Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais

Luciani Breda*, Edson Fontes de Oliveira e Erivelto Goulart

*Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Departamento de Biologia, Núcleo de Pesquisas em Limnologia Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia), Universidade Estadual de Maringá, Av. Colombo, 5790, 87020-900, Maringá, Paraná, Brasil. *Autor para correspondência. e-mail: lucianibreda@yahoo.com.br*

RESUMO. A ecomorfologia é o estudo da relação entre a forma dos organismos e os fatores ambientais. Nesse contexto, estudos de morfologia funcional relacionados à locomoção fornecem explicações de causa e de efeito na relação fenótipo-ambiente. O objetivo deste trabalho foi revisar relações de forma e de função das estruturas da morfologia externa relacionadas à locomoção em peixes. As estruturas responsáveis pela propulsão podem ser divididas em tronco e nadadeiras. De forma geral o corpo pode ser fusiforme, o qual proporciona ao peixe maior alcance de velocidade, comprimido e truncado, com maior manobrabilidade, ou deprimido, com melhor desempenho para explorar o substrato. De acordo com aspectos morfo-funcionais, as nadadeiras seguem tendência evolutiva. No entanto, cada uma das nadadeiras e o tronco podem ser utilizados como principal órgão de propulsão realizando tanto movimentos ondulatórios quanto oscilatórios. De modo geral, é possível detectar uma tendência evolutiva da locomoção por ondulação de todo o corpo para locomoção por oscilação da nadadeira caudal.

Palavras-chave: peixes, ecomorfologia, locomoção, tronco, nadadeiras, neotropical.

ABSTRACT. Ecomorphology of fish locomotion with focus on neotropical species. Ecomorphology is the study between organism form and environmental factors. In this context, studies of functional morphology of locomotion provide explanations of result and cause to the phenotype-environment interactions. The object of this paper was to review form and function relation of the extern structures of the morphology related to trunk and fins. The structures responsible for propulsion can be divided in trunk and fins. On the whole, the body can be fusiform, that offers the fish higher manobrability, or depressed, with better performance to explore substrate. According to these morpho-function aspects, the fins follow an evolution trend. Nevertheless, each one of the fins and the trunk can be used as the main organs of the propulsion making undulatory and oscillatory movements. On the whole, it is possible to detect an evolution trend from locomotion by undulation of the entire body to locomotion by the oscillation of the caudal fin.

Key words: fishes, ecomorphology, locomotion, trunk, fins, neotropical.

Introdução

A ecomorfologia é o estudo da relação entre a forma, definida como parte do organismo discriminada pelas propriedades físicas da matéria que a constitui (Barel, 1983) e fatores ambientais, que são fatores externos, físicos e bióticos, os quais interagem de algum modo com o organismo (Bock e von Wahlert, 1965). Fundamenta-se ao conceito de adaptação, pois se aplica às estruturas que conferem desempenho ao indivíduo e no conceito de papel biológico, ou seja, como as estruturas são utilizadas durante o tempo de vida do organismo (Bock Von Wahlert, 1965). Estudos ness área partem do pressuposto de que a variação morfológica leva à diferenças funcionais e de desempenho que resultam em diferenças de uso de recursos (Motta *et al.*, 1995).

Estudos sobre a forma dos organismos e como eles vivem no ambiente são antigos. Aristóteles, no séc. IV a.C., sugeriu relação entre a forma do corpo, hábitat e locomoção em peixes de água doce (Lindsey, 1978). Entretanto o embasamento teórico da ecomorfologia iniciou-se com a explicação científica da seleção natural de caracteres adaptados proposto por Darwin. Posteriormente, a despeito das restrições ambientais, o significado biológico de aspectos morfológicos pôde ser observado em trabalhos como os de Hora (1922), sobre adaptações estruturais de peixes de riachos de montanha. Sob a influência de Böker (pioneiro na utilização do termo

anatomia biológica), Van Der Klaauw (1948) usou o termo ecologia morfológica para definir a relação entre as estruturas do organismo e seu ambiente, sem, no entanto, distinguir entre função e papel biológico. Por volta de 1950, surgiram estudos de anatomia funcional e as definições de Bock e von Wahlert (1965) de função das estruturas como sendo sua ação (operação), e de papel biológico como a forma com que elas são utilizadas na vida do organismo. Essa fase pode ser considerada primordial para a distinção da morfologia ecológica e funcional.

Karr e James (1975) introduziram o termo ecomorfologia. Além desses, outros ecólogos passaram a responder questões relacionadas ao conceito de nicho, estrutura de comunidades, competição, partição de recursos e diversidade de táxons a partir de características fenotípicas (Gatz, 1979; Felley, 1984; Watson e Balon, 1984; Wikramanayake, 1990; Winemiller, 1991; Douglas e Mathews, 1992; Hugueny e Pouilly, 1999; Bellwood *et al.*, 2002; Wainwright *et al.*, 2002; Langerhans *et al.*, 2003; Pouilly *et al.*, 2003). No Brasil, destacam-se Beaumord (1991, 2000), Barrela *et al.* (1994), Catella e Petrere (1998), Freire e Agostinho (2001) e Breda (2005).

A importância da locomoção para estudos ecomorfológicos está no fato de que o tipo de natação utilizada tem implicações diretas sobre o uso de hábitat (Wainwright *et al.*, 2002), as interações bióticas (Werner, 1977) e o forrageamento (Webb, 1984). Dessa forma, torna-se imprescindível o conhecimento de aspectos morfo-funcionais relacionados à locomoção.

Diante do caráter holístico da ecomorfologia, torna-se evidente a necessidade de fundamentos da morfologia descritiva, funcional e da ecologia, principalmente estudos funcionais e biomecânicos, os quais fornecem explicações de causa e de efeito na relação fenótipo-ambiente. Reilly e Wainwright (1994) afirmaram que ecólogos freqüentemente ignoram a literatura de morfologia funcional que pode auxiliar na escolha de traços morfológicos relacionados à ecologia. Dessa forma, como o comportamento locomotor é amplamente determinado pela habilidade natatória do animal, tornam-se pertinentes estudos morfo-funcionais, pois apresentam implicações sobre seu modo de vida (Webb, 1984). Desse modo, o presente trabalho pretendeu revisar relações de forma e de função das estruturas da morfologia externa relacionadas à locomoção em peixes com enfoque para espécies neotropicais.

Estruturas morfológicas externas relacionadas à locomoção

Tronco e resistência do meio

A forma do corpo dos peixes pode ser interpretada como resultado de adaptações evolutivas às pressões ambientais. Dessa forma, a resistência que a água exerce sobre o corpo deve ser conhecida devido à alta correlação que apresenta com aspectos hidrodinâmicos (Matthews, 1998).

