis das características biológicas e sempre devem ser considerados em conjunto. A característica de um organismo pode ser qualquer parte, peculiaridade ou caráter de um organismo. Pode ser morfológica, fisiológica, comportamental, bioquímica, e assim por diante, definida como “qualquer parte ou atributo de um organismo será referido como uma característica se o mesmo permanecer como uma unidade em uma sentença descritiva daquele organismo” (Bock & von Wahlert, 1965).

Dessa forma, sendo o conjunto dos músculos responsáveis pela abdução da nadadeira peitoral de *Pantodontidae* e *Gasteropelecidae* (Figs. 6 a 8) um caráter complexo, pois é uma característica composta por um grupo de características menores (músculos *abductor profundus*, *abductor superficialis* e *arrector ventralis*) que atuam juntas para executar um papel biológico em comum – ato de saltar uma distância horizontal considerável em relação ao seu comprimento padrão –, normalmente este papel biológico é o mesmo para as características individuais do caráter complexo, e uma característica pode fazer parte de mais de um caráter complexo (Bock & von Wahlert, 1965). Assim, no presente trabalho analisamos a unidade motora, os músculos abdutores *superficialis* e *profundus*, como parâmetro para entender o caráter complexo ao qual pertencem, uma vez que estes músculos exercem a maior força de movimento responsável pela propulsão do salto fora d'água.

A adaptatividade de um caráter complexo é comumente dependente da correspondência da forma e função de suas características individuais, mas isso não significa que todas as características individuais tenham evoluído completamente antes do caráter complexo ter um significado adaptativo (Bock,

1963b). Dessa forma, podemos pressupor que os músculos abdutores relativamente de tamanho muito maior que os demais músculos componentes da nadadeira peitoral (adutores e arrectores) apresentam provavelmente a morfologia mais vantajosa à função de salto realizada pelo complexo, cujo estágio evolutivo é o mais desenvolvido; fato que tem precedentes corroborativos no Trabalho de Weist (1995), que discute o fato de *Pantodon* não conseguir saltar sucessivas vezes, dentre outros motivos, pelo fato dos músculos adutores responsáveis pelo retorno das nadadeiras peitorais ao estado de repouso serem de ação lenta, algo relacionado ao seu tamanho diminuto e não-hipertrofia.

A composição do caráter complexo quando este surge pode ser muito diferente daquela apresentada pelo complexo totalmente desenvolvido; novas características e papéis biológicos podem surgir posteriormente e tornarem-se indispensáveis ao complexo como um todo (Bock & von Wahlert, 1965). Com base nisso, acredita-se ser pouco provável a existência de um complexo que atinja o ápice de seu desenvolvimento (nem todos os músculos componentes das nadadeiras peitorais são desenvolvidos de modo a permitirem um salto mais eficiente, como por exemplo os músculos adutores). Uma vez que diferentes complexos se inter-relacionam e, sendo um mesmo complexo responsável por vários papéis biológicos de um indivíduo, este sofre a ação de pressões seletivas atuantes em cada papel biológico, de modo que uma pressão pode se contrapor a outra, impedindo uma evolução máxima para uma estrutura específica.

Dessa forma, podemos hipotetizar que o desenvolvimento da musculatura abductora (*Musculus abductor superficialis* e *profundus*) (Figs. 6 a 8) proporcionando grandes saltos aos peixes-borboleta de água doce, provavelmente acarretou, por conseguinte, mudanças nas estruturas ósseas associadas às nadadeiras peitorais e; essas modificações, por sua vez, podem ser as responsáveis pelo deslocamento no sentido anterodorsal dos ossos formadores da boca, o que culminou em um posicionamento e orientação da abertura da boca dorsalmente, o que consideramos uma adaptação secundária alimentar, e não uma característica relacionada estritamente ao ambiente florestal onde esses peixes habitam. Todavia, a capacidade de sobrevivência

dessas espécies depende da disponibilidade de alimento alóctone na superfície da água, uma vez que alimentam-se quase que exclusivamente de insetos que caem na superfície da água (Weist, 1995; Saidel et al., 2003; Weitzman & Palmer, 2003). Futuros estudos ontogenéticos podem revelar o aspecto estrutural da boca e da nadadeira peitoral nos juvenis, o que pode corroborar ou refutar essa hipótese.

Com relação à forma de uma característica, em geral não se pode assumir que ela tenha apenas uma forma, um exemplo disso são os músculos que são capazes de mudar sua forma até certos limites em períodos curtos de tempo. O que torna tais características as mais difíceis de serem analisadas em termos adaptativos, uma vez que estão em constante mudança de forma e esta resulta em mudanças funcionais (Bock & von Wahlert, 1965).

Assim, ao escolher-se, em um estudo de ecomorfologia, uma musculatura a fim de fazer inferências sobre adaptações convergentes entre táxons distintos em ambientes similares, é muito difícil a padronização do material para análise, pois por ser uma estrutura contrátil, a fixação do material é parte integrante e processual da análise em si, mas infelizmente é algo difícil de se obter, visto que se trabalha quase sempre com amostras fixadas em diferentes períodos. Nesse caso, nos ativemos à análise da forma no que concerne a sua característica superficial, nesse nível de estudo, suficiente ao entendimento das pressões seletivas que atuaram em sua evolução.

Musculatura

Forma

Iniciando o estudo por Pantodontidae, tem-se que a nadadeira peitoral de *Pantodon* sugere como pode ser seu voo. A cintura peitoral é caracterizada pela hipertrofia do mesocoracoide e hiperdesenvolvimento, principalmente, dos músculos abdutores (Figs. 7 e 8). Diferente dos outros teleósteos, o *musculus abductor profundus* de *Pantodon* origina-se medialmente da cintura peitoral e passa ao exterior através de um grande forame do coracoide (Greenwood & Thomson, 1960).

Em *Pantodon*, o mesocoracóide é grande e achatado alcançando verticalmente quase o topo do cleitro; ocupa uma posição lateral direcionada mesialmente e adjacente ao cleitro (Greenwood & Thomson, 1960).

O coracóide apresenta uma marcada extensão posterior e um grande forame, que ocupa mais de metade do comprimento do osso. O membro postero-ventral do coracóide é membranoso e perfurada por várias pequenas aberturas; que se situa meio-ventralmente e, em seguida, curva lateralmente e anteriormente. No ponto de curvatura, os coracóides esquerdo e direito estão em estreita aposição, mas são amplamente separados na sua união com o mesocoracóide (Greenwood & Thomson, 1960).

A quilha do coracóide é moderadamente bem desenvolvida embora seja considerada muito menor em comparação com os peixes voadores de água doce *Ostariophysi*, *Gasteropelecus* e *Carnigiella*, que apresentam a fusão dos coracóides direito e esquerdo.

O primeiro raio da nadadeira peitoral de *Pantodon*, robusto, articula-se diretamente com a cintura por meio de uma superfície longa e larga com forma de sela desenvolvida na escápula. Os sete raios restantes são conectados a cintura em grupos de três e quatro via dois actinósteos. O anterior tem uma cabeça côncava que se articula com uma saliência convexa no coracóide; o posterior tem uma cabeça convexa e encaixa-se diretamente na saliência côncava do raio anterior. Através desse arranjo de superfícies articuladoras a nadadeira peitoral obtém considerável mobilidade no plano vertical, mas virtualmente nenhum movimento horizontal da mesma é possível (Greenwood & Thomson, 1960).

Em *Osteoglossum* e em *Pantodon*, o local de origem dos músculos abdutores não é o padrão, os músculos abdutores têm uma origem lateral e não medial. A diferença mais marcante encontrada nesses grupos e, aparentemente não observada em outros, é a origem lateral dos músculos adutores e a origem predominantemente mesial dos abdutores, que é reversa a condição padrão dos teleósteos (Greenwood & Thomson, 1960).

A musculatura peitoral de *Pantodon buchholzi* é muito semelhante à de *Osteoglossum*, diferindo com relação a hipertrofia dos abdutores e geralmente pela natureza mais compacta de toda a musculatura peitoral. Apesar disso, a musculatura ocupa um grande volume do corpo. Assim são descritos os músculos abdutores (Greenwood & Thomson, 1960):

Musculus abductor superficialis (Fig. 7): é uma das mais notáveis características da miologia de *Pantodon*. De fato, ele é visível mesmo sem dissecação, formando uma protuberância larga na forma de gota no limite posterior da base da nadadeira peitoral; a protuberância é adnata e estende-se até quase a metade do comprimento do último raio. Comparado com o *Musculus abductor superficialis* de *Osteoglossum* (Teleostei: Osteoglossiformes: Osteoglossidae; grupo irmão de Pantodontidae), este tem um volume muito maior.

Musculus abductor profundus (Fig. 8): assim como em *Osteoglossum*, em *Pantodon* esse músculo consiste em duas partes principais: uma retorcida, em forma de J; e uma com a forma aproximada de um bloco retangular mesial. A primeira é proporcionalmente maior que em *Osteoglossum* e encontra-se quase imediatamente abaixo da pele. A sua origem é, principalmente, a partir da superfície lateral do mesocoracóide e apenas parcialmente a partir da face lateral do cleitro. A posição e a passagem final do músculo através do forame do coracóide são idênticos em *Pantodon* e *Osteoglossum*, exceto que *Pantodon* sua forma é mantida depois de passar através do forame; as duas partes dessa musculatura são facilmente distinguidas da massa principal do *Musculus abductor profundus* pelas diferentes direções de suas fibras, sendo que as "retorcidas em J" inserem-se na face ventral dos raios peitorais posteriores.

