

CICLÍDEOS NEOTROPICAIS: ECOMORFOLOGIA TRÓFICA

Ana Lúcia Antunes Sampaio^{1, 2*} & Erivelto Goulart^{1, 3}

¹ Universidade Estadual de Maringá (UEM), Departamento de Biologia (DBI), Avenida Colombo, 5790, Jardim Universitário, Maringá, PR, Brasil. CEP: 87020-900.

² Universidade Estadual de Maringá (UEM), Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), Avenida Colombo, nº 5790, Bloco G-90, Campus Universitário, Maringá, PR, Brasil. CEP: 87020-900.

³ Universidade Estadual de Maringá (UEM), Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (NUPÉLIA), Avenida Colombo, nº 5790, Blocos G-90 e H-90, Campus Universitário, Maringá, PR, Brasil. CEP: 87020-900.

E-mails: analucia_antunes@yahoo.com.br, goulart@nupelia.uem.br

RESUMO

A ecomorfologia é o estudo das relações entre a morfologia e aspectos ecológicos consequentes das variações no uso dos recursos. Análises ecomorfológicas baseiam-se no princípio de que a interação entre ambiente, genótipo e fenótipo possibilita o desenvolvimento de caracteres comportamentais que determinam as estratégias realizadas pelos organismos e sua adaptação ao meio em que vivem. Os Ciclídeos constituem um grupo de peixes evolutivamente interessante por apresentar características morfológicas particulares, especialmente, do ponto de vista trófico. Neste estudo pretendeu-se, por meio de revisão bibliográfica, analisar as relações entre os caracteres morfológicos relacionados diretamente à alimentação (boca, dentes, rastros branquiais, estômago e intestino) e a dieta dos Ciclídeos neotropicais. Foram analisados também trabalhos que diziam respeito aos Ciclídeos africanos estabelecidos na região Neotropical, apesar do enfoque deste estudo ter sido sobre os neotropicais. Observou-se que existe estreita relação entre a morfologia das estruturas tróficas e a dieta. A partir da análise de tais estruturas foi possível realizar inferências sobre o local de alimentação na coluna d'água onde o alimento é ingerido, a maneira como isto ocorre, o tipo de alimento consumido, a forma com que ocorre a ação mecânica dos dentes sobre as partículas alimentares e o tamanho do alimento. Apesar da importância de estudos de caráter holístico, que considerem fatores que podem influenciar as relações ecomorfológicas, é possível concluir que a ecomorfologia é uma importante ferramenta que permite realizar inferências sobre o uso de recursos alimentares a partir dos aspectos morfológicos das espécies.

Palavras-chave: Peixes; dieta; morfologia trófica; categorias tróficas.

ABSTRACT

NEOTROPICAL CICHLIDS: TROPHIC ECOMORPHOLOGY. Ecomorphology is the study of the relations between morphology and ecological aspects which are consequences of the variations in use of the resources. Ecomorphological analysis are based on the principle that the interaction between the environment, genotype and phenotype makes possible the development of behavioral characters which determine the strategies of the organisms and their adaptation to the environment where they live. Cichlids constitute a group of evolutionarily interesting fishes, because they have particular morphological characteristics especially from the trophic point of view. In this study we intended, through bibliographic review, to analyze the relations between the morphological characters related directly with feeding (mouth, teeth, gill rakers, stomach and intestine) and the diet of neotropical Cichlids. We also analyzed studies about african Cichlids established in Neotropical region, in spite of the focus of this study being the neotropicals. It was observed that there is a close relation between trophic structures morphology and the diet. From the analysis of these structures we could make inferences about the feeding place in the water column where the food is ingested, the way it occurs, the type of food consumed, the way that occurs the mechanic action of the teeth on the alimentary particles and the size of the food. Despite the importance of the holistic studies, which consider factors which

can influence the ecomorphological relations, we can conclude that ecomorphology is an important tool that allows to make inferences about the use of the food resources from the morphological aspects of the species.

Keywords: Fishes; diet; trophic morphology; trophic categories.

RESUMEN

CÍCLIDOS NEOTROPICALES: ECOMORFOLOGÍA TRÓFICA. La ecomorfología es el estudio de las relaciones entre la morfología y los aspectos ecológicos los cuales son consecuencia de las variaciones en el uso de los recursos. Los análisis ecomorfológicos se basan en el principio en que la interacción entre el ambiente, genotipo y fenotipo, posibilitan el desenvolvimiento de caracteres comportamentales que determinan las estrategias realizadas por los organismos y sus adaptaciones al medio en que viven. Los Cíclidos constituyen un grupo de peces evolutivamente interesante, especialmente, desde el punto de vista trófico. Este estudio pretende por medio de una revisión bibliográfica, analizar las relaciones entre los caracteres morfológicos que tienen que ver directamente con la alimentación (boca, dientes, rastros branquiales, estómago e intestino) y la dieta de los Cíclidos neotropicales. Fueron analizados también los Cíclidos africanos establecidos en la región Neotropical, a pesar del enfoque que tiene este estudio sobre los neotropicos. Se observó que se tiene una estrecha relación entre la morfología de las estructuras tróficas y la dieta. A partir del análisis de tales estructuras fue posible realizar inferencias sobre el local de alimentación en la columna de agua donde el alimento es ingerido, la manera como esto ocurre, el tipo de alimento consumido, la forma con que ocurre la acción mecánica de los dientes sobre las partículas alimenticias y el tamaño del alimento. A pesar de la importancia de los estudios de carácter holístico, que consideran los factores que pueden influenciar las relaciones ecomorfológicas, es posible concluir que la ecomorfología es una importante herramienta que permite realizar inferencias sobre el uso de los recursos alimenticios a partir de los aspectos morfológicos de las especies.

Palabras clave: Peces; dieta; morfología trófica; categorías tróficas.

INTRODUÇÃO

Ecomorfologia é o estudo das relações existentes entre a morfologia e aspectos ecológicos consequentes das variações no uso dos recursos em indivíduos, populações, guildas e assembleias. Análises ecomorfológicas baseiam-se no princípio de que a interação entre ambiente, genótipo e fenótipo possibilita o desenvolvimiento de caracteres comportamentais que determinam as estratégias realizadas pelos organismos e sua adaptação ao meio em que vivem (Peres-Neto 1999). Estudos neste âmbito podem revelar padrões de associação entre a forma do indivíduo e o uso dos recursos e, portanto, relacionam-se com a ecologia das espécies (Motta *et al.* 1995, Wainwright & Richard 1995).

A relação entre a forma do corpo e a ecologia do indivíduo é objeto de interesse desde tempos longínquos e um dos temas que envolve estudos ecomorfológicos tem sua origem na morfologia com enfoque nas consequências das diferenças anatômicas entre indivíduos para a ecologia dos

mesmos (Wainwright & Reilly 1994). No século IV a.C., Aristóteles sugeriu a relação entre forma do corpo, hábitat e locomoção em peixes de água doce (Lindsey 1978). Porém, foi Darwin, em 1859, quem propôs que a relação entre caracteres morfológicos e fatores ambientais era decorrente de processos adaptativos, provindos da seleção natural (Darwin 1981). Nos estudos de Hora (1922) são encontradas informações a respeito das restrições ambientais, com o significado biológico dos aspectos ecomorfológicos em trabalhos que contemplaram as adaptações estruturais de peixes de riachos de montanha. Posteriormente, o termo morfologia ecológica foi sugerido por van der Klaauw (1948) referindo-se ao estudo das relações entre morfologia dos organismos e seus ambientes, no entanto, sem distinguir função e papel biológico. Quase três décadas depois, o termo ecomorfologia foi utilizado por Karr & James (1975) como sinônimo de morfologia ecológica ou ecologia morfológica. Entretanto, somente a partir dos estudos de Hutchinson (1959) iniciou-se a utilização da abordagem ecomorfológica com

caráter explicitamente ecológico, uma vez que este autor foi um dos primeiros ecólogos a sugerir que a morfologia pode expressar relações de nicho.

A ecomorfologia pode ser útil no desenvolvimento de alguns estudos ecológicos, uma vez que análises ecomorfológicas podem ser empregadas de forma ampla para avaliar certas hipóteses a respeito da forma de organização da assembleia e níveis de competição interespecífica (Ricklefs & Miles 1994). Hutchinson (1959) sugeriu que a competição entre espécies é o princípio fundamental de organização em uma assembleia e propôs que diferenças morfológicas, tais como aquelas relacionadas aos tamanhos corporais de espécies de insetos, estariam permitindo que espécies filogeneticamente próximas consumissem presas de diferentes tamanhos e assim, coexistissem, por evitar a competição interespecífica. A ecomorfologia também pode ser eficaz para descrever preferências de habitats das espécies e aspectos de comportamento de captura de presas (Teixeira & Bennemann 2007).

Dentre os estudos com abordagem ecomorfológica, alguns reportaram a relação entre morfologia e dieta das espécies de peixes (Gatz Jr. 1979, Wikramanayake 1990, Delariva & Agostinho 2001, Xie *et al.* 2001, Oliveira *et al.* 2010). Estes organismos podem ocupar todos os níveis tróficos de um ecossistema aquático, de forma a utilizar diferentes recursos alimentares, graças à grande diversificação morfológica quanto aos órgãos e estruturas relacionadas à procura, detecção, captura, ingestão e digestão do alimento (Wootton 1992, Fugi 1993, Gerking 1994). A análise de tais caracteres morfológicos, ou seja, forma e posição da boca, dentes, rastros branquiais, forma e tamanho do estômago e intestino, podem prever a dieta e a maneira com que os organismos capturam o alimento (Wootton 1992).

A região Neotropical, compreendida pela América do Sul, América Central e sul da América do Norte, apresenta alta diversidade de peixes (Lowe-McConnell 1999), porém grande parte desta diversidade é encontrada na América do Sul (Schaefer 1998). Um grupo de peixes amplamente distribuído pela região Neotropical são os Ciclídeos, que apresentam características morfológicas peculiares, com especializações tróficas que lhes

permitem viver em diversas condições ambientais (Lowe-McConnell 1991, Meyer 1993). Os membros desta família apresentam a linha lateral dividida em dois ramos, boca protrátil com várias séries de dentes no pré-maxilar e dentário (Kullander 2003). Constituem-se na segunda maior família dentre as 160 existentes entre os Perciformes e compreendem pelo menos 1300 espécies no mundo e aproximadamente 450 só na América do Sul. Os representantes dos Ciclídeos distribuem-se pela América do Sul, América do Norte, América Central, África, Israel, Síria, Irã e Índia (Kullander 1998, Chakrabarty 2004). Além da ampla distribuição pela região Neotropical, destacam-se pela ocorrência em grande diversidade de ambientes aquáticos de água doce, estando presente em riachos de todas as regiões do Brasil e podendo ser encontrados também em águas salobras (Kullander 1998, Buckup 1999). A diversidade deste táxon tem sido explicada, entre outros aspectos, pelo seu avançado cuidado com a prole e pelo versátil *design* das placas dentígeras faringeanas, usadas para trituração dos alimentos (Kullander 2003). Liem (1991) ainda destacou que do ponto de vista da morfologia funcional, as estruturas alimentares deste grupo são as mais bem conhecidas e entendidas dentre os teleosteos.

Neste contexto, realizou-se levantamento e análise das informações, a partir de estudos publicados, com o objetivo de revisar as relações entre caracteres morfológicos e a ecologia trófica de Ciclídeos, e para isto foi desenvolvido: (1) levantamento dos estudos que analisaram a forma e a utilização das estruturas morfológicas relacionadas diretamente à alimentação (boca, dentes, rastros branquiais, estômago e intestino) e que também abordaram a dieta de Ciclídeos neotropicais; (2) análise das relações ecomorfológicas existentes em Ciclídeos africanos que foram introduzidos na região Neotropical e que atualmente apresentam-se amplamente distribuídos em diversos países desta região e (3) descrição dos padrões ecomorfológicos existentes entre as espécies.

Apesar do enfoque deste estudo ter sido os Ciclídeos neotropicais, foram analisados alguns trabalhos que diziam respeito às espécies africanas presentes também na região Neotropical. Isto apresenta relevante importância, pois a introdução

de espécies promove o aumento da competição por recursos com as nativas, alteração de habitats e introdução de patógenos e parasitas (Agostinho *et al.* 2007). Sob estas condições, existe uma tendência de especialização a partir das adaptações morfológicas e o estudo destas adaptações pode contribuir para o entendimento das relações existentes entre as espécies, visando a preservação da ictiofauna nativa da região Neotropical.

MATERIAL E MÉTODOS

Neste estudo foram utilizadas, como fontes de referência, artigos científicos disponíveis nas bases de dados eletrônicas *ISI Web of Knowledge* e *Scopus*, ambas disponibilizadas pelo Portal de Periódicos da CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e *SCIELO (Scientific Electronic Library Online)*. Durante a busca, optou-se pelas palavras-chave *trophic ecomorphology, feeding ecology, trophic morphology, morphology, diet, cichlids, Cichlidae* e *Neotropical*, combinadas de diversas maneiras, de forma a ampliar os resultados da pesquisa. Para complementar a investigação utilizou-se também o acervo da BSE (Biblioteca Setorial do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) da UEM (Universidade Estadual de Maringá).

