



GIOVANNI NEVES MENDES DA SILVA

*Convergência ecomorfológica entre comunidades de peixes com histórias
biogeográficas distintas*

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal
do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título
de Mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Comparada

Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2009

*Convergência ecomorfológica entre peixes de comunidades com histórias
biogeográficas distintas*

GIOVANNI NEVES MENDES DA SILVA

Aprovada em _____.

Profa. Dra. Lilian Casatti

Profa. Dra. Clarice Bernhardt Fialho

Prof. Dr. Fernando Gertum Becker

Prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba

SUMÁRIO

SUMÁRIO.....	III
AGRADECIMENTOS.....	IV
LISTA DE TABELAS.....	V
LISTA DE FIGURAS	VIII
RESUMO	X
ABSTRACT	XI
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS	4
ÁREA DE ESTUDO	4
METODOLOGIA	4
RESULTADOS.....	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20

AGRADECIMENTOS

À minha família, pela educação e apoio incondicional ao longo de toda minha vida.

Ao prof. Dr. Jun Fonseca, pela confiança, me apresentando ao seu amigo prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba.

Ao prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba, pela amizade e confiança, sempre me incentivando e orientando nos trabalhos acadêmicos, proporcionando um imenso crescimento profissional.

À prof. Dra. Clarice Fialho, pela amizade e apoio nos trabalhos acadêmicos.

Ao CNPq, pela bolsa concedida ao longo dos 24 meses de curso.

Aos pesquisadores do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, especialmente ao Dr. Carlos Alberto Lucena e Dra. Zilda Margarete Lucena, pela confiança, me disponibilizando a estrutura do laboratório de ictiologia e todo o material da coleção científica, essenciais para o meu trabalho.

À Hellen Tarasconi, pelo amor, confiança, apoio e paciência ao longo de todos esses anos.

Aos amigos do Laboratório de Ictiologia da UFRGS, em especial ao Juan Anza, Ana Paula Dufech, Juliano Ferrer, Carlos Eduardo Machado, Julia Giora e Adriana Saccol, pela amizade e orientação nos meus primeiros anos de estágio. Ao Guilherme Frainer, Larissa Gonçalves, Fernando Carvalho, Andréa Thomaz, Juliana Wingert, Alice Hirschmann e Giovanna Lagemann, pela amizade e auxílio nos últimos anos.

Aos amigos do Laboratório de Herpetologia da UFRGS, pelo apoio operacional ao longo destes anos e ao Laboratório de Ecologia Quantitativa da UFRGS, em especial Letícia Dadalt, por me emprestar bibliografias importantes.

Aos colegas de mestrado, em especial ao Francisco Steiner, pela amizade e auxílio estatístico ao longo do mestrado.

A todas as pessoas que de alguma maneira contribuíram para o meu crescimento acadêmico e profissional, muito obrigado.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Médias dos 14 atributos ecomorfológicos calculados para todos os ecomorfótipos analisados para o Alto rio Uruguai (URU) e rio Mampituba (MAM). IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal.

27

Tabela 2: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

28

Tabela 3: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo Siluriformes do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

29

Tabela 4: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo (Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes) do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

30

Tabela 5: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo (Cyprinodontiformes + alguns Characiformes) do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

31

Tabela 6: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo Characiformes do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da

caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1:** Regiões ictiogeográficas da América do Sul propostas por Géry (1969). Em destaque, o Estado do Rio Grande do Sul dividido em duas regiões ictiogeográficas: região 5, formada pelas bacias dos rios Uruguai, Paraná, Paraguai e da Prata; região 8, formada pelas bacias da laguna dos Patos e dos rios costeiros do leste brasileiro. 33
- Fig. 2:** Regiões ictiogeográficas da América do Sul propostas por Ringuelet (1975). Em destaque, o Estado do Rio Grande do Sul dividido em duas regiões ictiogeográficas: região 15, formada pelas bacias dos rios Uruguai, Paraguai e da Prata; região 18, formada pelas bacias da laguna dos Patos e dos rios costeiros do leste brasileiro. 34
- Fig. 3:** Ecoregiões ictiogeográficas da América do Sul propostas por Abell *et al.*, (2008). Em destaque, o Estado do Rio Grande do Sul dividido em quatro ecoregiões: região 335, formada pelas bacias dos rios Tramandaí e Mampituba; região 334, formada pela bacia da laguna dos Patos; regiões 333 e 332, formadas pelas bacias do Alto e Baixo rio Uruguai, respectivamente. 35
- Fig. 4:** Cladograma representativo das relações filogenéticas entre as espécies analisadas do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM), de acordo com Kullander (1998), Buckup (1998), de Pinna (1998), Malabarba & Weitzman (2003), Armbruster (2004) e Bockmann & Miquelarena (2008). 36
- Fig. 5:** Dendrograma de similaridade entre as espécies do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM). 37
- Fig. 6:** Distribuição das espécies do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M) no espaço ecomorfológico. Verificar códigos das espécies e atributos na Tabela 1. 38
- Fig. 7:** Dendrograma de similaridade entre os Siluriformes do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM). 39
- Fig. 8:** Distribuição das espécies do grupo Siluriformes do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M) no espaço ecomorfológico. Verificar códigos das espécies e atributos na Tabela 1. 40

- Fig. 9:** Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo ((Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes) do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM). 41
- Fig. 10:** Distribuição das espécies do grupo Characiformes, Cyprinodontiformes e Perciformes do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M) no espaço ecomorfológico. Verificar códigos das espécies e atributos na Tabela 1. 42
- Fig. 11:** Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo (Characiformes + Cyprinodontiformes) do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM). 43
- Fig. 12:** Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo (Cyprinodontiformes + alguns Characiformes) do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM). 44
- Fig. 13:** Distribuição das espécies do grupo (Cyprinodontiformes + alguns Characiformes) do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M). 45
- Fig. 14:** Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo Characiformes do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M). 46
- Fig. 15:** Distribuição das espécies do grupo Characiformes do Alto Uruguai e Mampituba. 47

RESUMO

A ecomorfologia estuda as relações entre morfologia e aspectos ecológicos, bem como as consequências evolutivas dessa ligação – convergência e divergência adaptativa - entre indivíduos, populações e comunidades. Correlações significativas entre morfologia e ecologia podem ocorrer por influência filogenética. Assim, é necessário contrastar as características morfológicas estudadas com a proximidade filogenética entre as espécies, validando ou refutando as hipóteses de convergência e divergência adaptativa. Através dos atributos ecomorfológicos, este estudo visa comparar a estrutura ecomorfológica de duas comunidades de peixes neotropicais de regiões biogeográficas distintas, identificando padrões de convergência e/ou divergência morfológicas entre as espécies, avaliando o peso da influência filogenética e das pressões ambientais semelhantes.

As comunidades estudadas do Alto rio Uruguai e rio Mampituba apresentaram estruturas muito similares. Em uma escala mais ampla, os atributos ecomorfológicos refletiram a história filogenética destas espécies, destacando os principais grupos neotropicais de peixes na estrutura das comunidades estudadas, agrupando (((Characiformes, Cyprinodontiformes) + Perciformes) + Siluriformes), com exceção de algumas espécies. Porém, em uma escala menor, os atributos ecomorfológicos foram eficazes na detecção de padrões convergentes e divergentes. Foram detectados pelo menos quatro casos de convergência ecomorfológica entre grupos distantes filogeneticamente, todos relacionados com a ocupação de habitats e a capacidade de locomoção das espécies. Os atributos ecomorfológicos também demonstraram divergência ecomorfológica entre os sexos em duas espécies próximas filogeneticamente, indicando que essa divergência ocorreu antes da diferenciação das mesmas, bem como a divergência ecomorfológica entre grupos de espécies monofiléticas em função da ocupação de habitats distintos.

ABSTRACT

The ecomorphology studies the relationships between morphology and ecology, as well as the evolutive consequences of these relationships – adaptative convergence and divergence – at the levels of individuals, populations and communities. Significant correlations between morphology and ecology may happen by strong phylogenetic influence. Then, it is necessary to contrast the morphological characters with the phylogenetic distance between the species, validating the adaptive convergence and divergence hypotheses. Using the ecomorphological attributes, this study aims to compare the ecomorphological structure of two Neotropical fish communities belonging to distinct biogeographic regions, identifying possible cases of morphological convergence and divergence between species.

The studied communities of Alto Uruguay river and Mampituba river shows very similar structures. In a broad view, the ecomorphological attributes reflect a distinct phylogenetic history between species, highlighting the principal groups of neotropical fishes in the structure of studied communities, grouping (((Characiformes, Cyprinodontiformes) + Perciformes) + Siluriformes), with some exceptions. However, in a restricted view, when contrasted with phylogeny, the ecomorphological attributes were efficient to detect convergence and divergence processes in the analysis of structure communities with distinct evolutionary history. At least four cases of ecomorphological convergence between groups of species distant phylogenetically were detected, all cases related with hábitat exploration and locomotor capacity of species. An ecomorphological divergence was also detected between the sexes in two close related species.

INTRODUÇÃO

A ictiofauna de água doce da América do Sul é a mais rica e diversa (Vari & Weitzman, 1990), sendo composta principalmente por grupos primários de água doce (em torno de 87% das espécies conhecidas), pertencentes à superordem Ostariophysi, principalmente às ordens Siluriformes e Characiformes e à família Cichlidae, principais grupos neotropicais. É uma ictiofauna que possui sua história evolutiva principal ligada estreitamente à história geológica dos cursos d'água sul-americanos (Castro, 1999).

A ictiofauna de riachos apresenta grande especialização morfológica e fisiológica para habitar esse tipo de ambiente, principalmente para suportar amplas variações sazonais e explorar os recursos de maneira eficiente (Taylor, 1996). A morfologia do riacho (volume, profundidade e declive), velocidade da corrente, substrato e o tipo e quantidade de partículas em suspensão na água são os fatores ambientais mais importantes na distribuição dos organismos nesses ambientes (Uieda & Castro, 1999). Hábitats com alta complexidade estrutural (restos vegetais submersos, variado gradiente sedimentar, etc.) podem facilitar a coexistência de espécies através da partição de nichos, onde cada indivíduo pode explorar os recursos alimentares e micro-hábitats na qual sua morfologia e fisiologia conferem vantagens competitivas (Willis *et al.*, 2005).

A ecomorfologia estuda as relações entre morfologia e aspectos ecológicos, bem como as conseqüências evolutivas dessa ligação – convergência e divergência adaptativa - entre indivíduos, populações e comunidades (Peres-Neto, 1999). Estudos ecomorfológicos baseiam-se na idéia de que diferenças morfológicas existentes entre as espécies podem estar associadas a diferentes pressões ambientais e/ou biológicas por elas sofridas (Casatti & Castro, 2006). Tais diferenças podem ser estudadas através do emprego de índices morfo e biométricos denominados atributos ecomorfológicos, que são padrões que expressam características do indivíduo em relação ao seu meio e podem ser interpretados como indicadores de hábitos de vida ou de adaptações das espécies à ocupação de diferentes hábitats (Gatz, 1979).

Entretanto, correlações significativas entre morfologia e ecologia podem ocorrer por influência filogenética, indicando simplesmente que espécies próximas filogeneticamente apresentam morfologias similares e por sua vez, ecologias também similares (Peres-Neto, 1999). Isso ocorre porque as mesmas características morfológicas

utilizadas para relacionar a forma com a ecologia são muitas vezes utilizadas para produzir classificações, podendo agrupar muitas espécies filogeneticamente próximas (Douglas & Matthews, 1992). Sendo assim, se faz necessário contrastar as características morfológicas estudadas com a proximidade filogenética entre as espécies, validando as inferências ecomorfológicas, principalmente hipóteses de convergência e divergência adaptativa.

Muitos estudos utilizam a ecomorfologia como ferramenta para analisar estrutura e organização de comunidades, competição, partição de recursos, nichos ecológicos e diversidade de táxons (Gatz, 1979; Watson & Balon, 1984; Wikramanayake, 1990; Winemiller, 1991, 1992; Douglas & Matthews, 1992; Schluter, 1993; Winemiller *et al.*, 1995; Piet, 1998; Chuang *et al.*, 2006; Kerfoot & Schaefer, 2006; Hoagstrom & Berry, 2008). Apesar de o hábitat ser um fator importante na organização de comunidades de peixes, poucos estudos demonstram a relação existente entre morfologia e uso do micro-hábitat, devido às dificuldades de obtenção dos dados nessa escala (Wood & Bain, 1995; Rincón, 1999). Além disso, a correlação entre morfologia e utilização de micro-habitats provavelmente depende de muitos outros fatores, como comportamento, fisiologia, morfologia e filogenia (Bhat, 2005). Já a relação entre morfologia e alimentação são mais frequentes, identificando o hábito das espécies (bentônicas, nectônicas ou nectobentônicas) na coluna d'água (Gatz, 1979; Douglas & Matthews, 1992; Huckins, 1997; Clifton & Motta, 1998). No Brasil, os estudos de ecomorfologia normalmente relacionam a morfologia com aspectos ecológicos ligados à alimentação (Casemiro *et al.*, 2003; Hahn & Cunha, 2005; Piorski *et al.*, 2005; Nunes & Hartz, 2006; Teixeira & Bennemann, 2007), ou utilizam os atributos ecomorfológicos como ferramenta para avaliar a estrutura de comunidades e partição de recursos (Tejerina-Garro *et al.*, 1998; Casatti & Castro, 2006; Ferreira, 2007; Gibran, 2007; Medeiros & Ramos, 2007).

Poucos estudos foram desenvolvidos com o intuito de detectar padrões de convergência e/ou divergência (ecológica e/ou morfológica) entre comunidades de peixes com histórias biogeográficas (evolutivas) distintas. Mahon (1984) comparou a estrutura de comunidades de peixes em riachos similares do Canadá (América do Norte) e da Polônia (Europa), e concluiu que as comunidades não apresentavam a mesma estrutura ecomorfológica em função da composição de fauna distinta entre os riachos com a mesma morfologia e clima. No entanto, os resultados encontrados pelo autor

parecem refletir muito mais as diferenças no uso do hábitat pelas espécies ao longo do gradiente longitudinal dos riachos, podendo este padrão ser considerado como prova de convergência entre as comunidades (Peres-Neto, 1999). Lamouroux *et al.* (2002) também demonstraram que as estruturas ecomorfológicas das comunidades de peixes da Europa e da América do Norte convergem ao longo do gradiente hidráulico e geomorfológico, quando analisados em uma escala de trecho de rio (trecho que compreende remansos e corredeiras). Winemiller (1991) comparou a diversidade de espécies, estrutura da comunidade e convergência ecomorfológica entre comunidades de peixes de cinco regiões biogeográficas distintas (América do Norte, América Central, América do Sul, Alaska e África). Este autor concluiu que as análises estatísticas da grande variação ecomorfológica nas comunidades tropicais apóiam uma interpretação de evolução em resposta a forças determinísticas, onde a competição por recursos, seja direta ou indiretamente via seleção de micro-hábitat, é provavelmente a principal fonte da seleção natural das características ecomorfológicas nos trópicos.

Assim, a convergência de comunidades com histórias evolutivas (filogenéticas) diferentes pode ser um sinal de que processos adaptativos (bióticos ou abióticos) foram importantes na determinação da estrutura atual (Schluter, 1986; Peres-Neto, 1999; Lamouroux *et al.*, 2002; Casatti & Castro, 2006). Portanto, é provável que as espécies que compõem estas comunidades também estejam respondendo de forma similar às pressões ambientais, tornado possível a identificação de padrões convergentes.