O *Musculus abductor superficialis* (Fig. 7) é também marcadamente hipertrofiado, especialmente em comparação com o mesmo músculo de *Heterotis* (Teleostei: Osteoglossiformes: Arapaimidae; grupo irmão de Pantodontidae); consequências osteológicas são manifestadas no desenvolvimento de uma quilha larga do coracóide.

Os abdutores profundo e superficial (Figs. 7 e 8) são mais alargados com o resultado de que o mesocoracóide se expandiu efetivamente na direção pósteromedial em continuação ao cleitro. Esse arranjo não difere muito daquele de *Osteoglossum*, exceto que o aumento do abdutor profundo e o mesocoracóide expandido têm a origem dos músculos adutores deslocada de uma posição mesial para uma lateral na cintura peitoral (Greenwood & Thomson, 1960).

Por sua vez, os representantes de Gasteropelecidae apresentam os músculos abdutores altamente derivados do padrão encontrado nos demais teleósteos (Figs. 5 e 6); são estritamente associados à quilha peitoral – que é o maior osso encontrado nas espécies de Gasteropelecidae –, resultado da fusão dos ossos coracóides direito e esquerdo. E de acordo com sua função, o complexo de músculos abdutores da nadadeira peitoral é hipertrofiado e assim tem seus componentes descritos por Wiest (1995) da seguinte forma:

Musculus abductor superficialis (Fig. 5) sobrepõe-se totalmente ao *Musculus abductor profundus* (Fig. 6) e estende-se totalmente por sobre a quilha até os limites externos dela. Suas fibras musculares são achatadas e dispõem-se nos sentidos anteroventral, dorsoventral e posteroventral, conforme sua origem distancia-se da cabeça no sentido cranial-caudal. A maioria das fibras posicionadas mais anteriormente tem origem na metade ventral da superfície lateral do cleitro. Inserem-se por meio de tendões na superfície ventrolateral da base dos raios da nadadeira.

Musculus abductor profundus (Fig. 6) tem posição medial em relação ao *Musculus abductor superficialis* (Fig. 5) e origina-se da porção lateral da quilha do coracóide. A orientação predominante de suas fibras é dorsoventral, inserindo-se por meio de tendões apenas nos dois primeiros raios da nadadeira.

Embora haja uma delgada quilha no coracóide em *Pantodon*, em todas as outras características da cintura peitoral dessa espécie diferem grandemente das dos outros peixes voadores. Embora único, o “tipo *Pantodon*” é claramente derivado do “tipo *Osteoglossum*”. As peculiaridades da cintura do primeiro são parcialmente condicionadas pela presença de um arco

mesocoracóide na cintura arquétipa de que foi derivado. Esse tipo de cintura não é observado em outros peixes-voadores; por exemplo em *Gasteropelecidae* e em *Pelecus* (Cyprinidae) o mesocoracóide permanece pequeno e, conseqüentemente, a musculatura a ele associada retém o padrão típico.

Diferenças na musculatura da nadadeira peitoral entre os peixes-voadores são igualmente distinguíveis (Figs. 5 a 8). Mais uma vez, *Pantodon* é o mais atípico em relação aos outros peixes-voadores e outros membros de sua ordem. A origem mesial e disposição vertical do M. abductor profundus em *Pantodon* são características não encontradas em outros peixes-voadores, onde os músculos abdutores, embora hipertrofiados em vários graus, são sempre laterais na origem e obliquamente distribuídos (Greenwood & Thomson, 1960).

Com isso, as principais modificações adaptativas da musculatura peitoral dos peixes-borboleta são: 1) espalhar e manter expandida a larga nadadeira peitoral – relativo apenas a Pantodontidae e 2) para transmitir uma poderosa, quase vertical batida descendente das nadadeiras – relativo a Pantodontidae e Gasteropelecidae.

Função

A função associada a uma determinada forma é definida da seguinte forma: “em qualquer sentença descrevendo uma característica de um organismo, suas funções seriam aquelas classes de predicados que incluem todas as propriedades físicas e químicas derivadas de sua forma (sua composição material e arranjo) incluindo todas as propriedades derivadas do aumento do nível de organização desde que esses predicados não fazem nenhuma referência ao ambiente dos organismos” (Bock & von Wahlert, 1965).

A função de uma característica pode ser estudada e descrita independentemente do ambiente natural do organismo, como é feito na maioria dos estudos de anatomia funcional, onde as funções de uma característica são descritas com vários graus de precisão em condições artificialmente controladas (pe. Weist, 1995; Saidel et al, 2003). Em contrapartida, há também

estudos de função em que esta se baseia em estudos do animal em seu ambiente natural. Ambos os estudos provêm, embora diferentes, informações necessárias ao estudo das adaptações (Bock & von Wahlert, 1965). E, sendo uma faculdade definida por Bock & von Wahlert (1965) como a combinação da forma e da função de uma característica, formalmente: “em qualquer sentença descrevendo a característica de um organismo, suas faculdades seriam aquelas classes de predicados que incluem a combinação da forma e da função de uma característica, previsto que esses predicados não fazem nenhuma referência ao ambiente dos organismos”, é o que a característica é capaz de fazer na vida do organismo; é a unidade que tem relação com o ambiente do organismo, a qual é afetada pela seleção natural, sendo, portanto, a unidade evolutiva da característica (Bock & von Wahlert, 1965).

O hábito de voar de *Pantodon* foi descrito de forma variável, com frequência, em publicações semipopulares (ver Polly, 1953). Enquanto as descrições de Bock & von Wahlert (1965) chamam a atenção para o “taxiamento” na superfície semi-aérea (movimento de ascensão provido pelos movimentos da nadadeira peitoral), referentes à *Gasteropelecus* e *Carnegiella*.

A musculatura peitoral é claramente capaz de impulsionar um movimento de bater asas na nadadeira, o impulso descendente é especialmente poderoso (Figs. 7 e 8). Também, a articulação das nadadeiras lhes permite saltarem através de um arco muito amplo, de cerca de 95 graus. Considerado do ponto de vista hidrodinâmico, maior vantagem seria bater as nadadeiras diretamente contra a superfície do que batê-las debaixo d’ água. Se as nadadeiras forem batidas debaixo d’ água, as forças resultantes proporcionariam não só a elevação, mas também um componente de volta dirigido. Assim, qualquer força de propulsão fornecida pelos movimentos normais de natação teria que ter uma resistência suficiente para neutralizar o componente para trás e ainda fornecer movimento para frente.

A ação da massa principal, medialmente colocada do *Musculus abductor profundus* é mais certa; esse músculo serve para transmitir um movimento forte para baixo e ligeiramente para frente à quase todos os raios peitorais.

Assim, as três características superficiais mais evidentes de *Pantodon* são sua forma do corpo, a inserção virtualmente horizontal da nadadeira peitoral e a sua não-habilidade de dobrar essas nadadeiras pra trás ao longo do corpo; o que não ocorre com os exemplares de Gasteropelecidae, mas ocorre dentro de Exocetidae. Tal inserção da nadadeira peitoral na cintura peitoral, juntamente ao modo de salto fora d'água (Weist, 1995; Saidel et al., 2003; discutido mais adiante), revela que a nadadeira peitoral de *Pantodon* é intermediária entre aquelas de Exocetidae e Gasteropelecidae (Greenwood & Thomson, 1960).

Então, é por meio de estudos funcionais controlados que temos conhecimento de como os músculos abdutores se contraem e qual a força empregada por eles durante o salto. No entanto, muitas vezes a divisão entre função e funcionalidade se confundem, sendo as mesmas analisadas sem diferenciação em estudos biomecânicos (Weist, 1995; Saidel et al, 2003).

Weist (1995) realizou experimentos acerca da motivação do salto em Gasteropelecidae e Saidel et al. (2003) analisaram em *Pantodon* e ambos constataram que a predação é o principal motivador do salto (Figs. 9 e 10). Além disso, o movimento das nadadeiras peitorais durante o salto fora d'água também é verificado quando o animal está debaixo d'água, mas neste caso, o peixe não consegue gerar uma força suficiente para saltar, o que também é verificado quando não há um intervalo de descanso suficiente. Nesse segundo caso, o peixe realiza movimentos de fuga com a nadadeira caudal.

O movimento de decolagem ("take off") ocorre por meio de dois movimentos: a contração dos músculos abdutores (Figs. 5 a 8) no sentido dorsoventral e contração lateral do corpo e nadadeira caudal, esta última iniciando-se logo após a saída da água.

No ar é a nadadeira caudal que determina a direção por meio de sua contração muscular, enquanto que, inicialmente, as nadadeiras peitorais se posicionam junto ao corpo e, em um segundo momento, voltam à posição de repouso (adução) para amortecer a entrada do peixe na água. Aqui temos uma adaptação secundária devido o surgimento do papel ecológico do salto, uma vez que a anatomia da nadadeira caudal não difere muito daquela encontrada

nos outros teleósteos, mas por possuir tendões ossificados pouco comuns nos demais grupos, pode gerar uma força extra, o que colabora para a elevação anterior do corpo durante o salto e sua estabilização (Weist, 1995).

