

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais  
Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior

TAXONOMIA E PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE CASCUDINHOS DO GÊNERO  
*HYPOPTOPOMA* DO GRUPO *GULARE* (SILURIFORMES, LORICARIIDAE) NA  
BACIA AMAZÔNICA

LUIZ JARDIM DE QUEIROZ  
Orientadora: Lúcia Helena Rapp Py-Daniel

Manaus – AM  
2009

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais  
Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior

TAXONOMIA E PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO DE CASCUDINHOS DO GÊNERO  
*HYPOPTOPOMA* DO GRUPO *GULARE* (SILURIFORMES, LORICARIIDAE) DA  
BACIA AMAZÔNICA

LUIZ JARDIM DE QUEIROZ  
Orientadora: Lúcia Helena Rapp Py-Daniel

Dissertação apresentada ao Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Biologia de Água Doce e Pesca Interior.

Fontes Financiadoras:

- PPI – Coleções Zoológicas, Edital Universal 2004 CNPq;
- CNPq. Processo 131277/2007-3;
- Instituto Internacional de Educação do Brasil/Fundação Gordon e Betty Moore (Programa Bolsa de Estudo para Conservação da Amazônia – BECA, Processo: B/2007/02/BMP/07).

Manaus – AM  
2009

## FICHA CATALOGRÁFICA

Q3            Queiroz, Luiz Jardim de  
                 Taxonomia e padrões de distribuição de  
casudinhos do gênero *Hypoptopoma* do grupo *gulare*  
(Siluriformes, Loricariidae) na Bacia Amazônica / Luiz Jardim  
de Queiroz .--- Manaus : [s.n.], 2009.  
                 xix, 106 f. : il. color.

Dissertação(mestrado)-- INPA, Manaus, 2009  
Orientador : Lúcia Helena Rapp Py-Daniel  
Área de concentração : Biologia Aquática

1. Peixes. 2. Hypoptopomatinae. 3. Taxonomia. 4.  
Variação morfológica. 5. Clina morfológica. I. Título.

CDD 19. ed. 597.5209811

### SINOPSE

Neste trabalho são descritos e diagnosticados cinco morfotipos de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* para a Bacia Amazônica, sendo um identificado como *H. gulare* e os demais considerados como espécies novas para a ciência. Ademais, um estudo de variação morfológica envolvendo *H. gulare* também foi realizado. Os resultados indicam um gradiente de variação no sentido montante-jusante da bacia e presença de clina morfológica.

*Ao meu pai (in memoriam),  
invariavelmente meu maior mestre.*

## AGRADECIMENTOS

Mais do que estudar um ínfimo componente do extenso e deslumbrante mundo dos peixes, durante as diferentes etapas dessa dissertação, desde as primeiras disciplinas cursadas na pós-graduação e a elaboração do projeto até a escrita deste trabalho, tive o prazer de conviver com uma grande diversidade de pessoas, de opiniões e comportamentos, que foi importantíssima para a quebra de antigos paradigmas e inserção de novos, para a concepção das idéias e a finalização deste manuscrito. Encontrar palavras para agradecer a tantas pessoas, as quais sou tão sinceramente grato, é um desafio quase impossível, mas igualmente emocionante.

À minha mãe não bastaria um simples obrigado e, neste momento, sou incapaz de encontrar palavras adequadas que expressem tudo que eu gostaria em homenagem a esta pessoa tão especial para mim. Reconheço e agradeço pela sua credibilidade e confiança em minha escolha profissional, por cada gesto e atitude desde os meus primeiros instantes de vida até hoje. Agradeço pelos ensinamentos de solidariedade, amor, esperança e fé. Pela renúncia de tantos sonhos seus para a concretização dos meus. Obrigado pelo apoio incondicional durante essas duas décadas tão intensas e árduas. Se chegamos até aqui, ainda que sob tais circunstâncias, sou capaz agora de crer que podemos alcançar qualquer coisa.

Ao meu pai. Ainda que nunca eu tenha tido a oportunidade de te observar e te abraçar, mesmo que outra vez não possa solenizar contigo a alegria de mais uma conquista, como tanto eu gostaria, sua ininterrupta presença foi essencial em cada momento. Mais uma vez, você sempre será meu maior mestre.

Aos meus queridos e fenomenais irmãos. Obrigado pelo apoio irrestrito em cada etapa e agora em mais essa. Em um instante nostálgico, percebo que sou incapaz de deixar de associá-los às memoráveis ocasiões de minha vida, como este momento. Novamente essa conquista não é só minha, mas sem dúvida, também de vocês.

Sou grato à minha orientadora, Lúcia, pelo privilégio de sua orientação, pela atenciosidade, pelo notável profissionalismo e companheirismo, por ter possibilitado

essa grande oportunidade de estudar um pouquinho da rica biodiversidade amazônica.

Agradeço às grandes amizades, antigas e recentes, distantes e próximas, principalmente pelo apoio emocional. Neste contexto, um agradecimento especial aos amigos e colegas da turma BADPI-2007: nossos caminhos se cruzaram num ideal comum, e dividimos medos, inseguranças e incertezas. Mas igualmente alegrias, forças e entusiasmos foram compartilhados. Hoje creio que temos um pouco do outro em cada um de nós. Talitinha, Mel, Arnold e Igor, obrigado pela amizade sincera! Embora tão diferentes, são igualmente grandes irmãos e amigos! Sem dúvidas, sentirei muitas saudades de nossa pacata e afável república. Taty, Juh, Rappa e Xuleta, obrigado por terem me abrigado acolhedoramente durante a reta final. À Gi pela sua alegria contagiante e pelo apoio e incentivo. Muito obrigado também a todos os demais colegas aqui não citados com quem compartilhei idéias, dúvidas e tantas outras coisas mais pelos corredores, pelos laboratórios, pelas salas de aulas, pelas trilhas, pelas balsas, pelos barcos, por essa imensidão aquática...

Um obrigado mais que especial ao Jansen pelos notáveis apoios, sugestões e conselhos sempre tão pertinentes. Sou muito grato por ter sido continuamente uma pessoa tão inspiradora e por sempre apontar o “norte” do caminho. Você é e sempre será um de meus cientistas favoritos, o melhor exemplo da perfeita união entre o conhecimento e a humildade.

Ao Alberto Akama e ao Roberto Reis pela avaliação, sugestões e críticas feitas ao projeto que gerou este trabalho. Ainda, ao Akama, Jansen e Cristhina Bürnheim por terem me dado a honra da presença de cada um na banca da aula de qualificação e por toda contribuição ao trabalho. Novamente ao

Roberto Reis, ao Jansen Zuanon e ao Alberto Akama e ao Heraldo Britski e Cláudio Zawadzki por terem aceitado ao meu convite para compor a banca de avaliação deste trabalho. Sou grato pelas sugestões que conferiram a esta dissertação mais qualidade. Sou muito mais grato ainda por terem contribuído substancialmente à minha formação com os aconselhamentos e ensinamentos advindos das correções.

Ao INPA, ao qual possuo imenso respeito e admiração, por toda sua competência enquanto Instituto de Pesquisa. Em especial ao CPBA pela estrutura física para execução do projeto e principalmente aos funcionários que foram cruciais seja qual tenha sido a sua função. Agradecimento especial à Ângela Varella, coordenadora do PPG-BADPI, às secretárias, Carminha e Elany, pela presteza e competência, e às zeladoras por toda gentileza. A todos os professores do Programa de Pós-Graduação do BADPI por terem compartilhado o conhecimento e as experiências que foram muito importantes à minha formação profissional.

Agradeço às fontes que apoiaram e financiaram esse projeto. Ao CNPq, tanto pelo financiamento do PPI – Coleções Zoológicas quanto pela bolsa de mestrado. Ao Instituto Internacional de Educação do Brasil (IIEB) que, em parceria com a Fundação Gordon & Betty Moore, financiaram parte do projeto através do programa Bolsa de Estudos para Conservação da Amazônia (BECA). Em relação à BECA, agradeço ainda a Janilda e a Telma pela mediação com o programa e atenciosidade em responder às dúvidas e atendimento de minhas solicitações. Por fim, à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas – FAPEAM por ter provido recurso necessário para divulgação de resultados parciais encontrados durante a execução deste projeto.

Agradeço a todas as instituições de pesquisa, e seus respectivos pesquisadores, que forneceram material emprestado ou imagens digitais para análise: Carolina Doria (UNIR), Oswaldo Oyakawa (MZUSP), Wolmar Wosiacki (MPEG), Mabel Maldonado, Evans de La Barra e Fernando Carvajal (UMSS), Hernan Ortega e Max Hidalgo (MUSM), John Lundberg e Mark Sabaj (ANSP), Adriana Aquino e Scott Schaefer (AMNH), Andrew Wiliston e Karsten Hartel (MCZ), Ronald de Ruiter (RMNH), Helmut Wellendorf (NMW), Donald Taphorn, Oscar de León e Otto Castillo (MCNG), Francisco Provenzano (MBUCV), Carlos do Nascimento (MHNLS). César Melo (UNEMAT) também doou um rico material, embora ainda não tenha sido processado e incluído neste trabalho.

Ao André Canto, ao Marcelo e ao Renildo pela troca de conhecimentos, pela colaboração e prestatividade sempre que precisei de ajuda. À Tainã por também ter me ajudado por diversas ocasiões. Ao André Galuch por gentilmente ter

fotografados os exemplares. E, mais uma vez, ao Tiago (Rappa) pela edição das principais imagens utilizadas neste trabalho.

À biblioteca do MZUSP, na pessoa da Cláudia Melo, pelo atendimento sempre rápido e eficiente e envio de cópias de raras bibliografias de difícil acesso.

Também sou muito grato aos professores da Universidade Federal de Rondônia (UNIR) pelo apoio e incentivo mais que importantes durante a transição graduação-mestrado.

À minha outra grande família, o pessoal do Laboratório de Ictiologia e Pesca da UNIR, pela credibilidade e pelo apoio infindável. Em especial à Carol que sempre acreditou em mim e me incentivou. Ademais, tantas e tantas oportunidades ainda tem me oferecido.

A essa singular cidade chamada Manaus, constituída, ao meu modesto e inexperiente olhar, de imagens, situações e questionamentos que de tão contraditórios podem até ser coerentes. Foi, de todo modo, um local de grandes oportunidades.

Como não poderia ser diferente, sou grato mais uma vez a essa fantástica e exuberante Amazônia: palco de incríveis experiências; águas nas quais literalmente mergulhou minha vida; florestas onde se perderam dúvidas e se encontraram mais perguntas. Obrigado por ter provido continuamente os sabores diversos, passando pelos açais, tucumãs, pirarucus, tambaquis, tapiocas, tacacás e tantos outros. Humildemente, obrigado por novamente sacrificar um pouco de sua riqueza para fornecer a matéria-prima deste trabalho.

Enfim, agradeço a todos que contribuíram em alguma etapa deste trabalho, seja de forma direta ou indireta, contribuindo para que eu encontrasse e trilhasse os caminhos mais fascinantes da Ciência. À vida, e a tudo de digno que nela há, o meu sincero MUITO OBRIGADO!!!

*"Era bom descobrir o quanto não sabia, o quanto tinha para aprender. Era bom saber que a Ciência é mais do que uma simples escolha profissional; Ciência é uma paixão, uma filosofia de vida, uma entrega que vai além da mera rotina do dia-a-dia.*

*Ciência é uma entrega ao novo, ao desconhecido.*

*[...]*

*Fazemos Ciência para nos aproximar da Natureza, para tentar, mesmo que imperfeitamente, desvendar alguns do segredo do cosmo em que vivemos. Fazemos Ciência porque sabemos que, a cada descoberta, compreendemos um pouco melhor quem somos e por que estamos aqui."*

*(Marcelo Gleiser - Cartas a um Jovem Cientista)*

## RESUMO

O gênero *Hypoptopoma* compreende oito espécies válidas, constituindo um grupo da subfamília Hypoptopomatinae (Loricariidae) amplamente distribuído na América do Sul, desde a Venezuela até a Argentina. Dentro do gênero, o grupo *gulare*, composto por espécies com espinho peitoral longo e apenas duas séries completas de placas abdominais, possui três representantes amazônicos, *H. gulare*, *H. joberti* e *H. steindachneri*, e uma espécie da bacia Paraná-Paraguai, *H. inexpectatum*. No entanto, os limites específicos e geográficos dessas espécies não estão bem compreendidos. Dessa forma, este trabalho objetivou revisar a composição taxonômica desse grupo na bacia amazônica. Após registro de informações morfométricas e merísticas de exemplares depositados em coleções ictiológicas, foram diagnosticados cinco morfotipos, dos quais um foi associado à espécie nominal, *H. gulare*, e os demais a espécies não descritas: *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”, *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas”, *Hypoptopoma* sp. n. “anão” e *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó). Nesta revisão sugere-se que *H. steindachneri* e *H. joberti* sejam sinônimos juniores de *H. gulare*, e esta espécie tem sua distribuição estendida desde o Marañon/Ucayali até a bacia do rio Madeira. O padrão de variação morfológica (ou fenotípica) encontrado para *H. gulare* indica a presença de clina morfológica, cujo gradiente se apresenta no sentido montante-jusante da bacia.

## ABSTRACT

The genus *Hypoptopoma* comprises eight valid species, being a group of the subfamily Hypoptopomatinae (Loricariidae), which is widely distributed in South America, from Venezuela to Argentina. Within the genus, the *Hypoptopoma gulare* group is composed by species with long pectoral spine and only two rows of complete abdominal plates, which are: *H. gulare*, *H. joberti* and *H. steindachneri* from Amazon, and *H. inexpectatum* from Paraná-Paraguay. Nevertheless, the specifics and geographical boundaries of these species remain unclear. Thus, this work aimed to revise the taxonomic composition of this group in the Amazon basin. Morphometric analyses (using measurements and counts) of the preserved specimens from ichthyological collections identified five morphotypes. One was associated to the nominal species, *H. gulare*, and the others were considered undescribed: *Hypoptopoma* sp. n. "Urucu", *Hypoptopoma* sp. n. "Trombetas", *Hypoptopoma* sp. n. "anão" e *H. sp. n.* "Marajó". In this revision it is suggested that *H. steindachneri* and *H. joberti* are junior synonymies of *H. gulare*. The geographic distribution of this species is expanded from Marañon/Ucayali to the Madeira Basin. The pattern of morphological variation found in *H. gulare* suggests the existence of a morphological (or phenotypical) cline, with a gradient of variation from upstream to downstream.

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Autovalores obtidos através da Análise de Variáveis Canônicas (AVC) para espécimes de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* oriundos da Bacia Amazônica. Valores destacados referem-se às medidas que mais contribuíram para a separação pelos dois primeiros eixos da AVC. \_\_\_\_\_ 26
- Tabela 2. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma gulare*. N=224 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente). \_\_\_\_\_ 32
- Tabela 3. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. "Urucu". N=11 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente). \_\_\_\_\_ 37
- Tabela 4. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. "Trombetas". N=65 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente). \_\_\_\_\_ 42
- Tabela 5. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. "anão". N=15 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente). \_\_\_\_\_ 47
- Tabela 6. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. "Marajó". N=1 exemplar. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente), \_\_\_\_\_ 52
- Tabela 7. Dados merísticos de *Hypoptopoma gulare* de distintas localidades. Ucayali, N=9; Maniti, N=7; Japurá, N=7; Catalão, N=14; Madre de Dios, N=5; Alto Madeira, N=12; Médio Madeira, N=9. (adiposa: "rud", rudimentar; "+", presente). \*Indica moda não detectada. \_\_\_\_\_ 87
- Tabela 8. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Ucayali, Peru. N amostral de 9 exemplares. \_\_\_\_\_ 88
- Tabela 9. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Maniti, Peru. N amostral de 7 exemplares. \_\_\_\_\_ 88
- Tabela 10. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Japurá, Brasil. N amostral de 9 exemplares. \_\_\_\_\_ 89
- Tabela 11. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do Lago Catalão, Brasil. N amostral de 14 exemplares. \_\_\_\_\_ 89
- Tabela 12. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Madre de Dios, Bolívia e Peru. N amostral de 5 exemplares. \_\_\_\_\_ 90
- Tabela 13. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do Alto Madeira, a montante do trecho de corredeiras. N amostral de 12 exemplares. \_\_\_\_\_ 90
- Tabela 14. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do Médio Madeira, imediatamente a jusante do trecho de corredeiras. N amostral de 9 exemplares. \_\_\_\_\_ 91

Tabela 15. Autovalores obtidos através da Análise das Variáveis Canônicas (AVC) para espécimes de *Hypoptopoma gulare* oriundos de distintas drenagens da Amazônia. \_\_\_\_\_91

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Área de distribuição destacada em cinza dos representantes da família Loricariidae nas Américas do Sul e Central (Fonte: Armbruster, 2004). \_\_\_\_\_ 3
- Figura 2. Filogenia de Howes (1983) sugerindo o status monofilético da subfamília Hypoptopomatinae. \_\_\_\_\_ 5
- Figura 3. Hipótese filogenética proposta por Schaefer (1991, 1998) da subfamília Hypoptopomatinae evidenciando a monofilia das duas tribos Hypoptopomatini (1) e Otothiryni (2). \_\_\_\_\_ 5
- Figura 4. Hipótese de relacionamento filogenético de Armbruster (2004) baseado em caracteres osteológicos sugerindo ser monofilética a subfamília Hypoptopomatinae (Neo.=Neoplecostominae). \_\_\_\_\_ 6
- Figura 5. Filogenia de Montoya-Burgos *et al.* (1998) baseada nos genes mitocondriais 12S e 16S, evidenciando o status parafilético de Hypoptopomatinae. \_\_\_\_\_ 7
- Figura 6. Hipótese de relações de parentesco em Loricariidae, com ênfase em Hypoptopomatinae, proposta por Chiachio *et al.* (2008). \_\_\_\_\_ 8
- Figura 7. Relações filogenéticas entre espécies de *Hypoptopoma* baseadas em sequências de citocromo mitocondrial C-oxidase I evidenciando a presença de dois agrupamentos naturais dentro do gênero: grupo *gulare* (1) e grupo *thoracatum* (2) (retirada de Cramer *et al.*, 2007). \_\_\_\_\_ 11
- Figura 8. Desenhos esquemáticos em vista ventral exemplificando os dois grupos hipotéticos de *Hypoptopoma*: grupos *gulare* (A) e *thoracatum* (B). \_\_\_\_\_ 12
- Figura 9. Ilustração esquemática das medidas utilizadas para a caracterização das espécies de *Hypoptopoma* do grupo *gulare*. \_\_\_\_\_ 19
- Figura 10. Holótipos de *Hypoptopoma steindachneri* (NMW 46272) e de *Hypoptopoma joberti* (MNHN A.1966) e um espécime não-tipo de *Hypoptopoma gulare* (INPA 17470). \_\_\_\_\_ 24
- Figura 11. Projeções dos escores individuais obtidos através da Análise de Variáveis Canônicas de exemplares de *Hypoptopoma* grupo *gulare* da bacia amazônica. Os polígonos demarcam os conjuntos de espécies definidas a priori pelo autor. \_\_\_\_\_ 25
- Figura 12. Exemplar de *Hypoptopoma gulare*, CP 73,56 mm (INPA 17470). \_\_\_\_\_ 31
- Figura 13. Distribuição geográfica de *Hypoptopoma gulare* na bacia amazônica \_\_\_\_\_ 33
- Figura 14. *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”; 98,18 mm (INPA não catalogado). \_\_\_\_\_ 36
- Figura 15. Distribuição geográfica de *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu” \_\_\_\_\_ 38