Nesse sentido, este estudo visa analisar a estrutura ecomorfológica de duas comunidades de peixes de riachos neotropicais de regiões com histórias biogeográficas distintas, avaliando o peso da influência filogenética na estrutura das comunidades. Assim, pretende-se reconhecer ecomorfótipos equivalentes entre as regiões, ou seja, espécies que apresentam uma morfologia similar e provavelmente ocupam uma posição também similar na estrutura da comunidade, identificando aquelas com histórias evolutivas distintas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Baseado nas propostas de Géry (1969), Ringuelet (1975) e Abell *et al.* (2008) para as regiões ictiogeográficas da América do Sul, foram selecionadas duas áreas representativas de regiões ictiogeográficas distintas, comparando uma porção da bacia do Alto rio Uruguai (componente da região formada pelas bacias do Uruguai-Paraná-Paraguai-Prata) com a bacia do rio Mampituba (componente das bacias costeiras do leste brasileiro), focando em riachos de pequeno e médio porte com mata ciliar em bom estado de conservação.

As regiões ictiogeográficas estudadas apresentam uma divergência evolutiva que data do Cretáceo (Mesozóico), a pelo menos 145 milhões de anos (Ribeiro, 2006). Esta divergência histórica é demonstrada pelo compartilhamento de vários táxons entre as bacias do rio Uruguai e do Prata, e estas com a bacia Amazônica, estando ausentes nas bacias costeiras, como por exemplo, as famílias de Characiformes Parodontidae, Hemiodontidae, Acestrorhynchidae, Cynodontidae e as subfamílias de Characidae, Bryconinae, Serrasalminae, Aphyocharacinae, Stethaprioninae, Tetragonopterinae (*Tetragonopterus*) e a família Sternopygidae (Gymnotiformes). Por sua vez, os sistemas costeiros, incluindo o rio Mampituba, apresentam táxons endêmicos, como os gêneros *Spintherobolus* (exceto *S. papilliferus*, presente nas cabeceiras do rio Tietê), *Mimagoniates* (exceto *M. barberi*, espécie basal presente nos tributários do rio Paraguai), *Deuterodon*, *Odontostoechus* e *Hollandichthys* da família Characidae, o gênero *Scleromystax* da família Callichthyidae e *Epactionotus* da família Loricariidae (Weitzman & Malabarba, 1999; Reis *et al.*, 2003; Menezes *et al.*, 2008).

Metodologia

O material utilizado neste estudo é proveniente das coleções científicas do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCP) e da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e de duas expedições de coleta complementares, uma para cada região ictiogeográfica. Para o levantamento do material nas coleções científicas, foram utilizados como ferramenta de busca os seguintes municípios e localidades dentro da área de interesse: Barra do Guarita, Derrubadas, Tenente Portela, Itapiranga, Mondai, Caxambu do Sul e São Carlos na bacia do Alto rio Uruguai; Praia Grande e Mampituba na bacia do rio Mampituba. Foram excluídos das análises os lotes sem informações

ambientais (tipo de substrato, velocidade de corrente, localização e quantidade de vegetação e coloração da água), os lotes registrados na calha ou na foz dos tributários do Alto Uruguai e os lotes registrados na porção estuarina do rio Mampituba. As espécies típicas de calha no rio Uruguai e estuarinas no rio Mampituba também foram excluídas das análises.

Para o Alto Uruguai foram levantadas 92 espécies e 77 eventos amostrais. Foram excluídos 37 eventos amostrais sem informações ambientais e 26 eventos amostrais registrados na foz dos tributários. Dentre as 29 espécies registradas nos 14 eventos amostrais registrados nos trechos médios e superiores dos tributários, foram analisados 235 indivíduos referentes a 23 espécies. As seis espécies restantes não foram analisadas por apresentarem somente indivíduos jovens ou danificados (*Astyanax fasciatus*, *Bryconamericus uporas*, *Crenicichla igara*, *Crenicichla tendybaguassu*, *Cyphocharax saladensis*, *Hoplias lacerdae*).

Para o Mampituba foram levantadas 41 espécies e 30 eventos amostrais. Foram excluídos apenas dois eventos amostrais, um por não apresentar informações ambientais e outro por ser registrado na porção estuarina. Dentre as 38 espécies registradas nos 28 eventos amostrais restantes, foram analisados 336 indivíduos referentes a 29 espécies. As nove espécies restantes não foram analisadas por apresentarem somente indivíduos jovens ou danificados (*Australoheros* sp., *Crenicichla maculata*, *Geophagus brasiliensis*, *Gymnotus pantherinus*, *Hoplias malabaricus*, *Otothyris rostrata*, *Pimelodella australis*, *Rhamdella* sp., *Synbranchus* sp.).

Para minimizar diferenças ontogenéticas e alométricas, para cada espécie foram selecionados no máximo 20 indivíduos adultos íntegros com comprimento padrão semelhante (Wikramanayake, 1990). As espécies *Jenynsia unitaenia*, *Phalloceros caudimaculatus*, *Cyanocharax lepiclastus*, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* apresentam dimorfismo sexual evidente e por isso cada sexo foi analisado como ecomorfótipo distinto, identificando os machos pelo sufixo M e as fêmeas pelo sufixo F. As medidas morfológicas foram tomadas utilizando paquímetro (0,1mm de precisão), sendo utilizadas para calcular 14 atributos ecomorfológicos. As áreas das nadadeiras e do corpo foram estimadas utilizando papel milimetrado, contornando-se a nadadeira expandida ao máximo e medindo sua área interna. Os atributos ecomorfológicos utilizados e suas significâncias ecológicas seguem Gatz (1979), Watson & Balon (1984) e Casatti & Castro (2006) e estão descritos abaixo:

- 1) Índice de compressão (IC): altura máxima do corpo dividida pela largura máxima do corpo (Gatz, 1979). Valores altos podem indicar um peixe comprimido lateralmente, indicando uma ocupação em habitats lênticos (Watson & Balon, 1984).
- 2) Altura relativa (AR): altura máxima do corpo dividida pelo comprimento padrão (Gatz, 1979). Valores baixos indicam peixes que habitam ambientes com alta velocidade de correnteza, e eles estão diretamente relacionados com a capacidade de fazer manobras verticais (Gatz, 1979).
- 3) Comprimento relativo do pedúnculo caudal (CRPC): comprimento do pedúnculo caudal dividido pelo comprimento padrão (Gatz, 1979). Pedúnculos longos indicam peixes que habitam águas turbulentas e possuem boa habilidade de natação (Watson & Balon, 1984).
- 4) Índice de compressão do pedúnculo caudal (ICPC): altura do pedúnculo caudal dividido pela largura do pedúnculo no mesmo ponto (Gatz, 1979). Valores altos indicam pedúnculos comprimidos, típico de nadadores menos ativos (Gatz, 1979).
- 5) Proporção do aspecto da nadadeira peitoral (PNP): comprimento máximo da nadadeira peitoral dividido pela largura máxima (Gatz, 1979). Valores altos indicam nadadeiras longas, típico de peixes que nadam longas distâncias (Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984), ou peixes pelágicos com natação constante (Casatti & Castro, 2006).
- 6) Índice de achatamento ventral (IAV): altura máxima do corpo dividida pela altura máxima da linha média (linha reta entre metade da borda posterior do osso hipural até o ponto mais anterior da cabeça) (Watson & Balon, 1984). Valores baixos indicam peixes capazes de manter posição espacial mesmo quando parados, com alta hidrodinâmica (Casatti & Castro, 2006), típicos de peixes que ocupam o substrato.
- 7) Comprimento relativo da cabeça (CRC): comprimento da cabeça dividido pelo comprimento padrão (Gatz, 1979). Valores altos podem indicar peixes capazes de ingerir presas relativamente grandes (Gatz, 1979).
- 8) Posição relativa do olho (PRO): altura da linha média do olho dividida pela altura da cabeça (Watson & Balon, 1984). A posição dos olhos é assumida como indicativo de preferência vertical na coluna d'água (Gatz, 1979). Valores altos indicam olhos localizados dorsalmente, típico de peixes bênticos (Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984).

9) Largura relativa da boca (LRB): largura da boca dividida pelo comprimento padrão (Gatz, 1979). Valores altos indicam peixes capazes de ingerir presas relativamente largas (Gatz, 1979).

10) Abertura relativa da boca (ARB): abertura máxima da boca dividida pelo comprimento padrão (Gatz, 1979). Valores altos também indicam peixes capazes de ingerir presas relativamente largas (Gatz, 1979).

11) Orientação da boca (OB): definida pelo ângulo formado entre o plano que tangencia os lábios com a boca aberta e o eixo longitudinal do corpo (Gatz, 1979). Os ângulos foram transformados para uma escala decimal, onde 0° (boca dorsal) foi estabelecido como valor 0; 90° (boca terminal) foi estabelecido como valor 5; 180° (boca ventral) foi estabelecido como valor 10. Ângulos intermediários foram calculados utilizando regra de três simples. Valores altos indicam peixes bentofágicas (Gatz, 1979).

12) Área relativa da nadadeira dorsal (ARD): área da nadadeira dorsal dividida pela área total do corpo (Casatti & Castro, 2006). A nadadeira dorsal é principalmente um plano estabilizador, funcionando também como um leme; nadadeiras dorsais com áreas relativamente pequenas, de maneira geral, funcionam mais eficientemente em águas com alta velocidade de corrente (Casatti & Castro, 2006).

13) Área relativa da nadadeira peitoral (ARP): área da nadadeira peitoral dividida pela área total do corpo (Gatz, 1979). Valores altos indicam nadadores lentos que utilizam a nadadeira peitoral para manobras e frenadas, ou peixes que habitam águas rápidas e utilizam como aerofólios para desviar o curso d'água para cima e assim manter-se firmemente aderidos ao substrato (Mahon, 1984; Watson & Balon, 1984).

14) Área relativa da nadadeira caudal (ARC): área da nadadeira caudal dividida pela área total do corpo (Watson & Balon, 1984). Valores altos indicam uma nadadeira caudal capaz de produzir movimentos amplos e rápidos, necessário para modo de natação típico de peixes bentônicos (Casatti & Castro, 2006).

Para ordenar as espécies no espaço ecomorfológico, detectando as principais fontes de variação morfológica entre as espécies, foi desenvolvida uma análise de componentes principais (ACP) utilizando as matrizes de covariância com as médias dos dados morfológicos. As espécies também foram agrupadas de acordo com as similaridades ecomorfológicas, através de uma análise de cluster com os dados centrados e reduzidos, utilizando a distância euclideana como coeficiente de associação

e como método de aglomeração o agrupamento seqüencial aglomerativo pela variância mínima, também conhecido como Método de Wards, onde um grupo será reunido a outro se essa união proporcionar o menor aumento da variância intragrupo, calculada para todas as alternativas de aglomeração e repetida para todos os passos da análise (Valentin, 2000). Para avaliar as similaridades ecomorfológicas entre as espécies do Alto Uruguai e Mampituba, os ecomorfótipos são identificados com um prefixo URU ou MAM junto ao nome, referente à região ictiogeográfica de origem.

Para avaliar a distância filogenética entre as espécies, Douglas & Matthews (1992) propõe codificar os pares de espécies de acordo com agrupamentos artificiais de classificação, codificando o par de espécies congênicas com 1, o par de espécies de mesma família com 2, o par de espécies de mesma ordem com 3 e o par de espécies de ordens distintas com 4. Porém, estes agrupamentos nem sempre refletem com clareza as relações filogenéticas, simplificando demasiadamente o conhecimento filogenético atual. Por isso, um cladograma foi criado com todas as espécies estudadas, de acordo com as propostas filogenéticas mais recentes, codificando o ramo mais basal com 1, os ramos derivados deste com 2, e assim sucessivamente, possibilitando o desenvolvimento da matriz de distância filogenética. Em seguida, o Teste de Mantel foi aplicado entre as matrizes de distância ecomorfológica e filogenética para verificar a correlação entre elas.

Todas as análises estatísticas foram desenvolvidas no programa XLStat (Fahmy, 2008).

Material examinado.

Rio Uruguai: PERCIFORMES. Cichlidae. *Australoheros forquilha* (3 ex.), MCP 20783, 3 ex.; *Crenicichla minuano* (9 ex.), MCP 20922, 2 ex., MCP 40171, 4 ex., UFRGS 10895, 1 ex., UFRGS 10931, 2 ex.; *Crenicichla prenda* (6 ex.), MCP 20861, 1 ex., MCP 20863, 2 ex., MCP 20892, 2 ex., MCP 20894, 1 ex.; *Geophagus brasiliensis* (12 ex.), MCP 40004, 3 ex., UFRGS 10912, 9 ex.; *Gymnogeophagus* sp. n. (10 ex.), UFRGS 10900, 1 ex., UFRGS 10911, 1 ex., UFRGS 10918, 5 ex., UFRGS 10923, 2 ex., UFRGS 10932, 1 ex. SILURIFORMES. Heptapteridae. *Heptapterus mustelinus* (8 ex.), MCP 20881, 1 ex., MCP 20890, 4 ex., UFRGS 10891, 2 ex., UFRGS 10918, 1 ex. Loricariidae. *Ancistrus taunayi* (8 ex.), MCP 20855, 2 ex., MCP 40009, 1 ex., MCP 40072, 2 ex., UFRGS 10886, 1 ex., UFRGS 10892, 2 ex.; *Hemiancistrus fuliginosus* (7

ex), MCP 20441, 1 ex., MCP 40062, 5 ex., UFRGS 10925, 1 ex.; *Rineloricaria zaina* (11 ex.), MCP 20805, 1 ex., MCP 20808, 6 ex., MCP 40090, 1 ex., UFRGS 10894, 2 ex., UFRGS 10924, 1 ex. Trichomycteridae. *Trichomycterus* sp. (4 ex.), MCP 20882, 1 ex., MCP 40011, 3 ex. CHARACIFORMES. Characidae. *Astyanax jacuhiensis* (12 ex.), MCP 20785, 1 ex., MCP 20868, 3 ex., MCP 40043, 1 ex., MCP 40044, 5 ex., UFRGS 10884, 2 ex.; *Astyanax* sp. A (20 ex.), MCP 20871, 3 ex., MCP 20889, 4 ex., MCP 40089, 3 ex., UFRGS 10883, 5 ex., UFRGS 10916, 5 ex.; *Astyanax* sp. B (8 ex.), UFRGS 10915, 8 ex.; *Bryconamericus iheringii* (20 ex.), MCP 20804, 3 ex., MCP 20857, 8 ex., UFRGS 10889, 4 ex., UFRGS 10914, 4 ex., UFRGS 10929, 1 ex.; *Bryconamericus stramineus* (20 ex.), MCP 20854, 4 ex., MCP 20883, 4 ex., MCP 23931, 8 ex., MCP 32546, 2 ex., MCP 40096, 2 ex.; *Cyanocharax lepiciastus* (20 ex.), MCP 20853, 5 ex. (F), MCP 40162, 9 ex. (3M/6F), UFRGS 10890, 3 ex. (M), UFRGS 10917, 3 ex. (M); *Heterocheiroidon yatai* (8 ex.), MCP 20856, 8 ex.; *Hypobrycon leptorhynchus* (6 ex.), UFRGS 10904, 2 ex., UFRGS 10928, 4 ex.; *Oligosarcus brevioris* (5 ex.), MCP 20864, 1 ex., MCP 20865, 2 ex., MCP 20872, 1 ex., MCP 40163, 1 ex. Crenuchidae. *Characidium* gr. *zebra* (5 ex.), MCP 20437, 5 ex. Curimatidae. *Steindachnerina brevipinna* (10 ex.), MCP 20809, 6 ex., MCP 20810, 1 ex., MCP 40131, 3 ex., MCP 40155, 3 ex. Parodontidae. *Apareiodon affinis* (20 ex.), MCP 20412, 6 ex., MCP 20870, 2 ex., MCP 20891, 2 ex., MCP 40106, 7 ex., MCP 40167, 3 ex.