A resistência do meio aquático pode ser dividida em dois componentes: fricção e pressão (Alexander, 1967). As camadas de água, em contato com um corpo em movimento, movem-se com ele, ao contrário das camadas mais distantes que permanecem inalteradas. Entre esses dois grupos de camadas, há formação de uma que é intermediária e denominada camada limite. A viscosidade da água entre a camada limite e a água mais distante resulta na resistência por fricção, que é diretamente proporcional à área de superfície do corpo. A outra forma de resistência ocorre por diferença de pressão resultante do deslocamento da água com formação de fluxo turbulento, ao longo ou atrás do corpo em movimento, e é dependente da flexibilidade e da velocidade das estruturas (Hildebrand, 1995).

De forma geral, Lagler *et al.* (1977) classificaram a forma do tronco em: (i) fusiforme, com seção transversal circular, altura máxima localizada aproximadamente no 1/3 anterior do seu comprimento e pedúnculo caudal fino; (ii) atenuado ou alongado; (iii) truncado, ou seja, mais curto; (iv) comprimido, ou achatado lateralmente e alto dorso-ventralmente; e (v) deprimido caracterizado por achatamento dorso-ventral.

O corpo fusiforme é teoricamente ideal para locomoção à alta velocidade, pois a altura máxima localizada na parte anterior do corpo, o pedúnculo caudal fino e a nadadeira caudal alta amenizam as forças de oposição ao movimento. Essa é a forma de excelentes nadadores (migradores) como *Salminus maxillosus* da bacia do rio Paraná (Brasil). A altura máxima localizada na parte anterior evita que essa porção do corpo oscile lateralmente durante a propulsão (Webb, 1984). O pedúnculo fino promove diminuição das ondas de turbulência causadas pelo deslocamento da parte anterior do corpo e associado a uma nadadeira caudal alta, com extremidades inferior e superior fora da zona de turbulência, permite ao peixe aplicar maior força

de propulsão (Allev, 1963).

Dados experimentais comprovam que peixes curtos e comprimidos apresentam maior manobrabilidade (Werner, 1977; Webb *et al.*, 1996). Essa característica é definida como a capacidade de o peixe realizar uma manobra em menor ângulo e em maior velocidade. Quando um peixe rotaciona seu corpo em torno de um eixo, as partes mais distantes do eixo movem-se mais rápido do que as mais próximas. Quanto mais rápido esse movimento é realizado, maior é a resistência e, conseqüentemente, a força usada para compensá-la. Portanto, se o corpo é curto e alto, menor será a resistência quando ele realiza uma manobra como uma arfagem (movimentos dorso-ventrais) ou guinada (laterais) (Alexander, 1967). Logo, peixes com esta morfologia apresentam maior desempenho em hábitats onde a manobrabilidade é importante, como em lagos ricos em vegetação ou em recifes de corais (hábitats estruturados). O gênero *Serrasalmus* pode exemplificar essa característica, pois compreende espécies cujo comportamento alimentar e reprodutivo especializado em manobras (Sazima e Machado, 2003; Hahn *et al.*, 1997; Suzuki, 1992). Por outro lado, o corpo fusiforme apresenta maior desempenho em regiões pelágicas que não apresentam obstáculos, pois alcançam alta velocidade de natação (Werner, 1977).

Através da divergência morfológica intra-específica associada ao hábitat em *Poecilia vivipara*, observa-se que o corpo é mais alto em indivíduos que habitam regiões cobertas por macrófitas e mais fusiforme em indivíduos que habitam regiões abertas (Neves e Monteiro, 2003). O mesmo padrão pode ser observado para *Bryconops caudomaculatus* e *Biotodoma wawrini* (Figura 1), representada por indivíduos de corpo mais fusiforme, em canais do que em lagoas da planície de inundação venezuelana (Langerhans *et al.*, 2003), e para indivíduos de *Serrasalmus marginatus*, *Moenkhausia intermedia* e *Astyanax altiparanae,* que apresentam o corpo mais baixo em ambientes lóticos do que em ambientes lênticos da planície alagável do alto rio Paraná (Breda, 2005).

Os peixes de corpo deprimido habitam preferencialmente regiões próximas ao sedimento. Nestes, a porção delimitada entre uma linha longitudinal que liga as extremidades anterior e posterior até a superfície ventral do corpo é achatada dorso-ventralmente e permite melhor desempenho na locomoção sobre o substrato (Gatz, 1979).

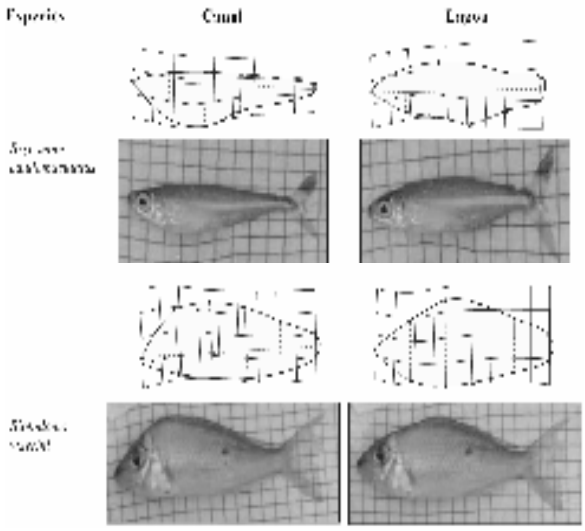

Figura 1. Diferenças morfológicas na forma do tronco em Bryconops caudomaculatus e Biotodoma wavrini entre hábitats (canal e lagoa). A localização da altura máxima do corpo é mais anterior nos peixes que habitam canais (modificado de Langerhans *et al.*, 2003).

Corpos deprimidos, baixos e geralmente alongados com pedúnculos longos caracterizam peixes que vivem em hábitats de maior correnteza (Hora, 1922; Keast, 1978). O maior problema para que um organismo explore um ambiente de corredeiras é a manutenção da sua posição na coluna d'água (Casatti, 1996). Nesses peixes atuam forças de resistência que tendem a elevar o seu corpo do substrato. Esse efeito de ascensão é chamado efeito *Bernoulli* e resulta do movimento mais rápido das moléculas de água sobre a superfície superior do que na superfície inferior do corpo (Webb, 1975). No entanto, se ele é posicionado em contato com o sedimento, este efeito é anulado e, desse modo, podem suportar fluxos rápidos de água. Para a ictiofauna neotropical, distinguem-se os Siluriformes, especialmente os loricarídeos de comportamento detritívoro como *Loricariichthys platymetopon*.

Nadadeiras

As nadadeiras apresentam funções relacionadas, principalmente, à locomoção aquática, seja como guia ao movimento de propulsão, seja como principais órgãos propulsores. Além dessas funções, podem estar relacionadas à reprodução, como a anal de *Hypophthalmus edentatus,* o vôo, como as peitorais dos Exocoetidae (Davenport, 1994), a locomoção terrestre e a defesa, como as peitorais e dorsal de *Parauchenipterus galeatus* e camuflagem (Geerlink, 1989). Todas essas funções, com exceção da nadadeira adiposa, são

formadas por dois componentes do esqueleto: os pterigióforos e os raios, sendo que estes últimos podem ser rígidos (espinhos) ou flexíveis (Gosline, 1971). Os raios rígidos são comumente usados para defesa e os raios flexíveis são importantes no enrijecimento e no controle da posição das nadadeiras durante a locomoção (Videler, 1993).

