



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PPGZOO**



**A COLORAÇÃO CORPORAL EM *Apistogramma agassizii*  
(CICHLIFORMES: CICHLIDAE) É INFLUENCIADA PELOS  
TIPOS DE ÁGUA DA AMAZÔNIA?**

**Adriely Melo de Souza**

**Manaus, Amazonas**

**Junho/2021**



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PPGZOO



**A COLORAÇÃO CORPORAL EM *Apistogramma agassizii*  
(CICHLIFORMES: CICHLIDAE) É INFLUENCIADA PELOS  
TIPOS DE ÁGUA DA AMAZÔNIA?**

**Discente:** Adriely Melo de Souza

**Orientadora:** Prof. Dra. Thaís Billalba Carvalho

**Coorientador:** Prof. Dr. Tiago Henrique da Silva Pires

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas na Área de Concentração em Zoologia.

**Manaus, Amazonas**

**Junho/2021**

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

S729c Souza, Adriely Melo de  
A coloração corporal em *Apistogramma agassizii* (Cichliformes: Cichlidae) é influenciada pelos tipos de água da Amazônia? / Adriely Melo de Souza . 2021  
34 f.: il. color; 31 cm.

Orientadora: Thaís Billalba Carvalho  
Coorientador: Tiago Henrique da Silva Pires  
Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Ambiente de iluminação. 2. Comunicação visual. 3. Deriva sensorial. 4. Morfologia. I. Carvalho, Thaís Billalba. II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

*“O que prevemos raramente ocorre; o que menos esperamos geralmente acontece”.*

(Benjamin Disraeli)

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer imensamente duas pessoas que se dispuseram a me oferecer suporte durante o mestrado, seja me orientando, puxando minha orelha, me corrigindo, me auxiliando financeiramente e me dando toda ajuda possível para que eu conseguisse chegar até aqui: prof. Jansen Zuanon e Tiago Pires. A eles minha eterna gratidão.

Agradeço também a professora Thaís Billalba por ter me acolhido para a orientação deste trabalho, por todas as conversas, conselhos, críticas construtivas, pelo direcionamento quando as coisas estavam ‘fora do eixo’, pelo auxílio em tudo que eu precisava para que este trabalho fosse possível.

Agradeço aos amigos de laboratório, Álvaro Lima, Élio Borghezán, Jadson Henrique, por todo suporte durante os experimentos e ajuda com a manutenção do laboratório. Em especial ao Kalebe Pinto, que sem sombra de dúvidas foi fundamental nas análises estatísticas deste trabalho, além de dicas e apoio quando mais precisei. À Raquel Leite, minha amiga e companheira desde a época da faculdade, que aguentou muitos ‘perrengues’ comigo, me aturou incansavelmente, esteve comigo nos dias bons e cheios de gargalhadas, mas também nos dias ruins que até choramos juntas, sou imensamente grata pela sua amizade sincera.

Aos professores e a turma de 2019 do PPG-ZOOLOGIA, que me ajudaram de diversas formas, em especial ao professor Marcelo Menin (*in memoriam*), que desde o início do mestrado sempre procurou ajudar todos os seus alunos da melhor forma possível.

Aos membros do LEFCAQ, que durante as reuniões contribuíram significativamente com meu trabalho, pelas discussões e pelas experiências relatadas sobre comportamento, em especial ao Phillip Castro e a Caroline Lopes, pela ajuda desde a aquisição até o transporte dos peixes de Barcelos.

Aos meus amigos da graduação Julie Kenya, Ítalo Almeida, Rêgila Mello que estão presentes até hoje, pelos momentos de descontração, risadas, conselhos e apoio. Ao Eron Barbosa, pelo apoio, paciência, companheirismo, serei eternamente grata pela amizade e cumplicidade.

Por último, mas não menos importante, agradeço à minha família, que mesmo não entendendo muito o que eu faço sempre me apoiou em todas as minhas escolhas. Aos meus pais, não tenho palavras para descrever todo amor, carinho, paciência e compreensão para comigo, sem dúvidas são minha força e coragem. Ao irmão Adryel Melo, pelos momentos descontraídos, pela ajuda desde os menores detalhes até o suporte com a elaboração do trabalho, sempre tornou meus dias mais leves e mais fáceis. Por fazerem parte da minha vida e de quem sou hoje. Amo vocês.

## SUMÁRIO

RESUMO .....	7
ABSTRACT .....	8
INTRODUÇÃO.....	9
MATERIAL E MÉTODOS.....	14
Características biológicas adicionais da espécie.....	14
Obtenção do material biológico.....	155
Manutenção em laboratório .....	165
Procedimento experimental .....	166
Morfometria.....	166
Intensidade da cor.....	177
Análise dos dados .....	18
Nota Ética .....	18
RESULTADOS .....	19
DISCUSSÃO.....	22
CONCLUSÃO.....	26
REFERÊNCIAS .....	277

**A coloração corporal em *Apistogramma agassizii* (Cichliformes: Cichlidae) é influenciada pelos tipos de água da Amazônia?**

Adriely Melo de Souza<sup>1</sup>, Thaís Billalba Carvalho<sup>1,2</sup>, Tiago Henrique da Silva Pires<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Amazonas, Av. General Rodrigo O. Jordão Ramos, 6200, 69080-900, Manaus, AM, Brasil

<sup>2</sup>Universidade Federal do Amazonas, Departamento de Ciências Fisiológicas – Av. General Rodrigo O. Jordão Ramos, 6200, 69080-900, Manaus, AM, Brasil

<sup>3</sup>Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Avenida André Araújo 2936, Manaus, AM, 69060-001, Brasil

Manuscrito estruturado conforme as normas do periódico *Acta Amazonica*

## RESUMO

A seleção natural aprimora os sistemas sensoriais, permitindo aos organismos obterem e interpretarem os sinais de modo mais claro, o que depende fortemente das características do ambiente. Informações obtidas por meio de pistas visuais, por exemplo, são frequentemente usadas para detectar predadores e durante interações sociais. A coloração corporal dos animais é utilizada para transmitir informação no processo de comunicação visual, mas a qualidade da sinalização depende das características luminosas do ambiente. Dessa forma, a cor prevalente no ambiente pode afetar a evolução da coloração dos indivíduos, como sugerido pela hipótese da Deriva Sensorial (*sensory drive*) e já relatado para diversos grupos de organismos em diferentes tipos de habitats. Os riachos de terra-firme da Amazônia abrigam uma grande diversidade de peixes de água doce e suas águas podem ser classificadas em dois tipos principais de acordo com viés de comprimento de onda: águas pretas, que são enviesadas ao vermelho e amarelo, e águas claras, que não possuem claro viés. Investigamos se há existência de diferença na coloração corpórea de duas populações do ciclídeo anão *Apistogramma agassizii* que habitam igarapés de bacias de diferentes tipos águas. Segundo a hipótese de Deriva Sensorial, pode-se esperar que indivíduos oriundos de águas pretas apresentem maior intensidade de coloração vermelha em relação a indivíduos provenientes de águas claras, tendo em vista a predominância de viés em direção ao vermelho nos comprimentos de onda de águas pretas. Comparamos indivíduos das duas populações utilizando medidas morfométricas para controlar os potenciais efeitos de diferenças morfológicas e de coloração em quatro regiões do corpo: nadadeira caudal, nadadeira anal, abaixo da dorsal e lateral do abdome. As duas populações apresentaram diferenças na intensidade da coloração corpórea na direção esperada pela Deriva Sensorial, apoiando a hipótese de que as variações das características da coloração estão associadas aos diferentes tipos de ambientes de iluminação da região em que ocorrem naturalmente. Este resultado contrasta com a ausência de diferenças em características na forma do corpo, e corrobora a hipótese da evolução da coloração corporal como decorrente de condições de iluminação do habitat, como descrita pela hipótese da Deriva Sensorial.

**PALAVRAS-CHAVE:** Ambiente de iluminação; Comunicação visual; Deriva sensorial; Morfologia.

## **ABSTRACT**

Natural selection improves sensory systems and render organisms better at obtaining and interpreting signals given the characteristics of the environment. Information obtained through visual cues are often used to detect predators and during social interactions. Body color is often used to convey information for visual communication, but the quality of signaling depends on the lighting within the environment. As a result, the prevailing color in the environment can affect the evolution of body color, as encapsulated by the Sensory Drive hypothesis, which has been demonstrated for several groups of organisms in different types of habitats. Amazonian upland forest streams harbor a great diversity of freshwater fish and their waters are classified into two main types according to the bias in wavelength transmission: black water, which are biased toward red and yellow, and clear water, which have no clear bias in wavelength transmission. We investigated differences in body color of two populations of the dwarf cichlid (*Apistogramma agassizii*) that occur in basins of different water types. The Sensory Drive hypothesis expects that individuals from black waters present a greater intensity of red color than individuals from clear waters, given the predominance of bias toward red wavelengths in black waters. We compared individuals from two populations and used morphometric measurements to control for the potential effects of morphological and color differences in four regions of the body: caudal fin, anal fin, below the dorsal and close to the operculum. The two populations differed in body color intensity in accordance with predictions of the by Sensory Drive. This result contrasts with the lack of difference in body shape, and gives further support for the hypothesis of evolution of body coloration in relation to the lighting environment, as described by the Sensory Drive hypothesis.

