

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 26/04/2021.



Guilherme Henrique da Silva

Anatomia funcional, osteologia comparada e ecologia trófica de
Hemiodontichthys acipenserinus (Kner, 1853)
(Siluriformes: Loricariidae)



São José do Rio Preto

2019

Guilherme Henrique da Silva

Anatomia funcional, osteologia comparada e ecologia trófica de
Hemiodontichthys acipenserinus (Kner, 1853)
(Siluriformes: Loricariidae)

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Francisco Langeani Neto

São José do Rio Preto

2019

S586a Silva, Guilherme Henrique da
Anatomia funcional, osteologia comparada e ecologia trófica de
Hemiodontichthys acipenserinus (Kner, 1853) (Siluriformes: Loricariidae) /
Guilherme Henrique da Silva. -- São José do Rio Preto, 2019
181 f. : il., tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto
de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto
Orientador: Francisco Langeani Neto

1. Peixes de água doce. 2. Ecologia animal. 3. Siluriformes. 4. Cascudo. 5.
Esqueleto. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências
Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Guilherme Henrique da Silva

Anatomia funcional, osteologia comparada e ecologia trófica de
Hemiodontichthys acipenserinus (Kner, 1853)
(Siluriformes: Loricariidae)

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Francisco Langeani Neto

COMISSÃO EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Francisco Langeani Neto

UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto.

Prof^a. Dr^a. Lúcia Helena Rapp Py-Daniel

INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.

Prof. Dr. Anderson Ferreira

UFGD – Universidade Federal da Grande Dourados.

São José do Rio Preto, 26 de abril de 2019

*Dedico este trabalho a minha mãe, Regina, e a minha vó,
Lurdes, por todo amor e carinho desde sempre.*

AGRADECIMENTOS

Ao longo dessa jornada chamada “mestrado” construímos e fortalecemos laços, passamos por dificuldades e aprendemos a lidar com novos desafios, nos tornamos mais capacitados e acima de tudo mais preparados pra lidar com as adversidades que ainda vem por ai!

Agradeço primeiramente ao meu orientador, acima de tudo professor e amigo, Francisco Langeani Neto, pelo conhecimento transmitido, exemplo de dedicação profissional, extrema paciência, confiança, incentivo, e pela oportunidade de desbravar os caminhos da taxonomia da forma mais sincera, a morfologia.

A todos os professores que contribuíram para que eu percorresse esta trajetória da melhor forma possível até aqui durante todos esses anos de Ibilce, em especial ao Prof. Dr. Fernando Noll e a Prof^ª Dr^ª. Lilian Casatti, pelo exemplo, pelas risadas nas reuniões do conselho do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, e por estarem sempre dispostos a contribuir com sugestões e comentários sobre este trabalho, além de todo apoio nas atividades realizadas no programa.

*Aos Prof. Dr. Aléssio Datovo da Silva, Prof^ª. Dr^ª. Carla S. Pavanelli, Prof. Dr. Fernando Jerep, Prof. Dr. Carlos A. S. Lucena, Prof. Dr. Gustavo Graciolli, Prof. Dr. Helio Q. Fernandes, Prof^ª. Dr^ª. Lúcia Helena Rapp Py-Daniel, Prof. Dr. Flávio A. Bockmann, Dr. Osvaldo T. Oyakawa, pelo empréstimo de material e pela recepção nas coleções científicas. Em especial ao Prof. Dr. Flavio C. T. Lima pela doação de alguns exemplares de *H. acipenserinus* e ao Prof. Dr. Anderson Ferreira, pela doação dos estômagos a serem analisados.*

A nossa técnica Rose, pelas risadas e companhia durante a manutenção da coleção ictiológica. Aos colegas do Laboratório de Ictiologia pela convivência diária e pela inspiração no estudo da ictiofauna brasileira. Aos da área de sistemática, exemplos de persistência e dedicação: Arieli, “Santa Ari” salvando e ajudando sem pensar duas vezes, mesmo do outro lado do mundo, obrigado pelas dicas, gulodices e risadas; Arturo, que cedeu e ajudou no pedido de empréstimo dos materiais diafanizados; Mari Thereza, pelas risadas, bravezas e conversas. Aos da área de ecologia, sempre tornando leves os

momentos mais complicados: Ramires, por ser um dos meus melhores amigos, pela cumplicidade, loucura e atividades esportivas; Camis, por ser um urso dorminhoco, minha companheira de residência e amiga mais fofo; Luísa, pelas risadas, pela maciez e por todos os momentos de diversão; Gabriel, pela foto da capa, pelas dicas e ideias que melhoraram o projeto, me deixando completamente louco e entendedor de um pouquinho de ecologia; Jaque, pelas risadas, comentários absurdos, gordices, contribuições e dicas sobre o estudo e sobre a vida, um obrigado do tamanho do universo, pois sem ela jamais conseguiria entender e percorrer os caminhos da ecologia trófica.

Aos meus familiares e a todos os meus amigos, pelo carinho, companheirismo, paciência, e por terem compartilhado essa etapa tão importante da minha vida.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

“[...] A verdade nasce neste mundo apenas com dores e tribulações e cada nova verdade é recebida a contragosto. Esperar que o mundo receba uma nova verdade, ou mesmo uma verdade antiga, sem contestá-la, é procurar um desses milagres que não ocorrem.”

Alfred Russel Wallace: An interview by W. B. Northrop', *The Outlook* (1913), 105, 622.

