

ECOMORFOLOGIA DE PREDÇÃO E ANTIPREDÇÃO EM SILURIFORMES (OSTEICHTHYES)

Pablo Davi Kirchheim^{1, 2*} & Erivelto Goulart^{1, 3}

¹ Universidade Estadual de Maringá (UEM), Departamento de Biologia (DBI), Avenida Colombo, 5.790, Jardim Universitário, Maringá, PR, Brasil. CEP 87.020-900.

² Universidade Estadual de Maringá (UEM), Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), Avenida Colombo, Nº 5.790, Bloco G-90, Campus Universitário, Maringá, PR, Brasil. CEP 87.020-900.

³ Universidade Estadual de Maringá (UEM), Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPÉLIA), Avenida Colombo, Nº 5.790, Blocos G-90 e H-90, Campus Universitário, Maringá, PR, Brasil. CEP 87.020-900.

E-mails: pablodvk@yahoo.com.br; goulart@nupelia.uem.br

RESUMO

A ecomorfologia é o ramo da ecologia que busca relações entre os aspectos morfológicos e aspectos ecológicos. Neste contexto, as implicações da morfologia funcional de estruturas de predação e antipredação externas podem indicar a existência de possíveis padrões dos papéis biológicos na relação fenótipo-ambiente. O objetivo deste trabalho foi revisar as relações de forma e de efeito, através da literatura existente, em dois aspectos fundamentais na abordagem morfológica, por processos de predação e antipredação em Siluriformes. As estruturas morfológicas básicas estudadas foram cabeça, tronco e nadadeiras, as quais podem apresentar diferentes papéis biológicos, através mecanismos morfo-funcionais, envolvidos tanto em mecanismos defensivos como em predatórios. Os dois níveis de diferenciação estão fortemente atrelados, tanto às presas como aos predadores, em uma forma intrinsecamente ambígua. Tanto as estruturas de predação como as de antipredação podem apresentar a mesma função e diferentes papéis biológicos, em um processo evolutivo, caracterizado por diferentes padrões adaptativos em estruturas como boca, olhos, barbilhões, órgãos sensoriais, placas dérmicas e espinhos em Siluriformes.

Palavras-chave: Mecanismos antipredatórios; mecanismos predatórios; revisão da literatura; siluriformes.

ABSTRACT

ECOMORPHOLOGY OF PREDATION AND ANTIPREDATION IN SILURIFORMES (OSTEICHTHYES). Ecomorphology is the branch of the ecology that searches for the relations between the morphologic and ecological aspects. In this context, the implications of the functional morphology of predation and antipredation external structures can indicate the existence of possible patterns of the biological roles in the phenotype-environment relationship. The objective of this paper was to revise the form and effect relationships, through the existent literature, in two fundamental aspects in the morphologic approach through predation and antipredation processes in Siluriformes. The basic morphologic structures studied were head, trunk and fins, and they can present different biological roles, through different morfo-functional mechanisms, involved in defensive and predatory mechanisms. The two differentiation levels are strongly bonded, to both preys and predators, in a intrinsic ambiguous way. The structures of predation as those of antipredation can present the same function and different biological roles, in an evolutionary process, characterized by different patterns adaptations in structures as mouth, eyes, barbels, sensorial organs, dermal plates and spines in Siluriformes.

Keywords: Antipredation; ecomorphology; predation; revision of the literature; siluriformes.

RESUMEN

ECOMORFOLOGÍA DE PREDACIÓN Y ANTIPREDACIÓN EN SILURIFORMES (OSTEICHTHYES). La ecomorfología es la rama de la ecología que busca relaciones entre los aspectos morfológicos y ecológicos. En este contexto, las implicaciones de la morfología funcional de estructuras de predación y antipredación externas pueden indicar la existencia de posibles patrones de los papeles biológicos en la relación fenotipo-ambiente. El objetivo de este trabajo fue revisar las relaciones de forma y de efecto, a través de la literatura existente, en dos aspectos fundamentales en el abordaje morfológico, por procesos de predación y antipredación en Siluriformes. Las estructuras morfológicas básicas estudiadas fueron cabeza, tronco y aletas, las cuales pueden presentar diferentes papeles biológicos, a través de mecanismos morfo-funcionales, involucrados tanto en mecanismos defensivos como en predatorios. Los dos niveles de diferenciación están fuertemente ligados tanto a las presas como a los predadores, de una forma intrínsecamente ambigua. Tanto las estructuras de predación como las de antipredación pueden presentar la misma función y diferentes papeles biológicos, en un proceso evolutivo caracterizado por diferentes patrones adaptativos en estructuras como boca, ojos, barbas, órganos sensoriales, placas dérmicas y espinas en Siluriformes.

Palabras clave: Mecanismos antipredatorios; mecanismos predatorios; revisión de literatura; siluriformes.

INTRODUÇÃO

A ecomorfologia pode ser definida como o ramo da ecologia que analisa as relações existentes entre as características morfológicas e os diversos aspectos ecológicos decorrentes das variações no uso dos recursos, entre indivíduos, populações, guildas e comunidades (Peres-Neto 1999, Oliveira 2005). Desta forma, os estudos ecomorfológicos demonstram interesse na relação da morfologia funcional dos organismos e seu desempenho ecológico (Winemiller *et al.* 1995), bem como nas mudanças evolutivas derivadas destes aspectos, como observado por Hutchinson (1959).

As observações sobre a forma e os atributos ambientais têm sido objeto do interesse de diversos naturalistas, desde os tempos remotos. Aristóteles, no século IV a.C., já teorizava possíveis relações entre a forma do corpo de peixes e seus respectivos habitats e meios de locomoção (Lindsey 1978). Embora estas observações fossem fundamentadas em um caráter descritivo e essencialista, consolidando um paradigma criacionista ao contexto morfológico (Oliveira 2003) e reforçando a errônea idéia de que as implicações funcionalistas tinham o objetivo de causalidades imediatas e finais (Mayr 2005).

Contudo, foi somente através de Darwin, em 1859, que se consolidou a percepção de que a seleção natural atuava sobre as características morfológicas melhor adaptadas ao longo do tempo evolutivo, propiciando o embasamento necessário para o surgimento da

ecomorfologia, através das explicações dos processos adaptativos pela seleção natural (Breda *et al.* 2005), o que conferiu às análises ecomorfológicas uma abordagem adaptativa, onde a adaptação morfológica é resultado *a posteriori*, e não a busca *a priori* de uma meta (Mayr 2005).

Neste contexto, segundo Rincón (1999) as pesquisas ecomorfológicas analisam, entre outras coisas, as relações interespecíficas, bem como reconhecem que eventos passados, refletidos na filogenia dos organismos, moldam os padrões de semelhança e diferença dos mesmos. Além de explorar as diferenças intra-específicas de história de vida, que quantificam o significado funcional que a forma do corpo distingue no contexto de polimorfismos tróficos, são associadas às diferenças no uso de habitats e a radiação adaptativa de linhagens evolutivas (Blake 2004).

Estas implicações revigoram um dos questionamentos mais antigos e importantes da biologia evolutiva, e consequentemente da ecomorfologia, permanecendo a indagação: O 'espaço' morfológico delimita o 'espaço' ecológico? (Strauss 1987). Esta questão testa um aspecto importante da ecomorfologia, pois ao julgar que a mesma possa ser rejeitada, presume-se a aceitação de que a estrutura de assembléias naturais não poderia ser modificada por adaptações físicas de organismos para nichos específicos, mas por um diferente princípio de organização não específico (Douglas & Mathews 1992).

A predação e conseqüentemente sua evitação, indiscutivelmente, exercem pressão seletiva no tempo de crescimento das espécies (Lowe-McConnell 1999) e na variabilidade do papel biológico das estruturas morfológicas relacionadas (Bock 1999). Assim, torna-se relevante para o aprofundamento das análises ecomorfológicas, a identificação do papel biológico das estruturas morfológicas, relacionadas aos mecanismos predatórios e antipredatórios, sem necessariamente entrar no mérito teleológico que envolve o termo função. De acordo com as definições de Bock & Von Wahlert (1965), as funções correspondam às ações operacionais, enquanto o papel biológico corresponde à forma como estas estruturas são utilizadas na vida dos organismos.

Como os estudos ecomorfológicos de peixes utilizam as estruturas da morfologia externa para suas análises, como tronco, nadadeiras, cabeça, olhos e boca (Gatz Jr. 1979, Norton 1995, Breda *et al.* 2005, Oliveira 2005), e estas estruturas são ecomorfológicamente relacionadas com o comportamento natatório (Breda *et al.* 2005) e a dieta (Gatz Jr. 1979, Fugi & Hahn 1991, Delariva & Agostinho 2001, Breda *et al.* 2005, Oliveira 2005, Pagotto 2008), é necessário buscar enfoques diferenciados na interação da forma com processos biológicos. Considerando que uma das dificuldades encontradas nos estudos ecomorfológicos é a carência de análises experimentais em morfologia funcional, que integrem a identificação de quais são as variáveis morfológicas que atuam diretamente em uma determinada atividade ecológica (ex. predação), em um grupo filogenético ou em toda a assembléia (Bock 1999).

As estratégias de predação e forrageio pertinentes às adaptações morfológicas compõem uma das bases da relação fenótipo-ambiente (Winemiller *et al.* 1995, Langerhans *et al.* 2003). Os mecanismos para evitar a predação incluem uma variedade de adaptações que podem funcionar como impedimento aos predadores, porque reduzem a probabilidade de ataque, ou como defesa ativa, pois reduzem o risco de mortalidade em um ataque (Alcock 2009).

As inúmeras formas e mecanismos de predação e antipredação em espécies de peixes de água doce fazem com que a análise destas estruturas, do ponto de vista ecomorfológico, confirme a indicação de Douglas & Matthews (1992), de que os aspectos evolutivos, em grupos filogeneticamente próximos, podem indicar processos divergentes.

Para revisar os possíveis padrões ecomorfológicos e papéis ecológicos destas estruturas, a partir da morfologia funcional, utilizou-se literatura sobre representantes da ordem Siluriformes, que apresentam diversas condições comuns de história evolutiva, podendo desta forma, minimizar os efeitos que ainda fazem com que certas análises ecomorfológicas sejam consideradas fracas, do ponto de vista preditivo (Douglas & Matthews 1992, Breda *et al.* 2005), devido a um conhecimento imperfeito das relações filogenéticas, representando uma limitação ao avanço dos estudos ecomorfológicos (Winemiller *et al.* 1995).