O embasamento teórico foi realizado com base nos trabalhos clássicos da literatura relacionados ao assunto, provenientes de diversas regiões zoogeográficas, enquanto que, os trabalhos utilizados para a revisão acerca da ecomorfologia trófica foram os referentes à Ciclídeos tipicamente neotropicais, bem como aqueles que tratam dos introduzidos pelo homem e que estão presentes nesta região há muito tempo.

ESTRUTURAS MORFOLÓGICAS RELACIONADAS À ECOLOGIA TRÓFICA

BOCA

A diversidade de hábitos alimentares exibidos pelos peixes é resultante do processo evolutivo, que permitiu o surgimento de adaptações estruturais para a obtenção de alimento. O desenvolvimento

da maxila e mandíbula constitui-se em uma questão muito importante na evolução dos vertebrados, especialmente os peixes. De modo geral, nestes organismos, a boca tem a função de morder e aqueles que engolem pedaços grandes de alimento apresentam lábios relativamente finos, enquanto que os que se alimentam por sucção apresentam bocas inferiores com lábios desenvolvidos (Lagler *et al.* 1977). Portanto, apesar de existir um padrão básico comum da boca para as espécies de peixes, há grande variação de um grupo para outro em suas estruturas físicas, implicando no amplo repertório alimentar de muitos organismos (Gerking 1994). Segundo Hyatt (1979), a forma e a posição da boca têm o potencial de influenciar na quantidade e qualidade da presa que pode ser ingerida.

De acordo com Bond (1979), a boca pode ser inferior, subterminal, terminal ou superior. Em *Crenicichla britskii*, endêmica da bacia do alto rio Paraná, a boca apresenta-se na posição terminal (Agostinho *et al.* 2004, Graça & Pavanelli 2007) e a espécie é classificada como insetívora generalista, consumindo principalmente insetos em estágios imaturos que fazem parte do material autóctone do ambiente (Gibran *et al.* 2001). Resultados similares foram encontrados por Casatti (2002) que estudou a alimentação de peixes em um riacho no sudeste do Brasil e verificou que *C. britskii* ingere principalmente itens autóctones, como larvas aquáticas de Diptera e Trichoptera. Neste estudo foi observado também que a espécie ocupa habitats à meia-água e entre raízes submersas da vegetação marginal. Kullander (1986) apontou como uma das principais características dos representantes de *Crenicichla*, conhecidos vulgarmente como joaninhas e jacundás, a presença de longas maxilas, sendo a mandíbula geralmente projetada. Estas características morfológicas evidenciam que indivíduos deste gênero possuem habilidades que permitem a captura de suas presas na coluna d'água, já que a boca, além das características já citadas, é do tipo terminal e ligeiramente voltada para cima (Figura 1). De acordo com Wootton (1992), peixes que se alimentam na superfície ou no meio da coluna d'água, frequentemente, têm a boca dorso-terminal ou terminal, tal como ocorre em *Crenicichla*.



Figura 1. Espécime de *Crenicichla britskii*. Notar a boca terminal e as maxilas longas, com a mandíbula maior que a maxila.
Figure 1. *Crenicichla britskii* specimen. Notice the terminal mouth and long jaws, with mandible bigger than the maxilla.

Oreochromis niloticus, popularmente conhecida como tilápia-do-nylo, foi trazida para o Brasil após 1950 (Agostinho *et al.* 2007) e se distribui amplamente pela América do Sul, abrangendo desde a região central do Brasil até a região central da Argentina, e a partir das encostas do leste dos Andes até o Oceano Atlântico, bem como partes da costa da Venezuela e Guiana (Zambrano *et al.* 2006). Segundo Câmara & Chellappa (1996), é onívora com a dieta composta principalmente de zooplâncton e fitoplâncton no rio Ceará-Mirim (RN) e apresenta boca terminal. Considerando que as presas das quais esta espécie se alimenta estão dispostas no meio da coluna d'água, pode-se afirmar que a orientação da boca contribui para maior *fitness* alimentar, corroborando que bocas terminais tendem a favorecer a captura de itens alimentares planctônicos.

De forma distinta à morfologia de *Crenicichla* e *O. niloticus*, a espécie carnívora *Retroculus lapidifer*, que forrageia na região bentônica dos corpos d'água, apresenta focinho longo e pontudo, com boca subterminal e lábios carnosos, que permitem comportamento alimentar especializado de revirar profundamente o substrato pedregoso com seixos e areia grossa do fundo do rio (Moreira & Zuanon 2002). Um padrão muito semelhante a este foi verificado por Hahn & Cunha (2005) durante estudo no reservatório do Manso (MT). Foi constatado que a boca de *Satanoperca pappaterra*, um Ciclideo que se distribui pelas bacias dos rios Amazonas, Guaporé e Paraná-

Paraguai, apresenta posição subterminal e lábios desenvolvidos (Figura 2). Estas características são adequadas para o consumo de detritos e invertebrados bentônicos, evidenciando que se alimenta próximo ao substrato.

Corroborando os resultados dos estudos de Hahn & Cunha (2005) acerca da relação entre o local de alimentação na coluna da água e a morfologia da boca, Abelha & Goulart (2004) verificaram que no reservatório Capivari (PR), *Geophagus brasiliensis* é onívoro, ingerindo alimentos coletados no substrato (principalmente frutos e sementes com porções de sedimento, detritos, sedimento, invertebrados aquáticos e escamas de peixe). *Geophagus proximus* (Figura 2), espécie nativa da bacia amazônica, também coleta seus alimentos no fundo, mas é iliófaga (detritívora), com a dieta composta predominantemente de sedimento e fauna bentônica (Moretto *et al.* 2008). Ambas as espécies de *Geophagus* também apresentam boca subterminal com lábios desenvolvidos, e alimentam-se sobre o substrato, de forma semelhante a *S. pappaterra*. A análise destes estudos permite afirmar que indivíduos que apresentam boca subterminal com lábios desenvolvidos podem capturar alimentos no fundo. Apesar da morfologia da boca destes peixes beneficiar a alimentação na região bentônica, os estudos supracitados evidenciaram que as categorias tróficas entre eles são diferentes, indicando que os recursos disponíveis no ambiente podem influenciar em suas dietas.

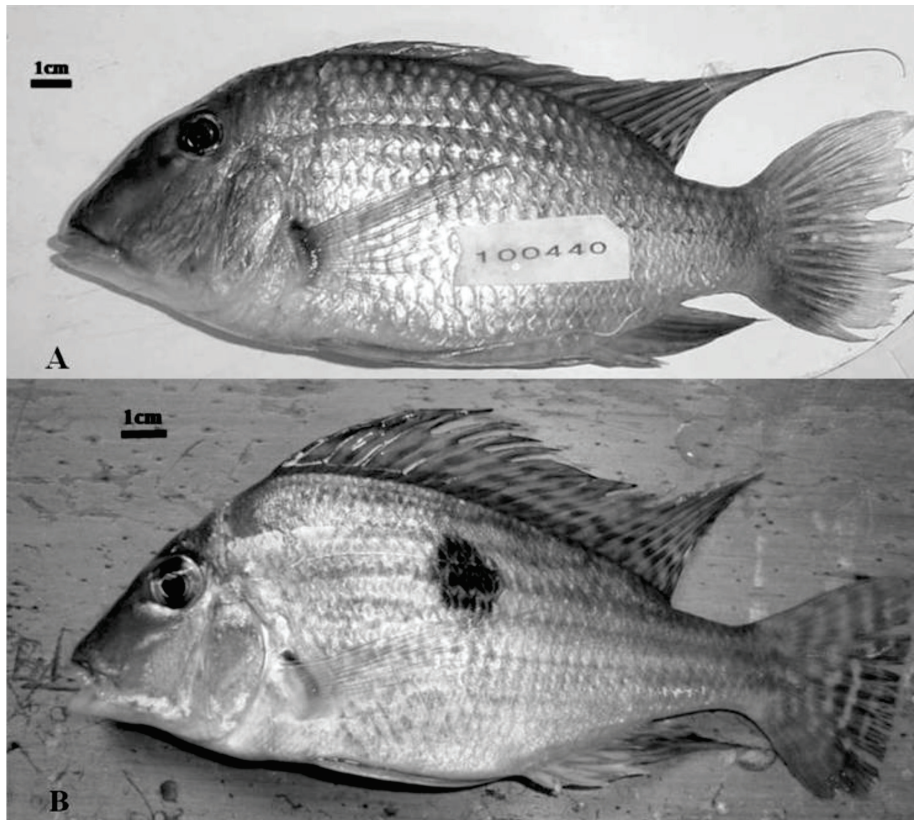


Figura 2. Espécime de *Satanoperca pappaterra* (A) e *Geophagus cf. proximus* (B). Notar as semelhanças morfológicas entre eles, principalmente com relação à orientação da boca e desenvolvimento dos lábios.

Figure 2. *Satanoperca pappaterra* (A) and *Geophagus cf. proximus* (B) specimen. Notice the morphological similarities between them, particularly related to the orientation of the mouth and development of the lips.

A categoria trófica onívora de *G. brasiliensis* foi reportada por vários autores em diversas regiões do Brasil: Sabino & Castro (1990) em um riacho da floresta Atlântica, Barbieri *et al.* (1994) em duas represas no estado de São Paulo, Abelha & Goulart (2004) no reservatório de Capivari (PR), Moraes *et al.* (2004) na lagoa Dourada, Ponta Grossa (PR) e Dias *et al.* (2005) no reservatório de Ribeirão das Lajes (RJ). Diferentemente destes autores, Oliveira & Bennemann (2005) verificaram que esta espécie é detritívora, porém este estudo foi realizado em um riacho urbano no município de Londrina (PR). As autoras afirmaram que as ações antrópicas presentes neste ambiente podem ser responsáveis por alterações na dieta de peixes, já que em ambiente preservado costuma ser onívora. Abelha & Goulart (2004) também sugeriram que ela apresenta oportunismo trófico, uma vez que foi verificado expressivo consumo de frutos e sementes, recursos não usuais em sua dieta, mas abundantes no reservatório de Capivari. Merece destaque ainda a questão da alta plasticidade apresentada por *G. brasiliensis* conforme

debatido por diversos autores (Lazzaro 1991, Dias 2005).

G. brasiliensis, como descrevem Sabino & Castro (1990), abocanha o alimento através da protrusão da boca. Tal característica morfológica, aliada ao fato de apresentar boca subterminal com lábios desenvolvidos, justifica a coleta de alimentos no sedimento. Esta habilidade de protrusão é comum em peixes com história filogenética mais recente e apresenta grande importância para a alimentação por sucção nestes animais, de modo a prover uma fonte independente de aceleração daquela induzida pelo fluxo inconstante da abertura da boca (Wootton 1992, Bouton *et al.* 1998, Holzman *et al.* 2008). Segundo Bone *et al.* (1995), a evolução e retenção das maxilas e mandíbulas protráteis têm grande importância na história evolutiva dos teleósteos, uma vez que a morfologia destas estruturas nos actinoptérgios apresenta altos níveis de adaptação e a radiação de teleósteos foi acompanhada pelo aumento da complexidade estrutural, muito maior do que em Elasmobrânquios.

Hulsey & García de León (2005) examinaram a potencial relação entre a morfologia trófica e a ecologia de Ciclídeos neotropicais para compreender se os mecanismos de articulação da maxila e mandíbula predizem a máxima protrusão e se a protrusão prediz a especialização em presas evasivas neste grupo de peixes. Estes autores concluíram que a protrusão pode contribuir com a captura de presas mais evasivas, facilitando a especialização neste tipo de presa e consideraram tal fato uma consequência das vantagens funcionais da protrusão. Uma evidência disto foi demonstrada por Cochran-Biederman & Winemiller (2010) que verificaram que *Petenia splendida* se diferenciou dos outros Ciclídeos da assembleia do rio Bladen (Belize) por apresentar altíssima capacidade de protrusão, implicando em ampla abertura da boca e permitindo a dieta baseada em presas evasivas e grandes. Para Hulsey *et al.* (2010), esta habilidade de protrusão tem conduzido à grande diversificação entre os Perciformes.