A compressão lateral do corpo proporciona a vantagem hidromecânica necessária ao salto (Webb, 1978). Além disso, uma quilha peitoral larga associada a uma musculatura robusta é capaz de gerar a força necessária ao salto (Weist, 1995). O que é observado em ambos os grupos de peixes-borboleta de água doce com relação aos músculos abdutores que são hipertrofiados.

Como antagonistas aos músculos abdutores, há músculos adutores, comparavelmente menores e curtos, que ao contraírem-se após os saltos, retornam a nadadeira na posição de repouso. Esses contraem a nadadeira para cima e um pouco para frente (Greenwood & Thomson, 1960) (Figs. 7 e 8). Como reestabelecem a posição de repouso da nadadeira em um lento movimento, as contrações dos músculos abdutores são impedidas de ocorrer de forma rápida, o que impede atos de voo sucessivos (Weist, 1995).

Provavelmente o recrutamento diferencial das fibras musculares é o motivo de existirem várias trajetórias de salto, o que pode ser muito relevante ao indivíduo em condições adversas de fuga (Weist, 1995; Saidel et al, 2003).

Segundo Saidel et al. (2003), a contração da musculatura do corpo é resultado principal da ação da célula de Mauthner em uma resposta “c-start” em *Pantodon*, enquanto a resposta à célula de Mauthner é o controlador do mecanismo de saída da água de Gasteropelecidae, tanto no movimento de abdução, quanto naquele de dobramento do corpo e nadadeira caudal. Essas células de tamanho grande (duas) estão localizadas no cérebro dos Teleostei e formam sinapses elétricas com um enorme número das outras células nervosas; elas integram e retransmitem informações sensoriais para órgão motores, descarregando um único impulso em seu axônio robusto que provoca uma contração muscular rápida e vigorosa Kandel, et al (2014).

Os usos do caminho mediado pela célula de Mauthner para o recrutamento da musculatura abdutora associada ao escape revelam-se ser de

uso esporádico, uma vez que esse sistema tem fadiga mais rápida. Fato observado por Weist (1995) e Saidel et al., (2003), onde os espécimes analisados não responderam aos estímulos depois de já terem saltado anteriormente em um curto espaço de tempo.

Em conclusão, observa-se que mesmo apresentando músculos abdutores cuja respectivas morfologia externas sejam distintas, ambos os grupos de peixes-borboletas de água doce têm a mesma funcionalidade com relação a essas estruturas, ficando evidente assim, a adaptação convergente desses táxons.

Desse modo, se uma característica tem uma forma com mais de uma função (o caso mais comum), terá também várias faculdades. Os músculos, por exemplo, têm um enorme número de faculdades, baseadas nas combinações de suas inúmeras formas e funções amplamente variáveis, algumas dessas faculdades podem ser não utilizadas quando forem correlacionadas às funções não utilizadas pelo organismo. Cada faculdade utilizada de uma característica sofre diferentes forças seletivas e assim, uma estrutura complexa como o conjunto de músculos associados as nadadeiras peitorais em estudo, poderia ter uma evolução separada quanto possível para cada músculo individual que a compõe. Dessa forma, uma característica não pode ser perfeitamente adaptada a todas as forças seletivas atuando sobre ela, pois as forças seletivas se contrapõem quando são diferentes em cada unidade muscular de um mesmo complexo muscular(Bock & von Wahlert, 1965).

Uma característica com uma ou poucas funções seria melhor adaptada, pois não teria diversas forças de seleção sobre si agindo contrariamente. Características funcionalmente importantes seriam menos adaptadas a cada força de seleção quanto mais faculdades estiverem envolvidas em sua composição, pois algumas faculdades e suas forças seletivas correspondentes entrariam em conflito entre si – o que ocorre na coevolução de complexos morfológicos diferentes. Em alguns casos, uma série de diferentes formas e funções de diferentes características de um mesmo organismo resultaria em diferentes faculdades tendo a mesma vantagem adaptativa e, assim, estando sob o controle da mesma força seletiva.

Características com faculdades diferentes podem ter a mesma significância adaptativa. Independente das combinações entre forma, função e faculdade, as duas primeiras são partes inseparáveis do todo, que é a unidade da característica de um organismo (Bock & von Wahlert, 1965). Assim, tem-se que dentre as possíveis combinações entre forma e função estabelecendo uma faculdade, formas diferentes com mesma função estabelecendo uma mesma faculdade.

Onde dois componentes diferentes têm uma mesma faculdade, o que verificamos com relação às formas diferentes dos músculos abdutores de Pantodontidae e Gasteropelecidae que apresentam a mesma função motora e realizam a mesma faculdade de salto, embora morfologicamente distintos em sua forma superficial. Todavia especula-se que essas formas podem ser consideradas equivalentes em uma análise em um nível menos abrangente; ou seja, bioquímico e biofísico, por exemplo.

Com isso, seguimos adiante, ao introduzirmos o fator ambiental na análise onde o papel biológico é considerado e: “em qualquer sentença descrevendo uma característica de um organismo, os papéis biológicos seriam aquela classe de predicados que incluem todas as ações ou usos das faculdades (os complexos forma-função) da característica pelo organismo no curso da sua história de vida, desde que esses predicados relacionem-se com o ambiente do organismo”. O estudo de funções difere do estudo dos papéis biológicos porque o primeiro normalmente é feito em condições controladas e artificiais e o segundo é feito *in situ* (Bock & von Wahlert, 1965).

Cada faculdade utilizada tem, pelo menos, um papel biológico, e normalmente tem mais de um; portanto, uma faculdade não utilizada não tem um papel biológico. Como cada característica normalmente tem várias faculdades, o número de papéis biológicos é extremamente alto (Bock & von Wahlert, 1965). Assim, as nadadeiras peitorais dos peixes-borboleta de água doce têm a função do salto como locomoção e como papéis biológicos desta faculdade podemos destacar o salto fora d'água para escapar da predação (Figs. 9 e 10) e deslocar-se mais rapidamente para um local com maior oferta

de alimento, e o nado para frente pra procurar alimento, entre outros, sempre associados a uma condição ambiental (Weist, 1995 e Saidel et al, 2003).

Como cada papel biológico está sobre a atuação de uma gama de forças de seleção e, portanto, o número de forças diferentes atuantes depende do número de papéis biológicos, e se o papel biológico tende a aumentar conforme o aumento da complexidade ambiental - o que ocorre durante os processos de sucessão ecológica- consequentemente, existem mais forças seletivas em ambientes clímax (ambientes com o máximo de desenvolvimento possível do ecossistema onde ocorreu determinado processo de sucessão ecológica; ambiente com maior número de interações possíveis entre os organismos e o meio (Bock & von Wahlert, 1965) (Figs. 3 e 4). Como as forças se contrapõem ao alterarem-se esses ambientes, a interação entre essas forças é perdida e assim ocorrem sérios desequilíbrios ambientais, expressados aqui como o favorecimento em demasia de algumas espécies em detrimento de outras, que passam a dispor de características não funcionais; ou seja, que perderam seu papel biológico.

O *umgebung* ou habitat prospectivo de um organismo compreende todos os fatores do ambiente que podem ser utilizados pelo organismo ou que podem atuar sobre o organismo, geralmente chamado de habitat do organismo (Bock & von Wahlert, 1965). Pela observação do *umgebung* pode-se deduzir se certos organismos podem habitá-lo, pois contém todos os fatores que são atualmente usados pelo organismo, e também os que podem vir a ser. Ele se modifica se existem mudanças ambientais (Bock & von Wahlert, 1965). É com base nisso que se pode inferir sobre a provável descoberta de diferentes peixes-borboleta de água doce em ambientes similares aos encontrados na Bacia do Congo e Bacia Amazônica, tais como em igarapés e pequenos córregos nas florestas tropicais asiáticas ainda não amostrados.

Habitats vazios ou não ocupados são *umgebungs*. O possível número de habitats dentro de um amplo biótopo ou comunidade dá-se por meio do *umgebung*. Com a ausência do organismo não se pode discutir o *umwelt*, ou nicho ecológico. Se um organismo não é encontrado, ou não existe, ou se torna extinto, seu *umwelt* não existe e assim, os fatores ambientais relativos a ele

revertem ao *umgebung*. Esses fatores podem então ser utilizados por outras espécies, estando o *umgebung* vazio e disponível à invasão de novas espécies (Bock & von Wahlert, 1965); assim, espera-se que um mesmo *umwelt* passe a ser ocupado por uma espécie similar, premissa hipotética para se encontrar convergências entre espécies distintas que habitam ambientes muito semelhantes.

Os fatores do *umwelt* interagem com o organismo e assim exercem pressões sobre o organismo; estas são forças de seleção atuando sobre as espécies; devido à falta de interação no *umgebung*, os fatores aí presentes não podem ser considerados forças seletivas. As forças de seleção agem sobre as faculdades por meio do seu papel biológico e, não diretamente na forma e função de uma característica (Bock & von Wahlert, 1965). O que fica evidente com o fato de a musculatura peitoral de *Osteoglossum* ser basicamente idêntica à de *Pantodon*, exceto pela hipertrofia dos músculos abdutores no segundo; a seleção natural pôde ter favorecido o estabelecimento do tamanho padrão pequeno de *Pantodon* em relação ao de *Osteoglossum*, e à hipertrofia dos músculos abdutores, pois a faculdade do salto para escapar de predadores foi selecionada no caso de *Pantodon*, enquanto que no caso de *Osteoglossum*, embora o mesmo também possa saltar, não o faz com a mesma eficiência em termos de distância.