**KEYWORDS:** Lighting environment; Morphology; Sensory drive; Visual communication.

## INTRODUÇÃO

A seleção natural atua como um mecanismo que aprimora o funcionamento dos sistemas sensoriais, tais como visão, audição, olfato, paladar e tato, que são dotados de células especializadas capazes de captar estímulos internos e externos em relação ao ambiente. A troca de informações que é mediada por esses sistemas sensoriais tem grande relevância para a sobrevivência dos organismos, pois ela identifica potenciais riscos de predação, a posição de alimentos, a localização de parceiros reprodutivos, dentre outros (Mitchen *et al.* 2018; Carleton *et al.* 2020). A otimização dos mecanismos sensoriais dos organismos depende de ajustes de processos neurais e de características do ambiente onde ocorre a transmissão dos sinais, visto que o ambiente medeia a comunicação entre os indivíduos que enviam os sinais e os receptores que detectam, percebem, avaliam as informações e agem com base no conteúdo do sinal recebido (Endler e Basolo, 1998).

Mecanismos sensoriais têm central importância em vários aspectos da vida dos organismos, como por exemplo, durante as interações sociais por meio de pistas visuais, caso em que a pigmentação na pele dos animais é frequentemente um sinalizador importante (Ready *et al.* 2006). A comunicação feita por organismos via contato visual é conduzida pela transmissão de comprimentos de onda luminosa, que é modificada pela prevalência da cor do ambiente. A importância dos comprimentos de onda predominantes no ambiente onde ocorre a comunicação visual foi relatada para diversos grupos de organismos em diferentes tipos de habitats, mas a maior parte dos estudos focaram em organismos aquáticos (Cummings e Endler, 2018). Diferenças nas propriedades físicas e químicas entre ambientes afetam a transmissão dos sinais, o que pode ocasionar divergências entre populações (Pires *et al.* 2019) e mediar o isolamento reprodutivo, podendo até mesmo resultar em especiação e, portanto, contribuindo com a formação da biodiversidade (Seehausen *et al.* 2008).

A transmissão eficiente de sinais tem implicações diretas na aptidão dos indivíduos, tanto por meio de viabilidade quanto por sucesso reprodutivo, já que a coloração dos animais pode funcionar como sinalização entre machos e fêmeas para reprodução (Moreno e Osorno, 2003, Henderson *et al.* 2013, Carvalho, 2016). Além disso, a variação da coloração corpórea tem funções de termorregulação (Munguia *et al.* 2013; Pinto, *et al.* 2020), sinalização durante encontros agonísticos, comunicação entre

indivíduos coespecíficos (Pinto *et al.* 2020) e mecanismos de defesa contra predação (Bowmaker, 1995; Hofmann *et al.* 2012; Fabrin, 2014), como a camuflagem, mimetismo, entre outros.

A seleção sexual por meio da escolha da fêmea por parceiros reprodutivos ocorre pela preferência de características que são atrativas para a reprodução e, portanto, podem ser selecionadas e mediar o isolamento reprodutivo (Svensson *et al.* 2007). Este tipo de seleção pode favorecer a evolução da coloração corpórea, como fins de aumentar o sucesso reprodutivo dos possuidores de cores mais atrativas. Por exemplo, Ready *et al.* (2006), ao utilizarem o padrão de colorido e caracteres genéticos para diferenciar três populações do ciclídeo *Apistogramma caetei* por meio de acasalamento seletivo, demonstraram que fêmeas escolhiam somente os machos da mesma população. Esse processo se dá pela evolução de características morfológicas diferenciadas, que permite o reconhecimento intraespecífico e escolha de potenciais parceiros reprodutivos. Dentro do grupo dos peixes, estas características da transmissão de sinais fazem da água um meio que molda diferentes adaptações dos sistemas visuais, o que parece contribuir com a alta diversidade de organismos aquáticos (Terai *et al.* 2006).

Para que um sinal seja eficiente durante a transmissão da sua mensagem é importante que sua detecção por meio dos sistemas sensoriais dos receptores (e.g. coespecíficos ou predadores) seja otimizada (Endler e Basolo, 1998). Contudo, o ambiente externo no qual o sinal se propaga pode modificar a qualidade ou enviesar o sinal que é transmitido, como previsto na hipótese da deriva sensorial (*sensory drive*, em inglês, Endler, 1992). Essa hipótese sustenta que a coloração das características que são sexualmente selecionadas evolui de acordo com características físicas do meio (e.g. luz do ambiente, no caso de sinais visuais), de forma a aumentar sua conspicuidade e assim otimizar a transmissão dos sinais (Endler, 1992, Pires *et al.* 2019). Um exemplo disso é a coloração de ornamentos corporais, que podem ter a eficiência de seus sinais modificada por conta da condição de luminosidade do habitat (Endler, 1992). Ainda de acordo com a hipótese da deriva sensorial, as características na morfologia externa podem apresentar diferenças devido à evolução não independente, como por exemplo, o tamanho do olho, capacidade de captar e eventualmente filtrar sinais visuais e os ornamentos, como foi observado por Pires *et al.* (2019), que avaliaram o tamanho dos olhos e dos ornamentos de *C. spilurus* com o intuito de verificar se havia distinção entre linhagens quando comparados a outras características morfológicas.

Os comprimentos de onda da luz transmitida no ambiente podem afetar a eficiência na percepção do sinal, o que acontece mais claramente em sistemas aquáticos. Luz de tonalidade azul possui comprimentos de onda curtos e alta energia, o que resulta em maior distância percorrida em linha reta quando comparado ao vermelho, que possui comprimentos de onda longos e baixa energia (Bradbury e Vehrencamp, 2011). Muitos animais marinhos de profundidade apresentam coloração completamente vermelha ou preta, já que essas duas cores são vistas igualmente como escuras e inconspícuas aos predadores (Helfman *et al.* 2009). Contudo, em muitos ambientes de água doce, a luz é transmitida de forma enviesada ao amarelo-vermelho devido ao acúmulo de carbono orgânico dissolvido (COD) derivado da decomposição de material vegetal proveniente da floresta ripária (Muntz, 1982; Ikeda e Koshima, 2009).

A Amazônia possui uma grande diversidade de peixes de água doce (Dagosta e De Pinna, 2019; Oberdorff *et al.*, 2019). A percepção dessa vasta diversidade amazônica remonta aos primeiros naturalistas e, no entanto, a sua origem e manutenção continuam sendo amplamente debatidas na comunidade científica (Borghezan *et al.* 2021). Uma razão apontada inicialmente é a diversidade de características físicas e químicas dos ambientes aquáticos, conforme descrito por Alfred Russel Wallace (1853). Segundo Wallace, os rios da Amazônia podem ser classificados em três tipos segundo o tipo de água: pretas, brancas e claras (Sioli, 1984; Duncan e Fernandes, 2010). Estes tipos são classificados com base na coloração preponderante como vista por cima (de fora) da água, que é reflexo de vieses diferentes de transmissão de comprimentos de onda e da quantidade de matéria em suspensão ou dissolvida. Essas diferenças nas propriedades físicas são resultantes de diferentes graus de lixiviação de material orgânico oriundo da floresta circundante e das características geológicas do sistema de drenagem (Leenheer, 1980).

Os rios de água preta, como o Rio Negro, possuem uma alta concentração de carbono orgânico dissolvido (COD), com altas cargas de sedimentos em suspensão, e transparência reduzida pela grande concentração de íons dissolvidos (Richey *et al.* 1990). Os rios de água branca, como o rio Amazonas, possuem coloração amarronzada e aspecto barrento, contendo altas concentrações de solutos dissolvidos, com pH alcalino neutro e alta carga de sedimentos em suspensão oriundos de regiões andinas ou de terrenos não consolidados (Konhauser *et al.* 1994; Alcour *et al.* 2003). Já os rios de águas claras, por exemplo o rio Tapajós, são relativamente transparentes e apresentam

uma menor quantidade de sedimentos, baixa condutividade elétrica e pH que variam de ácido a alcalino (pH 5-8). Os rios de águas claras drenam solos fortemente intemperizados do escudo Pré-Cambriano, o que explica a baixa carga de sedimentos em suspensão (Sioli, 1984; Konhauser *et al.* 1994; Duncan e Fernandes, 2010).