O aumento da especialização das nadadeiras, que é verificado quando se compara o tipo de locomoção (ondulação e locomoção caudal), sugere uma das principais conquistas evolutivas entre os teleósteos. No segundo tipo, encontrado em espécies mais recentes, as nadadeiras tornaram-se mais especializadas para exercerem funções específicas que estão relacionadas a sua localização no corpo (Allev, 1963). De acordo com aspectos funcionais, as nadadeiras podem ser apresentadas em grupos ou tratadas isoladamente (Alexander, 1967; Gosline, 1971; Videler, 1993).

Caudal

A forma externa lateral da caudal pode ser simétrica com lobos dorsal e ventral de mesmo tamanho, denominada homocerca. Nadadeiras desse tipo podem apresentar forma arredondada (com a borda posterior convexa), truncada (com a borda posterior reta), emarginada (com a borda posterior côncava) e furcada (dividida em dois lobos, um superior e um inferior). As nadadeiras podem também ser assimétricas, interna e externamente, com lobos diferentes, denominadas heterocerca. Essa pode ser hipocerca quando o lobo inferior é maior e epicerca quando o lobo superior é maior.

Estudos filogenéticos revelam que a caudal heterocerca é característica de peixes mais primitivos e é mais comum em tubarões e em outros peixes de nadadeiras com raios (Figura 2). Por outro lado, a caudal homocerca pode ser considerada uma morfologia derivada e está presente na maioria dos teleósteos recentes (Lauder, 1989 e 2000).

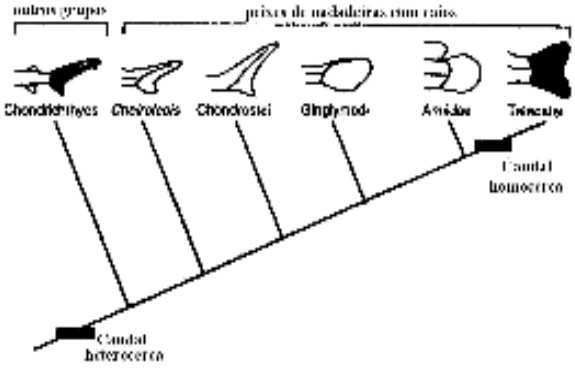

Figura 2. Demonstração do principal padrão de evolução da nadadeira caudal a partir da condição heterocerca primitiva para a configuração derivada homocerca (modificado de Lauder, 2000).

A nadadeira caudal tem a função primordial de produzir impulso para locomoção contínua e descontínua (aceleração e outras manobras) (Alexander, 1967; Gosline, 1971; Abou-Seedo, 1993). Associada a outras nadadeiras como a dorsal e a anal, realiza frenagens (Gosline, 1971).

Alexander (1967), Gosline (1971) e Lauder (2000) destacaram diferenças funcionais entre a caudal heterocerca e a homocerca. A principal função da heterocerca é promover impulso para propulsão horizontal de todo o corpo e para ascensão da parte posterior. A propulsão é observada pela ondulação do corpo e da caudal, e a elevação da parte posterior ocorre porque a coluna vertebral ou notocorda se estende ao longo do lobo dorsal da caudal, conseqüentemente, este é mais rígido que o ventral. Logo, conforme a nadadeira se movimenta lateralmente durante a locomoção, o lobo dorsal por ser mais rígido, direciona os movimentos do lobo ventral que se movimenta passivamente, promovendo a elevação da parte posterior do corpo (Liao e Lauder, 2000). Essa é uma característica importante para os tubarões, pois, por não apresentarem bexiga natatória, necessitam se locomover continuamente para a manutenção da posição na coluna de água (Webb, 1980). Nesses organismos, as peitorais também promovem ascensão constante para antagonizar a tendência da cabeça para arfagem descendente, permitindo o controle da posição horizontal do corpo (Hildebrand, 1995).

A grande maioria dos teleósteos possui caudal homocerca, a qual gera impulso horizontal devido à simetria e ao movimento sincronizado dos seus lobos (Lauder, 2000). Em teleósteos mais primitivos como Salmoniformes, Siluriformes e Characiformes (Gosline, 1971), além de propulsão, a caudal pode promover arfagens ascendentes e descendentes da parte posterior do corpo por natação voluntária de cada lobo. Dessa forma, movimentos ascendentes são observados quando o lobo superior se move mais rapidamente; ao contrário, movimentos descendentes da parte posterior do corpo ocorrem devido à natação mais acelerada do lobo inferior ou ventral (Gosline, 1971). Em algumas espécies como *Prochilodus lineatus* e *Parauchenipterus galeatus* da planície alagável do alto rio Paraná, os lobos inferior e superior apresentam assimetria considerável, a qual pode estar associada aos movimentos ascendentes e descendentes da parte posterior do corpo. Nos teleósteos recentes, como em espécies da ordem Perciformes, as caudais são altamente flexíveis e os raios se movimentam ao mesmo tempo e em direções contrárias (em fase oposta), promovendo

ondulações verticais que permitem ajustes refinados de posição da porção posterior com a manutenção do restante do corpo (Gosline, 1971). Essa característica confere a esses peixes excelente manobrabilidade.

A razão da altura de uma nadadeira elevada ao quadrado dividida pela sua área é denominada razão-aspecto (Pauly, 1989) e é utilizada como referência para análise do comportamento natatório. Os peixes com caudais lunadas apresentam altos valores para esse índice e nadam contínua e velozmente. A eficiência, nesse caso, deve-se ao fato de as bordas superior e inferior da nadadeira permanecerem fora da zona de turbulência promovida pelo deslocamento do corpo, minimizando a resistência da água sobre a nadadeira. Para esses organismos, a nadadeira caudal é o principal órgão de propulsão, permitindo que apresentem melhor desempenho em regiões abertas (Alexander, 1967).

Peixes com caudais pouco bifurcadas ou arredondadas apresentam baixos valores para o índice de razão-aspecto e geralmente não são bons nadadores para natação contínua à alta velocidade. Alguns peixes que apresentam essas características exibem melhor desempenho em hábitats heterogêneos espacialmente e, freqüentemente, suas nadadeiras são flexíveis, o que permite ajustes finos de posição (Gosline, 1971), como alguns Perciformes. Outros apresentam excelente performance para aceleração, como em *Hoplias malabaricus*.

Dorsal, anal e adiposa

Nadadeiras dorsais podem se estender ao longo do comprimento do dorso, ser divididas em duas ou três nadadeiras separadas ou ser única e pequena (Bond, 1979). Raramente elas inexistem, como em Gymnotiformes da América do Sul. Quanto à anal, na maioria das vezes, localiza-se ventralmente e posterior ao ânus. Em alguns grupos como a truta (Salmonidae) e vários bagres, há uma nadadeira denominada adiposa, a qual é flexível, não apresenta raios e está localizada no dorso do animal, geralmente, sobre o pedúnculo caudal.