Cada objeto do ambiente constitui uma força de seleção e dependerá do uso de cada organismo, isto é, sua interação com tudo o que estiver disponível, tais como galhadas, pedras, alimento alóctone, etc, desde que tenham um papel importante na sobrevivência dos organismos. A exata natureza desse uso influenciará a força de seleção e, assim, a sinergia entre o organismo e seu *umwelt* e a adaptação resultante (Bock & von Wahlert, 1965).

Um fator ambiental normalmente tem um espectro de possíveis forças seletivas. Determinar qual força atuará sobre o organismo depende da sinergia e a escolha desta depende amplamente do organismo. Nos grupos animais que podem selecionar seus habitats a determinação da sinergia pelo animal pode ter um importante papel sobre sua evolução futura. Essa escolha não é necessariamente consciente e não totalmente livre, uma vez que é fortemente

influenciada pela história evolutiva do organismo (Bock & von Wahlert, 1965). Nesse aspecto a história evolutiva dos peixes-borboleta de água doce revela a ocupação de um *umwelt* devido ao acúmulo de acasos evolutivos, aqui hipotetizados: 1) quando da diversificação dos táxons Pantodontidae e Gasteropelecidae, as Bacias do Congo e Amazônica, respectivamente, já apresentavam uma alta diversidade de espécies aquáticas – presentes ainda hoje –, o que devido a competição e predação (Figs. 9 e 10), culminou na ocupação exclusiva de um ambiente exposto tanto ao meio aquático imediatamente abaixo quanto ao meio de interface; 2) com isso, o uso do ambiente por parte dessas espécies, conjuntamente à evolução da adaptação ao salto fora d'água, resultou nos seus respectivos estabelecimentos em áreas sombreadas pela mata ripária, que conferiam, ao mesmo tempo, abrigo de ataques aéreos e de grandes predadores aquáticos, devido ao acúmulo expressivo de materiais provenientes da mata ciliar (folhas, galhadas, pedras, deposição de sedimento formando dentições no curso da água) tanto na superfície quanto no bentos, respectivamente. Além disso, a superfície da água no interior de grandes florestas recebe um maior aporte de alimentos alóctones, principalmente insetos que habitam as árvores do entorno (Welcomme, 1986; Netto-Ferreira, 2007; Cyrino et al, 2008) o que permitiu o estabelecimento desses grupos.

Mudanças evolutivas das espécies dependem das forças seletivas atuantes e a determinação final da exata força seletiva pode ser pelo organismo (vor Wahlert, 1963), pois é o organismo que faz uso dos componentes do fator ambiental do *umwelt*.

A sinergia descreve a interação entre as forças de seleção individuais e os papéis biológicos de um organismo. O nicho de um organismo é definido como “a soma de todas as suas sinergias”; portanto, o nicho é toda relação entre a totalidade do organismo e seu *umwelt* completo. Sem organismo não há nicho. Nichos não são ocupados, mas surgem quando uma nova espécie surge e ocupa um habitat diferente, e sendo o total de sinergias, o nicho determina as forças de seleção atuantes sobre as espécies e então a direção de sua mudança evolutiva (Bock & von Wahlert, 1965).

Uma única forma e função de uma característica não podem ser bem adaptadas a um ambiente em mudanças como seria com várias formas e funções (Bock & von Wahlert, 1965).

Um conjunto particular de condições ambientais deve ser estabelecido primeiro, e somente então é possível julgar se um organismo está adaptado àquelas condições ou está se tornando melhor adaptado a elas (Bock & von Wahlert, 1965).

O principal desafio nas comparações é estabelecer apenas o que significa por “sendo melhor ou pior adaptado” ou “se tornando melhor adaptado”. Geralmente, uma correlação aproximada ou ajustada entre o organismo e seu ambiente, ou entre a característica e a força seletiva será a melhor adaptação. O estado de ser uma adaptação seria uma correlação boa entre o papel biológico da faculdade e a força seletiva do fator ambiental. O processo de adaptação seria o estabelecimento dessa correlação. A definição da adaptação evolutiva pode incluir dois elementos separados e diferentes. Uma adaptação é 1) uma característica que tem um papel na história de vida de um organismo (tem papel na obtenção de alimento ou escape, pe.); e 2) executa esse papel com certo grau de eficiência. Assim, uma adaptação evolutiva é sempre parte de um organismo (Dobzhansky, 1942, 1956, 1960) e também uma faculdade (um complexo forma-função) de uma característica que tem um papel biológico e interage com algum fator ambiental do *umwelt* do organismo. A ligação entre a faculdade e o fator ambiental é a sinergia formada pelo papel biológico interagindo com a força de seleção (Bock & von Wahlert, 1965).

Dessa forma, faz-se extremamente necessário o estudo do ambiente no qual uma dada espécie habita em estudos ecomorfológicos (Bock, 1994). Porquanto, o ambiente de pequenos córregos e igarapés situados no interior de florestas tropicais chuvosas como a Floresta do Congo e Floresta Amazônica recebe inúmeras pressões seletivas destas, dentre as quais se discutem neste trabalho as mais expressivas.

Ambiente e pressões seletivas

Os ambientes em que são encontradas as espécies de Pantodontidae e Gasteropelecidae são caracterizados, principalmente, por apresentarem uma densa mata ripária/ciliar (Figs. 3 e 4). Essa é uma área de interação entre os ecossistemas terrestres e aquáticos, com relação aos fatores biológicos, físicos e químicos (Gregory, 1991).

Essa característica ambiental é a principal responsável pelo surgimento evolutivo e estabelecimento das espécies de peixes-borboleta de água doce, uma vez as atividades básicas fundamentais à essas espécies relacionadas à alimentação, crescimento, abrigo e reprodução só são asseguradas pelo ambiente portador de mata ciliar densa.

Os efeitos diretos e indiretos da presença das matas ripárias nos ambientes de florestas tropicais chuvosas são vários, dentre eles estão os efeitos sobre: as produções primárias e secundárias, que tem grande importância na cadeia alimentar dos córregos; o controle da temperatura associada à sombra ocasionada, e assim, à produção primária no ambiente aquático; a interceptação de nutrientes, armazenamento e liberação; o provimento de habitats para os seres vivos presentes nesse ambiente; e também, a mediação da mudança da morfologia do canal d'água e diversidade de habitats disponíveis (Pusey & Arthington, 2003).

Segundo Bunn (1999b), com relação à interceptação da luz, a retirada da mata ripária aumenta a temperatura e também a flutuação diária desta. E como a temperatura age diretamente no metabolismo basal dos peixes, implicando então, no crescimento destes e alocação de energia à reprodução, consequentemente resultando no tamanho da população (Jobling, 1995), é esperado que houvesse em áreas sombreadas o estabelecimento de populações menores de espécies de tamanho pequeno, uma vez que o metabolismo tende a ser reduzido.

O estabelecimento das populações de Pantodontidae e Gasteropelecidae em áreas sombreadas de pequenos córregos e igarapés está de acordo com o fato de muitas espécies revelarem certa preferência por

temperaturas mais próximas de sua temperatura ótima de crescimento (Mc Cauley & Casselman, 1981), de modo que os ambientes usados para ocupação são influenciados pela temperatura da água (Brett, 1971; Mc Cauley & Huggins, 1979; Matthews, 1998) e assim, a seleção diferenciada de ambientes por temperatura propicia a essas espécies poderem conviver com espécies relacionadas (Hloloowskyj & Wissing, 1987) – o que se verifica em Gasteropelecidade, onde podem ser encontradas mais de uma espécie em um mesmo ponto amostrado.

McCauley & Casselman (1981), afirmam que a taxa de crescimento é maior com abundância de alimento e se temperaturas altas não ultrapassam o nível ótimo; isso está em acordo com o verificado para Pantodontidae e Gasteropelecidae, uma vez que a mata ciliar provê alimentos alóctones em abundância e a temperatura da água nessas regiões hipoteticamente não alcança valores muito altos devido à alta interceptação fotônica.

O aumento do fluxo fotônico pode acarretar a substituição da produção primária unicelular de microalgas por algas filamentosas não palatáveis pela maioria dos produtores secundários invertebrados (Bunn, et al, 1999a).

O controle da temperatura da água por meio da interceptação luminosa ocasionada pela mata de entorno é fator fundamental sobre vários aspectos dos peixes-borboleta de água doce. Começando pela reprodução, que pode não ocorrer caso a temperatura crítica não seja alcançada, se não estiver associada a outros fatores sazonais como o fluxo da água e disponibilidade de habitats e alimento (Pusey & Arthington, 2003).

Caso a reprodução ocorra, a temperatura da água também influencia o desenvolvimento larval (Llewellyn, 1973), no qual, durante a fase embrionária, a temperatura influencia a razão sexual (Holmgren, 1996); e a variação desta durante a fase inicial do desenvolvimento pode afetar a morfologia do adulto (Taning, 1952).