Embora a diversidade de tipos de água tenha sido descrita para canais de grandes rios, em termos de área, uma vasta parte da Amazônia é banhada por pequenos riachos florestais de terra firme, regionalmente conhecidos como igarapés (Fittkau, 1967). Os igarapés possuem pouca quantidade de sedimentos em suspensão, portanto, não podem ser classificados na categoria de águas brancas. Esses igarapés pertencem a bacias de diferentes tipos de água, diferindo nas suas características limnológicas e no ambiente luminoso (Mendonça *et al.* 2005). Os igarapés de drenagens de águas pretas carregam grande quantidade de COD e absorvem azul e violeta (comprimentos de onda curtos, 350-450nm), predominando assim a transmissão do amarelo e vermelho (comprimentos de onda variando de 590-700nm) (Muntz, 1982; Ikeda e Koshima, 2009). Os igarapés em bacias de águas claras possuem pouca quantidade de carbono orgânico dissolvido, o que resulta em um ambiente luminoso quase transparente, sem um claro viés de transmissão de comprimento de onda (Muntz, 1978, 1982, Pires *et al.* 2019). Para os organismos aquáticos que habitam esses diferentes tipos de ambiente, é esperado que as adaptações locais resultem em especialização sensorial e, eventualmente, especiação; portanto, o efeito de diferentes tipos de águas sobre a adaptação dos sistemas sensoriais parece ser um mecanismo importante na evolução da diversidade de peixes amazônicos (Borghazan *et al.* 2021). Estudos anteriores com duas linhagens do peixe *Crenuchus spilurus* (Characiformes: Crenuchidae), que diferem na coloração dos ornamentos corporais e tamanho dos olhos, relacionaram tais diferenças morfológicas a diferenças de iluminação e nas condições hidroquímicas de igarapés de águas claras e pretas. No entanto, características não relacionadas aos ornamentos (no caso, nadadeiras ímpares hipertrofiadas), como por exemplo, tamanho e altura do corpo, são características consideradas limitadas a evoluir de acordo com outras características (Pires *et al.* 2019; Pinto *et al.* 2020).

A designação de espécies por meio da coloração do corpo é comumente utilizada em estudos taxonômicos envolvendo ciclídeos africanos, conforme sugerido por Britzke (2015). Em ciclídeos da América do Sul, o padrão de colorido caracterizado pela dispersão ou concentração de melanóforos é utilizado para descrição taxonômica, mas

quando relacionado ao comportamento reprodutivo, alguns trabalhos na literatura reportam que indivíduos com diferentes padrões de colorido são livremente hibridizados (Ready *et al.* 2006). Para Cichlidae, diversos trabalhos na literatura relacionam os diferentes padrões de cores no comportamento específico dos peixes, como status social (Barlow, 1973; Falter, 1987; Barlow e Siri, 1994; Korzan *et al.* 2008). Isso ocorre porque mudanças na coloração do corpo podem indicar um sinal intraespecífico que pode diminuir a agressão e auxiliar no estabelecimento de uma hierarquia de dominância (O'Connor *et al.* 1999; Miyai *et al.* 2011), comportamento agonístico, comportamento de desova, maturação (Winemiller, 2001; Kullander e Ferreira, 2006); comunicação intraespecífica (Baerends, 1993; Hurd, 1997) e comunicação interespecífica (Ready *et al.* 2006). Ciclídeos amazônicos possuem uma grande diversidade de coloração, formas do corpo, e diferentes tipos de comportamento, o que os torna bastante populares no mercado ornamental. Variações no padrão de coloração são comumente reportadas para este grupo de peixes, associado à posição superficial de cromatóforos e iridióforos que produzem as marcas características de cada padrão (Baerends e Baerends van-Roon, 1950; Hulscher-Emeis, 1992; Rodrigues *et al.* 2009).

*Apistogramma* é um dos gêneros mais diversos de Cichlidae sul-americanos. Este gênero ocorre na bacia amazônica, a leste dos Andes e em outras bacias sul-americanas (Kullander, 2003; Rocha, 2010). As espécies deste gênero possuem padrões de colorido que são determinados pela quantidade de melanóforos presentes na derme (Britzke, 2015). No entanto, Britzke e Mehanna (2010) e Estivals *et al.* (2020) consideram que há mais fatores a serem investigados, visto que indivíduos exibindo dois ou mais padrões de colorido podem ser encontrados juntos.

*Apistogramma agassizii* Steindachner, 1875 é uma espécie de ciclídeo que ocupa diversos habitats na Amazônia, como rios de águas claras, negras e brancas (Kullander, 1986), associados a ambientes de lagos e igarapés, com preferência por substratos como bancos de folhiços, troncos e raízes como local de refúgio e forrageamento (Oliveira, 2016). Esta espécie possui ampla distribuição ao longo do sistema Solimões/Amazonas, desde o Peru até a região do baixo Amazonas, no Brasil (Kullander, 2003; Britzke, 2015) sugerindo que tenha ocorrência em uma grande amplitude de características físicas e químicas da água.

Como a espécie apresenta dicromatismo sexual (diferença de cores entre sexos), espera-se que as características dos ornamentos dessa espécie medeiem processos de

corte e competição entre machos, uma vez que diferenças na morfologia dessa espécie, principalmente nas nadadeiras e na coloração do corpo (Chellappa *et al.* 2005; Ismiño e Padilla, 2005) podem ser características importantes nos processos de corte e de seleção de parceiros nos períodos reprodutivos. Diferenças morfológicas relacionadas ao tamanho dos indivíduos podem ser importantes, tendo em vista que machos maiores potencialmente vencem encontros agressivos com outros machos para dominar recursos de melhor qualidade, como territórios e acesso a uma maior fonte de alimento (Cacho *et al.* 2006; Oliveira, 2016) ou parceiras reprodutivas.

No presente estudo, verificamos a existência de diferenças na coloração entre duas populações de *A. agassizii* que habitam bacias de drenagem de rios de águas pretas e claras, e se tais diferenças estariam de acordo com expectativas baseadas na hipótese de Deriva Sensorial. Especificamente, esperávamos que diferenças em características morfológicas tivessem evoluído de forma a otimizar a transmissão de sinais entre indivíduos. Portanto, segundo a hipótese de Deriva Sensorial, levantamos a hipótese de que a população presente em ambiente de águas pretas possuísse maior predominância de coloração enviesada para o amarelo e o vermelho, quando comparada à população de água clara. Nós utilizamos a variação da forma do corpo como um *proxy* de diferenças relacionadas a outros fatores evolutivos não incluídos na hipótese de Deriva Sensorial. Os resultados do presente estudo podem ter implicações importantes para o conhecimento dos mecanismos que geram novas espécies na Amazônia, bem como para o mercado de peixes ornamentais na Amazônia, ao descrever, com detalhes variedades de *A. agassizii* que são encontradas em ambiente natural.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Características biológicas adicionais da espécie**

*Apistogramma agassizii* é uma espécie de ciclídeo sul-americano que pode medir até seis centímetros de comprimento total. Os machos são maiores que as fêmeas e possuem nadadeira caudal lanceolada, enquanto as fêmeas possuem nadadeira caudal arredondada (Hercos *et al.* 2009). Indivíduos desta espécie apresentam uma faixa escura na região mediana do corpo, que se estende desde a região posterior da órbita até a extremidade da nadadeira caudal (Rocha, 2010). Os indivíduos adultos apresentam dimorfismo sexual (Figura 1) que se manifesta, principalmente, na forma da nadadeira

caudal e em padrões de colorido específicos em algumas estruturas do corpo (Britzke, 2015).



Figura 1. *Apistogramma agassizii*. Exemplos de macho (a) e de fêmea (b).

A espécie faz ninho e apresenta desova contendo aproximadamente 200 ovos. A fêmea cuida dos ovos e filhotes até que esteja pronta para desovar novamente, período em que o macho assume o cuidado parental (Römer, 2000). Por conta de sua fácil criação, tamanho reduzido e cores atraentes, a espécie possui grande importância no mercado de peixes ornamentais (Mendonça e Camargo, 2006).

### **Obtenção do material biológico**

Indivíduos adultos de *A. agassizii* foram adquiridos de coletores de peixes ornamentais de duas localidades distintas: uma pertencente à bacia do Rio Negro (águas pretas), onde os indivíduos foram coletados em um igarapé localizado próximo ao município de Novo Airão (2°37'11"S, 60°57'20"O), a qual denominamos como população "Novo Airão"; e outra pertencente à bacia do Rio Solimões (águas claras), em que foram coletados indivíduos provenientes de um igarapé próximo ao lago Tefé (3°26'54"S, 64°47'04"O), a qual denominamos como população "Tefé". Pelo fato desta região de Tefé ser banhada por um complexo de águas pretas, brancas e claras, levamos em consideração a adaptação local dos indivíduos de *A. agassizii* na macrorregião de Tefé, uma vez que peixes não adaptados a ambientes de águas pretas podem se adaptar a ambientes de águas claras presentes na região próxima ao lago Tefé, que é característico de águas brancas. As regiões de Novo Airão e Tefé estão cerca de 430 km distantes uma da outra (distância linear geográfica).

## **Manutenção em laboratório**

Os peixes submetidos aos procedimentos experimentais foram separados por localidade, sendo 23 peixes: 13 da população Tefé e 10 da população Novo Airão. Para este trabalho foram selecionados somente machos adultos com dimorfismo sexual acentuado. Os peixes de cada população foram mantidos em condições laboratoriais em aquários de 60 x 40 x 20 cm (72 L). Cada aquário possuía um filtro e um aerador individual. Os aquários-estoque permaneceram em um regime 12 horas de luz/12 horas de escuro. A temperatura ambiente foi mantida em 24 °C por meio de condicionadores de ar, o que simula um ambiente térmico típico de igarapés amazônicos de terra firme (Espírito-Santo *et al.* 2018; Pires *et al.* 2018).

Foram realizadas trocas parciais de água semanalmente dos aquários-estoque com água da torneira do laboratório, oriunda de poços semiartesianos, situado no campus da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), mantida em caixa d'água de 1000 L. Todos os indivíduos foram alimentados *ad libitum* diariamente com ração comercial para peixes tropicais (47,5% de proteína bruta; ColorBits - Tetra®).