Figura 16. Exemplar de <i>Hypoptopoma</i> sp. n. “Trombetas”, 93,30 mm CP. (INPA 7240).	41
Figura 17. Distribuição geográfica de <i>Hypoptopoma</i> sp. n. “Trombetas”	43
Figura 18. <i>Hypoptopoma</i> sp. n. “anão”; INPA 14318 (41,83 mm CP).	46
Figura 19. Distribuição geográfica de <i>Hypoptopoma</i> sp. n. “anão”.	48
Figura 20. <i>Hypoptopoma</i> sp. n. “Marajó”; MZUSP 36185 (72,02 mm CP). Vistas lateral, dorsal e ventral.	51
Figura 21. Desenho esquematizando as concavidades presentes nas bordas laterais do focinho de <i>Hypoptopoma</i> sp. n. “Marajó” (A) e a ausência nas demais espécies (B).	53
Figura 22. Distribuição geográfica de <i>Hypoptopoma</i> sp. n. “Marajó”.	53
Figura 23. Desenho esquemático retirado de Steindachner (1879) identificado pelo autor como <i>Hypoptopoma thoracatum</i> . Boulenger (1895) descreveu <i>H. steindachneri</i> baseado nesta figura, visto que foi identificada erroneamente por Steindachner pelo fato de que o espinho peitoral alcançava a origem da anal. Ver texto para discussão.	57
Figura 24. Áreas de endemismo usando análise de parcimônia de endemicidade proposta por Hubert & Renno (2006). As 11 áreas de endemismo identificadas foram Paraná-Paraguai, I; São Francisco, II; Alto Amazonas, IIIA; Paraníba, IIIBa; Guiana, IIIBb; Maranhão, IIIBc; Tocantins-Xingu, IIIBd; Baixo Amazonas; IIIBe; Orinoco-Alto Negro, IIIBf; Atrato-Maracaibo, IV; San Juan, V). O nome das espécies indicam o local de ocorrência delas. <i>Hypoptopoma</i> sp. n. 1, 2 e 3 não foram estudadas neste trabalho e ainda não estão confirmadas.	64
Figura 25. Ecorregiões da várzea propostas com base na distribuição da ictiofauna por Zuanon <i>et al.</i> (2008). Figura adaptada de Albernaz & Costa (2008).	64
Figura 26. Eventos hipotéticos de vicariância e dispersão a leste andino da América do Sul durante o Terciário. Estimativas das datas utilizando D-loops e relógios moleculares de <i>Hypostomus</i> . Losangos indicam prováveis eventos vicariantes, enquanto flechas indicam eventos de dispersão seguidos de divergência alopátrica. Flecha branca destaca o evento de separação do sistema Amazônia-Orinoco do Paraná-Paraguai. (Retirado de Montoya-Burgos, 2003).	65
Figura 27. Localização dos lotes de <i>Hypoptopoma gulare</i> estudados neste trabalho oriundos das distintas drenagens na bacia amazônica.	83
Figura 28. Projeções dos escores individuais obtidos através da AVC de exemplares de espécimes de <i>Hypoptopoma gulare</i> das distintas drenagens na bacia Amazônica.	92

Figura 29. Relação entre medidas de exemplares de *Hypoptopoma gulare* do Ucayali+Maniti+Japurá+Catalão (●) e do Madre de Dios+Alto e Médio Madeira (○). Equação da regressão, valores de  $R^2$  e de  $p$  aparecem sempre primeiro para o sistema do Madeira e na sequência para o sistema Solimões/Amazonas. \_\_\_\_\_ 93

Figura 30. Relação entre a longitude das localidades de coleta e os escores do segundo eixo da AVC (caracteres morfométricos) dos exemplares de *Hypoptopoma gulare* oriundos de diversos corpos d'água da bacia Amazônica. \_\_\_\_\_ 94

Figura 31. Hipótese de gradiente do potencial de variação fenotípica e genotípica de espécies de peixes com restrição migratória. Para a espécie *Hypoptopoma gulare* é muito provável que o lago Catalão (Jusante) apresente exemplares com grande variação morfológica em virtude de receber grande aporte de fluxo gênico de populações mais a montante do rio Solimões, representadas por espécimes do lago Catalão. \_\_\_\_\_ 97

## SUMÁRIO

<b>FICHA CATALOGRÁFICA</b>	<b>III</b>
<b>AGRADECIMENTOS</b>	<b>V</b>
<b>RESUMO</b>	<b>X</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>XI</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>XII</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>XIV</b>
<b>APRESENTAÇÃO</b>	<b>XIX</b>
<b>CAPÍTULO 1 – CARACTERIZAÇÃO TAXONÔMICA DE ESPÉCIES DE <i>HYPOPTOPOMA</i> DO GRUPO <i>GULARE</i> (SILURIFORMES: LORICARIIDAE) DA BACIA AMAZÔNICA</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
1.1. A FAMÍLIA LORICARIIDAE	1
1.2. A SUBFAMÍLIA HYPOPTOPOMATINAE	3
1.3. O GÊNERO <i>HYPOPTOPOMA</i>	9
<b>2. OBJETIVOS</b>	<b>14</b>
2.1. OBJETIVO GERAL	14
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>15</b>
3.1. MATERIAL EXAMINADO	15
3.2. DADOS MORFOMÉTRICOS E MERÍSTICOS	16
3.2.1. <i>Medidas</i>	16
3.2.2. <i>Contagens</i>	17
3.5. MATERIAL COMPARATIVO	20
3.6. ANÁLISE ESTATÍSTICA	21
<b>4. RESULTADOS</b>	<b>23</b>
4.1. MATERIAL ANALISADO	23
4.2. ANÁLISE MULTIVARIADA	23
4.3. DESCRIÇÃO E DIAGNOSE	26
4.4. CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO	54
<b>5. DISCUSSÃO</b>	<b>56</b>
5.1. SOBRE AS NOVAS ESPÉCIES	59
5.2. SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES	61
<b>5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>66</b>
<b>CAPÍTULO 2 – VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM POPULAÇÕES DO CASCUDINHO <i>HYPOPTOPOMA GULARE</i> COPE, 1878 (LORICARIIDAE: HYPOPTOPOMATINAE) NA BACIA AMAZÔNICA</b>	<b>78</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>78</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>81</b>

2.1. AMOSTRAGEM DOS DADOS	81
2.2. ANÁLISE DOS DADOS	83
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>85</b>
<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>95</b>
<b>5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>100</b>
<b>CAPÍTULO 3</b>	<b>105</b>
<b>CONCLUSÕES GERAIS</b>	<b>105</b>

## APRESENTAÇÃO

Com intuito de realizar um trabalho durante o mestrado que envolvesse taxonomia de peixes, minha orientadora e eu idealizamos um projeto inicial que visava basicamente estudar a variação morfológica da espécie *Hypoptopoma gulare* na bacia amazônica, mediante a alguns problemas envolvendo essa espécie que serão discutidos principalmente no capítulo 1 dessa dissertação. No entanto, primeiramente surgiu a necessidade de determinar os verdadeiros limites geográficos desta espécie em detrimento das inúmeras informações contraditórias pela literatura disponível. E para tanto, seria necessário ainda realizar uma análise morfológica das espécies mais proximamente relacionadas a *H. gulare* e também delimitá-las taxonomicamente.

Após a execução destas etapas, o produto final gerado encontra-se aqui. Apresento no primeiro capítulo a descrição de cinco morfotipos de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* para a bacia Amazônica: um foi associado a *Hypoptopoma gulare*, com a ampliação de sua distribuição geográfica, e os demais foram considerados aqui como novas espécies para a Ciência. No segundo capítulo é apresentado um estudo sobre a variação fenotípica associada à morfologia de exemplares de *Hypoptopoma gulare* oriundos de diferentes drenagens da Bacia Amazônica e são apresentadas algumas hipóteses, dentro das limitações dos resultados, que explicariam o padrão encontrado. Por fim, o último capítulo sumariza sucintamente as principais conclusões obtidas neste estudo.

# CAPÍTULO 1

---

## CARACTERIZAÇÃO TAXONÔMICA DE ESPÉCIES DE *HYPOPTOPOMA* DO GRUPO *GULARE* (SILURIFORMES: LORICARIIDAE) DA BACIA AMAZÔNICA

*“O que é uma espécie? A resposta desta pergunta aparentemente simples influencia toda a nossa compreensão da diversidade biológica. Sendo um produto da evolução gerando diversidade via o processo de especiação, a resposta a ela também se encontra na base de como ordenamos e classificamos a diversidade biológica”*  
(Gabriel Marroig)

### 1. INTRODUÇÃO

#### 1.1. A Família Loricariidae

A família Loricariidae, com aproximadamente 96 gêneros e 716 espécies, constitui o maior grupo dentre os Siluriformes e até mesmo uma das maiores entre todas as famílias de peixes conhecidas em todo o mundo (Armbruster, 2004; Ferraris, 2007).

Membros da família Loricariidae são caracterizados pelo corpo deprimido e coberto por três ou mais séries laterais de placas ósseas cobertas com odontodes. Esses odontodes são de desenvolvimento variável e distribuídos segundo um padrão particular de cada grupo dentro da família (Aquino, 1997). Apresentam também um único par de barbilhões, os maxilares. Além dessas características, uma importante modificação da estrutura bucal na forma de ventosa que é utilizada para aderência ao substrato e a conseqüente manutenção da posição espacial típica das espécies no ambiente (Armbruster, 2004).

A maioria dos Loricariidae ocupa níveis tróficos baixos, alimentando-se de algas e detritos, sendo que pequenos invertebrados podem também constituir elementos importantes na dieta de algumas espécies (Menezes, 1949). As

características reprodutivas têm sido bastante estudadas, como resultado da popularidade na aquarifilia e por serem vistos como extremamente diversos (Ferraris, 1991). No geral, a família é caracterizada pela baixa fecundidade, ovos relativamente grandes e adesivos, desova do tipo parcelada para algumas espécies (Vazzoler, 1996) e total para outras (Vazzoler, 1996; Ramos & Konrad, 1998/99). O cuidado parental entre os loricariídeos é bastante acentuado. Algumas espécies podem proteger seus ovos em ninhos ou cavidades, ou carregá-los na superfície corporal (Marcucci *et al.* 2005). Em muitas espécies ocorre acentuado dimorfismo sexual (revisado por Rapp Py-Daniel & Cox-Fernandes, 2005): machos podem ser menores, como em espécies de Hypotopomatinae (Aquino, 1994), ou maiores que as fêmeas, como em *Hypostomus* e *Ancistrus* (Nomura & Mueller, 1980; Lopez & Roman-Valencia, 1996). Um tipo de dimorfismo envolvendo odontodes foi descrito para machos de *Otocinclus vittatus* e *O. flexilis*, nos quais uma área no pedúnculo caudal apresenta grupos de odontodes com orientação distinta dos demais (Aquino, 1994; Schaefer, 1997). O caso mais evidente de dimorfismo sexual permanente é a presença de tentáculos carnosos em machos de espécies de *Ancistrus* (Rapp Py-Daniel & Cox Fernandes, 2005).

Mesmo com momentos de diversificação distintos, os membros da família Loricariidae tiveram uma radiação adaptativa em escala subcontinental equiparável aos Cichlidae dos Grandes Lagos Africanos (Schaefer & Stewart, 1993). A distribuição geográfica, portanto, é bastante ampla. Atualmente podem ser encontrados desde a Costa Rica até a Argentina (Figura 1), ocorrendo também em corpos d'água trans-andinos (Reis *et al.*, 2003; Covain & Fisch-Muller, 2007).

Os Loricariidae colonizaram praticamente todos os habitats de água doce, desde velozes corredeiras dos escudos guianense e brasileiro (Zuanon, 1999; Quevedo & Reis, 2002; Reis *et al.*, 2003; Azpelicueta *et al.*, 2004) e das grandes altitudes andinas (Salcedo, 2006) até ambientes estuarinos (Garcia *et al.*, 2003), passando pelos pequenos riachos (Almirón *et al.*, 2004), pelas águas extremamente ácidas do Escudo das Guianas (Schaefer, 2003), pelos lagos de várzeas e igapós (Yossa & Araújo-Lima, 1998) e até pelos sistemas aquáticos subterrâneos (Trajano, 2001).



Figura 1. Área de distribuição destacada em cinza dos representantes da família Loricariidae nas Américas do Sul e Central (Fonte: Armbruster, 2004).

## 1.2. A Subfamília Hypoptopomatinae

Regan (1904) foi o primeiro autor a apresentar uma proposta de divisão da família Loricariidae, na época com apenas 189 espécies, e esta classificação tem servido de base para as classificações mais modernas. Este autor reconheceu as subfamílias Plecostominae, Hypoptopomatinae, Loricariinae, Neoplecostominae e Argiinae. Esta última incluía espécies que atualmente compõem a família Astroblepidae.

O incremento do número de espécies de loricariídeos, aliado ao avanço das técnicas em taxonomia e sistemática zoológica, foi importante para a evolução do conhecimento da família e, conseqüentemente, diferentes classificações foram sendo propostas por Gosline (1947), Isbrücker (1980), Howes (1983) e Schaefer (1987). Reis *et al.* (2003), baseados na classificação de Isbrücker (*op. cit*), reconheceram seis subfamílias: Lithogeneinae, Neoplecostominae, Hypoptopomatinae, Loricariinae, Hypostominae e Ancistrinae. Armbruster (2004), por sua vez, propôs apenas cinco subfamílias, pois agrupou os membros de

Ancistrinae dentro de Hypostominae, em virtude do *status* parafilético evidenciado por Montoya-Burgos *et al.* (1998) das subfamílias. Reis *et al.* (2006) descreveram uma nova subfamília, chamada de Delturinae, de acordo com as propostas filogenéticas de Montoya-Burgos *et al.* (1998) e Armbruster (2004).

Desde Howes (1983) a subfamília Hypoptopomatinae vinha sendo tratada dentre os Loricariidae como um dos poucos grupos indubitavelmente monofiléticos (Figura 2). Schaefer (1991, 1998), baseado nessa hipótese, encontrou duas tribos também monofiléticas dentro da subfamília (Figura 3): Hypoptopomatini, compreendendo sete gêneros, e Otorhyrini com 11 gêneros. Embora Armbruster (2004) tenha apoiado a hipótese de monofiletismo da subfamília, indicou que a tribo Otorhyrini não se tratava de um agrupamento monofilético, representa na filogenia do autor pelos gêneros *Hisonotus*, *Parotocinclus* e *Schizolecis* (Figura 4).

Por outro lado, Montoya-Burgos *et al.* (1998) já haviam discordado da hipótese de que Hypoptopomatinae se tratava de um grupo natural: ao avaliar a filogenia dos loricariídeos utilizando biologia molecular, encontrou uma hipótese de relacionamento que evidenciava o parafiletismo desta subfamília (Figura 5).

Baseados nas informações discordantes da literatura, Chiachio *et al.* (2008) re-analisaram a filogenia de Hypoptopomatinae usando genes mitocondriais e constataram que a subfamília tratava-se de um grupo não-natural (Figura 6). Diante disto, os autores elevaram as tribos Hypoptopomatini e Ototyrrhini ao nível de subfamília (Hypoptopomatinae e Ototyrrhinae, respectivamente) e modificaram a subfamília Neoplecostominae com a inclusão do gênero *Pseudotocinclus* (Figura 6).

De acordo com a nova proposta de Chiachio *et al.* (2008), a subfamília Hypoptopomatinae passaria a compreender apenas cinco gêneros, *Otocinclus*, *Macrotocinclus*, *Oxyropsis*, *Acestridium* e *Hypoptopoma* (Chiachio *et al.*, 2008). Estes autores também não encontraram suportes inequívocos que confirmassem o monofiletismo do gênero *Hypoptopoma*, devido a inclusão de *Nannoptyopoma*. Desta forma, os autores sugeriram que *Nannoptyopoma* se trataria de um sinônimo júnior de *Hypoptopoma*, mas que isto precisava ser melhor investigado.

Contudo, as modificações taxonômicas e filogenéticas propostas por Chiachio *et al.* (2008) foram baseadas em uma filogenia demasiadamente pobre em amostragem taxonômica e em fracas evidências moleculares. As mudanças taxonômicas ali propostas precisam ser avaliadas como extremamente frágeis e necessitam de mais suportes inequívocos. Diante disto, neste trabalho, é aceita a

proposta de classificação e os graus de parentesco dentro de Hypoptopomatinae tradicionalmente sugeridas por Schaefer (1991, 1998 e 2003).

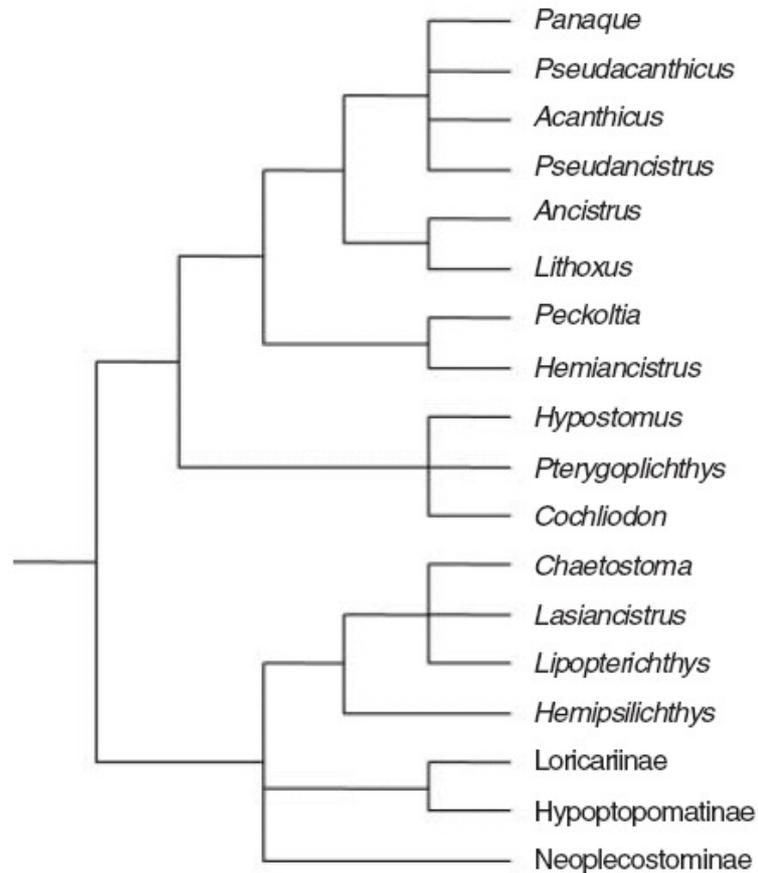


Figura 2. Filogenia de Howes (1983) sugerindo o *status* monofilético da subfamília Hypoptopomatinae.