Os Siluriformes constituem um dos grupos mais abundantes de peixes de água doce e possuem características ecomorfológicas que definem seus potenciais estilos e histórias de vida (Bruton 1996). Constituem também um grupo natural bem diagnosticado, com 3.088 espécies reconhecidas como válidas e distribuídas em 477 gêneros e 36 famílias (Ferraris 2007), formando um amplo e distinto táxon de peixes que possui diversos mecanismos para evitar a predação. Confirmando que a variedade de adaptações deve ser relacionada aos aspectos estruturadores do hábitat, como possíveis geradoras de variações morfológicas, pois as adaptações dos organismos de diferentes espécies podem refletir, assim como suas morfologias, seus nichos tróficos e espaciais (Wainwright 1996).

O uso de abordagens ecomorfológicas em diferentes processos ecológicos pode ampliar a discussão científica para o entendimento da ictiologia. Deste modo, o presente estudo busca revisar as possíveis relações de forma e função de estruturas externas relacionadas aos processos de predação e antipredação em Siluriformes.

PREDACÃO E ANTIPREDACÃO EM SILURIFORMES

PREDACÃO

A predação é reconhecida amplamente como um dos mecanismos de seleção natural e ainda por sua capacidade em promover a persistência de diversidade entre as populações (Endler 1986, Reimchen 1994).

Segundo Lima & Dill (1990), a predação pode ser apontada como o mais forte processo seletivo das

características fenotípicas, assim como as adaptações durante o tempo evolutivo, embora a pressão de predação possa ocorrer mais lentamente no tempo evolucionário, é durante o tempo ecológico - que corresponde ao período de vida de cada indivíduo - que o risco de tornar-se uma presa se intensifica. Os componentes ligados ao risco de predação refletem o quanto as adaptações morfológicas

predatórias e antipredatórias são sensíveis e flexíveis, no decorrer das possíveis situações de encontro entre predador e presa, como pode ser observado na Figura 1, onde os diversos níveis de interações, que consequentemente podem ocorrer, são fortemente influenciados pelas pressões seletivas das características morfológicas (Lima & Dill 1990).

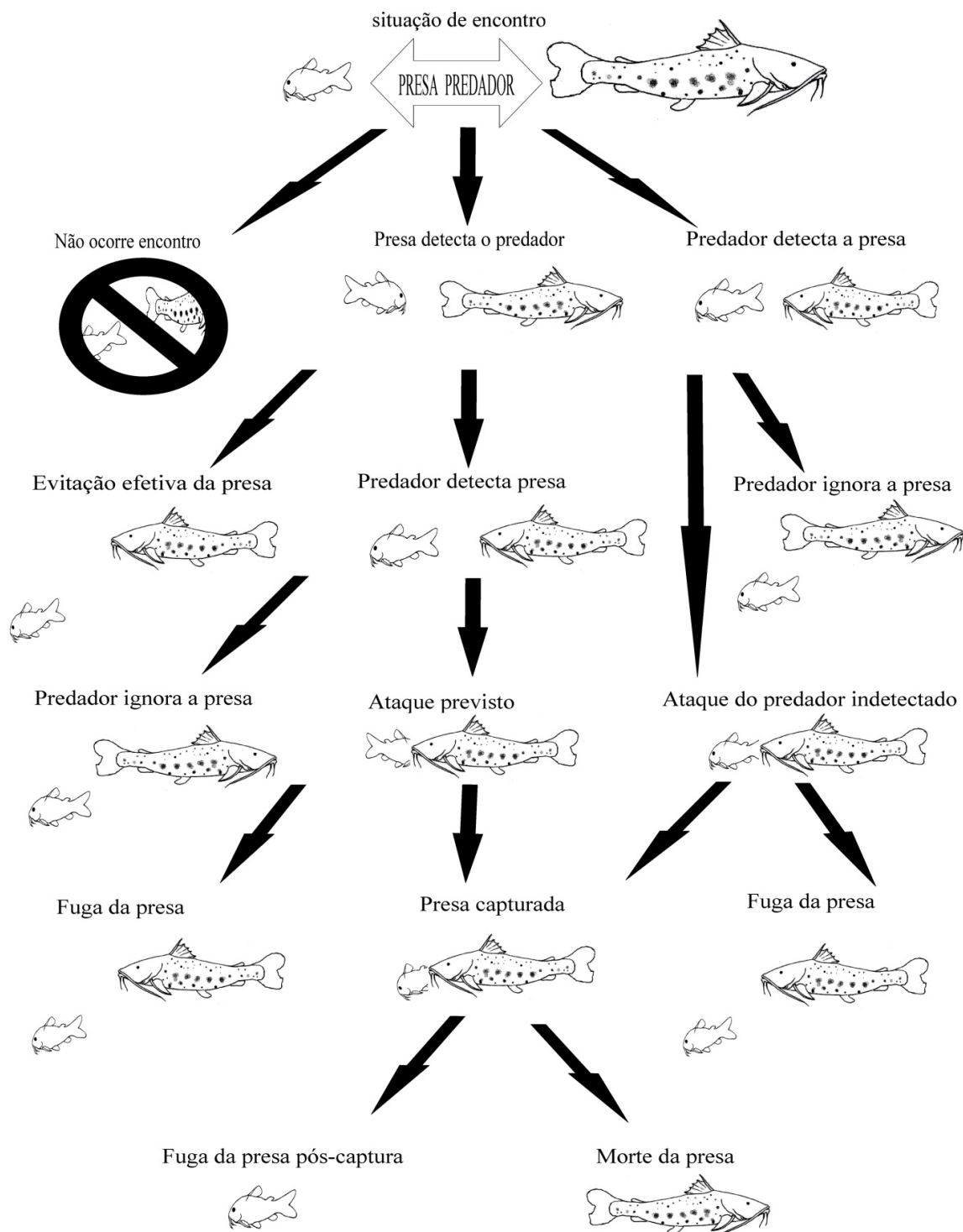


Figura 1. Esquema ilustrando as possíveis consequências de uma situação de encontro entre predador e presa, incluindo os componentes de risco de predação. Figura adaptada de Lima & Dill (1990).

Figure 1. Scheme illustrating the possible consequences of an encounter situation between predator and prey, including the components of predation risk. Figure adapted from Lima & Dill (1990).

A maior parte dos estudos de peixes que envolvem as interações predador-presa tem utilizado, predominantemente, predadores visuais sob boas condições de iluminação (Gerking 1994). Esta condição restringe o entendimento destes processos para o grupo taxonômico em questão, pois os Siluriformes possuem nichos que restringem a caça aos períodos noturnos ou as águas profundas, com limitada penetração de luz solar, sideral ou lunar, limitando os sentidos visuais (Helfman 1993).

Pohlmann *et al.* (2001) indicaram que, nestas circunstâncias, os Siluriformes piscívoros utilizam os rastros deixados pelas suas presas, para detectar e seguir os vestígios deixados em três dimensões, de forma análoga a perseguição e detecção dos rastros deixados em duas dimensões por presas terrestres, como cães (Thesen *et al.* 1993) e serpentes (Webb & Shine 1992). Estes são predadores relativamente pouco agressivos, que precisam chegar próximos de sua presa (Bruton 1996), normalmente sob a cobertura da escuridão ou em ambientes com elevada suspensão de sedimentos e baixa transparência, onde seus sentidos quimiossensoriais e estruturas táteis desempenham efetivamente a detecção de alimento (Barbarino Duque & Winemiller 2003).

Para Barthem & Goulding (1997) e Barbarino Duque & Winemiller (2003), os Siluriformes podem ser considerados os principais predadores nos canais de rios das planícies amazônicas, já que são pré-adaptados a viver em águas onde a visibilidade é reduzida, indicando que, forragear no substrato, provavelmente ampliou seu sucesso de captura nos ambientes dulcícolas (Bruton 1996).

Neste grupo de peixes, o comportamento e as estratégias de predação são plásticos, dependendo das condições ambientais e da natureza da presa (Pohlmann *et al.* 2004). Identificar características que afetam a aptidão para a predação seletiva, em populações selvagens, constitui um dos problemas fundamentais na biologia evolutiva (Bergstrom & Reimchen 2003), bem como no entendimento das relações ecomorfológicas.

Segundo Reilly & Wainwright (1994), os estudos ecomorfológicos buscam os princípios físicos que atuam na funcionalidade de um determinado caráter morfológico, além do desempenho na amplitude máxima de recursos que um design morfológico pode utilizar.

Siluriformes possuem um condicionante pré-adaptado a modos de vida associados ao substrato, nas espécies deprimidas, as quais possuem a porção delimitada entre uma linha longitudinal, que liga as extremidades anterior e posterior até a superfície ventral do corpo, achatada dorso-ventralmente (Gatz Jr. 1979). Entretanto, diversas espécies desta ordem apresentam formas distintas, como o corpo comprimido, o que corresponde ao achatamento lateral e aumento da relação de altura dorso-ventral, em diversos representantes de Siluridae e Schilbidae (Alexander 1965). Estas características diferenciadas implicam na utilização dos ambientes pelágicos em detrimento as áreas mais profundas, assim como correlacionam estruturas como boca, olhos e nadadeiras aos ambientes pelágicos, como na espécie planctófaga *Hyphophthalmus edentatus* (Freire & Agostinho 2001). Outros representantes desta ordem são caracterizados por possuírem corpos cilíndricos e alongados, como algumas espécies de Trichomycteridae, fortemente relacionados a hábitos parasíticos (Menni 2004).

Os Siluriformes vivem em condições de habitats muito diversos, refletidos em suas morfologias de predação e forrageamento. As espécies deste grupo incluem peixes comedores de fundo que raspam algas, as pelágicas que se alimentam filtrando o plâncton, pequenas espécies que parasitam interna e externamente outros peixes, além dos bagres predadores (Lowe-McConnell 1999). A diversidade de forma do grupo ilustra as possíveis variações ecomorfológicas decorrentes de processos evolutivos divergentes, em um táxon intimamente relacionado.

ANTIPREDAÇÃO

Os mecanismos defensivos podem ser morfológicos, fisiológicos ou comportamentais (Kavaliers & Choleris 2001), embora para Edmunds (1974) os mecanismos de antipredação podem ser agrupados em duas categorias básicas: defesa primária e defesa secundária. Ambas as categorias são empregadas por Siluriformes, estes mecanismos de antipredação podem ser visualizados na Figura 2.

