

ALGUNS MÉTODOS E ESTUDOS EM ECOMORFOLOGIA DE PEIXES DE RIACHOS.

PERES-NETO, P.R.

Resumo

A ecomorfologia é o ramo que procura as relações entre a morfologia (i.e., fenótipo) e aspectos ecológicos (i.e., variação no uso de recursos) entre indivíduos, populações, guildas e comunidades. Estudos nesta área procuram identificar como organismos são construídos e as conseqüências evolutivas do *design* desenvolvido. As principais abordagens são a funcional, a de performance e a de uso de recursos. Em qualquer nível de abordagem, a utilização de ferramentas históricas é importante no sentido de determinar o papel de novidades evolutivas na adaptação e na diversificação de grupos biológicos. No presente capítulo, são apresentadas técnicas para a detecção de processos de convergência ou divergência entre espécies e comunidades de peixes de riachos. Em adição, são apresentados estudos de caso que aplicam estas técnicas.

Abstract

Some methods and studies in stream fish ecomorphology

Ecomorphology is the branch that searches for the relations between morphology (i.e., phenotype) and ecological aspects (i.e., resource use) among individuals, populations, guilds and communities. Studies in this area attempt to identify how organisms are built and the evolutionary consequences of the evolved design. The main approaches are related to functional, performance and resource use characteristics. In any level, the use of historical tools is important in order to verify the role of evolutionary novelties to adaptation and to the diversification of biological groups. In this chapter, methods to detect convergence and divergence processes between species and communities are presented. In addition, some case studies on the use of these techniques are presented as well.

Introdução

O que vem a ser ecomorfologia?

Entre as questões mais antigas em biologia evolutiva, e entre as mais importantes, estão aquelas relacionadas à origem das adaptações dos organismos ao seu meio ambiente, que, em outras palavras, resume-se à seguinte questão: como uma espécie adquiriu seu repertório de caracteres comportamentais e ecológicos? De um modo geral, aceita-se que este repertório evolutivo representa a interação entre genótipo, fenótipo e meio ambiente, e que as adaptações locais determinam o modo de operação de um organismo (i.e., performance).

A ecologia morfológica, ou ecomorfologia, é o ramo da ecologia que procura as relações existentes entre a morfologia (i.e., fenótipo) e aspectos ecológicos (i.e., variação no uso de recursos) entre indivíduos, populações, guildas e comunidades. Estudos nesta área procuram identificar como organismos são construídos e as conseqüências evolutivas do *design* adquirido, sendo possíveis três tipos de abordagem (Reilly & Wainwright, 1994): (1) funcional, que procura os princípios físicos que atuam na funcionalidade de um determinado *design* morfológico; (2) performance ou uso potencial de recursos (i.e., nicho fundamental), que identifica a amplitude máxima de recursos (e.g., alimento, uso de habitat) que um *design* morfológico pode utilizar. Estudos deste tipo normalmente são realizados em laboratório, ou em testes de campo sob condições controladas; (3) uso de recursos (i.e., nicho realizado).

Estudos nos primeiros dois níveis podem gerar parte da informação necessária quanto a aspectos importantes para o *design* evolutivo de fenótipos; entretanto, a utilização de um *design* morfológico pode ser restrito por relações complexas com seu meio ambiente. Assim, o último nível procura medir a performance real ou o uso de recursos em condições naturais. Em qualquer nível, a aplicação de ferramentas de interpretação histórica pode ser importante no sentido de determinar o papel de novidades evolutivas na adaptação e na diversificação de grupos biológicos.

Os três níveis procuram, no fundo, a chave de ligação entre forma e aptidão; no entanto, a complexidade técnica envolvida em cada etapa restringe a maioria dos estudos a apenas uma delas. No presente capítulo, serão descritas algumas técnicas utilizadas em estudos que envolvem aspectos ecológicos e filogenéticos de peixes de riachos. Em adição, serão apresentados alguns exemplos de aplicações. Assim será reunido um conjunto de conhecimentos introdutórios necessário ao estudo de aspectos ecomorfológicos. Entretanto, serão apenas apresentadas técnicas e estudos comparativos para a detecção de processos de convergência ou divergência entre espécies e comunidades. Não serão mostrados procedimentos

gerais em todos os campos como anatomia funcional, determinação da importância evolutiva de caracteres morfológicos e processos ontogenéticos. Apesar de incompleto, o enfoque comparativo apresentado é utilizado por muitos estudos ecomorfológicos desenvolvidos na atualidade (e.g., Wikramanayke, 1990; Winemiller, 1991; Fugi & Hahn, 1991; Douglas & Matthews, 1992; Schluter, 1995; Wood & Bain, 1995; Winemiller *et al.*, 1995; Ambruster & Page, 1996). Neste cenário, espera-se gerar perspectivas aplicáveis ao estudo de peixes de riachos brasileiros.

Adaptação e ecomorfologia

O conceito mais importante para a compreensão da relação entre aspectos morfológicos e ecológicos é o conceito de adaptação. Uma adaptação é qualquer estrutura desenvolvida diretamente por seleção natural, em que se observa um aumento de aptidão devido à relação funcional existente entre a estrutura em questão e o ambiente no qual o organismo habita (Eldredge, 1989). Esta noção determina que adaptações podem ser detectadas relacionando-se as características de um organismo e variáveis ambientais.

Os diferentes tipos de estudos de processos de adaptação podem ser discriminados contrastando-se as características estudadas com a proximidade filogenética das espécies envolvidas (Brooks & McLennan, 1994). Estudos que procuram correlacionar aspectos semelhantes de espécies próximas ou aspectos distintos em espécies não relacionadas não apresentam interesse. Características adaptativas são aquelas em que ocorrem processos de convergências entre grupos distintos ou divergências dentro de um grupo. Deste modo, as adaptações surgem como uma novidade evolutiva para uma espécie ou um grupo de espécies, exigindo um conhecimento mínimo da relação filogenética entre os grupos estudados para verificar a legitimidade desta novidade.

Brooks & McLennan (1994) apontam alguns pressupostos que esta noção apresenta: (1) se duas ou mais espécies possuem características semelhantes, estas são conseqüências de pressões seletivas comuns; e que se estas espécies não habitam ambientes semelhantes, no passado o fizeram; (2) se duas ou mais espécies possuem características diferentes, estas surgiram como respostas adaptativas diferenciadas a pressões seletivas também diferenciadas; entretanto, se estas espécies vivem em ambientes semelhantes hoje, implica que ou estas espécies viveram em ambientes distintos no passado, ou as características ambientais foram mal determinadas no sentido de demonstrar as diferenças existentes.

Validação de características adaptativas

Nem toda novidade evolutiva, mesmo sob análise filogenética, pode ser considerada adaptativa. Inferências ecomorfológicas exigem relações consistentes entre a performance de um indivíduo, ou um grupo de indivíduos, e suas caracterís-

ticas morfológicas. Performance será definida aqui como a habilidade de um organismo em realizar um determinado processo comportamental ou ecológico (Wainwright, 1994). Segundo Ricklefs & Miles (1994), a validação de inferências ecomorfológicas vem sendo realizada de duas formas: (1) inferência direta, através da correlação entre aspectos ecológicos e morfológicos; (2) inferência indireta, através da detecção de processos de convergência de padrões ecomorfológicos em assembléias de espécies.

Inferência direta. Nesta abordagem são contrastadas características de performance com medidas morfológicas, ou muitas vezes fisiológicas, na tentativa de detectar padrões consistentes. Aqui serão denominados como padrões consistentes apenas dois casos: (1) aqueles em que espécies próximas filogeneticamente apresentam variações morfológicas que resultam em diferenças de performance (i.e., divergência); (2) aqueles em que espécies distintas filogeneticamente apresentam semelhanças morfológicas que são refletidas em similaridades de performance (i.e., convergência). Ecomorfologia pode ser entendida como a **correlação** entre morfologia e ecologia; sendo assim, espécies que apresentam características semelhantes devido a compartilharem um ancestral em comum, não representam pontos independentes para análises estatísticas (Clutton-Brock & Harvey, 1984; Felsenstein, 1985); a influência filogenética destas correlações deve ser removida. Serão discutidos alguns pontos neste sentido, mais à frente. Entretanto, como será visto, a maioria dos estudos não apresenta este procedimento.