Rio Mampituba: PERCIFORMES. Cichlidae. *Gymnogeophagus labiatus* (2 ex.), MCP 23726, 2 ex. CYPRINODONTIFORMES. Anablepidae. *Jenynsia unitaenia* (20 ex.), MCP 23533, 7 ex. (3M/4F), MCP 23542, 4 ex. (1M/3F), MCP 23619, 3 ex. (3F), MCP 23705, 6 ex. (3M/3F). Poeciliidae. *Phaloceros caudimaculatus* (16 ex.), MCP 14797, 1 ex. (F), MCP 14840, 1 ex. (M), MCP 23621, 3 ex. (3F), MCP 29260, 4 ex. (1M/3F), MCP 29267, 5 ex. (3M/2F), MCP 29300, 2 ex. (2M). SILURIFORMES. Heptapteridae. *Rhamdia* sp. (5 ex.), MCP 6901, 4 ex., MCP 23562, 1 ex.; *Heptapterus mustelinus* (20 ex.), MCP 23546, 3 ex., MCP 23626, 3 ex., MCP 23698, 8 ex., MCP 23724, 3 ex., UFRGS 11081, 3 ex.; *Heptapterus* sp. (8 ex.), MCP 23530, 1 ex., MCP 23544, 3 ex., MCP 23554, 2 ex., MCP 23560, 1 ex., MCP 23627, 1 ex. Loricariidae. *Ancistrus* sp. (18 ex.), MCP 23541, 2 ex., MCP 23556, 9 ex., MCP 23629, 5 ex., MCP 23727, 1 ex., MCP 23737, 1 ex.; *Epactionotus itaimbezinho* (20 ex.), MCP 23620, 13 ex., MCP 29269, 7 ex.; *Hemiancistrus* sp. (2 ex.), MCP 23555, 1 ex., MCP 23563, 1

ex.; *Hisonotus aff. leucofrenatus* (9 ex.), MCP 14834, 8 ex., MCP 23711, 1 ex.; *Pareiorhaphis hypselurus* (15 ex.), MCP 23531, 6 ex., MCP 23628, 9 ex.; *Pareiorhaphis nudulus* (20 ex.), MCP 23536, 20 ex.; *Rineloricaria aequalicuspis* (17 ex.), MCP 14699, 1 ex., MCP 23529, 6 ex., MCP 23557, 4 ex., MCP 23558, 2 ex., MCP 23568, 1 ex., MCP 23616, 2 ex., MCP 29282, 1 ex.; *Rineloricaria quadrensis* (4 ex.), MCP 14679, 1 ex., MCP 14744, 1 ex., MCP 14841, 1 ex., MCP 29284, 1 ex. Trichomycteridae. *Trichomycterus* sp. (4 ex.), MCP 10643, 1 ex., MCP 23623, 2 ex., MCP 23694, 1 ex. CHARACIFORMES. Characidae. *Astyanax laticeps* (17 ex.), MCP 11502, 3 ex., MCP 14750, 2 ex., MCP 29258, 3 ex., MCP 29272, 5 ex., MCP 29279, 4 ex.; *Cyanocharax itaimbe* (20 ex.), MCP 23537, 12 ex., MCP 23704, 5 ex., MCP 29274, 3 ex.; *Deuterodon stigmaturus* (20 ex.), MCP 14685, 9 ex., MCP 14745, 4 ex., MCP 23697, 4 ex., MCP 23725, 3 ex.; *Hollandichthys* sp. A (8 ex.), MCP 23625, 2 ex., MCP 29241, 2 ex., MCP 29242, 2 ex., MCP 29243, 2 ex.; *Hyphessobrycon luetkenii* (20 ex.), MCP 23702, 9 ex., MCP 29255, 6 ex., MCP 29264, 5 ex.; *Mimagoniates microlepis* (20 ex.), MCP 23532, 3 ex. (3M), MCP 23618, 10 ex. (5M/5F), MCP 23734, 7 ex. (4M/3F); *Mimagoniates rheocharis* (19 ex.), MCP 29273, 10 ex. (5M/5F), MCP 29274, 9 ex. (4M/5F); *Odontostoechus lethostigmus* (12 ex.), MCP 14743, 2 ex., MCP 14842, 2 ex., UFRGS 11082, 6 ex., UFRGS11080, 2 ex. Crenuchidae. *Characidium pterostictum* (18 ex.), MCP 23535, 2 ex., MCP 23540, 2 ex., MCP 23548, 4 ex., MCP 23559, 3 ex., MCP 23617, 4 ex., MCP 23685, 3 ex.

RESULTADOS

Os valores médios dos 14 atributos ecomorfológicos calculados para as espécies estudadas são apresentados na Tabela 1. O cladograma representativo das relações filogenéticas entre todas as espécies analisadas, desenvolvido de acordo com as propostas de Kullander (1998), Buckup (1998), de Pinna (1998), Malabarba & Weitzman (2003), Armbruster (2004) e Bockmann & Miquelarena (2008), é apresentado na Fig. 4.

A análise de correlação entre as matrizes de distância filogenética e ecomorfológica, desenvolvida para avaliar o peso filogenético na similaridade ecomorfológica, apresenta um valor de $r(AB) = 0,505$ para uma distribuição de $r(AB)$ estimada de 10.000 permutações, resultando em um valor de $p < 0,05$ ($p=0,0001$), demonstrando uma correlação significativa entre as matrizes. No entanto, apesar desta forte influência filogenética, é possível identificar alguns casos de similaridade ecomorfológica entre espécies de táxons distantes filogeneticamente.

Comparando as análises de cluster isoladas para as comunidades do Alto Uruguai e Mampituba, bem como a análise em conjunto, o grupo Siluriformes se destaca de todas as espécies estudadas. Os grupos ecomorfológicos foram ((Characiformes + Perciformes) + Siluriformes) no Alto Uruguai; ((Characiformes + Cyprinodontiformes) + Siluriformes) no Mampituba; e (((Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes) + Siluriformes) na análise conjunta (Fig. 5).

Os dois primeiros fatores da ACP acumulam 70,57% da variabilidade ecomorfológica entre as espécies do Alto Uruguai e Mampituba, e os autovalores e a porcentagem de contribuição dos atributos são apresentados na Tabela 2. Os atributos ecomorfológicos mais significativos no primeiro fator (eixo x) estão relacionados com a posição vertical na coluna d' água, separando os Siluriformes, espécies deprimidas que ocupam uma posição bentônica (eixo positivo), dos Characiformes + Cyprinodontiformes, espécies comprimidas que ocupam uma posição nectônica (eixo negativo). Os Perciformes destacam-se no segundo fator (eixo y) de acordo com atributos ecomorfológicos relacionados com a capacidade de forrageio das espécies. A distribuição das espécies no espaço ecomorfológico é apresentada na Fig. 6.

No entanto, é fraca a resolução das relações dentro dos grupos. Por isso, novas análises de cluster e ACP foram desenvolvidas separadamente para o grupo Siluriformes e para o grupo ((Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes).

Siluriformes

A análise de cluster (Fig. 7) evidencia a formação de quatro grupos ecomorfológicos, agrupando (1) Neoplecostominae + Ancistrini; (2) Heptapteridae + Trichomycteridae; (3) Hypoptopomatinae; (4) Loricariinae. Os dois primeiros fatores da ACP acumulam 77,64% da variabilidade dos atributos ecomorfológicos, sendo os mais significativos, os atributos relacionados com a capacidade de locomoção destas espécies (Tabela 3). A ACP separa Heptapteridae + Trichomycteridae, com um maior índice de compressão do corpo (IC) e do pedúnculo caudal (ICPC), Loricariinae, com um maior índice de achatamento ventral (IAV) e comprimento relativo do pedúnculo caudal (CRPC), Neoplecostominae + Ancistrini, com uma maior área relativa das nadadeiras peitoral (ARP) e dorsal (ARD), um maior comprimento relativo da cabeça (CRC) e uma maior abertura relativa da boca (ARB) e Hypoptopomatinae, com valores intermediários dos atributos ecomorfológicos em relação aos demais siluriformes. Cabe ressaltar que apesar de Trichomycteridae formar um grupo natural com Loricariidae (de Pinna, 1998), as espécies do gênero *Trichomycterus* sp. apresentam maior similaridade ecomorfológica com as espécies da família Heptapteridae. A distribuição das espécies do espaço ecomorfológico é apresentada na Fig. 8.

(Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes

Na análise isolada do grupo, as relações entre os grupos continuam agrupando (Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes), com algumas exceções, destacando-se a similaridade ecomorfológica entre Characiformes e Cyprinodontiformes, apesar de Cyprinodontiformes formar um grupo natural com os Perciformes (Fig. 9). Os dois primeiros fatores da ACP acumulam 60,33% da variabilidade dos atributos ecomorfológicos, sendo os mais significativos, os atributos relacionados com a capacidade de locomoção e forrageio das espécies (Tabela 4). A ACP separa Characiformes, com corpo e pedúnculo caudal comprimidos (IC e ICPC), MAM-*C. pterostictum* + URU-*C. gr. zebra* + URU-*A. affinis* + Cyprinodontiformes, espécies menos comprimidas e com pedúnculo caudal relativamente mais longo (IC e CRPC) e Perciformes, com maior comprimento relativo da cabeça (CRC), abertura e

largura relativa da boca (ARB e LRB). A distribuição das espécies no espaço ecomorfológico é apresentada na Fig. 10.

Dentro do grupo (Perciformes), as espécies de Cichlinae (URU-*C. prenda* + URU-*C. minuano*) se diferenciam das demais (Fig. 10) por apresentarem um corpo menos comprimido (IC) e mais achatado ventralmente (IAV), enquanto MAM-*G. labiatus* se diferencia por apresentar um pedúnculo caudal relativamente mais longo (CRPC) e URU-*A. forquilha* por apresentar um pedúnculo caudal relativamente mais comprimido (ICPC).

A análise de cluster com o grupo (Characiformes + Cyprinodontiformes) destaca a formação de dois grupos (FIG 11): (Cyprinodontiformes, MAM-*O. lethostigmus*, URU-*B. iheringii*, URU-*H. leptorhynchus*, URU-*B. stramineus*, URU-*H. yatai*, URU-*A. affinis*, URU-*C. gr. zebra*, MAM-*C. pterostictum*), por apresentarem nadadeira peitoral maior (ARP) e mais longa (PNP), pedúnculo caudal mais longo (CRPC) e boca mais ventral (OB); (maioria dos Characiformes), por apresentarem corpo relativamente mais comprimido (IC) e mais alto (AR). No entanto, novas análises de cluster e ACP foram desenvolvidas com cada um destes agrupamentos, possibilitando uma análise mais detalhada das relações internas destes grupos.

No grupo (Cyprinodontiformes + MAM-*O. lethostigmus*, URU-*B. iheringii*, URU-*H. leptorhynchus*, URU-*B. stramineus*, URU-*H. yatai*, URU-*A. affinis*, URU-*C. gr. zebra*, MAM-*C. pterostictum*) formam-se quatro agrupamentos em ambas as análises (Fig. 12 e Fig 13), destacando-se a similaridade ecomorfológica entre espécies de regiões ictiogeográficas distintas (MAM-*O. lethostigmus* + URU-*B. iheringii*), principalmente por apresentarem corpo relativamente mais comprimido (IC), e entre (MAM-*C. pterostictum* + URU-*C. gr. zebra*) + URU-*A. affinis*), principalmente por apresentarem boca mais ventral (OB) e maior área relativa da nadadeira dorsal (ARD). No outro grupo (maioria dos Characiformes) formam-se quatro agrupamentos em ambas as análises (Fig. 14 e Fig. 15), destacando-se a similaridade ecomorfológica entre os machos e fêmeas separadamente de espécies-irmãs (MAM-*M. microlepis* e MAM-*M. rheocharis*), principalmente por os machos apresentarem um pedúnculo caudal mais comprimido (ICPC) do que as fêmeas e também a pouca similaridade entre MAM-*Hollandichthys* sp. A e URU-*O. brevioris*, principalmente por apresentarem maior comprimento relativo da cabeça (CRC) e maior abertura e largura da boca (ARB e LRB).

DISCUSSÃO

A similaridade na estrutura ecomorfológica entre as ictiofaunas de riachos do Alto Uruguai e Mampituba é demonstrada em diferentes níveis hierárquicos, ou seja, a estrutura ecomorfológica da comunidade é influenciada por diferentes fatores, dependendo da escala analisada. A influência histórica (filogenética) é o fator determinante na estrutura ecomorfológica da comunidade em uma escala continental ou de bacias (Mahon, 1984; Lamouroux *et al.*, 2002). Nas comunidades do Alto Uruguai e Mampituba, esta influência filogenética fica evidente, agrupando ((Characiformes + Cyprinodontiformes) + Siluriformes) no Mampituba, e ((Characiformes + Perciformes) + Siluriformes) no Alto Uruguai. Além disso, estes grupos permanecem constantes quando analisados em conjunto, agrupando (((Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes) + Siluriformes).

Em uma escala de rios e riachos, o fator determinante na estrutura ecomorfológica é a geomorfologia e hidrodinâmica, caracterizando a fisionomia dos habitats (velocidade de correnteza, substrato, volume) e influenciando principalmente na distribuição longitudinal das espécies (Uieda & Castro, 1999; Lamouroux *et al.*, 2002). A influência das características ambientais na estrutura ecomorfológica das comunidades estudadas é demonstrada pelos atributos ecomorfológicos relacionados com a ocupação vertical na coluna d'água e com capacidade de locomoção das espécies, identificando aquelas espécies que ocupam remansos e as que ocupam corredeiras. Além disso, a competição interespecífica por recursos via seleção e ocupação de habitats (micro-hábitas) também é um fator muito importante na estrutura das comunidades de peixes (Wikramanayake, 1990; Winemiller, 1991, Lamouroux *et al.* 2002; Willis *et al.*, 2005). Apesar desta influência não ter sido detectada diretamente, os padrões ecomorfológicos divergentes e convergentes entre as espécies do Alto Uruguai e Mampituba sugerem que a competição interespecífica é determinante na estruturação das comunidades.

Dentro da família Loricariidae ocorrem algumas similaridades ecomorfológicas entre táxons relativamente distantes filogeneticamente. De acordo com Armbruster (2004), os neoplecostomines (MAM-*P. nudulus* e MAM-*P. hypselurus*) formam um grupo monofilético com os hypoptopomatines (MAM-*H. aff. leucofrenatus* e MAM-*E. itaimbezinho*). Porém, os neoplecostomines são mais similares ecomorfológicamente com os ancistrines (URU-*H. fuliginosus*, MAM-*Hemiancistrus* sp., MAM-*Ancistrus* sp.

e URU-A. *taunayi*), grupo natural dentro de Hypostominae, por compartilharem uma maior área relativa da nadadeira peitoral (ARP), um maior comprimento relativo da cabeça (CRC), uma maior área relativa da nadadeira dorsal (ARD) e uma maior abertura relativa da boca (ARB), atributos relacionados com a capacidade de locomoção (Gatz, 1979; Casatti & Castro, 2006). Estas espécies ocupam ambientes com alta turbulência, provocada pela velocidade da água em substratos pedregosos, onde as nadadeiras peitorais e a boca são importantes para a fixação no substrato, e a nadadeira dorsal utilizada como leme estabilizador, compensando as guinadas laterais promovidas pelo corpo quando a nadadeira caudal é fortemente golpeada (Breda *et al.*, 2005). Já os loricariíneos (URU-R. *zaina*, MAM-R. *aequalicuspis* e MAM-R. *quadrensis*) apresentam um maior índice de achatamento ventral (IAV) e maior comprimento relativo do pedúnculo caudal (CRPC), indicando uma ocupação em ambientes de maior velocidade de corrente (Gatz, 1979; Breda *et al.*, 2005). Já os hypoptopomatíneos apresentam valores intermediários nos atributos ecomorfológicos entre os loricariídeos, indicando uma preferência por ambientes com menos velocidade e turbulência da água.