## **Procedimento experimental**

### **Morfometria**

Os machos adultos vivos foram transferidos individualmente, com o auxílio de uma rede de mão, para um recipiente contendo solução de eugenol (125 mg/L), para serem anestesiados, conforme realizado por Pires *et al.* (2019). Após a observação da redução da atividade natatória do indivíduo, ele foi colocado sobre uma superfície branca, onde as nadadeiras foram distendidas com o auxílio de um pincel de cerdas macias e molhadas e, posteriormente, foram fixadas com agulhas entomológicas nas regiões entre o primeiro e o segundo raio das nadadeiras dorsal e anal (Figura 2).

Este procedimento experimental foi realizado dentro de um estúdio que possui uma câmera fotográfica (Nikon D3300, acoplada a uma lente macro de 60 mm) em um tripé fixo a 50 cm de distância da bancada onde o peixe foi disposto. Posteriormente, foram tiradas quatro fotos de cada indivíduo. Posicionamos dentro da imagem capturada um pedaço de papel com informação sobre o local de coleta do indivíduo e uma escala de referência de tamanho. Para que houvesse uma melhor visualização da coloração

corpórea de cada peixe, foi utilizada uma fonte de luz *full spectrum* posicionada na parte superior do estúdio, a uma distância de 40 cm do peixe e com foco dirigido em ângulo de 45°.

De acordo com a literatura, medidas de caracteres morfológicos em peixes são consideradas diagnósticos para verificar diferenças intraespecíficas (Reiss *et al.* 2012). As medidas morfométricas corporais analisadas foram: comprimento padrão, comprimento da cabeça, diâmetro do olho e altura do corpo. Todas as medidas morfométricas seguiram estudos anteriores que verificaram que tais medidas dessas características poderiam apresentar diferenças na posse de nichos ecológicos (Pires *et al.*, 20019).

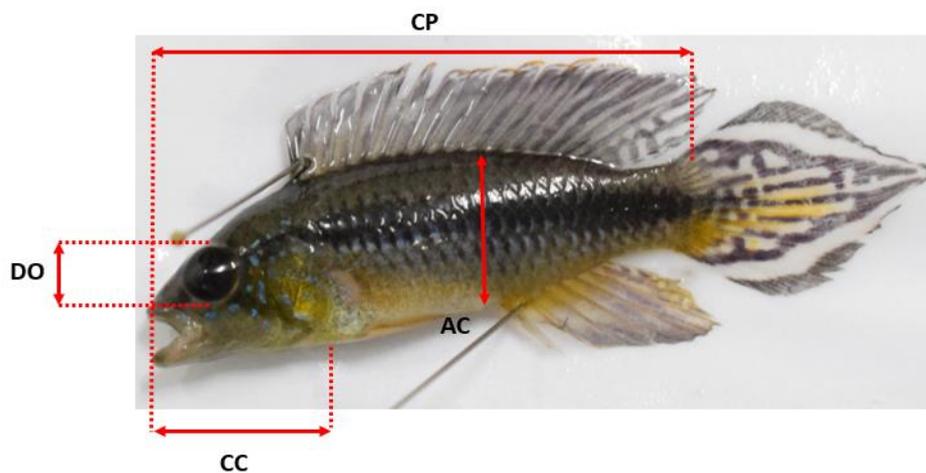


Figura 2. Medidas morfométricas analisadas: comprimento padrão (CP); comprimento da cabeça (CC); diâmetro do olho (DO) e altura do corpo (AC).

### **Intensidade da cor**

Após a realização das medidas morfométricas, utilizamos o software livre ImageJ (Schneider, Rasband, e Eliceiri, 2012) para extrair cinco valores RGB de cinco pontos das regiões da nadadeira anal, nadadeira caudal, lateral do abdome e abaixo da nadadeira dorsal dos peixes (Figura 3), semelhante ao realizado por Stevens *et al.* (2007). Convertemos os valores RGB para o sistema CMYK e utilizamos os valores de R (vermelho), B (azul) e Y (amarelo) nas comparações entre populações.

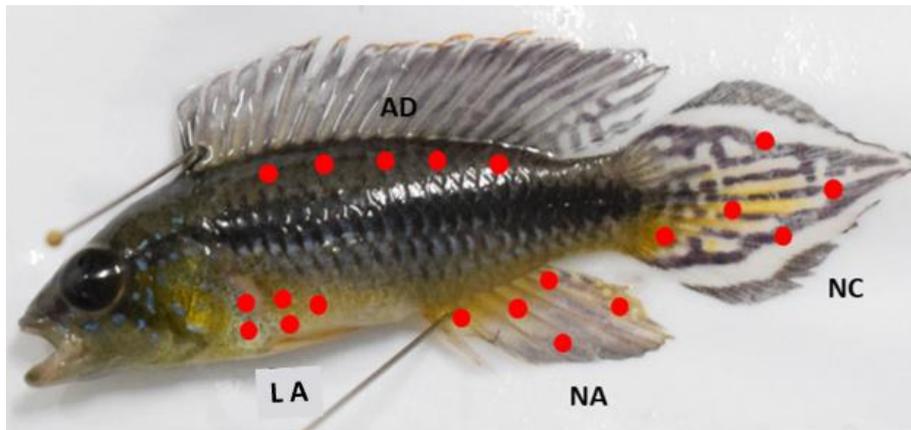


Figura 3. Regiões do corpo que foram medidas a intensidade da cor nas regiões da nadadeira anal (NA), nadadeira caudal (NC), lateral do abdome (LA) e abaixo da dorsal (AD).

### **Análise dos dados**

Para as análises das medidas morfométricas, conduzimos testes *t* de Student (não pareados) para comparar os valores de cada uma das medidas entre as duas populações. Para as análises de intensidade da cor, investigamos as diferenças nos valores de amarelo, vermelho e azul entre as populações e entre as regiões do corpo dos peixes. Para obter um valor que representasse cada região do corpo, obtivemos a média das cinco medidas extraídas de cada região. Dessa forma, cada indivíduo foi representado por um valor de amarelo e vermelho médios para cada área do corpo medida. Para a cor azul, utilizamos a média de cinco medidas obtidas apenas para a área da região na lateral do abdome. Em seguida, conduzimos ANOVA de dois fatores para comparar os valores de amarelo e vermelho em relação à área do corpo e à população. Posteriormente, comparamos os níveis de cada cor par-a-par (por região do corpo, entre as duas populações) usando o teste *post-hoc* de Tukey. Para a cor azul, conduzimos um teste *t*, uma vez que só existia medida para a região lateral do abdome. Todos os procedimentos estatísticos e preparação de dados foram conduzidos no software R v. 4.0.3 (R Core Team, 2020).

### **Nota Ética**

Todos os procedimentos realizados na execução deste trabalho foram aprovados pelo Comitê de Ética no Uso de Animais (CEUA) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob protocolo nº 029/2016. Este trabalho faz parte de um projeto da FAPEAM, que visa estudar os padrões de coloração de peixes amazônicos que é mediado pelos diferentes tipos de ambiente de iluminação.

## **RESULTADOS**

Não foram observadas diferenças para o comprimento padrão ( $t = 0,005$ ;  $p = 0,995$ ), tamanho do olho ( $t = 0,828$ ;  $p = 0,418$ ), altura do corpo ( $t = 0,568$ ;  $p = 0,576$ ) e comprimento da cabeça ( $t = 1,272$ ;  $p = 0,218$ ) entre os indivíduos das duas populações (Figura 4).

Os níveis de amarelo foram diferentes entre as populações ( $F = 13,06$ ;  $p = 0,0005$ ) e entre as regiões do corpo ( $F = 7,205$ ;  $p = 0,0002$ ; Figura 5). O teste de Tukey apontou níveis significativamente maiores de amarelo nas nadadeiras anal ( $p = 0,002$ ) e caudal ( $p = 0,002$ ) dos indivíduos da população de Tefé. Entretanto, os níveis de amarelo das regiões abaixo da dorsal ( $p = 0,81$ ) e lateral do abdome ( $p = 0,99$ ) não diferiram entre as duas populações.

Os níveis de vermelho foram diferentes entre as populações ( $F = 83,29$ ;  $p < 0,001$ ) e entre as regiões do corpo ( $F = 259,61$ ;  $p < 0,001$ ). O teste de Tukey mostrou níveis significativamente maiores de vermelho na população de Novo Airão para todas as regiões do corpo ( $p < 0,01$ ) (Figura 6). Já os níveis de azul na região corpórea lateral do abdome foram maiores nos indivíduos da população de Novo Airão ( $t = 3,216$ ;  $p = 0,005$ ; Figura 7).