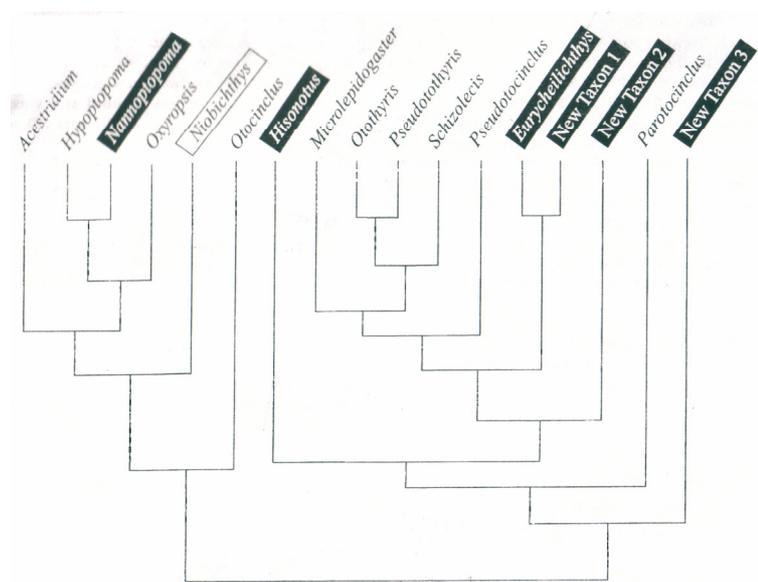


Figura 3. Hipótese filogenética proposta por Schaefer (1991, 1998) da subfamília Hypoptopomatinae evidenciando a monofilia das duas tribos Hypoptopomatini (1) e Otothiryini (2).

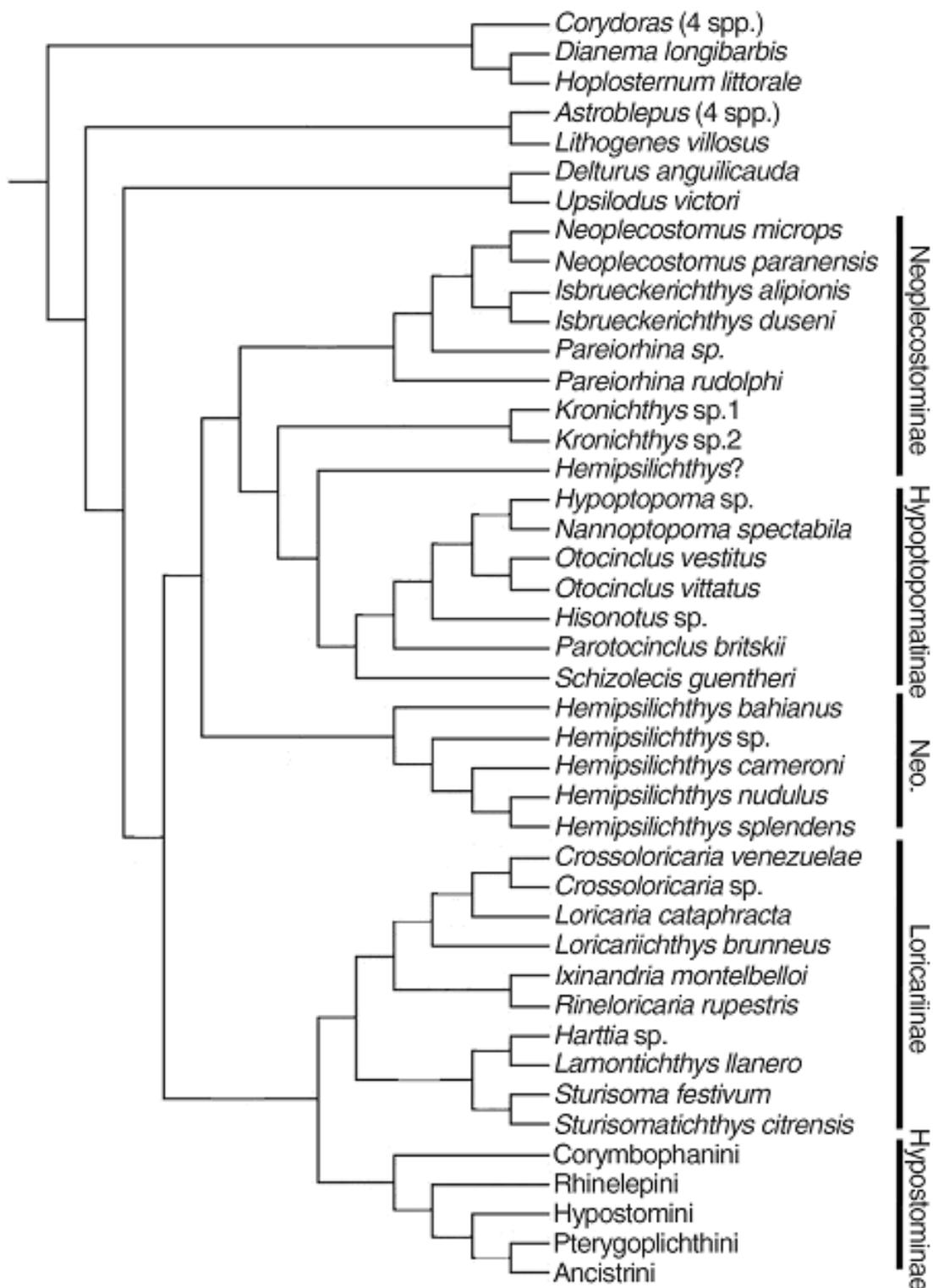


Figura 4. Hipótese de relacionamento filogenético de Armbruster (2004) baseado em caracteres osteológicos sugerindo ser monofilética a subfamília Hypoptopomatinae (Neo.=Neoplecostominae).

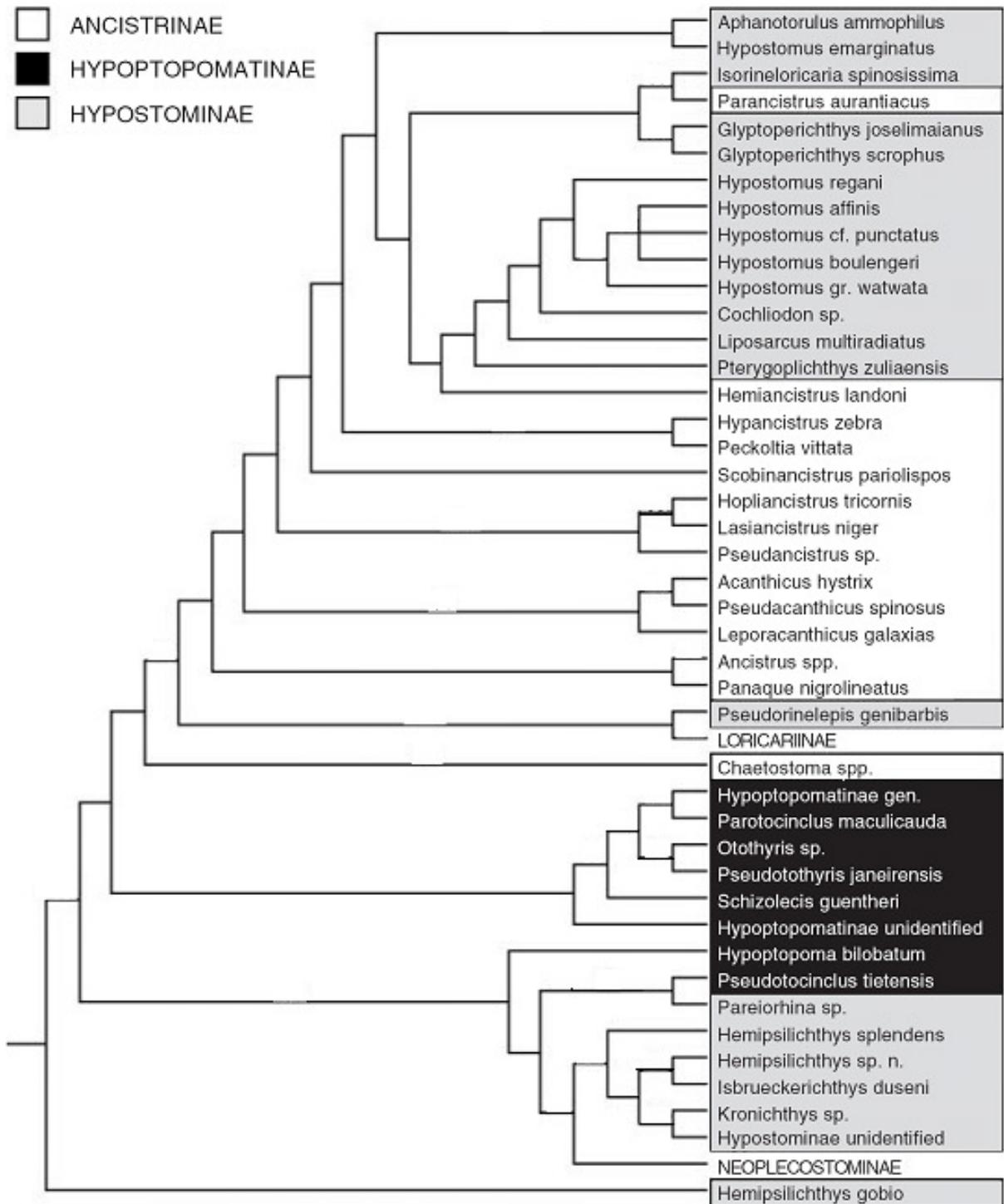


Figura 5. Filogenia de Montoya-Burgos *et al.* (1998) baseada nos genes mitocondriais 12S e 16S, evidenciando o *status* parafilético de Hypoptopomatinae.

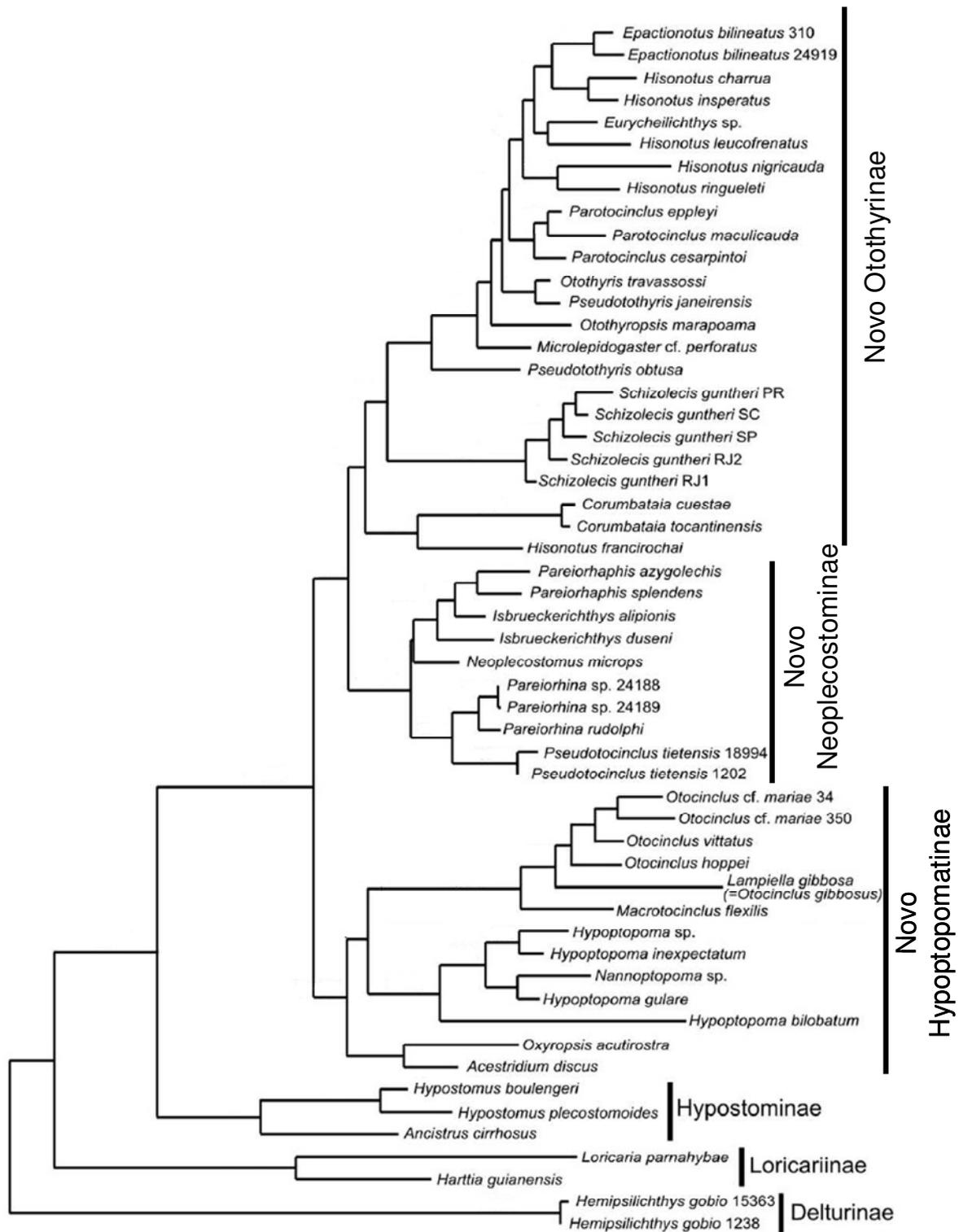


Figura 6. Hipótese de relações de parentesco em Loricariidae, com ênfase em Hypoptopomatinae, proposta por Chiachio *et al.* (2008).

### 1.3. O Gênero *Hypoptopoma*

A descrição original do gênero *Hypoptopoma*, realizada por Günther (1868) para abrigar a espécie *H. thoracatum*, foi baseada nas seguintes características: cabeça deprimida e espatulada, olhos posicionados lateralmente na borda da cabeça, brânquias cobertas por dois ossos, o opérculo (pequeno) e o interopérculo, sendo este maior. Essa diagnose também foi utilizada por Boeseman (1974). Schaefer (1991) acrescentou a seguinte sinapomorfia: canal pré-opercular presente e não homólogo à condição dos outros loricariídeos: este canal forma quase um semicírculo e passa pelo quinto infraorbital antes de entrar no pré-opérculo, em vez de seguir para o pterótico, como nos demais loricariídeos. Ainda, conforme Schaefer (*op. cit*), o disco mesetmóide neste gênero não é terminal e é bem separado da margem anterior do osso, e o suporte lateral do etmóide é alongado e delgado. Mais recentemente, Schaefer (1997) distinguiu o gênero *Hypoptopoma* dos demais membros de Hypoptopomatinae principalmente pelo espinho peitoral com serras na borda posterior, e 4 a 7 placas abdominais laterais emparelhadas anterior à placa pré-anal.

Atualmente são reconhecidas oito espécies válidas para o gênero *Hypoptopoma*: *H. joberti*, *H. steindachneri*, *H. thoracatum*, *H. gulare*, *H. bilobatum*, *H. guianense*, *H. inexpectatum* e *H. psilogaster* (Schaefer, 2003). Embora com poucas espécies descritas até então, Fowler (1915) propôs uma subdivisão deste gênero em dois subgêneros, sendo *Diapeltoplites* um subgênero com uma série mediana de placas abdominais completas, e o subgênero nominal com a série de placas incompleta.

No entanto, não existe ainda disponível na literatura uma proposta robusta de relações de parentescos dentro do gênero *Hypoptopoma* que pudesse suportar a presença de agrupamentos monofiléticos dentro do gênero. A maioria dos estudos filogenéticos ao nível da subfamília Hypoptopomatinae (*e.g.*, Schaefer, 1991 e 1998; Armbruster, 2004; Lehmann, 2006; Chiachio *et al.*, 2008) apresenta poucos táxons de *Hypoptopoma*, sendo, portanto, pouco elucidativas.

Cramer *et al.* (2007) apresentaram resultados preliminares sobre as relações filogenéticas de Hypoptopomatinae e Neoplecostominae e utilizaram apenas seis táxons terminais de *Hypoptopoma*. O agrupamento encontrado pelos autores fornece um indicativo da presença de dois grupos naturais dentro do gênero, como já sugerido por Fowler (1915) (Figura 7): grupo *thoracatum* e grupo *gulare*. O

primeiro consiste de espécies que apresentam espinho peitoral curto, não alcançando a porção distal do espinho ventral, e três séries longitudinais completas de placas abdominais (Figura 8B). Neste grupo, se enquadrariam *H. thoracatum*, *H. bilobatum*, *H. guianense* e *H. psilogaster*. O grupo *gulare* apresenta espinho peitoral longo, alcançando a porção distal do espinho ventral, e no máximo duas séries longitudinais completas de placas abdominais (Figura 8A). *Hypoptopoma gulare*, *H. inexpectatum*, *H. joberti* e *H. steindachneri* seriam as espécies atualmente válidas enquadradas neste grupo. De todo modo, mesmo que poucos resultados corroborem essa hipótese de agrupamentos, os resultados disponíveis ainda não são conclusivos. Portanto, a proposta de agrupamento adotado nesse trabalho pode ser artificial, mas será utilizada como referência.