Os mecanismos morfológicos de defesa primária, indicados nos itens a, b, e c da Figura 2, como camuflagem, mimetismo e ocultação,

respectivamente, são independentes do predador, reduzem a possibilidade de detecção da presa e impossibilitam o ataque. Os meios de defesa que utilizam camuflagem e mimetismo são mais comuns em espécies sedentárias, que possuem adaptações cromáticas crípticas (Keenleyside 1979).

Por outro lado, o mecanismo de defesa secundário, corresponde aos espinhos, indicados no item d da Figura 2, que atuam durante o confronto com o predador, na fuga ou retaliação (Sabino 1999), situação bastante evidenciada em Siluriformes, pela presença de espinhos pungentes em diversas famílias, além de outras características defensivas como toxinas (Birkhead 1972) e descargas elétricas (Bruton 1996, Lowe-McConnell 1999).

Assim, mudanças morfológicas que aumentaram a capacidade defensiva, como a aquisição de fortes espinhos nas nadadeiras, tiveram em contrapartida um efeito limitante no aspecto funcional, relacionado à capacidade de locomoção evasiva (Andrasso & Barron 1995, Lowe-McConnell 1999), o que corresponde à condição encontrada por vários Siluriformes que possuem defesas eficientes nos processos defensivos pós-captura, como enfatizado por Boshier *et al.* (2006).

Reverendo a recente história geológica da América do Sul, é possível inferir que no período Cretáceo, os Siluriformes evoluíram, por meio da redução do maxilar, perda das escamas e início do hábito bentônico, e assim, se difundiram antes do isolamento

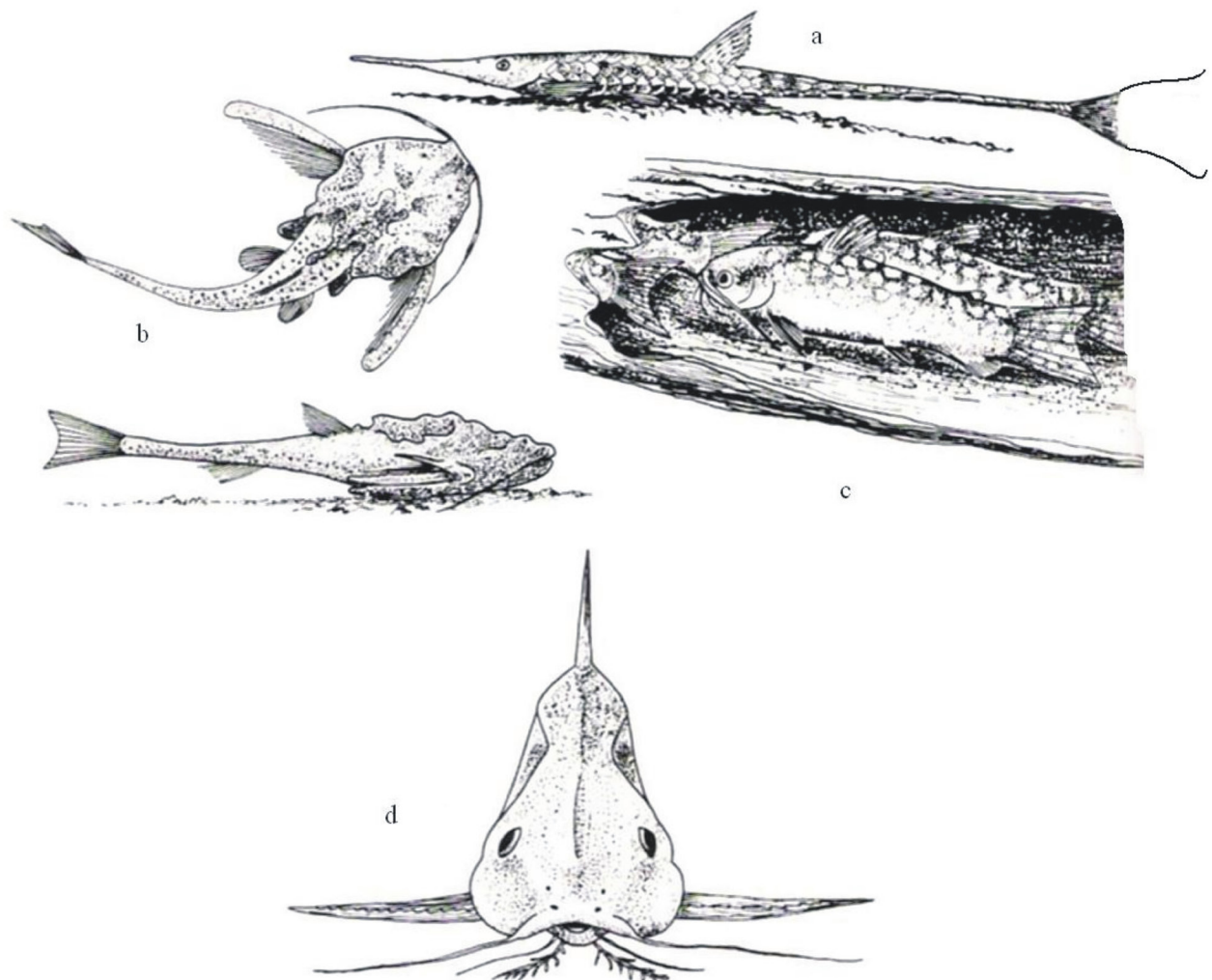


Figura 2. Mecanismos antipredatórios em Siluriformes. a) Camuflagem como mecanismo de defesa primária em *Farlowella*. b) Camuflagem como mecanismo de defesa primária no bagre sul-americano *Agmus liryformis*. c) Ocultamento como mecanismo de defesa primário no bagre sul-americano *Centromochlus*. d) Espinhos como mecanismo de defesa secundário no bagre africano *Synodontis*. Figura modificada de Lowe-McConnell (1999).

Figure 2. Antipredation mechanisms in Siluriformes. a) Camouflage as mechanism of primary defense in *Farlowella*. b) Camouflage as mechanism of primary defense in the catfish South American *Agmus liryformis*. c) Hidden as primary defense mechanism in the South American catfish *Centromochlus*. d) Spines as secondary defense mechanism in the African catfish *Synodontis*. Figure modified from Lowe-McConnell (1999).

deste continente. Este fator de isolamento condicionou a caracterização dos tipos blindados e protegidos por placas, que ocorrem nos rios Neotropicais, indicando um processo divergente deste aspecto antipredatório, pela ausência de contato com os Siluriformes dos demais continentes (Eaton 1948).

Em muitos ecossistemas aquáticos, a habilidade da presa e do predador para descobrir um ao outro é frequentemente prejudicada pela turbidez. Esta turvação da água é altamente variável na natureza, com mudanças sazonais ocasionadas por florações de algas e pela suspensão de sedimentos (Abrahams & Kattenfeld 1997).

Algumas mudanças no comportamento dos peixes, como a redução da atividade e a busca por abrigos, reduzem a probabilidade de um encontro entre o predador e a presa, enquanto as defesas morfológicas reduzem a probabilidade de sucesso dos ataques do predador, quando a presa já foi capturada, pois segundo Boshier *et al.* (2006), predadores não reconhecem visualmente os sistemas de defesa (ex. espinhos) antes de atacar a presa, indicando que a presença destes em Siluriformes não reduz a vulnerabilidade ao ataque, entretanto aumenta a sobrevivência pós-captura.

É comum que as espécies desenvolvam uma série de adaptações de antipredação vantajosas, e, portanto, as respostas comportamentais de antipredação são esperadas somente por animais com avaliação acurada dos riscos de predação existentes e dos benefícios do comportamento defensivo (Kavaliers & Choleris 2001).

Como outros peixes que habitam o fundo, diversos Siluriformes possuem a forma do corpo deprimida. Esta acentuada depressão faz com que o peixe utilize as áreas de fundo com elevada estabilidade, e permite-lhe obter vantagem em ambientes com elevadas velocidades de corrente, permanecendo próximo ao fundo, onde tais forças são reduzidas (Alexander 1965).

Segundo os aspectos hidrodinâmicos do efeito Bernoulli, peixes deprimidos tendem a sofrer um efeito de ascensão do substrato através de forças de resistência das partículas de água, que fluem mais intensamente na porção dorsal do que na porção ventral de seus corpos (Webb 1975). Tal fato obriga os Siluriformes que habitam o substrato, em áreas com elevado fluxo de água, a permanecerem em contato

com o sedimento para anular este efeito (Breda *et al.* 2005), reduzindo às forças de atrito que tendem a mantê-lo na mesma posição quando assentados no fundo e isto gera vantagem defensiva e algumas vezes predatória, favorecendo o ataque a presa por emboscada (Gosline 1996).

O tamanho da presa se correlaciona diretamente com o número de tentativas fracassadas de predação. O diâmetro efetivo de espécies que possuem espinhos pungentes nas nadadeiras excede a capacidade de abertura bucal de seus predadores, podendo, para determinadas espécies, aumentar em torno de 90% a eficiência de escapar ao ataque do predador após a captura (Reimchen 1991, 1994), constituindo um exemplo clássico de defesa secundária. Estas condições defensivas são demonstradas por diversas referências de observações pessoais, relacionadas a ferimentos e até mesmo a morte de predadores, ocasionadas pelo complexo de espinhos peitorais e dorsal (Alexander 1965, Lowe-McConnell 1999, Boshier *et al.* 2006), embora para Boshier *et al.* (2006) esta condição seja questionável, pois está mais relacionada aos aspectos de manipulação da presa e eficiência em níveis de sobrevivência pós-captura, e não ao impedimento do ataque pelo predador.

Os Siluriformes constituem um grupo fortemente relacionado a comportamentos defensivos (Bruton 1996), e estas implicações possivelmente atuam como fatores de estruturação morfológica dos atributos funcionais dos representantes desta Ordem.

ESTRUTURAS MORFOLÓGICAS DE PREDÇÃO E ANTIPREDÇÃO EM SILURIFORMES

CABEÇA

A cabeça pode ser vista como parte estrutural diretamente ligada a predação e antipredação, às estruturas ligadas a percepção e visualização da presa pelo predador, bem como da percepção do predador pela presa. Segundo Gatz Jr. (1981), as proporções da cabeça estão relacionadas diretamente ao tamanho da presa, podendo ser consideradas como estruturas indicativas do comportamento e da dieta destes organismos.