As diferenças ecomorfológicas encontradas nos loricariídeos estudados estão associadas à ocupação de micro-habitats distintos, principalmente em relação ao fluxo de água. A ocorrência de ancistríneos e neoplecostomíneos em ambientes com correnteza e turbulência parece ser uma característica compartilhada por todas as espécies dentro destes grupos, assim como os hypoptopomatíneos, que ocorrem em ambientes com menos correnteza, junto à vegetação nas margens. Já a ocorrência de loricariíneos em ambientes com alta correnteza não é uma característica compartilhada por todas as espécies do grupo, mas é compartilhada pelo menos pelas espécies de *Rineloricaria* analisadas neste estudo.

Casatti & Castro (2006) apresentam uma divergência ecomorfológica em função da ocupação de microhabitats distintos entre *Hisonotus* sp. (Hypoptopomatinae), que ocupa a superfície de plantas submersas na vegetação lateral, e *Hypostomus garmani* e *Harttia* sp. (Hypostominae e Loricariinae, respectivamente), que ocupam o substrato rochoso com alta correnteza. Esta divergência ecomorfológica dos hypoptopomatíneos em relação aos loricariídeos fica mais evidente quando comparado com os neoplecostomíneos, uma vez que juntos formam um grupo monofilético (Armbruster, 2004). Por outro lado, as similaridades ecomorfológicas entre ancistríneos e neoplecostomíneos não refletem as relações filogenéticas, indicando assim, um processo

de convergência ecomorfológica, provavelmente em função da ocupação de habitats muito similares, sendo inclusive amostrados juntos, já que os atributos ecomorfológicos que os aproximam estão relacionados à locomoção.

Apesar de Trichomycteridae formar um grupo natural com Loricariidae (de Pinna, 1998), as espécies MAM-*Trichomycterus* sp. e URU-*Trichomycterus* sp. apresentam maior similaridade ecomorfológica com as espécies da família Heptapteridae (MAM-*Heptapterus* sp. A, MAM-*H. mustelinus*, URU-*H. mustelinus* e MAM-*Rhamdia* sp.). Apesar de agrupadas com outros Siluriformes, apresentam atributos ecomorfológicos com valores intermediários entre Siluriformes e as demais espécies. Os atributos que as diferenciam, como índice de compressão do corpo (IC) e do pedúnculo caudal (ICPC) e comprimento relativo do pedúnculo caudal (CRPC), indicam a utilização de outro tipo de natação. Enquanto os loricariídeos utilizam principalmente oscilação da nadadeira caudal, os heptapterídeos e tricomicterídeos utilizam a ondulação do corpo (Breda *et al.*, 2005). Estas e outras características (barbilhões, por exemplo), permitem a ocupação e exploração do substrato como os outros siluriformes, porém, normalmente em ambientes com menor velocidade de corrente, como remansos ou atrás de matacões e pedras (Barreto & Aranha, 2005). Portanto, estes atributos ecomorfológicos indicam para um padrão de convergência ecomorfológica associada com a ocupação e exploração de habitats similares entre estas espécies.

Os Perciformes estudados mantiveram as mesmas relações, tanto intragrupo como intergrupos, evidenciando a influência filogenética nestas relações, agrupando espécies de Cichlinae (URU-*Crenicichla prenda* + URU-*C. minuano*) separadamente das demais (URU-*A. forquilha* + URU-*Geophagus brasiliensis*) + URU-*Gymnogeophagus* sp. n.) + MAM-*G. labiatus*). Este grupo se diferencia por possuir um maior comprimento relativo da cabeça (CRC), maior abertura relativa da boca (ARB) e uma maior altura relativa do corpo (AR), atributos relacionados com a capacidade de forrageio destas espécies (Gatz, 1979).

A similaridade entre (MAM-*C. pterostictum* + URU-*C. gr. zebra*) + URU-*A. affinis*) destaca-se por apresentar maior área relativa da nadadeira caudal (ARC) e dorsal (ARD), nadadeiras peitorais mais compridas do que largas (PNP) e boca mais ventral (OB), indicando um forrageio bentônico e uma alta capacidade de locomoção destas espécies (Gatz, 1979; Watson & Balon, 1984). Estes atributos ecomorfológicos indicam

uma ocupação nectobentônica na coluna d'água, assim como relatado por Casatti & Castro (2006) para *C. pterostictum*, sugerindo uma convergência ecomorfológica entre estas espécies, uma vez que pertencem a famílias distintas (Parodontidae e Crenuchidae, respectivamente). No entanto, apesar de *C. gr. zebra* também ser registrada no Alto Uruguai, uma provável competição interespecífica pelos habitats é minimizada com uma distribuição longitudinal distinta dentro dos rios. A grande maioria dos indivíduos adultos de URU-A. *affinis* amostrados neste estudo foram coletados próximos a foz dos tributários do Uruguai, ao contrário de *C. gr. zebra*, que foi registrado apenas nas porções intermediárias e superiores dos tributários. Esta diferença na distribuição longitudinal pode estar relacionada ao tamanho médio dos peixes e o porte dos rios (Hoagstrom & Berry, 2008), onde as espécies maiores como URU-A. *affinis* (103,04 mm de CP médio dos indivíduos analisados) ocorrem em trechos mais volumosos dos rios, como a foz dos tributários, e as espécies menores como MAM-C. *pterostictum* (54,5 mm de CP médio dos indivíduos analisados) ocorrem em trechos menos volumosos dos rios, como os trechos intermediários e superiores dos rios.

A similaridade ecomorfológica entre machos e entre fêmeas separadamente de *M. rheocharis* e *M. microlepis* é influenciada principalmente pelo atributo índice de compressão do pedúnculo caudal (ICPC), calculado pela razão entre altura e largura do pedúnculo caudal. A ACP demonstra que os machos destas espécies apresentam um maior ICPC em relação às fêmeas. Esse dimorfismo sexual na morfologia do pedúnculo caudal é apresentado por Menezes & Weitzman (1990) na descrição de *M. rheocharis*, que também encontram diferenças significativas na altura do pedúnculo caudal, quando comparam separadamente machos e fêmeas entre *M. rheocharis* com *M. microlepis*.

A mais recente revisão de Glandulocaudinae propõe novas evidências para o monofiletismo do grupo, agora composto apenas por *Lophiobrycon*, *Glandulocauda* e *Mimagoniates*, e posiciona *M. rheocharis* como espécie-irmã de *M. microlepis* por apresentarem ganchos, pelo menos, nos raios 10 e 11 da nadadeira caudal (Weitzman *et al.*, 2005). Assim, a proximidade filogenética sustenta a hipótese de que a similaridade ecomorfológica (ICPC) que agrupa machos e fêmeas separadamente entre as duas espécies tenha surgido antes da diferenciação das espécies.

As similaridades ecomorfológicas que agrupam (((MAM-*O. lethostigmus* + URU-B. *iheringii*) + URU-H. *leptorhynchus*) + (URU-B. *stramineus* + URU-H. *yatai*)) estão relacionados com a capacidade de locomoção, principalmente por apresentarem uma boca mais ventral (OB) e um corpo e pedúnculo caudal relativamente menos

comprimidos (IC, ICPC) do que os outros Characiformes e mais comprimido do que os Cyprinodontiformes, MAM-*C. pterostictum*, URU-*C. gr. zebra* e URU-*A. affinis*, indicando uma capacidade de natação intermediária entre MAM-*C. pterostictum*, URU-*C. gr. zebra* e URU-*A. affinis* e os demais Characiformes (Gatz, 1979).

As espécies MAM-*O. lethostigmus*, URU-*B. iheringii*, URU-*H. leptorhynchus* e URU-*B. stramineus* pertencem ao grupo monofilético denominado Clado A dentro da família Characidae (Malabarba & Weitzman, 2003), e URU-*H. yatai* pertence à subfamília Cheirodontinae, tribo Cheirodontini (Malabarba, 1998). O gênero *Odontostoechus* é uma linhagem endêmica das drenagens costeiras do sul do Brasil (Reis *et al.*, 2003). Já o gênero *Bryconamericus* apresenta uma distribuição bem ampla na região neotropical, com 51 espécies distribuídas em drenagens do Atlântico e Pacífico. A espécie *B. stramineus* ocorre nas drenagens do rio da Prata e do rio São Francisco e *B. iheringii* ocorre apenas nas drenagens do rio Uruguai e laguna dos Patos. Além disso, apenas duas espécies (*B. megalepis* e *B. microcephalus*) ocorrem em drenagens costeiras do Atlântico, porém nenhuma espécie tem registro para a bacia do Mampituba (Reis *et al.*, 2003). Já o gênero *Hypobrycon* é uma linhagem com distribuição restrita à bacia do rio Uruguai, com as espécies *H. leptorhynchus* e *H. maromba* ocorrendo na porção do Alto Uruguai no Brasil e a espécie *H. poi* na porção do Baixo Uruguai na Argentina (Malabarba & Malabarba, 1994; da Silva & Malabarba, 1996; Almirón *et al.*, 2001; Reis *et al.*, 2003). O gênero *Heterocheirodon* também é uma linhagem com distribuição restrita, com a espécie *H. yatai* ocorrendo no Alto Uruguai e a espécie *H. jacuiensis* na laguna dos Patos, não ocorrendo nas drenagens costeiras (Malabarba & Bertaco, 1999).

No entanto, apesar da proximidade filogenética entre estas espécies, principalmente entre *O. lethostigmus* e *B. iheringii*, elas ocorrem em regiões ictiogeográficas com histórias evolutivas bem distintas. Com isso, as similaridades ecomorfológicas relacionadas principalmente com a capacidade de locomoção e ocupação de habitats, indicam que estas espécies ocupam uma posição similar na estrutura da comunidade, podendo ser consideradas como equivalentes ecológicos entre as regiões ictiogeográficas do Alto Uruguai e Mampituba.

As espécies MAM-*Hollandichthys* sp. A, URU-*O. brevioris* e URU-*S. brevipinna* apresentam um maior comprimento relativo da cabeça (CRC), maior largura e abertura relativa da boca (LRB e ARB), atributos ecomorfológicos relacionados com a capacidade de forrageio destas espécies (Gatz, 1979). O gênero *Hollandichthys* é uma

linhagem monofilética, restritas às drenagens costeiras do sul do Brasil, sendo encontrada somente em porções remanescentes do bioma Mata Atlântica, em pequenos riachos ou remansos laterais com pouca correnteza, água escura, com substrato lodoso com folhas e densa vegetação ripária (Bertaco, 2003). Além disso, o conteúdo estomacal de três indivíduos analisados por Bertaco (2003) apresentaram aranhas, formigas, abelhas e partes de insetos, sugerindo que esta linhagem seja carnívora e dependa da vegetação ripária como fonte de alimentação. No entanto, apesar de *O. brevioris* também ser carnívora, com distribuição na bacia do Uruguai, a similaridade ecomorfológica é muito baixa, não sendo significativa para uma afirmação de convergência ecomorfológica entre elas. Para isso, seria necessária uma análise mais detalhada dos hábitos alimentares destas espécies.

Os atributos ecomorfológicos, quando contrastados com a filogenia, são eficazes na detecção de padrões convergentes e/ou divergentes entre espécies de comunidades com histórias evolutivas distintas. Entre as comunidades do Alto Uruguai e Mampituba foram detectados pelo menos quatro casos de convergência ecomorfológica entre grupos distantes filogeneticamente, todos relacionados com a ocupação de habitats e a capacidade de locomoção das espécies: (1) entre ancistrines e neoplecostomines (Loricariidae); (2) entre tricomictérídeos e heptapterídeos; (3) URU-A. *affinis* e (MAM-C. *pterostrictum* + C. *gr. Zebra*), Parodontidae e Crenuchidae, respectivamente; (4) entre MAM-O. *lethostigmus* e URU-B. *iheringii*. Além disso, os atributos ecomorfológicos também demonstram dois casos de divergência ecomorfológica: (1) entre os sexos de *M. rheocharis* e *M. microlepis*, espécies-irmãs filogeneticamente, indicando que essa divergência ocorreu antes da diferenciação das mesmas; (2) entre neoplecostomines e hypoptopomatines, principalmente em função da ocupação de habitats distintos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

(de acordo com as normas da revista Neotropical Ichthyology).

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. C. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. S. Pérez & P. Petry. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5): 403-414.
- Almirón, A. E., J. R. Casciotta, M. Azpelicueta & A. L. Cione. 2001. A new species of *Hypobrycon* (Characiformes: Characidae) from Uruguay basin in Misiones, Argentina. *Neotropica (La Plata)*, 47: 33-40.
- Armbruster, J. W. 2004. Phylogenetic relationships of the suckermouth armored catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141: 1–80.
- Barreto, A. P. & J. M. R. Aranha. 2005. Assembléia de peixes de um riacho da Floresta Atlântica: composição e distribuição espacial (Guaraqueçaba, Paraná, Brasil). *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 27(2): 153-160.
- Bertaco, V. A. 2003. Taxonomia e filogenia do gênero *Hollandichthys* Eigenmann, 1909 (Teleostei: Characidae) do sul e sudeste do Brasil. Unpublished Ph.D. Dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 152 p.
- Bhat, A. 2005. Ecomorphological correlates in tropical stream fishes of southern India. *Environmental Biology of Fishes* 73:211–225.
- Bockmann, F. A. & A. M. Miquelarena. 2008. Anatomy and phylogeny relationship of a new catfish species from northeastern Argentina with comments on the phylogenetic relationship of the genus *Rhamdella* Eigenmann and Eigenmann 1888 (Siluriformes, Heptapteridae). *Zootaxa*, 1780: 1-54.
- Breda, L., E. F. Oliveira & E. Goulart. 2005. Ecomorfologia de locomoção de peixes com enfoque para espécies neotropicais. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 27(4): 371-381.
- Buckup, P. A. 1998. Relationship of the Characidiinae and phylogeny of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). Pp. 123-144. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.