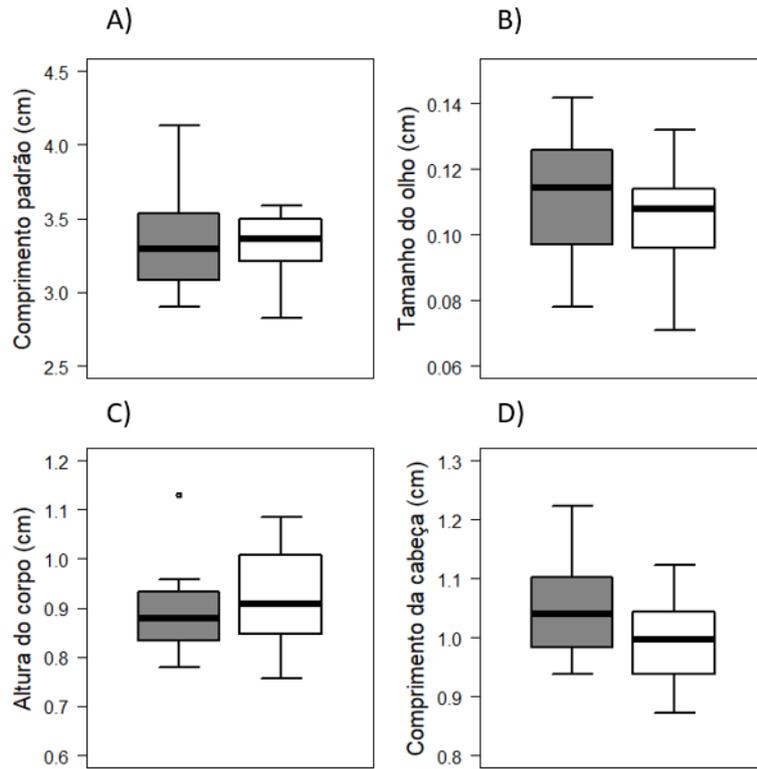


Figura 4. Diferenças morfológicas das regiões analisadas entre as populações de *Apistogramma agassizii* Novo Airão e Tefé. Cor cinza = população de Novo Airão e branca = população de Tefé. A) Comprimento padrão; B) Tamanho do olho; C) Altura do corpo; D) Comprimento da cabeça. ° indica valores discrepantes (*outliers*).

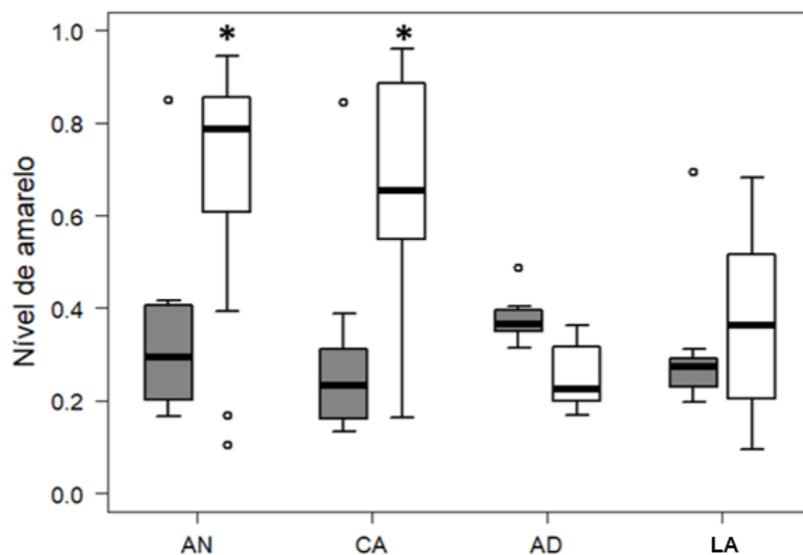


Figura 5. Diferenças nos níveis gerais de amarelo das regiões do corpo de indivíduos de *Apistogramma agassizii* de duas populações. Cor cinza = população de Novo Airão e

branco = população de Tefé. NA = nadadeira anal; NC = nadadeira caudal; AD = abaixo da dorsal e LA= lateral do abdome. ° indica valores discrepantes (*outliers*). \* indica diferença significativa entre as populações ( $p < 0,05$ ).

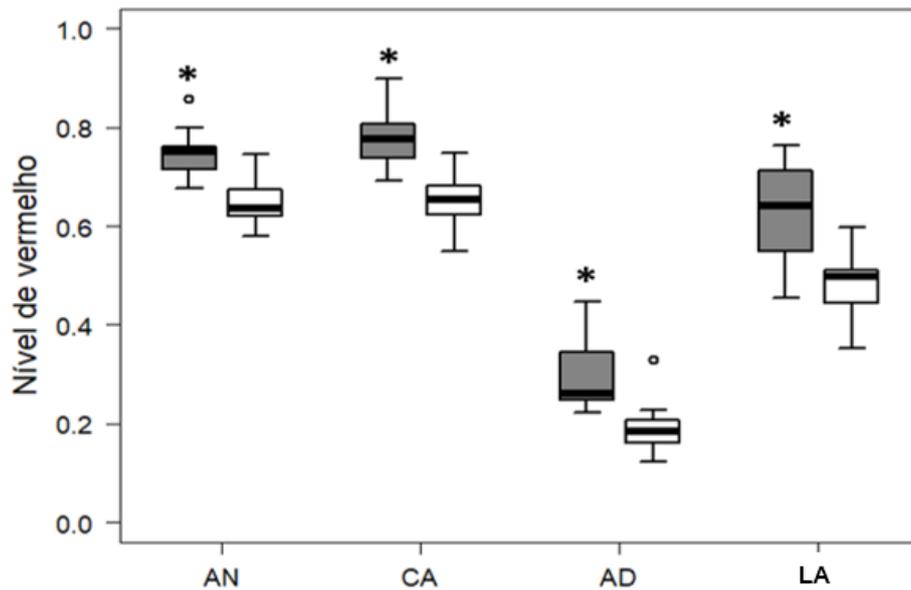


Figura 6. Diferenças nos níveis gerais de vermelho dos locais do corpo que foram analisados entre as duas populações de *Apistogramma agassizii*. Cor cinza = população de Novo Airão e branco = população de Tefé. NA = nadadeira anal; CA = nadadeira caudal; AD = abaixo da dorsal e LA= lateral do abdome. ° indica valores discrepantes (*outliers*). \* indica diferença significativa entre as populações ( $p < 0,05$ ).

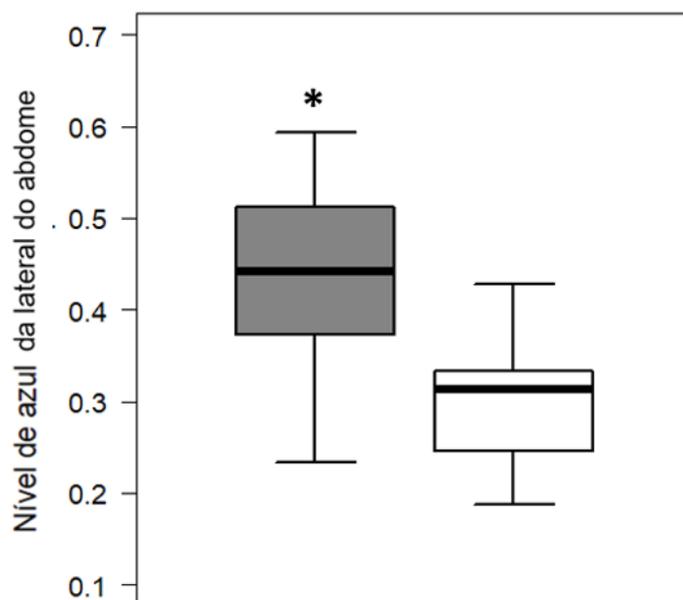


Figura 7. Diferenças nos níveis de azul da região lateral do abdome entre as duas populações de *Apistogramma agassizii*. Cor cinza = população de Novo Airão e branca = população de Tefé. \* indica diferença significativa entre as populações ( $p < 0,05$ ).

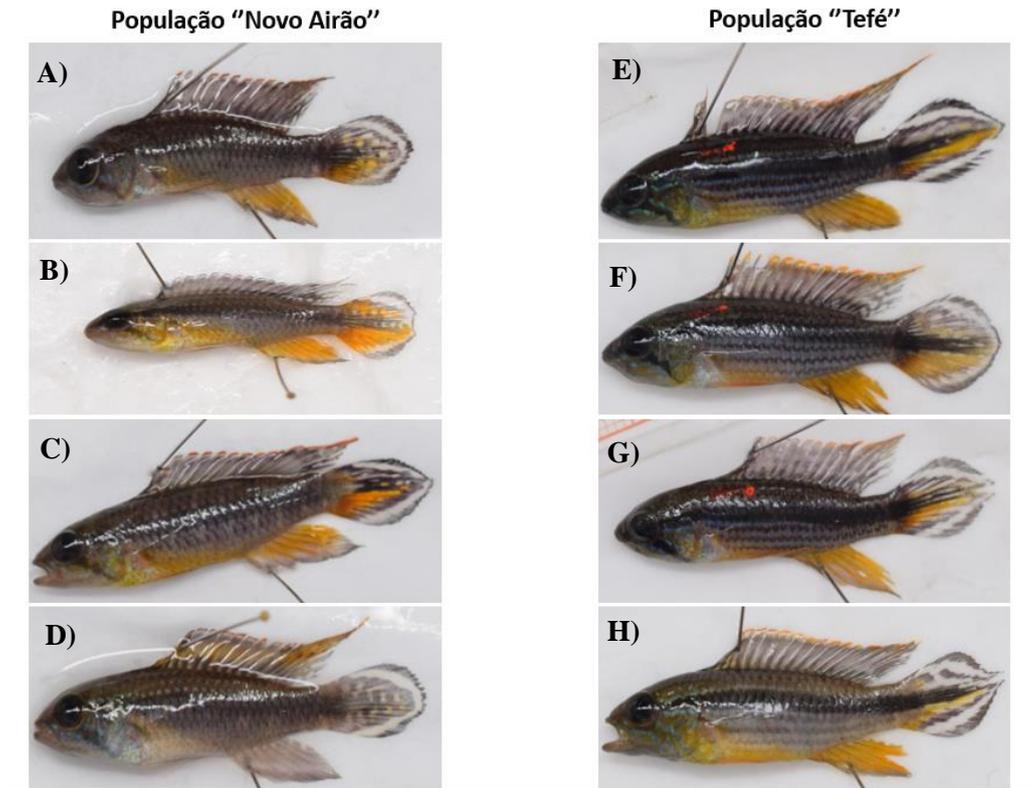


Figura 8. Indivíduos de *A. agassizii* analisados. População "Novo Airão" (A,B,C,D) e População "Tefé" (E,F,G,H).