Inferência indireta. Esta abordagem sugere que comunidades de diferentes regiões, mas vivendo em habitats semelhantes (e.g., savana tropical nas Américas do Norte, Central e do Sul), devem convergir em estrutura (Schluter & Ricklefs, 1993). De modo geral, estudos nesta área não realizam nenhum tipo de correlação entre morfologia e ecologia. Em adição, apresentam o aspecto conveniente de que comunidades muito distantes geograficamente devem ter histórias evolutivas (i.e., filogenéticas) diferentes. Assim, em muitos casos, dependendo do grau de parentesco entre as comunidades em questão, não existe necessidade de correções filogenéticas.

Medidas morfométricas

Vários estudos vêm demonstrando a importância da morfologia de peixes como característica de processos evolutivos (ver Peres-Neto, 1995a). Aspectos descritivos da morfologia externa de peixes podem ser encontrados em diversas referências já bastante reconhecidas como Lagler *et al.* (1977), Moyle & Cech (1981) e Strauss & Bond (1990). Deste modo, neste capítulo, não serão apresentados aspectos anatômicos de peixes.

A escolha de estruturas anatômicas para análises ecomorfológicas não deve ser decidida pela sua importância taxonômica, mas pelo reconhecimento dos aspectos funcionais inerentes a um conjunto de caracteres. Winemiller (1991), por exemplo, critica o uso de treliças morfométricas (Strauss & Bookstein, 1982) baseadas em pontos homólogos. Este autor advoga que o uso deste método dificulta muito a detecção de padrões morfométricos gerais que diferenciem ecologicamente as espécies em estudo.

Diversos caracteres possuem interpretações funcionais descritas na literatura. Entretanto, estas interpretações vêm sendo realizadas, na maioria dos casos, por suposições, e raros são os casos de comprovação experimental da relação entre morfologia e aspectos ecológicos como comportamento alimentar, uso de hábitat e hidrodinâmica (Gatz, 1979a; Strauss, 1987). Referências muito utilizadas na interpretação ecológica de características morfológicas em peixes são Nikolskii (1933) e Gatz (1979a). Algumas referências adicionais importantes incluem Wikramanayake (1990) e Casatti (1996).

Outro aspecto importante, fonte de muita discussão na literatura, são as transformações realizadas nos dados originais para a utilização de ferramentas estatísticas (ver Bookstein *et al.*, 1985). A principal delas é a utilização de proporções morfométricas baseadas em medidas como, por exemplo, o comprimento do corpo ou da cabeça. Apesar destas proporções apresentarem interpretações bastante lógicas (Tabela 1), diversos autores vêm demonstrando que os problemas estatísticos inerentes são muito graves (Atchley & Anderson, 1978; Daly, 1985; Jackson & Somers, 1991; Peres-Neto, 1995b; Jackson, no prelo).

O principal problema quanto ao uso de proporções em análises morfométricas são as correlações espúrias. Qualquer par de variáveis independentes, tornam-se correlacionadas quando divididas por uma terceira variável também não correlacionada. A correlação resultante é denominada de correlação espúria (Jackson & Somers, 1991). Como as análises morfométricas utilizadas exigem correlação linear entre as variáveis em estudo, este problema torna-se extremamente grave.

Variáveis morfométricas possuem em geral correlação log-linear entre si, causada por efeitos alométricos durante o crescimento (Peres-Neto, 1995b). Entretanto, apesar da transformação logarítmica diminuir o problema, a correlação entre por exemplo $\log(Y/X)$ e $\log(X)$ difere de 0 mesmo quando as variáveis X e Y são independentes (Jackson *et al.*, 1990; Jackson & Somers, 1991). Assim, o problema das correlações espúrias entre proporções ainda continua sem solução (mas ver Jackson, 1996). Apesar da quantidade enorme de críticas existentes, alguns autores ainda preferem a utilização de proporções por razões que veremos posteriormente.

Tabela 1. Algumas interpretações ecológicas de proporções morfométricas em peixes.

proporção	interpretação	referência
altura relativa do corpo	relacionada diretamente à capacidade de realizar giros verticais; e inversamente com a velocidade da água.	Gatz (1979a)
altura relativa da boca	relacionada diretamente ao tamanho do alimento	Casatti (1996)
altura da caudal em relação à área	relacionada diretamente à capacidade natatória	Gatz (1979a)

Métodos estatísticos para análises ecomorfológicas

Comparando formas - análises morfométricas multivariadas

Qualquer organismo é essencialmente multidimensional (Bookstein, 1982). Na maioria dos casos, no mínimo três vetores são necessários para descrever razoavelmente sua forma (e.g., largura, altura e comprimento). Além do mais, a forma de um indivíduo é o resultado de diversas respostas alométricas durante o desenvolvimento. Neste sentido, estudos morfométricos devem ser desenvolvidos através de ferramentas multivariadas.

Na maioria das técnicas multivariadas, a geometria de um organismo não é descrita diretamente. As análises multivariadas geram um espaço simplificado, onde apenas as variáveis importantes para a discriminação das formas estudadas são consideradas. Através deste espaço podem ser determinadas as diferenças relativas entre formas, que posteriormente podem ser contrastadas com aspectos ecológicos.

Dentre as técnicas multivariadas mais aplicadas à ecologia e morfologia, estão as análises de componentes principais e análise das funções discriminantes (James & McCulloch, 1990), e suas variações. Para maiores detalhes acerca dos procedimentos de cálculos envolvidos em cada uma delas, bem como o papel de alguns parâmetros na interpretação dos resultados, ver Peres-Neto (1995b).

Ambas as técnicas possuem uma característica em comum: reduzir um espaço multivariado (várias medidas morfométricas) a poucas dimensões, ou fatores, que explicam (resumem) a maior parte da variância dos dados originais. Para maior compreensão deste argumento vamos a um exemplo fictício: imagine quatro variáveis morfométricas v_1 , v_2 , v_3 e v_4 , e que estas apresentem dois conjuntos de variáveis muito correlacionados dentre si, mas independentes um do outro (digamos: v_1 e v_2/v_3 e v_4). Quantos fatores são necessários para descrever as 4 variáveis? Dois. Um para v_1 e v_2 e outro para v_3 e v_4 .

O primeiro fator é gerado de tal forma que capture tanta variância quanto possível. O segundo fator é ortogonal ao primeiro (i.e., independente) e deve capturar tanta variância restante quanto possível, e assim sucessivamente. Observe que se todas as variáveis forem muito correlacionadas entre si, basta apenas analisar os primeiros fatores; enquanto que se todas as variáveis forem pouco correlacionadas entre si, mais dimensões serão necessárias. No caso extremo de completa independência (i.e., nenhuma correlação), não é pertinente utilizar uma análise multivariada, pois não há variação em comum a ser descrita.

Cada novo fator deve vir acompanhado de basicamente três informações: percentual de explicação do fator (autovalor), importância de cada variável no fator (autovetor) e a posição de cada observação no fator (escore fatorial). Os escores fatoriais podem ser projetados em gráficos, onde a diferença euclidiana entre dois escores em qualquer fator representa a diferença morfométrica entre as duas observações em questão (Figura 1). Deste modo, a partir de qualquer análise multivariada, pode-se comparar as diferentes formas em estudo através dos escores fatoriais.

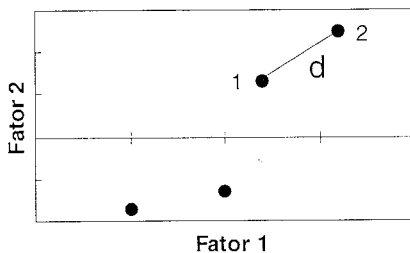


Figura 1. Representação gráfica de escores fatoriais em duas dimensões. A distância d representa a distância euclidiana entre os escores fatoriais das observações 1 e 2, para o espaço morfométrico formado pelos dois primeiros fatores.

Análise de componentes principais (ACP). De modo geral, variáveis morfométricas possuem alta correlação entre si, dado as alterações devidas ao crescimento. Assim, o primeiro fator, ou primeiro componente (CP-1), concentra a maior parte da variação dos dados originais. Visto que a maior parte da variação entre indivíduos de espécies diferentes é usualmente o tamanho, o CP-1 é invariavelmente interpretado como uma variável que representa esta característica morfométrica das espécies em estudo. O CP-2 e os demais componentes, por serem independentes (i.e., ortogonais) do primeiro (tamanho) são considerados normalmente como di-

mensões que representam a forma das espécies em questão. Sob esta ótica, diferenças entre escores fatoriais no CP-1 representariam diferenças de tamanho, enquanto que diferenças nos demais fatores apresentariam variações de forma. Entretanto, vários autores têm considerado que esta interpretação é muito subjetiva (Bookstein *et al.*, 1985).