RESUMO

A família Loricariidae é considerada o maior grupamento taxonômico dentro da ordem dos Siluriformes. Os peixes loricarídeos apresentam hábitos alimentares associados às suas bocas sugadoras e dentes raspadores, se alimentando principalmente de algas, mas também de detritos vegetais e pequenos invertebrados. Geralmente, estão associados aos níveis tróficos inferiores dos ecossistemas Neotropicais. Originalmente descrito por Bleeker (1862) o gênero *Hemiodontichthys*, pertence à subfamília Loricariinae, endêmico da América do Sul, é caracterizado por ser monotípico, com exemplares de médio porte e dimorfismo sexual em indivíduos adultos. *Hemiodontichthys acipenserinus* possui um comportamento de forrageio distinto (forrageio ativo e escavador), indicando que realize filtração com auxílio dos arcos branquiais, o que sugere a presença de especializações nos mesmos. Logo, os objetivos deste estudo foram, realizar uma análise do esqueleto completo de *H. acipenserinus*; realizar uma análise comparativa das características do aparelho bucal e tróficas encontradas em *H. acipenserinus* e em espécies da família que são filogeneticamente relacionadas a *H. acipenserinus*, bem como espécies que exploram habitats semelhantes, e avaliar se as características osteológicas encontradas nas espécies estão correlacionadas com a dieta. *Hemiodontichthys acipenserinus* apresentou uma diferenciação na ingestão de itens alimentares (maior consumo de invertebrados aquáticos e menor consumo de sedimento) em relação às espécies filogeneticamente relacionadas, bem como aquelas que compartilham o mesmo habitat, destacando um provável processo de seleção alimentar mais efetivo na obtenção de determinados tipos de recursos. Apesar de apresentar diferenças no consumo de recursos, apenas o conjunto de caracteres do arco branquial foi correlacionado a dieta das espécies, o que sugere que a seleção alimentar possa ocorrer neste conjunto ósseo. Assim, modificações morfológicas nesse conjunto levam a diferenciação no consumo de item alimentares de *H. acipenserinus*.

Palavras-chave: Neotropical; Cascudinhos; Morfologia; Dieta; Loricariinae.

ABSTRACT

The Loricariidae family is considered the largest taxonomic group among the Siluriformes. Loricariid catfishes show feeding habits associated to their sucking mouths and scraper teeth. They feed upon mainly on algae, but also of vegetal debris and small invertebrates. They are generally associated with lower trophic levels of Neotropical ecosystems. Originally described by Bleeker (1862) the genus *Hemiodontichthys* belongs to the subfamily Loricariinae. The genus is monotypic and endemic of South America with medium-sized specimens and sexual dimorphism in adults. *Hemiodontichthys acipenserinus* exhibits a different foraging behavior (active digger), which can indicate the assistance of the branchial arcs during filtration process. Thus, it is possible that branchial arcs in *H. acipenserinus* show morphological specializations. Thus, the aims of this study were to perform a complete osteological analysis of *H. acipenserinus*; to perform a comparative analysis of the osteological characteristics of the oral apparatus and trophic characteristics found in *H. acipenserinus* and in species of the family that are phylogenetically related to *H. acipenserinus*, as well as species that explore similar habitats; and to assess if osteological characteristics were correlated with diet. *Hemiodontichthys acipenserinus* showed a differentiation in the food items ingestion (high and low consumption of aquatic invertebrates and sediment, respectively) compared to species phylogenetically related, as well as those ones that share the same habitat. This probably highlights a more effective food selection process of some types of resources. Despite a different food items consumption, only branchial arc characters were correlated to diet, which can suggest that the food selection occurs in this bony set. Thus, osteological modifications in this set can lead to differences in the consumption of food items in *H. acipenserinus*.

Keywords: Neotropical; Cascudinhos; Morphology; Diet; Loricariinae.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Classificação dos táxons da subfamília Loricariinae segundo Covain *et al.* (2015).....103
- Tabela 2.** Guildas alimentares formadas por meio de análise de similaridade entre o consumo geral de itens ingeridos por cada espécie.....104
- Tabela 3.** Consumo médio de itens alimentares (%) e número de estômagos avaliados por espécie, identificação dos grupos utilizados para comparação estatística e classificação sistemática segundo a hipótese filogenética de Covain *et al.* (2015).....105
- Tabela 4.** Valores de *p-value* para cada item alimentar entre os grupos: Loricaria-Pseudohemiodon (1), *H. acipenserinus* (H) e Loricariichthys (2), obtidos através do teste de Tukey (valores significativos $p < 0,05$).....106
- Tabela 5.** Valores de Mantel statistic *r* e *p-value* obtidos através do teste de Mantel entre as matrizes de similaridade trófica e morfológica (valores significativos $p < 0,05$).....107
- Tabela 6.** Matriz de caracteres das espécies analisadas em ordem alfabética (? = não aplicável).....139
- Tabela 7.** Lista do material utilizado para análise da dieta. Localidade, código da coleção, comprimento total (CT), comprimento padrão (CP), peso (g), grau de repleção (GR), peso do estômago (PE) e peso da carcaça (PC) dos exemplares amostrados de *H. acipenserinus*.....140
- Tabela 8.** Lista do material utilizado para análise da dieta. Localidade, código da coleção, comprimento total (CT), comprimento padrão (CP), peso (g), grau de repleção (GR), peso

do estômago (PE) e peso da carcaça (PC) dos exemplares amostrados do material comparativo.....142

Tabela 9. Itens alimentares: detritos, sedimentos, fragmentos vegetais, fragmentos de invertebrados, tecamebas, algas filamentosas, algas diatomáceas, Acari e Amphipoda (%) registrados nos estômagos dos exemplares de *H. acipenserinus*.....149

Tabela 10. Itens alimentares: Dipetra, Ostracoda, Collembola e Lepidoptera (%) registrados nos estômagos dos exemplares de *H. acipenserinus*.....151