## DISCUSSÃO

As três maiores diferenças nas características da morfologia externa de indivíduos das duas populações de *Apistogramma agassizii*, que ocupam diferentes tipos de águas, foram observadas na intensidade da cor. Em particular, a intensidade de vermelho diferiu entre todas as áreas do corpo que foram analisadas, com intensidades maiores em indivíduos pertencentes à população que ocorre naturalmente em uma bacia de água preta. A intensidade de amarelo apresentou valores maiores para as regiões das nadadeiras caudal e anal de indivíduos da população que vive em bacia sem forte viés de transmissão de comprimentos de onda (água clara). Essas regiões do corpo são aquelas em que o dicromatismo sexual é mais fortemente manifestado e, portanto, espera-se que tenham um papel importante na comunicação visual entre os indivíduos. Ainda, não foram observadas diferenças morfométricas com base nas medidas tomadas, que são comumente aplicadas em estudos taxonômicos em que são descritas novas espécies, como no comprimento padrão, onde verificamos que os indivíduos de Tefé

(águas claras) e de Novo Airão (águas pretas) não diferem em relação ao tamanho do corpo e tamanho do olho. Vale ressaltar que todos os indivíduos testados alcançaram a maturação sexual, visto que apenas indivíduos adultos apresentam características sexuais secundárias bem desenvolvidas. Portanto, os resultados obtidos não podem ser atribuídos a potenciais diferenças no estágio de maturação sexual e consequente diferenças de desenvolvimento das características sexuais secundárias. Sendo assim, nossos resultados sugerem que as diferenças entre as populações se dão principalmente em relação a aspectos da comunicação visual, como também esperado pela hipótese da Deriva Sensorial.

Diferenças na iluminação dos habitats podem moldar os sinais visuais e os sistemas sensoriais para corresponder às características do ambiente em a espécie vive (Endler, 1980; Tobias *et al.* 2010). Tais diferenças de habitat, como é o caso de ambientes amazônicos de águas pretas e claras que diferem no ambiente de iluminação, pode potencialmente resultar em seleção divergente sobre sinais que estão associados à escolha de parceiros reprodutivos e às disputas diretas, como é tipicamente o caso da coloração do corpo. Em alguns organismos estas diferenças de sinalização podem ser profundas ao ponto de mediar isolamento reprodutivo e, dessa forma, facilitar a especiação (Endler, 1992; Boughman, 2002). Assim, a coloração do corpo de indivíduos de *A. agassizii*, que representa um tipo de sinal de comunicação entre os indivíduos são distintas para as duas populações analisadas.

Foram observadas diferenças no padrão de coloração entre indivíduos das duas populações em relação à intensidade de cores de regiões ornamentadas. Esse padrão da coloração corporal pode indicar uma resposta de adaptação ao habitat em que esses peixes vivem (Pinto *et al.* 2020). A população de Novo Airão apresentou uma maior intensidade de cor vermelha nas regiões da nadadeira caudal, dorsal, abaixo da dorsal e lateral do abdome, em comparação com indivíduos da população de Tefé. Essa maior intensidade da cor vermelha ocorre nas regiões da nadadeira anal e da nadadeira caudal, que são estruturas características do dimorfismo sexual dessa espécie.

O padrão de colorido é um atributo que facilita a identificação de espécies de *Apistogramma* (Britzke, 2015). Nossas observações com base nos resultados obtidos indicam uma possível relação da intensidade de coloração nas regiões caudal e anal de *A. agassizii* com características que podem ser sexualmente selecionadas (Estivals *et al.*, 2020; Britzke, 2015). Isso se dá pela troca de informações por meio de sinais que

podem determinar o sucesso reprodutivo dos indivíduos, onde a cor pode atuar como sinalização fazendo com que pressões seletivas operem (Endler e Houde, 1995), tornando os indivíduos mais conspícuos quando inseridos em ambientes que favoreçam a maximização da cor do corpo. Nossos resultados corroboram a hipótese de que a variação da coloração do corpo dos indivíduos seja um mecanismo de sobrevivência e reprodução (Sugimoto, 2002; Svensson *et al.* 2005). Nossos resultados sugerem que essas diferenças de colorido podem ser decorrentes dos diferentes tipos de água, embora a análise de uma maior quantidade de populações seja central para poder derivar conclusões mais robustas.

Ambientes de águas pretas, que contêm altas quantidades de COD, somada à cor do substrato e de matérias orgânicas em suspensão, tornam o ambiente de iluminação enviesado para as cores amarelo e vermelho, possibilitando assim que a coloração vermelha do corpo desses indivíduos se torne mais conspícua quando confrontados contra um pano de fundo escuro, como é o caso das margens dos igarapés, onde a espécie tipicamente vive. O fato de que características que permitem a transmissão de sinais varia conforme o ambiente luminoso, fazem da água um meio de adaptação dos mecanismos da visão dos organismos, o que molda os diferentes tipos de habitats aquáticos (Terai *et al.* 2006). Ainda, verificamos que a intensidade da cor amarela nas regiões das nadadeiras caudal e anal dos indivíduos de Tefé foi maior em comparação com os indivíduos de Novo Airão. Para peixes que são oriundos de águas claras, uma vez que a coloração do ambiente não é fortemente filtrada, é possível que a cor amarela tenha uma alta eficiência em transmitir sinais visuais. As diferenças na intensidade da cor amarela e vermelha entre as duas populações de *A. agassizii* também poderiam ser explicadas pelos diferentes graus de deposição de carotenoides.

A pigmentação dos peixes em geral é influenciada pelas fontes de carotenoides, que são pigmentos naturais lipofílicos alocados em vários órgãos, especialmente na pele e nas gônadas de peixes (Zuanon, Salaro, e Furuya, 2011; Hoffmann, 2016). Os carotenoides possuem variações de cor amarela até a vermelha, sendo importantes em diversas funções biológicas, como na reprodução e quimiorrecepção, por exemplo, e em funções instintivas como camuflagem e comportamento de corte (Hoffmann, 2016).

Mudanças de coloração pelo uso de dietas suplementadas com carotenoides têm sido amplamente reportadas na literatura e, dentro desse contexto, é possível que as diferenças da intensidade de cor amarela entre indivíduos das duas populações estejam

relacionadas com a quantidade de carotenoides presentes no organismo, uma vez que, dependendo da incorporação desses compostos na dieta, quantidades menores de carotenoides resultam em pigmentos amarelados e quantidades maiores expressam pigmentos mais avermelhados. Para esses peixes, a coloração amarelada pode significar uma economia de carotenoides na coloração do corpo, os quais poderiam ser utilizados para outras funções biológicas, como mencionado acima. Em contraste, indivíduos da população oriunda de águas pretas podem potencialmente ter vivenciado condições evolutivas que demandaram a alocação de carotenoides vindos de funções mais basais para investir em comunicação intraespecífica. Portanto, é possível que haja demandas conflitantes diferentes no uso de carotenoides para a sinalização visual e para outras funções biológicas/ecológicas.

A intensidade da coloração azul foi maior na população de Novo Airão. Por conta da absorção da cor azul (comprimentos de onda curtos, 350-450nm) que os igarapés de drenagens de águas pretas realizam, supomos que o efeito da coloração azul possa representar um canal de comunicação privado, em que a transmissão de sinais ocorre entre indivíduos fisicamente próximos, evitando a detecção por predadores, que tipicamente se posicionam em maiores distâncias. Para ambientes de águas claras, esta comunicação poderia se tornar mais pública, e assim passível de ser detectada por predadores. Essa coloração azul é formada por células pigmentares denominadas iridióforos, que contém cristais de purinas formados por placas que refletem as cores azuis, verdes, prateados e iridescentes, característica que é muito variada de acordo com o grupo taxonômico. A alta iridescência é notória em peixes de água doce, como é o caso do tetra cardinal *Paracheirodon axelrodi*, que é encontrado em ambientes de águas pretas na Amazônia. Essa espécie apresenta uma listra azul-esverdeada iridescente que se estende na lateral do corpo, que tem por função ecológica formar uma imagem espelhada na parte inferior da superfície da água para confundir predadores usando o reflexo iridescente como espelho (Ikeda e Koshima, 2009). Esta explicação parece não ser válida para *A. agassizii*, uma vez que a iridescência ocorre apenas na região do opérculo, e não na parte superior do corpo. Em outros grupos de animais, por exemplo, a coloração iridescente pode sinalizar vantagens reprodutivas. Maia (2008) verificou que a coloração iridescente de tizius (*Volatinia jacarina*) é mais intensa durante a estação reprodutiva, o que os possibilitam levar vantagem na competição entre os

machos desta espécie. Para *A. agassizii*, é necessário estudos futuros que investiguem a respeito da coloração iridescente sobre vantagens para reprodução.