Os estudos mencionados acima evidenciaram que existe profunda relação entre a morfologia da boca e o hábito alimentar. Mais especificamente, alguns aspectos analisados em conjunto, como a forma e orientação da boca, o desenvolvimento dos lábios e a capacidade de protrusão podem indicar onde os Ciclídeos capturam seu alimento (na superfície, fundo ou meio da coluna da água) e até mesmo como esse alimento é capturado. Considerando que as restrições morfológicas podem definir a capacidade máxima com que o indivíduo utiliza os recursos específicos (Wainwright 1996), a ecomorfologia

mostrou-se como uma ferramenta útil para identificar estas restrições. Porém, para obtenção de melhor conhecimento dos atributos ecológicos dos peixes, torna-se necessário considerar outros fatores além da morfologia, como as questões da disponibilidade do alimento e oportunidade trófica sugeridas por Abelha & Goulart (2004), influências antrópicas no ambiente (Oliveira & Bennemann 2005) e aspectos relacionados à plasticidade trófica da espécie (Lazzaro 1991, Dias *et al.* 2005). Além disso, nota-se que indivíduos com morfologia semelhante não apresentam necessariamente a mesma dieta. Isto enfatiza ainda mais a necessidade de estudos de caráter holístico, que analisam a morfologia trófica, considerando aspectos relacionados ao ambiente, fisiologia, comportamento, morfologia funcional e interações com outras espécies, por exemplo. A importância disto está relacionada com o fato de que esses fatores podem influenciar na dieta dos peixes, tornando necessária a análise de uma ampla gama de fatores relacionados com a ecologia das espécies. Todavia, entre os Ciclídeos, observou-se que existe um padrão, ou seja, peixes que se alimentam primordialmente de presas disponíveis na coluna da água, como os insetívoros e onívoros-planctófagos apresentam boca terminal. Já, os carnívoros, onívoros e detritívoros-invertívoros, que se alimentam no substrato, apresentam boca subterminal e lábios desenvolvidos, adequados à captura de presas bentônicas. A partir destes padrões foi possível elaborar um esquema que sintetiza as principais características morfológicas da boca com relação às categorias tróficas dos Ciclídeos (Figura 3).

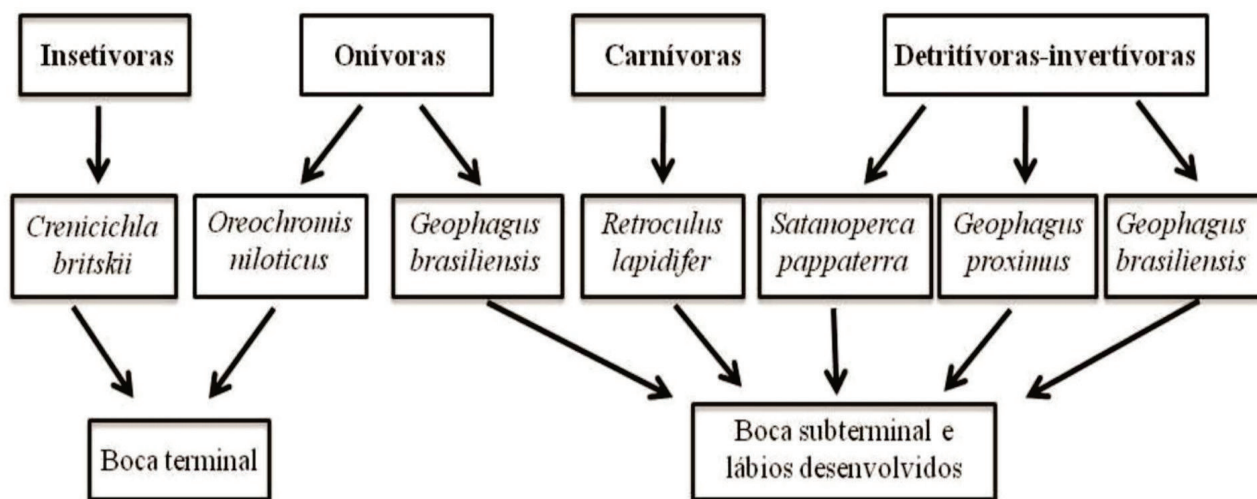


Figura 3. Relação entre morfologia da boca e as categorias tróficas de Ciclídeos.
 Figure 3. Relation between mouth morphology and trophic categories of Cichlids.

DENTES

A origem dos dentes nos vertebrados é bastante controversa. Algumas teorias propõem que estes surgiram juntamente com as maxilas e outras sugerem que tiveram seu desenvolvimento anterior a estas (McCollum & Sharpe 2001, Huysseune *et al.* 2009). No entanto, Lagler *et al.* (1977) afirmaram que os dentes nos peixes são uma das adaptações para a alimentação e parecem ter surgido a partir das células responsáveis pela formação das escamas placoides nos tubarões. Com relação à forma, Lagler *et al.* (1977) classificaram os dentes nos peixes em cardiformes, caniniformes, viliformes, incisiformes e molariformes. Os cardiformes são numerosos, curtos, finos e pontudos, presentes em muitos peixes predadores que os utilizam para agarrar, segurar a presa e ajudar na deglutição, porém não contribuem para a processo mecânico de quebra do alimento, e sim para o direcionamento da presa para o esôfago (Lagler *et al.* 1977, Bond 1979). Outro tipo de

dente também comum em peixes predadores são os caniniformes, que se assemelham a dentes de cachorro, podendo ser retos ou curvos e adaptados para perfurar e agarrar (Lagler *et al.* 1977, Hyatt 1979), permitindo inferir que atuam diretamente no processo de dilaceramento da presa em pedaços menores (Figura 4). Os dentes viliformes caracterizam-se por serem muito pequenos e provavelmente contribuem para preensão e raspagem dos alimentos (Figura 4). Acredita-se que estes dentículos também não realizam a preparação do alimento, mas contribuem com a preensão da presa, auxiliando na deglutição (Rodrigues & Menin 2005). Os dentes incisiformes são adequados para cortar e em algumas espécies podem ser fundidos, formando cúspides (Figura 4). Por fim, os molariformes apresentam ampla superfície plana e são usados para esmagar e moer o alimento, estando presentes, principalmente, em peixes que se alimentam de moluscos e material vegetal (Figura 4) (Lagler *et al.* 1977, Horn 1998).

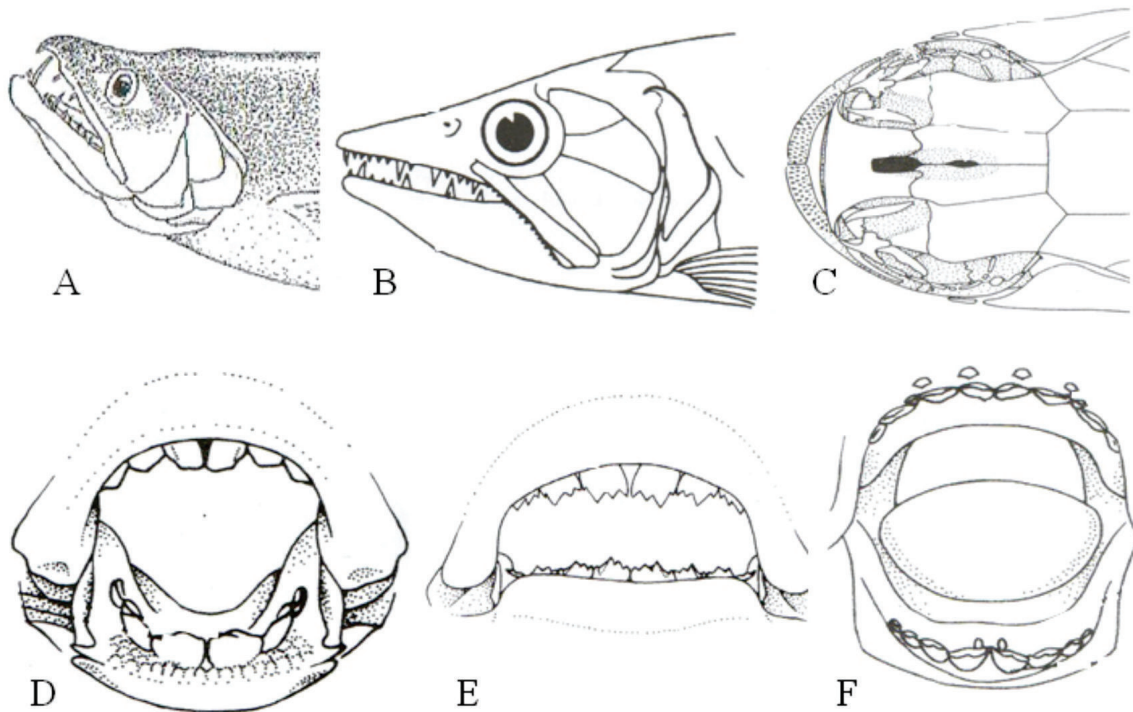


Figura 4. Dentes caniniformes em *Raphiodon vulpinus* (A) e *Acestrorhynchus* (B), dentes viliformes em *Siluriformes* (C), dentes incisiformes em *Leporinus* (D) e *Schizodon* (E) e dentes molariformes em *Metynnis*. Figura adaptada de Britski *et al.* (2007).

Figure 4. Caniniform teeth in *Raphiodon vulpinus* (A) and *Acestrorhynchus* (B), villiform teeth in *Siluriformes* (C), incisiform teeth in *Leporinus* (D) and *Schizodon* (E) and molariform teeth in *Metynnis*. Figure adapted from Britski *et al.* (2007).

De modo geral, nos peixes ósseos, os dentes podem ser encontrados na maxila (pré-maxilar e maxilar), mandíbula (dentário), na cavidade oral e faringe (Figura 5). Na cavidade oral os dentes são encontrados no palato (vômer, palatino e ectopterigoide) e no assoalho na boca (língua) enquanto que na faringe os dentes ocorrem associados ao arco branquial (Lagler *et al.* 1977, Zavala-Camin 1996). Os Ciclídeos, por

sua vez, não apresentam dentes no palato, mas os têm na mandíbula, na maxila e na faringe, sendo estes importantes na taxonomia desta família (Goldstein 1988). Este autor relatou também que neste grupo os dentes podem ser simples (cônicos) ou achatados, bicuspidados ou tricuspídeos, curvos ou retos, longos ou curtos, esparsos ou próximos entre si e todos iguais ou diferentes.

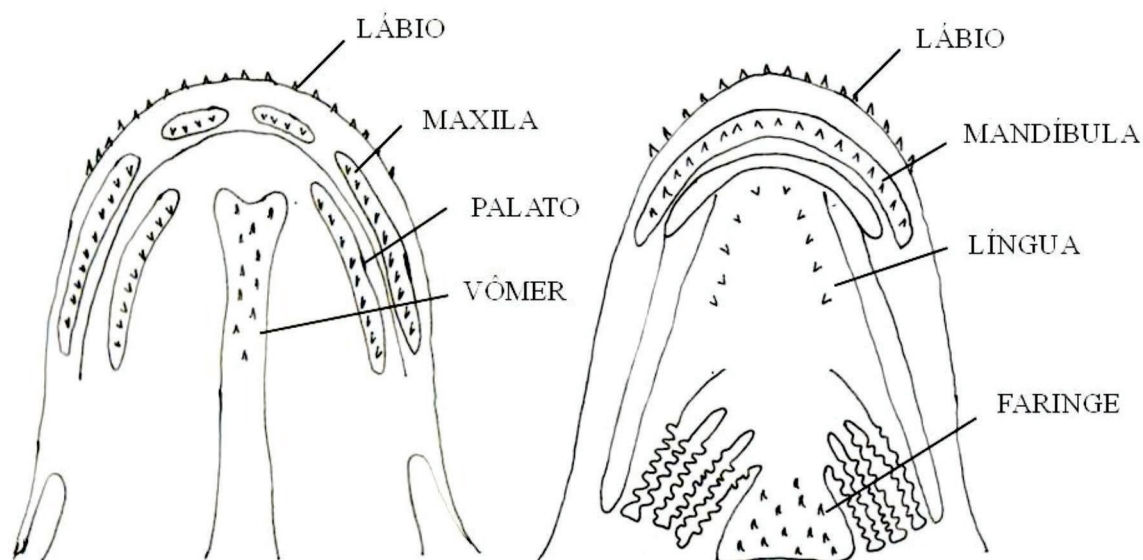


Figura 5. Esquema da cavidade oral em corte longitudinal evidenciando a dentição nos peixes, em geral. Figura adaptada de Hubbs & Lagler (1947).
Figura 5. Scheme of the oral cavity in the longitudinal section showing teeth in fish in general. Figure adapted from Hubbs & Lagler (1947).

É possível inferir que os peixes possuem alta diversidade quanto à dentição, principalmente no tocante à distribuição e à forma; por conseguinte, a análise da dentição das espécies pode ter grande importância para estudos a respeito da morfologia dos vertebrados, pois a estrutura e o arranjo dentários podem servir como ferramentas para avaliar a dieta da maioria dos organismos (Hyatt 1979, Hildebrand 1995). Nos Ciclídeos, os dentes faringeanos, que se localizam atrás da cavidade bucal e são funcionalmente dissociados das maxilas, apresentam grande diversificação de formas e funções entre as espécies desta família (Meyer 1993). Não obstante, estes dentes podem contribuir com a habilidade de explorar determinados recursos, conforme verificaram Bergmann & Motta (2005) em *Cichlasoma (Nandopsis) urophthalmus*, predador generalista nativo da América Central. Estes autores observaram que a espécie em questão apresenta placas dentíferas faringeanas robustas e atribuíram

seu sucesso invasivo às mudanças ontogenéticas na morfologia trófica e à sua habilidade em explorar recursos novos, particularmente por meio de suas placas dentíferas faringeanas.