Ecomorfológicamente, os Siluriformes apresentam crânio com peculiaridades não tão óbvias, como a forma deprimida e os olhos pequenos, e, portanto, estruturas que são definidas como padrões no grupo, evidentemente sofrem variações importantes, que refletem seus aspectos ecológicos (Alexander 1965).

Os Siluriformes provavelmente possuem uma ancestralidade que os associa ao hábito bentônico, segundo Bruton (1996), e a extrema depressão da cabeça pode ser entendida como derivada (Alexander 1965). Algumas Famílias desta Ordem possuem representantes com ossos da cabeça fundidos ou fortemente suturados, como em Doradidae e Clariidae, enquanto em *Vandellia*, a estrutura craniana é menos ossificada, condição relacionada ao hábito parasítico de uso dos interstícios branquiais de peixes maiores (Bruton 1996).

A vantagem seletiva da caixa craniana é incerta, mas pode ser relacionada ao modo ancestral de alimentação por escavação ou para a proteção de predadores aéreos em águas rasas (Power 1984, Bruton 1996). Segundo Douglas & Mathews (1992), as análises ecomorfológicas valorizam as relações morfológicamente análogas, em espécies não aparentadas, indicando as preferências por análises evolutivas de convergência, embora neste estudo seja priorizada a percepção das divergências em Siluriformes, buscando revisar os eventos evolutivos e adaptativos relacionados às características morfofuncionais e aos usos diferenciados de estruturas basicamente análogas.

As estruturas relacionadas à predação encontradas na cabeça são a boca, os olhos e os barbilhões. A própria forma da cabeça já pode ser um indício de diferentes papéis biológicos em Siluriformes. A forma deprimida é apontada como um fator adaptativo ao hábito bentônico, embora o papel biológico desta forma constitua um real empecilho à abordagem do predador, da mesma maneira que implica em elevada capacitação do comportamento de emboscada, para o predador que possui esta forma (Lowe-McConnell 1999). O achatamento dorso-ventral da cabeça pode ser usado para forragear o fundo ou desarraigar plantas, bem como também pode ser usada como um hidrofólio (Bruton 1996).

Mecanismos para evitar a predação incluem uma variedade de adaptações que podem funcionar como impedimento ao predador, reduzindo a probabilidade

de ataque e reduzindo o risco de mortalidade em um ataque (Alcock 2009).

BOCA

Os Siluriformes, assim como os demais peixes, possuem predominantemente um modo de alimentação por sucção ou tragamento, que é realizado pelo aumento do volume buco-faríngeo e da boca (Bruton 1996). A condição de boca larga, que envolve extrema depressão da cabeça, provavelmente é recente na história evolutiva deste grupo, porém, mesmo para bagres piscívoros de grande porte, os dentes normalmente são reduzidos e o pré-maxilar e a banda de dentes do dentário são estreitos (Alexander 1965).

Com a ausência de grandes incisivos, os dentes são normalmente pequenos e viliformes, presentes em faixas no pré-maxilar, vômer, mandíbula e ossos faríngeos da mandíbula. Embora alguns Siluriformes se caracterizem como piscívoros pelágicos, como *Schilbe*, não possuem incisivos desenvolvidos (Bruton 1996), fazendo com que os dentes viliformes sejam utilizados prioritariamente para reter a presa firmemente na boca, durante o tempo necessário para comê-la ou dilacerá-la.

As espécies pertencentes aos gêneros *Diplomystes*, *Arius*, *Pimelodus*, *Pseudodoras*, possuem cabeças tão largas quanto altas, e bocas relativamente pequenas, enquanto muitos outros como *Ictalurus*, *Bagrus*, *Pseudopimelodus* e *Trachycorystes*, têm cabeças que são muito mais largas do que altas, e correspondentemente bocas mais largas (Alexander 1965). Estas características morfológicas são relacionadas a aspectos ecológicos importantes, como o hábito alimentar e a dieta decorrente desta condição divergente da forma. As larguras da boca e da cabeça são apontadas por Gatz Jr. (1979), Breda *et al.* (2005), Oliveira (2005) e Pagotto (2008) como indicadores do hábito alimentar e do tamanho do recurso alimentar.

A característica da boca larga, que envolve depressão extrema do corpo e principalmente da cabeça, que evoluiu de maneira independente em diversas famílias, pode ser percebida na comparação dos padrões ecomorfológicos quanto à largura da boca encontrada entre os gêneros *Pseudopimelodus* e *Pimelodus* (Pimelodidae), assim como em *Pterodoras* e *Trachydoras* (Doradidae), conforme pode ser visualizado na Figura 3.

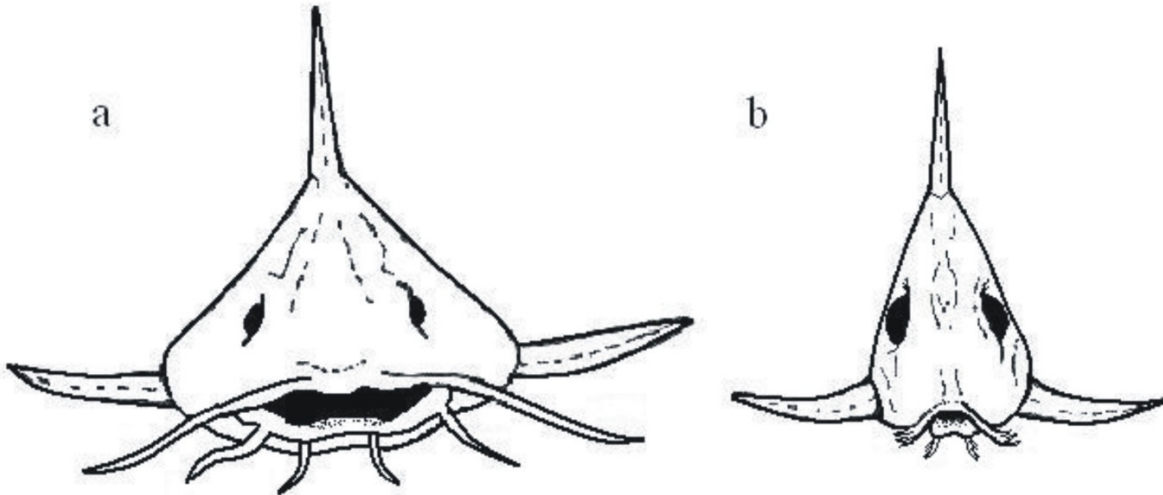


Figura 3. Relação entre a largura da boca e a depressão da cabeça em Siluriformes. a) *Pterodoras granulatus*.
b) *Trachydoras paraguayensis*.

Figure 3. Relation between the width of the mouth and the head depression in Siluriformes. a) *Pterodoras granulatus*. b) *Trachydoras paraguayensis*

Provavelmente, o aumento da largura da boca é uma adaptação para a ingestão de itens grandes, pois pelo menos alguns Siluriformes com bocas largas se alimentam, em grande parte, de peixes (Alexander 1965). Ecomorfológicamente, a largura relativa da boca está relacionada a peixes que se utilizam de presas relativamente maiores (Gatz Jr. 1979), embora bocas relativamente mais largas também possam caracterizar espécies de hábitos alimentares omnívoros (Pagotto 2008). O que confirma a indicação de Hahn *et al.* (1992) da alimentação eurífaga com tendência a herbivoria da espécie *P. granulatus*, ilustrada no item a da Figura 3.

Logo, espécies que apresentam bocas pequenas, como em *T. paraguayensis*, ilustrada no item b da Figura 3, parecem estar adaptadas especialmente a comer alimentos pequenos, condizendo com as indicações de predominância na dieta de itens alimentares da fauna bentônica (Hahn *et al.* 1991, Fugi *et al.* 2001). A boca pequena se assemelha às de representantes de Callichthyidae, com a pré-maxila e a maxila pequenas. A maxila situa-se na altura da linha média, e é encaixada ao longo do comprimento do lábio superior, onde o lábio inferior se projeta ventralmente, como o lábio inferior de *Corydoras*, quando a maxila é afastada (Alexander 1965).

Na maioria dos Siluriformes, a maxila é reduzida a uma pequena articulação que dá suporte ao barbilhão maxilar, e esta redução significa que os indivíduos deste grupo não podem protrair suas bocas, diferentemente de muitos outros peixes (Bruton 1996). Todos

os aspectos morfológicos apresentados indicam que a forma da boca está relacionada à função de alimentação e ao papel biológico do forrageamento, a partir do caráter morfológico apontado por Gatz Jr. (1979, 1981), no qual o posicionamento da boca relaciona-se ao hábito de alimentação, o que também é apontado por Fugi *et al.* (1996, 2001) para espécies Neotropicais que se alimentam no fundo.

A boca em Siluriformes apresenta uma função primordialmente relacionada à predação, embora em Loricariidae, espécies detritívoras com boca ventral em forma de ventosa (Fugi & Hahn 1991), esta possa apresentar um caráter secundário na antipredação, através da manutenção destes organismos aderidos ao substrato, em determinada profundidade, reduzindo o efeito da predação (Power 1984).

As implicações do achatamento do corpo sobre a forma da boca e suas relações com o meio físico indicam que os fatores morfológicos atuam em conjunto no direcionamento da ecologia trófica de Siluriformes. Confirmando a indicação de que a plasticidade trófica pode ser influenciada, tanto pelas condições ambientais, quanto pela biologia de cada espécie (Abelha *et al.* 2001).

OLHOS

Durante a noite, com a luz escassa em áreas profundas, frequentemente há condições de escuridão total. Tal condição propiciou que alguns peixes predadores se especializassem nestes nichos de baixa

luminosidade, onde os peixes presa são menos evasivos e a competição é limitada, influenciada pela ineficácia dos predadores visuais (Pohlmann *et al.* 2001).

Os olhos em Siluriformes são comumente pequenos, embora possam ser maiores em algumas espécies, como em Siluridae e Schilbidae, que apresentam tendência a hábitos pelágicos (Alexander 1965, Burgess 1989), assim como na espécie pelágica neotropical *H. edentatus*, que

apresenta olhos grandes posicionados lateralmente (Freire & Agostinho 2001). Segundo Gerking (1994), os olhos, mesmo sendo pequenos, apresentam funcionalidade, exceção a espécies cavernícolas que possuem olhos vestigiais ou não funcionais. Os olhos pequenos são apontados como condição adaptativa, estando relacionados à depressão da cabeça e a presença de musculatura mandibular ampliada (Alexander 1965), como pode ser observado na Figura 4.