Análises multivariadas independentes do tamanho. Em análises multivariadas como a ACP, nem sempre a separação entre formas é completa por ocorrer dentro de cada grupo (espécie, população, etc), uma dependência entre tamanho e forma. Este fenômeno é decorrente do fato de que os componentes de forma (CP-2 em diante) apresentam informações residuais de tamanho. Para eliminar esta influência residual foram criadas técnicas como a análise de distorção (*shear analysis*) (Humphries *et al.*, 1981; Reis *et al.*, 1987) e a análise discriminante independente do tamanho (Reis *et al.*, 1990). Aqui serão apresentadas apenas as características gerais de cada técnica.

A análise de distorção é baseada em um ACP padrão, onde são removidos dos componentes de forma os efeitos da distorção residual de tamanho. O método realiza uma rotação dos componentes de forma (CP-2 em diante) em função do tamanho, com o objetivo de eliminar seus efeitos. Esta rotação é feita para cada componente separadamente, através de regressões dos eixos de forma em função do tamanho (CP-1) (Reis, 1988).

A análise de funções discriminantes ou simplesmente análise discriminante (ADIS) diferencia-se de uma ACP basicamente pela hipótese da existência de grupos naturais (*e.g.*, espécies, populações, etc) que são estabelecidos *a priori* (Klecka, 1980; Valentin, 1995). A partir da definição dos grupos, a ADIS procura gerar novos eixos (ou funções) que maximizem a variância existente entre os grupos e minimizem a variância dentro dos grupos; enquanto que na ACP procura-se maximizar a variância entre todas as observações, independente do grupo ao qual pertença.

A análise discriminante independente do tamanho é o nome dado à ADIS realizada em um conjunto de dados morfométricos do qual é retirada grande parte da influência do tamanho, analisando apenas as diferenças entre formas. Este procedimento é bastante útil no sentido de controlar a variação de formas devido ao tamanho dentro dos grupos estabelecidos, corrigindo, por exemplo, os possíveis erros associados à inclusão de indivíduos de diferentes classes de idades ou de sexos diferentes em um mesmo grupo (Reis *et al.*, 1990). Erros deste tipo, podem originar variações dentro dos grupos que mascarem as diferenças entre os grupos.

Tamanho versus forma em estudos ecomorfológicos

Análises independentes do tamanho permitem que sejam utilizadas informações restritas a diferença entre formas, sem influência residual do tamanho nes-

te componente. Entretanto, uma questão ainda resta: análises ecomorfológicas devem comparar diferenças tanto de tamanho e forma, ou apenas diferenças entre formas? Esta questão surge mais como um problema de abordagem evolutiva do que metodológico, visto que estes dois componentes podem ser tratados separadamente.

A importância do tamanho como um fator importante nas relações ecológicas e evolutivas entre espécies de peixes vêm sendo reconhecida (Douglas, 1987). Ainda assim, grande parte dos estudos ecomorfológicos que envolvem comparações entre diversas espécies utilizam apenas os componentes relacionados à forma. Entre as explicações utilizadas estão: a facilidade com que dados de forma podem ser interpretados funcionalmente (Gatz, 1979a; Winemiller, 1991); que os problemas amostrais relacionados à coleta dos diferentes tamanhos de uma espécie é tão grande, que em muitos casos é melhor não utilizar esta informação; que a plasticidade fenotípica relacionada ao tamanho é bem maior do que a relacionada à forma. Apesar de não ser uma questão esclarecida, deve-se ter cuidado na interpretação dos resultados, especialmente para os estudos que misturam tanto componentes de forma como de tamanho para a comparação de espécies.

Aplicação de uma ACP na comparação de formas de peixes

Será utilizada aqui uma ACP padrão para comparar três espécies de peixes com formas distintas, pertencentes às famílias: Loricariidae (*Rineloricaria nigricauda*) e Characidae (*Characidium interruptus* e *Hyphessobrycon bifasciatus*). O objetivo deste exemplo é explorar alguns conceitos básicos para a interpretação morfométrica de uma análise multivariada.

Em três indivíduos de cada uma das espécies foram realizadas as seguintes medidas: comprimento padrão (cp), altura do corpo (ac), altura da cabeça (acb), largura do corpo (lc) e largura da cabeça (lcb). Foi realizada uma análise de componentes principais através de uma matriz de correlações. A Tabela 2 apresenta os autovalores e coeficientes das variáveis para os três primeiros componentes. Os dois primeiros componentes apresentam um alto percentual de explicação para os dados morfométricos, caracterizando 99,6% de toda variação original dos dados. O primeiro componente pode ser interpretado como um componente de tamanho, visto que todas as variáveis são correlacionadas positivamente com este eixo. A variável mais importante para a diferenciação de forma foi a altura do corpo. A Figura 2 apresenta a distribuição dos escores fatoriais nesses componentes. Observe que *Rineloricaria nigricauda*, por ser maior (CP-1) e ter um corpo achatado dorso-ventralmente (CP-2) diferencia-se muito das 2 outras espécies, que possuem um corpo achatado latero-lateralmente.

Tabela 2. Autovalores, percentual de explicação e coeficientes nos três componentes principais morfométricos para as espécies *Characidium interruptus*, *Hyphessobrycon bifasciatus* e *Rineloricaria nigricauda*.

	CP-1	CP-2	CP-3
Autovalor	4.39	0.58	0.02
Percentual de variância	87.9	11.7	0.4
comprimento padrão	0.97	0.24	0.01
altura do corpo	0.82	-0.56	-0.08
altura da cabeça	0.95	-0.28	0.11
largura do corpo	0.96	0.26	-0.03
largura da cabeça	0.96	0.26	-0.07

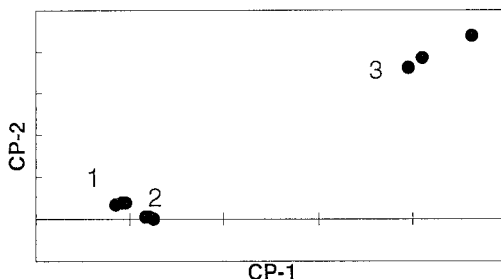


Figura 2. Representação gráfica dos escores fatoriais de (1) *Characidium interruptus*, (2) *Hyphessobrycon bifasciatus* e (3) *Rineloricaria nigricauda* nos 2 primeiros componentes principais morfométricos.

Determinando a relação entre forma e fatores ambientais

As aplicações correntes na área de ecomorfologia procuram estabelecer, como visto anteriormente, correlações entre caracteres morfológicos e aspectos ecológicos dos organismos em questão. Estas correlações são estabelecidas na tentativa de avaliar a utilização de caracteres morfológicos como descritores ecológicos, no sentido de avaliar os processos evolutivos que deram origem à relação forma-função. Dentre os métodos mais utilizados para estabelecer a significância destas correlações em estudos de assembléia de peixes estão o teste de Mantel e a análise das correlações canônicas. Em diversos casos, onde um conjunto pequeno de espécies é estudado, comparações diretas são utilizadas.

Teste de Mantel. O teste de Mantel (Manly, 1991) estabelece a significância estatística da correlação bivariada de Pearson, sendo desenvolvido originalmente para

comparação entre matrizes de distância (ou similaridade) que naturalmente possuem dependência entre as observações (i.e., as distâncias ab e ac não são independentes da distância bc ; Gower, 1971 *cit. in* Jackson & Somers, 1989). Como as tabelas padronizadas para a avaliação da hipótese nula do índice de correlação de Pearson são construídas assumindo-se além de distribuição normal, a independência entre observações, estas não podem ser utilizadas. Este teste se baseia na aleatorização das observações originais dentro de cada variável, destruindo a estrutura de covariância original. A geração de correlações com covariâncias geradas ao acaso permite a construção de uma distribuição de probabilidade sob hipótese nula para verificar o quanto o valor original difere do esperado ao acaso. O número de valores gerados sob hipótese nula varia de estudo para estudo, geralmente sendo gerados entre 1000 a 10000 permutações (Jackson & Somers, 1989). Para calcular a probabilidade de rejeição da hipótese nula, basta calcular a proporção de valores iguais ou maiores do que a correlação observada para os dados originais.

O teste de Mantel em estudos ecomorfológicos é realizado quando pretende-se comparar matrizes de distância (ou similaridade) de aspectos morfológicos ou ecológicos no sentido de verificar sua congruência, ou seja: espécies morfológicamente próximas possuem ecologias também semelhantes?