A dentição faringeano também é importante na fase inicial do processo digestório, uma vez que boa parte do processamento do alimento ocorre nela, e dependendo da espécie, sua função é de esmagar e triturar, enquanto os dentes da cavidade bucal podem atuar esmagando ou dilacerando a presa (Hyatt 1979, Jobling 1996, Horn 1998). A espécie africana *Tilapia rendalli*, por exemplo, é herbívora (Barbieri *et al.* 1994) e porta dentes faringeanos robustos que atuam na trituração do alimento, rompendo as paredes celulares do material vegetal (Fryer & Iles 1972), o que corrobora a consideração sobre a eficiência destes dentes na digestão de materiais resistentes. Bond (1979) constatou que apesar do grande número de peixes que têm placas dentárias ou dentes molariformes na cavidade bucal e que podem moer

ou triturar o alimento com tais estruturas, a dentição faringeana é, realmente, o principal instrumento utilizado para este fim nos teleosteos. Hyatt (1979) ainda ressaltou que uma das funções dos dentes faringeanos é evitar o possível escape da presa e a análise do desenvolvimento dentário (tanto da cavidade oral como da faringe) é uma forma de prever o tipo de alimento ingerido pelo peixe. Jobling (1996) e Horn (1998) argumentaram que a partir da análise da forma das placas dentíferas

faringeanas e a forma dos dentes presentes nas mesmas é possível sugerir o hábito alimentar do peixe. Por exemplo, Trapani (2003b) expôs que Ciclídeos com dentes papiliformes nas placas faringeanas, que são finos e cônicos, geralmente são detritívoros com dieta composta de alimentos mais macios. Já, os que apresentam dentes molariformes, que são largos e com superfície plana, são, provavelmente, especialistas em esmagar conchas duras (Figura 6).

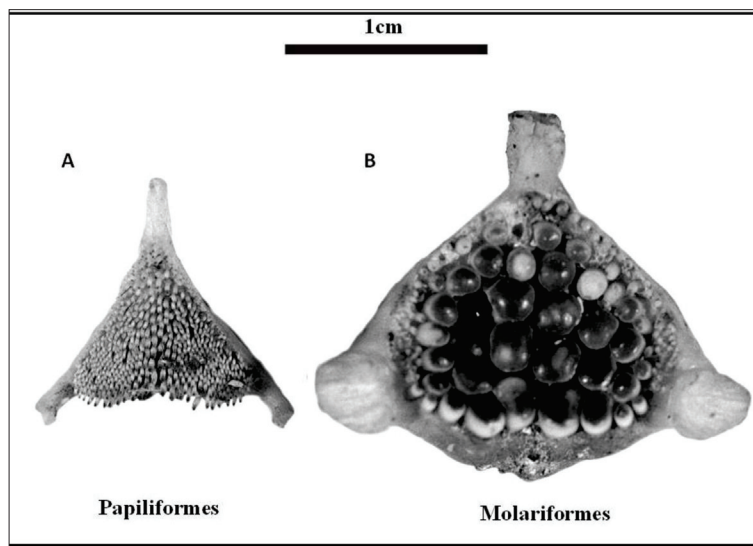


Figura 6. Placas dentíferas faringeanas inferiores papiliformes (A) e molariformes (B) de *Cichlasoma minckleyi*. Figura adaptada de Trapani (2003b).
Figure 6. Lower pharyngeal teeth plates papiliform (A) and molariform (B) of *Cichlasoma minckleyi*. Figure adapted from Trapani (2003b).

Segundo Goldstein (1988), os Ciclídeos da região Neotropical não são tão diversos quanto à dentição, apresentando, em geral, dentes cônicos (Figura 7). *S. pappaterra*, por exemplo, é detritívora-invertívora e porta dentes simples e cônicos no pré-maxilar, dentário e placas faringeanas (Hahn & Cunha 2005). Este tipo de dente nas placas faringeanas deve atuar de forma eficiente para triturar o alimento antes deste

chegar ao estômago. Por outro lado, os Ciclídeos africanos apresentam grande diversidade quanto à dentição (Figura 8), gerada por fenômenos de radiação adaptativa, os quais, provavelmente, são impulsionados por fatores extrínsecos, tais como processos biogeográficos vicariantes e os fatores intrínsecos dos organismos, como por exemplo a mutação (Goldstein 1988, Sturmbauer 1998, Seehausen 2006).

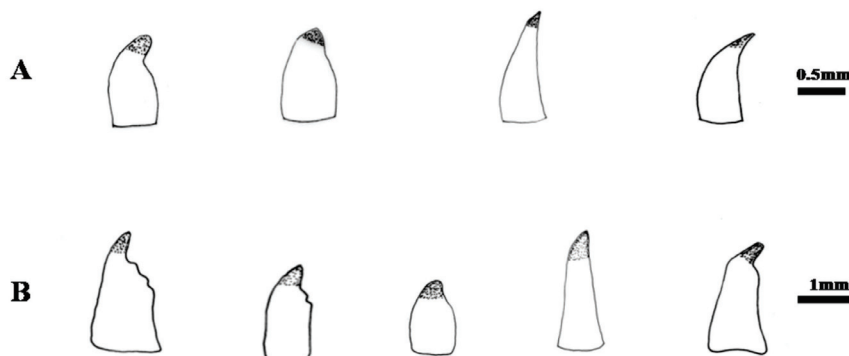


Figura 7. Dentes das placas faringeanas e cavidade oral de (A) *Crenicichla britskii* e (B) *Satanoperca pappaterra*.
Figure 7. Teeth of pharyngeal plates and oral cavity of (A) *Crenicichla britskii* e (B) *Satanoperca pappaterra*.

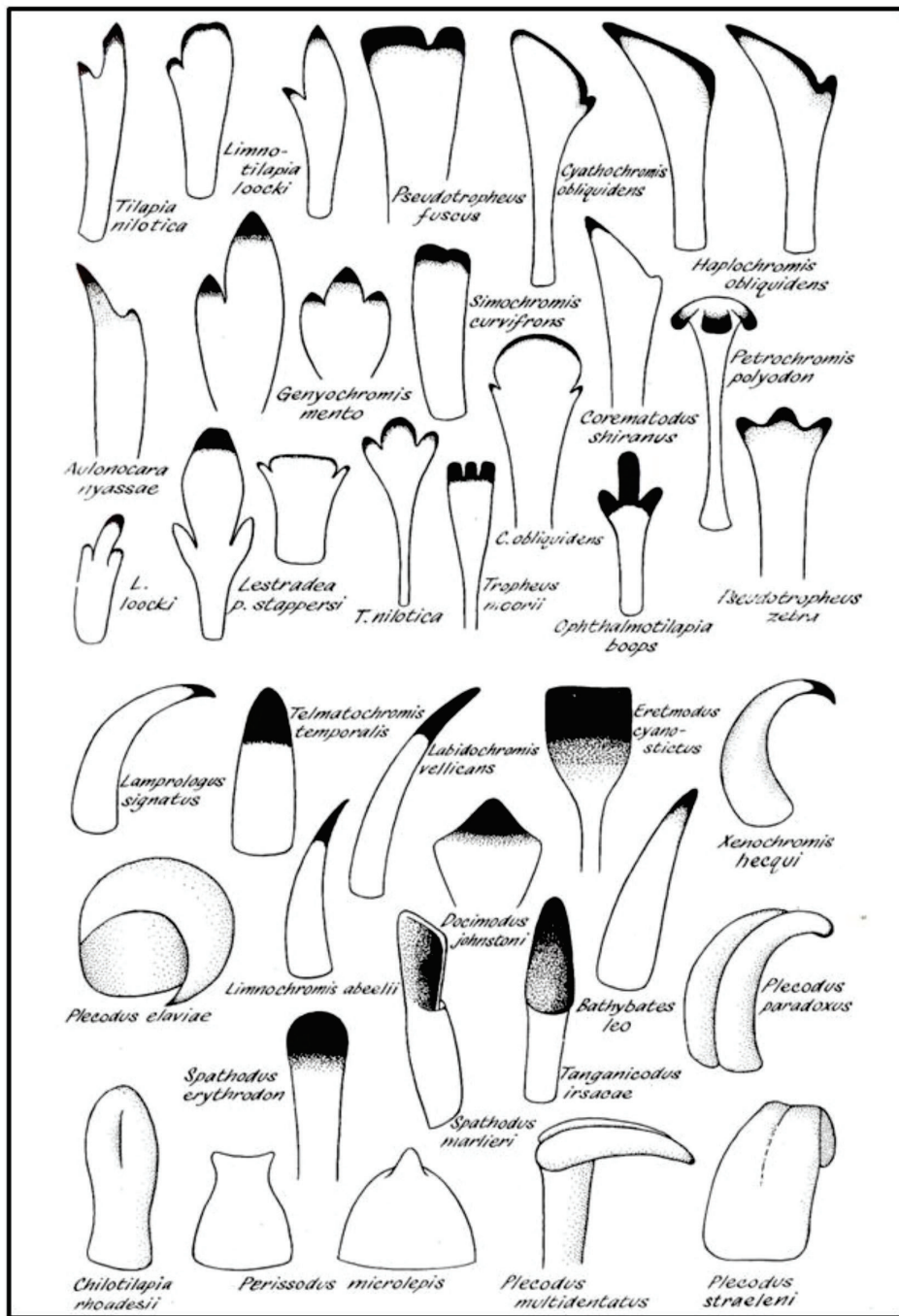


Figura 8. Diversidade de dentes (unicuspidados, bicuspidados e tricuspidados, principalmente) em Ciclídeos africanos. Figura adaptada de Fryer & Iles (1972).

Figure 8. Diversity of teeth (unicuspid, bicuspid and tricuspid, mainly) in African Cichlids. Figure adapted from Fryer & Iles (1972).

Montaña & Winemiller (2009) estudaram na Venezuela a ecologia alimentar de *Crenicichla lugubris*, que se alimenta de peixes e insetos aquáticos e *Crenicichla aff. wallacii*, que ingere insetos aquáticos e crustáceos, acompanhados de detritos orgânicos, provavelmente ingeridos acidentalmente. A congênera *C. britskii*, estudada por Gibran *et al.* (2001), foi classificada como insetívora generalista,

como já evidenciado anteriormente. Espécies do gênero *Crenicichla* geralmente são predadoras, com dentes retráteis, cônicos e recurvados, com lábios desenvolvidos e mandíbula projetada (Goldstein 1988, Kullander & Nijssen 1989). Pode-se dizer que os dentes cônicos são apropriados para a carnívora, uma vez que permitem a dilaceração de alimentos como peixes, insetos e crustáceos. Devido ao fato

de *C. britskii* ser predadora, conforme descrito por Casatti (2002), os representantes deste táxon se enquadram na caracterização de Hyatt (1979), cuja afirmação está baseada, fundamentalmente, no fato de que predadores mais ativos têm maxilas fortes com dentes agudos que servem para morder e capturar a presa, enquanto aqueles na faringe previnem o escape ou contribuem com o processamento do alimento. Zavala-Camin (1996) também enfatizou que a função mais comum dos dentes das maxilas é a de segurar o alimento, com o auxílio dos situados no vômer, palatinos e língua.

Teixeira & Bennemann (2007) estudaram a ecomorfologia de peixes no reservatório de Capivara no sul do Brasil e verificaram que *Cichla kelberi* (anteriormente identificada na bacia do alto rio Paraná como *Cichla monoculus*) apresenta boca terminal relativamente grande, protrátil e portando numerosos e pequenos dentes cônicos. A espécie foi classificada pelos autores como carnívora (dieta composta de peixes e camarões) e as características morfológicas supracitadas relacionam-se nitidamente à dieta baseada em organismos evasivos, considerando que os dentes cônicos tornam mais eficiente a apreensão do alimento. A congênera *Cichla ocellaris*, estudada por Câmara & Chellappa (1996), apresenta a mesma dieta no açude Itans (RN) e seus dentes foram considerados resistentes, característica importante para a carnivoría.

Trapani (2003a, 2003b, 2004) estudou a variabilidade morfológica dentária de *Cichlasoma minckleyi*, um Ciclideo neotropical que apresenta duas formas, distintas por alguns aspectos da estrutura trófica, especialmente quanto à dentição faríngea (dentes molariformes e papiliformes). Ao comparar os padrões alométricos dos espécimes de *C. minckleyi* com dentes molariformes e aqueles com dentes papiliformes, Trapani (2003a) sugeriu que as variações na forma do corpo dependem tanto dos fatores genéticos quanto dos ambientais. Trapani (2003b, 2004) evidenciou que o desencadeamento da molarização nesta espécie é também dependente de fatores ambientais, apesar de ter um relevante componente genético. Segundo Meyer (1989), espécies de Ciclideos polimórficas quanto a dentição faríngea têm recebido atenção especial por parte dos pesquisadores porque estes fenômenos de polimorfia têm influenciado na compreensão dos processos de

especiação simpátrica e radiação adaptativa. Nos lagos da Nicarágua, este autor estudou duas formas de *Cichlasoma citrinellum*, as quais se diferenciam quanto aos dentes das placas faríngeas. Neste estudo verificou-se que os peixes com dentes molariformes são mais hábeis que aqueles com dentes papiliformes para ingerir presas maiores e mais duras, enquanto que os últimos são mais bem adaptados à ingestão de presas macias e menores. Sendo assim, a abundância dos dois tipos de presas no ambiente pode determinar a abundância das duas formas de *C. citrinellum*. Devido ao fato da distribuição das presas estar sujeita a flutuações sazonais, ambas as formas desta espécie coexistem, sem que haja a exclusão competitiva (Meyer 1989).