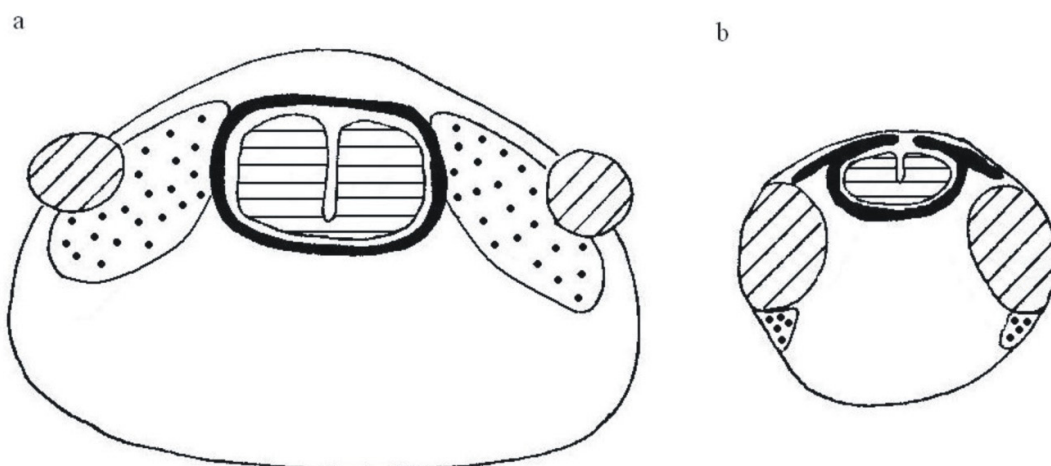


Figura 4. Corte transverso da cabeça na porção média do olho dos Siluriformes. a) *Malapterurus*. b) *Kryptopterus*. Olhos (linhas transversas), crânio (preto), músculo mandibular (pontoado), cérebro (linhas horizontais). Outras estruturas foram omitidas. Figura modificada de Alexander (1965).

Figure 4. Transverse sections through the middle of the eyes of Siluriformes. a) *Malapterurus*. b) *Kryptopterus*. Eyes (transverse lines), skull (black), muscle mandibular (stippled), brain (horizontal lines). Other structures are omitted. Figure modified from Alexander (1965).

Consequentemente, a condição de depressão da cabeça e olhos pequenos corresponde à indicação ecomorfológica esperada para a posição dos olhos, conferindo a espécies deprimidas, como *Malapterurus*, ilustrado no item a da Figura 4, a condição bentônica, com olhos localizados dorsalmente, enquanto em *Kryptopterus*, ilustrado no item b da Figura 4, os olhos são maiores e laterais. Confirmando a indicação ecomorfológica de uma possível condição neotônica (Gatz Jr. 1979). Olhos lateralizados também são encontrados na espécie neotropical *Auchenipterus nuchalis*, confirmam tal característica morfológica com tendência a hábitos pelágicos de superfície, menos associados ao substrato (Freire & Agostinho 2001).

Ecomorfológicamente, a área relativa do olho está associada à acuidade visual e a detecção de alimento na coluna d'água, na medida em que espécies que habitam áreas mais profundas apresentam olhos menores (Gatz Jr. 1979). Embora espécies como *T. paraguayensis*, se alimentam no substrato

durante o período noturno, mesmo possuindo olhos relativamente grandes (Fugi *et al.* 1996).

Desta forma, a orientação na busca por alimentos entre os Siluriformes ocorre preferencialmente através de estruturas sensoriais, reduzindo o potencial papel biológico dos olhos na predação e na antipredação (Burgess 1989), embora nas espécies com hábitos pelágicos, os olhos apresentam uma funcionalidade nos processos predatórios na busca por alimento.

BARBILHÕES E ÓRGÃOS SENSORIAIS

Entre os Siluriformes, a orientação na busca por alimentos ocorre por meio das estruturas sensoriais, como as lamelas olfatórias e botões gustativos, que ocorrem em maior número em relação ao aumento do tamanho do corpo destes indivíduos (Alexander 1965), e em relação ao número de barbilhões (Burgess 1989). O sentido olfatório é centralizado, enquanto o sentido gustatório é bastante difuso, sendo encontrado nos barbilhões, lábios, mandíbulas, superfície da cabeça,

superfície das nadadeiras pares e do corpo (Gerking 1994).

Siluriformes constituem bons modelos para investigar interações não visuais em peixes, pois seus olhos desempenham reduzida funcionalidade em comparação a outros sentidos. Em experimentos utilizando *Silurus glanis*, os resultados indicaram que este predador percebe e segue o rastro da presa antes de atacar, mesmo na ausência de luz (Pohlmann *et al.* 2001). A relação encontrada entre as papilas gustativas, barbilhões e a detecção do alimento neste grupo remonta há quase um século dos primeiros estudos de Parker (1910, 1912) citados por Gerking (1994), nos quais ficou evidente o aspecto funcional das papilas gustativas e dos barbilhões nos processos de busca e percepção do alimento.

Muitos Siluriformes, por apresentarem hábitos noturnos, possuem órgãos não visuais bem desenvolvidos, especialmente os sentidos táteis, através dos barbilhões e órgãos táteis na boca e na pele. Nos estudos de ecomorfologia, o número de barbilhões está relacionado a hábitos alimentares bentônicos, de orientação na busca por pequenas presas, além de indicar uma relação direta destes com a alimentação não visual (Gatz Jr. 1979, 1981). Os barbilhões são essenciais para a detecção do alimento para Siluriformes cegos de caverna, como *Clarias cavernicola*, além de serem altamente especializados em Pimelodidae, Doradidae e Amphiliidae (Bruton 1996).

Segundo Alexander (1965), os barbilhões curtos são utilizados por peixes que se alimentam de pequenos itens no substrato, sendo os barbilhões mentonianos os mais especializados neste tipo de forrageamento, inclusive podendo ter uma estrutura franjada altamente sensível em certas espécies de Doradidae, como *T. paraguayensis*, e Mochokidae. Os barbilhões longos, por sua vez, são muitas vezes relacionados a um papel secundário de evitação de obstáculos e percepção espacial, sendo relacionados aos Siluriformes que habitam o fundo (Freire & Agostinho 2001). As estruturas sensoriais desempenham um papel predominante na predação em Siluriformes, contudo, contribuem também nos aspectos antipredatórios, na percepção e evitação de predadores.

Os Siluriformes também desenvolveram senso de percepção auditiva, percebendo e respondendo

a vibração e a eletrorrecepção, devido à presença dos ossículos weberianos, que acoplam a bexiga natatória ao ouvido interno (Lowe-McConnell 1999). Esta estrutura de percepção auditiva possivelmente realiza um importante papel na detecção do predador, bem como de possíveis presas, embora alguns autores relacionem esta capacidade perceptiva ao comportamento agonístico e a comunicação social (Fine *et al.* 1997).

A capacidade de percepção auditiva implica em uma vantagem adaptativa, tal aspecto fica evidente pela capacidade de produzir sons, encontrada em alguns Siluriformes, o que segundo Kaatz & Lobel (2001) pode ser relacionado a uma função aposemática. Neste grupo, a capacidade defensiva relacionada à produção de sons é debatida a mais de um século, quando Sørensen (1894) teorizou que a produção de sons estava tanto relacionada a uma função de aviso aos predadores, quanto à existência dos espinhos envolvidos na produção destes sons. Entretanto, em recentes experimentos, Boshier *et al.* (2006) refutou esta função de alarme, indicando somente uma possível função secundária de distração do predador após a captura da presa, aumentando as chances de sobrevivência, configurando um dos mecanismos secundários de defesa.

As implicações ecomorfológicas dos sistemas sensoriais em Siluriformes são fundamentais para o melhor entendimento da capacidade adaptativa destes organismos aos ambientes nos quais são encontrados, indicando uma funcionalidade, tanto para os processos predatórios quanto para os mecanismos antipredatórios.

TRONCO

Os Siluriformes têm, provavelmente, a maior diversidade de tamanhos dentro de qualquer ordem de peixes ósseos. Os Siluriformes neotropicais como *Scoloplax* (>14mm) estão entre os menores, e entre os maiores estão os bagres *S. glanis* (>5m e 330kg), *Pangasianodon gigas* do Rio de Mekong (3m e 300kg) e outras espécies que excedem 2m, como o *Heterobranchus longifilis* da África, bem como as espécies neotropicais *Sorubimichthys planiceps* (Bruton 1996) e *Brachyplatystoma filamentosum* (Barthem & Goulding 1997).

As variadas formas apresentadas pelo grupo refletem a amplitude de ambientes e de interações ecológicas, pelas quais estes organismos foram expostos em sua história evolutiva (Bruton 1996). Alexander (1965) indica possíveis formas do corpo de Siluriformes, seguindo os padrões usuais de espécies

deprimidas dorso-ventralmente, sub-cilíndricas e finalmente, algumas espécies comprimidas lateralmente; tais padrões estão fortemente relacionados a aspectos ecológicos constituídos por adaptações ao meio dulcícola (Menni 2004), cujos padrões podem ser visualizados na Figura 5.