A alteração da morfologia e a posição da nadadeira dorsal são componentes centrais da transformação evolutiva morfo-funcional em Actinopterygii (Drucker e Lauder, 2001). A condição exibida por teleósteos mais primitivos é a presença de uma única nadadeira com raios flexíveis (Figura 3), sendo que nos Siluriformes o primeiro raio é transformado em espinho. Por outro lado, teleósteos derivados, como os acantopterígios, apresentam duas dorsais distintas, a primeira (anterior) sustentada por espinhos e a segunda (posterior), por raios flexíveis (Helfman *et al.*, 1997), como em *Plagioscion squamosissimus*.

As principais funções da nadadeira dorsal são promover estabilidade em conjunto com a anal e impedir rotações do corpo em torno do seu eixo horizontal quando realizam guinadas rápidas (Bond, 1979).

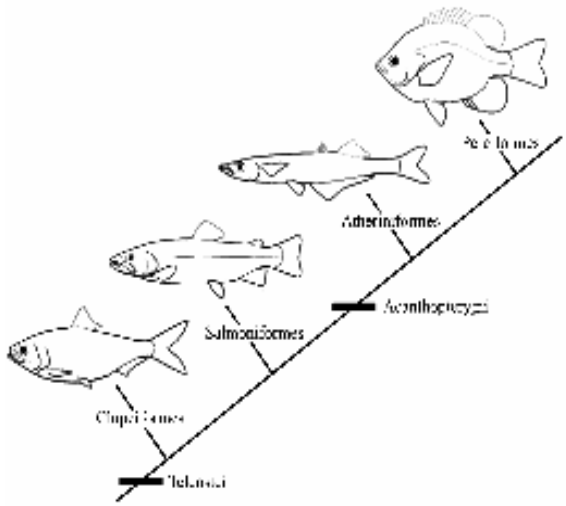

Figura 3. Relações entre algumas ordens de peixes teleósteos que ilustram a variação na forma da nadadeira dorsal. Teleósteos mais primitivos (Ex.: Clupeiformes e Salmoniformes) apresentam uma nadadeira com raios flexíveis. A maioria dos peixes derivados (acantopterígeos) apresentam nadadeira com espinhos anterior à porção flexível. As duas nadadeiras podem ser separadas (Ex.: Atheriniformes) ou contínuas (Ex.: Perciformes) (modificado de Drucker e Lauder, 2001).

Nos casos em que as nadadeiras dorsal e anal são simetricamente opostas, elas são utilizadas na propulsão, em frenagens ou como estabilizadores. De acordo com a sua localização em relação a caudal, observam-se três situações (Figura 4).

Primeira (Figura 4A): em tubarões, os quais, utilizam a ondulação do corpo, a dorsal posterior e a anal promovem impulso em fase oposta à caudal, ou seja, a dorsal e a anal movimentam-se para um lado e a caudal para o outro, acompanhando a ondulação do corpo.

Portanto esses movimentos em direções opostas auxiliam na propulsão. Segunda (Figura 4B): em alguns teleósteos recentes como *Chaetodon*, as porções posteriores da dorsal e da anal auxiliam na propulsão, realizando movimentos na mesma direção e ao mesmo tempo (em fase) que a caudal. Terceira (Figura 4C): a maioria dos teleósteos que se locomovem utilizando a caudal como principal órgão propulsor movimentam a dorsal e a anal de um lado e a caudal de outro. Nesse caso porém, elas não auxiliam na propulsão como ocorre em

tubarões, nos quais o movimento das nadadeiras acompanha a ondulação do corpo. Na maioria dos teleósteos, no momento em que a caudal é golpeada para um lado, o restante do corpo sofre guinadas laterais que são amenizadas pelo aumento da superfície vertical promovido pela presença da anal e da dorsal. Nesse caso, adquirem função de lemes estabilizadores que controlam guinadas de recuo do corpo. Outra função é observada quando os movimentos da dorsal e da anal são abruptos e opostos aos movimentos da caudal, funcionando, dessa forma, em frenagens (Gosline, 1971).

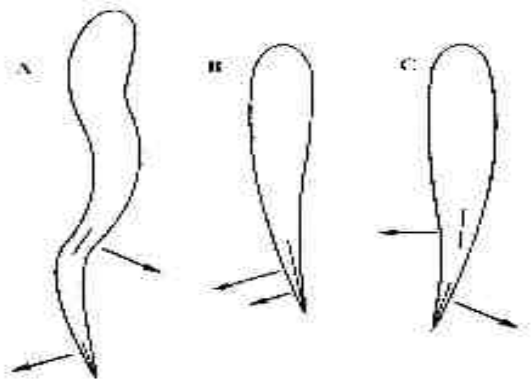

Figura 4. Ilustração da possível função das nadadeiras dorsal e anal: (A): tubarão (Chondrichthyes); (B) *Chaetodon* (teleósteos recentes) e (C): a maioria dos teleósteos. Representação da vista superior da posição da nadadeira dorsal (ou anal) e da caudal. As setas superiores mostram a direção do impulso da dorsal (ou anal) contra a água; as setas inferiores correspondem ao impulso da nadadeira caudal (modificado de Gosline, 1971).

Esse conceito de leme estabilizador explica porque as larvas apresentam uma única nadadeira e os adultos apresentam três, que são descontínuas (caudal, dorsal e anal). As larvas se locomovem por ondulação e uma nadadeira contínua promove um aumento de área de quase toda a extensão dorso-ventral, característica que permite maior eficiência de propulsão, pois maior quantidade de água é deslocada no movimento ondulatório. Em estágios ontogenéticos posteriores, à medida que os peixes passam a utilizar a locomoção caudal, é necessária a existência de três nadadeiras que diminuam guinadas laterais de recuo, como explicado pelo conceito de leme estabilizador.

Em peixes mais primitivos, nos quais a assimetria vertical da dorsal e da anal é grande, a dorsal é situada mais anteriormente e é utilizada como quilha. Com essa função, ela evita a rotação do peixe em torno do seu eixo longitudinal quando realiza guinadas rápidas. Em teleósteos recentes, a porção anterior da dorsal, que também apresenta assimetria em relação à anal, é capaz de realizar movimentos para a direita e para a esquerda (deflexões). Isso ajusta a posição do corpo durante a propulsão (com conseqüente aumento da estabilidade), abaixando-a para minimizar a resistência e para alcançar maior velocidade e elevando-a em guinadas. A porção posterior constituída de raios flexíveis, juntamente com a anal, é utilizada para estabilizar o movimento de progressão ou em frenagens como visto anteriormente.

A nadadeira anal é mais restrita à porção posterior com as mesmas funções da porção posterior da dorsal (Gosline, 1971). Geralmente é curta, mas existem espécies com anais longas, como as dos Gymnotiformes da América do Sul, alguns Siluriformes, como *Auchenipterus osteomystax* e *Hypophthalmus edentatus* e, dentre os Characiformes, *Roeboides paranensis*.