Além de regular a intensidade luminosa (Hill, 1996; Bunn et al, 1999a), a mata ciliar influencia a qualidade do espectro de luz ingressante na água (Pusey & Arthington, 2003). Ela intercepta a luz do final não visual do espectro

(radiação UV) que causa danos letais ou prejudiciais aos ovos, embriões e larvas de alguns peixes (Gutierrez-Rodriguez & Williamson, 1999). Mais comuns em espécies que desovam diretamente na água, o que pode afetar as larvas de muitas espécies de peixes de córregos de regiões tropicais úmidas ocorrem nas camadas mais superiores da coluna d'água (Pusey et al, 2001b).

Não obstante, desenvolvimentos mais longos em baixas temperaturas possibilitam uma maior predação dos ovos e larvas (Graham & Orth, 1986) (Figs. 9 e 10).

Ainda sobre a influência da incidência luminosa sobre a água, tem-se que a distribuição de macrófitas submersas é limitada pela cobertura da mata ciliar, uma vez que esta tem efeito direto sobre a luminosidade (Canfield & Hoyer, 1988; Gregory et al, 1991). Como essas plantas são importantes substratos de desova para muitos peixes tropicais (Merrick & Schmida, 1984; Pusey et al, 2001a), bem como servem de habitat para as larvas e também, adultos (Bishop & Forbes, 1991; Kennard, 1995; Pusey et al, 2001b), sua ausência consequentemente diminui a capacidade do ambiente em receber e sustentar um número maior de populações dos peixes-borboletas de água doce.

Assim, não é esperado a flutuação diária com relação à disponibilidade de oxigênio proveniente da extrema abundância de macrófitas (Townsend et al., 1992), pois nos habitats de Pantodontidae e Gasteropelecidae, o alto nível de sombreamento acarreta na não fixação dessas plantas.

Por sua vez, o uso de áreas sombreadas tanto como refúgio à predação como para arremeter em ataques predatórios (Helfman, 1981) é condição necessária às adaptações que surgiram e permitem assim, a sobrevivência dos peixes-borboletas.

Matas ripárias são fontes de matéria orgânica, na forma de serapilheira e galhadas, essas matérias servem de alimento para macro invertebrados e habitat para estes e também para os peixes (Pusey et al, 2001b).

As galhadas aumentam a retenção e processamento da matéria orgânica (Minshall et al. 1985), sua decomposição contribui para o aumento da

matéria orgânica dissolvida e partículas finas desta (Ward & Aumen, 1986), o que possibilita o aumento da fauna de invertebrados (Cummins & Klug, 1979; Angermeier & Karr, 1984). Em adição, as galhadas servem de substrato à formação do biofilme pela colonização de bactérias, fungos e algas, os quais são responsáveis por gerar e liberar nutrientes a base de carbono entre outros tipos no meio aquático (Scholz & Boon, 1993), o que compreende fonte de recursos alimentares importantes aos peixes (Pusey et al, 2001b).

As galhadas podem ser usadas como abrigos para os predadores de emboscada (Koehn et al. 1994), o que confere um aumento da complexidade estrutural do ambiente (Angermeier & Karr, 1984; Nakamura & Swanson, 1993), servir como proteção contra peixes piscívoros (Angermeier & Karr, 1984; Everett & Ruiz, 1993; Persson & Eklov, 1995; Kennard, 1995), além de conferir proteção à predação de aves (Crook & Robertson, 1999), o que se pode extrapolar para toda e qualquer predação proveniente do ambiente terrestre e aéreo.

As raízes das árvores pertencentes à mata ripária também são responsáveis pela formação e manutenção dos habitats para os peixes, de modo que muitas espécies as utilizam para desova e durante a fase larval para se abrigar (Pusey et al. 2001a, 2001b), além de servirem também como habitat para adultos de algumas espécies (Pusey et al. 1998).

Matas ciliares contribuem com a manutenção da diversidade e alta densidade de invertebrados quando comparadas com matas não ripárias adjacentes (Jackson & Resh, 1989; Malanson, 1993; Catterall et al. 2001) e conjuntamente são um dos ecossistemas mais produtivos que existem (Lynch & Catterall, 1999). Assim, subsidia a cadeia alimentar aquática (Chloe & Garman, 1996; Nakano et al. 1999), embora o oposto também ocorra (Sabo & Power, 2002).

Lowe-McConnell (1975) acredita na dependência alimentar de invertebrados terrestres, sendo esta uma característica ecológica dos peixes tropicais de água doce, o que é verificado por muitos trabalhos de ecologia que indicam a importância do alimento alóctone como invertebrados terrestres,

frutas e folhas (Pusey & Arthington, 2003). Fato que se aplica às espécies de Pantodontidae e Gasteropelecidae.

Winemiller (1990) relaciona a importância de alimentos autóctones e alóctones com as diferentes estações, seca e chuvosa, onde nos pântanos o alimento alóctone é mais importante no período mais seco. No entanto, como nos ecossistemas de florestas tropicais chuvosas essa diferenciação é tênue, as matas ripárias são estruturas que mantêm, da alimentação alóctone constante, esta podendo variar de acordo com os períodos reprodutivos das espécies que a compõe.

Portanto, por meio de trabalhos *in situ* onde fosse retirada a mata de entorno dos córregos e igarapés onde são encontradas as espécies de peixes-borboleta de água doce, seria esperado que essas migrassem para outras localidades quando possível, ou então, tivessem uma grande redução no tamanho de suas populações, pois o nicho ao qual estão adaptadas deixaria de existir de uma forma muito brusca, não possibilitando uma nova pré-adaptação a partir das características morfológicas já existentes.

Em conclusão, a qualidade ou o grau da adaptação, ambos os processos e estado de ser, podem ser melhores expressos em termos de requerimentos de energia (Bock & von Wahlert, 1965).

Somente certa quantidade de energia que se podem manter todos os processos vitais de um organismo; isso é uma extensão da ideia geral do fluxo de energia em populações (Slobodkin, 1963) à razão do fluxo de energia em cada indivíduo daquela população (Kendeigh, 1949; Orians, 1961; Gates, 1962).

Primeiro fato: a quantidade de energia disponível, estocadas ou obtidas, e o período de tempo sobre a qual esta energia deve durar, vai variar entre indivíduos de uma mesma população e mesmo dentro da vida útil de um único indivíduo. Segundo fato é que um organismo deve gastar energia para manter sua sinergia, Pelo fato desta energia ser limitada é vantajoso ao organismo usar uma quantidade mínima possível para realizar suas sinergias individuais. Assim, definimos o grau de adaptação evolutiva, o estado de ser,

como “a mínima quantidade de energia requerida pelo organismo para manter com sucesso a sinergia se um único papel biológico de uma faculdade é considerado, ou para manter com sucesso seu nicho se todo o organismo é considerado”. A adaptação é a faculdade (Bock & von Wahlert, 1965).

O processo de adaptação evolutiva é definido como alguma mudança evolutiva que reduz a quantidade de energia requerida para manter com sucesso a sinergia, ou o nicho, relativo à quantidade mínima de sinergia. Um organismo não é adaptado a um conjunto de condições ambientais quando ele não tem energia suficiente disponível ou não pode obtê-la para realizar com sucesso uma sinergia ou seu nicho (Bock & von Wahlert, 1965). A partir disso, o controle da contração da musculatura abdutora mediado pelas células de Mauthner pode ser considerado uma adaptação com potencial de redução de gasto energético além de proporcionar uma contração brusca, pois essas células despolarizam um grande número de neurônios motores ao mesmo tempo, como se estes fossem uma única célula grande (Kandel, et al., 2014).

É difícil comparar a mesma ou diferentes adaptações relativas a uma condição ambiental particular em duas ou mais espécies. Se dois organismos requerem a mesma quantidade de energia para manter uma sinergia similar ou idêntica, então podemos dizer que eles têm uma adaptação similar. Condições extenuantes exercem fortes forças seletivas sobre o organismo (Bock & von Wahlert, 1965).

O que está em congruência com o conceito da seleção natural ser mais efetiva em condições adversas (pe. Lewis, 1962), quando isso ocorre, as características anatômicas e fisiológicas dos organismos são selecionadas dentro de extremos ambientais, o que é chamado de hiperadaptação por Nicholson (1960), e estabelece-se ao longo das gerações a distribuição ótima de sobrevivência da espécie (Ricklefs, 2003). Dessa forma a competição entre organismos e o resultado da seleção exercida por uma espécie sobre a outra será maior quando verificadas condições estressantes por causa da indisponibilidade de energia suficiente à manutenção dos respectivos nichos (Bock & von Wahlert, 1965).

Dessa forma, o fator limitante mais importante é aquele do ambiente onde as adaptações ocorrem; sendo este ambiente pelo menos razoavelmente similar, idealmente, uma comparação deve ser feita em um mesmo ambiente (Bock & von Wahlert, 1965).

Portanto, com base nessas inferências, embora não seja possível no presente trabalho analisar qual dos grupos apresenta o maior grau de adaptação associado ao gasto para manter a sinergia, podemos objetivamente inferir que ambas foram altamente selecionadas, uma vez que os ambientes que habitam exercem inúmeras pressões em condições adversas devido à sua alta complexidade estrutural e organizacional não estática, como discutido anteriormente.