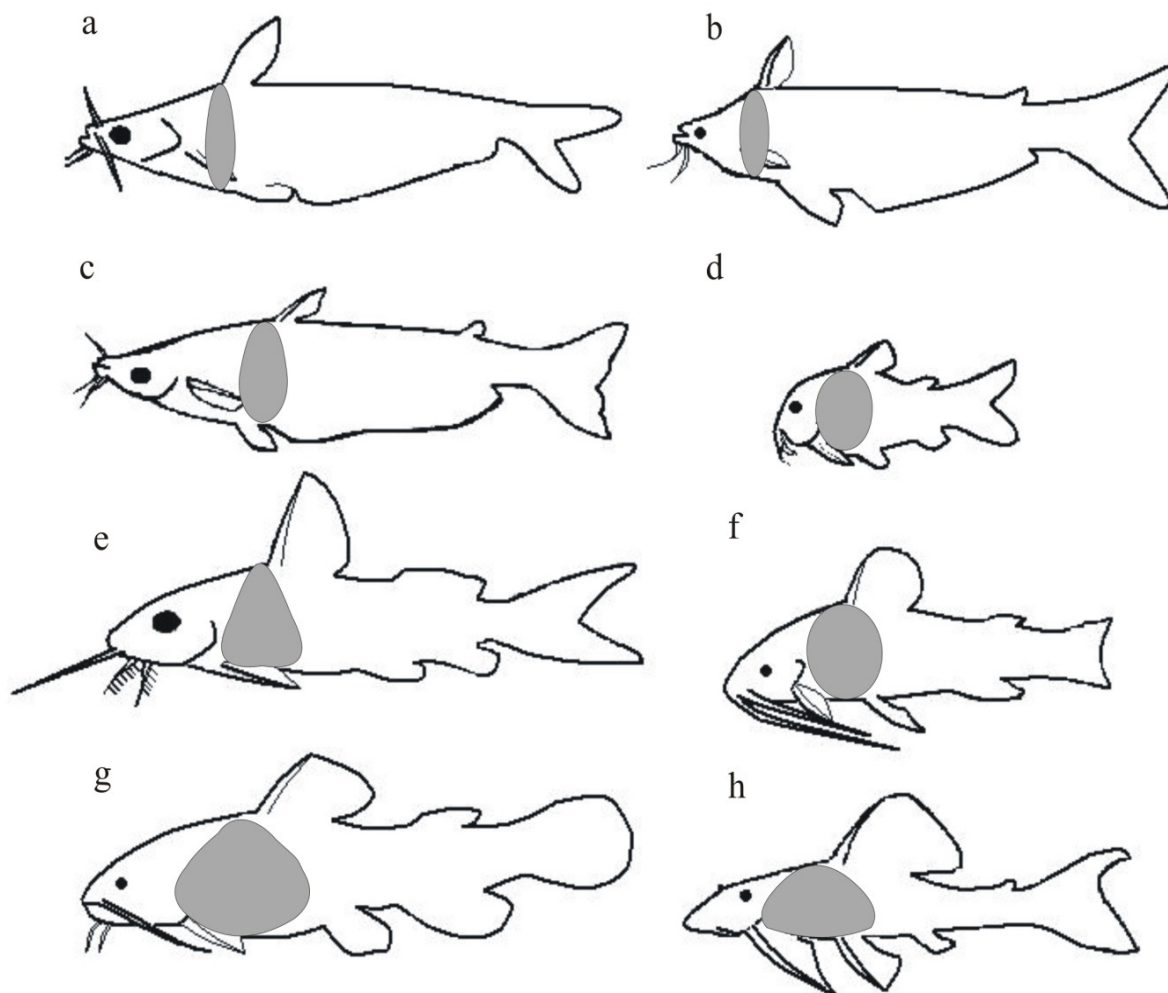


Figura 5. Esquema da forma do corpo de alguns Siluriformes, com sobreposição na seção transversa, na porção central do corpo. a) *Schilbe*. b) *Auchenipterus*. c) *Hypophthalmus*. d) *Corydoras*. e) *Synodontis*. f) *Hoplosternum*. g) *Pseudopimelodus*. h) *Plecostomus*. Figura modificada de Alexander (1965).

Figure 5. Sketches of the body of some Siluriformes, a transverse section is superimposed on each outline in the central portion of the body. a) *Schilbe*. b) *Auchenipterus*. c) *Hypophthalmus*. d) *Corydoras*. e) *Synodontis*. f) *Hoplosternum*. g) *Pseudopimelodus*. h) *Plecostomus*. Figure modified from Alexander (1965).

A forma do tronco representada pelos itens a, b e c da Figura 5 corresponde a uma forma de tronco que difere marcadamente da imagem usual relacionada aos Siluriformes. Tal condição de tronco fortemente comprimido, com a presença de uma nadadeira anal bastante longa, condiciona de forma convergente gêneros neotropicais, como em *Auchenipterus* e *Hypophthalmus*, e diversas espécies africanas e asiáticas, como em *Schilbidae* e *Siluridae* (Alexander 1965), condicionando, naquelas com esta

característica, aspectos de predação em camadas superiores da coluna d' água (Freire & Agostinho 2001).

As demais formas de tronco observadas em Siluriformes seguem padrões de corpos sub-cilíndricos, até extremos de formas mais deprimidas, que correspondem à característica estereotipada deste grupo (Alexander 1965), corpos com maior nível de depressão dorso-ventral são fortemente relacionados à habitats bentônicos (Breda *et al.* 2005), conferindo

aos organismos com tais características, aspectos relacionados a predação e forrageamento tipicamente de fundo (Freire & Agostinho 2001), assim como podem apresentar um caráter antipredatório críptico (Keenleyside 1979).

A forma está relacionada às adaptações evolutivas e pressões ambientais (Breda *et al.* 2005). Como a predação tem papel preponderante na relação fenótipo-ambiente, as variações encontradas na forma do corpo de Siluriformes podem demonstrar como estas espécies evoluíram sob diferentes condições ecológicas, pois as comparações entre elas podem ajudar no entendimento de como as diferenças na ecologia alimentar ou pressão de predação influenciam seus modos de vida (Krebs & Davies 1996).

Outro aspecto relevante na forma do tronco de Siluriformes corresponde à ausência de escamas (Burgess 1989), característica que facilita a sinuosidade, o tecido ou pele sem escamas e coberto por muco pode ser usado para a respiração cutânea completar da respiração aquática, e pode ser utilizado como defesa em muitas espécies, embora numerosas espécies de Siluriformes sul-americanos, como Callichthyidae e Loricariidae, possuem armaduras e placas cobrindo seus corpos (Bruton 1996).

Uma característica comum à maioria dos Siluriformes, mesmo para espécies pelágicas, é que estas quase sempre são crípticas quanto à forma e coloração, sendo raro apresentar caracteres conspícuos, o que reduz a visibilidade no ambiente, um caráter que pode ser avaliado como predatório e antipredatório.

PLACAS DÉRMICAS

Diversos Siluriformes apresentam um revestimento dérmico ou ósseo que pode cobrir partes ou todo o corpo (Bruton 1996). Estas estruturas referidas como blindagens ou armaduras constituem um interessante atributo morfológico para os grupos que as possuem. Segundo Lowe-McConnell (1999), esta característica é convergente em Loricariidae sul-americanos, alguns gêneros de Amphiliidae na África e *Sisor rhabdophorus* na Índia, mostrando íntima relação destas estruturas com ambientes de elevado fluxo de água, indicando uma funcionalidade mais ligada aos aspectos de proteção contra o atrito das rochas, a manutenção destes organismos aderidos ao substrato rochoso, dessecação e proteção contra predadores.

Na região neotropical, os Loricariidae, Callichthyidae e Doradidae possuem estas estruturas em diferentes configurações. Nos Loricariidae e Callichthyidae estas placas cobrem praticamente todo corpo, embora, em Loricariidae possam ser reduzidas ou ausentes na porção ventral (Burgess 1989). Em Doradidae as placas dermais possuem acúleos que se estendem por toda lateral do corpo (Lowe-McConnell 1999). A capacidade defensiva decorrente destas estruturas é evidente, entretanto, ocasiona a perda na agilidade e velocidade natatória (Burgess 1989).

Um aspecto importante relacionado à presença destas estruturas é a capacidade decorrente de proteção contra a dessecação, quando os ambientes tornam-se secos, indicando que em Callichthyidae estas estruturas possam auxiliar em pequenos deslocamentos terrestres em superfícies úmidas (Lowe-McConnell 1999). Em Loricariidae estes escudos ósseos estão adaptados fortemente à vida bentônica, demonstrando seu potencial antipredatório por auxiliá-los a permanecer aderidos ao substrato, onde o próprio peso destas estruturas condiciona a permanência destes peixes achatados dorso-ventralmente e aderidos ao substrato.

O controle e a capacidade de manter-se aderido ao substrato, em diferentes níveis de profundidade, é um mecanismo antipredatório fundamental, pois diversos predadores de peixes possuem estratos de alimentação de profundidade específica, como as aves que predam peixes preferencialmente em porções superficiais da água, enquanto os peixes piscívoros podem caçar nas áreas mais profundas (Power 1984).

As espécies que apresentam menos placas possuem uma forma corpórea menos relacionada aos ambientes de fundo, condicionando estes peixes a capacidade natatória ativa e ao hábito alimentar omnívoro ou invertívoro, enquanto as espécies que possuem corpos mais fortemente blindados se caracterizam como formas bentônicas, pouco ativas e principalmente iliófagas (Menni 2004). Estas implicações morfológicas e ecológicas indicam que estas estruturas atuam, necessariamente, como mecanismos exclusivamente defensivos, sem influência em atividades de predação.

NADADEIRAS

A grande diversidade morfológica das nadadeiras permitiu aos Siluriformes deixar o hábitat ancestral

bentônico para colonizar ambientes pelágicos e epipelágicos, bem como adotar hábitos alimentares altamente variados (Bruton 1996). As nadadeiras peitoral e dorsal de alguns Siluriformes possuem espinhos rígidos e pungentes, sendo utilizadas na defesa contra a predação (Lowe-McConnell 1999), constituindo uma característica comum a diversas espécies, assim como a existência da nadadeira adiposa, a qual está presente em 22 das 33 famílias, reconhecidas por Nelson (1994).

As nadadeiras são relacionadas aos movimentos de propulsão e orientação dos deslocamentos. As pares propiciam ajustes suaves aos movimentos, enquanto que as demais promovem o impulso natatório (Breda *et al.* 2005). Desta forma, nos processos predatórios, estas estruturas atuam em aspectos de posicionamento do corpo em determinado nível de profundidade, como no caso da nadadeira anal, que é longa e estabiliza o movimento em *Auchenipterus osteomystax* e *H. edentatus* (Breda *et al.* 2005), caracterizando em ambas as espécies um condicionante morfológico aos hábitos pelágicos (Freire & Agostinho 2001).

As espécies de Siluridae nadam usando ondulação ao longo de sua nadadeira anal (Bruton 1996). Para Schilbidae e Siluridae, Alexander (1965) relaciona a caudal heterocerca e anal alongada como condição de nado horizontal e suspensão deste organismo em camadas superficiais, o que também pode ser observado em *Parauchenipterus galeatus*, onde os lobos inferior e superior desta nadadeira possuem assimetria considerável, propiciando movimentos ascendentes e descendentes da parte posterior do corpo (Breda *et al.* 2005). O desenvolvimento de nadadeiras anais é importante nos deslocamentos para predação e na fuga de predadores, em ambientes de lagoas (Oliveira 2005).