Tabela 11. Itens alimentares: Trichoptera, Rotifera, Copepoda, Odonata, Nematoda, Plecoptera e Hemiptera (%) registrados nos estômagos dos exemplares de *H. acipenserinus*.....154

Tabela 12. Itens alimentares: detritos, sedimentos, fragmentos vegetais, fragmentos de invertebrados, tecamebas, algas filamentosas, algas diatomáceas, Acari e Amphipoda (%) registrados nos estômagos dos exemplares das espécies do material comparativo.....156

Tabela 13. Itens alimentares: Trichoptera, Rotifera, Isopoda, Copepoda, Odonata, Nematoda, Plecoptera e Hemiptera (%) registrados nos estômagos dos exemplares das espécies do material comparativo.....162

Tabela 14. Itens alimentares: Diptera, Ostracoda e Collembola (%) registrados nos estômagos dos exemplares das espécies do material comparativo.....168

Tabela 15. Itens alimentares: Lepidoptera, Hirudinea, Hymenoptera, Coleoptera e Turbellaria (%) registrados nos estômagos dos exemplares das espécies do material comparativo.....174

Tabela 16. Lista do material utilizado para análise osteológica (D&C). Localidade, código da coleção e comprimento padrão (CP) dos exemplares amostrados.....180

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** A. Relações filogenéticas simplificadas baseadas em caracteres morfológicos. A. Relações filogenéticas entre os clados de Loricariinae; B. Relações filogenéticas da subtribo Hemiodontichthyna. Modificado de Rapp Py- Daniel (1997).....108
- Figura 2.** Relações filogenéticas simplificadas baseadas em caracteres moleculares entre os principais táxons dos grupos Loricaria-Pseudohemiodon e Loricariichthys com ênfase nas populações de *H. acipenserinus* amostradas para as bacias de drenagens dos rios Guamá, Jarí, Purus, Madeira e Essequibo. Modificado de Covain *et al.*, 2015.....109
- Figura 3.** *Hemiodontichthys acipenserinus*, DZSJRP 21189, 116.162 mm CP. Vista dorsal, lateral e ventral. Escala: 5 mm.....110
- Figura 4.** *H. acipenserinus*, variação na forma e número dos escudos ventrais anteriores, em série transversal. Em todas as amostras examinadas os três escudos que são desenvolvidos estão sombreados. A - lectótipo, Rio Guaporé, CP 120 mm; B, C, D, e E - paralectótipos, Rio Guaporé, CP 134, 132,5, 132,5 e 123,5 mm, respectivamente; F - ZMA 113.268, Iquitos, CP 112,5 mm; G - ZMA 109.243, Rio Chapare, CP 107,5 mm; H - NMW 46404, território amazônico, CP 104,2 mm; I - NMW 46405, Rio Tocantins, CP 101,5 mm. Modificado de Isbrücker & Nijssen (1974b). Escala: 10 mm.....111
- Figura 5.** Esquema geral da cabeça de *H. acipenserinus* DZSJRP 21189, 116.162 mm CP. **A.** Neurocrânio em vista ventral; **B.** Esquema geral dos ramos e poros do canal sensorial, vista dorsal, lado esquerdo. **C.** Crânio em vista dorsal, lado esquerdo. Escala: 1 mm.....112
- Figura 6.** Suspensório e arco mandibular de *H. acipenserinus* DZSJRP 21189. **A.** Suspensório e arco mandibular inferior, vista mesial, lado esquerdo. Seta indica a sínfise entre o hiomandibular e o neurocrânio. Escala: 1 mm; **B.** Mandíbula inferior esquerda,

vista ventral e dorsal. Escala: 2 mm; **C.** Mandíbula superior esquerda, vista dorsal, lado esquerdo. Crânio em vista dorsal, lado esquerdo. Escala: 2 mm.....113

Figura 7. **A.** Aspecto geral do arco hioide e arcos branquiais de *H. acipenserinus* DZSJRP 21189 e MZUSP 89474, vista dorsal. Escala 3,0 mm; **B.** Arco branquial e elementos hioides inferiores, elementos epi-branquiais esquerdos removidos, vista dorsal. Escala: 4 mm; **C.** Arco Hioide, vista dorsal, porção esquerda removida. Escala: 4 mm; **D.** Placas faríngeas inferiores, vista dorsal. Escala: 4 mm; **E.** Elementos epi-branquiais, vista dorsal. Escala = 4,0 mm. Seta indicando sentido pósterio-anterior.....114

Figura 8. Aspecto geral do esqueleto peitoral, pélvico e caudal de *H. acipenserinus* DZSJRP 21189 e MZUSP 89474; **A.** Esqueleto peitoral, vista dorsal; **B.** Esqueleto pélvico, vista dorsal; **C.** Esqueleto caudal, vista lateral. Escala = 3,0 mm.....115

Figura 9. Agrupamento das espécies com base na similaridade morfológica encontrada (números representam os valores do Índice de Bray-Curtis) (Coeficiente de correlação cofenética = 0.991).....116

Figura 10. Distribuição dos caracteres morfológicos em um espaço multidimensional (Principal Component Analysis - PCA).....117

Figura 11. Distribuição das espécies em um espaço multidimensional de acordo com os caracteres osteológicos (Principal Component Analysis - PCA).....118

Figura 12. Suspensório e arco mandibular, vista mesial, lado esquerdo. **A.** *Reganella depressa* MZUSP 57936; **B.** *Limatulichthys punctatus* MZUSP 25259; **C.** *Loricaria cataphracta* MZUSP 14106; **D.** *Furcodontichthys novaesi* MZUSP 58191; **E.** *Hemiodontichthys acipenserinus* DZSJRP 21189. Escala: 4 mm.....119