A nadadeira adiposa está presente em grupos, como Characiformes e Siluriformes, e está localizada entre a nadadeira dorsal e caudal e pode ser considerada equivalente funcional da dorsal, localizada posteriormente em estágios larvais (Gosline, 1971). Em fases jovens de algumas espécies, a dorsal ocupa uma posição posterior à posição ocupada quando o peixe é adulto. Por outro lado, em espécies que apresentam adiposa, quando são larvas, a dorsal se desenvolve na mesma posição que ocupa quando o peixe é adulto. Como ocorre transição da locomoção por ondulação para a locomoção caudal, tanto a dorsal localizada posteriormente quanto a adiposa permanecem simetricamente opostas à anal e funcionam como lemes estabilizadores.

Embora Gosline (1971) destaque a função da adiposa em estágios larvais, Lindsey (1978) afirma que, apesar de pequena na maioria dos grupos, em alguns Siluriformes a adiposa apresenta grande extensão sobre o dorso. *Pinirampus pirinampu*, por exemplo, apresenta uma adiposa longa e alta e essa maior extensão dorso-ventral pode promover maior impulso, visto que esses animais utilizam a ondulação do corpo, além da caudal, para locomoção (Lindsey, 1978).

Peitorais e pélvicas

As nadadeiras pares, peitorais e pélvicas são as principais responsáveis por ajustes delicados no movimento dos peixes. A evolução dessas estruturas portanto, pode ser considerada um importante componente na evolução desses vertebrados.

Apesar da diversidade morfológica da peitoral em Actinopterygii, é possível delinear algumas tendências evolutivas com a utilização de grupos-chave (Figura 5). As principais transformações

observadas referem-se à posição anatômica da nadadeira peitoral e à orientação da sua base que é definida pelo ângulo de inclinação da inserção da peitoral no corpo (Gosline, 1971; Drucker e Lauder, 2002).

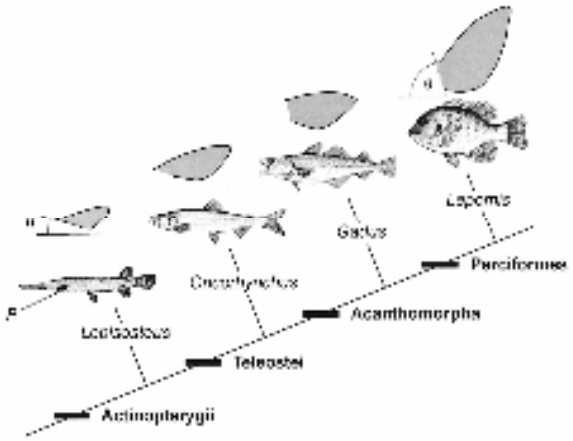

Figura 5. Relações filogenéticas de alguns gêneros de peixes Actinopterygii que ilustram as duas principais tendências evolutivas das nadadeiras peitorais. Primeiro, a nadadeira peitoral (P) migra da posição ventral do corpo, em taxa como *Lepisosteus* e teleósteos inferiores, incluindo *Oncorhynchus,* para uma posição derivada lateral, como em *Gadus* e em *Lepomis*. Segundo, a base da nadadeira peitoral é reorientada de uma inclinação horizontal para uma inclinação vertical (modificado de Drucker e Lauder, 2002).

Nos actinopterígeos mais primitivos, como em *Lepisosteus* e *Oncorhynchus*, a base da peitoral tem uma orientação aproximadamente horizontal (Drucker e Lauder, 2002) e está localizada na região anterior do corpo, próxima à margem ventro-lateral (Drucker e Lauder, 2002; Videler, 1993). As pélvicas também apresentam alterações quanto a sua localização (Videler, 1993) e, nesse caso, situam-se posteriormente às peitorais em um plano mais ventral.

Em Actinopterigii mais primitivos e em tubarões, a superfície das nadadeiras peitorais e pélvicas, quando estendidas, é horizontal e funciona como leme para controle do curso vertical durante a locomoção (Alexander, 1967; Gosline, 1971).

Geralmente, a borda anterior da peitoral é mantida mais alta que a borda posterior durante a propulsão e isso permite que a água pressione a superfície ventral da nadadeira elevando o peixe. Como as peitorais estão à frente do centro de gravidade do peixe, o resultado é a elevação da parte anterior do corpo (Gosline, 1971). Essa função em tubarões e esturjões é utilizada para compensar a ascensão causada pela caudal heterocerca e, dessa forma, para manter-se horizontalmente quando se locomovem (Wilga e Lauder, 1999). Para *Raphiodon vulpinus*, da bacia do rio Paraná, essa função é muito utilizada durante a captura do alimento.

A peitoral também é importante em frenagens e em guinadas. Experimentos com salmões (Drucker e Lauder, 2003) relatam que, durante a locomoção, a peitoral permanece próxima ao corpo para minimizar a resistência e se expande, formando ângulo reto com o corpo para realizar uma guinada ou frenagem (Alexander, 1967).

Dentro desse grupo, as espécies que vivem em regiões mais pelágicas apresentam peitorais mais estreitas e falcadas, como em *Raphiodon vulpinus*, enquanto as peitorais dos peixes que vivem próximos ao substrato são largas e arredondadas, como em *Apareiodon affinis*. Quando estendidas lateralmente sobre o substrato e golpeadas abruptamente, promovem arranques rápidos que são, provavelmente, importantes para escapar de predadores (Gosline, 1994).

Devido ao tipo de articulação entre os raios das nadadeiras e a estrutura esquelética interna, as bordas anteriores das pélvicas têm movimentos limitados à direção antero-ventral e apresentam mobilidade restrita. Como conseqüência, as bordas anteriores são mais baixas e o corpo do peixe é forçado para baixo durante o movimento, o que auxilia no controle da posição vertical em conjunto com a peitoral.

Em teleósteos derivados, como Perciformes, as nadadeiras peitorais estão localizadas em uma posição mais superior (Figura 5), aproximadamente na região mediano-dorsal próxima ao centro de massa dos peixes. Esse é o ponto de compensação entre as forças que tendem a elevar seu corpo e as forças que fazem que ele afunde. A base da nadadeira passa a apresentar uma inclinação vertical (Drucker e Lauder, 2002). Essas características permitem novas capacidades, como a habilidade de manter-se estáticos por oscilação das peitorais e, como resultado, eles são capazes de manutenção da posição enquanto forrageiam. Nesses peixes, as pélvicas passam a ocupar uma posição ainda mais ventral e quase abaixo das peitorais (Videler, 1993). Dessa forma, qualquer tendência de forças para a elevação da cabeça pela extensão das peitorais é compensada por forças opostas pela extensão das pélvicas.

Relações de forma e de função para grupos mais recentes, como os que se locomovem por oscilação das peitorais, têm sido descritas em experimentos (Drucker e Lauder, 2000; Walker e Westneat, 2002) e sob condições naturais (Wainwright *et al.*, 2002).