Douglas & Matthews (1992) mediram 12 variáveis relacionadas ao micro-habitat, 34 variáveis morfológicas que caracterizaram a dieta de 17 espécies de peixes de um rio norte-americano. Para a caracterização morfológica, foram utilizados os escores fatorais dos eixos distorcidos 2-4 de uma análise de componentes principais. Os dados tróficos e os dados de micro-habitat foram transformados em percentagem de ocorrência para cada espécie. Foram construídas então matrizes de distância morfológica, de distância trófica e de distância quanto ao uso do micro-habitat, utilizando-se a distância taxonômica de Sneath & Sokal (1973). Através do teste de Mantel, os autores testaram a correlação duas-a-duas entre as três matrizes, procurando determinar os aspectos ecológicos ligados a forma.

Análise das correlações canônicas. Esta análise examina a relação multivariada entre dois conjuntos de dados. Da mesma maneira que em uma ACP, a análise das correlações canônicas (ACC) determina novas variáveis (variáveis canônicas), geradas por combinações lineares, que maximizam a correlação entre os dois conjuntos de dados envolvidos. Mais uma vez, cada variável canônica é independente uma da outra. Descrições mais detalhadas desta análise, bem como a interpretação dos parâmetros associados, podem ser encontradas em Everitt & Dunn (1992).

Wikramanayake (1990) realiza uma ACC para correlacionar dados morfológicos e dados ecológicos caracterizados por dieta e uso de micro-habitat de peixes de riachos no Sri Lanka. Antes de realizar a ACC este autor procura as principais fontes de variação entre as espécies realizando uma ACP nas 3 matrizes de dados separadamente. Para cada fator com autovalores maiores do que 1, ele

calcula o centróide por espécie (i.e., média dos escores fatoriais por espécie). Estes centróides então são utilizados em uma ACC. A realização de uma análise fatorial *a priori* garante uma melhor interpretação dos dados, visto que são selecionadas previamente as variáveis que apresentam as maiores diferenças entre as espécies.

Comparações diretas. Diversos estudos, principalmente aqueles que não envolvem um grande número de espécies, muitas vezes não utilizam correlações como um meio de adquirir informações acerca da relação forma-função. Marrero & Winemiller (1993) investigam aspectos de convergência no modo de alimentação por sucção entre dois gêneros das linhagens distantes de Gymnotiformes e Mormyriiformes. Nos dois casos existe uma convergência morfológica quanto ao rosto em forma de tubo. Através da simples comparação entre a alimentação dos dois gêneros foi possível perceber que esta convergência é refletida no uso do alimento, que é restrito praticamente a estágios imaturos de insetos aquáticos.

Schluter (1995) encontra um padrão de divergência morfológica consistente com o uso do hábitat em duas espécies recentemente separadas de *Gasterosteus* no Canadá. Este processo parece estar associado a uma radiação adaptativa quanto ao uso de recursos alimentares. Através de experimentos de transplante, é demonstrado que as espécies bentônicas e limnéticas crescem duas vezes mais em seus habitats naturais do que quando invertidos seus habitats. Em adição, os rastros branquiais apresentam diferenças consistentes com o tipo de alimentação (limnético vs. bentônico). Estes contrastes são realizados através de simples análises de variância.

A aplicação de uma determinada técnica em detrimento de outra parece ser um problema muito mais relacionado ao tipo de contraste sendo realizado, do que alguma restrição inerente ao teste em questão. Na maioria dos casos, para aqueles que possuem pouca experiência em tratamento de dados, é aconselhável procurar na literatura estudos correlatos e críticas quanto aos mesmos.

Removendo a influência da filogenia em análises ecomorfológicas

Assim como fenômenos de convergência e divergência são interessantes no sentido de demonstrar a relação entre forma e função, estudos que comprovam a existência de estase evolutiva são de pouca relevância. Correlações significativas entre morfologia e ecologia podem ocorrer simplesmente pela forte influência filogenética, onde espécies do mesmo grupo possuem características ecológicas semelhantes. Este tipo de correlação não tem validade no sentido de detectar a importância adaptativa de uma determinada característica. Simplesmente demonstra que espécies filogeneticamente próximas apresentam morfologias próximas, e por sua vez aspectos ecológicos semelhantes. Desta forma, não existe comprovação de que o padrão observado tenha sido gerado por novidades evolutivas, muito menos por adaptações.

O método comparativo (Harvey & Pagel, 1991; Brooks & McLennan, 1991) surge como um conjunto de procedimentos estatísticos no sentido de avaliar e testar a importância adaptativa de características fenotípicas. Segundo Gittleman & Kot (1990), se a característica em questão é analisada entre grupos derivados independentemente, as hipóteses adaptativas são confiáveis. Por outro lado, hipóteses geradas através da análise de grupos autocorrelacionados filogeneticamente podem ser completamente falsas (Gittleman & Kot, 1990), gerando erros do tipo I (rejeitar a hipótese nula de ausência de correlação, quando a mesma é verdadeira), ou erros do tipo 2 (não rejeitar a hipótese nula, quando a mesma é falsa) (Felsenstein, 1985).

No sentido de eliminar estes erros, os métodos comparativos procuram diminuir o efeito da filogenia nos caracteres estudados, tornando confiáveis as hipóteses adaptativas geradas. Apesar de ser uma ferramenta bastante útil, não mais do que 7 métodos comparativos tanto para análise de dados quantitativos quanto qualitativos foram gerados (Gittleman & Luh, 1992). Não é escopo deste capítulo apresentar os métodos existentes, muito menos as hipóteses implícitas em cada um dos mesmos. A utilização destes métodos requer conhecimentos extremamente refinados de evolução e estatística. Nos dias de hoje, a literatura acerca destes métodos comparativos, bem como as críticas inerentes, é razoavelmente vasta (e.g., Pagel & Harvey, 1988; Martins & Garland, 1991; Gittleman & Luh, 1992; Gittleman & Kot, 1990; Feltestein, 1985; Harvey *et al.*, 1995; Westoby *et al.*, 1995). Entretanto, poucos estudos, principalmente em ecomorfologia de peixes, têm considerado a filogenia como um aspecto importante para a análise dos resultados (mas ver Westneat, 1995; Norton *et al.*, 1995). A principal dificuldade na aplicação destas técnicas é a inexistência de hipóteses filogenéticas para a maioria dos grupos taxonômicos de peixes, especialmente nos países Neotropicais.

Tipos de estudos ecomorfológicos desenvolvidos em peixes de riachos

Recentemente, foi editado um número especial do jornal *Environmental Biology of Fishes* acerca de ecomorfologia de peixes ósseos (Motta, Norton & Luczkovich, 1995). Especial atenção deve ser dada ao gradiente de assuntos, que aborda desde aspectos fisiológicos, variabilidade ecomorfológica intra e interespecífica, até aspectos de convergência entre comunidades. Em adição, apresenta estudos de biologia comparada, no sentido de demonstrar a importância adaptativa de caracteres morfológicos, e dos processos evolutivos na interação entre fenótipo e habitat.

Aqui serão descritos, em detalhe, alguns tipos de protocolos de análises que vêm sendo utilizados para o estudo da relação entre morfologia e aspectos

ecológicos como uso de hábitat, aspectos alimentares e partição de recursos. A riqueza de detalhes é dada no sentido de gerar a percepção de que cada estudo é tratado de maneira diferenciada, e que são possíveis diferentes abordagens para o mesmo problema. Além do mais, são destacados os poucos estudos existentes em alguns ramos da ecomorfologia de peixes.

Muitos estudos assumem que características morfológicas são importantes no sentido de caracterizar aspectos ecológicos, não estabelecendo correlações ecomorfológicas. Assim serão também descritos estudos que utilizam este tipo de pressuposto, especialmente na área de partição de recursos.

Estudos de inferência direta

Uso de micro-hábitat. Diversos estudos vêm demonstrando a importância do hábitat como fator organizador de comunidades de peixes (ver Ross, 1986). Entretanto, poucos estudos vêm sendo desenvolvidos no sentido de demonstrar a relação existente entre morfologia e uso de micro-hábitat, devido ao fato de que pesquisadores na área de ecomorfologia têm dificuldade de obter dados quanto ao uso de micro-hábitat (Wood & Bain, 1995). Estudos nesta linha, de um modo geral, procuram testar a hipótese nula de que espécies morfológicamente similares devem ocupar micro-hábitats igualmente semelhantes.