Dentre as espécies de *Hypoptopoma* do grupo *gulare*, *H. gulare*, *H. joberti* e *H. steindachneri* ocorrem na bacia Amazônica; *H. inexpectatum* está presente apenas na bacia do Paraná/Paraguai (Schaefer, 2003). Dentre as espécies amazônicas, é importante destacar que *H. gulare* é citada por Schaefer (2003) como restrita à Amazônia peruana e venezuelana. Reis & Carvalho (2007) seguem a mesma hipótese de Schaefer (2003) e não consideraram *H. gulare* presente na Amazônia brasileira; apenas *H. joberti* e *H. steindachneri* estariam presente na região. Fowler (1945) fornece informações sobre a distribuição de *Hypoptopoma gulare* e relata sua presença em águas peruanas. Inventários ictiofaunísticos sugerem ainda que esta espécie poderia estar presente em regiões da Colômbia, nas bacias do Amazonas (Mojica *et al.*, 2005; Bogotá-Gregory & Maldonado-Ocampo, 2006) e Orinoco (Lasso *et al.*, 2004). Gosline (1945) supôs que a espécie estaria não apenas nas bacias do Amazonas e Orinoco, mas também no Paraguai. Estudos recentes de cunho biológico e ecológico, embora com menor rigor na identificação das espécies, têm registrado a presença desta espécie em vários lagos da Amazônia Central (Carvalho, 2005; Soares *et al.*, 2006; Granado-Lorêncio *et al.*, 2007).

As informações são ainda mais conflitantes, pois levantamentos prévios revelam exemplares-testemunho identificados como *H. gulare* depositados em várias coleções ictiológicas da América do Sul e norte-americanas (ICNMHN, FMNH, INPA, MBUCV, MCNG, MCP, MPEG, MZUSP, UNIR e UNMSM), provenientes das bacias do Caquetá-Japurá, Tocantins, Tapajós, Negro, Ucayali, Madeira, Purus e Juruá (Neodat, 2009; Species Link, 2009). Comunicações pessoais de diversos

pesquisadores trabalhando na Amazônia concordam com estas informações, mas destacam que diferenças morfológicas previamente verificadas entre essas populações de diferentes drenagens sugerem que estas sejam especificamente distintas, apontando para a existência de um complexo de espécies (J.A.S. Zuanon, L.H.Rapp Py-Daniel, com. pess.). Além disso, exemplares exibindo diversos morfotipos têm sido capturados ao longo da bacia amazônica que ainda não receberam uma identificação formal.

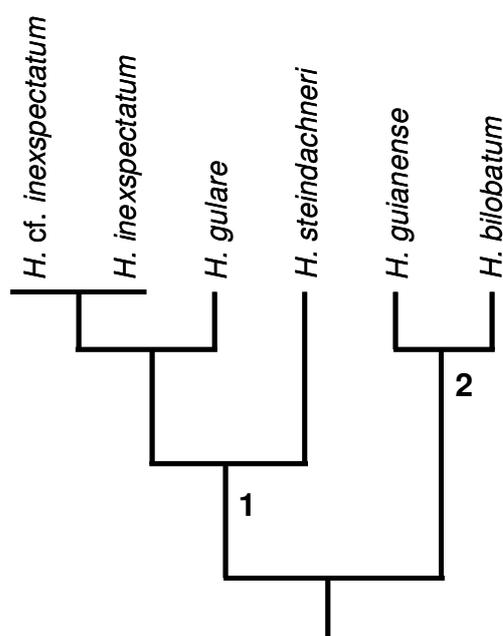


Figura 7. Relações filogenéticas entre espécies de *Hypoptopoma* baseadas em sequências de citocromo mitocondrial C-oxidase I evidenciando a presença de dois agrupamentos naturais dentro do gênero: grupo *gulare* (1) e grupo *thoracatum* (2) (retirada de Cramer *et al.*, 2007).

Ainda que *Hypoptopoma joberti* e *H. steindachneri* sejam atualmente espécies válidas e com distribuição geográfica aparentemente ampla na Amazônia brasileira (Schaefer, 2003; Reis & Carvalho, 2007), em nenhum dos inventários realizados publicados para a região há a citação destas espécies (*e.g.*, Rapp Py-Daniel *et al.* 2007).

Embora os problemas aqui abordados relacionados a esse grupo de espécies de cascudinhos já tivessem sido detectados há algum tempo (Rapp Py-Daniel, com. pess.) e exista atualmente um número relativamente alto de sistematas sul e norte-americanos pesquisando hipoptopomatíneos [*e.g.* Scott Schaefer e Adriana Aquino (AMNH), Roberto Reis e Pablo Lemahnn (PUC-RS), Francisco Provenzano

(MBUCV), Heraldo Britski (MZUSP) e Júlio Garavello (UFSCar)], além de trabalhos de inventários (Lasso *et al.*, 2004; Mojica *et al.*, 2005; Bogotá-Gregory & Maldonado-Ocampo, 2006; Soares *et al.*, 2006; Granada-Lorêncio *et al.*, 2007) e estudos filogenéticos no nível de subfamília (Schafer, 1991; 1998; Lemahhn, 2006; Cramer *et al.*, 2007; Chiachio *et al.*, 2008), o trabalho mais completo sobre a nomenclatura das espécies do gênero ainda é o de Boeseman (1974).

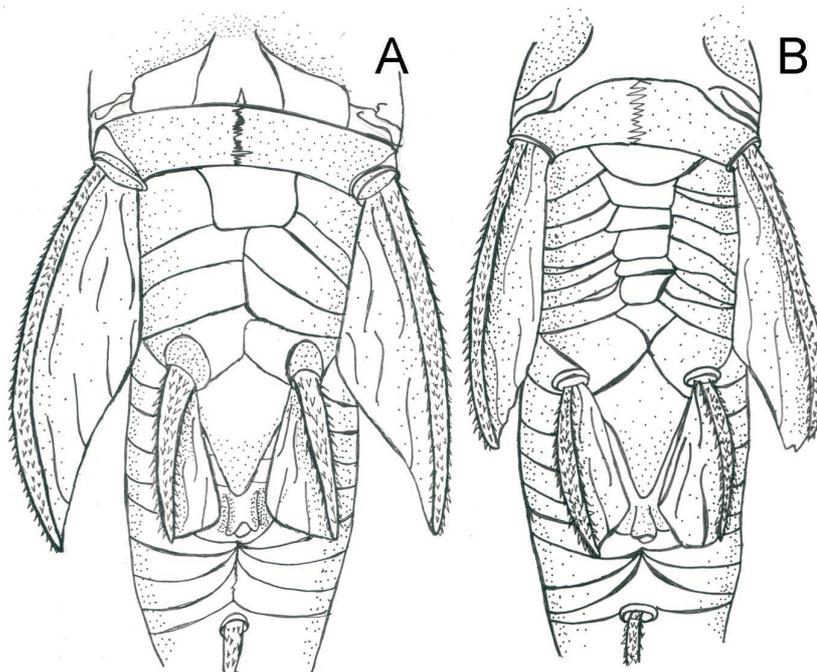


Figura 8. Desenhos esquemáticos em vista ventral exemplificando os dois grupos hipotéticos de *Hypoptopoma*: grupos *gulare* (A) e *thoracatum* (B).

Após a descrição de *Hypoptopoma psilogaster* por Fowler em 1915, a última descrição de uma nova espécie para este gênero foi *H. guianense*, realizada há exatamente 35 anos (Boeseman, 1974). Após essa data, os últimos trabalhos publicados foram o estudo sistemático dos hipoptopomatíneos da Argentina realizado por Aquino (1997) e a redescrição de *H. inexpectatum*, espécie da bacia do Paraguai, publicada por Aquino & Miquelarena (2000). Para a Bacia Amazônica, existe apenas o trabalho de Schaefer (1996b), no qual há uma breve descrição morfológica do exemplar tipo de *H. steindachneri*.

A ausência de estudos sobre as espécies de *Hypoptopoma* da Bacia Amazônica tem gerado uma indefinição taxonômica dessas espécies, que, associada à imprecisão da atual distribuição geográfica deste grupo, está gerando conflitos quanto à identificação de exemplares do gênero *Hypoptopoma* na região. O

acúmulo de problemas taxonômicos envolvendo, não apenas este grupo de peixes, mas também vários outros, pode se tornar um agravante para a compreensão do real número de espécies de peixes na região Neotropical. Adicionalmente, estudos cujas identificações são deficientes podem provocar graves ruídos em análises mais complexas quando se pretende estudar áreas prioritárias para conservação, já que podem, conseqüentemente, causar sub ou superestimativas de biodiversidade.

Juntamente com o potencial para a aquarifilia que as espécies de *Hypoptopoma* possuem (Lazzarotto, com. pess.), as indefinições envolvendo essas espécies tornam necessário um estudo que possa diagnosticar e delimitar taxonomicamente os exemplares das espécies de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* da bacia amazônica, bem como apontar possíveis novas espécies.

Ademais, diversos estudos envolvendo espécies hipoteticamente com ampla distribuição geográfica na Amazônia têm detectado várias espécies novas para a ciência. Nesta esfera de estudo, revisões taxonômicas recentes têm ampliado o conhecimento sobre a biodiversidade amazônica: Ribeiro (2004), estudando o ancistríneo *Pseudancistrus barbatus* identificou cinco novas espécies; mais recentemente, o estudo filogeográfico de *Pimelodus blochii* (Rocha, 2006) resultou em duas novas espécies. Bührnheim & Malabarba (2006), por sua vez, revisaram o queirodontíneo *Odontostilbe fugitiva* e constataram haver três novas espécies dentre os exemplares analisados. O crescente esforço de pesquisadores em revisões taxonômicas de peixes amazônicos e neotropicais poderia aumentar esta lista de maneira expressiva.

Diante disso, o presente estudo teve como objetivo avaliar a diversidade taxonômica desse grupo de cascudinhos na bacia Amazônica, contribuindo para um melhor conhecimento da biodiversidade aquática da região.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo Geral**

Diagnosticar morfologicamente espécies de cascudinhos do gênero *Hypoptopoma* (grupo *gulare*) da Bacia Amazônica.

### **2.2. Objetivos Específicos**

- Redescrever taxonomicamente a espécie *Hypoptopoma gulare*;
- Reconhecer e caracterizar morfotipos associados nominalmente a *H. gulare*;
- Descrever eventuais novas espécies a partir dos morfotipos reconhecidos.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Material Examinado

Neste estudo, foram examinadas imagens digitais dos holótipos de *Hypoptopoma gulare*, de *H. joberti* e de *H. steindachneri* e as descrições originais destas e das demais espécies de *Hypoptopoma* (Günther, 1868; Cope, 1878; Vaillant, 1880; Holmberg, 1893; Boulenger, 1895). As instituições (em ordem alfabética) que contribuíram com material, incluindo imagens dos tipos e de espécimes-testemunho, foram as seguintes:

ANSP – Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, EUA;

INPA – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil;

MBUCV – Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela;

MCNG – Museo de Ciencias Naturales de Guanare, Guanare, Venezuela;

MCZ – Museum of Comparative Zoology of Harvard University, Massachusetts, EUA;

MHNLS - Museo de História Natural La Salle, Caracas, Venezuela;

MNHN – Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França;

MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil;

MUSM – Museo de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru.

MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil;

NMW – Naturhistorisches Museum, Viena, Áustria;

UNIR – Universidade Federal de Rondônia, Porto Velho, Brasil;

ZMA – Zoolisches Museum, Universiteit van Amsterdam, Amsterdã, Holanda.

Embora algumas coleções citadas na Introdução também tenham material identificado como *H. gulare*, elas não foram ainda incluídas nas análises. São elas:

ICNMHN – Instituto de Ciências Naturais do Museu de História Natural da Universidade Nacional de Colômbia, Bogotá, Colômbia;

FMNH – Museu de História Natural, Chicago, Estados Unidos;

MCP – Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

### **3.2. Dados Morfométricos e Merísticos**

De cada exemplar, foram tomadas 22 medidas corporais (Figura 9), sempre que possível do lado esquerdo do exemplar, e 10 contagens merísticas. Para esse procedimento, foi utilizado um paquímetro digital com precisão de 0,1 mm e estereomicroscópio. Para a análise morfométrica, foram calculadas proporções corporais com base nas medidas brutas do comprimento padrão e do comprimento da cabeça. As medidas e contagens foram baseadas em Boeseman (1968; 1974), Britski & Garavello (1984) e Aquino *et al.* (2001), como segue:

#### 3.2.1. Medidas

1. Comprimento padrão (CP) – distância entre a extremidade do focinho e a base do nadadeira caudal;
2. Comprimento da cabeça (CC) – distância entre a extremidade do focinho e a extremidade posterior do opérculo;
3. Altura da cabeça (AC) – altura tomada imediatamente ao limite anterior da cintura escapular;
4. Largura do corpo na região dorsal (LCD) – maior largura, ao nível da inserção da nadadeira dorsal;
5. Largura do corpo na região da inserção da nadadeira anal (LCA) – medida ao nível da origem da nadadeira anal;
6. Altura do corpo na região da inserção da nadadeira dorsal (ACD) – maior altura, imediatamente anterior à inserção da nadadeira dorsal;
7. Diâmetro orbital (DO) – distância medida horizontalmente;
8. Distância interorbital (DIO) – Menor distância entre as órbitas, tomada acima da cabeça;
9. Distância entre o olho e a narina (DON) – menor distância entre o olho e a narina posterior;

10. Distância entre as narinas (DN) – menor distância entre as aberturas nasais posteriores;
11. Comprimento do focinho (CF) – distância entre a extremidade do focinho e a borda anterior da órbita;
12. Comprimento da base da dorsal (CBD) – da base do espinho até a base do último raio da nadadeira;
13. Comprimento da base da peitoral (CBP) – da base do primeiro ao último raio da nadadeira;
14. Comprimento da base da pélvica (CBV) – da base do primeiro ao último raio da nadadeira;
15. Comprimento da base da anal (CBA) – da base do primeiro ao último raio da nadadeira;
16. Distância pré-dorsal (DPD) – distância entre a extremidade do focinho e a base do acúleo da nadadeira dorsal;
17. Distância pós-anal (DPOA) – distância entre a extremidade posterior da base da nadadeira anal e a base da nadadeira caudal;
18. Distância entre o ânus e a anal (DAA) – distância entre o ânus e a base do primeiro raio indivisivo da anal;
19. Comprimento do espinho dorsal (CED) – distância entre a base do espinho da nadadeira dorsal e sua extremidade distal;
20. Comprimento do espinho peitoral (CEP) – distância entre a base do espinho da nadadeira peitoral e sua extremidade distal;
21. Altura do pedúnculo caudal (APC) – menor altura do pedúnculo;
22. Largura da cabeça (LC) – maior largura na porção interopercular;

### 3.2.2. Contagens

1. Placas laterais – número de placas laterais do corpo, a partir da primeira placa perfurada até a última do pedúnculo caudal, exceto placas nitidamente menores situadas sobre a base dos raios medianos da nadadeira caudal;

2. Placas entre a dorsal e a caudal– número de placas entre a extremidade posterior da nadadeira dorsal e o primeiro raio da nadadeira caudal;
3. Placas entre a nadadeira anal e a caudal – número de placas entre a extremidade posterior da nadadeira anal e a nadadeira caudal;
4. Dentes do pré-maxilar – número de dentes presentes em ambos os pré-maxilares, direito e esquerdo, sendo considerado na descrição apenas o valor correspondente ao maior número de dentes;
5. Dentes do dentário – número de dentes presentes em cada dentário, direito e esquerdo; novamente, apenas o maior valor foi considerado para a descrição;
6. Raios da nadadeira dorsal – incluindo o espinho dorsal mais os raios seqüentes ramificados;
7. Raios da nadadeira peitoral – incluindo o espinho peitoral mais os raios seqüentes ramificados;
8. Raios da nadadeira pélvica – incluindo o primeiro raio indivisivo mais os raios seqüentes ramificados;
9. Raios da nadadeira anal – incluindo o primeiro raio indivisivo mais os raios seqüentes ramificados;
10. Raios da nadadeira caudal – incluindo os dois raios indivisivos mais os raios ramificados.

Neste trabalho a descrição das contagens dos raios das nadadeiras é feita usando algarismos romanos maiúsculos para os acúleos (p.ex., I), romanos minúsculos para raios indivisivos (p.ex., i) e algarismos arábicos para os raios ramificados (p. ex., 6).

### **3.3. Caracteres Qualitativos**

Além das informações quantitativas, também foram levantados dados qualitativos que fossem importantes para a diagnose e/ou descrição das espécies. Incluem informações sobre coloração formato do corpo e de suas diferentes partes e presença ou ausência de determinadas estruturas. É importante deixar claro também que neste trabalho foi usado o termo “serras peitorais” para se referir às

projeções que eventualmente estavam presente no espinho da nadadeira peitoral, seguindo Schaefer (1997).

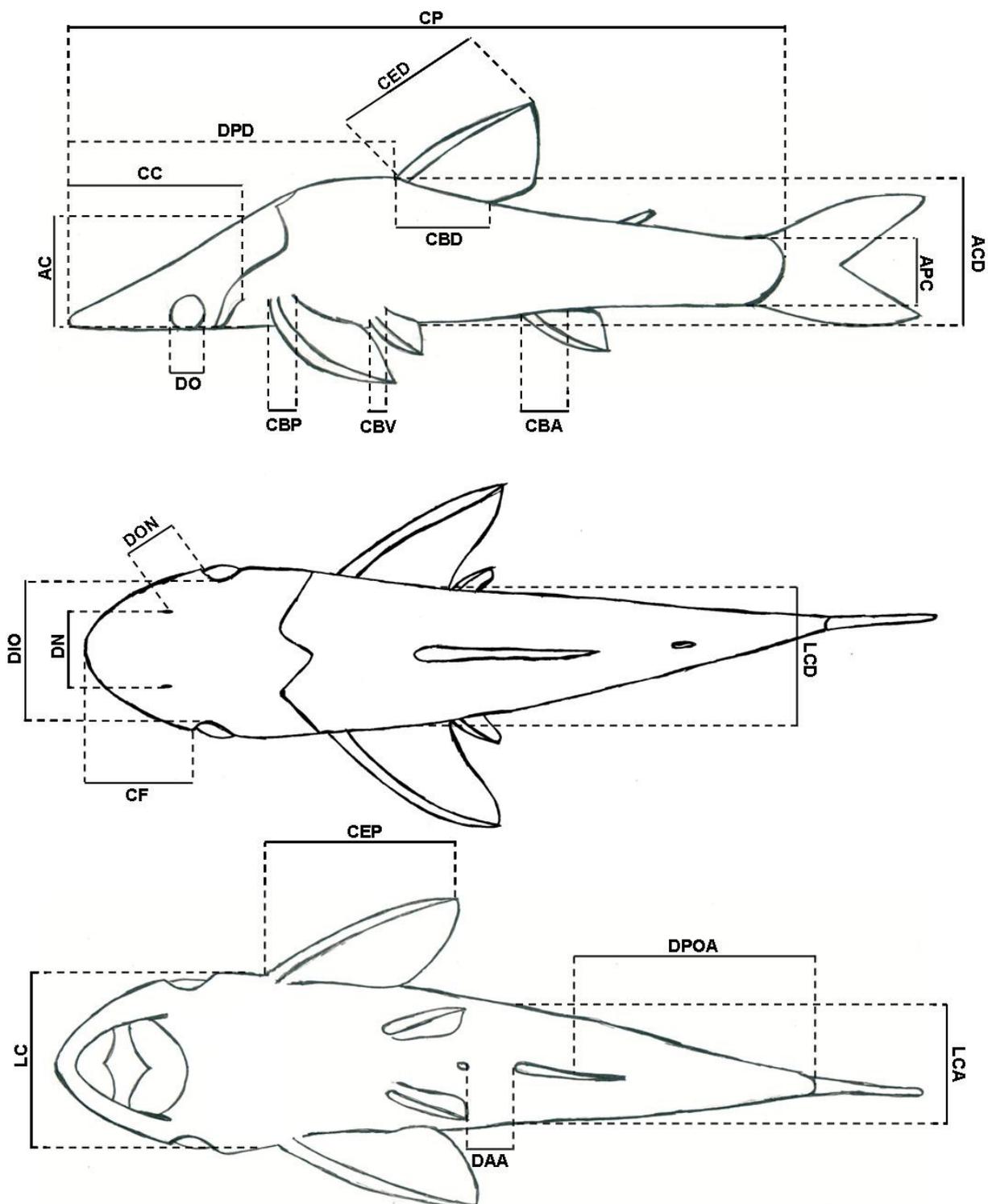


Figura 9. Ilustração esquemática das medidas utilizadas para a caracterização das espécies de *Hypoptopoma* do grupo *gulare*.