Os labrídeos, por exemplo, apresentam dois comportamentos oscilatórios: movimento antero-posterior, como um remo, e movimento dorso-

ventral, como uma asa. As nadadeiras peitorais que se movimentam como um remo são mais arredondadas e produzem impulsos apenas quando a nadadeira está se movendo para trás. Por outro lado, aquelas que se movimentam como asas são falcadas e produzem impulsos tanto no movimento dorsal quanto no ventral; logo, esta última é mecanicamente mais eficiente para alcançar maior velocidade (Walker e Westneat, 2002).

A variação da forma da peitoral pode ser expressa pela sua razão-aspecto, semelhante à caudal. Esse índice é calculado a partir do comprimento da borda anterior da peitoral ao quadrado dividido pela sua área. Como expressa forma, a variação desse índice se correlaciona ao desempenho locomotor.

De acordo com Wainwright *et al.* (2002), a forma da peitoral está correlacionada com a velocidade de propulsão, como observado em condições naturais (Figura 6). Os maiores valores de razão-aspecto estão correlacionados à maior velocidade de natação, com conseqüências ao uso de hábitat em recifes de corais (Bellwood *et al.*, 2002). Para espécies neotropicais, praticamente inexistem experimentos ou observações comportamentais que avaliem a função das nadadeiras.

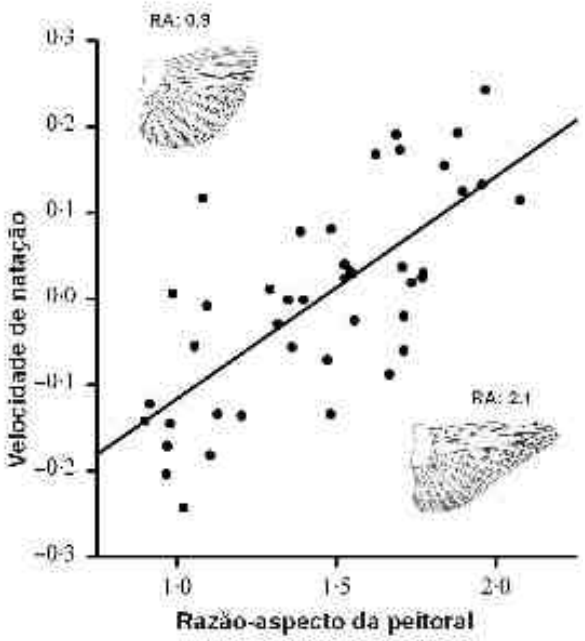

Figura 6. Morfologia da nadadeira peitoral e velocidade de natação em peixes labrídeos em recifes de corais. Espécies com maior razão-aspecto (RA) apresentam maior velocidade de natação (modificado de Wainwright *et al.*, 2002).

Locomoção

A locomoção dos peixes depende de duas forças opostas: força de propulsão, gerada principalmente pela contração dos músculos e pela eficiência pela qual ela é transformada em locomoção, e a resistência do meio aquático sobre o corpo (Gosline, 1971).

A classificação do modo de locomoção dos peixes pode ser feita de acordo com a estrutura utilizada e o tipo de movimento realizado (Figura 7) (Lindsey, 1978). Os peixes estão ordenados de acordo com as estruturas do corpo utilizadas no movimento, desde uma única nadadeira até todo o corpo (eixo vertical). O eixo longitudinal ordena as espécies de acordo com o tipo de movimento utilizado e tem como extremos a ondulação e a oscilação. A ondulação envolve ondas sinuosas que passam através da estrutura em movimento, enquanto na oscilação a estrutura se movimenta de um lado para o outro. Essa classificação apresenta algumas restrições: (1) está baseada no funcionamento das estruturas envolvidas no movimento independentemente da taxonomia; (2) classifica tipos dentro de um contínuo e (3) considera a natação horizontal em linha reta com omissão de outras manobras (Lindsey, 1978).

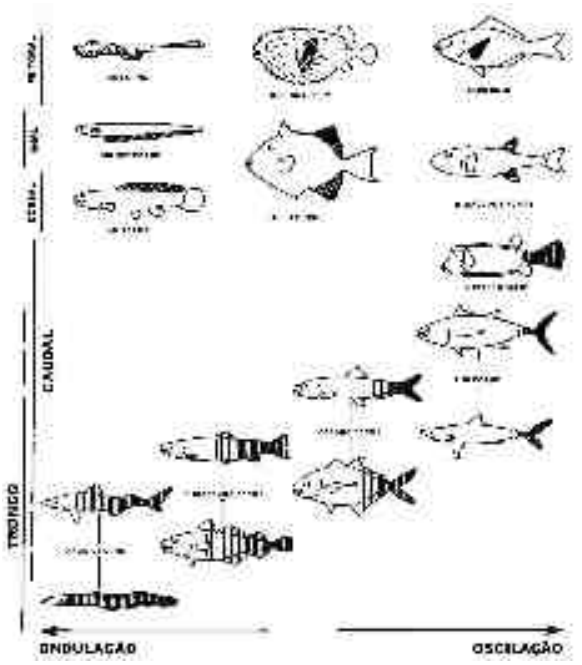

Figura 7. Modos de locomoção em peixes, ordenados ao longo do eixo vertical, de acordo com as contribuições do corpo e/ou nadadeiras à propulsão (indicado pela área hachurada), e ao longo do eixo horizontal, de acordo com o movimento de ondulação (mais do que 1 comprimento de onda) até oscilação (um movimento rígido como uma asa ou leque) (modificado de Lindsey, 1978).

Além da classificação de Lindsey (1978), existem outras como a de Webb (1984), que classifica os peixes de acordo com o tipo de propulsão e de forma e a ecologia de modo integrado. Segundo essa

classificação, é possível distinguir os especialistas e os generalistas quanto à locomoção (Figura 8).

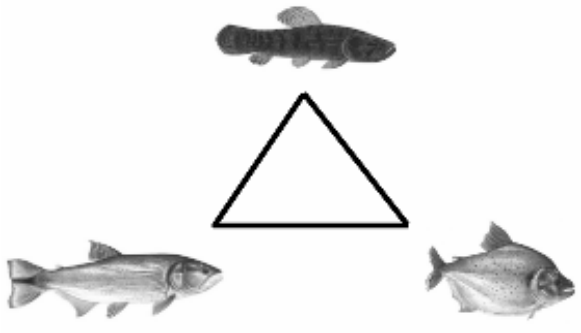

Figura 8. Classificação morfo-funcional para locomoção em peixes neotropicais.