Dentre os poucos trabalhos desenvolvidos nesta linha, destaca-se o de Moyle & Senanayke (1984) acerca de partição de recursos em riachos tropicais no Sri Lanka. Estes autores avaliaram as seguintes variáveis de micro-hábitat: profundidade da coluna d'água, distância do peixe em relação ao fundo, velocidade da água no peixe, velocidade média da coluna e composição do substrato. A partir destas variáveis foi calculada a sobreposição de nicho (i.e., similaridade) entre cada par de espécies para cada variável, através da fórmula de Schöener (1970). Foram utilizadas diversas variáveis morfométricas, escolhidas por representarem aspectos tróficos e de uso de hábitat. A sobreposição morfológica foi medida através do índice de Gatz (1979b) para cada par de espécies. Este índice reflete o percentual de caracteres em que há sobreposição de amplitudes. No final, estes autores calculam a correlação de Pearson entre os índices de sobreposição de micro-hábitat e de morfologia. Em geral, foram encontradas correlações não significativas. Os autores discutem que este resultado é devido ao fato de que, na maioria dos casos, existe grande segregação de micro-hábitat, diminuindo a competição, e permitindo assim, uma maior sobreposição morfológica. Mesmo quando ocorre sobreposição de micro-hábitat, estas espécies não coexistem no mesmo hábitat.

Um estudo recente, realizado por Wood & Bain (1995), procura relacionar tanto diferenças interespecíficas como variações intraespecíficas no uso de micro-hábitat com a morfologia dos indivíduos. Os autores testam a hipótese de que variações quanto ao uso de micro-hábitat, associados à morfologia, podem ocorrer

entre diferentes populações de acordo com o trecho do rio estudado. Foram realizadas coletas em 9 pontos em 6 rios diferentes de uma mesma bacia (Alabama River, EUA). Para cada indivíduo, ou grupo de indivíduos (*e.g.*, cardume), foram observadas a profundidade e velocidade da água, tipo de substrato e cobertura. Para cada ponto foi calculada a média e o desvio padrão de cada variável de micro-habitat. Para cada indivíduo foi subtraída esta média e dividida pelo desvio padrão. Este procedimento gerou novos valores (*i.e.*, padronizados) de uso de micro-habitat para cada indivíduo, permitindo a comparação entre micro-habitats na mesma escala (*i.e.*, média=0; desvio padrão=1), independente do ponto amostrado. Para a realização das análises morfométricas, em cada ponto foram selecionados 30 indivíduos (na maioria dos casos) de cada espécie que, por sua vez, foram submetidos a uma análise de trelça (Strauss & Bookstein, 1982).

Inicialmente, foi realizada uma análise de covariância multivariada utilizando o comprimento padrão como covariável, para ajustar todas as espécies a um tamanho comum, comparando apenas variações relacionadas à forma. Foi encontrada uma grande variação na forma entre as três famílias estudadas, e por isso cada uma delas foi analisada separadamente. Em adição, foi observada grande variação entre populações. A separação de famílias vai de acordo com a sugestão de Douglas & Matthews (1992), que discutem que a análise concomitante de diferentes grupos (famílias) podem mascarar, ou até mesmo invalidar, análises de estrutura de comunidades, por utilizarem diferentes histórias filogenéticas. Para cada família, foi realizada uma análise de componentes principais para as variáveis de habitat e uma análise de distorção para as variáveis morfométricas. Foi então aplicada uma análise de regressão para cada família, no sentido de determinar a relação entre morfologia e uso de habitat. Apesar da variação entre populações, este fenômeno parece não sobrepor a variação entre espécies e sua associação com o micro-habitat. Em cada regressão foi utilizada a média dos escores fatoriais do CP-1 de micro-habitat e do primeiro componente distorcido morfométrico. Foi encontrada grande associação entre morfologia e uso de micro-habitat, sugerindo que a variação morfológica e a composição de comunidades correspondem a disponibilidade de habitats, e não a processos de interações interespecíficas.

Dieta. Várias relações entre morfologia e alimentação vêm sendo reportadas. A seleção de uma presa, por exemplo, é influenciada pela relação entre o tamanho da presa e o tamanho da boca (Werner, 1974). Hábitos alimentares bentônicos são associados a bocas subterminais ou ventrais (Gatz, 1979a) e o tamanho dos olhos, por sua vez, reflete a posição de alimentação na coluna d'água (Wikramanayake, 1990). Da mesma forma que no uso de micro-habitat, os estudos ecomorfológicos na área de alimentação procuram identificar as características morfológicas (internas ou externas) associadas ao tipo de dieta das espécies em questão.

Recentemente, Winemiller *et al.* (1995) investigaram a relação entre a diversidade ecomorfológica e a dieta, bem como processos de convergência, em ciclídeos

da América do Sul, América Central e África. A família Cichlidae apresenta alta diversificação e especialização no modo de alimentação, tornando importante as questões associadas à segregação e partição de recursos em habitats naturais. Foram mensuradas 29 características morfológicas relacionadas a alimentação, natação e uso do habitat, transformadas em proporções (i.e., independentes do tamanho). A dieta de cada espécie foi caracterizada por 19 categorias gerais quanto à proporção volumétrica de cada uma. Para avaliar as distâncias filogenéticas, foi utilizado o número de nós que separa cada espécie (e.g., gênero = 1; próximo nó = 2; e assim sucessivamente).

A análise de componentes principais na morfologia demonstrou alta semelhança morfométrica (i.e., alta sobreposição na dispersão dos escores). Entretanto, a fauna africana apresenta menor diversidade com uma grande proporção de espécies piscívoras fusiformes. Quanto à dieta, encontra-se o mesmo padrão de sobreposição de escores fatoriais mas, no entanto, a dieta da fauna africana apresenta a mesma diversidade que as demais. Quanto a relações ecomorfológicas, entre outras abordagens, foi utilizada uma análise de regressão entre matrizes de distâncias euclidianas de forma e dieta. Apesar de uma regressão significativa, a correlação é muito pequena. Os autores discutem que dois fatores podem agir de forma a reduzir esta correlação: restrições morfométricas nas alterações morfológicas, e diferenças regionais na disponibilidade de recursos. Divergências ou convergências adaptativas, quando presentes, aumentam a correlação entre aspectos ecomorfológicos. Em adição, foram projetadas as distâncias morfológicas em função da distância filogenética. Distância filogenética e proximidade morfológica altas indicam processos de convergência; enquanto que grandes diferenças morfométricas, associadas a proximidade filogenética, indicam processos de divergência. Foi possível identificar vários processos de convergência e divergência. O processo mais evidente foi a alta divergência ecomorfológica, indicando alta taxa de diversificação de nicho dos ciclideos da América Central, quando comparadas com as demais faunas.

Estudos de inferência indireta - convergência de comunidades

A detecção de convergência entre comunidades com histórias evolutivas (filogenéticas) completamente diferenciadas, pode ser um sinal de que processos adaptativos (bióticos ou abióticos) foram importantes na determinação da estrutura atual. Conceitos como os de limite de similaridade de MacArthur & Levins (1967) e o de saturação de espécies (ver Terborgh & Faaborg, 1980) determinam, por extensão, que, se recursos similares (e.g., habitats) estão presentes em duas localidades geograficamente isoladas, dois conjuntos análogos (i.e., convergentes) de espécies, independente de suas origens, devem ser selecionados para compor as comunidades destas localidades. Assim, padrões de convergência de espécies e comunidades sugerem que processos adaptativos foram importantes na geração das mesmas.

Um dos únicos trabalhos, juntamente com o de Winemiller (1991), desenvolvido acerca de convergência de comunidades de peixes foi o de Mahon (1984), que procurou estudar a convergência de taxocenoses temperadas de um riacho do Canadá e um da Polônia. Este autor procurou coletar espécies ao longo de perfis longitudinais dos riachos, no sentido de caracterizar comunidades de trechos superiores e inferiores. As espécies mais comuns foram mensuradas utilizando-se 12 variáveis morfométricas, que foram submetidas a uma ACP. Os dois primeiros componentes principais identificaram diferenças entre as regiões estudadas, sendo identificadas como fonte de processos de divergência, ao contrário do que se esperava. Na verdade, as diferenças encontradas parecem refletir muito mais o uso do hábitat ao longo do gradiente longitudinal dos riachos. Entretanto, apesar do autor não ter considerado esta alternativa, o padrão observado poderia ter sido considerado como prova de convergência, visto que os habitats alteram-se ao longo dos riachos de maneira previsível, da mesma maneira que as características ecomorfológicas, independente da região estudada. Outra crítica é o fato de que o autor, além de utilizar proporções, inclui na análise multivariada a variável que foi utilizada como denominador para várias proporções.