No entanto, considerando a filogenia e, portanto, a ancestralidade de Pantodontidae e Gasteropelecidae, o grau de adaptação no segundo parede ser maior, visto que não há registro de estruturas musculares similares entre os grupos relativamente próximos (ver Oliveira et al., 2011, p. 9), revelando o surgimento de atributos especificamente com um maior grau de adaptabilidade com relação ao encontrado em seus grupos irmãos imediatos e, não sendo estruturas aproveitadas como em Pantodontidae que, baseado em sua história evolutiva, compartilha essas características com grupos aparentados.

Dessa forma, no surgimento de *Pantodon*, esse possuía uma pré-adaptação, que permitiu à faculdade de salto adquirir um novo papel biológico, a fuga sendo o mais evidente; o que estabeleceu uma nova relação de sinergia com o *umwelt* e assim, uma força de seleção atuante que implicou no desenvolvimento da sua morfologia atual.

Até o nível da pré-adaptação, em que o ponto das forças seletivas com o novo papel biológico pode operar, a evolução da característica foi direcionada apenas pela ação das forças de seleção associadas com as faculdades e papéis biológicos já presentes. Assim, pré-adaptação se aplica à característica e mais precisamente às formas e funções da característica considerada em conjunto, não podendo ser aplicada somente à forma.

Por sua vez, qualquer mudança na faculdade, em sua forma e função, depois de a mesma ter adquirido um novo papel biológico através da pré-adaptação é chamada de pós-adaptação. Mudanças na pós-adaptação resultam em uma correlação mais perfeita entre o papel biológico e a força seletiva em uma sinergia requerendo menos energia.

Novas adaptações podem ser agrupadas em duas classes: aquelas envolvendo uma característica já presente e pré-adaptada e aquelas envolvendo uma característica completamente nova (Bock, 1959; Mayr, 1960).

Primeiro, é a evolução para a característica pré-adaptada: a forma e as funções aparecem. Segundo, ocorre a aquisição de um novo papel biológico e estabelecimento de uma nova relação sinérgica com o ambiente, fato observado em *Pantodontidae* e *Gasteropelecidae*, com relação às condições das musculaturas da nadadeira peitoral associadas ao salto.

Claramente, na evolução de uma nova adaptação através da pré-adaptação, a forma da característica (ou a faculdade) precede o papel biológico; a evolução desta forma não está sob o controle de forças seletivas associadas com a nova adaptação. A evolução da forma da característica é determinada pelas forças de seleção associadas com as adaptações já existentes da característica. Com isso, podemos explicar evolutivamente o porquê de *Osteoglossum* e *Pantodon* terem musculaturas com as mesmas formas e faculdades, ocorrendo apenas no segundo uma pós-adaptação associada ao salto.

A forma de uma nova estrutura adaptativa não é completamente desenvolvida para aquela adaptação, mas sim muito rudimentar. O papel biológico também é pobremente desenvolvido no seu estágio inicial. Ambos, forma e papel biológico, mudam então em estreita harmonia durante a evolução pós-adaptativa.

Assim, podemos concluir que todos os representantes vivos das famílias *Pantodontidae* e *Gasteropelecidae* apresentam um alto grau de adaptação de suas estruturas musculares associadas ao comportamento de

salto fora d'água característico desses peixes-borboletas de água doce. Fato que corrobora o teorizado para a evolução pós-adaptativa.

Embora seja a estrutura dos músculos *abdutores superficialis* e *profundus* a estrutura que assemelha os peixes-borboletas de água doce, na ecomorfologia comparada, definida nesse trabalho, fica evidente a superioridade da influência do ambiente com relação à história evolutiva de cada grupo, pois sendo este um caráter multivariado e não estático, suas infindáveis pressões exercidas com relação à sinergia empregada pelas espécies são as grandes responsáveis pelo surgimento e adaptação das mesmas como as conhecemos.

Conclusões

O entendimento das relações ecológicas torna-se mais robusto por meio da ecomorfologia comparada, ramo da ecomorfologia aqui proposto, uma vez que esta compreende a análise morfológica e ecológica sempre baseada na história evolutiva dos grupos. Isso é fator importante para a elucidação de aspectos morfofuncionais que muitas vezes são meramente atribuídos como tendo relação estrutura/função, quando na verdade são apenas traços evolutivos que deixaram de ter um papel biológico efetivo.

Ademais, além de poder ser usada como um instrumento de análise de convergências ao longo da evolução dos grupos, bem como, no que tange o presente, ao se analisar nesse trabalho as convergências entre os diferentes peixes-borboleta de água doce da Bacia do Congo e Bacia Amazônica, acreditamos que espécies com essas mesmas adaptações ao salto possam vir a serem encontradas nos pequenos córregos e igarapés das florestas tropicais da Ásia, ainda pouco estudadas segundo (Pusey & Arthington, 2003).

Agradecimentos

Ao meu Orientador Prof. Dr. Ricardo Macedo Corrêa e Castro, por acreditar em mim para o desenvolvimento desse trabalho.

Aos membros da banca por aceitarem e lerem esse trabalho , em especial aos Prof. Dr. Flávio Alicino Bockman e Dr. André Esguicero, por também terem sido fonte de discussão sobre questões fundamentais na elaboração desse trabalho.

A Ana Carla de Aquino, pela ajuda importante durante as sessões de fotografia.

A todos os meus amigos “Lirpianos”, com especial carinho pelo dia a dia de trabalho.

A Capes, pela bolsa de mestrado cedida por meio do Programa de Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

Referências bibliográficas

ABE, K. T. et al., 2007. **Multilocus molecular phylogeny of Gasteropelecidae (Ostariophysi: Characiformes) reveals the existence of an unsuspected diversity.** Molecular Phylogenetics and Evolution, Vol. 69, p. 1209-1214.

ANGERMEIER, P. L. & KARR, J. R. 1984. **Relationship between woody debris and fish habitat in a small warmwater stream.** Transactions of the American Fisheries Society, Vol. 113, pp 716-726.

BEAUMORD, A. C. & PETRERE JR, M. 1994. **Comunidades de pees del rio Manso, Chapada dos Guimarões, MT, Brasil.** Acta Biologica Venezuelica, Vol.15, n.2, p.21-35.

BISHOP, K. A. & FORBES, M. A. 1991. **The freshwater of northern Australia.** In Monsoonal Australia: Landscape, Ecology and Man in the Northern Lowlands. P. 79-107

BOCK, W. J. 1959. **Preadaptation and multiple evolutionary pathways.** Evolution. Vol. 13, pp 194- 211.

BOCK, W. J. 1963b. **The role of preadaptation and adaptation in the evolution of higher levels of organization.** Proc. XVI Internat. Cong. Zool., Vol. 3: 297-300 (also, in press, Syst. Zool.).

BOCK, W. J. 1980. **The definition and recognition of biological adaptation;** Am. Zool. Vol. 20, p. 217-227.

Bock W J 1988 **The nature of explanations in morphology;** Am. Zool. 28 205-215.

BOCK, W. J. 1989a. **Principles of biological comparisons.** Acta Morphol. Neerl.—Scand. Vol. 26, pp 17-32.

BOCK, W. J. 1989b. **Organisms as functional machines: A connectivity explanation.** Am. Zool. Vol. 29, pp 1119-1132.

BOCK, W. J. 1989c. **The homology concept: Its philosophical foundation and practical methodology.** Zool. Beitr. Vol. 32, pp 327-353.

BOCK, W. J. 1990. **From Biologische Anatomic to Ecomorphology** (Proc. 3rd International Congr. Vertebrate Morphology); Netherl. J. Zool. 40 254-277.

BOCK, W. J. 1993. **Selection and fitness; definitions and uses; 1859 and now**; Proc. Zool. Soc. Calcutta Haldane Comm. Vol. pp 7-26.

BOCK, W. J. 1994. **Concepts and methods in ecomorphology**. Journal of Biosciences, Vol.19, N.4, pp 403-413.

BOCK, W. J. & Homberger, D. G. 1988. **Introduction to the symposium: "Questions, explanations, models and tests in morphology: The interaction between hypotheses and empirical observations"**. Am. Zool. Vol. 28, pp 185-187.

BOCK, W. J. & WAHLERT, G. VON. 1965. **Adaptation and the form-function complex**. Evolution. Vol. 19, pp 269-299.

BUNN, S. E., DAVIES, P. M., AND MOSISCH, T. D. 1999 a. **Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment clearing**. Freshwater Biology **41**, 333–46.

BRETT, J. R. 1971. **Energetic responses of salmon to temperature: a study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)**. American Zoologist. Vol. 11, p. 99-113.

CANFIELD, D. E. & HOYER, M. VOL. 1988. **Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams**. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, Vol. 45, 1467-72.

CASTRO, R. M. C. & CASATTI, L. 1997. **The fish fauna from a small forest stream of the upper Paraná River basin, southeastern Brazil**. Ichthyological exploration of freshwaters, Vol. 7, n. 3, p. 337-352.

CASTRO, R. M. C. & CASATTI, L. 2006. **Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the Rio São Francisco, southeastern brazil**. Neotropical ichthyology, v 4: 203-214.