Webb (1984) descreveu três modos de propulsão: (i) propulsão do corpo e da nadadeira caudal transiente, (ii) propulsão do corpo e da nadadeira caudal periódica, e (iii) propulsão das nadadeiras pares e medianas. Na natação transiente, a forma ótima inclui corpo flexível suficiente para realizar curvaturas de grande amplitude, constituído principalmente de músculos e de nadadeiras com grandes áreas. Esses peixes são aptos à aceleração e a guinadas rápidas, por meio de movimentos breves e não-cíclicos. Esse modo pode ser exemplificado por *Hoplias malabaricus*, um predador que captura as presas por meio de emboscadas. Na natação periódica sustentada, a forma ótima é a fusiforme, como visto anteriormente; a propulsão ocorre por meio de movimentos cíclicos e contínuos. Geralmente esses peixes são migradores e nadam continuamente como *Salminus maxillosus*. No terceiro modo, o corpo tem forma de disco e é curto, o qual facilita movimentos de rotação em um plano vertical mediano. Esses peixes se movem por oscilação de nadadeiras de base curta (peitorais), com movimentos do corpo restritos, portanto realizam manobras precisas à baixa velocidade para conseguir alimento ou abrigo em pequenos espaços, tais como *Serrasalmus marginatus*.

A partir desses três modos especializados de locomoção, é fácil visualizar que um especialista pode explorar bem um determinado tipo de recurso, mas, é limitado para outros. Entretanto algumas espécies são generalistas locomotores e podem apresentar desempenho moderado para vários modos de locomoção, o que permite maior diversificação no uso de recursos. É possível afirmar que aspectos morfológicos que conferem maior desempenho para um modo de propulsão limitam o desempenho para outro.

Do ponto de vista evolutivo, o modo de locomoção por ondulação de todo o corpo foi substituído por oscilação da caudal. A ondulação do corpo é mais eficiente em organismos cuja velocidade não é imprescindível, como em estágios larvais. Nesse modo, maior proporção do corpo é utilizada no movimento (Alexander, 1967) e uma determinada força pode ser obtida com menor gasto de energia, deslocando uma quantidade de água a baixas velocidades. No entanto a vantagem básica da locomoção caudal é o alcance de maior velocidade; além disso, o impulso através da caudal move o corpo quase que diretamente para frente, enquanto que na ondulação o corpo sofre arqueamentos transversais, com maior gasto de energia (Gosline, 1971).

Alguns movimentos requerem habilidade não-natatória para realização de manobras durante alimentação, reprodução e escape, fatores importantes à sobrevivência. Como exemplo, podem ser citados a propulsão por jato (regulação do fluxo de água pela boca e pelas brânquias), a locomoção terrestre, o salto, o vôo e a planação (Lindsey, 1978) .

Considerações finais

A habilidade natatória dos peixes interfere fundamentalmente no modo de vida das espécies, portanto, o conhecimento de aspectos morfo-funcionais das estruturas da morfologia externa (tronco e nadadeiras) permite inferências sobre aspectos ecológicos, as quais são imprescindíveis em análises ecomorfológicas para o conhecimento da biologia das espécies.

De acordo com os aspectos de forma e de função relacionados à locomoção, os quais foram estudados neste trabalho, pode-se concluir que o conhecimento da evolução das estruturas é fundamental para entender suas funções. Essa conclusão direciona à seguinte questão: análises ecomorfológicas em grupos distantes filogeneticamente podem ser mascaradas por variáveis, como diferenças fisiológicas e comportamentais, que os grupos taxonômicos apresentam. As comparações de táxons mais próximos minimizam a influência dessas variáveis.

Estudos ecomorfológicos no Brasil são, geralmente, realizados sem a utilização de dados experimentais, pois são escassos para a fauna de peixes neotropicais. Os dados disponíveis são os morfológicos e ecológicos, enquanto os funcionais são comumente encontrados para espécies de regiões temperadas, o que dificulta a interpretação dos dados. Dessa forma, torna-se importante a implementação de experimentos de morfologia

funcional com peixes neotropicais, bem como sua integração com a fisiologia, a genética, a evolução e a ecologia.

Agradecimentos

Somos gratos ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) e ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá. Aos doutores, Norma Segatti Hahn, Horácio Ferreira Júlio Jr. e Wladimir Marques Domingues, pelas valorosas sugestões ao manuscrito. Ao CNPq e CAPES pela concessão de bolsas a Luciani Breda e Edson Fontes de Oliveira.

Referências

ABOU-SEEDO, F.S. An experimental study of the role of caudal fin in the swimming performance of a tropical fish, *Eucinostomus lefroyi*. *Cybium*, Paris, v. 17, n. 3, p. 181-185, 1993.

ALEXANDER, R.McN. *Functional design in fishes.* London: Hutchinson University Library, 1967.

ALLEV, Y.G. *Function and gross morphology in fishes.* Jerusalem: Program Science Translation, 1963.

BAREL C.D.N. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes). *Neth. J. Zool.*, Leiden, v. 33, n. 4, p. 357-424, 1983.

BARRELA, W. *et al.* Comparison between the fish communities of Manso River (MT) and Jacare Pepira (SP), Brazil. *Acta Bio. Venez.*, Caracas, v. 15, n. 2, p. 11-20, 1994.

BEAUMORD, A.C. *As comunidades de peixes do rio Manso, Chapada dos Guimarães, MT: uma abordagem ecológica numérica*. 1991. Dissertação (Mestrado)-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de janeiro, 1991.

BEAUMORD, A.C. *The ecology and ecomorphology of fish assemblages of the Paraná-Paraguay river basin in* Brazil. 2000. Tese (Doutorado)–University of California, Santa Barbara, 2000.

BELLWOOD, D.R. *et al.* Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Funct. Ecol.*, Oxford, v. 16, p. 557-562, 2002.

BOCK, W.J.; VON WAHLERT, G. Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, Lawrence, v. 19, n. 3, p. 269-299, 1965.

BOND, C.E. *Biology of fishes*. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1979.

BREDA, L. *Ecomorfologia de Astyanax altiparanae, Moenkhausia intermedia, Roeboides paranensis e Serrasalmus marginatus da planície alagável do alto rio Paraná, Brasil: variação inter e intra-específica*. 2005. Dissertação (Mestrado)-Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2005.

CASATTI, L. *Biologia e ecomorfologia dos peixes de um trecho de corredeiras no curso superior do rio São Fransisco, São Roque de Minas, MG*. 1996. Dissertação (Mestrado)-Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 1996.

CATELLA, A.C.; PETRERE, M. Body-shape and food habitats of fish from Baía da Onça, a Pantanal flood plain lake, Brazil. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, Stuttgart, v. 26, p. 2203-2208, 1998.

DAVENPORT, J. How and why do flying fish fly? *Rev. Fish Biol. Fish.*, Dordrecht, v. 4, p. 184-214, 1994.

DOUGLAS, M.E.; MATTHEWS, W.J. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos*, Copenhagen, v. 65, p. 213-224, 1992.

DRUCKER, E.G.; LAUDER, G.V. A hydrodinamic analysis of fish swimming speed: wake structure and locomotor force in slow and fast labriform swimmers. *J. Exp. Biol.*, Cambridge, v. 203, p. 2379-2393, 2000.

DRUCKER, E.G.; LAUDER, G.V. Locomotor function of the dorsal fin in teleost fishes: experimental analysis of wake forces in sunfish. *J. Exp. Biol.*, Cambridge, v. 204, p. 2943-2958, 2001.