Figura 13. Maxila superior, vista lateral, lado esquerdo. **A.** *Loricariichthys anus* DZSJRP 10987; **B.** *Pseudoloricaria laeviscula* INPA 21988; **C.** *Loricariichthys derbyi* MBML

9956; **D.** *Pseudohemiodon laticeps* NUP 3462. **E.** *Limatulichthys griseus* INPA 6477; **F.** *Hemiodontichthys acipenserinus* DZSJRP 21189. Escala: 4 mm.....120

Figura 14. Detalhe inter-hial do suspensório, vista mesial, lado esquerdo. **A.** *Reganella depressa* MZUSP 57936; **B.** *Limatulichthys punctatus* MZUSP 25259; **C.** *Loricaria cataphracta* MZUSP 14106; **D.** *Furcodontichthys novaesi* MZUSP 58191; **E.** *Hemiodontichthys acipenserinus* DZSJRP 21189. Escala: 1 mm.....121

Figura 15. Primeiro par de hipobranquiais e basibrânquiais 1 e 2, vista dorsal. **A.** *Pseudohemiodon laticeps* NUP 3462; **B.** *Loricariichthys anus* MZUSP 25259; **C.** *Furcodontichthys novaesi* MZUSP 58191. Escala: 1 mm.....122

Figura 16. Ceratobranquial 1, vista dorsal. **A.** *Loricariichthys platymetopon* NUP 3462; **B.** *Pseudoloricaria laeviscula* MZUSP 25259; **C.** *Reganella depressa* MZUSP 58191. Escala: 1 mm.....123

Figura 17. Placas faríngeas inferiores, vista ventral. **A.** *Loricariichthys platymetopon* NUP 3462; **B.** *Loricaria cataphracta* MZUSP 14106. Escala: 1 mm.....124

Figura 18. Agrupamento das espécies com base na similaridade trófica encontrada (números representam os valores do Índice de Bray-Curtis) (Coeficiente de correlação cofenética = 0.805).....125

Figura 19. Distribuição das espécies em um espaço multidimensional de acordo com as categorias alimentares (Principal Component Analysis - PCA).....126

Figura 20. Box-plots do consumo de detrito por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$. HEMIACIP-FURCNOVA (0.0000282); LIMAPUNC-HEMIACIP (0.000016); LIMAGRIS-HEMIACIP (0.0448639); LORIDERB-HEMIACIP (0.0168575);

LORILUCI-HEMIACIP (0.0149711); PSEULAEV-HEMIACIP (0.0184928);
 LORIPLAT-HEMIACIP (0.0000002).....127

Figura 21. Box-plot do consumo de sedimento por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$. LORIANUS-HEMIACIP (0.0001177); PROLPOL-HEMIACIP (0.0012755); LIMAPUNC-HEMIACIP (0.0083537); LORIDERB-HEMIACIP (0.0098723); PSEUPLAT-HEMIACIP (0.0185808).....128

Figura 22. Box-plot do consumo de fragmentos vegetais por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$. PSEULATI-HEMIACIP (0.0006746); PSEUPLAT-HEMIACIP (0.0370212).....129

Figura 23. Box-plot do consumo de tecamebas por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$. LORIANUS-HEMIACIP (0.0000000); HEMIACIP-FURCNOVA (0.0000046); LORILUCI-HEMIACIP (0.000575); LIMAPUNC-HEMIACIP (0.0011383); LORIPLAT-HEMIACIP (0.0011997); LIMAGRIS-HEMIACIP (0.0028143); SPATEVAN-HEMIACIP (0.0094979); LORICAST-HEMIACIP (0.0099158); LORIACUT-HEMIACIP (0.0284212); PSEUPLAT-HEMIACIP (0.0405954).....130

Figura 24. Box-plot do consumo de algas filamentosas por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$. REGADEPR-HEMIACIP (0.0013254); PROLPOL-HEMIACIP (0.003137); PSEULAEV-HEMIACIP (0.0212321); PSEUPLAT-HEMIACIP (0.0426224).....131

Figura 25. Box-plot do consumo de algas diatomáceas por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$132

Figura 26. Box-plot do consumo de invertebrados aquáticos por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$. LORIPLAT-HEMIACIP (0.0002301); LORIANUS-HEMIACIP (0.000281); LIMAPUNC-HEMIACIP (0.0012744); PSEUPLAT-HEMIACIP (0.0497312); LORIDERB-HEMIACIP (0.0399974).....133

Figura 27. Box-plot do consumo de invertebrados terrestres por espécie com base nas análises de covariância (ANOVA one-way), utilizando o teste de Tukey com nível de significância $p < 0,05$. LORILUCI-HEMIACIP (0.016046).....134

Figura 28. Box-plots representativos da ingestão média de detritos (A), alga filamentosa (B), tecamebas (C) e invertebrados terrestres (D) para cada grupo: Loricaria-Pseudohemiodon (1), *H. acipenserinus* (H) e Loricariichthys (2).135

Figura 29. Box-plots representativos da ingestão média de sedimento (A), invertebrados aquáticos (B), fragmentos vegetais (C) e algas diatomáceas (D) para cada grupo: Loricaria-Pseudohemiodon (1), *H. acipenserinus* (H) e Loricariichthys (2).....136

Figura 30. Distribuição geográfica do material utilizado nas análises osteológicas. *H. acipenserinus* utilizados no presente estudo (Laranja), analisados nos trabalhos de Rapp Py-Daniel (1997) (Vermelho), Fichberg (2008) e Paixão (2004) (Amarelo); Exemplos do material comparativo (Branco).....137

Figura 31. Distribuição geográfica do material utilizado nas análises tróficas. *H. acipenserinus* (Laranja); Exemplos do material comparativo (Branco).....138