- Buckup, P. A. 1999. Sistemática e biogeografia de peixes de riachos. Pp. 99-138. In: Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (eds). Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Caramaschi, E. P., R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (eds). Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Casatti, L. & R. M. Castro. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater riffles fish assemblage of the São Francisco, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 203-214.
- Casemiro, F. A. S., N. S. Hahn & T. F. L. V. B. Rangel. 2003. Diet and trophic ecomorphology of the silverside, *Odontesthes bonariensis*, of the Salto Caxias reservoir, rio Iguaçu, Paraná, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(2):127-131.
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. Pp. 139-155. In: Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (eds). Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Chuang, L. C., Y. S. Lin & S. H. Liang. 2006. Ecomorphological comparison and hábitat preference of 2 cyprinid fishes, *Varicorhinus barbatulus* and *Candidia barbatus*, in Hapen Creek of northern Taiwan. *Zoological Studies*, 45(1): 114-123.
- Clifton K. B. & P. J. Motta. 1998. Feeding morphology, diet and ecomorphological relationships among five caribbean labrids (Teleostei, Labridae). *Copeia*, 1998(4): 953-966.
- Douglas, M. E. & W. J. Matthews. 1992. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fishes assemblages. *Oikos*, 65: 213-224.
- Fahmy, T. 2008. XLSTAT, versão gratuita 2008. Addinsoft, Paris. Disponível em: www.xlstat.com.
- Ferreira, K. M. 2007. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5(3): 311-326.
- Gatz, Jr., A. J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 21: 91-124.
- Gibran, F. Z. 2007. Activity, hábitat use, feeding behavior, and diet of four sympatric species of Serranidae (Actinopterygii: Perciformes) in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5(3): 387-398.

- Hahn, N.S. & F. Cunha. 2005. Feeding and trophic ecomorphology of *Satanoperca pappaterra* (Pisces, Cichlidae) in the Manso Reservoir, Mato Grosso State, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48(6): 1007-1012.
- Hoagstrom, C. W. & C. R. Berry. 2008. Morphological diversity among fishes in a Great Plains river drainage. *Hydrobiologia*, 596: 367–386.
- Huckins, C. J. F. 1997. Functional linkages among morphology, feeding performance, diet and competitive ability in molluscivorous sunfish. *Ecology*, 78(8): 2401-2414.
- Humphries, C. J. & L. R. Parenti. 1986. *Cladistic Biogeography*. Oxford Monographs on Biogeography. 98p.
- Kerfoot J. R., Jr. & J. F. Schaefer. 2006. Ecomorphology and hábitat utilization of *Cottus* species. *Environmental Biology of Fishes*, 76: 1-13. Published online Springer Science+Business Media B.V. 2006.
- Kullander, S. O. 1998. A phylogeny and classification of the south american Cichlidae (Teleostei: Perciformes). Pp. 461-198. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Lima, F. C. T., L. R. Malabarba, P. A. Buckup, J. F. P. da Silva, R. P. Vari, A. Harold, R. Benine, O. T. Oyakawa, C. S. Pavanelli, N. A. Menezes, C. A. S. Lucena, M. C. S. L. Malabarba, Z. M. S. Lucena, R. E. Reis, F. Langeani, L. Casatti, V. A. Bertaco, C. Moreira & P. H. F. Lucinda. 2003. Genera incertae sedis in Characidae. Pp. 106-169. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (eds.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs, 729p.
- López, H. L. & A. M. Miquelarena. 2005. Biogeografía de los peces continentales de la Argentina. Pp. 509-550. In: Bousquets, J. L. & J. J. Morrone (eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines, Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y entomología sistemática*, 1^o edición, México, D.F. 583 p.
- Mahon, R. 1984. Divergent structure in fish taxocenes of North Temperate stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41: 330-350.
- Malabarba, L. R. & E. A. Isaia. 1992. The freshwater fish fauna of the rio Tramandaí dranaige, Rio Grande do Sul, Brazil, with a discussion of its historical origin. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, 5(12): 197-223.

- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six new species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, 16(1): 67-151.
- Malabarba, L. R. & V. A. Bertaco. 1999. Description of a new species of *Heterocheirodon* Malabarba (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae: Cheirodontini), with further comments on the diagnosis of the genus. *Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, 12: 83-109.
- Malabarba, L. R. 1998. Characters and major clades of the Cheirodontinae (Teleostei: Characidae). Pp. 193-233. In: Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. & C. A. S. Lucena (eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs. 603p.
- Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.). 1998. *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre, Edipucrs. 603p.
- Malabarba, M. C. S. L. & L. R. Malabarba 1994. *Hypobrycon maromba*, a new genus and species of characiform fish from the upper rio Uruguai, Brazil (Ostariophysi: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 5(1): 19-24.
- Medeiros, P. R. & R. T. C. Ramos. 2007. Predicting ecomorphological patterns from morphology of a tropical estuarine fish assemblage. *Biociências*, 15(1): 40-46.
- Menezes, N. A. & S. H. Weitzman. 1990. Two new species of *Mimagoniates* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae), their phylogeny and biogeography and a key to the glandulocaudin fishes of Brazil and Paraguai. *Proceeding of Biological Society of Washington*, 103(2): 380-426.
- Menezes, N. A., A. C. Ribeiro, S. Weitzman & R. A. Torres. 2008. Biogeography of Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae) revisited: phylogenetic patterns, historical geology and genetic connectivity. *Zootaxa*, 1726: 33-48.
- Nunes, D. M. & S. M. Hartz. 2006. Feeding dynamics and ecomorphology of *Oligosarcus jenynsii* (Gunther, 1864) and *Oligosarcus robustus* (Menezes, 1969) in the Lagoa Fortaleza, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(1A): 121-132.
- Peres-Neto, P. R. 1999. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riachos. Pp. 209-236. In: Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (eds). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

- Piet, G. J. 1998. Ecomorphology of size-structured tropical freshwaterfish community. *Environmental Biology of Fishes*, 51: 67-86.
- de Pinna, M. C. C. 1998. Phylogenetic relationship of neotropical Siluriformes: historical overview and synthesis of hypotheses. Pp. 279-330. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Piorsky, N. M., J. R. L. Alves, M. R. B. Machado & M. F. Correia. 2005. Alimentação e ecomorfologia de duas espécies de piranhas (Characiformes: Characidae) do lago de Viana, estado do Maranhão, Brasil. *Acta Amazonica*, 35(1): 63-70.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (eds.). 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Edipucrs, 729p.
- Ribeiro, A. C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 225-246.
- Rincón, P. A. 1999. Uso do micro-hábitat em peixes de riachos: métodos e perspectivas. Pp. 23-90. In: Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (eds). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Schluter, D. 1986. Tests for similarity and convergence of finch communities. *Ecology*, 67: 1073-1085.
- Schluter, D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape, and hábitat use efficiency. *Ecology*, 74: 699-709.
- da Silva, J. F. P. & L. R. Malabarba. 1996. Description of a new species of *Hypobrycon* from the upper Rio Uruguai, Brazil (Ostariophysi: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*, 9: 45-53.
- Taylor, C. M. 1996. Abundance and distribution within a guild of benthic stream fishes: local processes and regional patterns. *Freshwater biology*, 36: 385-396.
- Teixeira, I. & S.T. Bennemann. 2007. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil. *Biota Neotropica* 7(2)-bn00807022007.
- Tejerina-Garro, F.L., R. Fortin & M.A. Rodriguez. 1998. Fish community structure in relation to environmental variation in floodplain lakes of the Araguaia river, Amazon Basin. *Environmental Biology of Fishes* 51: 399-410.

- Uieda, V. S. & R. M. C. Castro. 1999. Coleta e fixação de peixes de riacho. Pp. 01-22. In: Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. R. Peres-Neto (eds). Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Valentin, J.L. 2000. Ecologia Numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos. Editora Interciência. Rio de Janeiro, Brasil.
- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical Ichthyology: an overview. Pp. 1-11 In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. Porto Alegre, Edipucrs. 603p.
- Vari, R. P. & S. H. Weitzman. 1990. A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of South America. Pp. 381-393. In: Peters, G. & R. Hutterer, Vertebrates in the Tropics (eds.). Proceedings of the Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics, Bonn, Alexander Köenig Zoological Research Institute and Zoological Museum.
- Watson, D. J. & E. K. Balon. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology*, 25: 371-384.
- Weitzman, S. H. & L. R. Malabarba. 1999. Systematics of *Spintherobolus* (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) from eastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwater*, 10(1): 1-44.
- Weitzman, S. H., N. A. Menezes, H. Evers & J. R. Burns. 2005. Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with a description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 3(3): 329-360.
- Wikramanayake, E. D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, 71(5): 1756-1764.
- Willis, S. C., K. O. Winemiller & H. Lopez-Fernandez. 2005. Hábitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142: 284-295.
- Winemiller, K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61(4): 343-365.
- Winemiller, K. O. 1992. Ecomorphology of freshwater fishes. *National Geographic Research & Exploration* 8(3): 308-327.

- Winemiller, K. O., L. C. Kelso-Winemiller & A. L. Brenkerf. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 235-261.
- Winston, M. R. 1995. Co-occurrence of morphologically similar species of stream fishes. *The American Naturalist*, 145(4): 527-545.
- Wood, B. M. & M. B. Bain. 1995. Morphology and microhábitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 1487-1498.

Tabela 2: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

	autovalor		contrib. das variáveis (%)	
	F1	F2	F1	F2
IC	-0,865	0,344	10,695	4,116
AR	-0,600	0,659	5,139	15,053
CRPC	0,659	-0,496	6,203	8,546
ICPC	-0,699	0,253	6,991	2,223
PNP	0,520	-0,331	3,870	3,793
IAV	-0,796	-0,093	9,064	0,298
CRC	0,179	0,882	0,459	27,009
PRO	0,789	0,042	8,888	0,060
LRB	0,754	0,465	8,122	7,502
ARB	0,403	0,786	2,318	21,455
OB	0,895	-0,221	11,450	1,692
ÁRD	0,851	0,383	10,350	5,090
ÁRP	0,869	0,179	10,789	1,116
ÁRC	0,629	0,243	5,662	2,046
Variabilidade (%)	49,98	20,59	100,00	100,00
% acumulada	49,98	70,57	100,00	100,00

Tabela 3: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo Siluriformes do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

	autovalor		contrib. das variáveis (%)	
	F1	F2	F1	F2
IC	-0,730	-0,392	6,665	5,341
AR	0,776	-0,521	7,539	9,438
CRPC	0,286	0,921	1,023	29,481
ICPC	-0,675	-0,699	5,708	16,966
PNP	0,668	0,353	5,582	4,343
IAV	-0,650	0,225	5,287	1,759
CRC	0,911	-0,322	10,390	3,598
PRO	0,424	-0,040	2,253	0,056
LRB	0,838	-0,433	8,794	6,530
ARB	0,848	-0,394	8,999	5,403
OB	0,834	0,515	8,697	9,237
ÁRD	0,894	0,117	9,999	0,479
ÁRP	0,967	0,113	11,687	0,443
ÁRC	0,768	-0,446	7,377	6,924
Variabilidade (%)	57,10	20,55	100,00	100,00
% acumulada	57,10	77,64	100,00	100,00

Tabela 4: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo (Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes) do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ÁRD, área relativa da dorsal; ÁRP, área relativa da peitoral; ÁRC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

	autovalor		contrib. das variáveis (%)	
	F1	F2	F1	F2
IC	0,167	0,891	0,565	22,686
AR	0,597	0,597	7,201	10,174
CRPC	-0,426	-0,621	3,662	11,026
ICPC	0,243	0,313	1,190	2,798
PNP	-0,396	-0,573	3,169	9,402
IAV	-0,766	0,214	11,869	1,307
CRC	0,881	-0,296	15,671	2,510
PRO	0,765	-0,110	11,837	0,345
LRB	0,842	0,027	14,312	0,021
ARB	0,880	-0,162	15,657	0,752
OB	0,038	-0,466	0,029	6,205
ÁRD	0,807	-0,492	13,152	6,917
ÁRP	0,207	-0,733	0,864	15,356
ÁRC	-0,202	-0,606	0,822	10,501
Variabilidade (%)	35,34	24,99	100,00	100,00
% acumulada	35,34	60,33	100,00	100,00

Tabela 5: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo (Cyprinodontiformes + alguns Characiformes) do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

	autovalor		contrib. das variáveis (%)	
	F1	F2	F1	F2
IC	-0,176	-0,805	0,566	15,858
AR	0,007	-0,808	0,001	15,966
CRPC	0,895	0,318	14,649	2,474
ICPC	0,816	0,149	12,173	0,540
PNP	0,285	0,672	1,484	11,042
IAV	0,847	-0,003	13,127	0,000
CRC	0,869	-0,192	13,797	0,904
PRO	-0,793	-0,061	11,505	0,091
LRB	0,561	-0,650	5,748	10,332
ARB	0,531	-0,566	5,155	7,832
OB	-0,475	0,006	4,120	0,001
ÁRD	-0,563	0,669	5,800	10,956
ÁRP	0,003	0,834	0,000	17,011
ÁRC	0,806	0,534	11,875	6,993
Variabilidade (%)	39,06	29,18	100,00	100,00
% acumulada	39,06	68,23	100,00	100,00

Tabela 6: Autovalor e contribuição das variáveis (%) nos dois primeiros fatores (F1 e F2) da ACP para os atributos ecomorfológicos calculados para as espécies do grupo Characiformes do Alto Uruguai e Mampituba. IC, índice de compressão do corpo; AR, Altura relativa; CRPC, comprimento relativo do pedúnculo caudal; ICPC, índice de compressão do pedúnculo caudal; PNP, proporção (largura X comprimento) da nadadeira peitoral; IAV, índice de achatamento ventral; CRC, comprimento relativo da cabeça; PRO, posição relativa do olho; LRB, largura relativa da boca; ARB, abertura relativa da boca; OB, orientação da boca; ARD, área relativa da dorsal; ARP, área relativa da peitoral; ARC, área relativa da caudal. Em destaque, os atributos mais significativos nos eixos positivo e negativo para a distribuição das espécies no espaço ecomorfológico.

	autovalor		contrib. das variáveis (%)	
	F1	F2	F1	F2
IC	-0,640	-0,676	8,146	15,448
AR	-0,025	-0,512	0,012	8,887
CRPC	0,690	-0,388	9,476	5,096
ICPC	-0,783	0,248	12,182	2,075
PNP	0,480	-0,364	4,581	4,495
IAV	-0,664	-0,423	8,776	6,048
CRC	0,552	0,512	6,067	8,884
PRO	-0,265	-0,404	1,400	5,521
LRB	0,662	0,348	8,704	4,092
ARB	0,456	0,269	4,141	2,456
OB	0,829	0,055	13,650	0,101
ÁRD	-0,250	0,786	1,247	20,928
ÁRP	-0,803	0,366	12,822	4,545
ÁRC	-0,665	0,581	8,797	11,424
Variabilidade (%)	35,93	21,10	100,00	100,00
% acumulada	35,93	57,04	100,00	100,00