Kullander & Ferreira (2005) verificaram que *Apistogramma angayuara* alimenta-se de invertebrados aquáticos, tais como esponjas e cladóceras. Seus dentes parecem adequados à predação de invertebrados, já que são caniniformes, eretos e ligeiramente curvos, características que devem facilitar a captura dos invertebrados. De forma distinta a este Ciclideo, a tilápia africana *O. niloticus* emprega o mecanismo da filtração para se alimentar. Com relação a esta espécie, Câmara & Chellappa (1996) verificaram que existe estreita relação entre o desenvolvimento dos dentes da cavidade oral e a categoria trófica, ou seja, os dentes são rudimentares e é classificada como onívora-planctófaga. Isto evidencia que a dieta baseada em organismos fitoplanctônicos e zooplanctônicos é adequada ao tipo de dente, uma vez que para obter estes recursos alimentares, a tilápia-do-nylo emprega o mecanismo da filtração e não utiliza os dentes para a trituração dos mesmos.

A partir dos estudos analisados com relação à estrutura e arranjo dentários, é possível fazer inferências acerca da relação existente entre a morfologia dos dentes e a dieta das espécies. A forma dos dentes, tanto da cavidade oral quanto das placas faríngeas, sugere o tipo de alimento ingerido e como ocorre a ação mecânica destes sobre o alimento (através da trituração ou mordidas, por exemplo). Além disso, os trabalhos de Trapani (2003a, 2003b, 2004) e Meyer (1989) evidenciaram que alguns caracteres morfológicos, tal como a forma dos dentes das placas faríngeas, podem ser influenciados não só por fatores genéticos, mas também por fatores

ambientais, por exemplo, a disponibilidade de determinada presa no ambiente.

Com relação aos aspectos morfológicos dos dentes foi verificado que a forma cônica é a mais comum, observada em Ciclídeos com diferentes dietas nas publicações analisadas. Não foram identificados padrões relacionados com a dieta quanto aos aspectos relacionados com o número e resistência dos dentes.

RASTROS BRANQUIAIS

Rastros branquiais são projeções das margens internas dos arcos branquiais presentes dos lados direito e esquerdo da cabeça (Wootton 1992, Gerking 1994). Normalmente há quatro pares de arcos branquiais nos teleósteos, podendo existir um quinto em algumas espécies. Os rastros são voltados para dentro da câmara branquial e sua forma e abundância apresentam estreita relação com a dieta das espécies (Wootton 1992, Gerking 1994). Tais

estruturas são responsáveis por agregar o alimento particulado e posicionar itens alimentares maiores antes de serem transportados para o esôfago e depois para o estômago ou, diretamente, para o intestino em peixes cujo estômago apresenta-se indistinguível (Horn 1998). Outra função dos rastros branquiais é reter, por filtragem, alimentos pequenos que poderiam escapar por entre eles juntamente com a água usada na respiração (Zavala-Camin 1996).

Existe uma relação entre a dimensão e espaçamento dos rastros branquiais com o tamanho dos alimentos, ou seja, os rastros branquiais tendem a ser longos, finos e próximos uns dos outros em peixes planctívoros ou entre aqueles que se alimentam de partículas pequenas dispersas na coluna d'água e curtos, grossos e mais espaçados naqueles que ingerem grandes presas (Figura 9) (Wootton 1992, Jobling 1996). Portanto, o distanciamento dos rastros branquiais está relacionado, principalmente, com o tamanho e não, necessariamente, com o tipo de alimento (Hyatt 1979).

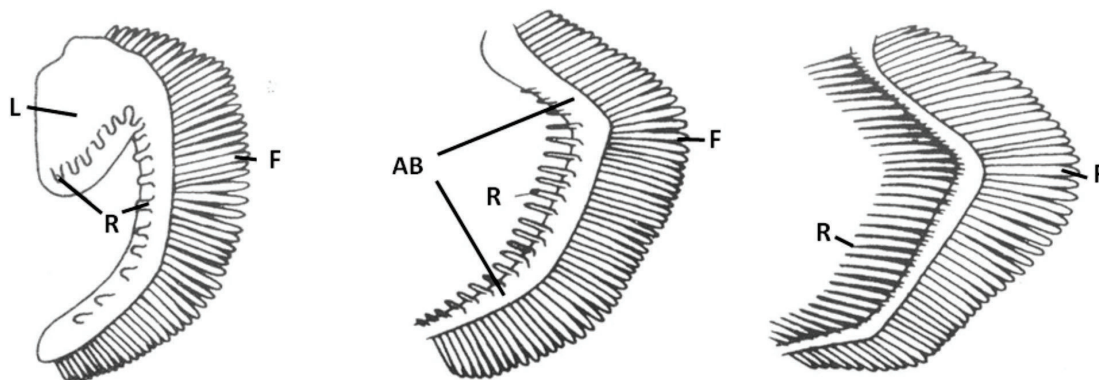


Figura 9. Primeiro arco branquial com rastros e filamentos branquiais. Da esquerda para a direita estão dispostos os desenhos dos arcos branquiais de peixes que se alimentam de presas proporcionalmente maiores, de tamanhos intermediários e menores, respectivamente (AB = arco branquial; F = filamentos branquiais; L = lóbulo; R = rastros branquiais). Figura adaptada de Britski et al. (2007).

Figure 9. First gill arch with gill rakers and filaments. From left to right there are drawings of the gill arch of fish that feed on proportionally bigger preys, intermediate-sized and smaller, respectively (AB = gill arch; F = gill filaments; L = gill lobe; R = gill rakers). Figure adapted from Britski et al. (2007).

Hahn & Cunha (2005) ressaltaram que os rastros branquiais de *S. pappaterra*, que é detritívora-invertívora, são curtos e com dobras oblíquas que se ajustam quando os arcos estão muito próximos. Isto indica que tanto a forma quanto o aspecto desta estrutura parecem ser adequados à retenção de detritos, principalmente pelo fato das dobras presentes nos rastros se ajustarem formando uma barreira para evitar o escape destas pequenas partículas alimentares.

Estudos morfológicos das brânquias de *O. niloticus* mostraram que os rastros branquiais apresentam-se relativamente curtos e o número é variável nos diferentes arcos branquiais (Zayed & Mohamed 2004). Estes mesmos autores estabeleceram uma relação entre o comprimento e número de rastros branquiais com a categoria trófica e afirmaram que espécies com rastros curtos e pouco numerosos tendem a ser onívoras enquanto aquelas com rastros

numerosos e longos são geralmente planctívoras. Esta relação está fundamentada no fato de que peixes planctívoros ingerem partículas pequenas e os rastros numerosos e longos atuam como uma peneira para reter o alimento de pequeno tamanho. Por outro lado, os onívoros ingerem partículas de diversos tamanhos e os rastros branquiais pouco numerosos e curtos, como ocorrem nesta espécie, são favoráveis apenas para alimentação baseada em presas grandes.

Corroborando a inferência de Zayed & Mohamed (2004) acerca da relação entre o comprimento e número de rastros branquiais e a categoria trófica, Beyruth *et al.* (2004) verificaram que *O. niloticus* apresenta rastros branquiais relativamente curtos. Isto explica o fato da espécie ser onívora, consumindo principalmente algas e larvas de Chironomidae, de acordo com a relação já referida. Porém, é necessário destacar o fato de que um peixe onívoro ingere alimentos de diferentes origens e, portanto de diversos tamanhos. Provavelmente, o fato de *O. niloticus* ser onívora com consumo expressivo de algas e larvas de Chironomidae, se deve aos seus rastros branquiais curtos, pois a presença destes não seria eficiente para filtrar zooplâncton, por exemplo, uma vez que estes organismos são menores do que o alimento utilizado por esta espécie neste caso, e seriam perdidas ao passarem pelos curtos rastros branquiais.

Câmara & Chellappa (1996) verificaram que *O. niloticus* consome zooplâncton e fitoplâncton no rio Ceará-Mirim (RN) e classificaram-na como onívora-planctívora. Os rastros branquiais, segundo as autoras, são bem desenvolvidos, finos e numerosos, parecendo ser, portanto, boa filtradora. Apesar destas autoras e de Beyruth *et al.* (2004) verificarem que tilápia-do-nilo é onívora, os componentes da dieta não são os mesmos. No rio Ceará-Mirim (RN) os itens consumidos são zooplâncton e fitoplâncton, considerados partículas alimentares relativamente pequenas, enquanto que naquele estudado por Beyruth *et al.* (2004) a espécie se alimenta de microalgas e larvas de Chironomidae. Este fato pode estar relacionado ao desenvolvimento e ao número de rastros branquiais, como foi mencionado anteriormente. Desta forma, a observação de Câmara & Chellappa (1996) quanto ao número, espessura e desenvolvimento dos rastros também está de acordo com a relação exposta por Zayed & Mohamed (2004), uma vez que a espécie se alimenta de pequenas partículas, através da filtração e

apresenta rastros adequados para tal dieta. Por outro lado, Hyatt (1979) argumentou que seria incorreto afirmar que planctívoros sempre possuem rastros branquiais bem desenvolvidos. Como exemplo disto, Fryer & Iles (1972) apontaram que alguns Ciclídeos africanos apresentam a boca alongada e com forma tubular que, em princípio, parece servir como uma estrutura que substitui os rastros branquiais longos, finos e próximos. Diferentemente dos autores acima, Zaganini (2009) verificou que a espécie *O. niloticus* é detritívora na represa de Barra Bonita (SP), o que indica que a espécie possui alta plasticidade trófica, e reforça a ideia de que os recursos disponíveis no ambiente influenciam na dieta das espécies.

Para exemplificar a ideia de Ciclídeos que se alimentam de presas relativamente grandes e possuem grandes espaços entre os rastros branquiais, pode-se citar *P. splendida* (piscívora) e *Cichlasoma salvini* (invertívora). Cochran-Biederman & Winemiller (2010) mostraram que ambas foram segregadas na Análise de Componentes Principais de outras quatro espécies, desta mesma família, por apresentarem, dentre outras características, rastros branquiais amplamente espaçados. O fato destas espécies apresentarem rastros branquiais distanciados está intrinsecamente relacionado à dieta, constituída basicamente de peixes e invertebrados, incluindo Ephemeroptera e Megaloptera, ou seja, presas relativamente grandes. Pode-se dizer então que a dimensão e o distanciamento dos rastros branquiais relacionam-se diretamente com o tamanho do alimento ingerido. Enquanto isso, o tamanho das partículas alimentares ingeridas pode se relacionar com o tipo de alimento, e a partir disto é possível identificar as relações existentes entre a morfologia dos rastros branquiais e a dieta de uma espécie de peixe.

A partir da relação existente entre espaçamento e dimensão dos rastros branquiais com o tipo de alimento foi possível elaborar o esquema contido na Figura 10, no qual se observa que os peixes que ingerem presas maiores, tais como peixes e invertebrados, apresentam rastros branquiais espaçados. Por outro lado, peixes que se utilizam de alimentos menores, como os detritos associados com invertebrados bentônicos apresentam rastros curtos, porém próximos entre si, funcionando como uma barreira de retenção das pequenas partículas

de detritos. As espécies onívoras-planctívoras possuem rastros branquiais finos e numerosos, uma vez que consomem primordialmente, itens

relativamente pequenos, correspondentes ao zooplâncton e fitoplâncton, através do mecanismo de filtração.