CATTERALL, C. P. et al., 2001. **Flora and fauna assemblages vary with local topography in a subtropical eucalypt forest**. Austral Ecology, Vol. 26, p. 56-69.

CHLOE, W. W. & GARMAN, G. C. 1996. **The energetic emportance of terrestrial arthropod inputs to three warm-water streams**. Freswater Biology, Vol. 36, pp105-114.

CYRINO, J. E. P. et al., 2008. **Feeding and digestive functions in fishes**. Science Publishers.

CROOK, D. A. & ROBERTSON, A. I. 1999. **Relationship between reverine fish and woody debris: implications for lowland rivers**. Marine and Freshwater Research, Vol. 50, p. 941-953.

CUMMINS, K. W. & KLUG, M. J. 1979. **Feeding ecology of stream invertebrates**. Annual review of Ecology and Systematics, Vol.10, pp 127-72.

DATOVO, A. & BOCKMANN, F. A. 2010. **Dorsolateral head muscles of the catfish families nematogenyidae and trichomycteridae (siluriformes: loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis**. Neotropical ichthyology, v 8: 193-246.

DOHRN, A. 1875. **Princip des Functionswechsels**. Englemann, Leipzig.

DOBZHANSKY, T. 1942. **Biological adaptation**. Sci. Monthly, Vol. 55, pp 391-402.

DOBZHANSKY, T. 1956. **What is an adaptive trait?** Amer. Nat., Vol. 90, pp 337-347.

DOBZHANSKY, T. 1960. **Evolution and environment**. In The evolution of life, S. Tax (ed.), UniVol. Chicago Press, p. 403-428.

EVERETT, R. A. & RUIZ, G. M. 1993. **Coarse woody debris as a refuge from predation in aquatic communities**. Oecologia, Vol. 93, p. 475-478.

ESCHMEYER, W. N., & Fong, J. D. 2013. **Species by family/subfamily. Catalog of Fishes electronic version**. See <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp> (accessed 25 March 2013).

GATES, D. M. 1962. **Energy exchange in the biosphere**. Harper and Row Biological Monographs, New York, viii + 151 p.

GATZ JR., A. J. 1979. **Ecological morphology of freshwater stream fishes**. Tulane studies in zoology and botany, Vol. 21: 91-124.

GOSSE, J.-P. 1984. **Pantodontidae. : 59-60**. In j. Daget, j.-p. Gosse and d.f.e. Thys van den audenaerde (eds.) **Check-list of the freshwater fishes of africa (cloffa)**. Orstom, paris and mrac, tervuren, Vol. 1, p. 410.

Gutierrez-Rodriguez, C & Williamson, C. E. 1999. **Influence of solar ultraviolet radiation on early-life history stages of the blue-gill sunfish, *Lepomis macrochirus***. Environmental Biology of Fishes. VOL.55, p. 307-319.

GRAHAM, R. J. & ORTH, D. J. 1986. **Effects of temperature and streamflow on time and duration of spawning by smallmouth bass**. Transactions of the American Fisheries Society, Vol. 115, p.693-702.

GREGORY, S. VOL. et al.,1991. **An ecosystem perspective of riparian zones**. BioScience 41, 540–51.

GREENWOOD, P. H.; THOMSON, K. S. 1960. **The pectoral anatomy of *Pantodon buchholzi* Peters (a freshwater flying fish) and the related Osteoglossidae**. In: Proceedings of the Zoological Society of London. Blackwell Publishing Ltd. p. 283-301.

HELFMAN, G. S. 1981. **The advantage to fishes of hovering in shade**. Copeia 1981, p.392-400.

HILL, W. R. 1996. **Factors affecting benthic algae: effects of light**. In: Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems. P. 121-148.

HOMBERGER, D. G. 1988. **Models and tests in functional morphology: The significance of description and integration**; Am. Zool. 28 217-229.

HLOLOWSKYJ, I. & WISSING, T. E. 1987. **Seasonal changes in thermal preferences of fantail (*Etheostoma flabellare*), rainbow (*E. caeruleum*) and greenside (*E. blennoides*) darters**. In 'Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes'. p. 105–10. University of Oklahoma.

HOLMGREN, K. 1996. **Effect of water temperature and growth variation on the sex ratio of experimentally reared eels**. Ecology of Freshwater Fish 5, 203–12.

JACKSON, J. K. & RESH, VOL. H. 1989. **Distribution and abundance of adult aquatic insects in the forest adjacent to a northern Californian stream**. Environmental Entomology, Vol. 18, 278-283.

JOBLING, M. 1995. **Environmental Biology of Fishes**. Chapman and Hall: London.

KANDEL, E. et al., 2014. **Princípios de Neurociências**. AMGH Editora. 5ª Edição.

KARR, J. R. & JAMES, F. C. 1975. **Eco-morphological configurations and convergent evolution of species and communities**; in Ecology and Evolution of Communities (eds) M L Cody and J M Diamond (Cambridge, MA: Harvard University Press) pp 258-291.

KENDEIGH, S. C. 1949. **Effect of temperature and season on energy requirements of the English sparrow**. Auk, Vol. 66, pp 113-127.

KENNARD, M. J. 1995. **Factors influencing freshwater fish assemblages in floodplain lagoons of the Normanby River, Cape York Peninsula: a large tropical Australian river**. Masters thesis, Griffith University.

KOEHN, J. D. et al., 1994. **Seasonal and size-related variation in microhabitat use of a small Victorian stream fish assemblage**. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, Vol. 45, pp 1353-1366.

KRAEMER, L. & BOCK, W. J. 1989. **Introduction to the symposium: "Is the organism necessary"**. Am. Zool., Vol. 29, pp 1057-1060.

LAVOUÉ, S. et al., 2010. **Remarkable morphological stasis in an extant vertebrate despite tens of millions of years of divergence**. Proceedings of the royal society b, v 278: 1003-1008.

LEWIS, H. 1962. **Catastrophic selection as a factor in speciation**. Evolution, Vol. 16, pp 257-271.

LOWE-MCCONNELL, R. H. 1975. **Fish communities in tropical freshwaters**. Longman:London.

LYNCH, R. J. & CATTERALL, C. P. 1999. **Riparian wildlife and habitat**. In Riparian Land Management Technical Guidelines, Vol.1: Principles of Sound Management, pp121-136.

MAHON, R. **Divergent structure in fish taxocenoses of North Temperate Streams**. Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 41, p. 330-350, 1984.

MALANSON, G. P. 1993. **Riparian landscapes**. Cambridge University.

MAYR, E. 1956. **Geographic character gradients and climatic adaptations**. Evolution, Vol. 10, pp 105- 108.

MAYR, E. 1960. **The emergence of evolutionary novelties**. In The evolution of life, S. Tax, ed., Univ. Chicago Press, p. 349-380.

MERRICK, J. R. & SCHMIDA, G. E. 1984. **Australian freshwater fishes: biology and management**. Griffin Press.

MINSHALL, G. W. et al., 1985. **Developments in stream ecosystem theory.** Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, v 42, p. 1045-55.

MC CAULEY, R. W. & HUGGINS, N. W. 1979. **Ontogenetic and nonthermal seasonal effects on thermal preferences of fish.** American Zoologist, Vol. 19, p. 267–272.

MC CAULEY, R. W., AND CASSELMAN, J. (1981). **The final preferendum as an index of the temperature for optimum growth in fish.** Proceedings of a World Symposium on Aquaculture, Heated Effluents and Recirculating Systems, Vol. 2, p. 82-93

MATTHEWS, W. J. 1998. **Patterns in Freshwater Fish Ecology.** Chapman and Hall, New York.

NAKAMURA, F. & SWANSON, F. J. 1993. **Effects of coarse woody debris on morphology and sediment storage of a mountain stream in western Oregon.** Earth Surface Processes and Landforms, VI. 18, pp 43-61.

NAKANO, S. et al., 1999. **Terrestrial – aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web.** ecology, Vol. 80, p. 2435-2441.

NETTO-FERREIRA, A. L. et al., 2007. **Feeding habits of Thoracocharax stellatus (Characiformes: Gasteropelecidae) in the upper rio Tocantins, Brazil.** Neotropical Ichthyology, Vol. 5(1), p. 69-74.

NICHOLSON, A. J. 1960. **The role of population dynamics in natural selection.** In The evolution of life, S. Tax, ed., Univ. Chicago Press, p. 477-521.

OLIVEIRA, C. et al., 2011. **Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling.** BMC Evolutionary Biology, 11:275

ORIAN, G. H. 1961. **The ecology of blackbird (Agelaius) social systems.** Ecol. Monogr., Vol. 31, pp 285-312.

PAPP, N. et al. 2013. **Comparative ecomorphology of the cyathial nectaries in eight European Euphorbia species.** Acta Biologica Hungarica, Vol. 64(1), pp 45–59.

PERSSON, L. & EKLOV, P. 1995. **Prey refuges affecting the interaction between piscivorous perch and juvenile perch and roach.** Ecology, Vol. 76, pp 70-81.

PUSEY, B. J. et al., 1998. **Freshwater fishes of the Burdekin River, Australia: biogeography, history and spatial variation in assemblage structure.** Environmental Biology of Fishes, Vol. 53, pp 303-3018.