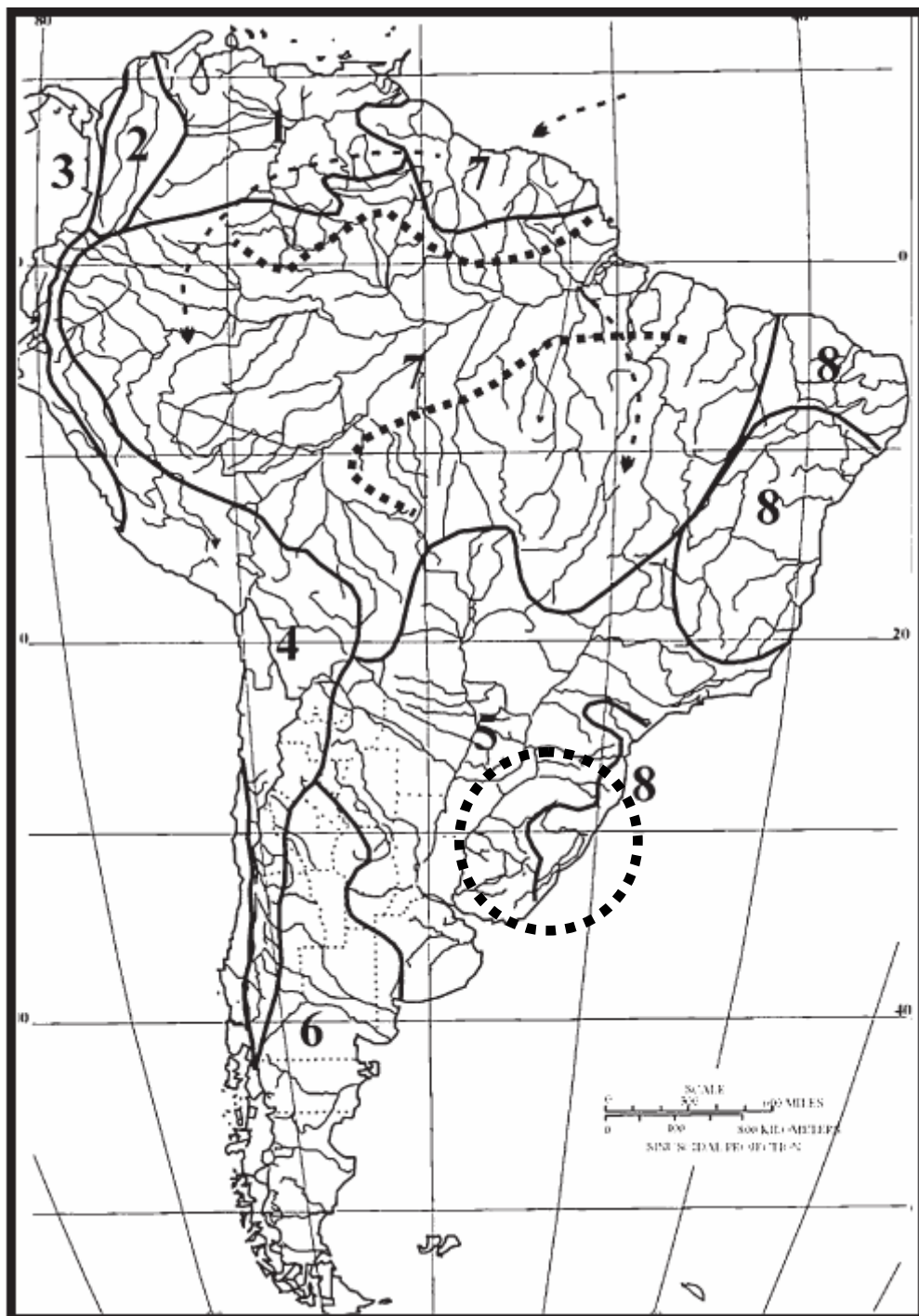


Fig. 1: Regiões ictiogeográficas da América do Sul propostas por Géry (1969). Em destaque, o Estado do Rio Grande do Sul dividido em duas regiões ictiogeográficas: região 5, formada pelas bacias dos rios Uruguai, Paraná, Paraguai e da Prata; região 8, formada pelas bacias da laguna dos Patos e dos rios costeiros do leste brasileiro.

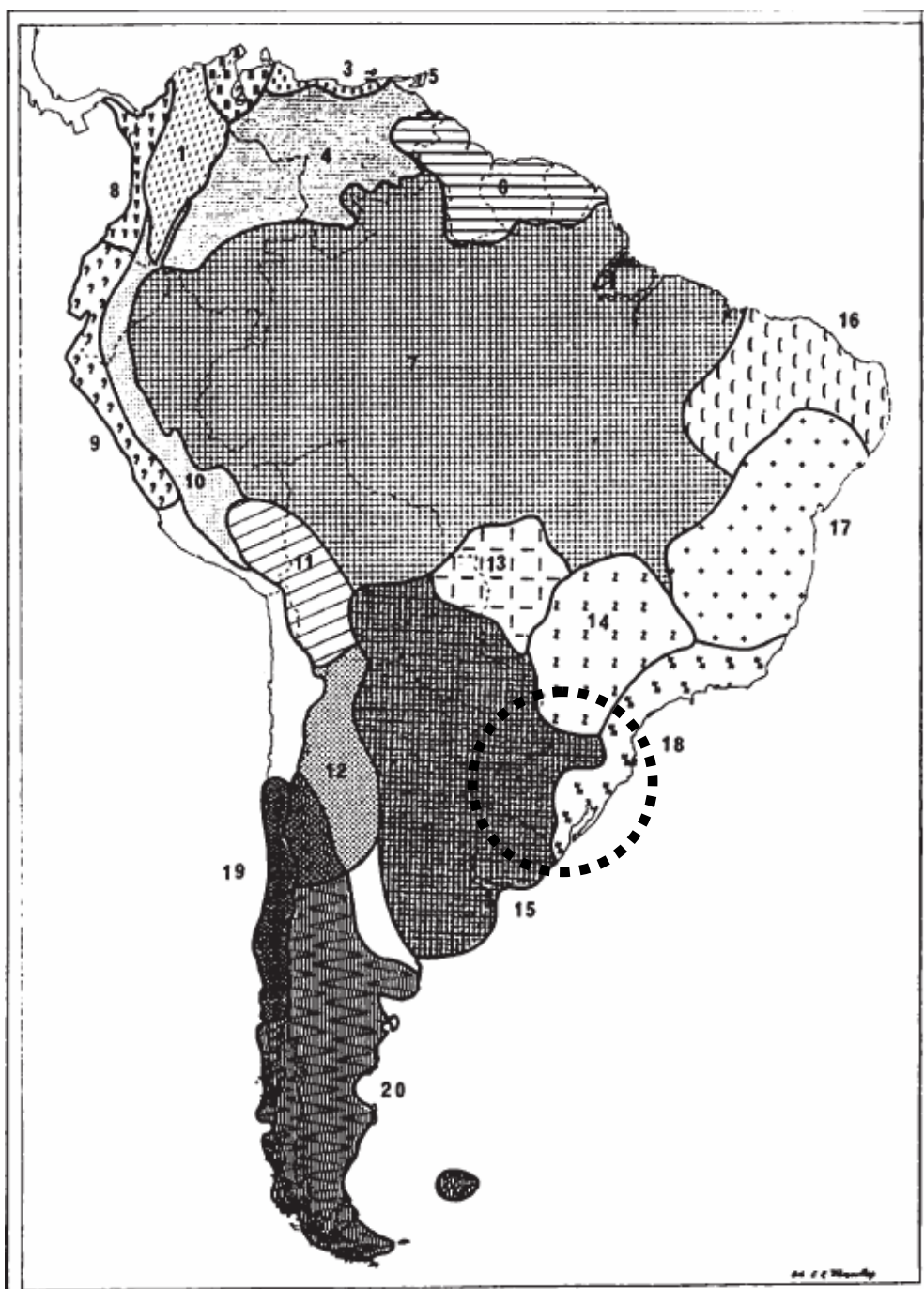


Fig. 2: Regiões ictiogeográficas da América do Sul propostas por Ringuelet (1975). Em destaque, o Estado do Rio Grande do Sul dividido em duas regiões ictiogeográficas: região 15, formada pelas bacias dos rios Uruguai, Paraguai e da Prata; região 18, formada pelas bacias da laguna dos Patos e dos rios costeiros do leste brasileiro.



Fig. 3: Ecoregiões ictiogeográficas da América do Sul propostas por Abell *et al.*, (2008). Em destaque, o Estado do Rio Grande do Sul dividido em quatro ecoregiões: região 335, formada pelas bacias dos rios Tramandaí e Mampituba; região 334, formada pela bacia da laguna dos Patos; regiões 333 e 332, formadas pelas bacias do Alto e Baixo rio Uruguai, respectivamente.

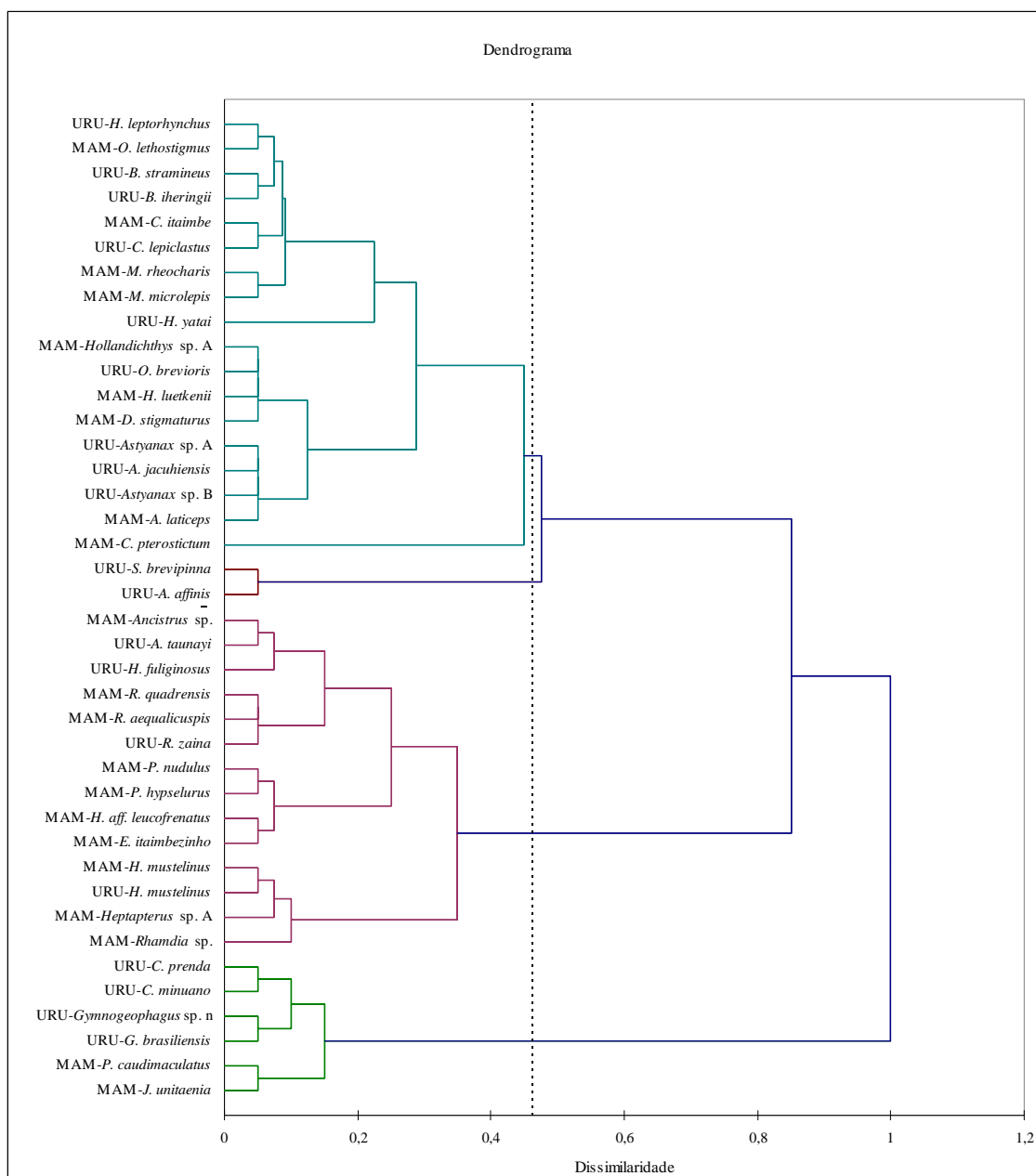


Fig. 4: Cladograma representativo das relações filogenéticas entre as espécies analisadas do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM), de acordo com Kullander (1998), Buckup (1998), de Pinna (1998), Malabarba & Weitzman (2003), Armbruster (2004) e Bockmann & Miquelarena (2008).

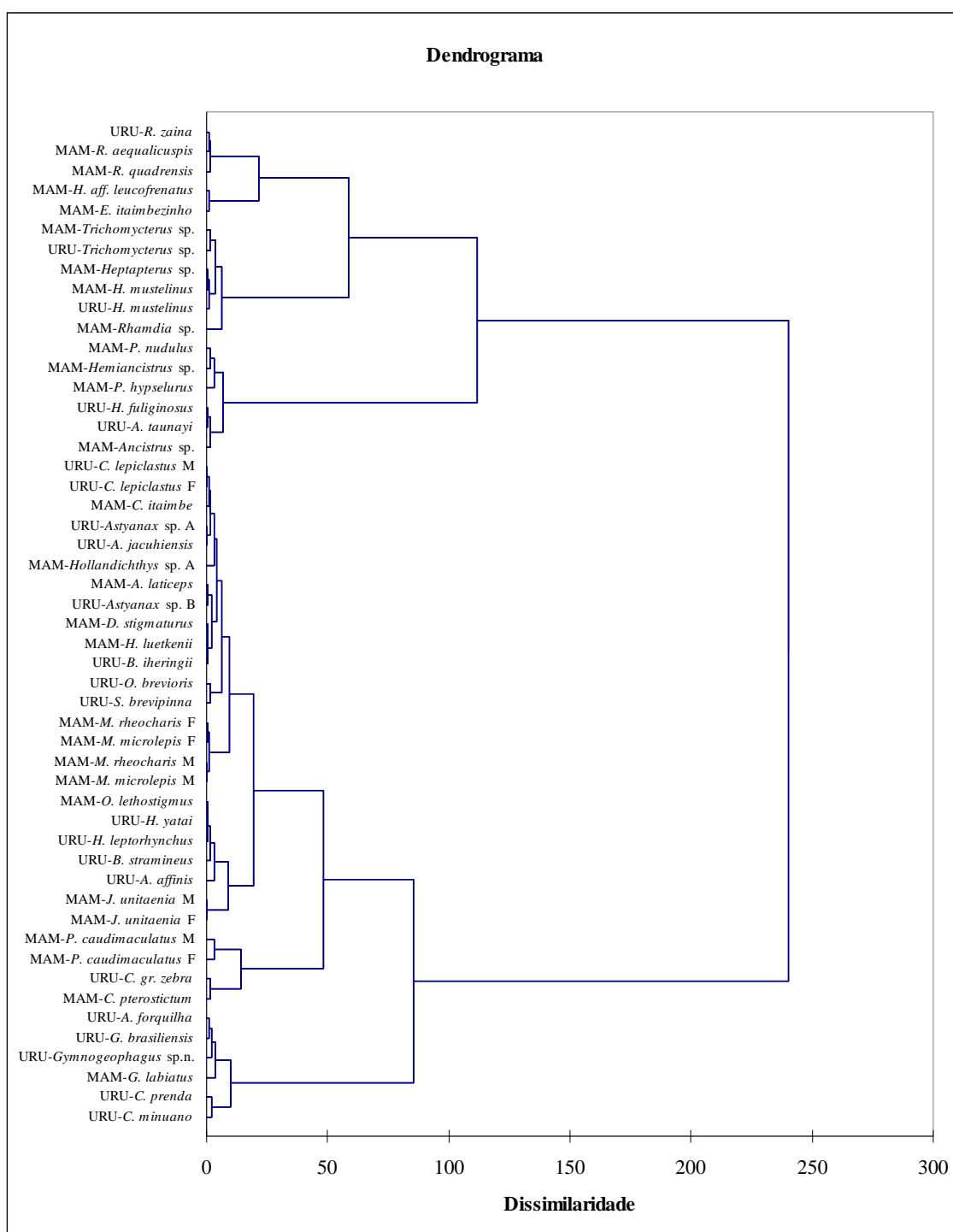


Fig. 5: Dendrograma de similaridade entre as espécies do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM).