### 3.4. Apresentação do Material Examinado

Nas seções que seguem a descrição do material utilizado nas análises, a apresentação segue da seguinte maneira: país de origem; *status* do lote, descrito apenas se for referente aos exemplares-tipo (p. ex., holótipo); acrônimo da coleção ou museu, seguido pelo número de tombamento; a quantidade de espécimes no lote entre parênteses; comprimento padrão ou, em caso de dois ou mais exemplares comporem o lote, valor mínimo e máximo do comprimento (se esta informação estiver disponível); localidade e local de coleta; coordenadas geográficas (quando não informada é em decorrência da ausência desta informação nas etiquetas); coletor; data de coleta.

### 3.5. Material Comparativo

Para fins comparativos, foram utilizados espécimes de grupos taxonômicos próximos aos cascudinhos de *Hypoptopoma* gr. *gulare*:

*Hypoptopoma guianense*: **Venezuela**: MHNLS não catalogado (1), 48,46 mm CP, rio Guey, bacia do Orinoco; C. do Nascimento; 18/i/2008. **Brasil**: MZUSP 36230 (3), 33,78-48,51 mm CP, Lago Supiá, Médio rio Solimões, Codajás; EPA; 24/ix/1968. INPA não catalogado (6), 45,04-57,23 mm CP, rio Uraricoera, rio Branco, Estação Ecológica Ilha de Maracá; Equipe de Ictiologia do INPA; 18/iii/2004.

*Hypoptopoma thoracatum*: **Peru**: MZUSP 36194 (3), 63,09-64,28 mm CP, rio Neshuya, rio Ucayali, Pucallpa; H. Ortega; xi/1980. **Brasil**: INPA 14363 (2), 33,61-41,25 mm CP, Lago Janauacá, rio Solimões, Manaus; Aragão; 12/ix/1979.

*Nannoptopoma* sp.: **Bolívia**: ZMA 980 (10); Isiboro, rio Mamoré, Gundo Novia; 26/x/1985.

*Oxyropsis* sp. **Venezuela**: MBUCV 23098 (2), 35,16-40,04 mm CP; rio Autana, Bacia do rio Orinoco; Machado & Chernoff; 11/ii/1992. **Brasil**: INPA 9250 (14), Igarapé lazinho, Morro Seis Lagos, São Gabriel da Cachoeira; J. Zuanon & P. Petry; 26/iii/1990.

*Niobichthys* sp.: **Venezuela**: MBUCV 14903 (3), 54,05-54,93 mm CP; rio Bazio, Bacia do rio Orinoco, R. Royero, O. Zerem & L. Silva; 27/ii/1985.

### 3.6. Análise Estatística

A morfometria é uma análise da forma corporal em relação ao tamanho, por meio de métodos numéricos. É uma análise usual em biologia evolutiva, além de propiciar a interpretação e comparação precisa dos padrões de variação de caracteres quantitativos (Cavalcanti & Lopes, 1990; Monteiro & Reis, 1999).

Os complexos padrões de variação morfométrica dos organismos requerem, eventualmente, o uso de técnicas de análise estatística multivariada, que permitem considerar simultaneamente a variação dos diversos caracteres quantitativos. Estas técnicas são extremamente úteis na ordenação dos dados morfométricos, permitindo que parâmetros biológicos subjacentes às relações morfológicas entre indivíduos, ou grupos, possam ser mais facilmente detectados e interpretados (Cavalcanti & Lopes, 1990; Reis, 1988).

As principais ferramentas de análises multivariadas que têm sido utilizadas em estudos taxonômicos são a Análise de Componentes Principais – PCA (*e.g.* Bührnheim & Malabarba, 2006) e Análise de Variáveis Canônicas – AVC (*e.g.* Garavello & Reis, 1998; Artoni *et al.*, 2006). A PCA é uma análise que pressupõe relações lineares entre variáveis, o que nem sempre é observado nos estudos morfométricos. Ademais é mais recomendável quando nenhum padrão *a priori* de relações pode ser sugerido ou especulado (Blackith & Reyment, 1971). Em análises multivariadas como a PCA, nem sempre a separação entre formas é completa, pois pode ocorrer dentro de cada grupo (espécie, população, etc.) uma dependência entre tamanho e forma, onde os componentes principais sempre vão manter informações residuais do tamanho que influenciam na discriminação (Peres-Neto, 1995). Para eliminar essa influência, foram criadas técnicas como a Análise de Variáveis Canônicas Independente do Tamanho – AVCi (Reis *et al.*, 1990). A AVCi, além de diferenciar-se da PCA pela remoção do efeito do tamanho dos indivíduos, distingue-se ainda pela hipótese da existência de grupos naturais que são estabelecidos *a priori* (Peres-Neto, 1995; Valentin, 1995). Sendo assim, optou-se, neste trabalho, pela AVCi.

Os dados brutos das medidas morfométricas foram inicialmente normalizados, seguido da transformação a partir do logaritmo natural dos dados, de acordo com o protocolo estabelecido por Reis *et al.* (1990). Posteriormente, os dados foram submetidos a uma Análise de Variância Multivariada (MANOVA) objetivando testar

diferenças significativas entre os grupos *a priori* estabelecidos através do resultado fornecido pelo Wilk's lambda e nível de significância de 0,05. Uma Análise de Variáveis Canônicas (ACV) independente do tamanho produziu um gráfico para avaliar o agrupamento dos espécimes estudados nos dois eixos que melhor resumiram o padrão dos dados (Reis *et al.*, 1990).

As análises foram executadas utilizando dois pacotes estatísticos: Paleontological Statistics (PAST 1.84) (Hammer *et al.*, 2001) e BioEstat 4.0 (Ayres & Ayres Jr., 2005).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Material Analisado

Foram analisados 318 espécimes de *Hypoptopoma* do grupo *gulare*. Baseado em caracteres qualitativos e pelo padrão geral e coloração inicialmente observados nos exemplares, eles foram agrupados *a priori* em cinco morfotipos, sendo um associado a *H. gulare* (224 espécimes) e os demais a espécies novas: *H. sp. n.* “Urucu” (11 espécimes), *H. sp. n.* “Trombetas” (65 espécimes), *H. sp. n.* “anão” (15 espécimes) e *H. sp. n.* “Marajó” (3 espécimes).

Como já esclarecido, as análises dos exemplares-tipo de *H. gulare*, *H. steindachneri* e *H. joberti* foram feitas apenas com base em fotos e nas descrições originais. Basicamente, três situações simultâneas foram encontradas: i) as descrições originais não são claras e não fornecem informações suficientemente diagnósticas para separar as espécies; ii) as imagens obtidas mostram grande similaridade entre os holótipos (Figura 10); e iii) nenhum morfotipo encontrado neste trabalho pôde ser associado a *H. joberti* nem a *H. steindachneri*, apenas a *H. gulare*. Diante da ausência de suportes inequívocos que mantivessem *H. joberti* e *H. steindachneri* como espécies válidas, estas foram tratadas neste trabalho como sinônimas de *H. gulare*. O detalhamento das evidências que me levaram a esta conclusão é apresentado na Discussão deste trabalho.

### 4.2. Análise Multivariada

Pelo fato do baixo número de exemplares de um dos morfotipos, *Hypoptopoma sp. n.* “Marajó”, este não foi incluído nas análises que seguem descritas.

Através da Análise de Variância Multivariada foram detectadas diferenças significativas quanto à morfometria entre os morfotipos reconhecidos (Wilk's lambda=0,01838;  $F_{66,438}=15,13$ ;  $p<0,000001$ ). De forma geral, pela Análise de Variáveis Canônicas foi possível separar, com base nas características morfométricas, algumas das espécies *a priori* determinadas, que serão descritas mais a seguir (Figura 11). O primeiro eixo canônico reteve 75,23% de toda a variação dos dados, ao passo que 21,19% foram retidos pelo segundo eixo. No total, mais de 96% da informação foram resumidas nos dois primeiros eixos.



Figura 10. Holótipos de *Hypoptopoma steindachneri* (NMW 46272) e de *Hypoptopoma joberti* (MNHN A.1966) e um espécime não-tipo de *Hypoptopoma gulare* (INPA 17470).

No primeiro eixo, as medidas que mais contribuíram para a discriminação dos grupos foram largura da cabeça, distância interorbital, diâmetro do olho e comprimento do focinho. Por outro lado, as medidas mais importantes para o segundo eixo foram distância entre o olho e a narina, comprimento da cabeça, distância interorbital, comprimento do focinho e altura da cabeça (Tabela 1). Claramente, pode ser observado que as principais diferenças detectadas pela análise estiveram relacionadas à cabeça.

*Hypoptopoma* sp. n. “Urucu” e *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” apresentaram uma grande sobreposição, evidenciando uma grande semelhança na morfometria dessas espécies. Apesar disso, as informações diagnósticas para essas duas espécies, disponíveis mais adiante, não deixam dúvidas que se tratam de entidades diferentes.

O primeiro eixo separou claramente as espécies *H.* sp. n. “Urucu” e *H.* sp. n. “Trombetas” das demais espécies. Por outro lado, pelo segundo eixo observa-se uma total separação entre *H.* sp. n. “anão” e *H. gulare*.

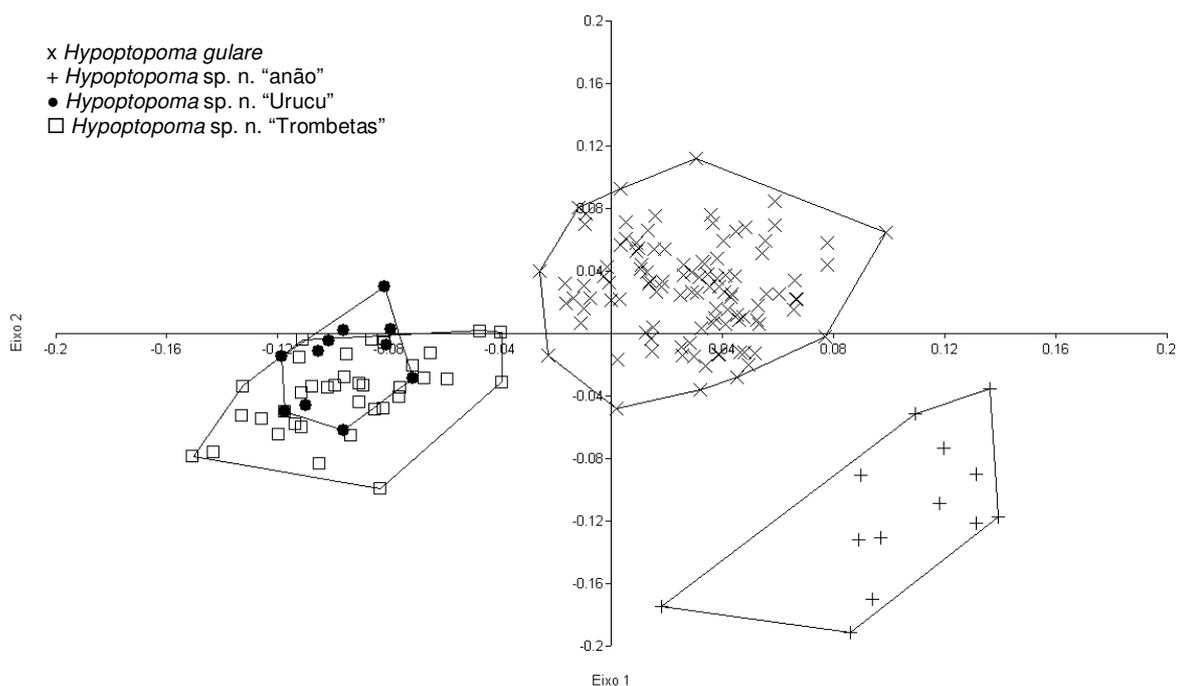


Figura 11. Projeções dos escores individuais obtidos através da Análise de Variáveis Canônicas de exemplares de *Hypoptopoma* grupo *gulare* da bacia amazônica. Os polígonos demarcam os conjuntos de espécies definidas a priori pelo autor.

Tabela 1. Autovalores obtidos através da Análise de Variáveis Canônicas (AVC) para espécimes de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* oriundos da Bacia Amazônica. Valores destacados referem-se às medidas que mais contribuíram para a separação pelos dois primeiros eixos da AVC.

Medidas	Eixo 1	Eixo 2
Comprimento padrão	0,03	0,07
Comprimento da cabeça	-0,04	<b>0,37</b>
Altura da cabeça	0,21	0,23
Largura do corpo na região dorsal	0,07	0,01
Largura do corpo na região anal	-0,10	-0,06
Altura do corpo na região dorsal	0,06	0,08
Diâmetro orbital	<b>0,46</b>	-0,15
Distância inteorbital	<b>0,47</b>	<b>0,29</b>
Distância entre o olho e a narina	0,02	<b>0,68</b>
Distância entre as narinas	0,11	-0,06
Comprimento do focinho	<b>-0,30</b>	0,24
Comprimento da base da dorsal	0,11	-0,12
Comprimento da base da peitoral	0,08	-0,05
Comprimento da base da ventral	0,08	-0,01
Comprimento da base da anal	-0,03	0,11
Distância pré-dorsal	0,09	-0,05
Distância pós-anal	0,07	-0,11
Distância entre o ânus e a anal	-0,09	0,18
Comprimento do espinho dorsal	0,11	-0,12
Comprimento do espinho peitoral	0,08	0,20
Altura do pedúnculo caudal	0,09	-0,21
Largura da cabeçab	<b>0,57</b>	0,03

### 4.3. Descrição e Diagnose

#### ***Hypoptopoma gulare* Cope, 1878**

(Figura 12; Tabela 2)

*Hypoptopoma gulare* Cope, 1878. Localidade tipo: rio Marañon, Amazônia Peruana. Holótipo: ANSP 21477.

*Hypoptopoma joberti* (Vaillant, 1880). *Otocinclus joberti* Vaillant, 1880 (descrição original incluindo a espécie no gênero *Otocinclus*). Localidade tipo: Calderão, Brasil. Holótipo: MNHN 1966. – Gosline, 1945 (considera sinônimo júnior de *H. gulare*). – Schaefer, 2003 (lista e distribuição). – Reis & Carvalho (2007) (lista e distribuição). – Ferraris (2007) (lista e distribuição).

*Hypoptopoma steindachneri* Boulenger, 1895. Localidade tipo: Foz do rio Negro. Holótipo: NMW 46272. – Steindachner, 1879 (citação errônea como *Hypoptopoma thoracatum*). – Schaefer, 1996 (redescrição do holótipo). – Schaefer, 2003 (lista e

distribuição). – Reis & Carvalho, 2007 (lista e distribuição). – Ferraris, 2007 (lista e distribuição)

**Diagnose:** *Hypoptopoma gulare* pode ser distinguida das demais espécies, exceto *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”, *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas”, *Hypoptopoma* sp. n. “anão” e *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó”, pela presença de apenas duas séries longitudinais completas de placas abdominais (vs. três séries) e pelo espinho peitoral longo, alcançando a porção distal do espinho ventral (vs. espinho curto, não alcançando a porção distal do espinho ventral). Distingue-se de *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu” pela presença de nadadeira adiposa, mesmo que rudimentar (vs. ausente) e pela cabeça mais larga, ocupando entre 22,5 e 27,0% do comprimento padrão (vs. 20,5-21,5%). Distingue-se de *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” pelo menor número de placas laterais (22-23 em *gulare* vs. 24-25 em *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas”), de *Hypoptopoma* sp. n. “anão” pela presença de placa anal simples (vs. dupla) e de *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó” pela ausência de margens laterais do focinho conspicuamente côncavas (vs. reta) e placa anal alcançando o orifício anal (vs. não alcançando). Finalmente, esta espécie pode ser separada de *Hypoptopoma inexpectatum*, espécie da bacia do Paraná/Paraguai, pela faixa na margem rostral do focinho livre de odontodes alcançando até a placa do primeiro infraorbital (vs. presença de faixa estreita que alcança o limite entre as placas do segundo e terceiro infraorbitais).

**Descrição:** dados morfométricos e merísticos disponíveis na Tabela 2. Corpo moderadamente alongado; maior altura do corpo, medida na base do espinho dorsal, 17,3-22,9% do comprimento padrão. Perfil dorsal, da extremidade do focinho até a origem da nadadeira dorsal, reto a levemente convexo; da origem da nadadeira dorsal ao pedúnculo caudal, reto a côncavo anteriormente. Perfil ventral, da extremidade do focinho até a origem da nadadeira pélvica, reto a ligeiramente convexo; levemente côncavo entre a origem da nadadeira pélvica e o pedúnculo caudal. Focinho, em vista dorsal ou ventral, arredondado ou em forma de triângulo em alguns exemplares; extremidade do focinho arredondada. Região anterior às narinas com uma pequena depressão. Corpo entre as origens das nadadeiras dorsal e peitoral triangular em secção transversal; tronco posteriormente arredondado em

secção transversal; prosseguindo a distintamente ovóide posteriormente. Margens das placas laterais, dorsais e ventrais com odontodes bem desenvolvidos.

Olhos de tamanho medianos (diâmetro da órbita 17,8-23,8% do comprimento da cabeça); posicionados lateralmente; visíveis dorsal e ventralmente; distância interorbital compreendendo 58,6-79% do comprimento da cabeça. Nadadeira dorsal, quando adpressa, ultrapassando a linha vertical da extremidade posterior da base da nadadeira anal. Nadadeira peitoral, quando adpressa, alcançando ou ultrapassando a região apical do acúleo da nadadeira pélvica. Nadadeira pélvica ultrapassando o orifício anal. Nadadeira caudal emarginada a bifurcada, com lóbulos de tamanhos iguais.