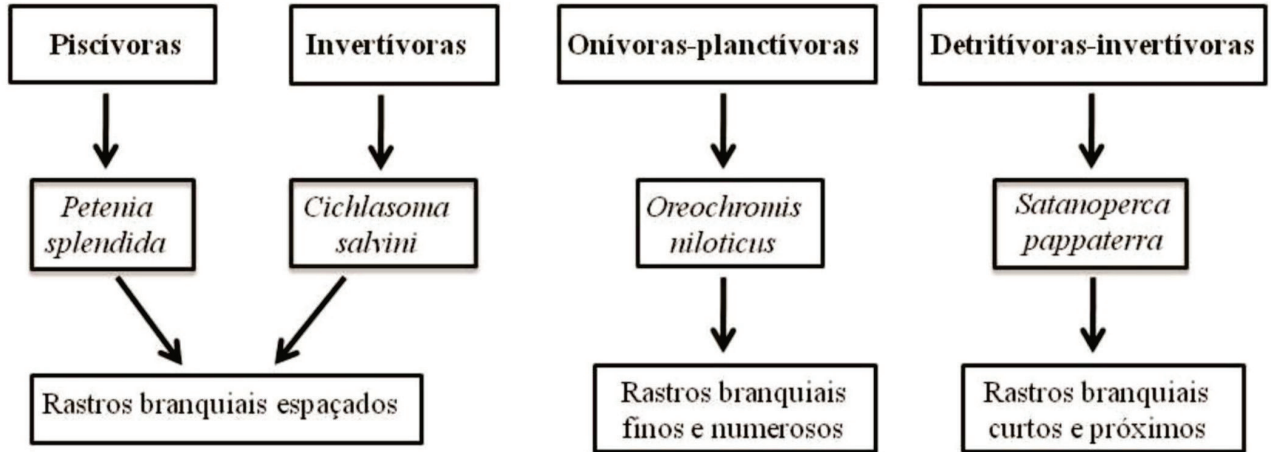


Figura 10. Relação entre morfologia dos rastros branquiais e categorias tróficas de Ciclídeos.
 Figure 10. Relation between gill rakers morphology and trophic categories of Cichlids.

ESTÔMAGO

O estômago funciona como um local de armazenamento de alimentos em curto prazo, responsável por promover a mistura e realizar a digestão primária (Jobling 1996, Horn 1998). Dependendo da categoria trófica da espécie, este órgão pode ser amplo e elástico ou reduzido e capaz de permitir a passagem apenas de pequenos itens alimentares (Bond 1979). Assim, de maneira geral, dentro das categorias tróficas, peixes carnívoros têm estômago grande, enquanto os herbívoros têm, frequentemente, estômago indistinto, o que também pode ocorrer entre os detritívoros, micrófagos, onívoros, planctívoros e bentófagos, ou seja, aqueles que ingerem alimentos com altos teores de substâncias alcalinas, indigeríveis ou de difícil digestão, como os vegetais e detritos orgânicos, que são materiais difíceis de serem transportados e que podem inviabilizar a digestão (Wooton 1992, Jobling 1996, Zavala-Camin 1996). Bond (1979) argumentou que peixes com hábitos predatórios também podem apresentar estômago indistinguível e, neste caso, geralmente, há uma porção do intestino expandida capaz de

armazenar grandes pedaços de alimento a serem digeridos. Esta região maior do intestino, segundo Bond (1979), é frequentemente confundida com o estômago, uma vez que esta área realiza a função do mesmo.

Hahn & Cunha (2005) verificaram que o fato de *S. pappaterra* possuir estômago pequeno (Figura 11) pode estar associado à presença de placas dentígeras faríngeas, responsáveis por triturar o alimento, antes de alcançar o estômago, realizando, portanto o papel mecânico deste órgão. Silva (2007) enfatizou que este órgão realiza a digestão química e o seu tamanho reduzido, no caso desta espécie, provavelmente, justifica-se pelo fato de servir para passagem breve do alimento. Jobling (1996) também evidenciou que uma adaptação de peixes com dieta micrófaga pode consistir na grande redução do volume deste órgão. Moreira & Zuanon (2002) observaram que *R. lapidifer* apresenta o estômago reduzido e com forma de saco, padrão observado também em *S. pappaterra* (Hahn & Cunha 2005). Possivelmente, devido ao seu pequeno tamanho, este órgão deve funcionar nesta espécie também como um local de breve passagem dos alimentos.

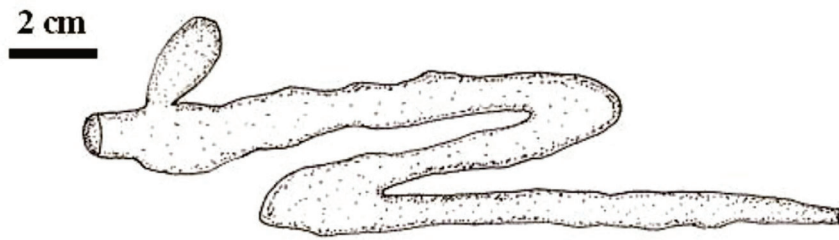


Figura 11. Trato digestório de *Satanoperca pappaterra*. Observar o estômago saciforme de pequeno tamanho desta espécie, na porção anterior.
Figure 11. Digestive tract of *Satanoperca pappaterra*. Observe the sacciform and small size stomach of this species in the anterior portion.

Existe uma tendência evolutiva de redução do volume do estômago em peixes com dieta micrófaga, que pode ser notada nos Ciclídeos herbívoros (Verigina 1990), como em *T. rendalli*, nativa da África, considerada herbívora por Barbieri *et al.* (1994). O estômago das tilápias é um pequeno tubo que apresenta a mesma estrutura microscópica ao longo do órgão (Gargiulo *et al.* 1997). Além do pequeno tamanho, o estômago de peixes com dieta micrófaga apresenta paredes musculares finas (Jobling 1996). Segundo Gerking (1994), peixes fitófagos podem apresentar dois tipos de tubo digestório. O primeiro caracteriza-se pela presença de estômago não definido com intestino longo, e neste caso a trituração ocorre por meio dos dentes faríngeos, sempre presente nos peixes que apresentam estas características, enquanto que o segundo apresenta estômago bem desenvolvido e intestino moderadamente longo. Diante disto, *T. rendalli* parece apresentar o primeiro tipo de tubo digestório descrito pelo autor, já que o estômago é pequeno e o intestino é relativamente grande, e os dentes faríngeos devem atuar na trituração do material vegetal.

Rabelo & Araújo-Lima (2002) constataram que a dieta de *C. monoculus* na Amazônia Central é basicamente composta de peixes e camarões. *C. ocellaris*, também carnívora, apresenta modificações estruturais para tal dieta, como a presença de estômago com grande elasticidade (Câmara & Chellappa 1996). De acordo com Jobling (1996), o estômago de muitos piscívoros corresponde a um tubo alongado ou em forma da letra J, com parede muscular altamente elástica. Essa propriedade do estômago permite às espécies de *Cichla*, que são predadoras, ingerirem

presas grandes, tais como peixes, já que além destas características do órgão, representantes deste gênero apresentam boca relativamente grande, como evidenciado por Teixeira & Bennemann (2007).

Segundo Caceci *et al.* (1997), o estômago de *O. niloticus* tem a forma da letra Y e na região média deste órgão existe um saco, cuja anatomia sugere o padrão normal de movimento de alimento, arranjo este similar ao rúmen dos ruminantes (Mammalia). Os autores sugerem que os alimentos podem permanecer mais tempo no estômago, e a combinação de um divertículo com a presença de determinadas glândulas poderia ser a adaptação desta espécie à digestão de alimentos que necessitam de maceração prolongada em meio ácido. Esse alimentos, como já constatado por diversos autores, correspondem ao fitoplâncton (Câmara & Chellappa 1996), microalgas (Beyruth *et al.* 2004) e principalmente detritos (Zaganini 2009).

Verificou-se que o estômago de espécies detritívoras-invertívoras apresenta forma de saco e tamanho reduzido, uma vez que o órgão serve apenas como local de breve passagem de alimento, como já foi evidenciado neste trabalho. O estômago da herbívora *T. rendalli* também apresenta pequeno tamanho, porém forma tubular. Por outro lado, a forma do estômago dos carnívoros varia entre um pequeno saco, como o de *R. lapidifer*, e um tubo alongado com parede altamente elástica, verificado nas espécies de *Cichla*. Isto se deve ao fato de que a primeira espécie se alimenta de formas imaturas de insetos aquáticos, ou seja, itens pequenos encontrados no substrato, enquanto que as espécies de *Cichla* ingerem presas maiores, tais como peixes e camarões, necessitando, portanto, de um órgão grande e elástico para alojar

temporariamente estes alimentos (Figura 12). A partir destas análises é possível afirmar que o tamanho e a forma do estômago apresentam-se bem correlacionados com a dieta.

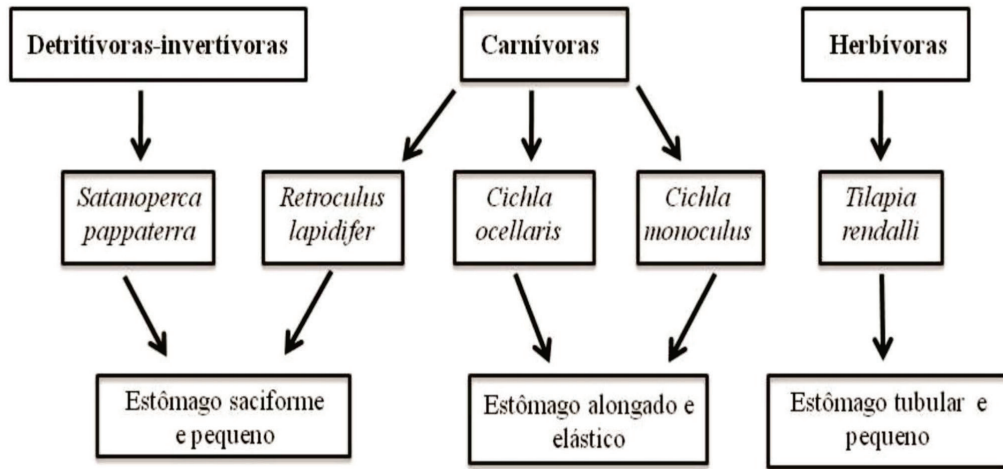


Figura 12. Relação entre morfologia do estômago e categorias tróficas de Ciclídeos.
 Figure 12. Relation between stomach morphology and trophic categories of Cichlids

INTESTINO

O intestino é um órgão que comunica a parte posterior do estômago à parte anterior do reto e sua extensão e organização na cavidade corpórea variam consideravelmente; sua função é terminar a digestão dos alimentos e absorver os produtos digeridos, bem como água e eletrólitos (Horn 1998). De acordo com Wooton (1992), peixes que consomem alimento com alto valor nutritivo, como carne, podem processá-lo com intestino mais curto que seu comprimento total, enquanto que peixes cuja dieta inclui alta proporção de materiais que resistem à digestão, tais como a celulose ou lignina, têm intestinos, muitas vezes, mais longos que o comprimento do seu corpo.

Silva (2007) verificou que *S. pappaterra*, detritívora-invertívora, apresenta intestino relativamente longo, enfatizando que o tipo de alimento consumido por ela não é muito energético, o que exige trânsito intestinal mais lento para maior digestão, absorção e aproveitamento dos alimentos. Resultados similares foram encontrados por Hahn & Cunha (2005) com a

mesma espécie, porém estas destacaram que o intestino parece ter comprimento intermediário quando comparado com peixes carnívoros, que têm intestinos curtos, e com detritívoros, cujos intestinos são muito longos. Isto permite a esta espécie ingerir, juntamente com os detritos, invertebrados bentônicos, que são bastante nutritivos, todavia, o maior volume de seu conteúdo gástrico constitui-se de detritos. Ao contrário de *S. pappaterra*, as joaninhas *C. aff. wallacii*, *C. britskii* e *Crenicichla notophthalmus* apresentam intestinos curtos (Montaña & Winemiller 2009). Esta característica, associada à pequena abertura de boca sugerem dieta composta de insetos, como elucidaram Montaña & Winemiller (2009) com relação às espécies supracitadas. Em *R. lapidifer* o intestino também é curto (Figura 13), o que indica que a espécie é carnívora, evidenciado pela dieta baseada em formas imaturas de insetos aquáticos. (Moreira & Zuanon 2002). É possível afirmar que o pequeno comprimento do órgão em *Crenicichla* e *R. lapidifer* permite a ingestão destes alimentos considerados muito energéticos devido à alta percentagem proteica.

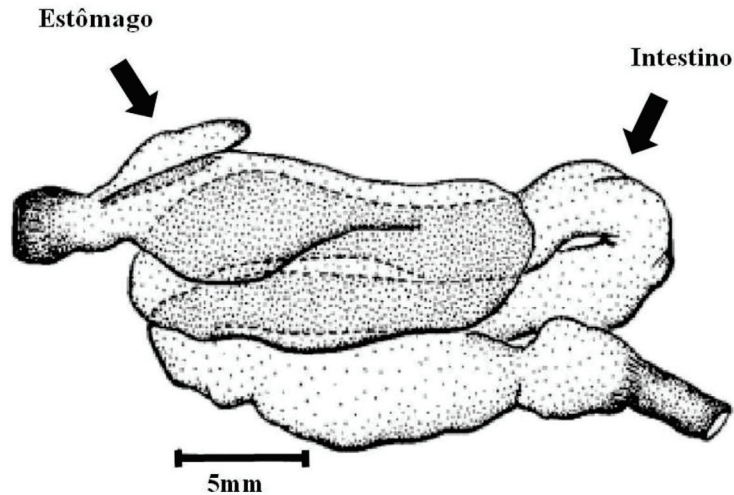


Figura 13. Trato digestório de *Retroculus lapidifer*. Figura adaptada de Moreira & Zuanon (2002).
Figure 13. Digestive tract of *Retroculus lapidifer*. Figure adapted from Moreira & Zuanon (2002).