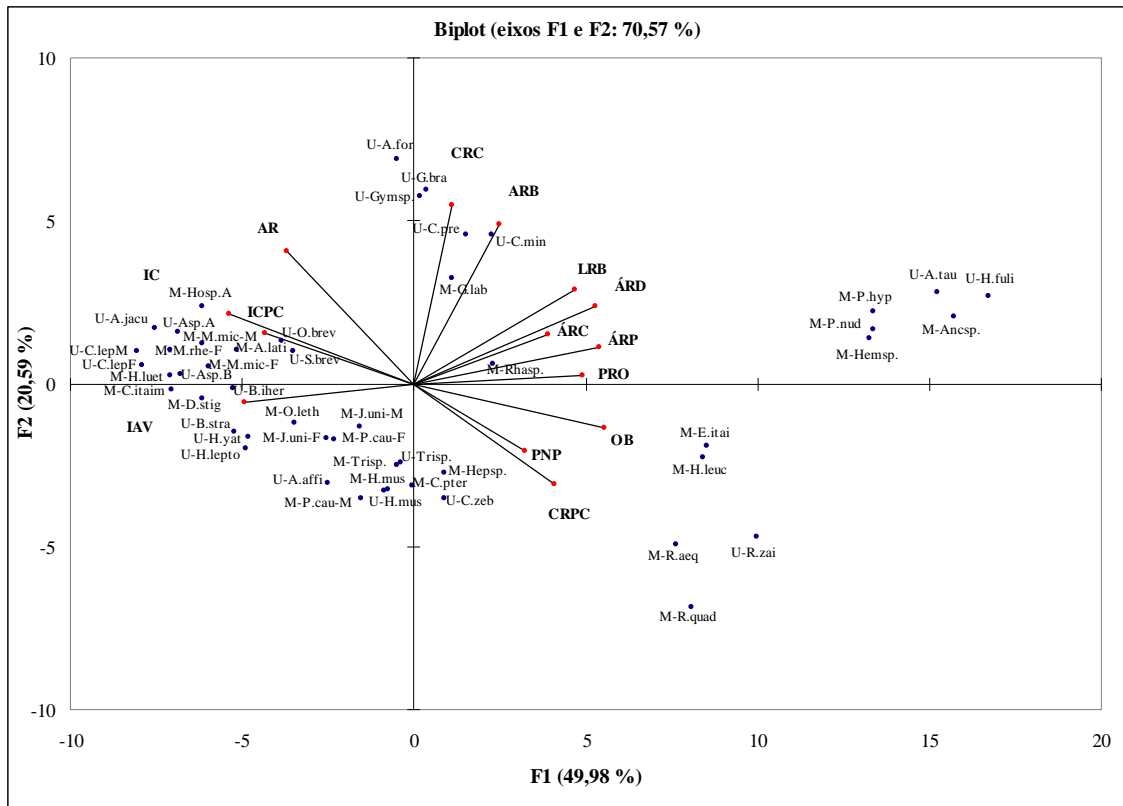


Fig. 6: Distribuição das espécies do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M) no espaço ecomorfológico. Verificar códigos das espécies e atributos na Tabela 1.

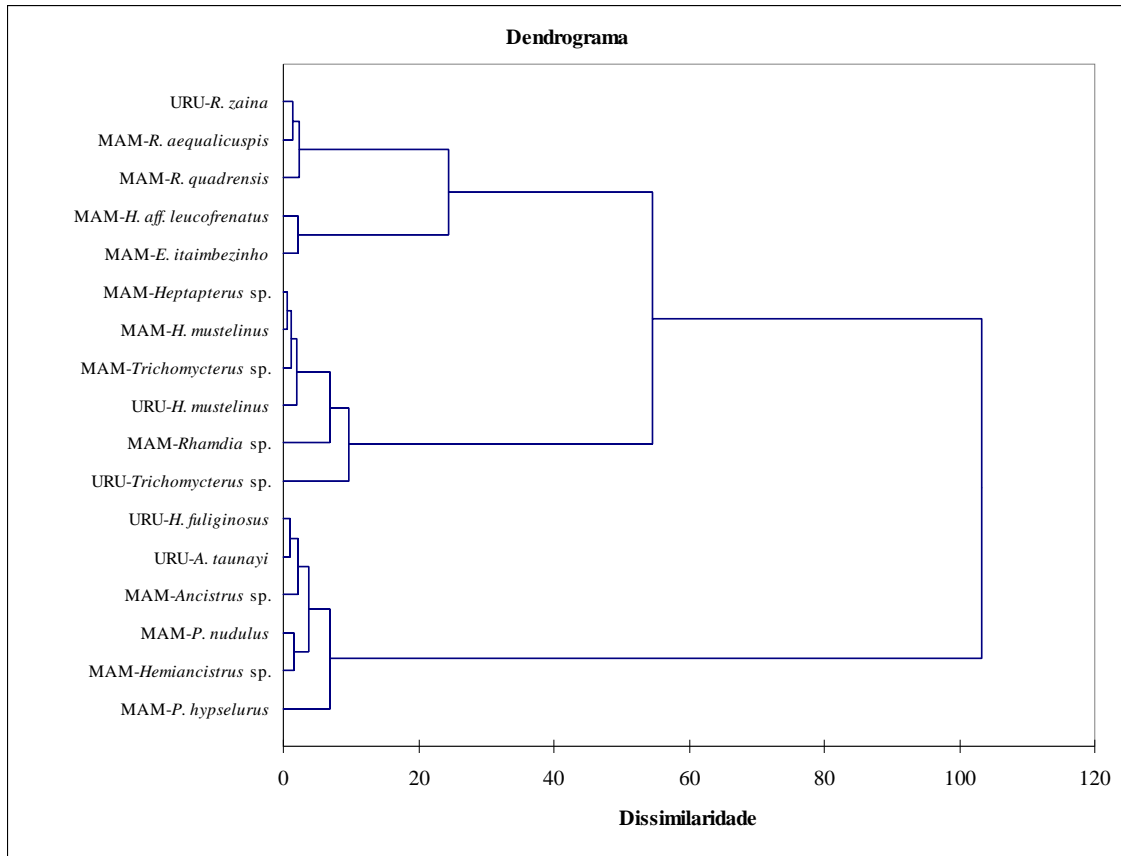


Fig. 7: Dendrograma de similaridade entre os Siluriformes do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM).

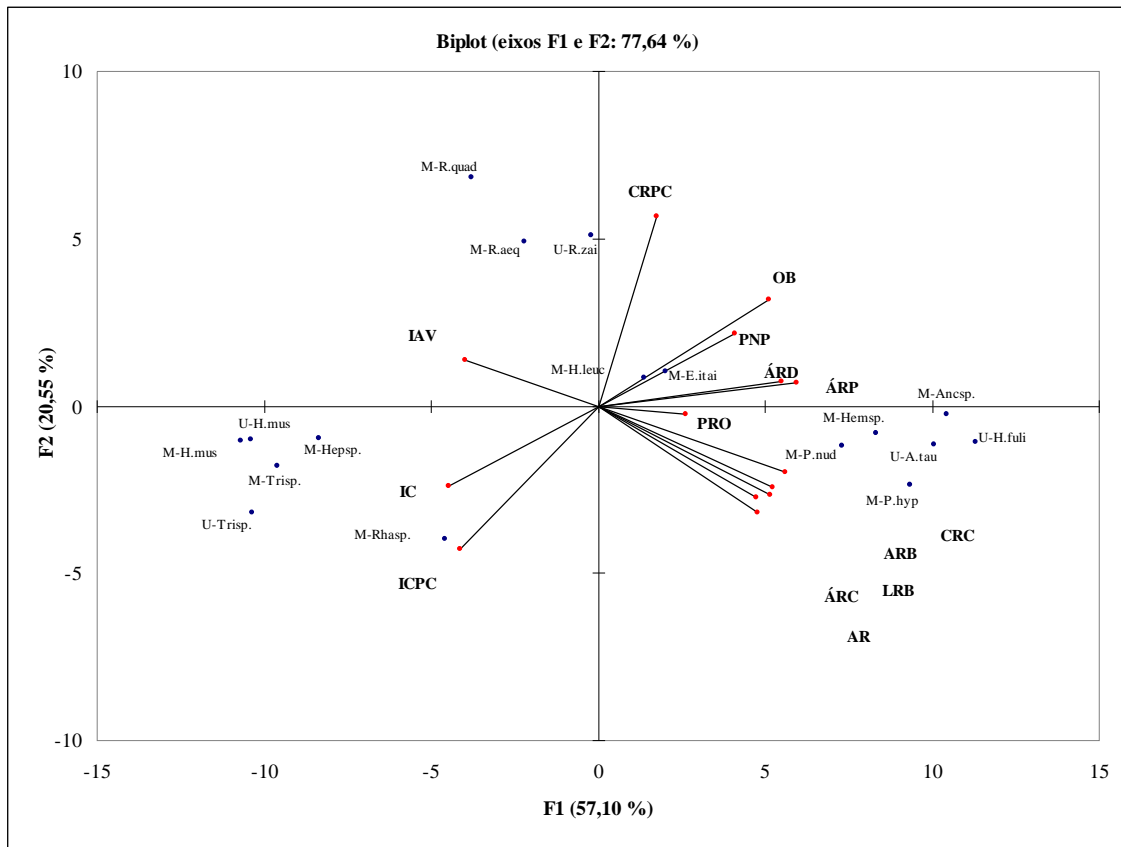


Fig. 8: Distribuição das espécies do grupo Siluriformes do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M) no espaço ecomorfológico. Verificar códigos das espécies e atributos na Tabela 1.

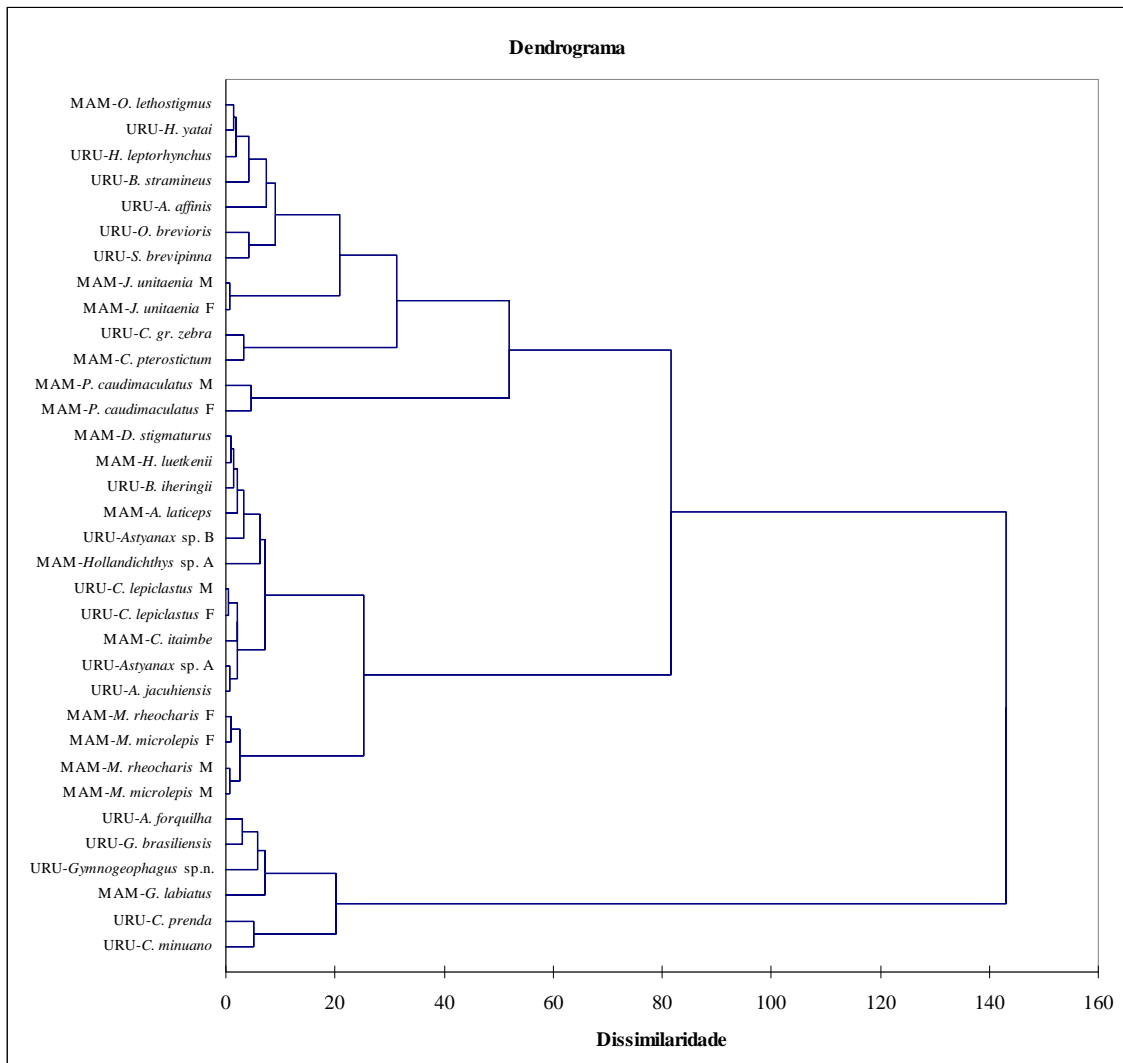


Fig. 9: Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo ((Characiformes + Cyprinodontiformes) + Perciformes) do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM).

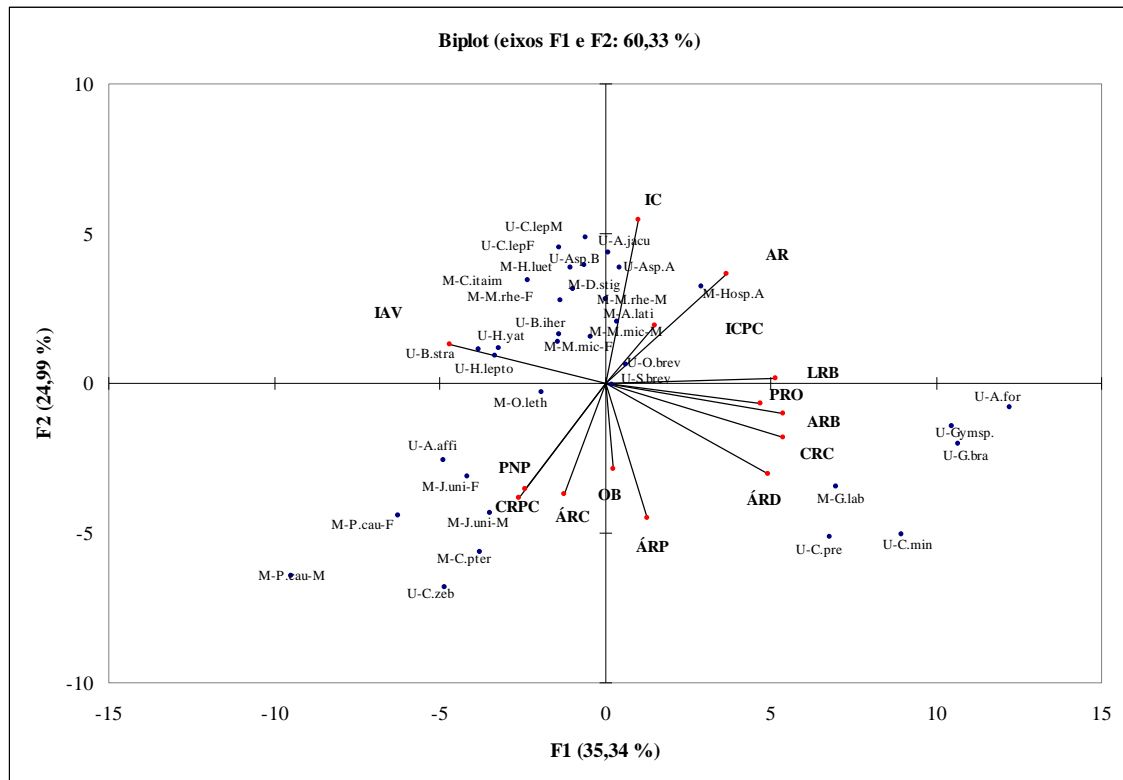


Fig. 10: Distribuição das espécies do grupo Characiformes, Cyprinodontiformes e Perciformes do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M) no espaço ecomorfológico. Verificar códigos das espécies e atributos na Tabela 1.