PUSEY, B. J. et al., 2001a. **Reproduction in three species of rainbowfish (Melanotaeniidae) from rainforest streams in northern Queensland, Australia.** Ecology of Freshwater Fishes, Vol.10, p. 75-87.

PUSEY, B. J. et al., 2001b. **Larval fishes in rainforest streams: patterns of abundance and microhabitat use.** Journal of the Royal Society of Aqueensland. Vol. 110, p. 27-96.

PUSEY, B. J. & ARTHINGTON, A. H. 2003. **Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review.** Marine and Freshwater Research, Vol. 54, p. 1-16.

QUEIROZ, L. J. et al., 2013. **Peixes do rio Madeira.** Santo Antônio Energia. Vol. 1.

RICKLEFS, R. E. 2003. **A economia da natureza.** Guanabara Koogan. 5ª Edição.

SABO, J. L. & POWER, M. E. 2002. **River – watershed Exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey.** Ecology, Vol. 83, p. 1860-1869.

SAIDEL, W. M. et al., 2004. **Characterization of the aerial escape response of the African butterfly fish, *Pantodon buchholzi* Peters.** Environmental Biology of Fishes, Vol. 71, p. 63-72.

SIMPSON, G. G. 1953. **The major features of evolution.** Columbia UniVol. Press, 434 p.

SCHOLZ, O. & BOON, P. I. 1993. **Biofilm development and extracellular enzyme activities on wood in billabongs of south-eastern Australia.** Freshwater Ecology, Vol. 30, pp 359-368.

SLOBODKIN, L. B. 1963. **Growth and regulation of animal populations.** Holt, Rinehart and Winston, New York, viii + 184 p.

TANING, A. VOL. 1952. **Experimental study of meristic characters in fishes.** *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, v 27, p.169-93.

TOWNSEND, S. A. et al., 1992. **Factors contributing to a fish kill in the Australian wet/dry tropics.** *Water Research*, v 26, p. 1039-44.

WADDINGTON, C. H. 1960. **Evolutionary adaptations.** In *The evolution of life*, S. Tax (ed.), UniVol. Chicago Press, p. 381-402.

WARD, G. M. & AUMEN, N. G. 1986. **Woody debris as a source of fine particulate organic matter in coniferous forest stream ecosystems.** *Canadian Journal of Fisheries and aquatic Sciences*, Vol. 43, p. 1635-42. 51

WAINWRIGHT, PETER C.; REILLY, STEPHEN M. 1994. **Ecological morphology: integrative organismal biology.** University of Chicago Press,

WATSON, D. J.; BALON, E. K. **Ecomorphological analysis of fish taxocenoses in rainforest stream of northern Borneo.** *J. Fish. Biol.*, Vol. 145, n. 1, p. 303-320, 1984.

WEBB, P. W. (1978). **Fast-start performance and body form in seven species of teleost fish.** *J. exp. Biol.* 74 21 1-216.

WEITZMAN, Stanley H.; PALMER, Lisa. 2003. **Family Gasteropelecidae. Checklist of the Freshwater fishes of South and Central America.** Porto Alegre, Edipucrs, p. 101-103.

WELCOMME, R. L. 1986. **The Niger River system.** In: F. **The ecology of river systems.** DAVIES B. R. & WALKER K. Springer Science & Business Media.

WIEST, F. C. 1995. **The specialized locomotory apparatus of the freshwater hatchefish family Gasteropelecidae.** *Journal of Zoology*, Vol. 236, p.571-792.

WINEMILLER, K. O. 1990. **Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks.** *Ecological Monographs*, Vol. 60, p. 331-362.

WINEMILLER, K.O. **Ecomorphological diversification in low-land fresh water fish assemblages from five biotic regions.** *Ecol. Monogr.* Vol. 61, p. 343-365, 1991.

WINKLER, H. 1988. **An examination of concepts and methods in ecomorphology.** In *Acta XIX Congress International Ornithological.* National Museum of Nature and Science. Ed. H Ouellet, p. 2246-2253.

Figuras

Figura 1. *Pantodon buchholzi* em vista lateral. Tamanho máximo 15 cm (Gosse, 1984) (Foto: http://www.fishmodo.org/pantodon_buchholzi visitado em 13/07/2016).

Figura 2. *Carnegiella* ssp. em vista lateral; forma morfológica representativa da família Gasteropelecidae. Tamanho máximo 3,5 cm (Queiroz, et al. 2013) (Foto: <http://www.freshwater-aquarium-guide.com/Marbled-Hatchet-Fish.htm> visitado em 13/07/2016).

Figura 3. Riacho na Bacia do Congo. Ambiente natural de *Pantodon buchholzi*. (Foto: <http://www.maisturismo.net/bacia-do-congo-zaire/bacia-do-congo-selva-tropical-2/> visualizado em 13/07/2016).

Figura 4. Igarapé na Bacia Amazônica, um dos ambientes naturais de Gasteropelecidae. (Foto: <https://pt.wikipedia.org/wiki/Igarapé> visualizado em 13/07/2016).

Figura 5. *Gasteopelecus sternicla*. ABs: Músculo *abductor superficialis*; cor: coracoide; setas brancas: origem do músculo; setas amarelas inserção do músculo.

Figura 6. *Toracocharax stellatus*. ABp: Músculo *abductor profundus*; cor: coracoide; setas brancas: origem do músculo; setas amarelas inserção do músculo.

Figura 7. *Pantodon buchholzi*. ABs: Músculo *abductor superficialis* ; ABp (J): Músculo *abductor profundus* porção em jota; setas brancas: origem do músculo ABs; setas amarelas inserção do músculo ABs; setas laranjas: origem músculo ABp; 1: músculo *adutor superficialis*; 2: músculo *arrector ventralis*.

Figura 8. *Pantodon buchholzi*. ABp: músculo *abductor profundus*; ABp (J): músculo *abductor profundus* porção em jota; setas laranjas: origem músculo ABp; setas brancas: inserção do músculo ABp; 1: músculo *adutor superficialis*; 2: músculo *arrector ventralis*.

Figura 9. Diversidade das ordens de peixes encontradas em seis diferentes levantamentos feitos na bacia amazônica (3 primeiras colunas) e bacia do congo (3 últimas colunas). D→E: Carvalho T. P. *et al.* 2009; Carvalho, T. P. *et al.* 2012; Claro-García, A. *et al.* 2013; Iyaba, R. J. C. M. & Stiassn, M. L. J. 2013; Iyaba, R. J. C. M. *et al.* 2013; Munene, J. J. M. M. & Stiassn, M. L. J. 2011.

Figura 10. Diversidade das famílias de peixes encontradas em seis diferentes levantamentos feitos na bacia amazônica (3 primeiras colunas) e bacia do congo (3 últimas colunas). D→E: Carvalho T. P. *et al.* 2009; Carvalho, T. P. *et al.* 2012; Claro-García, A. *et al.* 2013; Iyaba, R. J. C. M. & Stiassn, M. L. J. 2013; Iyaba, R. J. C. M. *et al.* 2013; Munene, J. J. M. M. & Stiassn, M. L. J. 2011. Os números representam o número de gêneros amostrados das famílias mais representativas de cada região.

Anexo

I- Algumas medidas padrão em milímetros (mm) e peso em gramas (g).

Parâmetro Espécime	Comprimento Padrão	Altura do corpo	Largura do corpo	Comprimento da cabeça	Altura da cabeça	Largura da cabeça	Comprimento do pedúnculo	Altura do pedúnculo	Largura do pedúnculo	Peso (g)
<i>Carnegiella strigata</i> 1	24,45	11,63	3,24	6,43	5,83	3,38	2,56	2,38	0,54	0,345
<i>Carnegiella strigata</i> 2	25,34	12,24	4,91	7,11	6,15	3,45	2,4	2,31	0,43	0,41
<i>Carnegiella strigata</i> 3	26,17	11,96	3,59	7,22	6,2	3,55	2,57	2,44	0,53	0,363
<i>Gasteropelecus sternicla</i> 1	36,73	18,63	4,66	9,69	9,54	4,82	3,56	3,2	0,67	1.090
<i>Gasteropelecus sternicla</i> 2	36,17	19,69	4,48	10,48	9,84	4,67	3,42	3,07	0,79	1.133
<i>Gasteropelecus sternicla</i> 3	39,63	19,89	4,16	11,88	10,77	5,06	3,78	3,73	0,99	1.412
<i>Thoracocharax stellatus</i> 1	45,58	27,61	5,16	11,99	12,44	5,6	3,64	4,26	1,09	2.603
<i>Thoracocharax stellatus</i> 2	43,21	25,98	5,18	12,32	11,4	5,48	2,89	4,02	0,76	2.358
<i>Thoracocharax stellatus</i> 3	35,34	21,87	3,75	10,11	10,3	4,66	2,25	3,29	0,61	1.227
<i>Pantodon buchholzi</i> 1	62,01	18,31	9,88	17,86	13,67	10,57	10,11	8,63	1,91	5.483
<i>Pantodon buchholzi</i> 2	60,13	18,09	9,42	16,66	13,27	10,51	8,71	8,23	1,87	5.354
<i>Pantodon buchholzi</i> 3	48,46	13,51	8,4	12,81	11,27	8,38	7,09	6,76	1,49	2.108