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	17
1.1 Sistemática e diversidade	17
1.2 Histórico taxonômico e relações da subfamília Loricariinae	18
1.3 A espécie <i>Hemiodontichthys acipenserinus</i> (Kner, 1853)	19
1.4 Ecologia e comportamento	20
2. OBJETIVOS	21
3. MATERIAL E MÉTODOS	21
3.1 Análise do esqueleto	22
3.2 Análise da dieta	23
3.3 Relação entre a estrutura do esqueleto e a dieta	24
4. RESULTADOS	24
4.1 Descrição do esqueleto de <i>Hemiodontichthys acipenserinus</i> (Kner, 1853)	24
4.2 Caracterização e comparação osteológica	41
4.2.1 Similaridade do sistema esquelético.....	41
4.2.2 Descrição dos caracteres.....	42
4.3 Caracterização e comparação trófica	84
4.3.1 Similaridade trófica	85
4.3.2 Consumo alimentar de <i>H. acipenserinus</i> e espécies relacionadas.....	87
4.3.3 Consumo alimentar dos grupos Loricaria-Pseudohemiodon e Loricariichthys em relação a <i>H. acipenserinus</i>	87
4.4 Relação entre dieta e caracteres osteológicos	88
5. DISCUSSÃO	89
5.1 Caracteres osteológicos e relações de similaridade	89
5.2 Relações de similaridade trófica entre <i>H. acipenserinus</i> e outros Loricariinae	91
5.3 Anatomia funcional de <i>Hemiodontichthys acipenserinus</i>	94
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	96
7. REFERÊNCIAS	97
APÊNDICE A - Tabelas	103
APÊNDICE B - Figuras	108
APÊNDICE C - Matriz de caracteres	139
APÊNDICE D - Lista do material analisado	140

1. INTRODUÇÃO

1.1 Sistemática e diversidade

A ictiofauna da região Neotropical é extremamente diversa, incluindo cerca de 6.000 das aproximadamente 15.750 espécies de peixes de água doce do mundo (REIS *et al.*, 2003; ESCHMEYER & FONG, 2018), onde a maior parte das espécies ocorre em território brasileiro (LANGEANI *et al.*, 2009).

Vari & Malabarba (1998) expressam a diversidade dessas espécies em termos de ocorrência, onde aproximadamente 24% de todos os peixes do mundo ocorrem nas águas doces Neotropicais, ou seja, ocorrem em menos de 0,003% da água doce de todo o planeta. Em consonância à elevada soma de espécies de peixes dulcícolas Neotropicais, a heterogeneidade morfológica é extremamente alta, reproduzida tanto em caracteres internos quanto externos (de PINNA, 1993; VARI & MALABARBA, 1998).

Os membros da ordem Siluriformes são caracterizados externamente pelo corpo nu ou revestido de placas ósseas, nadadeira adiposa geralmente presente, bem como pela modificação dos primeiros raios das nadadeiras dorsal e peitoral em espinhos (de PINNA, 1998; NELSON, 2016). O grupamento taxonômico da ordem Siluriformes se enquadra entre os mais amplos e diversos entre os peixes da superordem Ostariophysi, com 40 famílias, 480 gêneros e 3730 espécies, ocorrendo em todos os continentes, incluindo o continente Antártico na forma de registro fóssil (NELSON, 2016; ESCHMEYER & FONG, 2018).

A superfamília Loricarioidea, endêmica da Região Neotropical, é o maior grupo de peixes desta região com relações filogenéticas bem estabelecidas, sendo a principal sinapomorfia do grupo a presença de estruturas equivalentes aos dentes, porém localizadas externamente à cavidade oral, chamadas de ondotódeos (de PINNA, 1998; DUDGEON *et al.*, 2006). O grupo Loricarioidea abriga as famílias Astroblepidae, Callichthyidae, Loricariidae, Nematogenyidae, Scoloplacidae e Trychomycteridae, com cerca de 159 gêneros e 1.453 espécies válidas (SCHAEFER, 1987; RODRÍGUEZ, 2014; NELSON, 2016).

Loricariidae é maior família de Siluriformes, e muito provavelmente a mais complexa a nível taxonômico, com cerca de 106 gêneros (REIS *et al.*, 2006; NELSON,

2016) e 976 espécies reconhecidas (ESCHMEYER & FONG, 2018). Atualmente a família Loricariidae subdivide-se em sete subfamílias: Delturinae, Hypoptopomatinae, Hypostominae, Ancistrinae, Lithogeneinae, Loricariinae e Neoplecostominae (REIS *et al.*, 2006; NELSON, 2016).

1.2 Histórico taxonômico das relações da subfamília Loricariinae

Loricariinae possui cerca de 243 espécies (ESCHMEYER & FONG, 2018), distribuídas em 35 gêneros (RODRIGUEZ *et al.*, 2011). A maioria dos exemplares desta subfamília é reconhecida externamente pelo seu pedúnculo caudal deprimido e ausência de nadadeira adiposa, aspectos que, junto com outras sinapomorfias, fazem com que venha sendo considerada monofilética (SCHAEFER, 1987; REIS *et al.*, 2006).

Segundo Covain & Fisch-Muller (2007), Covain *et al.* (2008) e Rodriguez *et al.* (2011) muitas hipóteses são propostas sobre as relações filogenéticas entre os membros de Loricariinae. A proposição mais aceita, baseada em caracteres moleculares e morfológicos (RAPP PY-DANIEL, 1997; COVAIN & FISCH-MULLER, 2007) sustenta dois grandes clados que fracionam Loricariinae nas tribos Harttiini e Loricariini (COVAIN *et al.*, 2015).