Um dos problemas relacionados ao estudo de processos de convergência entre comunidades é a ausência de réplicas dentro da mesma região. Por exemplo, não é de se esperar que apenas um riacho amostrado possa representar as características ecomorfológicas (i.e., evolutivas) de toda uma região. Schluter (1986) apresenta um método indireto baseado na amostragem de comunidades em um mesmo tipo de hábitat (e.g., trechos encachoeirados) em diferentes regiões. Para cada hábitat em cada região são amostradas várias comunidades no sentido de gerar réplicas para utilizar um modelo de análise de variância para testar a hipótese nula de que não há diferenças; isto é, as comunidades são convergentes. Schluter considera este método indireto, pois dificilmente pode-se garantir que as comunidades estudadas são evolutivamente independentes.

Estudos de estrutura e organização de comunidades

Partição de recursos e nicho ecológico. Importantes contribuições ao estudo de peixes vêm demonstrando a correlação entre a morfologia e aspectos de partição de recursos (Gatz, 1979a; Wikramanayake, 1990; Winemiller, 1991; Douglas & Matthews, 1992; Schluter, 1993). Sob condições de competição interespecífica, os peixes tendem a se especializar de acordo com suas adaptações morfológicas (Gatz, 1979b), onde estruturas tróficas correlacionam-se com a dieta e a forma do corpo com o uso de micro-hábitat (Douglas & Matthews, 1992). Aqui serão apresentados estudos que procuram relacionar a ecomorfologia com aspectos de organização de comunidades de peixes.

Qualquer comunidade é composta por uma parcela menor do que a das espécies potencialmente colonizadoras (Elton, 1933). Uma das hipóteses utilizadas

para explicar este padrão, é a competição interespecífica (Ricklefs & Travis, 1980; Schluter & Grant, 1984), que ao longo do tempo evolutivo pode resultar em fenômenos como o deslocamento de caracteres ou a exclusão competitiva (Arthur, 1987). Assim, as comunidades estruturadas por interações competitivas devem apresentar algum limite de similaridade no uso de recursos que possa garantir a coexistência das espécies. A teoria do limite à similaridade sugere que comunidades podem limitar o número de espécies que podem se estabelecer. Este limite é determinado por competição interespecífica, dando origem ao conceito de "empacotamento de espécies" (May & MacArthur, 1972) e ao de "regras de associação" (Diamond, 1975).

Um dos aspectos explorados através de análises ecomorfológicas, no sentido de verificar a importância de processos estruturadores como a competição, é a relação existente entre o empacotamento de espécies (i.e., partição de recursos) e a diversidade em comunidades. A adição de novas espécies a uma comunidade (ao menos nas estruturadas por competição) pode se dar através de dois processos (Ricklefs & Miles, 1994): aumento do volume de nicho (forma) ocupado pela comunidade, mantendo constante a distância média entre as espécies (empacotamento); ou manutenção do volume de nicho ocupado, com a diminuição da distância entre as espécies.

Algumas medidas têm sido sugeridas para caracterizar aspectos da organização de comunidades utilizando atributos ecomorfológicos. Uma das mais utilizadas é a distância média em relação ao vizinho mais próximo (DMVMP). O vizinho mais próximo de uma espécie é aquela que apresenta maior semelhança morfométrica com a mesma. A média de todos os vizinhos morfométricos mais próximos, é uma medida do grau de empacotamento das espécies de uma comunidade. Imagine duas comunidades em habitats semelhantes, mas com número de espécies diferentes. Sob competição e níveis de saturação de espécies, é de se esperar que a mais diversa apresente uma DMVMP menor, visto que o empacotamento deve ser maior. Outra medida importante é o desvio-padrão de DMVMP, que é uma medida da equitabilidade do empacotamento de espécies no espaço morfométrico. Retornando ao exemplo anterior, a comunidade mais diversa deve apresentar um menor desvio, visto que a ocupação dos nichos é mais regular, não havendo mais nichos vagos. Winemiller (1991) sugere, também, a utilização do somatório da distância de cada espécie em relação ao centróide (média multivariada) morfométrico, como uma medida do hipervolume ocupado por cada comunidade.

De uma maneira geral, os trabalhos nesta linha procuram utilizar a distância euclidiana, baseada em escores fatoriais, como medida de semelhança. Assim, a vizinha mais próxima de qualquer espécie é aquela que apresenta a menor distância euclidiana com a mesma. O desvio-padrão é calculado a partir do somatório das diferenças de cada vizinho mais próximo em relação à média das distâncias euclidianas (i.e., vizinhos mais próximos). Note que, dada uma comunidade de 10 espécies,

temos 45 pares possíveis de espécies, mas apenas 10 pares serão utilizados para os cálculos; isto é, apenas as distâncias entre os vizinhos mais próximos. Observe ainda que uma mesma espécie pode ser a vizinha mais próxima de outras duas, ou mais. Os escores fatoriais são extraídos de análises multivariadas com todas as espécies de todas as comunidades em conjunto, para que seja possível a comparação entre espécies em um espaço morfométrico comum.

Três trabalhos se destacam na utilização desses descritores morfométricos para acessar padrões na organização de comunidades de peixes de riachos. Gatz (1979b) estudou comunidades de peixes em três riachos na Carolina do Norte (EUA), e utilizou, ao invés da média em relação ao vizinho mais próximo, a média de todos os pares de espécies. Não foi encontrado nenhum padrão do aumento do número de espécies em relação à média de distâncias, sugerindo que o empacotamento de espécies não aumenta em função da diversidade. Strauss (1987), estudando diversos riachos da América do Norte e do Sul, também não encontra nenhuma relação entre o aumento do número de espécies e a distância média em relação ao vizinho mais próximo. Entretanto, observa um aumento da variância no espaço morfológico (variância dos escores fatoriais). Resultados semelhantes foram encontrados por Winemiller (1991), estudando assembléias de peixes nos três continentes americanos e na África. Estes dois últimos autores associam os resultados a uma maior disponibilidade de nichos em comunidades mais diversas, e por isso um aumento no hipervolume morfométrico ocupado pelas mesmas; não indicando assim, processos de competição e nem de saturação.

Winemiller (1991) expõe que três resultados são possíveis quando a diversidade aumenta em comunidades locais: (1) o hipervolume morfométrico aumenta, mas a distância média em relação ao vizinho mais próximo e o padrão de dispersão se mantêm constantes; evidência de que houve diversificação de nicho ou por expansão de recursos ou por compressão de nichos; (2) o hipervolume se mantém constante, mas a distância média em relação ao vizinho mais próximo e o desvio diminuem; evidência de interações sem a diversificação de nichos; (3) hipervolume é constante ou diminui, mas a distância média em relação ao vizinho mais próximo e o desvio são constantes; evidência de ausência de efeitos bióticos de interação. Apenas o aumento do empacotamento de espécies não é demonstração de interação; ao contrário pode representar até um processo de generalização (i.e., todas as espécies muito semelhantes).

Modelos nulos para detecção de processos interativos. Uma comunidade estruturada é aquela em que as espécies coexistentes são uma amostra não aleatória de um conjunto de espécies potencialmente colonizadoras (Lockwood & Moulton, 1991). Portanto, comunidades estruturadas devem apresentar espécies com ecologias mais diferenciadas do que esperado ao acaso, e este padrão é invariavelmente indicado como gerado por competição.

Imagine um conjunto de trechos de um riacho onde cada um represente uma comunidade de peixes. Se a comunidade de um trecho qualquer é estruturada, esta deve apresentar espécies com ecologias (morfologias) mais diferentes entre si do que esperado por um grupo de peixes retirado ao acaso do conjunto de espécies de todos os trechos em conjunto. Para testar hipóteses como estas, vêm se aplicando modelos nulos (Paes & Blinder, 1995) no sentido de gerar comunidades imaginárias (comunidades nulas) onde os efeitos da competição (ou outro processo estruturador) são anulados por simples sorteio, sem reposição da lista de espécies de todos os trechos (comunidades) em estudo. Para cada comunidade nula, calcula-se para cada uma delas e a comunidade original, uma estatística que expresse o grau de organização das mesmas. Em geral, são criadas 999 comunidades nulas, totalizando 1000 valores para a construção da distribuição sob hipótese nula. A probabilidade de rejeição da hipótese nula é calculada dividindo-se o número de vezes em que a estatística calculada para a comunidade original foi maior ou menor que o esperado ao acaso.