Como proposto por Pires *et al.* (2019), era esperado que a influência da cor do ambiente de iluminação nos diferentes tipos de água (e habitats de *A. agassizii*) pudesse gerar diferenças no tamanho do olho desses indivíduos, devido às condições físicas que águas pretas e claras possuem, associado às diferenças de intensidade de iluminação do ambiente em decorrência do viés de cor e *backscatter* (retroespalhamento). No entanto, essa relação não foi observada para *A. agassizii*, o que indica que, apesar do olho ser um meio de comunicação importante entre indivíduos, a quantidade de luz que é utilizada pelos indivíduos possivelmente não é limitada pelo tamanho dos olhos nos ambientes em que indivíduos dessa espécie vivem.

## CONCLUSÃO

As medidas morfométricas em relação ao tamanho do corpo, tamanho do olho, altura do corpo e tamanho da cabeça, que são estruturas que possuem funções importantes no ciclo de vida dessa espécie, não apresentaram diferenças entre as populações, o que potencialmente indica que tais características em relação a forma do corpo parecem ser limitadas a evoluir de acordo com outras características, como por exemplo o tamanho do olho. Apesar do olho ser um mecanismo essencial na comunicação visual entre os indivíduos, para a espécie de *A. agassizii* a variação de tamanho desse órgão altamente custoso energeticamente não parece ser vantajosa, uma vez que indivíduos com olhos maiores podem potencialmente ter uma forte pressão de predação, além de demandar muito gasto energético investindo no aumento dessa estrutura. O viés de transmissão de comprimentos de ondas nos dois tipos de águas parece ser um fator que pode estar influenciando nas diferenças de cores predominantes nas populações de *A. agassizii* de águas pretas e águas claras. Embora tenha sido analisado diferenças de intensidade de cor amarelo e vermelho entre indivíduos das duas populações, não é possível inferir que, de fato, essas diferenças estão relacionadas aos diferentes tipos de água, no entanto, nossos resultados se alinham a hipótese da Deriva Sensorial, que sugere que as características que são sexualmente selecionadas evoluem de acordo com as características do ambiente onde ocorre a comunicação, fazendo assim com que haja uma evolução dos sistemas sensoriais dos indivíduos

## REFERÊNCIAS

- Alcour, A.M. et al. 2003. The Amazon River: behaviour of metals (Fe, Al, Mn) and dissolved organic matter in the initial mixing at the Rio Negro/Solimões confluence. *Chemical Geology*, v. 197, n. 1, p. 271–285.
- Baerends, G. P. A. 1993. Comparative Study of Stimulus Selection in the Filial Following Response of Fry of Substrate Spawning Cichlid Fish. *Behaviour*, v. 125, n. 1–2, p. 79–155.
- Baerends, G. P.; Baerends-Van Roon, J. M. 1950. An Introduction to the Study of the Ethology of the Cichlid Fishes. *Behaviour*. Supplement, n. 1, p. III–243.
- Barlow, G. W. 1973. Competition between Color Morphs of the Polychromatic Midas Cichlid *Cichlasoma citrinellum*. *Science*, v. 179, n. 4075, p. 806–807.
- Barlow, G. W.; Siri, P. 1994. Polychromatic Midas Cichlids Respond To Dummy Opponents: Color, Contrast and Context. *Behaviour*, v. 130, n. 1–2, p. 77–112.
- Borghezán, E.A. et al. 2021. A Review on Fish Sensory Systems and Amazon Water Types With Implications to Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 8.
- Boughman, J. W. 2002. How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 17, n. 12, p. 571–577.
- Bowmaker, J. K. 1995. The visual pigments of fish. *Progress in Retinal and Eye Research*, v. 15, n. 1, p. 1–31.
- Bradbury, J. W.; Vehrencamp, S. L. 2000. Economic models of animal communication. *Animal Behaviour*, v. 59, n. 2, p. 259–268, 1 fev. 2000.
- Britzke, R. 2015. *Relações filogenéticas do gênero Apistogramma (Teleostei, Cichlidae) e filogeografia da espécie Apistogramma agassizi*. Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Instituto de Biociências de Botucatu. Aleph, p. 187 f.
- Britzke, R. e Mehanna, M.N. 2010. Status taxonômico de *Apistogramma* Regan, 1911 e sua classificação. *Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia*, p.9 – 16.
- Cacho, M. S. R. F.; Chellappa, S.; Yamamoto, M. E. 2006. Reproductive success and female preference in the amazonian cichlid angel fish, *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein, 1823). *Neotropical Ichthyology*, v. 4, p. 87–91.
- Câmara, M. R. 2004. *Biologia reprodutiva do ciclídeo neotropical ornamental acará disco, *Symphysodon discus* Heckel, 1840 (Osteichthyes: Perciformes: Cichlidae)*. Unpublished Ph.D. Dissertation, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 135p.

- Carleton, K. L., Escobar-Camacho, D., Stieb, S. M., Cortesi, F., & Marshall, N. J. 2020. Seeing the rainbow: mechanisms underlying spectral sensitivity in teleost fishes. *Journal of Experimental Biology*, v. 223, n. jeb193334.
- Carvalho, G.A.B. 2016. *Avaliação da influência de fatores bióticos e abióticos sobre a seleção de sinais visuais de cor em lagartos *Gymnophthalmidae* de cauda colorida*. Dissertação de Mestrado. PPGPB/BSE-CB. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal. 86 pp.
- Chellappa, S.; Câmara, M. R.; Verani, J. R. 2005. Ovarian development in the Amazonian red discus, *Symphysodon discus* Heckel (Osteichthyes: Cichlidae). *Brazilian Journal of Biology*, v. 65, p. 609–616.
- Cummings, M. E.; Endler, J. A. 2018. 25 Years of sensory drive: the evidence and its watery bias. *Current Zoology*, v. 64, n. 4, p. 471–484.
- Dagosta, F.C.P., de Pinna, M.C.C. 2019. The fishes of the Amazon: Distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 431: 1–163.
- Duncan, W.; Fernandes, M. 2010. Physicochemical characterization of the white, black, and clearwater rivers of the Amazon Basin and its implications on the distribution of freshwater stingrays (Chondrichthyes, Potamotrygonidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, v. 5, p. 454–464.
- Endler, J. A. 1980. Natural Selection on Color Patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, v. 34, n. 1, p. 76–91.
- Endler, J. A. 1992. Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American Naturalist*, v. 139, p. S125–S153.
- Endler, J. A.; Basolo, A. L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 13, n. 10, p. 415–420
- Endler, J. A.; Houde, A. E. 1995. Geographic Variation in Female Preferences for Male Traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, v. 49, n. 3, p. 456–468.
- Espírito-Santo, H. M. V.; Sodré, J. G.; Zuanon, J. 2019. He leaps, she beats: The role of social interactions on the overland movements of an Amazonian amphibious killifish. *Ecology of Freshwater Fish*, v. 28, n. 3, p. 356–364.
- Estivals, G., Duponchelle, F., Romer, U., Garcia-dávila, C., Airola, E., Deléglise, M. & Renno, J.F. 2020. The Amazonian dwarf cichlid *Apistogramma agassizii* (Steindachner, 1875) is a geographic mosaic of potentially tens of species: Conservation implications. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, v. 30, n. 8, p. 1521–1539.

- Fabrin, T., Simone, I., Prioli, S., Prioli, A.J., Gasques, L. 2014. A utilização de marcadores na filogenia 695 dos ciclídeos (Teleostei: Perciformes): uma análise cienciométrica. *Enciclopédia Biosfera* 696. 10(18):3118-3128.
- Fittkau, E.J. 1967. On the ecology of Amazonian rain-forest streams. In: *Herman, L., ed. Atlas do simpósio sobre a biota Amazônica*. Belém: Conselho Nacional de Pesquisas Rio de Janeiro, GB, 97–108.
- Helfman, G.S., Collette, B.B., Facey, D.E. & Bowen, B.W. 2009. *The diversity of fishes – Second edition*. Oxford, UK: John Wiley & Sons. 736pp.
- Henderson, L. J. et al. 2013. Ultraviolet crown coloration in female blue tits predicts reproductive success and baseline corticosterone. *Behavioral Ecology*, v. 24, n. 6, p. 1299–1305.
- Hercos, A. P.; Queiroz, H. L. & Almeida, H. L. 2009. *Peixes Ornamentais da Reserva Amanã*. Tefé: IDSM, 241pp.
- Hoffmann, H. 2016. *Pigmentação e crescimento de Amphiprion ocellaris utilizando astaxantina natural e sintética*. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Aquicultura. Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Agrárias. Santa Catarina. 60 pp.
- Hulscher-Emeis, T. M. 1992. The variable colour patterns of *Tilapia zillii* (Cichlidae): integrating ethology, chromatophore regulation and the physiology of stress. *Netherlands Journal of Zoology*, n. 4
- Hurd, P. L. 1997. Cooperative signalling between opponents in fish fights. *Animal Behaviour*, v. 54, n. 5, p. 1309–1315.
- Ikeda, T.; Kohshima, S. 2009. Why is the neon tetra so bright? Coloration for mirror-image projection to confuse predators? “Mirror-image decoy” hypothesis. *Environmental Biology of Fishes*, v. 86, n. 3, p. 427–441.
- Ismiño R. & Padilla P., 2005. Comportamiento reproductivo de cinco especies del género *Apistogramma* (Cichlidae) en ambientes controlados. p. 222-226 In: *Biología de las Poblaciones de Peces de la Amazonía Y Piscicultura*. Lima: IIAP-IQUITOS/IRD - PARIS, 258p.
- Konhauser, K. O.; Fyfe, W. S.; Kronberg, B. I. 1994. Multi-element chemistry of some Amazonian waters and soils. *Chemical Geology*, v. 111, n. 1, p. 155–175.