Rapp Py-Daniel (1997) propôs o posicionamento filogenético dos clados da tribo Loricariini por meio de caracteres morfológicos. A subtribo Hemiodontichthyina (ISBRÜCKER 1979, 1980), é formada pelos gêneros *Pseudoloricaria*, *Limatulichthys*, *Loricariichthys*, *Furcodontichthys*, *Hemiodontichthys* e *Reganella*, os dois últimos compondo grupo irmão de *Furcodontichthys* (Figura 1).

Com base em análises moleculares (COVAIN *et al.*, 2015), a espécie *H. acipenserinus* é designada filogeneticamente como parte do grupo Loricariichthys, e considerada espécie irmã de *Pseudoloricaria laeviuscula* e *Limatulichthys punctatus*, com adição de *Furcodontichthys novesi* segundo Covain & Fisch-Muller (2007) (Figura 2). Além disto, *H. acipenserinus* e *P. laeviuscula*, possuem grande variação entre as populações e vasta área de distribuição, podendo abrigar complexos de espécies (COVAIN *et al.*, 2015).

Covain & Fisch-Muller (2007) e Covain *et al.* (2015), sugerem que *R. depressa* teria posicionamento filogenético incerto dentro da tribo Loricariini. É sugerido que a espécie esteja relacionada ao grupo *Pseudohemiodon*, com base em caracteres

morfológicos como, formato da boca, barbilhões vestigiais, corpo fortemente deprimido e cobertura abdominal revestida de pequenas placas sem organização aparente, relatando que as semelhanças com *H. acipenserinus* não passam de convergências evolutivas, já que ambas as espécies compartilham condicionantes ambientais semelhantes, amplo espectro populacional e grande variação morfométrica (COVAIN & FISCH-MULLER, 2007; COVAIN *et al.* 2015). A hipótese filogenética mais aceita para aos gêneros da subfamília Loricariinae é resumida na tabela 1.

1.3 A espécie *Hemiodontichthys acipenserinus* (Kner, 1853)

Hemiodontichthys acipenserinus foi proposta por Kner (1853) inicialmente como *Hemiodon acipenserinus*, e posteriormente alocada dentro do gênero *Hemiodontichthys* por Bleeker (1862). O mesmo é caracterizado por ser um táxon monotípico, de pequeno porte e dimorfismo sexual, onde lábios hipertrofiados com a função de carregar ovos, podem estar presentes em machos maduros (COVAIN & FISCH-MULLER, 2007). Além disto, os exemplares apresentam coloração críptica, provendo eficiente proteção em fundos arenosos e substratos de lama, habitats nos quais são distribuídos (COVAIN & FISCH-MULLER, 2007; CAMARGO *et al.*, 2012 *apud* MENDONÇA, 2012) (Figura 3).

A espécie é encontrada nas bacias de drenagem dos rios Paraguai, Guaporé, Solimões, Negro, Amazonas, Madeira, Javari, Juruá, Trombetas, Tocantins e Guamá-Capim, no Brasil (MENDONÇA, 2012). Nas Guianas, no baixo rio Essequibo e no Peru, nos rios Marañon, Madre de Díos e Ucayali, possuindo ampla distribuição geográfica (ISBRÜCKER & NIJSSEN, 1974b; MENDONÇA, 2012).

Carvalho *et al.* (2018) destaca que algumas populações de *Hemiodontichthys* de diferentes bacias de drenagem funcionam como unidades evolutivas independentes, devido a variações citogenéticas e moleculares entre as mesmas. Covain & Fisch-Muller (2007) e Mendonça (2012) sugerem que a espécie possa abrigar novas espécies com base na variação nos padrões morfométricos do cleitro, rostro, distância interorbital, coloração e escudos ventrais (Figura 4).

1.4 Ecologia e comportamento

Segundo de Pinna (1998), os loricariídeos são em sua maioria comedores de algas restritos aos níveis tróficos inferiores dos ecossistemas Neotropicais, tendo seus hábitos alimentares notadamente associados com suas bocas sugadoras e dentes raspadores. Entretanto, eles podem se alimentar de detritos vegetais, bem como de pequenos invertebrados, que são importantes em suas dietas, não sendo obrigatoriamente oligófagos (HAHN *et al.*, 1997; UIEDA, 1984; MENEZES, 1949a *apud* de PINNA, 1998).

Além disso, muitos representantes da tribo Loricariini compartilham, frequentemente, os mesmos habitats ocorrendo em calhas de rios, riachos e igarapés amazônicos (RAPP PY-DANIEL, 1997; COVAIN & FISCH-MULLER, 2007; BREJÃO *et al.*, 2013). Espécies dos gêneros *Hemiodontichthys*, *Rineloricaria*, *Loricaria*, *Loricariichthys*, *Farlowella* e *Reganella* compartilham tais habitats e, possivelmente, apresentam nichos ecológicos similares (RAPP PY-DANIEL, 1997). Por exemplo, *Hemiodontichthys acipenserinus* e *Reganella depressa* podem ser encontradas em sistemas lóticos da bacia amazônica, caracterizados pelo leito arenoso pouco consolidado (RAPP PY-DANIEL, 1997), sendo evidente o compartilhamento de habitat.

Segundo Brejão *et al.* (2013) *H. acipenserinus* apresenta uma tática alimentar distinta da grande maioria dos Loricariidae. A espécie apresenta comportamento de forrageio noturno, em que apoiado nas nadadeiras peitoral e pélvica, projeta seu corpo para frente e afunda o disco oral no substrato. Posteriormente, o peixe se ergue, sugando as partículas alimentares para a cavidade oral, onde a triagem de alimento é possivelmente realizada, e expelindo os sedimentos pela abertura opercular.