Serras do espinho da nadadeira peitoral presentes na porção posterior; às vezes, ausente. Quando presentes, sempre pouco desenvolvidas, e dispostas geralmente na porção proximal do espinho, ou em até 2/3, mas nunca em toda sua.

Placas na série lateral entre 22 e 23. Linha lateral completa. 11 a 13 placas entre as nadadeiras dorsal e caudal. Presença de 8 ou 9 placas entre as nadadeiras anal e caudal. Abdome totalmente coberto por placas, exceto em exemplares pequenos, geralmente com menos de 50 mm de comprimento padrão. Formato e número das placas abdominais variáveis: 3 a 9 em cada série completa. Séries completas separadas por uma série incompleta mediana de placas, geralmente composta por uma ou duas placas. Placas pré-torácicas, aquelas presentes imediatamente anterior à cintura escapular, bem desenvolvidas; 1 ou 2 pares, com tamanho e forma bastante variáveis. Placa pré-anal bem desenvolvida. Odontodes uniformemente distribuídos sobre a cabeça e corpo; aqueles sobre as margens do focinho maiores que os restantes da cabeça. Margem livre de odontodes na margem rostral do focinho pequena, se estendendo até as placas do primeiro infraorbital.

Dentes delgados e bífidos, com cúspide principal larga e de ápice arredondado; cúspide menor terminando em ponta. Pré-maxilar com 10 a 23 e dentário com 12 a 23 dentes. Disco oral ovóide; papiloso, principalmente o lábio inferior. Barbilhões maxilares presentes.

**Coloração em álcool:** dorso castanho-claro, com manchas escuras irregulares; focinho geralmente mais escuro que o restante do corpo. Superfície ventral uniformemente amarelada. Nadadeira dorsal com uma faixa transversal escura e com uma mancha igualmente escura na região basal do espinho, mas, algumas

vezes, amarelada uniformemente. Nadadeiras peitoral e pélvica uniformemente amareladas. Nadadeira anal às vezes com pontos mais escuros. Nadadeira caudal com manchas castanho-escuras, mais ou menos dispostas em faixas transversais largas. Uma faixa escura, nem sempre evidente, cobrindo praticamente a metade lateral do corpo, iniciando-se um pouco difusa nas primeiras placas laterais e estendendo-se até a base da nadadeira caudal.

**Distribuição geográfica:** exemplares de *Hypoptopoma gulare* foram analisados dos rios Ucayali, Japurá, Purus, Japurá, Madeira e de regiões de várzea da Amazônia Central (Figura 13).

**Material examinado: PERU:** Holótipo: ANSP 21477, 81,95 mm CP, Rio Marañon, Loreto; Prof. Jamens Orton; 1877. MUSM 18487 (1), Rio Pastaza, Alto Amazonas; 12/viii/1999. MZUSP 15308 (1), 84,79 mm CP, Rio Corrientes; M. Villacorta-Correa; 21/xi/1978. MZUSP 26202 (1), 55,33 mm CP, Rio Ucayali; H. Ortega; 16/vii/1975. MZUSP 36196 (2), 52,88-60,67 mm CP, Rio Ucayali; H. Ortega; 15/v/1973. MZUSP 36199 (12), 69,14-76,94 mm CP, Cocha Romaine, Rio Ucayali; H. Ortega; 17/xi/1979. MZUSP 36200 (1), 70,48 mm CP, Laguna Yarinacocha, Rio Ucayali; H. Ortega; 16/vii/1975. MZUSP 36201 (1), 69,74 mm CP, Laguna Yarinacocha, Rio Ucayali; H. Ortega; 09/viii/1973. MUSM 1993 (7), 61,20-87,16 mm CP, rio Maniti, afluente do Amazonas, Iquitos; R. Vari *et al.*; sem data. **BRASIL:** INPA 2420 (27), 80,50-88,48 mm CP, Paraná Jarauá, Rio Japurá; Equipe de Ictiologia do INPA; ii/1980. INPA 14230 (1), 50,81 mm CP, Lago Amaná, Rio Japurá; R. Best. INPA 17105 (1), 82,08 mm CP, Rio Purus; 4° 7' 47,2" S e 61° 34' 51,7" W; L.H. Rapp Py-Daniel & C.P. Deus; 12/vi/2001. INPA 17107 (2), Rio Purus; 4° 7' 47,2" S e 61° 34' 51,7" W; L.H. Rapp Py-Daniel *et al.*; 12/vi/2001. INPA 17109 (1), 88,65 mm CP, Rio Purus; 4° 7' 47,2" S e 61° 34' 51,7" W; L.H. Rapp Py-Daniel *et al.*; 13/vi/2001. INPA 17470 (3), 68,04-84,83 mm CP, Lago Jarí, Bacia do rio Purus; 4° 46' 23,8" S e 62° 10' 56,1" W; L.H. Rapp Py-Daniel *et al.*; 09/vi/2001. INPA 18549 (2), 81,17-84,71 mm CP, Rio Abufari, Bacia do rio Purus; L.H. Rapp Py-Daniel *et al.*; 08/xii/2000. INPA 18558 (3), 61,62-77,49 mm CP, Rio Purus; L.H. Rapp Py-Daniel *et al.*; 08/xii/2000. INPA não catalogado (5), 68,17-87,07 mm CP, Rio Purus; C. Duarte; 03/vi/2006. MZUSP 57808 (1), 57,65 mm CP, Rio Purus; F. Langeani *et al.*; 27/vii/1996. INPA não catalogado (3), 68,67-82,49 mm CP, Canal Xiborena, Lago Catalão, encontro

dos rios Negro e Solimões; 3° 11' 15,5" S e 59° 55' 20,8" W; L.H. Rapp Py-Daniel & C. Cox-Fernandes; 15/ii/2000. INPA não catalogado (11), 57,11-85,97 mm CP, Canal Xiborena, Lago Catalão, encontro dos rios Negro e Solimões; 3° 11' 15,5" S e 59° 55' 20,8" W; L.H. Rapp Py-Daniel & C. Cox-Fernandes; 17/iii/2000. INPA não catalogado (2), 79,85-84,65 mm CP, Canal Xiborena, Lago Catalão, encontro dos rios Negro e Solimões; 3° 11' 15,5" S e 59° 55' 20,8" W; L.H. Rapp Py-Daniel & C. Cox-Fernandes; 15/ii/2000. INPA não catalogado (34), 63,21-86,56 mm CP, Canal Xiborena, Lago Catalão, encontro dos rios Negro e Solimões; 3° 11' 15,5" S e 59° 55' 20,8" W; L.H. Rapp Py-Daniel & C. Cox-Fernandes; 17/viii/2000. UNIR 14 (5), 81,10-92,31 mm CP, igarapé Belmont, Porto Velho; 20L 9046063 e 0408273 (UTM); Equipe de Ictiologia da UNIR; 13/xi/2003. UNIR 15 (2), 79,95-79,97 mm CP, igarapé Belmont, Porto Velho; 20L 9046063 e 0408273 (UTM); Equipe de Ictiologia da UNIR; 15/iv/2004. UNIR 16 (2), 84,10-85,36 mm CP, igarapé Belmont, Porto Velho; 20L 9046068 e 0408273 (UTM); Equipe de Ictiologia da UNIR; 16/vi/2004. UNIR 20 (2), 54,42-73,86 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; 20L 0209661 e 8913808 (UTM); Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xii/2004. UNIR 21 (4), 49,49-70,94 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; 20L 019326 e 8916780 (UTM); Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xii/2004. UNIR 23 (1), 77,91 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; 20L 019326 e 8916780 (UTM); Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xii/2004. UNIR 24 (7), 52,77-84,32 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; 20L 0180819 e 8920224 (UTM); Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xi/2004. **BOLÍVIA:** MUSM 2832 (1), 60,58 mm CP, rio Madre de Dios; H. Ortega *et al.*; Data indeterminada. MUSM 27828 (3), 46,99-54,71 mm CP, rio Madre de Dios; O. Quispe; Data indeterminada.



Figura 12. Exemplar de *Hypoptopoma gulare*, CP 73,56 mm (INPA 17470).

Tabela 2. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma gulare*. N=224 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente).

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	47,0	92,3		
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	28,5	32,4	30,0	0,9
Largura da cabeça	22,6	27,0	24,6	0,9
Comprimento do focinho	18,5	21,5	19,9	0,6
Largura do corpo na região dorsal	17,6	22,8	20,3	1,0
Largura do corpo na região anal	14,6	18,4	16,3	0,8
Altura do corpo na região dorsal	17,3	22,9	19,7	1,2
Comprimento da base da dorsal	10,6	14,2	12,6	0,7
Comprimento da base da peitoral	4,2	6,2	5,5	0,3
Comprimento da base da ventral	2,6	4,0	3,3	0,3
Comprimento da base da anal	5,0	6,8	6,0	0,4
Distância pré-dorsal	44,9	49,7	47,2	0,9
Distância pós-anal	18,2	27,7	23,8	2,1
Distância entre o ânus e a anal	3,4	7,2	5,5	0,7
Comprimento do espinho dorsal	23,3	36,4	29,8	2,5
Comprimento do espinho peitoral	24,5	35,2	29,7	2,0
Altura do pedúnculo caudal	7,9	10,9	9,5	0,6
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura do corpo	38,8	52,0	45,3	2,6
Diâmetro orbital	17,8	23,8	20,3	1,3
Distância interorbital	58,6	79,0	71,7	2,9
Distância entre o olho e a narina	15,7	23,7	19,9	1,5
Distância entre as narinas	17,5	24,7	22,1	1,4
Comprimento do focinho	61,3	69,3	66,3	1,3
Largura da cabeça	75,6	86,0	82,1	2,7
Dados Merísticos				
	Mínimo	Máximo		Moda
Placas Laterais	22	23		23
Placas entre a Dorsal e a Caudal	11	13		12
Placas entre a Anal e a Caudal	8	9		9
Dentes do Pré-Maxilar Esquerdo	12	23		18
Dentes do Pré-Maxilar Direito	10	23		18
Dentes do Dentário Esquerdo	12	22		15
Dentes do Dentário Direito	10	22		16
Raios da Dorsal			i+7	
Raios da Peitoral			i+6	
Raios da Ventral			i+5	
Raios da Anal			i+5	
Raios da Caudal			i+14+i	
Adiposa			rud/+	

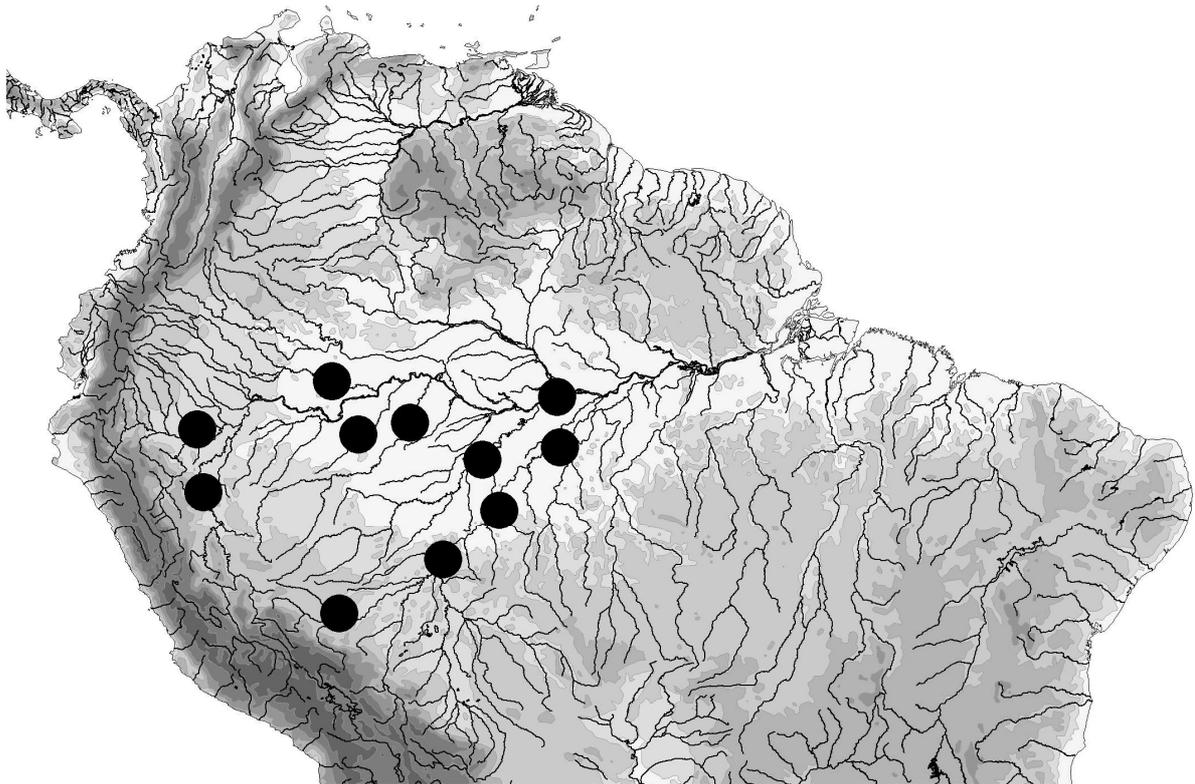


Figura 13. Distribuição geográfica de *Hypoptopoma gulare* na bacia amazônica

***Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”**

(Figura 14; Tabela 3)

**Diagnose:** esta espécie pode ser separada das demais, exceto *Hypoptopoma gulare*, *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas”, *Hypoptopoma* sp. n. “anão” e *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó”, pela presença de duas séries longitudinais completas de placas abdominais (vs. três séries). Distingue-se de *H. gulare* pela ausência de nadadeira adiposa (vs. presença) e pela cabeça mais estreita, equivalente a 20,5 a 21,5% do comprimento padrão (vs. 22,5 a 27%); de *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” por apresentar 23 placas laterais (vs. 24-25) e pela ausência de adiposa (vs. presença); de *Hypoptopoma* sp. n. “anão” por possuir placa anal simples (vs. dupla) e por apresentar diâmetro do olho menor (18-20% do comprimento padrão vs. 23-29%). Pode ser separada de *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó” por não possuir as margens laterais do focinho côncavas (vs. convexas) e de *H. inexpectatum* por apresentar uma faixa na margem rostral do focinho livre de odontodes alcançando apenas até a placa do primeiro infraorbital (vs. presença de

faixa estreita que alcança o limite entre as placas do segundo e terceiro infraorbitais) e por apresentar olho relativamente menor, ocupando entre 18 e 20% do comprimento da cabeça (vs. 20,5 a 30%).

**Descrição:** dados morfométricos e merísticos disponíveis na tabela 3. Corpo robusto, alongado; maior altura do corpo, à altura da origem da nadadeira dorsal, 19-20,8% do comprimento padrão. Cabeça deprimida; focinho espatulado. Perfil dorsal, da ponta do focinho até origem da nadadeira dorsal, levemente côncavo na primeira metade e convexo na metade posterior; da origem da nadadeira dorsal ao pedúnculo caudal, reto. Focinho em vista dorsal ou ventral arredondado, rostro convexo. Corpo entre as origens das nadadeiras peitoral e pélvica levemente triangular em uma secção transversal; tronco arredondado em secção transversal na porção mais anterior, prosseguindo a ovóide posteriormente.

Margens laterais das placas com odontodes bem desenvolvidos. Entre 5 e 6 séries de odontodes irregularmente distribuídos na borda ventral do focinho. Presença de uma faixa entre a porção dorsal e ventral da extremidade anterior do focinho desprovida de odontodes que alcança até a placa do primeiro infraorbital.

Focinho relativamente longo, comprimento compreendendo 66,6-70% do comprimento da cabeça e 18,4-20,2% do comprimento padrão. Olhos de tamanho mediano (diâmetro da órbita 18,1-20% do comprimento da cabeça), posicionados lateralmente, visíveis dorsal e ventralmente;

Nadadeira dorsal quando adpressa ultrapassando a linha vertical da extremidade posterior da base da anal. Nadadeira peitoral, quando adpressa, alcançando a extremidade do acúleo pélvico. Espinho peitoral pode ou não apresentar serras peitorais posteriores. Serras do espinho na nadadeira peitoral geralmente presentes na porção basal do espinho. Nadadeira caudal bifurcada, lóbulo superior maior que o inferior.

Linha lateral completa. 23 placas na série lateral; 12 a 13 placas entre as nadadeiras dorsal e a caudal; 8 a 9 placas entre as nadadeiras anal e a caudal. Abdome coberto por duas séries completas de placas; cada série com 4 a 7 placas; presença de 1 ou 2 (geralmente 1), placas separando anteriormente as duas séries. Placas pré-torácicas presentes em 1 ou 2 pares, de tamanhos e formas variados.

Dentes grandes, delgados e bífidos com primeira cúspide com extremidade apical ligeiramente arredondada; cúspide menor com extremidade pontiaguda.

Dentes do pré-maxilar 16 a 22; do dentário 13 a 18. Disco oral ovóide, papiloso, principalmente o lábio inferior. Barbilhões maxilares presentes.

**Coloração em álcool:** dorso marrom-esverdeado. Região dorsal da cabeça com manchas claras irregulares; às vezes presença de uma faixa branca se prolongando da margem anterior da órbita até a extremidade anterior do focinho, visível em vista dorsal. Corpo em vista ventral castanho-claro; bordas laterais do focinho com mesma coloração dorsal. Nadadeira dorsal com uma faixa transversal escura e larga na porção mais apical; base da dorsal também escura. Nadadeira peitoral castanho-claro, com manchas escuras e regulares nos raios ramificados; seu espinho com margem externa escura contínua ou não. Nadadeira anal com uma faixa escura transversal cobrindo a porção mediana dos raios ramificados. Caudal bastante escurecida, com faixas verticais regulares ou não, sobrepostas ou não, cobrindo a porção médio-posterior de ambos os lóbulos.

**Distribuição geográfica:** esta espécie até o presente momento só foi capturada na sua localidade tipo, rio Urucu, afluente da margem direita do rio Solimões (Figura 15).

**Material examinado:** INPA não catalogado (5), 99,15-104,59 mm CP, Rio Urucu, afluente do Rio Solimões; 4° 51' 20,7" S/65° 20' 53,2" O; I.D. Costa & C.P. Röpke; 13/viii/2008. INPA não catalogado (6), 96,59-106,83 mm CP, Rio Urucu, afluente do Rio Solimões; 4° 45' 42" S/65° 20' 37,4" O; I.D. Costa & Röpke, C.P.; 13/viii/2008.



Figura 14. *Hypoptopoma* sp. n. "Urucu"; 98,18 mm (INPA não catalogado).