Os Loricariidae possuem grandes dorsais que são utilizadas como quilhas, importantes na orientação de movimentos, além de pélvicas, peitorais e caudais mais desenvolvidas, relacionadas à necessidade de sustentação e equilíbrio no substrato, propiciando a exploração mais eficiente de sua alimentação bentônica (Oliveira 2005).

Grandes proporções do pedúnculo caudal, associados às nadadeiras, propiciam rápidos deslocamentos a curtas distâncias em ambientes lóticos e semi-lóticos (Oliveira 2005, Pagotto 2008). Tal aspecto contribui para que as espécies detritívoras

se desloquem em ambientes de rápido fluxo d' água, transmitindo um caráter antipredatório, que em espécies invertívoras condiciona o aspecto de forrageamento. A propulsão em rápidos deslocamentos é fundamental para entender a dinâmica de interações de predador-presa, considerando que muitos peixes a empregam para escapar de predadores e capturar presas, caracterizando a propulsão por movimento imediato como fator evolutivo (Blake 2004).

Saber os limites para o desempenho natatório em botes rápidos é importante para entender os possíveis resultados de determinadas interações de predador-presa em piscívoros, do ponto de vista da finalidade funcional, em análises das interações de predação (Blake 2004). Siluriformes que se deslocam lentamente encontram vantagens na perseguição de presas em ambientes altamente estruturados, enquanto espécies que predam em meia água necessitam utilizar de deslocamentos rápidos em ataques de emboscada (Barbarino Duque & Winemiller 2003).

Este mesmo deslocamento de movimento imediato está fortemente relacionado à sobrevivência e a evolução da presa, influenciada por pressão de predação. Peixes que não executam o movimento imediato de fuga dependem de outros mecanismos de defesa para evitar predadores (ex. armaduras, espinhos, camuflagens), e necessitam de mecanismos de captura altamente especializados (Blake 2004).

ESPINHOS

Os espinhos podem ser definidos como eficientes armas físicas e químicas, utilizadas como defesa contra o ataque dos predadores, sendo consideradas como eficazes mecanismos de antipredação, quando induzem o predador a parar ou nem mesmo iniciar o ataque (Keenleyside 1979). Em Siluriformes, estas estruturas são semelhantes ao primeiro raio da nadadeira peitoral de outros peixes teleósteos e possuem uma articulação plesiomórfica com a cintura escapular (Fine *et al.* 1997).

Espinhas em peixes podem ser utilizadas para intimidar, aumentar seu tamanho efetivo, evitar a predação (Endler 1986, Fine & Ladich 2003) e para a defesa (Geerlink 1989). Caracterizam um problema comum para predadores piscívoros, mas para estas estruturas serem consideradas uma defesa realmente efetiva, não podem ser comprimidas

facilmente (Alexander 1965). Assim sendo, sistemas de travamento destas condicionam a funcionalidade defensiva esperada em atividades de captura e manipulação da presa, mantendo os espinhos em posição ereta (Andrasso & Barron 1995, Boshier *et al.* 2006), o que os caracteriza como a própria definição de mecanismos antipredatórios secundários.

Os Siluriformes possuem o raio da peitoral fundido desde a base, fazendo com que o espinho esteja em contato direto com a escápula. Tal fato indica que, unicamente neste grupo, a margem da articulação central esteja encaixada por três processos adicionais desta articulação, com elementos do cleitro, da escápula-coracóide e da cintura escapular, limitando os movimentos do espinho peitoral a um plano essencialmente horizontal (Fine *et al.* 1997). Entretanto, esta característica resulta em implicações ecomorfológicas importantes quanto às limitações do papel ecológico e funcional, devido à perda evidente da capacidade natatória.

Forbes (1989) em sua hipótese de presa perigosa enfatiza um comportamento seletivo dos predadores em evitar presas com estruturas defensivas, preferindo presas mais acessíveis, além disso, controlar o comportamento da presa durante o tempo de manipulação diminui os riscos ao predador, pois presas mais perigosas devem ser manipuladas mais cuidadosamente. Como tais presas requerem maior tempo de manipulação por parte dos predadores, estes deveriam buscar capturar presas perigosas menos frequentemente, conforme as predições do modelo de presa (Stephens & Krebs 1986).

Um peixe come e está em perigo de ser comido a todo o momento. O tamanho do peixe é o fator principal que determina o que este pode comer ou o que pode comê-lo, assim como os riscos de mortalidade por predação mudam conforme o peixe cresce e aumenta de tamanho (Wootton 1992).

A maioria dos Siluriformes tem espinhos peitorais e dorsais com, aproximadamente, o mesmo comprimento. O tamanho dos espinhos pode ser determinado ao somar o comprimento dos espinhos peitorais e dorsal, resultando na porcentagem destes em relação ao comprimento padrão do corpo. Sendo assim, *Amblydoras* tem espinhos muito longos, totalizando aproximadamente 80% do comprimento padrão, e *Arius*, *Pimelodus* e *Synodontes victorae* também têm espinhos bastante longos, com

aproximadamente 56 a 61% do comprimento padrão, enquanto em *Diplomystes*, *Rhamdella* e *Schilbe*, os espinhos somam entre 36 a 40% do comprimento padrão (Alexander 1965). O crescimento dos espinhos parece ser negativamente heterogônico, indicando uma possível relação alométrica que potencializa o caráter defensivo dos espinhos em indivíduos jovens, que são mais suscetíveis aos predadores.

A presença dos espinhos pungentes em espécies de *Mochokidae* é apontada como fator determinante do sucesso de colonização destas espécies em diversos ambientes africanos, caracterizando seu potencial aspecto defensivo (Lowe-McConnell 1999). Ausência de espinhos reduz substancialmente os mecanismos antipredatórios, entretanto, para *Malapterurus*, que é o único Siluriforme e também o único membro de sua família a possuir órgão elétrico, tal estrutura trouxe implicações morfológicas, pois o órgão parece ter assumido função defensiva que os espinhos têm em outros peixes deste grupo, considerando que seus espinhos foram perdidos e a nadadeira dorsal é bastante rudimentar (Alexander 1965), indicando caráter divergente para os mecanismos antipredatórios nestas espécies.

A restrição ocasionada pelo aumento do tamanho da presa e pela limitada abertura bucal e capacidade de engolir de alguns predadores, torna essencial a capacidade para manipular presas e superar espinhos. Tal situação indica que os predadores encurtam o tempo de manipulação da presa e reduzem a eficiência de aquisição de recurso alimentar, quando estão sujeitos a riscos na predação (Sih 1980, Valone & Lima 1987).

A capacidade funcional dos espinhos é apontada como uma forma de impedimento da manipulação, bem como num aspecto que dificulta a ingestão da presa, embora estes mecanismos não impeçam a captura, atuando no aumento da chance de sobrevivência pós-captura em situações de encontro predador-presa (Boshier *et al.* 2006). Tais colocações indicam uma interessante função defensiva dos espinhos peitorais e dorsais em Siluriformes, relacionando tais estruturas exclusivamente aos aspectos antipredatórios secundários.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O conhecimento das diversas configurações morfológicas em relação aos mecanismos

antipredatórios ou em relação aos processos predatórios em Siluriformes representa uma importante abordagem teórica, necessária para uma fundamentação mais específica em um grupo taxonômico que compartilha um primórdio evolutivo comum.

Partindo da premissa de que a predação desempenha um papel fundamentalmente seletivo e determinante da conformação morfológica dos organismos, e sabendo que as interações biológicas possuem a predação como um mecanismo comum a todos os organismos, pois basta fazer parte do meio biológico para interagir neste processo, fica evidente a importância de uma abordagem ecomorfológica que possa englobar tais aspectos ecológicos fundamentais.

A funcionalidade de determinada estrutura morfológica está relacionada ao comportamento e operação a qual desempenha. Embora uma mesma estrutura tenha função determinada, os papéis ecológicos se diferenciam por influência das relações ecológicas, consistindo em presa ou predador, todos em algum momento ou situação passaram por este crivo seletivo. Determinar o quanto os papéis ecológicos se diferenciam resulta em um condicionante do entendimento dos altos níveis de oportunismo e adaptabilidade das espécies de Siluriformes.

A abordagem morfo-funcional utilizada buscou gerar informações complementares, que podem auxiliar nas discussões e futuros trabalhos que envolvam uma integrada relação de forma e aspectos ecológicos, possibilitando um aumento de variáveis morfológicas relacionadas a determinados processos ecológicos e comportamentais, diferenciando e relacionando tais características morfológicas de maneira indistinta e específica, para esta ordem taxonômica.

AGRADECIMENTOS: Aos Professores Horácio Ferreira Júlio Júnior e Norma Segatti Hahn, pelas sugestões e participação da banca de qualificação da presente revisão. Agradecemos também ao CNPq pela concessão de bolsa individual de formação de pesquisador de mestrado a Pablo Davi Kirchheim (CNPq 130256/2008-0).

REFERÊNCIAS

ABELHA, M.C.F., AGOSTINHO, A.A. & GOULART, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 23(2): 425-434.

ABRAHAMS, M. & KATTENFELD, M. 1997. The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 169-174.

ALCOCK, J. 2009. *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 606p.

ALEXANDER, R.McN. 1965. Structure and function in the catfish. *Journal of Zoology*, 148: 88-152.

ANDRASSO, G.M. & BARRON, J.N. 1995. Evidence for a trade-off between defensive morphology and startle-response performance in the brook stickleback (*Culea inconstans*). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1147-1153.

BARBARINO DUQUE, A. & WINEMILLER, K. O. 2003. Dietary segregation among large catfishes of the Apure and Arauca Rivers, Venezuela. *Journal of Fish Biology*, 63: 410-427.

BARTHEM, R. & GOULDING, M. 1997. *The catfish connection: ecology, migration, and conservation of Amazon predators*. Columbia University Press, New York, NY. 184p.

BERGSTROM, C.A. & REIMCHEN, T.E. 2003. Asymmetry in structural defenses: insight into selective predation in the wild. *Evolution*, 57(9): 2128-2138.

BIRKHEAD, W. 1972. Toxicity of stings of Ariid and Ictalurid Catfishes. *Copeia* (4): 790-807.