Diversos estudos que utilizam esta abordagem utilizam medidas como a distância média em relação ao vizinho mais próximo (DMVMP) e seu desvio (DPDMVMP) (Ricklefs & Travis, 1980; Ricklefs *et al.*, 1981; Scheibe, 1987; Juliano & Lawton, 1990; De Marco, 1992; Peres-Neto, 1995a). Uma comunidade que apresenta uma DMVMP maior do que esperado ao acaso, apresenta espécies com diferenças entre nichos maiores do que esperado ao acaso. Isto significa que dada qualquer espécie, a probabilidade de seu vizinho mais próximo estar em outra comunidade é muita alta (i.e., exclusão competitiva). Da mesma forma, comunidades com um DPDMVMP menor o que esperado ao acaso apresenta um espaçamento entre nichos mais regular do que esperado ao acaso.

O único trabalho publicado de meu conhecimento que procura utilizar modelos nulos para determinar o grau de organização ecomorfológica de comunidades de peixes é o trabalho de Winston (1995). Este autor procura identificar se a coexistência entre espécies de um mesmo grupo monofilético de 25 espécies de ciprinídeos, em 219 localidades de um rio norte americano é aleatória ou não, baseado na morfologia das espécies estudadas.

Winston (1995) utiliza um protocolo de análise diferente do apresentado anteriormente (usual para outros grupos taxonômicos) para a detecção de estrutura nas comunidades estudadas. Através de um processo de re-escalamento para um tamanho comum, por regressão linear, diferenças entre formas foram calculadas para cada par de espécies através de distâncias euclidianas. Além do mais, foi calculada a sobreposição geográfica entre as espécies. Para a construção de um modelo mais realístico, e tornar a análise independente do tamanho da área estudada, foram considerados apenas pares de espécies que possuem limites de distribuição semelhantes. A hipótese nula a ser testada é: a sobreposição geográfica é independente da semelhança morfométrica entre as espécies. De forma alternativa,

no caso de rejeição da hipótese nula, as espécies mais próximas morfologicamente tendem a conviver em pontos amostrais diferenciados.

O modelo nulo foi construído da seguinte forma: (1) colocar os pares de espécies em ordem crescente da menos semelhante para a mais semelhante morfologicamente; (2) selecionar os n primeiros pares; (3) calcular a média de sobreposição geográfica (média original) dos pares selecionados; (4) aleatorizar a lista de pares de espécies e calcular a média de sobreposição geográfica das n primeiras espécies da lista; (5) repetir o quarto passo 20000 vezes; (6) comparar o valor original com a distribuição dos 20000 valores médios produzidos por aleatorização da lista; se o valor médio original for maior do que o esperado ao acaso em 95% dos casos, rejeite a hipótese nula; (7) repetir os 6 passos anteriores para os 25 primeiros pares de espécies. Winston rejeitou a hipótese nula para os primeiros 6, 10 e 14 pares de espécies (por exemplo), discutindo este resultado à luz de processos de competição interespecífica.

Algumas Perspectivas

O enorme elenco de possibilidades interessantes para o estudo ecomorfológico de peixes de riachos pode ser dividido em estudos experimentais e de campo. Os estudos experimentais, como visto, devem ser realizados para determinar a amplitude que um determinado fenótipo pode ocupar no espaço ecológico. Em adição, os estudos de campo, que, por si só, são importantes na determinação de processos ecológicos, quando contrastados com resultados de experimentos, permitem avaliar o elenco de processos, bióticos e abióticos que determinam as diferenças encontradas (nicho fundamental vs. nicho realizado).

De acordo com vários resultados anteriores, o uso de hábitat e micro-hábitat vêm sendo encontrado como o principal fator de partição de recursos entre peixes de riachos (Ross, 1986). Sob uma abordagem ecomorfológica, é necessário inicialmente caracterizar os aspectos de partição de habitat entre as espécies, verificando se as semelhanças relacionam-se ou não à morfologia das espécies estudadas. Dentro desta linha, aspectos ecomorfológicos relacionados ao padrão de distribuição longitudinal de comunidades de peixes ainda não foram explorados (mas ver Peres-Neto, 1995a).

Outro aspecto relevante é a identificação de processos de convergência e divergência evolutiva entre espécies, bem como a identificação de processos adaptativos decorrente dos mesmos. Um exemplo interessante foi produzido por Armbruster & Page (1996) que estudaram a convergência no padrão de distribuição de barras em peixes bentônicos de riachos norte-americanos. Eles apresentam a hipótese de que estes peixes representam formas crípticas através do padrão de

barramento. O espaço entre barras mimetiza pedras e as barras aparecem como sombras ou espaços entre as pedras. O padrão mais interessante encontrado foi a convergência quanto à desigualdade entre os espaços e entre as barras. Assim, formas com barramento uniforme são mais conspícuas do que formas que mimetizam uma série de pedras de diferentes tamanhos.

O desconhecimento de aspectos ecológicos de peixes de água doce, principalmente de rios de pequeno curso, devido ao escasso conhecimento taxonômico e filogenético da ictiofauna deste continente, pode parecer uma forte barreira ao desenvolvimento de estudos ecomorfológicos. Entretanto, é importante ficar claro que qualquer aspecto ecológico pode ser estudado à luz de discussões ecomorfológicas. Deste modo, qualquer trabalho, em etapa de planejamento, pode ter acrescentado a seus objetivos o estudo de aspectos ecomorfológicos.

Agradecimentos

Agradeço ao Prof. Donald A. Jackson (University of Toronto - Department of Zoology) por ter providenciado todas as facilidades para que este trabalho fosse desenvolvido. O presente trabalho foi realizado com apoio do CNPq, uma entidade do Governo Brasileiro voltada ao desenvolvimento científico e tecnológico.

Referências bibliográficas

- AMBRUSTER, J.W. & L.M. PAGE. 1996. Convergence of a cryptic saddle pattern in benthic freshwater fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **45**:249-257.
- ARTHUR, W. 1987. *The Niche in Competition and Evolution*. John Wiley & Sons, New York, 175 pp.
- ATCHLEY, W.R. & D. ANDERSON. 1978. Ratios and the statistical analysis of biological data. *Systematic Zoology*, **22**:71-78.
- BOOKSTEIN, F.B. 1982. Foundation of morphometrics. *Annual Review in Ecology and Systematics*, **13**: 451-480.
- BOOKSTEIN, F.; CHERNOFF, B.; ELDER, R.; HUMPHRIES, J.; SMITH, G. & R. STRAUSS. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. Special Publication No. 15. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, 277 pp.
- BROOKS, D.R. & D.A. McLENNAN. 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior: a Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago, 434 pp.

- BROOKS, D.R. & D.A. McLENNAN. 1994. Historical ecology as a research programme: scope, limitations and the future. pp. 1-27. *In*: Eggleton, P. & R.I. Vane-Wright (eds.), *Phylogenetics and Ecology*. Academic Press, London.
- CASATTI, L. 1996. *Biologia e ecomorfologia dos peixes de um trecho de corredeiras no curso superior do rio São Francisco, São Roque de Minas, MG*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Botucatu. 90 pp.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & P.H. HARVEY. 1984. Comparative approaches to investigating adaptation. pp. 7-29. *In*: Krebs, J.R. & N.B. Davies, (eds.), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford.
- DALY, H.V. 1985. Insect morphometrics. *Annual Review in Entomology*, **30**: 415-438.
- DE MARCO, P. Jr. 1992. *Estrutura de comunidade e co-ocorrência de espécies em larvas de Odonata: uma abordagem morfológica*. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 67 pp.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of species communities. pp. 342-444 *In*: Cody, M.L. & J.M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Boston.
- DOUGLAS, M.E. 1987. An ecomorphological analysis of niche packing and niche dispersion in stream-fish clades. pp. 144-149. *In*: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- DOUGLAS, M.E. & W.J. MATTHEWS. 1992. Does morphology predicts ecology? Hypothesis testing within a freshwater fish assemblage. *Oikos*, **65**:213-224.
- ELDREDGE, N.1989. *Macroevolutionary Dynamics*. McGraw-Hill, New York, 226 pp.
- ELTON, C.S. 1933. *The Ecology of Animals*. Reprinted 1966 por Science Paperbacks and Methuen, London. 209 pp.
- EVERITT, B.S. & G. DUNN. 1992. *Applied Multivariate Data Analysis*. Oxford University Press, New York. 304 pp.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenetics and the comparative method. *American Naturalist*, **125**:1-15.
- FUGI, R. & N.S. HAHN. 1991. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de três espécies de peixes comedores de fundo do rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, **51**:873-879.