Tabela 3. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. "Urucu". N=11 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente).

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	96,6	106,8		
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	27,1	29,1	27,8	0,7
Largura da cabeça	20,5	21,5	21,1	0,3
Comprimento do focinho	18,4	20,2	19,1	0,6
Largura do corpo na região dorsal	18,1	20,5	19,5	0,8
Largura do corpo na região anal	15,2	16,9	16,0	0,6
Altura do corpo na região dorsal	19,0	20,8	19,7	0,6
Comprimento da base da dorsal	10,8	12,4	11,7	0,5
Comprimento da base da peitoral	4,7	5,4	5,0	0,2
Comprimento da base da ventral	2,3	3,9	2,8	0,5
Comprimento da base da anal	5,6	6,4	5,9	0,2
Distância pré-dorsal	45,0	47,9	46,1	0,9
Distância pós-anal	21,3	27,6	24,0	2,2
Distância entre o ânus e a anal	4,8	6,3	5,8	0,4
Comprimento do espinho dorsal	26,2	30,2	27,4	1,1
Comprimento do espinho peitoral	26,8	30,0	27,9	1,0
Altura do pedúnculo caudal	8,5	9,3	8,9	0,3
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	40,9	46,7	44,1	1,6
Diâmetro orbital	18,1	20,0	18,9	0,6
Distância interorbital	63,4	68,8	66,7	1,6
Distância entre o olho e a narina	17,9	21,0	19,3	1,1
Distância entre as narinas	20,2	23,5	22,0	1,0
Comprimento do focinho	66,6	70,0	68,6	1,1
Largura da cabeça	73,5	77,7	75,8	1,3
Dados Merísticos				
	Mínimo	Máximo		Moda
Placas Laterais	23	23		23
Placas entre a Dorsal e a Caudal	12	13		13
Placas entre a Anal e a Caudal	8	9		9
Dentes do Pré-Maxilar Esquerdo	16	21		19
Dentes do Pré-Maxilar Direito	17	22		19
Dentes do Dentário Esquerdo	13	17		17
Dentes do Dentário Direito	14	18		16
Raios da Dorsal			I+7	
Raios da Peitoral			i+6	
Raios da Ventral			i+5	
Raios da Anal			i+5	
Raios da Caudal			I+14+I	
Adiposa				-

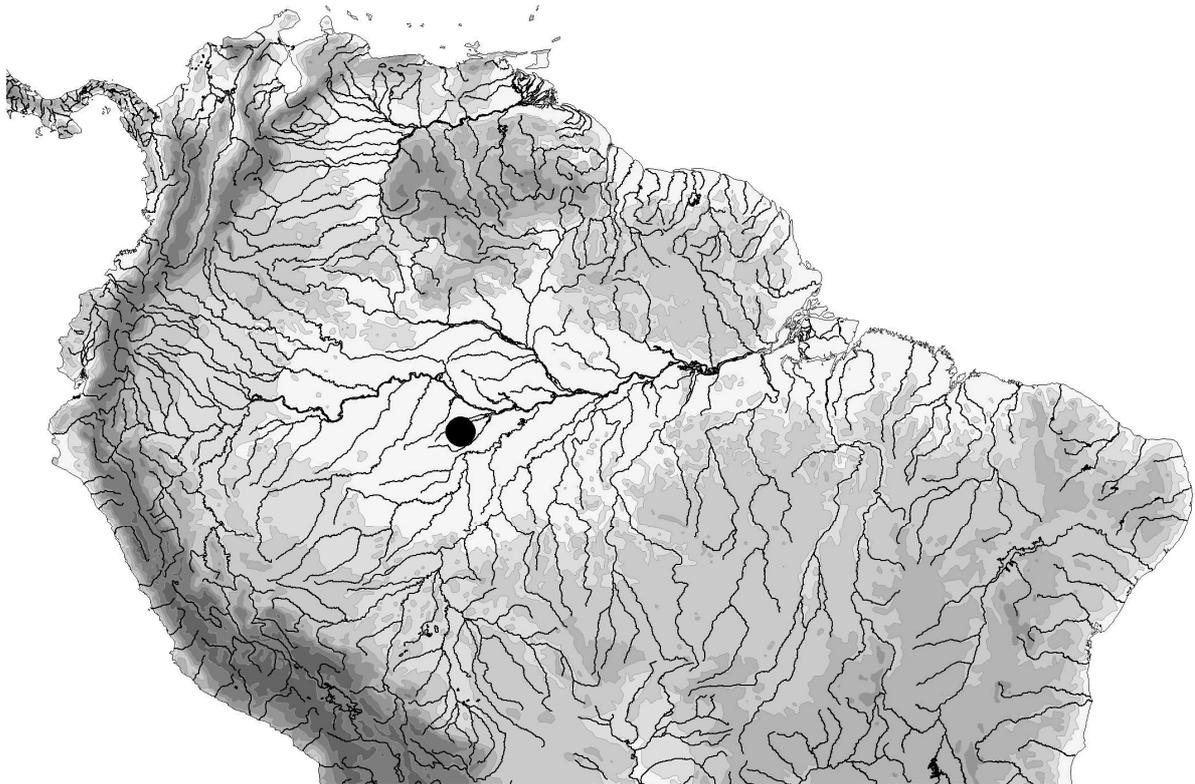


Figura 15. Distribuição geográfica de *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”

***Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas”**

**(Figura 16; Tabela 4)**

**Diagnose:** a espécie *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” pode ser facilmente separada das demais espécies, exceto *H. gulare*, *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”, *Hypoptopoma* sp. n. “anão” e *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó”, por apresentar apenas duas séries completas de placas abdominais (vs. três) e por possuir espinho peitoral longo, alcançando a extremidade posterior do espinho pélvico (vs. espinho curto). Difere de espécies do grupo *gulare* pela presença de maior número de placas laterais, sempre entre 24 e 25 (vs. 22-23), e nadadeira caudal com uma faixa escura longitudinal em cada lóbulo (vs. faixa escura ausente em ambos os lóbulos caudais).

**Descrição:** dados morfométricos e merísticos são apresentados na tabela 4. Corpo moderadamente alongado, maior altura na base da nadadeira dorsal compreendendo 16,1-20% do comprimento padrão; cabeça deprimida; focinho espatulado. Perfil dorsal da extremidade do focinho até a altura da órbita, reto; convexo deste ponto até a origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal da origem da

nadadeira dorsal até o pedúnculo caudal reto ou moderadamente côncavo. Perfil da ponta do focinho até a base da nadadeira peitoral, reto. Perfil ventral do tronco reto ou às vezes ligeiramente convexo da origem da nadadeira pélvica até o pedúnculo caudal. Focinho triangular, com extremidade anterior arredondada. Corpo entre as origens das nadadeiras peitoral e pélvica triangular em uma secção transversal; tronco arredondado em secção transversal anteriormente, prosseguindo a distintamente ovóide próximo ao pedúnculo caudal. Placas laterais, ventrais e dorsais do tronco suportando odontodes evidentemente muito desenvolvidos na extremidade posterior.

Cabeça mediana, 26,8-29,7% do comprimento padrão. Olhos de tamanho mediano (órbita 17,1-20,4% do comprimento da cabeça); posicionados lateralmente, visíveis dorsal e ventralmente. Distância interorbital 60,4-70% do comprimento da cabeça. Nadadeira dorsal, quando adpressa, ultrapassando a linha vertical da extremidade posterior da nadadeira anal. Nadadeira peitoral, quando adpressa, alcançando ou ultrapassando o primeiro raio da nadadeira pélvica e o ânus. Serras do espinho peitoral presentes ou ausentes; quando presentes ocupando apenas a porção mediana do espinho.

Linha lateral completa. Placas na série lateral 24 a 25. Abdome com duas séries de placas; cada série com 3 a 7 placas, separadas ou não por uma placa mediana. Placa pré-anal bem desenvolvida. Placas pré-torácicas de forma e tamanhos variáveis, sempre 1 ou 2 pares.

Dentes bífidos com primeira cúspide maior e com porção distal arredondada; a outra cúspide com extremidade pontiaguda. Dentes do pré-maxilar de 17 a 29. Dentes do dentário de 14 a 26. Disco oral redondo a ovóide; papiloso, principalmente o lábio inferior. Barbilhões maxilares presentes.

**Coloração em álcool:** corpo e cabeça de cor castanha não uniforme. Uma faixa longitudinal castanho-escura difusa iniciando-se próxima à região da primeira placa e prosseguindo pelo meio do corpo até a base do pedúnculo caudal. Na região do dorso são visíveis maiores concentrações de melanóforos próximo à base da nadadeira dorsal e entre os frontais e o supraoccipital. Manchas claras geralmente arredondadas cobrindo a cabeça e às vezes a margem do focinho. Ventre claro e amarelado.

Nadadeira dorsal com uma faixa transversal, na maioria das vezes estreita, atravessando todos os raios ramificados; concentração de cromatóforos na porção mais basal da dorsal, próximo à origem do espinho dorsal. Nadadeira peitoral clara e amarelada com manchas escuras frequentemente pouco visíveis. Nadadeira pélvica clara e amarelada. Nadadeira anal com manchas semelhantes às da peitoral. Nadadeira caudal com uma mancha longitudinal em ambos os lóbulos, acompanhando os raios mais externos da nadadeira; às vezes presença de faixas transversais difusas.

**Distribuição geográfica:** *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” está distribuída na porção mediana do rio Amazonas. Exemplares foram analisados dos rios Trombetas e Tapajós (Figura 17).

**Material examinado:** MZUSP 8539 (1), 77,61 mm CP, Município de Santarém, Pará; Rio Tapajós; EPA; 27/xii/1967. MZUSP 34193 (2), 92,71-96,46 mm CP, Município de Itaituba, Pará; Rio Tapajós; M. Goulding; 09/x/1983. MZUSP 36187 (2), 91,46-102,05 mm CP, Pará; Rio Tapajós; EPA; 14/xii/1970. MZUSP 36220 (1), 78,01 mm CP, Município de Boim, Pará; Rio Tapajós; EPA; 27/x/1970. MZUSP 92722 (2), 89,13-95,87 mm CP, Município de Pimental, Pará; Rio Tapajós; 4º 34' 15" S e 56º 15' 39" W; L.M. Sousa & J.L. Birindelli; 11/xi/2006. INPA 5405 (6), 94,61-100,03 mm CP, Pará; Rio Trombetas; Equipe de Ictiologia do INPA; 13/iv/1985. INPA 5570 (3), Lago Salgado, rio Cuminá, afluente do rio Trombetas. Pará; E. Ferreira *et al.*; 30/viii/1990. INPA 7130 (3), 90,94-94,07 mm CP, Pará; Rio Cupari, afluente do Rio Tapajós; L.H. Rapp Py-Daniel & J.A.S. Zuanon; 26/x/1991. INPA 7131 (4), 88,29-94,38 mm CP, Amazonas; Rio Tupari, afluente do Rio Tapajós; L.H. Rapp Py-Daniel & J.A.S. Zuanon; 27/x/1991. INPA 7213 (2), 88,47-89,63 mm CP, Pará; Rio Cupari, afluente do Rio Tapajós; L.H. Rapp Py-Daniel *et al.*; 27/x/1991. INPA 7240 (18), 71,05-98,64 mm CP, Município de Itaituba, Pará; Rio Tapajós; L.H. Rapp Py-Daniel & J.A.S. Zuanon; 13/xii/1991. INPA 7241 (5), rio Tapajós, Município de Itaituba, Pará; L.H. Rapp Py-Daniel & J.A.S. Zuanon; 18/x/1991. INPA 14372 (7), Rio Mapuera, afluente do rio Trombetas. E. G. Ferreira; 19/v/1986. MPEG 3075 (1), 97,10 mm CP, Município de Itaituba, Pará; Rio Tapajós; M. Goulding; 01/vii/1983.



Figura 16. Exemplar de *Hypoptopoma* sp. n. "Trombetas", 93,30 mm CP. (INPA 7240).

Tabela 4. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. "Trombetas". N=65 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente).

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	71,1	102,1		
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	26,8	29,7	28,2	0,8
Largura da cabeça	19,8	22,7	21,2	0,7
Comprimento do focinho	17,9	19,9	19,1	0,5
Largura do corpo na região dorsal	17,4	22,3	19,2	1,0
Largura do corpo na região anal	14,5	17,6	15,8	0,7
Altura do corpo na região dorsal	16,1	20,0	18,1	0,8
Comprimento da base da dorsal	10,8	13,2	12,0	0,6
Comprimento da base da peitoral	4,5	5,9	5,2	0,3
Comprimento da base da ventral	2,5	3,7	3,1	0,3
Comprimento da base da anal	5,1	6,6	5,8	0,4
Distância pré-dorsal	43,5	48,1	45,4	0,9
Distância pós-anal	21,5	27,8	24,2	1,6
Distância entre o ânus e a anal	4,4	6,5	5,6	0,4
Comprimento do espinho dorsal	24,2	30,3	27,0	1,3
Comprimento do espinho peitoral	25,4	30,2	27,1	1,2
Altura do pedúnculo caudal	7,7	9,2	8,4	0,4
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	39,5	50,2	43,5	1,9
Diâmetro orbital	17,1	20,4	19,0	0,7
Distância interorbital	60,4	70,0	64,6	2,3
Distância entre o olho e a narina	15,2	19,8	18,2	1,0
Distância entre as narinas	19,5	22,6	21,0	0,7
Comprimento do focinho	65,6	70,2	67,6	0,9
Largura da cabeça	71,8	79,5	75,4	1,9
Dados Merísticos				
	Mínimo	Máximo		Moda
Placas Laterais	24	25		24
Placas entre a Dorsal e a Caudal	12	14		13
Placas entre a Anal e a Caudal	9	10		9
Dentes do Pré-Maxilar Esquerdo	17	29		23
Dentes do Pré-Maxilar Direito	17	27		23
Dentes do Dentário Esquerdo	14	26		20
Dentes do Dentário Direito	16	27		23
Raios da Dorsal			i+7	
Raios da Peitoral			i+6	
Raios da Ventral			i+5	
Raios da Anal			i+5	
Raios da Caudal			i+14+i	
Adiposa			rud/+	

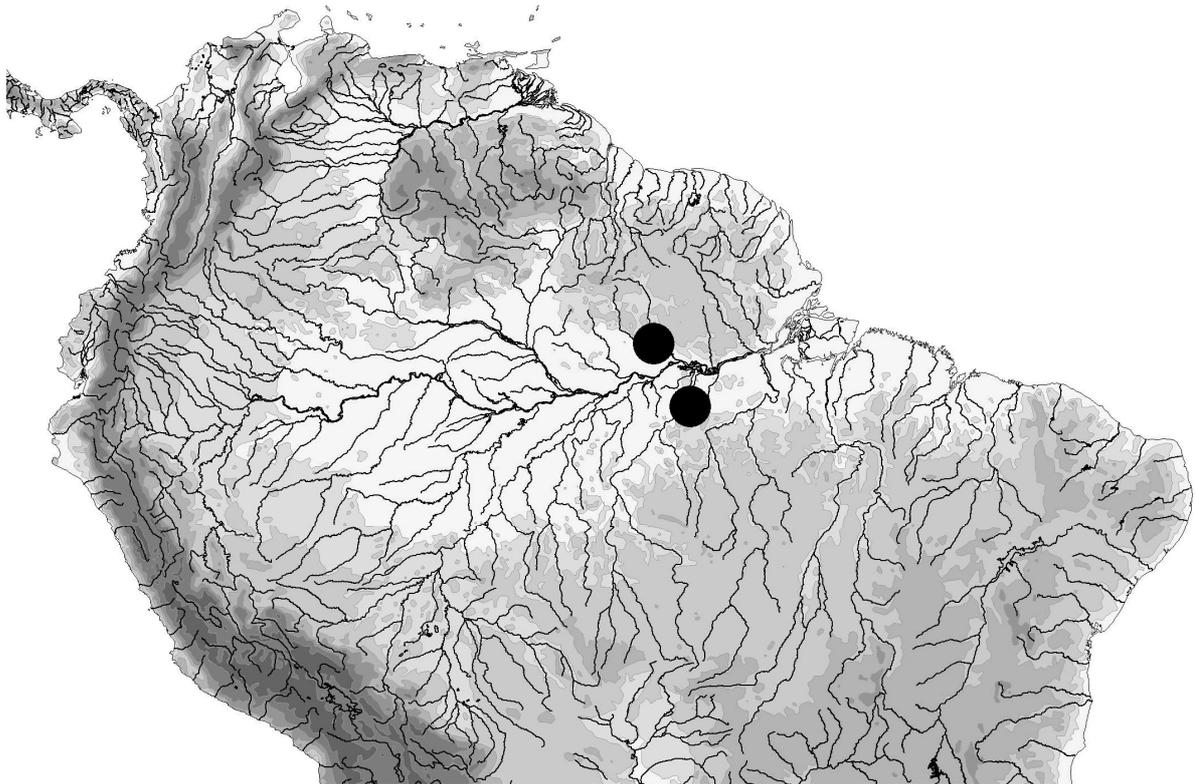


Figura 17. Distribuição geográfica de *Hypoptopoma* sp. n. "Trombetas"

***Hypoptopoma* sp. n. "anão"**

**(Figura 18; Tabela 5)**

**Diagnose:** *Hypoptopoma* sp. n. "anão" pode ser facilmente diagnosticado das demais espécies pelo tamanho diminuto: é a única espécie até então conhecida de *Hypoptopoma* que atinge apenas pouco mais que cinco centímetros. A partir de três centímetros já é possível detectar placas abdominais totalmente formadas e cobrindo completamente o abdômen. Distingue-se ainda pela presença de placa pré-anal dupla (vs. simples). Difere também das outras espécies de *Hypoptopoma*, exceto *H. gulare*, *Hypoptopoma* sp. n. "Urucu", *Hypoptopoma* sp. n. "Trombetas" e *Hypoptopoma* sp. n. "Marajó", por possuir apenas duas séries completas de placas abdominais (vs. três) e espinho peitoral longo, alcançando a extremidade posterior do espinho pélvico (vs. espinho curto). Distingue-se das demais espécies do grupo *gulare* por possuir serras muito desenvolvidas e direcionadas para trás no lado posterior do espinho dorsal (vs. ausência de serras ou pouco desenvolvidas).

Distingue-se ainda de *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”, *H.* sp. n. “Trombetas” e *H.* sp. n. “Marajó” por apresentar diâmetro orbital muito grande, entre 23 e 29% do comprimento da cabeça (vs. 20 % ou menos).