DRUCKER, E.G.; LAUDER, G.V. Wake dynamics and locomotor function in fishes: interpreting evolutionary patterns in pectoral fin design. *Integr. Comp. Biol.*, Mclean, v. 42, p. 997-1008, 2002.

DRUCKER, E.G.; LAUDER, G.V. Function of pectoral fins in rainbow trout: behavioral repertoire and hydrodynamic forces. *J. Exp. Biol.*, Cambridge, v. 206, p. 813-826, 2003.

FELLEY, J.D. Multivariate identification of morphological-environmental relationships within the Cyprinidae (Pisces). *Copeia*, Lawrence, n. 2, p. 442-455, 1984.

FREIRE, A.G.; AGOSTINHO, A.A. Ecomorfologia de oito espécies dominantes da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná/Brasil). *Acta Limnol. Bras.*, Botucatu, v. 13, n. 1, p. 1-9, 2001.

GATZ, A.J.Jr. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tul. Stud. Zool. Bot.*, Ottawa, v. 21, n. 2, p. 91-124, 1979.

GEERLINK, P. J. Pectoral fin morphology: A simple relation with movement pattern? *Neth. J. Zool.*, Leiden, v. 39, n. (3-4), p.169-193, 1989.

GOSLINE, W.A. *Functional morphology and classification of Teleostean Fishes*. Honolulu: University Press of Hawaii, 1971.

GOSLINE, W.A. Function and structure in the paired fins scorpaeniform fishes. *Env. Biol. Fish.*, Dordrecht, v. 40, p. 219-226, 1994.

HAHN, N. S. *et al.* Ecologia trófica. *In:* VAZZOLER, A. E. *et al. A planície de inundação do alto rio Paraná:* aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos. Maringá: Eduem, 1997. cap. 7, p. 209-228.

HELFMAN, G.S. The diversity of fishes. New York: Blackwell Science, 1997

HILDEBRAND, M. *Análise da estrutura dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 1995.

HORA, S.L. Structural modifications in the fish of mountain torrents. *Rec. Ind. Mus.*, Calcutta, v. 24, p. 31-61, 1922.

HUGUENY, B.; POUILLY, M. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *J. Fish Biol.*, London, v. 54, n. 1310-1325, 1999.

KARR, J.R.; JAMES, F.C. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. *In:* CODY, M.L.; DIAMOND, J.M. *Ecology and evolution of communities*. Harvard: Harvard University Press, 1975. cap. 2, p. 258-191.

KEAST, A. Trophic and spatial interrelation-ships in the fish species of an Ontario temperate lake. *Environ. Biol. Fishes*, Dordrecht, v. 3, n. 1, p. 7-31, 1978.

LAGLER, K.F. *et al. Ichthyology*. 2. ed. New York: John Wiley e Sons, Inc., 1977.

LANGERHANS, R.B. *et al.* Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biol. J. Linn. Soc.*, London, v. 80, p. 689-698, 2003.

LAUDER, G.V. Caudal fin locomotion in ray-finned fishes: historical and functional analyses. *Am. Zool.*, Lawrence, v. 29, n. 1, p. 85-102, 1989.

LAUDER, G.V. Function of the caudal fin during locomotion in fishes: kinematics, flow visualization, and evolutionary patterns. *Am. Zool.*, Lawrence, v. 40, p. 101-122, 2000.

LIAO, J.; LAUDER, G. Function of the heterocercal tail in white sturgeon: flow visualization during steady swimming and vertical maneuvering. *J. Exp. Biol.*, v. 203, p. 3585-3594, 2000.

LINDSEY, C.C. Form, function, and locomotory habits in fish. *In:* HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. *Fish physiology*. New York: Academic Press, 1978. cap. 7, p. 1-88.

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

MOTTA, P.J. *et al.* Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environ. Biol. Fish.*, Dordrecht, v. 44, n. 1-3, p. 23-33, 1995.

NEVES, F.M.; MONTEIRO, L.R. Body form and size divergence among populations of *Poecilia vivipara* in coastal lagoons of south-eastern Brazil. *J. Fish Biol*., *London*, v. 63, p. 928-941, 2003.

PAULY, D. Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. *J. Fish Biol.*, London, v. 35(Suppl.A), p. 11-20, 1989.

POUILLY, M. *et al.* Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *J. Fish Biol.*, London, v. 62, p. 1137-1158, 2003.

REILLY, S.M.; WAINWRIGHT, P.C. Conclusion: ecological morphology and the power of integration. *In:* WAINWRIGHT, P.C.; REILLY, S.M. *Ecological Morphology: integrative organismal biology*. Chicago: University Chicago Press, 1994. cap. 13, p. 339-354.

SAZIMA, I.; MACHADO, F.A. Underwater observations of piranhas in western Brazil. *Environ. Biol. Fish.*, Dordrecht, v. 28, p. 17-31, 2003.

SUZUKI, H.I. *Variações na morfologia ovariana e no desenvolvimento do folículo de peixes teleósteos da bacia do rio Paraná*. 1992. Dissertação (Mestrado)-Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1992.

VAN DER KLAAUW, C.J. Ecological morphology. *Bibl. Biotheor*, Leiden, v. 4, p. 1-111, 1948.

VIDELER, J.J. *Fish Swimming*. The Netherlands: Chapman e Hall, 1993.

WAINWRIGHT, P.C. *et al.* Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environ. Biol. Fish.*, Dordrecht, v. 65, p. 47-62, 2002.

WALKER, J.A.; WESTNEAT, M.W. Performance limits of labriform propulsion and correlates with fin shape and motion. *J. Exp. Biol.*, Cambridge, n. 205, p. 177-187, 2002.

WATSON, D.J.; BALON, E.K. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *J. Fish Biol.*, London, v. 25, p. 371-384, 1984.

WEBB, P.W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. *Bull. Fish. Res. Board Can.,* Wellington, v. 190, p. 1-159, 1975.

WEBB, P. W. Function of the caudal fin in early fishes. *Copeia*, Lawrence, n.3, p.559-562, 1980.

WEBB, P.W. Form and function in fish swimming. *Science*, Washington, D.C., v. 251, p. 58-68, 1984.

WEBB, P.W. *et al.* Does body and fin form affect the maneuverability of fish traversing vertical and horizontal slits? *Environ. Biol. Fish.*, Dordrecht, v. 46, p. 7-14, 1996.

WERNER, E.E. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. *Am. Nat.*, Chicago, v. 111, n. 979, p. 553-578, 1977.

WIKRAMANAYAKE, E.D. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: Evolution of assemblage structure. *Ecology*, New York, v. 71, n. 5, p. 1756-1764, 1990.

WILGA, C.D.; LAUDER, G.V. Locomotion in sturgeon: function of the pectoral fins. *J. Exp. Biol.*, Cambridge, v. 202, p. 2413-2432, 1999.

WINEMILLER, K.O. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecol. Monogr.*, Washington, D.C., v. 61, n. 4, p. 343-365, 1991.

Received on September 29, 2005.
Accepted on December 15, 2005.