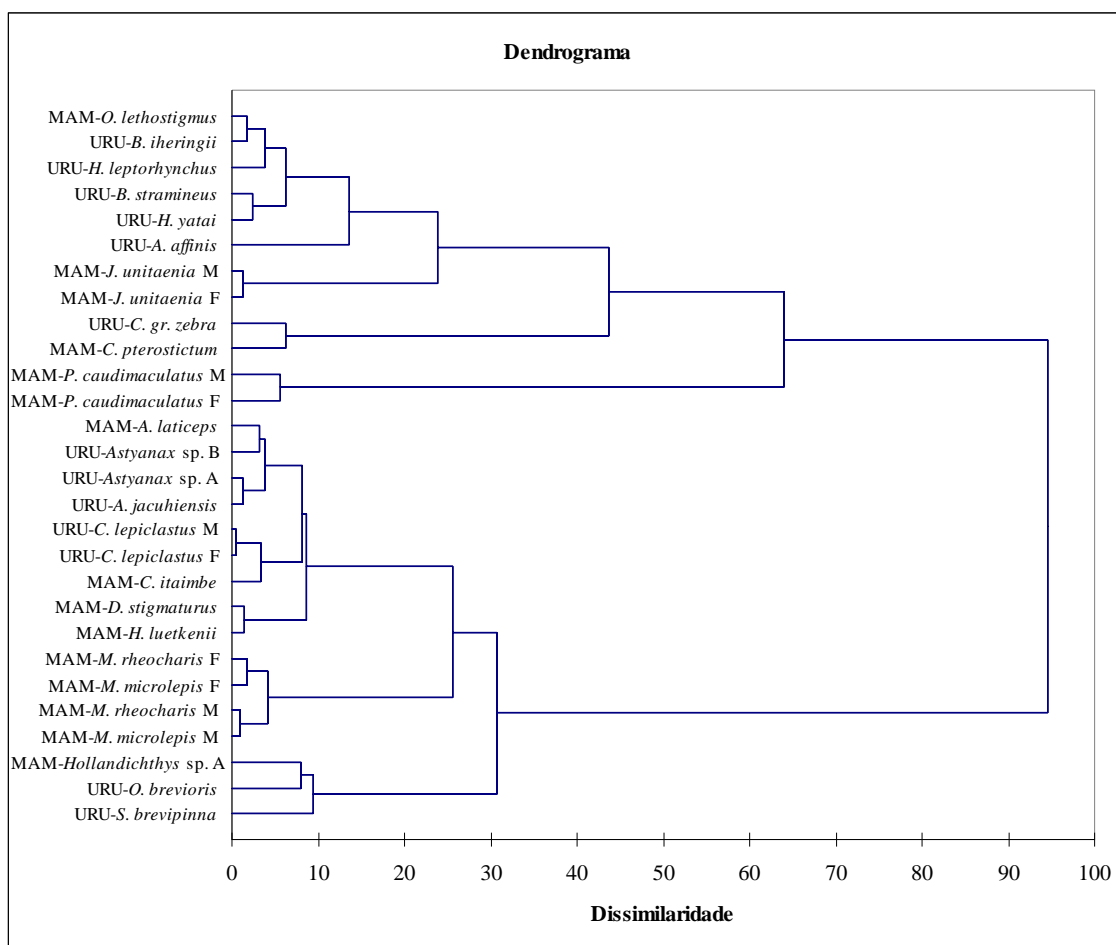


Fig. 11: Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo (Characiformes + Cyprinodontiformes) do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM).

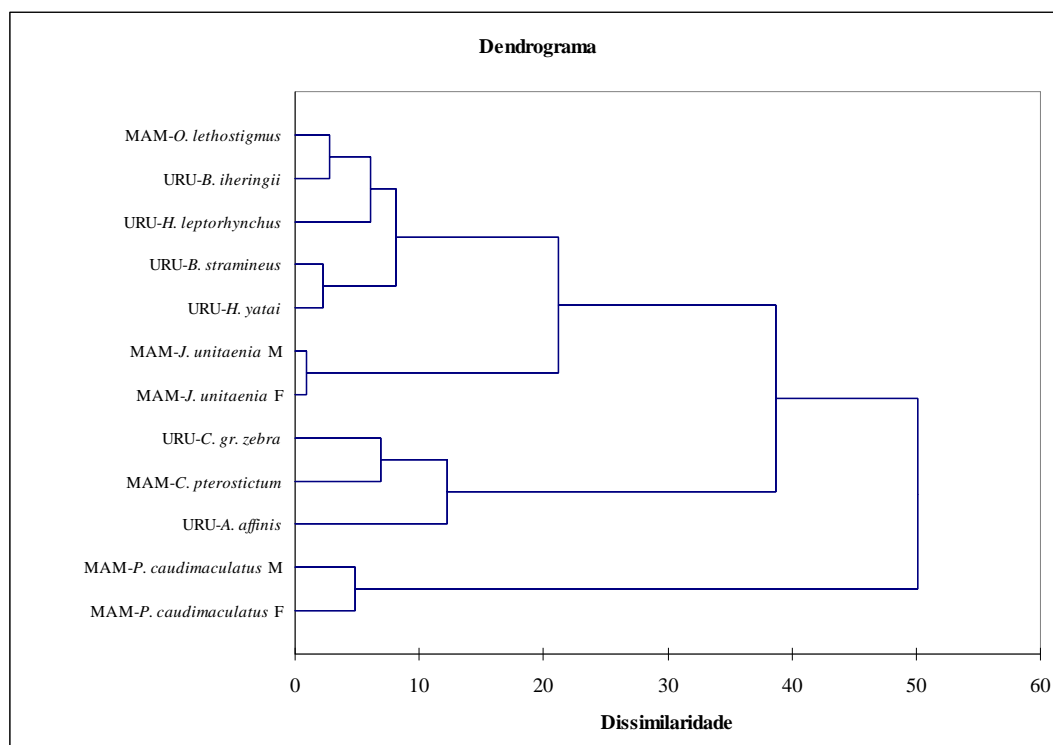


Fig. 12: Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo (Cyprinodontiformes + alguns Characiformes) do Alto Uruguai (URU) e Mampituba (MAM).

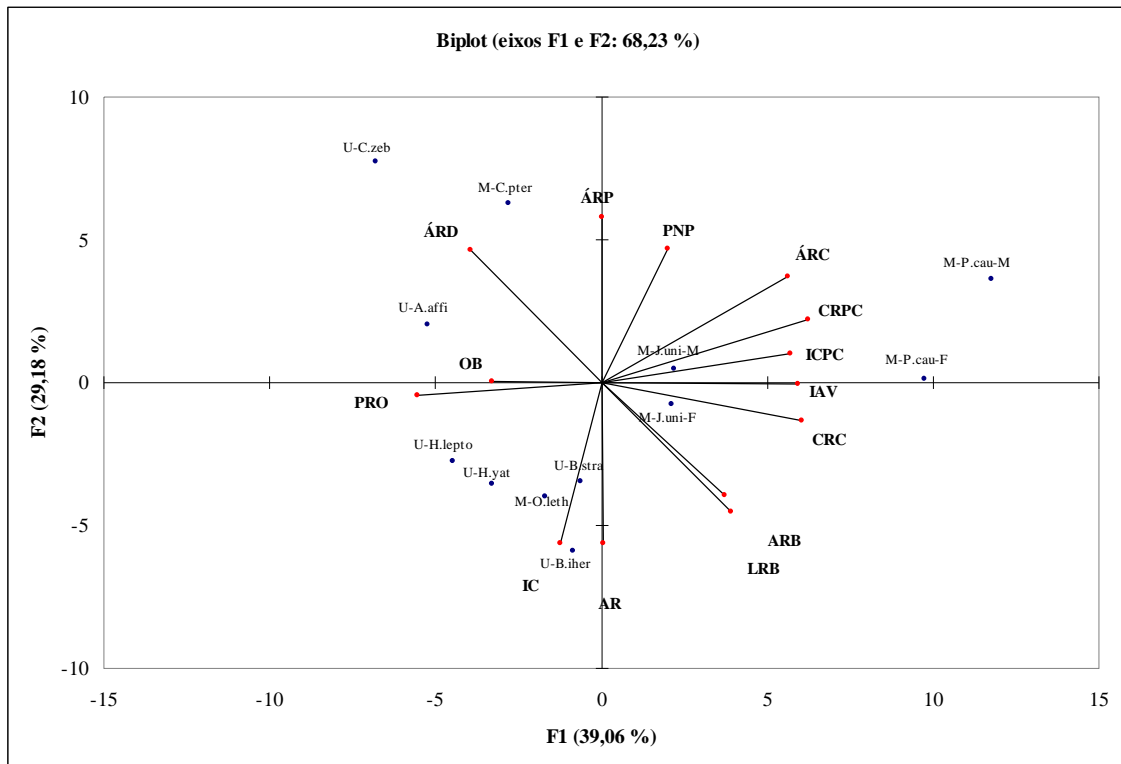


Fig. 13: Distribuição das espécies do grupo (Cyprinodontiformes + alguns Characiformes) do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M).

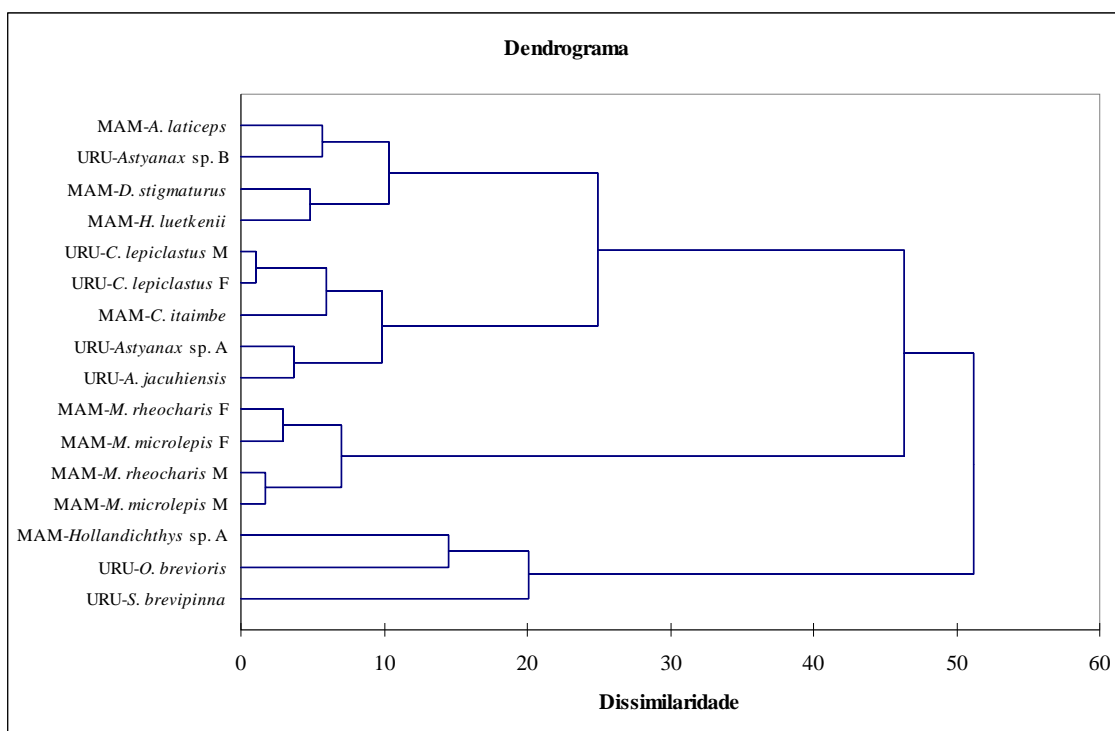


Fig. 14: Dendrograma de similaridade ecomorfológica entre as espécies do grupo Characiformes do Alto Uruguai (U) e Mampituba (M).

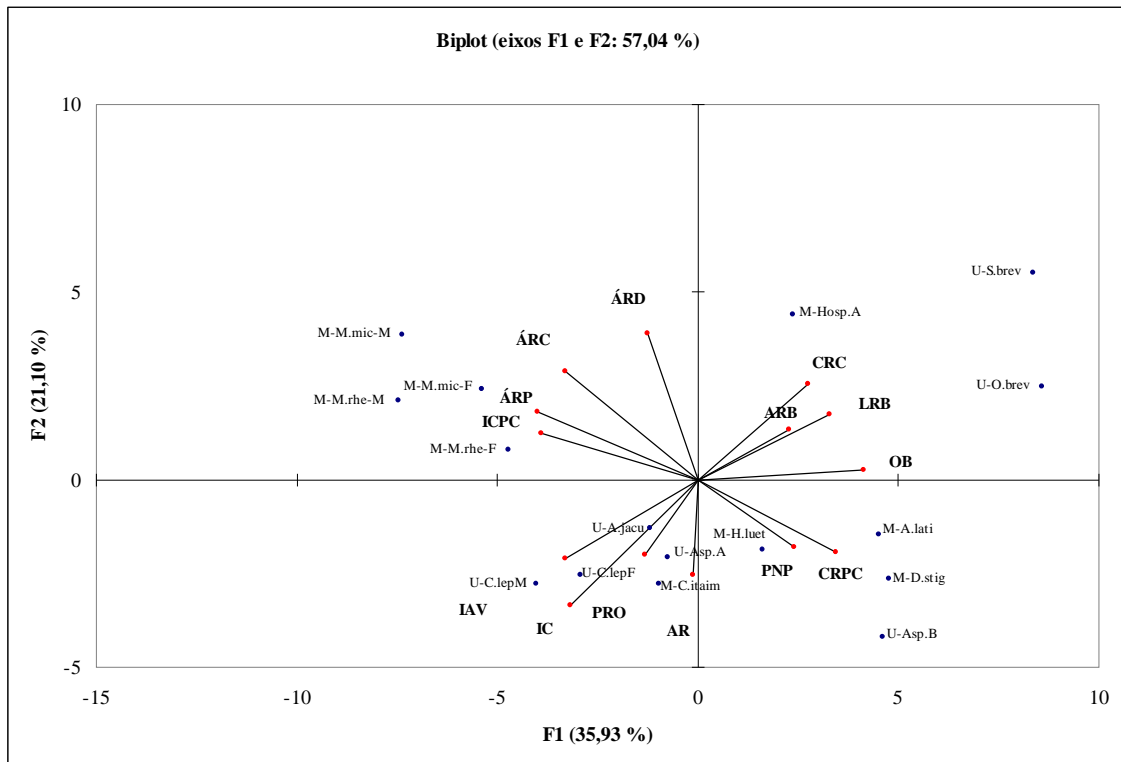


Fig. 15: Distribuição das espécies do grupo Characiformes do Alto Uruguai e Mampituba.