Yafe *et al.* (2002) estudaram a alimentação de *Cichlasoma facetum* e *Gymnogeophagus rhabdotus* em um lago urbano no Uruguai e verificaram que ambas são onívoras, porém a primeira apresenta tendência à carnívoria, o que foi refletido pelo menor comprimento intestinal em comparação com *G. rhabdotus*. Moraes *et al.* (2004) enfatizaram que em peixes onívoros as proporções dos componentes da dieta relacionam-se com o comprimento do intestino. Logo, espera-se que onívoros com tendência à carnívoria apresentem intestinos mais curtos e os com tendência à herbívoros, mais longos. Entretanto, de forma geral, os onívoros não apresentam muitas especializações, o que faz com que as espécies deste grupo trófico possuam grande variação morfológica tal como evidenciou Horn (1998).

T. rendalli, introduzida em diversas bacias da América do Sul, apresenta grande comprimento do intestino o que reflete a herbívoros, conforme verificado por Barbieri *et al.* (1994). Outro Ciclíteo que apresenta longo intestino é *Archocentrus spilurus*, conforme observado por Cochran-Biederman & Winemiller (2010). Segundo estes, a espécie é onívora, porém consome principalmente algas bentônicas e macrófitas, que são alimentos relativamente resistentes à digestão e permanecem mais tempo no órgão, permitindo maior absorção dos nutrientes. Além do grande comprimento, o intestino desta espécie é espiralado (Cochran-Biederman & Winemiller 2010), o que parece contribuir ainda mais

para o processamento dos alimentos por aumentar a superfície de absorção.

Outra adaptação que contribui para aumentar a área da superfície de absorção do intestino é a presença de cecos, que, em geral, são mais desenvolvidos (maiores e em maior número) em peixes carnívoros (Buddington & Diamond 1986). Smith *et al.* (2000) relacionaram a ausência destas estruturas em *O. niloticus* com sua categoria trófica onívora-herbívoros. Sabendo-se que uma das funções dos cecos intestinais é aumentar a área de absorção do intestino, pode-se afirmar que a presença de um longo intestino já realiza a função de absorver de forma eficiente os nutrientes, não havendo cecos neste caso (Smith *et al.* 2000). Estas estruturas estão presentes em *C. ocellaris*, correspondendo a uma modificação estrutural do sistema digestório para a carnívoria, já que a espécie apresenta pequeno comprimento intestinal (Câmara & Chellappa 1996).

Em relação aos aspectos morfológicos do intestino, o fator que esteve mais relacionado à dieta foi o comprimento. Pouilly *et al.* (2003) relataram que dentre todas as variáveis morfológicas analisadas durante o estudo, o comprimento relativo do intestino foi aquela mais relacionada com a dieta dos peixes. A relação estabelecida por diversos autores com respeito a composição da dieta e o tamanho do órgão foi corroborada, ou seja, as espécies insetívoras e carnívoras apresentam intestino relativamente curto. Intestino longo é comumente verificado

em herbívoras, porém pode ocorrer também em detritívoras-invertívoras, o que pode ser explicado pelo valor energético dos detritos, considerado relativamente baixo. Entretanto, reportou-se que as espécies detritívoras-invertívoras apresentam intestino com comprimento intermediário em relação às carnívoras, uma vez que juntamente com

os detritos a espécie também ingere invertebrados bentônicos. Espécies onívoras apresentam comprimento variável deste órgão, podendo ser tanto curto em onívoros com tendência a carnívoros, como longo naqueles que ingerem primordialmente algas e macrófitas, que é o caso de *A. spilurus* (Figura 14).

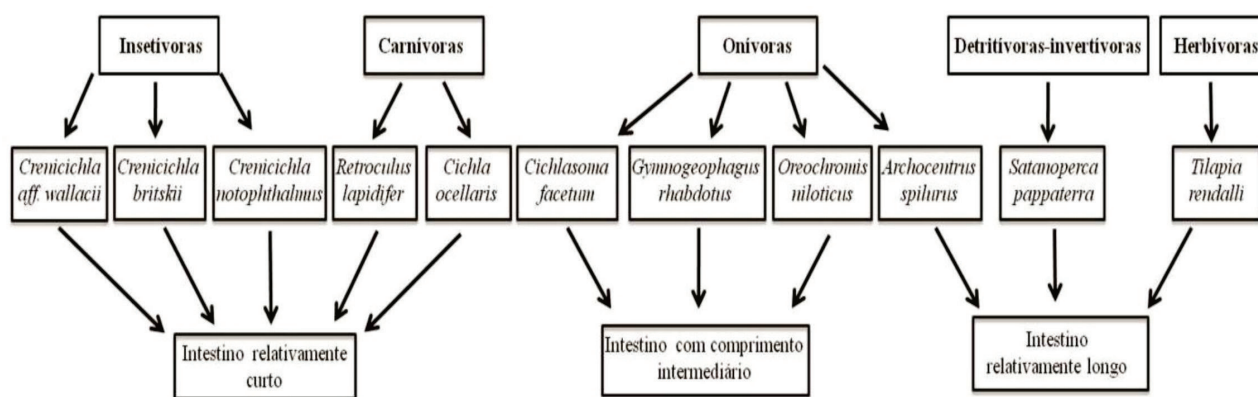


Figura 14. Relação entre morfologia do intestino e categorias tróficas de Ciclídeos.
 Figure 14. Relation between intestine morphology and trophic categories of Cichlids.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As questões relacionadas à origem das adaptações nos animais ao ambiente em que vivem constituem interesses muito antigos e, neste contexto, a ecomorfologia contribui no sentido de investigar como ocorrem estes processos adaptativos. Diante disto, a ecomorfologia apresenta-se como uma importante ferramenta que permite realizar inferências sobre a forma de uso de recursos dos indivíduos a partir dos aspectos morfológicos.

As estruturas morfológicas relacionadas à alimentação dos Ciclídeos apresentam estreita relação com suas categorias tróficas. A partir dos estudos ecomorfológicos foram verificados padrões ligados à dieta e às estruturas tróficas, tais como boca, dentes, rastros branquiais, estômago e intestino. A forma e orientação da boca, bem como o desenvolvimento dos lábios relacionam-se com a dieta das espécies de Ciclídeos, indicando onde e como o alimento é capturado. Os estudos sobre os dentes evidenciaram que a partir da análise da forma é possível sugerir o tipo de alimento ingerido pela espécie e, na maioria dos casos, como ocorre a ação mecânica dos dentes sobre os alimentos. A dimensão e o distanciamento dos

rastros branquiais também se relacionam diretamente com o tamanho da partícula alimentar utilizada, o que pode sugerir o tipo de alimento ingerido. Quanto ao estômago, a forma e, principalmente, o tamanho são os fatores mais correlacionados com a categoria trófica da espécie. Com referência ao intestino, o fator mais relacionado à dieta é o seu comprimento.

À medida que estudos de ecomorfologia abordem maior número de fatores que podem influenciar as relações ecomorfológicas, tais como aspectos comportamentais, fisiológicos, relacionados ao ambiente e relações de competição e predação entre as espécies, as questões ligadas ao uso dos recursos pelas espécies tornam-se mais claras. Entretanto, neste estudo, notou-se que a ecomorfologia pode contribuir com a identificação dos processos relacionados às adaptações das espécies ao meio, uma vez que a partir da morfologia é possível fazer inferências a respeito da utilização dos recursos alimentares.

AGRADECIMENTOS: Este trabalho contou com a colaboração do Professor Horácio Ferreira Júlio Júnior e da pesquisadora Rosemara Fugi, através de valiosas sugestões e participação da banca de qualificação desta revisão. Agradecemos também a João Paulo Alves Pagotto pelos comentários e sugestões, aos avaliadores anônimos e a CAPES pela concessão da bolsa individual de formação de pesquisador de mestrado a Ana Lúcia Antunes Sampaio.

REFERÊNCIAS

- ABELHA, M.C.F. & GOULART, E. 2004. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 26: 37-45, <http://dx.doi.org/10.4025/actasciobiols.v26i1.1657>
- AGOSTINHO, A.A.; BINI, L.M.; GOMES, L.C.; JÚLIO JR, H.F.; PAVANELLI, C.S. & AGOSTINHO, C.S. 2004. Fish Assemblages. Pp. 223-246. In: S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn (eds.). The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Backhuys Publishers, Leiden. 393p.
- AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. & PELICICE, F.M. 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá, PR. 501p.
- BARBIERI, G.; PERET, A.C. & VERANI, J.R. 1994. Notas sobre a adaptação do trato digestivo ao regime alimentar em espécies de peixes da região de São Carlos (SP). I. Quociente intestinal. *Revista Brasileira de Biologia*, 54: 63-69.
- BERGMANN, G.T. & MOTTA, P.J. 2005. Diet and morphology through ontogeny of the nonindigenous Mayan cichlid '*Cichlasoma (Nandopsis)*' *urophthalmus* (Gunther 1862) in southern Florida. *Environmental Biology of Fishes*, 72: 205-211, <http://dx.doi.org/10.1007/s10641-004-1480-1>
- BEYRUTH, Z.; MAINARDES-PINTO, C.S.R.; FUSCO, S.M.; FARIA, F.C. & SILVA, A.L. 2004. Utilização de alimentos naturais por *Oreochromis niloticus* em tanques de terra com arraçoamento. *Boletim do Instituto da Pesca*, 30: 9-24.
- BOND, C.E. 1979. *Biology offishes*. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA. 514p.
- BONE, Q.; MARSHALL, N.B. & BLAXTER, J.H.S. 1995. *Biology of fishes*. Second Edition. Chapman & Hall, London, UK. 332p.
- BRITSKI, H.A.; SILIMON, K.Z.S. & LOPES, B.S. 2007. *Peixes do Pantanal: manual de identificação*. Segunda edição. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, DF. 227p.
- BOUTON, N.; Van OS, N. & WITTE, F. 1998. Feeding performance of Lake Victoria rock cichlids: testing predictions from morphology. *Journal of Fish Biology*, 53: 118-127, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01022.x>
- BUCKUP, P.A. 1999. Sistemática e Biogeografia de Peixes de Riachos. Pp.91-138. 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. <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.1999.0601.03>
- BUDDINGTON, R.K. & DIAMOND, J.M. 1986. Aristotle revisited: the function of pyloric caeca in fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 83: 8012 -8014, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.83.20.8012>
- CACECI, T.; EL-HABBACK, H.A.; SMITH, S.A. & SMITH, B.J. 1997. The stomach of *Oreochromis niloticus* has three regions. *Journal of Fish Biology*, 50: 939-952, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01620>
- CÂMARA, M.R. & CHELLAPPA, S. 1996. Regime alimentar e adaptações morfo-anatômicas do trato digestivo de três espécies de Ciclêdeos (Pisces: Cichlidae). *Boletim do DOL/CB/UFRN*. 9: 59-66.
- CASATTI, L. 2002. Alimentação dos peixes em um riacho do parque estadual Morro do Diabo, bacia do alto rio Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 2: 1-14.
- CHAKRABARTY, P. 2004. Cichlids biogeography: comment and review. *Fish and Fisheries*, 5: 97-119, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00148.x>
- COCHRAN-BIEDERMAN, J.L. & WINEMILLER, K.O. 2010. Relationships among habitat, ecomorphology and diets of cichlids in the Bladen River, Belize. *Environmental Biology of Fishes*, 88:143-152, <http://dx.doi.org/10.1007/s10641-010-9624-y>
- DARWIN, C. 1981. *A Origem das Espécies*. Tradução de Eduardo Fonseca. Hemus, São Paulo, SP. 471p.
- DELARIVA, R.L. & AGOSTINHO, A.A. 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loriciariids. *Journal of Fish Biology*, 58: 832-847, <http://dx.doi.org/10.1006/jfbi.2000.1499>
- DIAS, A.C.M.I.; BRANCO, C.W.C. & LOPES, V.G. 2005. Estudo da dieta natural de peixes no reservatório de Ribeirão das Lajes, Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Scientiarum: Biological Sciences*, 27: 355-364, <http://dx.doi.org/10.4025/actasciobiols.v27i4.1270>
- FRYER, G. & ILES, T.D. 1972. *The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa*. T.F.H. Publications, Neptune City, NJ. 641p.
- FUGI, R. 1993. Estratégias alimentares utilizadas por cinco espécies de peixes comedoras de fundo do alto rio Paraná/PR-MS. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos, SP, Brasil. 142p.