Em Loricariidae, de maneira geral, existe uma expansão no ceratobranquial 1, caracterizando um processo acessório anterior, tal processo suporta rastros branquiais adicionais (ARMBRUSTER, 2004). Normalmente essas estruturas são revestidas por um epitélio que contribui para a captura de partículas alimentares. Schaefer & Lauder (1986) e Armbruster (2004) hipotetizam que quanto maior o processo acessório, maior é sua superfície de revestimento, e que ao longo da evolução, o mesmo se desenvolveu promovendo maior eficácia e qualidade na obtenção de recursos alimentares por meio da filtração.

As diferenças no comportamento alimentar de *H. acipenserinus*, como a obtenção e deglutição de alimento em substratos não consolidados (i.e., moles; areia) sugerem que

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As relações de similaridade trófica indicaram que *H. acipenserinus* apresentou uma dieta diferente de espécies filogeneticamente próximas. Possivelmente, a espécie detém um processo de seleção alimentar mais efetivo para determinados tipos de recursos (invertebrados aquáticos, tecamebas e algas filamentosas) do que as demais espécies deste estudo. Os resultados sugerem ainda que essa diferença na dieta observada em *H. acipenserinus* possa ser decorrente do comportamento de forrageio ativo e escavador e também de adaptações encontradas no arco branquial ((Caráter 77: estado (0); Caráter 78: estado (0)), visto que foi estabelecida uma correlação entre o consumo de itens alimentares e o conjunto do arco branquial nos loricarídeos analisados.

7. REFERÊNCIAS

ABELHA, M. C. F; AGOSTINHO, A. A; GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum**, v. 23, n. 2, p. 425-434, 2001.

ARMBRUSTER, J. W. Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 141, n. 1, p. 1-80, 2004.

ARRATIA, G. The south american Trichomycterinae (Teleostei: Siluriformes), a problematic group. **Vertebrates in the tropics**, p. 395-403, 1990.

BOWEN, H. Quantitative description of the diet. **Fisheries techniques, 2nd edition. American fisheries society, Bethesda, Maryland**, p. 513-532, 1996.

BREJÃO, G. L.; GERHARD, P.; ZUANON, J. Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. **Neotropical Ichthyology**, v. 11, n. 2, p. 361-373, 2013.

BUCK, S.; I. SAZIMA. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity, and feeding. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 6, p. 325-332, 1995.

CARDONE, I. B; LIMA-JUNIOR, S. E.; GOITEIN, R. Diet and capture of *Hypostomus strigaticeps* (Siluriformes, Loricariidae) in a small Brazilian stream: relationship with limnological aspects. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 1A, p. 25-33, 2006.

CARVALHO, M. L.; COSTA SILVA, G. J. D; MELO, S; ASHIKAGA, F.Y; SHIMABUKURO-DIAS, C. K; SCACCHETTI, P. C; DEVIDÉ, R; FORESTI, F; OLIVEIRA, C. The non-monotypic status of the neotropical fish genus *Hemiodontichthys* (Siluriformes, Loricariidae) evidenced by genetic approaches. **Mitochondrial DNA Part A**, p. 1-7, 2018.

CASATTI, L. Alimentação dos peixes em um riacho do Parque Estadual Morro do Diabo, bacia do alto rio Paraná, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 2, n. 2, p. 1-14, 2002.

CASATTI, L.; CASTRO, R. M. C. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. **Ichthyological exploration of freshwaters**, v. 9, p. 229-242, 1998.

CHEROBIM, A. M. **Phylogenetic analysis of *Harttia* Steindachner, 1877 (Siluriformes: Loricariidae: Loricariinae)**. Em preparação. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista.

COVAIN, R.; DRAY, S.; FISCH-MULLER, S.; MONTOYA-BURGOS, J. I. Assessing phylogenetic dependence of morphological traits using co-inertia prior to investigate character evolution in Loricariinae catfishes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 46, n. 3, p. 986-1002, 2008.

COVAIN, R.; FISCH-MULLER, S. The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. **Zootaxa**, v. 1462, p. 1-40, 2007.

COVAIN, R.; FISCH-MULLER, S.; OLIVEIRA, C.; MOL, J. H.; MONTOYA-BURGOS, J. I.; DRAY, S. Molecular phylogeny of the highly diversified catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes, Loricariidae) reveals incongruences with morphological classification. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 94, p. 492-517, 2015.

DE PINNA, M. C. C. Higher-level Phylogeny of Siluriformes: With a New Classification of the Order (Teleostei, Ostariophysi). Phd thesis, New York, City University of New York, p.1-482, 1993.

DE PINNA, M. C. C. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes: Historical overview and synthesis of hypotheses. (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs. p. 279-330, 1998.

DELARIVA, R. L.; AGOSTINHO, A. A. Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids. **Journal of Fish Biology**, v. 58, n. 3, p. 832-847, 2001.

DUDGEON, D; ARTHINGTON, A. H; GESSNER, M. O; KAWABATA, Z; KNOWLER, D. J; LÉVÊQUE, C; NAIMAN, R. J; PRIEUR-RICHARD, A. H; SOTO, D; STIASSNY, M. L. J; SULLIVAN, C. A. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological reviews**, v. 81, n. 02, p. 163-182, 2006.

ESCHMEYER, W. N.; FONG, J. D. (Ed.). **Catalog of fishes electronic version**: (23 July 2014). San Francisco, 2018. Disponível em: <<http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>. Acesso em: 22 dec. 2018.

FICHBERG, I. **Relações filogenéticas das espécies do gênero Rineloricaria BLEEKER, 1862 (Siluriformes, Loricariidae, Loricariinae)**. 2008. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

HAHN, N. S., ANDRIAN, I. D. F., FUGI, R., ALMEIDA, V. D. Ecologia trófica. **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**, v. 1, p. 209-228, 1997.

HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. **Journal of fish biology**, v. 17, n. 4, p. 411-429, 1980.