- Korzan, W. J., R. R. Robison, S. Zhao & R. D. Fernald. 2008. Color change as a potential behavioral strategy. *Hormones and Behavior*, v. 54, n. 3, p. 463–470.
- Kullander, S.; Ferreira, E. 2006. A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, v. 17, p. 289–398.
- Kullander, S.O. 2003. Family Cichlidae (Cichlids). In: Reis, R.E., Kullander, S.O., Ferraris, C.J., Jr. (Eds.), *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, pp. 605-654.
- Kullander, S.O. 1986. Cichlid Fishes of the Amazon River Drainage of Peru. *Stockholm: Swedish Museum of Natural History*.
- Leenheer, J. A. 1980. Origin and nature of humic substances in the waters of the Amazon River Basin. *Acta Amazonica*, v. 10, p. 513–526.
- Lévêque, C.; Oberdorff, T.; Paugy, D.; Stiassny, M. L. J.; Tedesco, P. A. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, v. 595, n. 1, p. 545–567
- Maia, R. 2008. *Coloração estrutural iridescente do tiziu (Volatinia jacarina, Aves: Emberizidae): mecanismos de produção, variação e função*. Dissertação de mestrado apresentada no Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Universidade de Brasília, Brasília – DF.
- Mendonça, F. P.; Magnusson, W. E.; Zuanon, J. 2005. Relationships between Habitat Characteristics and Fish Assemblages in Small Streams of Central Amazonia. *Copeia*, v. 2005, n. 4, p. 751–764.
- Mitchem, L. D., Stanis, S., Sutton, N. M., Turner, Z., & Fuller, R. C. 2018. The pervasive effects of lighting environments on sensory drive in bluefin killifish: an investigation into male/male competition, female choice, and predation. *Current Zoology*, v. 64, n. 4, p. 499–512.
- Miyai, C. A., Carretero Sanches, F. H., Costa, T. M., Colpo, K. D., Volpato, G. L., & Barreto, R. E. 2011. The correlation between subordinate fish eye colour and received attacks: a negative social feedback mechanism for the reduction of aggression during the formation of dominance hierarchies. *Zoology*, v. 114, n. 6, p. 335–339.
- Moreno, J.; Osorno, J. L. 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letters*, v. 6, n. 9, p. 803–806.

- Munguia, P.; Levinton, J. S.; Silbiger, N. J. 2013. Latitudinal differences in thermoregulatory color change in *Uca pugilator*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 440, p. 8–14.
- Muntz, W. R. A. 1978. A penetração de luz nas águas de rios amazônicos. *Acta Amazonica*, v. 8, p. 613–619.
- Muntz, W.R.A.1982. Visual adaptations to diferente light environments in Amazonian fishes. *Revue Canadienne de Biologie Experimentale*. 41: 35-46.
- Oberdorff, T., Dias, M.S., Jézéquel, C., Albert, J.S., Arantes, C.C., Bigorne, R., *et al.* 2019.: Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Science Advances* 5: eaav8681.
- O’connor, K. I.; Metcalfe, N. B.; Taylor, A. C. 1999. Does darkening signal submission in territorial contests between juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*? *Animal Behaviour*, v. 58, n. 6, p. 1269–1276.
- Oliveira, J.C.2016. *Táticas reprodutivas de Apistogramma agassizii (Perciformes: Cichlidae) em lagos e igarapés do médio Solimões, Amazonas – Brasil*. Dissertação de Mestrado. PPG/BADPI. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus: [s.n.]. 58pp.
- Ota, R.R., Message, H.J., Da Graça, W.J., Pavanelli, C.S. 2015. Neotropical Siluriformes as a Model for Insights on Determining Biodiversity of Animal Groups. *PLoS ONE*, v. 10, n. 7, p. e0132913.
- Pinto, K.S., Pires, T.H.S., Stefanelli-Silva, G., Barros, B.S., Borghezán, E.A., Zuanon, J. 2020. Does soil color affect fish evolution? Differences in color change rate between lineages of the sailfin tetra. *Neotropical Ichthyology*, v. 18.
- Pires, T.H.S., Borghezán, E.A., Machado, V.N., Powell, D.L., Röpke, C.P., Oliveira, C., Zuanon, J., Farias, I.P.2018. Testing Wallace’s intuition: water type, reproductive isolation and divergence in an Amazonian fish. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 31, n. 6, p. 882–892.
- Pires, T.H.S., Borghezán, E.A., Cunha, S.L.R., Leitão, R.P., Pinto, K.S., Zuanon, J. 2019. Sensory drive in colourful waters: morphological variation suggests combined natural and sexual selection in an Amazonian fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 127, n. 2, p. 351–360.
- Queiroz, R. M. V. 2008. Coloração estrutural iridescente do tiziu (*Volatinia jacarina*, Aves: Emberizidae) : mecanismos de produção, variação e função.

- R Development Core Team. 2019. R: a language and environment for statistical computing [Computer software manual - Internet]. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Ready, J.S., Sampaio, I., Schneider, H., Vinson, C., Dos Santos, T. & Turner, G.F. 2006. Colour forms of Amazonian cichlid fish represent reproductively isolated species. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 19, n. 4, p. 1139–1148.
- Reiss P, Able KW, Nunes MS, Hrbek T. 2012. Color pattern variation in *Cichla temensis* (Perciformes: Cichlidae): resolution based on morphological, molecular, and reproductive data. *Neotropical Ichthyology*, v. 10, p. 59–70.
- Richey, J. E. et al. 1990. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnology and Oceanography*, v. 35, n. 2, p. 352–371.
- Rocha, A. C. P. V. 2009. Biologia reprodutiva de cinco espécies ornamentais de *Apistogramma* (Teleostei: cichlidae) da reserva de desenvolvimento sustentável Amanã-Amazonas. 97pp.
- Rodrigues, R. R., Carvalho, L. N., Zuanon, J., & Del-Claro, K. 2009. Color changing and behavioral context in the Amazonian Dwarf Cichlid *Apistogramma hippolytae* (Perciformes). *Neotropical Ichthyology*, v. 7, p. 641–646.
- Römer, U. 2000: Cichlid Atlas 1: *Natural History of South América Dwarf Cichlids*. Volume 1. *Mergus Verlag*. 1311p.
- Schneider, C. A.; Rasband, W. S.; Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, v. 9, n. 7, p. 671–675.
- Seehausen, O. et al. 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, v. 455, n. 7213, p. 620–626.
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: Sioli, H. (Ed.). . *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Monographiae Biologicae. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 127–165.
- Stevens, M., Lown, A. E., Denton, A. M. 2014. *Rockpool gobies* Change Colour for Camouflage. *PLoS ONE*, v. 9, n. 10.
- Sugimoto, M. 2002. Morphological color changes in fish: Regulation of pigment cell density and morphology. *Microscopy Research and Technique*, v. 58, n. 6, p. 496–503.

- Svensson, P., Forsgren, E., Amundsen, T. & Sköld, HN. 2007. Gender Differences in Species Recognition and the Evolution of Asymmetric Sexual Isolation. *Current Biology*, v. 17, n. 22, p. 1943–1947
- Svensson, P., Forsgren, E., Amundsen, T. & Sköld, HN. 2005. Chromatic interaction between egg pigmentation and skin chromatophores in the nuptial coloration of female two-spotted gobies. *Journal of Experimental Biology*, v. 208, n. 23, p. 4391–4397.
- Terai, Y. et al. 2006. Divergent Selection on Opsins Drives Incipient Speciation in Lake Victoria Cichlids. *PLOS Biology*, v. 4, n. 12, p. e433.
- Tobias, J.A., Aben, J., Brumfield, R.T., Derryberry, E.P., Halfwerk, W., et al. 2010. Song Divergence by Sensory Drive in Amazonian Birds. *Evolution*, v. 64, n. 10, p. 2820–2839.
- Wallace, A.R.1853. *A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro: with an account of the native tribes, and observations on the climate, geology, and natural history of the Amazon Valley, 1st edn.* London: Reeve & Co.
- Winemiller, K. O. 2001. Ecology of peacock cichlids (*Cichla* spp.) in Venezuela. *Journal of Aquaculture and Aquatic Sciences*, 9: 93-112.
- Zuanon, J. A. S.; Salaro, A. L.; Furuya, W. M. 2011. Produção e nutrição de peixes ornamentais. *Revista Brasileira de Zootecnia*, Viçosa, v. 40, n. 1, p.165-174.