- GARGIULO, A.M.; CECCARELLI, P., DALL'AGLIO, C. & PEDIYI, V. 1997. Ultrastructural study on the stomach of *Tilapia* spp. (Teleostei). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 26: 331-336, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0264.1997.tb00144.x>
- GATZ JR., A.J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 21: 91-124.
- GERKING, S.D. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, San Diego, CA. 399p.
- GOLDSTEIN, R.J. 1988. *Cichlids of the world*. T.F.H. Publications. Neptune City, NJ. 382p.
- GIBRAN, F.Z.; FERREIRA, K.M. & CASTRO, R.M.C. 2001. Diet of *Crenicichla britskii* (Perciformes: Cichlidae) in a stream of rio Aguapeí Basin, upper rio Paraná system, southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 1: 1-5.
- GRAÇA, W.J. & PAVANELLI, C.S. 2007. *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. EDUEM, Maringá, PR. 241p.
- HAHN, N.S. & CUNHA, F. 2005. Feeding and trophic ecomorphology of *Satanoperca pappaterra* (Pisces, Cichlidae) in the Manso Reservoir, Mato Grosso State, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48: 1007-1012, <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132005000800017>
- HILDEBRAND, M. 1995. *Análise da estrutura dos vertebrados*. Tradução de Ana Maria de Souza (coord.). Atheneu, São Paulo, SP. 700p.
- HOLZMAN, R.; DAY, S.W.; MEHTA, R.S. & WAINWRIGHT, P.C. 2008. Jaw protrusion enhances forces exerted on prey by suction feeding fishes. *Journal of the Royal Society Interface*, 5: 1445-1457, <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2008.0159>
- HORA, S.L. 1922. Structural modifications in the fish of mountain torrents. *Records of the Indian Museum*, 24: 31-61.
- HORN, M.H. 1998. Feeding and digestion. Pp. 43-63. In: D.H. Evans (ed.). *The physiology of fishes*. Second Edition. CRC Press, Boca Raton, FL. 519p.
- HUBBS, C.L. & LAGLER, K.F. 1947. *Fishes of the Great Lakes region*. Cranbrook Institute of Science. Bulletin n° 26. Cranbrook Press, Bloomfield Hills, MI. 186p.
- HULSEY, C.D. & GARCÍA de LEÓN, F.J. 2005. Cichlid jaw mechanics: linking morphology to feeding specialization. *Functional Ecology*, 19: 487-494, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00987.x>
- HULSEY, C.D.; HOLLINGSWORTH JR, P.R. & HOLZMAN, R. 2010. Co-evolution of the premaxilla and jaw protrusion in cichlid fishes (Heroine: Cichlidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 619-629, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01468.x>
- HUTCHINSON, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159, <http://dx.doi.org/10.1086/282070>
- HUYSSSEUNE, A.; SIRE, J.Y. & WITTEN, P.E. 2009. Evolutionary and developmental origins of the vertebrate dentition. *Journal of Anatomy*, 214: 465-476, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7580.2009.01053.x>
- HYATT, K.D. 1979. Feeding strategy. Pp. 71-119. In: W.S. Hoar; D.J. Randall & J.R. Brett (eds.). *Fish Physiology*. Volume VIII-Bioenergetics and Growth. Academic Press, San Diego, CA. 786p.
- JOBLING, M. 1996. *Environmental Biology of Fishes*. Chapman & Hall, London, UK. 455p.
- KARR, J.R. & JAMES, F.C. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution on species and communities. Pp. 258-291. In: M.L. Cody. & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, MA. 545p.
- KULLANDER, S.O. 1986. *Cichlid fishes of the Amazon river drainage of Peru*. Swedish Museum of Natural History, Stockholm. 431p.
- KULLANDER, S.O. 1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). Pp. 461-498. In: L.R. Malabarba; R.E. Reis; R.P. Vari; Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena (eds.). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, RS. 603p.
- KULLANDER, S. O. 2003. Family Cichlidae. Pp. 605-654. In: R.E. Reis; S.O. Kullander & C.J. Ferraris Jr. (eds.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, RS. 742p.
- KULLANDER, S.O. & FERREIRA, E.J.G. 2005. Two new species of *Apistogramma* Regan (Teleostei; Cichlidae) from the rio Trombetas, Pará State, Brasil. *Neotropical Ichthyology*, 3: 361-371, <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252005000300003>
- KULLANDER, S.O. & NIJSSEN, H. 1989. *The cichlids of Surinam*: Teleostei: Labroidae. E. J. Brill, Leiden. 256p.

- LAGLER, K.F.; BARDACH, J.E.; MILLER, R.R. & PASSINO, D.R.M. 1977. *Ichthyology*. Second Edition. John Wiley & Sons, New York, NY. 506p.
- LAZZARO, X. 1991. Feeding convergence in South American and African zooplanktivorous cichlids *Geophagus brasiliensis* and *Tilapia rendalli*. *Environmental Biology of Fishes*, 31: 283-293, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00000693>
- LIEM, K.F. 1991. Functional morphology. Pp. 129-150. In: M.H.A. Keenleyside (ed.). *Cichlid Fishes: behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London, UK. 378p.
- LINDSEY, C.C. 1978. Form, function, and locomotory habitats in fish. Pp. 1-88. In: W.S. Hoar & D.J. Randall (eds.). *Fish physiology: locomotion*. Volume 7. Academic Press, New York, NY. 576p., [http://dx.doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60163-6](http://dx.doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60163-6)
- LOWE-McCONNELL, R.H. 1991. Ecology of cichlids in South American and African waters, excluding the African Great Lakes. Pp. 60-85. In: M.H.A. Keenleyside (ed.). *Cichlid Fishes: Behaviour, ecology and evolution*. Chapman & Hall, London, UK. 378p.
- LOWE-McCONNELL, R.H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Tradução de Anna Emília A. de M. Vazzoler, Angelo Antonio Agostinho & Patrícia T. M. Cunningham. EDUSP, São Paulo, SP. 534p.
- McCOLLUM, M. & SHARPE, P.T. 2001. Evolution and development of teeth. *Journal of Anatomy*, 199: 153-159, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-7580.2001.19910153.x>
- MEYER, A. 1989. Cost of morphological specialization: feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. *Oecologia*, 80: 431-436, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00379047>
- MEYER, A. 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in east african cichlid fishes. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 279-284, [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90255-N](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(93)90255-N)
- MONTAÑA, C.G. & WINEMILLER, K.O. 2009. Comparative feeding ecology and habitats use of *Crenicichla* species (Perciformes: Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology*, 7: 267-274, <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252009000200019>
- MORAES, M.F.P.G.; BARBOLA, I.F. & DUBOC, L.F. 2004. Feeding habits and morphometry of digestive tracts of *Geophagus brasiliensis* (Osteichthyes, Cichlidae), in a lagoon of high Tibagi river, Paraná State, Brazil. *Publicatio UEPG Ciências Biológicas e da Saúde*, 10: 37-45.
- MOREIRA, S.S. & ZUANON, J. 2002. Dieta de *Retroculus lapidifer* (Perciformes: Cichlidae), um peixe reofilico do rio Araguaia, estado do Tocantins, Brasil. *Acta Amazonica*, 32: 691-705.
- MORETTO, E.M.; MARCIANO, F.T.; VELLUDO, M.R.; FENERICH-VERANI, N.; ESPÍNDOLA, E.L.G. & ROCHA, O. 2008. The recent occurrence, establishment and potential impact of *Geophagus proximus* (Cichlidae: Perciformes) in the Tietê River reservoirs: an Amazonian fish species introduced in the Paraná Basin (Brazil). *Biodiversity and Conservation*, 17: 3013-3025, <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5>
- MOTTA, P.J.; NORTON, S.F. & LUCZKOVICH, J.J. 1995. Perspective on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 23-33, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00005904>
- OLIVEIRA, D.C & BENNEMANN, S.T. 2005. Ictiofauna, recursos alimentares e relações com interferências antrópicas em um riacho urbano no sul do Brasil. *Biota Neotropica*, 5: 95-107, <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032005000100011>
- OLIVEIRA, E.F.; GOULART, E.; BREDÁ, L.; MINTE-VERA, C.V.; PAIVA, L.R.S. & VISMARA, M.R. 2010. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, 8:569-586, <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252010000300002>
- PERES-NETO, P.R. 1999. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riachos. 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., <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.1999.0601.07>
- POUILLY, M.; LINO, F.; BRETENOUX, J.G. & ROSALES, C. 2003. Dietary – morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *Journal of Fish Biology*, 62: 1137-1158, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00108.x>
- RABELO, H. & ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M. 2002. A dieta e o consumo diário de alimento de *Cichla monoculus* na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 32: 707-724.
- RICKLEFS, R.E & MILES, D.B. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. Pp. 13-41. In: P.C. Wainwright & S.M. Reilly (eds.).

- Ecological morphology: integrative organismal biology, The University of Chicago Press, Chicago, IL. 376p.
- RODRIGUES, S.S. & MENIN, E. 2005. Anatomia da cavidade bucofaringeana de *Conorhynchos conirostris* (Valenciennes, 1984) (Siluriformes). *Revista Ceres*, 52:843-862.
- SABINO, J. & CASTRO, R.M.C. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50: 23-36.
- SCHAEFER, S.A. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). Pp. 375-400. In: L.R. Malabarba; R.E. Reis; R.P. Vari; Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena (eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, RS. 603p.
- SEEHAUSEN, O. 2006. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 273: 1987-1998, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2006.3539>
- SILVA, M.R. 2007. Histologia do tubo digestório de *Satanoperca pappaterra* (Osteichthyes, Cichlidae). *Monografia de qualificação*. Universidade Estadual de Maringá. Maringá, PR, Brasil. 15p.
- SMITH, B.J.; SMITH, S.A.; TENGJAROENKUL, B. & LAWRENCE, T.A. 2000. Gross morphology and topography of the adult intestinal tract of the tilapia fish, *Oreochromis niloticus* L. *Cells Tissues Organs*, 166: 294-303, <http://dx.doi.org/10.1159/000016743>
- STURMBAUER, C. 1998. Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: a dynamic model of adaptative radiation. *Journal of Fish Biology*, 53 (Supplement A): 18-36, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01015.x>
- TEIXEIRA, I. & BENNEMANN, S.T. 2007. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil. *Biota Neotropica*, 7: 67-76, <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032007000200007>
- TRAPANI, J. 2003 (a). Geometric morphometric analysis of body-form variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Ciénegas cichlid. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 357-369, <http://dx.doi.org/10.1023/B:EBFI.0000005763.96260.2a>
- TRAPANI, J. 2003 (b). Morphological variability in the Cuatro Ciénegas cichlid, *Cichlasoma minckleyi*. *Journal of Fish Biology*, 62: 276-298, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00006.x>
- TRAPANI, J. 2004. A morphometric analysis of polymorphism in the pharyngeal dentition of *Cichlasoma minckleyi* (Teleostei: Cichlidae). *Archives of Oral Biology*, 49: 825- 835, <http://dx.doi.org/10.1016/j.archoralbio.2004.03.003>
- van der KLAAUW, C.J. 1948. Ecological studies and reviews. IV Ecological morphology. *Bibliotheca Biotheoretica*, 4: 27-111.
- WAINWRIGHT, P.C. & REILLY, S.M. 1994. Introduction. Pp.1-9. In: P.C. Wainwright & S.M. Reilly (eds.). Ecological morphology: integrative organismal biology, The University of Chicago Press, Chicago, IL. 376p.
- WAINWRIGHT, P.C. & RICHARD, B.A. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 97-113, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00005909>
- WAINWRIGHT, P.C. 1996. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology*, 77: 1336-1343, <http://dx.doi.org/10.2307/2265531>
- WIKRAMANAYAKE, E.D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, 71: 1756-1764, <http://dx.doi.org/10.2307/1937583>
- WOOTTON, R.J. 1992. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London, UK. 404p.
- YAFE, A.; LOUREIRO, M.; SCASSO, F. & QUINTANS, F. 2002. Feeding of two cichlidae species (Perciformes) in an hypertrophic urban lake. *Iheringia, Série Zoologia*, 92: 73-79, <http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212002000400009>
- VERIGINA, I. A. 1990. Basic adaptations of the digestive system in bony fishes as a function of diet. *Journal Ichthyology*, 30: 897-907.
- XIE, S.; CUI, Y. & LI, Z. 2001. Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology*, 58: 1714-1729, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02325.x>
- ZAGANINI, R.L. 2009. Caracterização do regime alimentar de *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) e *Tilapia rendalli* (Boulenger, 1897) na represa de Barra Bonita, Médio Rio Tietê, SP. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Estadual Paulista. Botucatu, SP, Brasil. 71p.

ZAMBRANO, L.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; MENEZES, N. & PETERSON, A.T. 2006. Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 1903-1910, <http://dx.doi.org/10.1139/f06-088>

ZAVALA-CAMIN, L.A. 1996. *Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes*. EDUEM, Maringá, PR. 129p.

ZAYED, A.E. & MOHAMED, S.A. 2004. Morphological study on the gills of two species of fresh water fishes: *Oreochromis niloticus* and *Clarias gariepinus*. *Annals of Anatomy*, 186: 295-304, [http://dx.doi.org/10.1016/S0940-9602\(04\)80044-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0940-9602(04)80044-X)

Submetido em 21/06/2011

Aceito em 10/10/2011