ISBRÜCKER, I. J. H. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). **Verslagen en technische Gegevens**, v. 22, n. 1, p. 1-181, 1980.

ISBRÜCKER, I. J. H. Description préliminaire de nouveaux taxa de la famille des Loricariidae, poissons-chats cuirassés néotropicaux, avec un catalogue critique de la sous-famille nominale (Pisces, Siluriformes). **Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie**, v. 5, p. 86-116, 1979.

ISBRÜCKER, I. J. H.; NIJSSEN, H. On Hemiodontichthys acipenserinus and Reganella depressa, two remarkable mailed catfishes from South America (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). **Beaufortia**, v. 22, n. 294, p. 193-222, 1974.

KEENLEYSIDE, M. H. **Diversity and adaptation in fish behaviour**. Springer Science & Business Media, 2012.

LANGANI, F.; BUCKUP, P.A.; MALABARBA, L.R.; PY-DANIEL, L.H.R.; LUCENA, C.A.S.; ROSA, R.S.; ZUANON, J.A.S.; LUCENA, Z.M.S.; DE BRITTO, M.R.; OYAKAWA, O.T.; GOMES-FILHO, G. Peixes de Água Doce. (Orgs.). Estado da arte e perspectivas para a zoologia no Brasil. Curitiba, Ed. UFPR, p. 211-230, 2009.

LANGANI, F.; O. T. OYAKAWA; J. I. MONTOYA-BURGOS. A new species of Harttia (Loricariidae, Loricariinae) from the Rio São Francisco Basin. **Copeia**, v. 2001, n. 1, p. 136-142, 2001.

LEGENDRE, P; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**, Volume 24, (Developments in Environmental Modelling). 1998.

LUJAN, N. K.; ARMBRUSTER, J. W. Morphological and functional diversity of the mandible in suckermouth armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae). **Journal of Morphology**, v. 273, n. 1, p. 24-39, 2012.

MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 603-609, 1966.

MELO, C. E; MACHADO, F. A; PINTO-SILVA, V. Feeding habits of fish from a stream in the savanna of Central Brazil, Araguaia Basin. **Neotropical ichthyology**, v. 2, n. 1, p. 37-44, 2004.

MENDONÇA, M.B. 2012. **Sistemática das espécies de cascudos “acari-cachimbo” do gênero Hemiodontichthys Bleeker, 1862 (Siluriformes: Loricariidae) com a**

descrição de quatro novas espécies. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Pará / Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, p. 85, 2012.

NELSON, J. S. **Fishes of the world.** Quinta Edição. New York: John Wiley and Sons, p. 216-218, 2016.

PAIXÃO, A. C. **Revisão taxonômica e análise filogenética das espécies de Lamontichthys Miranda-Ribeiro, 1939 (Ostariophysi: Siluriformes: Loricariidae).** 2004. Tese de Doutorado.

PAIXÃO, A. C.; M. TOLEDO-PIZA. Systematics of *Lamontichthys Miranda-Ribeiro* (Siluriformes: Loricariidae), with the description of two new species. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, n. 4, p. 519-568, 2009.

RAPP PY-DANIEL, L.H. **Phylogeny of the Neotropical armored catfishes of the subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae).** Unpublished Ph.D. Thesis. University of Arizona, Tucson, 280 p. 1997.

REIS, R. E.; PEREIRA, E. H. L; ARMBRUSTER, J. W. Delturinae, a new loricariid catfish subfamily (Teleostei, Siluriformes), with revisions of *Delturus* and *Hemipsilichthys*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 147, n. 2, p. 277-299, 2006.

REIS, R. E; KULLANDER, S. O; FERRARIS, C. J. Introduction. (Eds.). Porto Alegre, EdPUCRS, 729p. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EdPUCRS, Porto Alegre, p. 1-3, 2003.

RODRÍGUEZ, D. N. **Revisão taxonômica das espécies de Rineloricaria (Siluriformes: Loricariidae) do Peru.** Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, p. 1-128, 2014.

RODRIGUEZ, M. S.; ORTEGA, H.; COVAIN, R. Intergeneric phylogenetic relationships in catfishes of the Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae), with the

description of *Fonchiiloricaria nanodon*: a new genus and species from Peru. **Journal of Fish Biology**, v. 79, n. 4, p. 875-895, 2011.

SCHAEFER, S. A. Osteology of *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus), with a phylogenetic analysis of the loricariid subfamilies (Pisces: Siluroidei). **Contributions 17 in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County**, Los Angeles, v. 394, p. 1-31, 1987.

SCHAEFER, S. A. The neotropical cascudinhos: systematics and biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). **Proceedings of Academy of Natural Science Philadelphia**, v. 148, p. 1-120, 1997.

SCHAEFER, S. A.; LAUDER, G. V. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes. **Systematic Zoology**, v. 35, n. 4, p. 489-508, 1986.

TAYLOR, W. R.; VAN DYKE, G. C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, v. 9, n. 2, p. 107-119, 1985.

UIEDA, V. S. Ocorrência e distribuição dos peixes em um riacho de água doce. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 44, n. 2, p. 203-213, 1984.

VARI, R. P.; MALABARBA, Luiz R. Neotropical ichthyology: an overview. **Phylogeny and classification of Neotropical fishes**, v. 1, p. 1-12, 1998.

WEISEL, G. F. The osteocranium of the catostomid fish, *Catostomus macrocheilus*. A study in adaptation and natural relationship. **Journal of morphology**, v. 106, n. 1, p. 109-129, 1960.

ZENI, J. O; CASATTI, L. The influence of habitat homogenization on the trophic structure of fish fauna in tropical streams. **Hydrobiologia**, v. 726, n. 1, p. 259-270, 2014.