- GATZ, A.J. 1979a. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, **21**: 91-124.
- GATZ, A.J. 1979b. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology*, **60**: 711-718.
- GITTLEMAN, J.L. & M. KOT. 1990. Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoology*, **39**: 227-241.
- GITTLEMAN, J.L. & H. LUH. 1992. On comparing comparative methods. *Annual Review in Ecology and Systematics*, **23**: 383-404.
- HARVEY, P.H. & M.D. PAGEL. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, 239 pp.
- HARVEY, P.H.; READ, A.F. & S. NEE. 1995. Why ecologists need to be phylogenetically challenged. *Journal of Ecology*, **83**:535-536.
- HUMPHRIES, J.M.; BOOKSTEIN, F.L.; CHERNOFF, B.; SMITH, G.R.; ELDER, R.L. & S.G. POSS. 1981. Multivariate discrimination by shape and size in relation to size. *Systematic Zoology*, **30**: 291-308.
- JACKSON, D.A. in press. Compositional data in community ecology: the paradigm or peril of proportions? *Ecology*
- JACKSON, D.A.; HARVEY, H.H. & K.M. SOMERS. 1990. Ratios in aquatic sciences: statistical shortcomings with mean depth and the morphoedaphic index. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**: 1788-1795.
- JACKSON, D.A. & K.M. SOMERS. 1991. The spectre of "spurious" correlations. *Oecologia*, **86**:147-151.
- JAMES, F.C. & C.E. McCULLOCH. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review in Ecology and Systematics*, **21**: 129-166.
- JULIANO, S.A. & J.H. LAWTON. 1990. The relationship between competition and morphology. I. Morphological patterns on co-occurring dysticid beetles. *Journal of Animal Ecology*, **59**:403-419.
- KLECKA, J.L. 1994. *Discriminant Analysis*. Sage Publications, London, 71 pp.
- LAGLER, K.F.; BARDACH, J.E. & R.R. MILLER. 1977. *Ichthyology*. Wiley, New York, 506 pp.
- LOCKWOOD, J.L. & M.P. MOULTON. 1994. Ecomorphological pattern in Bermuda birds: the influence of competition and implications for nature preserves. *Evolutionary Ecology*, **8**:53-60.

- MacARTHUR, R.H. & R. LEVINS. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **100**: 603-609.
- MAHON, R. 1984. Divergent structure in fish taxocenoses of North Temperate Streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**: 330-350.
- MANLY, B.F.J. 1991. *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, London, 281 pp.
- MARRERO, C. & K.O. WINEMILLER. 1993. Tube-snouted and mormyriiform fishes: convergence of a specialized foraging mode in teleosts. *Environmental Biology of Fishes*, **38**: 299-309.
- MARTINS, E.P & T. GARLAND. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution*, **45**: 534-557.
- MAY, R.M. & R.H. MacARTHUR. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **69**: 1109-1113.
- MOTTA, P.J.; NORTON, S.F. & J.J. LUCZKOVICH. 1995. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 11-20.
- MOYLE, P.B. & J.J. CECH, Jr. 1981. *Fishes: An Introduction to Ichthyology*. Prentice-Hall, New Jersey, 281 pp.
- MOYLE, P.B. & F.R. SENANAYAKE. 1984. Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. *Journal of Zoology*, **202**: 195-223.
- NIKOLSKII, G.V. 1933. On the influence of the rate of flow on the fish fauna of the rivers of Central Asia. *Journal of Animal Ecology*, **2**: 266-281.
- NORTON, S.F.; LUCZKOVICH, J.J. & P.J. MOTTA. 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 287-304.
- PAGEL, M.D. & P.H. HARVEY. 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *The Quarterly Review of Biology*, **63**: 413-440.
- PAES, E.T. & P.B. BLINDER. 1995. Modelos nulos e processos de aleatorização: algumas aplicações em ecologia de comunidades. pp. 119-139. In: Peres-Neto, P.R., J.L. Valentin & F. Fernandez (eds.), *Oecologia Brasiliensis*, Vol II: Tópicos em Tratamento de Dados Biológicos. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

- PERES-NETO, P.R. 1995a. *Estrutura de comunidades de peixes ao longo de um gradiente lótico de um rio costeiro do leste brasileiro (rio Macacu, R.J)*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 87 pp.
- PERES-NETO, P.R. 1995b. Introdução a análises morfométricas. pp. 57-89. *In*: Peres-Neto, P.R., J.L. Valentin & F. Fernandez (eds.), *Oecologia Brasiliensis*, Vol II: Tópicos em Tratamento de Dados Biológicos. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- REIS, S.F. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Revista Brasileira de Zoologia*, **5**:571-580.
- REIS, S.F.; CUNHA, R.A.; GARAVELLO, J.C. & A.S. ABE. 1987. Discriminação pela forma em relação ao tamanho: um exemplo com peixes do gênero *Leporinus*. *Ciência e Cultura*, **39**: 757-761.
- REIS, S.F.; PESSOA, L.M. & R.E. STRAUSS. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographical differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, **13**: 509-520.
- REYLLY, S.M. & P.C. WAINWRIGHT. 1994. Conclusion: ecological morphology and the power of integration. pp. 339-354. *In*: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (eds.), *Ecological morphology: Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press, Chicago. 367 pp.
- RICKLEFS, R.E.; COCHRAN, D. & E.R. PIANKA. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology*, **62**: 1474-1483.
- RICKLEFS, R.E. & D.B. MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. pp. 13-41. *In*: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (eds.), *Ecological morphology: Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- RICKLEFS, R.E. & J. TRAVIS. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, **97**: 321-338.
- ROSS, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review on field studies. *Copeia*, **1986**: 352-388.
- SCHEIBE, J.S. 1987. Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology*, **68**: 1424-1436.
- 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 habitat use efficiency. *Ecology*, **74**: 699-709.
- SCHLUTER, D. 1995. Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology*, **76**:82-90.
- SCHLUTER, D. & P.R. GRANT. 1984. Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *American Naturalist*, **123**: 799-824.
- SCHLUTER, D. & R.E. RICKLEFS. 1993. Convergence and the regional component of species diversity. pp. 230-240. In: Ricklefs, R.E. & D. Schluter (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHOENER, T.W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy environments. *Ecology*, **51**: 408-418.
- SNEATH, P.H.A. & R.R. SOKAL. 1973. *Numerical Taxonomy: The Principles and Practices of Numerical Classification*. Freeman, San Francisco, 573 pp.
- STRAUSS, R.E. 1987. The importance of phylogenetic constraints in comparisons of morphological structure among fish assemblages. pp. 136-143. In: Matthews, W.J. & D.C. Heins (eds.), *Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes*. University of Oklahoma Press, Norman.
- STRAUSS, R.E. & C.E. BOND. 1990. Taxonomic methods: morphology. pp. 109-140. In: Schreck, C.B. & P.B. Moyle (eds.), *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society, Maryland.
- STRAUSS, R.E. & F.L. BOOKSTEIN. 1982. The truss: Body form reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology*, **31**:113-135.
- TERBORGH, J.W. & J. FAABORG. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *American Naturalist*, **116**:178-195.
- VALENTIN, J.L. 1995. Agrupamento e Ordenação. pp. 27-55. In: Peres-Neto, P.R., J.L. Valentin & F. Fernandez (eds.), *Oecologia Brasiliensis*, Vol II: Tópicos em Tratamento de Dados Biológicos. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- WAINWRIGHT, P.C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. pp. 42-59. In: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly (eds.), *Ecological morphology: Integrative Organismal Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- WERNER, E.E. 1974. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **31**: 1531-1536.

- WESTBODY, M.; LEISHMAN, M.R. & J.M. LORD. 1995. On misinterpreting the "phylogenetic correction". *Journal of Ecology*, **83**: 531-534.
- WESTNEAT, M.W. 1995. Phylogenetic systematics and biomechanics in ecomorphology. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 263-283.
- WIKRAMANAYKE, E.D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, **71**: 1756-1764.
- WINEMILLER, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, **61**: 343-365.
- WINEMILLER, K.O.; KELSO-WINEMILLER, L.C. & A.L. BRENKERT. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **44**: 235-261.
- WINSTON, M.R. 1995. Co-ocurrence of morphologically similar species of stream fishes. *American Naturalist*, **145**: 527-545.
- WOOD, B.M. & M.B. BAIN. 1995. Morphology and microhabitat use in stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**: 1487-1498.

Endereço:

PEDRO RODRIGUES PERES-NETO

University of Toronto - Department of Zoology

25 Harbord Street

Ramsay Wright Building - Toronto, Ontario M5S 3G5

Canada