BLAKE, R.W. 2004. Fish functional design and swimming performance. *Journal of Fish Biology*, 65: 1193-1222.

BOCK, W.J. & VON WAHLERT, G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19(3): 269-299.

BOCK, W.J. 1999. Functional and evolutionary explanations in morphology. *Netherlands Journal of Zoology*, 49(1): 45-65.

BOSHER, B.T.; NEWTON, S.H. & FINE, M.L. 2006. The spines of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*, as an anti-predator adaptation: an experimental study. *Ethology*, 112: 188-195.

BREDA, L.; OLIVEIRA, E.F. & GOULART, E. 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 27(4): 371-381.

BRUTON, M.N. 1996. Alternative life-history strategies of catfishes. *Aquatic Living Resources*, 9: 35-41.

- BURGESS, W.E. 1989. *An Atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes*. Tropical Fish Hobbyist Publications, Neptune City, NJ. 784p.
- DELARIVA, R.L. & AGOSTINHO, A.A. 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loriciids. *Journal of Fish Biology*, 58: 832-847.
- DOUGLAS, M.E. & MATTHEWS, W.J. 1992. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, 65: 213-224.
- EATON, T.H.Jr. 1948. Form and function in the head of the channel catfish, *Ictalurus lacustris punctatus*. *Journal of Morphology*, 83: 181-194.
- EDMUNDS, M. 1974. *Defense in Animals*. Longman Group, Harlow. 357p.
- ENDLER, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 336p.
- FERRARIS, C.J.Jr. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*, 1418: 1-628.
- FINE, M.L.; FRIEL, J.P.; McELROY, D.; KING, C.B.; LOESSER, K.E. & NEWTON, S. 1997. Pectoral spine locking and sound production in the channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Copeia*, 4: 777-790.
- FINE, M.L. & LADICH, F. 2003. Sound production, spine locking and related adaptations. Pp 248-290. In: B. G. Kapoor; G. Arratia; M. Chardon e M. Diogo (eds.). *Catfishes*. Science Publishers, Enfield, NH. 487p.
- FORBES, L.S. 1989. Prey defences and predator handling behaviour: the dangerous prey hypothesis. *Oikos*, 55: 155-158.
- FREIRE, A.G. & AGOSTINHO, A.A. 2001. Ecomorfologia de oito espécies dominantes da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná, Brasil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 13(1): 1-9.
- FUJI, R. & HAHN, N.S. 1991. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies de peixes comedores de fundo do rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 51(4): 873-879.
- FUJI, R., HAHN, N.S. & AGOSTINHO, A.A. 1996. Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Paraná River. *Environmental Biology of Fishes*, 46: 297-307.
- FUJI, R., AGOSTINHO, A.A. & HAHN, N.S. 2001. Trophic morphology of Five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Revista Brasileira de Biologia*, 61(1): 27-33.
- GATZ JR., A.J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 21(2): 91-124.
- GATZ JR., A.J. 1981. Morphologically inferred niche differentiation in stream fishes. *American Midland Naturalist*, 106(1): 10-21.
- GEERLINK, P.J. 1989. Pectoral fin morphology: a simple relation with movement pattern? *Netherlands Journal of Zoology*, 39(3-4): 169-193.
- GERKING, S.D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press, San Diego, CA. 415p.
- GOSLINE, W.A. 1996. Structures associated with feeding in three broad-mouthed, benthic fish groups. *Environmental Biology of Fishes*, 47: 399-105.
- HAHN, N.S.; FUJI, R. & ANDRIAN, F.I. 1991. Espectro alimentar e atividade alimentares do armadinho, *Trachydoras paraguayensis* (Doradidae; Siluriformes) em distintos ambientes do alto rio Paraná. *Revista Unimar*, Maringá, 13 (2): 177-194.
- HAHN, N.S.; MONFREDINHO JR. A.; FUJI, R. & AGOSTINHO, A.A. 1992. Aspectos da alimentação do armado, *Pterodoras granulosus* (Ostariophysi, Doradidae) em distintos ambientes do rio Paraná. *Revista Unimar*, Maringá, 14 (Suplemento): 163-176.
- HELFMAN, G.S. 1993. Fish behavior by day, light and twilight. Pp 479-512. In: T. J. Pitcher (ed.). *Behaviour of teleost fishes*. (Second Edition). Chapman and Hall, London. 692p.
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why there are so many kind of animals? *American Naturalist*, 20: 145-159.
- KAATZ, J.M. & LOBEL, P.S. 2001. A comparison of sounds recorded from a catfish (*Orinocodoras eigenmanni*, Doradidae) in a aquarium and in the field. *The Biological Bulletin*, 201: 278-280.
- KAVALIERS, M. & CHOLERIS, E. 2001. Antipredator responses and defensive behavior: ecological and ethological approaches for the neurosciences. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 25: 577-586.

- KEENLEYSIDE, M.H. 1979. *Diversity and adaptation in fish behaviour*. Springer-Verlag, Berlin. 208p.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. 1996. *Introdução à ecologia comportamental*. Atheneu Editora, São Paulo, SP. 420p.
- LANGERHANS, B.R.; LAYMAN, C.A.; LAGERHANS, A.K. & DEWITT, T.J. 2003. Habitat-associated morphological divergence in two neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 689-698.
- LIMA, S.L. & DILL, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
- LINDSEY, C.C. 1978. Form, function, and locomotory habits in fish. Pp 1-88. In: W. S. Hoar & D. J. Randall (eds.) *Fish physiology*. Academic Press, New York, NY. 465p.
- LOWE-McCONNELL, R.H. 1999. *Ecologia de Comunidades de Peixes Tropicais*. EDUSP, São Paulo, SP. 535p.
- MAYR, E. 2005. *Biologia, ciência única: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica*. Companhia das Letras, São Paulo, SP. 266p.
- MENNI, R.C. 2004. Peces y ambientes em La Argentina continental. *Monografías Del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5(1), 316p.
- NELSON, J.S. 1994. *Fishes of the world*. (Third edition). Wiley, New York. NY. 600p.
- NORTON, S.F. 1995. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1-3): 61-78.
- OLIVEIRA, E.F. 2003. Desenvolvimento dos paradigmas na relação entre morfologia e ecologia. *Monografia de Qualificação*. Universidade Estadual de Maringá. Maringá, Paraná, Brasil. 68p.
- OLIVEIRA, E.F. 2005. Padrões ecomorfológicos da assembléia de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual de Maringá. Maringá, Paraná, Brasil. 68p.
- PAGOTTO, J.P.A. 2008. Padrões ecomorfológicos de Siluriformes (Osteichthyes) do riacho Caracu, Porto Rico, PR, Brasil: relações da morfologia com a distribuição longitudinal e ecologia trófica das espécies. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Estadual de Maringá. Maringá, Paraná, Brasil. 38p.
- PARKER, G.H. 1910. Olfactory reactions in fishes. *Journal of Experimental Zoology*. 8: 535-542.
- PARKER, G.H. 1912. The relations of smell, taste and the common chemical sense in vertebrates. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 14: 221-234.
- PERES-NETO, P.R. 1999. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riacho. Pp 209-236. In: E. P. Caramaschi; R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (eds.). *Ecologia de peixes de riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. 260p.
- POHLMANN, K.; GRASSO, F.W. & BREITHAUPT, T. 2001. Traking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(13): 7371-7374.
- POHLMANN, K.; ATEMA, J & BREITHAUPT, T. 2004. The importance of the lateral line in nocturnal predation of piscivorous catfish. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 2971-2978.
- POWER, M.E. 1984. Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance? *Ecology*, 65(2): 523-528.
- REILLY, S.M. & WAINWRIGHT, P.C. 1994. Conclusion: ecological morphology and the power of integration. Pp 339-354. In: P. C. Wainwright & S. M. Reilly (eds.). *Ecological morphology: integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago, IL. 367p.
- REIMCHEN, T.E. 1991. Trout foraging failures and the evolution of body size in stickleback. *Copeia*, (4): 1098-1104.
- REIMCHEN, T.E. 1994. Predators and morphological evolution in threespine stickleback. Pp 241-276. In: M. A. Bell e S. A. Foster. *The evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, New York, NY. 586p.
- RINCÓN, P.A. 1999. Uso de micro-habitat em peixes de riachos: métodos e perspectivas. Pp 23-90. In: E. P. Caramaschi; R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (eds.). *Ecologia de peixes de riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. 260p.
- SABINO, J. 1999. Comportamento de peixes de riacho: métodos de estudo para uma abordagem naturalística. Pp 183-208. In: E. P. Caramaschi; R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (eds.). *Ecologia de peixes de riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. 260p.

SIH, A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science*, 210: 1041-1043.

SÖRENSEN, W. 1894. Are the extrinsic muscles of the air-bladder in some Siluroidae and the "elastic spring" apparatus of others subordinate to the voluntary production of sounds? What is, according to our present knowledge, the function of the weberian ossicles? *Journal of Anatomy and Physiology*, 29(1): 109-139.

STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 247p.

STRAUSS, R.E. 1987. The importance of phylogenetic constraints in comparisons of morphological structure among fish assemblages. Pp 136-144. *In*: W. J. Mathews e D. C. Heins (eds.). *Community and evolutionary ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman, OK. 310p.

THESEN, A.; STEEN, J.B. & DØVING, K.B. 1993. Behaviour of dogs during olfactory tracking. *The Journal of Experimental Biology*, 180: 247-251.

VALONE, T.J. & LIMA, S.L. 1987. Carrying food items to cover for consumption: the behavior of then bird species feeding under the risk of predation. *Oecologia*, 71: 286-294.

WAINWRIGHT, P.C. 1996. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology*, 77(5): 1336-1343.

WEBB, P.W. 1975. Hydrodynamics and energetic of fish propulsion. *Bulletin Fisheries Research Board Canada*, 190: 1-159.

WEBB, J.K. & SHINE, R. 1992. To find an ant: trail-following in Australian blindsnakes (Typhlopidae). *Animal Behavior*, 43: 941-948.

WINEMILLER, K.O.; KELSO-WINEMILLER, L.C. & BRENKERT, A.L. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 235-261.

WOOTON, R.J. 1992. *Fish ecology*. Black Academic & Professional, Londres. 212p.

Submetido em 15/09/2009

Aceito em 14/04/2010