**Descrição:** dados morfométricos e merísticos disponíveis na tabela 5. Corpo curto, maior altura compreende 17-1-22,5% do comprimento padrão. Perfil dorsal da ponta do focinho até início da placa do mesetmóide, ligeiramente côncavo; levemente convexo deste ponto até a origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal da origem da nadadeira dorsal ao pedúnculo caudal ligeiramente côncavo. Perfil ventral da extremidade do focinho até a base da nadadeira pélvica, reto. Perfil ventral do tronco reto entre a base da nadadeira pélvica e a origem da anal; um pouco côncavo entre a origem da nadadeira anal e o pedúnculo caudal. Focinho em vista ventral ou dorsal em formato de triângulo, com a extremidade do focinho arredondada. Presença de discretas depressões anterior às narinas. Corpo entre a região peitoral e a origem da nadadeira pélvica um tanto triangular em secção transversal; tronco ovóide e comprimido na porção mais anterior também em secção transversal.

Olhos moderadamente grandes, posicionados lateralmente; visíveis ventral e dorsalmente; diâmetro da órbita 23,2-29,1% do comprimento da cabeça.

Nadadeira caudal emarginada. Nadadeira dorsal quando adpressa, ultrapassando a linha vertical da base da nadadeira anal. Nadadeira peitoral, quando adpressa, alcançando a extremidade do raio pélvico não ramificado. Espinho peitoral provido de serras grandes na porção posterior e distribuídas regularmente ao longo de toda a estrutura.

Linha lateral completa e contínua. Placas na série lateral de 22 a 23. Abdome com duas séries completas de 4 a 6 placas, separadas inicialmente por uma única placa mediana. Região pré-anal composta por duas placas, sendo a anterior, maior. Placas pré-torácicas presente em 1 ou 2 pares, com forma e tamanho variáveis.

Odontodes uniformemente distribuídos e regularmente arranjados na cabeça e no corpo; aqueles sobre as margens do focinho muito maiores que os demais da cabeça. Odontodes grandes nos espinhos dorsal e peitoral e nos raios não-ramificados das nadadeiras pélvica, anal e caudal.

Dentes muito delgados e bífidos; cúspide principal levemente arredondada e cúspide menor pontiaguda; nos pré-maxilar de 17 a 24 dentes; no dentário de 16 a

24 dentes. Disco oral arredondado na porção posterior e ovóide na anterior; papiloso, especialmente no lábio posterior. Barbilhões maxilares presentes.

**Coloração em álcool:** corpo castanho-claro geralmente uniforme. Em alguns exemplares pode ser observada uma faixa larga mais escura lateral do meio do corpo até o pedúnculo caudal. Nadadeiras peitoral, pélvica e anal com coloração uniforme e também castanho-claro. Espinho dorsal e raios não ramificados da caudal compostos por pontos alongados escurecidos. Caudal geralmente com a base do lóbulo inferior coberto por uma faixa mais escura que aumenta gradativamente dos raios medianos da caudal até a extremidade ventral do lóbulo inferior.

**Distribuição geográfica:** esta espécie está distribuída desde o Ucayali até o rio Madeira. Exemplares foram analisados dos rios Ucayali, Jutaí e Japurá, em lagos da Amazônia Central, entre as cidades de Coari e Manaus, e para o baixo rio Madeira (Figura 19).

**Material examinado: BRASIL:** MZUSP 27624 (1), 41,09 mm CP, Município de Tefé, Amazonas; Rio Japurá; L. Portugal; 23/x/1982. MZUSP 36203 (1), 39,81 mm CP, acima do município de Coari; Ilha do Sorubim, Braço do rio Solimões; EPA; 29/ix/1968. MZUSP 36211 (4), 40,61-52,86 mm CP, Amazonas; Foz do rio Jutaí, afluente do Solimões; EPA; 15/x/1968. MZUSP 36214 (2), 28,83-43,88 mm CP, Município de Manacabi, Amazonas; Rio Japurá; EPA; 30/x/1968. MZUSP 56918 (1), 40,44 mm CP, Rio Solimões, 20 km abaixo do rio Japurá, Tefé, Amazonas; 30/x/199. MZUSP 77485 (1), 35,10 mm CP, Município de Manaus, Amazonas; Rio Solimões; Expedição Alpha Helix; 06/i/1977. INPA 546 (1), Município de Porto Velho, Rondônia; Várzea de Calama, Lago do Compartimento, Rio Madeira; M. Goulding; 31/vii/1980. INPA 14318 (1), 41,83 mm CP; rio Solimões, 1 km acima do Furo Paracuúba, Amazonas; Lamarque *et al.*; 25/x/1978. **PERU:** MZUSP 36206 (1), 43,28 mm CP, Município e Pucallpa; Rio Ucayali; H. Ortega; 29/v/1979. MZUSP 36207 (3), 32,38-42,93 mm CP, Município de Pucallpa; Rio Ucayali; H. Ortega; 19/x/1973. MZUSP 36208 (1), 43,05 mm CP, Município de Pucallpa; Rio Ucayali; H. Ortega; 14/vii/1978.



Figura 18. *Hypoptopoma* sp. n. "anão"; INPA 14318 (41,83 mm CP).

Tabela 5. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. “anão”. N=15 exemplares. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente).

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	28,8	52,9		
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	26,9	30,9	29,2	1,2
Largura da cabeça	23,4	27,7	26,1	1,1
Comprimento do focinho	17,0	19,7	18,6	0,9
Largura do corpo na região dorsal	18,5	22,6	20,8	1,1
Largura do corpo na região anal	15,3	17,4	16,2	0,7
Altura do corpo na região dorsal	17,1	22,5	19,5	1,7
Comprimento da base da dorsal	12,4	14,4	13,5	0,5
Comprimento da base da peitoral	4,8	6,4	5,6	0,5
Comprimento da base da ventral	2,8	4,4	3,4	0,5
Comprimento da base da anal	4,5	6,4	5,8	0,4
Distância pré-dorsal	42,9	49,3	47,1	2,2
Distância pós-anal	20,5	29,7	24,2	2,7
Distância entre o ânus e a anal	3,4	5,8	4,6	0,6
Comprimento do espinho dorsal	30,8	38,8	34,2	2,0
Comprimento do espinho peitoral	27,4	32,7	30,2	1,6
Altura do pedúnculo caudal	6,1	12,1	10,0	2,0
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	41,1	49,6	45,7	2,3
Diâmetro orbital	23,2	29,1	25,8	1,7
Distância interorbital	68,5	74,5	71,9	2,2
Distância entre o olho e a narina	12,9	18,7	15,7	1,6
Distância entre as narinas	21,9	27,7	24,0	1,7
Comprimento do focinho	60,7	67,0	63,8	1,5
Largura da cabeça	86,7	96,2	89,5	2,8
Dados Merísticos				
	Mínimo	Máximo		Moda
Placas Laterais	22	23		23
Placas entre a Dorsal e a Caudal	12	13		12
Placas entre a Anal e a Caudal	8	10		9
Dentes do Pré-Maxilar Esquerdo	17	23		22
Dentes do Pré-Maxilar Direito	18	24		21
Dentes do Dentário Esquerdo	16	23		21
Dentes do Dentário Direito	18	24		19
Raios da Dorsal			I+7	
Raios da Peitoral			I+6	
Raios da Ventral			I+5	
Raios da Anal			I+5	
Raios da Caudal			I+14+I	
Adiposa				-

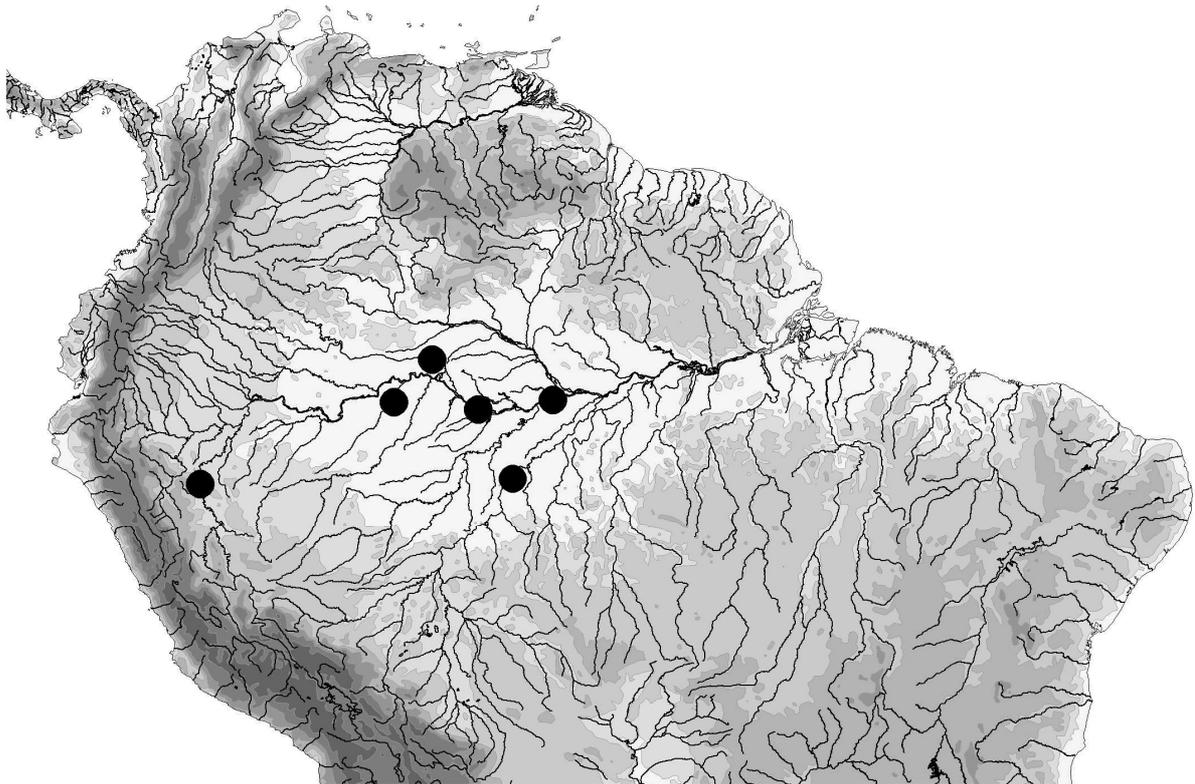


Figura 19. Distribuição geográfica de *Hypoptopoma* sp. n. “anão”.

***Hypoptopoma* sp. n. “Marajó”**  
(Figura 20; Tabela 6)

**Diagnose:** *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó” pode ser diagnosticado por duas características únicas: focinho alongado, com margens laterais ligeiramente côncavas em vistas ventral e dorsal (vs. reto ou convexo) (Figura 21), e placa anal e espinho peitoral nunca alcançando o orifício anal. Adicionalmente, quando comparada às demais espécies, exceto *H. gulare*, *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”, *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” e *Hypoptopoma* sp. n. “anão”, pela presença de apenas duas séries completas de placas abdominais (vs. três) e por apresentar espinho peitoral longo, alcançando a extremidade posterior do espinho pélvico (vs. espinho curto). Difere de *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu” e *Hypoptopoma* sp. n. “anão” pela presença de nadadeira adiposa (vs. ausência de nadadeira adiposa).

**Descrição:** para esta espécie são apresentados dados morfométricos e merísticos de apenas um exemplar, uma vez que os dois outros exemplares apenas foram analisados por imagens digitais. Dados disponíveis na tabela 6.

Corpo alongado, maior altura aproximadamente 17,1% do comprimento padrão. Cabeça deprimida. Perfil da ponta do focinho até a base do espinho dorsal, levemente convexo. Perfil ventral da cabeça e tronco reto até a altura da órbita; convexo daí até a altura da base da nadadeira peitoral e levemente côncavo deste ponto até a base da nadadeira pélvica. Perfil ventral entre a base da nadadeira pélvica e a origem da nadadeira anal ligeiramente côncavo; reto deste ponto até o pedúnculo caudal.

Focinho longo, 67,3% do comprimento da cabeça e 19,4% do comprimento padrão; estreita-se suavemente para frente evidenciando uma pequena convexidade nas bordas laterais na altura posterior do pré-maxilar; borda anterior do focinho arredondada. Corpo na altura da base do espinho da nadadeira peitoral quase triangular em secção transversal; ovóide na altura da base da nadadeira anal também em secção transversal. Placas das séries lateral, ventral e dorsal suportando pequenos odontodes em séries, mas com a extremidade posterior com odontodes maiores. Olhos de tamanho medianos, diâmetro da órbita 18,9% do comprimento da cabeça; posicionados na porção mais posterior da cabeça.

Nadadeira dorsal quando adpressa ultrapassando a base posterior da nadadeira anal; peitoral nunca alcançando a extremidade posterior do espinho ventral nem a cavidade urogenital. Serras do espinho peitoral presentes ao longo de todo o espinho, porém tornando-se gradativamente menor em tamanho à medida que se aproxima da extremidade apical. Nadadeira caudal emarginada.

Linha lateral completa. 23 placas na série lateral. Abdome completamente coberto por placas em duas séries completas, sendo cada série composta por 5 ou 6 placas; uma placa mediana separando as placas mais anteriores das duas séries. Presença de um ou dois pares de placas pré-torácicas. Placa pré-anal triangular e mediana, não alcançando o orifício urogenital. Aproximadamente cerca de 5 séries não organizadas de odontodes na porção ventro-rostral. Nadadeira adiposa presente, mesmo que rudimentar.

Dentes bífidos, com primeira cúspide arredondada e o outro com ápice pontiagudo. Disco oral elipsóide no sentido ântero-posterior; lábio superior com papilas ao longo da sua margem; lábio inferior coberto com numerosas papilas,

porém apenas umas poucas ocorrem ao longo de sua margem. Barbilhões maxilares presentes.

**Coloração em álcool:** padrão de colorido castanho-claro bastante uniforme. Dorso com as regiões em volta da base da nadadeira dorsal, nas placas pré-dorsais e na nuca com tons mais escurecidos. Nadadeiras peitoral, pélvica e anal com mesma coloração do corpo e de maneira uniforme. Presença de uma faixa mediana escurecida na nadadeira dorsal, mais ou menos evidente. Nadadeira caudal ou com lóbulo inferior mais escuro que o superior ou presença de duas faixas transversais escuras contínuas desde o raio não-ramificado superior até o inferior; larguras dessas faixas variando, sendo que nas extremidades da nadadeira a faixa torna-se mais larga que na região central.

**Distribuição geográfica:** os três exemplares analisados aqui foram coletados no rio Arari, na ilha do Marajó, estado do Pará (Figura 22).

**Material examinado:** MZUSP 36185 (1), 72,02 mm CP, Município de Arari, Pará; Ilha de Marajó, rio Arari; N.A. Menezes; vi/1965. MCZ 46139 (2), Município de Arari, Pará; Ilha de Marajó, rio Arari; N.A. Menezes; vi/1965.



Figura 20. *Hypoptopoma* sp. n. "Marajó"; MZUSP 36185 (72,02 mm CP). Vistas lateral, dorsal e ventral.

Tabela 6. Dados morfométricos e merísticos de *Hypoptopoma* sp. n. "Marajó". N=1 exemplar. (Adiposa: -, ausente; rud, rudimentar; +, presente),

Medidas	Valores
Comprimento padrão	72,0
Porcentagem do Comprimento Padrão	
Comprimento da cabeça	28,8
Largura da cabeça	21,5
Comprimento do focinho	19,4
Largura do corpo na região dorsal	19,3
Largura do corpo na região anal	14,2
Altura do corpo na região dorsal	17,1
Comprimento da base da dorsal	12,6
Comprimento da base da peitoral	5,2
Comprimento da base da ventral	2,9
Comprimento da base da anal	6,2
Distância pré-dorsal	45,8
Distância pós-anal	26,7
Distância entre o ânus e a anal	4,6
Comprimento do espinho dorsal	27,3
Comprimento do espinho peitoral	25,6
Altura do pedúnculo caudal	8,3
Porcentagem do Comprimento da Cabeça	
Altura da cabeça	42,7
Diâmetro orbital	18,9
Distância inteorbital	66,8
Distância entre o olho e a narina	18,3
Distância entre as narinas	21,0
Comprimento do focinho	67,3
Largura da cabeça	74,6
Dados Merísticos	
Placas Laterais	23
Placas entre a Dorsal e a Caudal	13
Placas entre a Anal e a Caudal	9
Dentes do Pré-Maxilar Esquerdo	17
Dentes do Pré-Maxilar Direito	17
Dentes do Dentário Esquerdo	14
Dentes do Dentário Direito	14
Raios da Dorsal	I+7
Raios da Peitoral	i+6
Raios da Ventral	i+5
Raios da Anal	i+5
Raios da Caudal	I+14+I
Adiposa	rud.

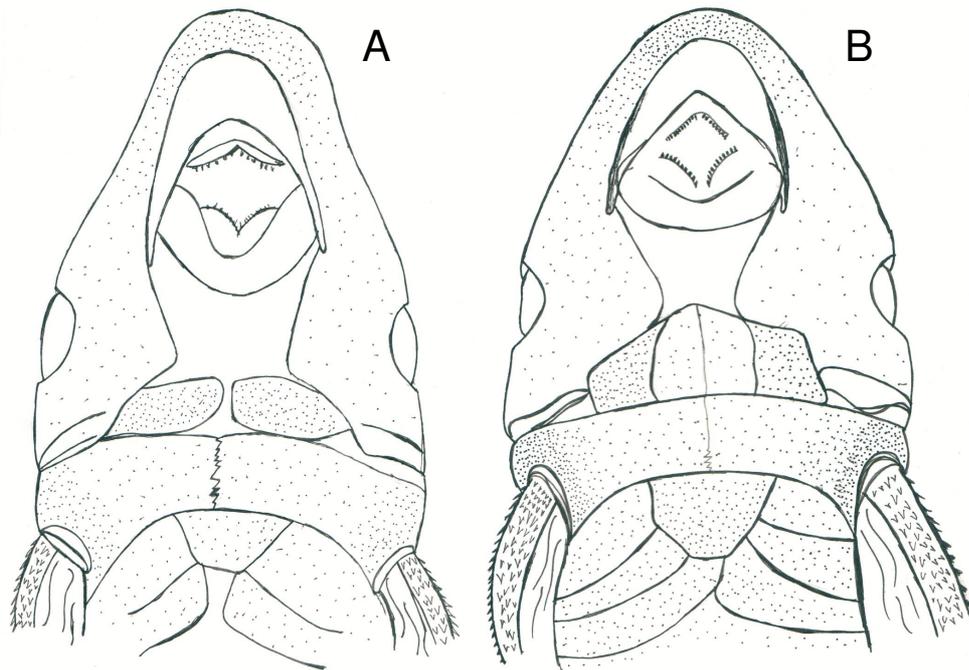


Figura 21. Desenho esquematizando as concavidades presentes nas bordas laterais do focinho de *Hypoptopoma* sp. n. "Marajó" (A) e a ausência nas demais espécies (B).

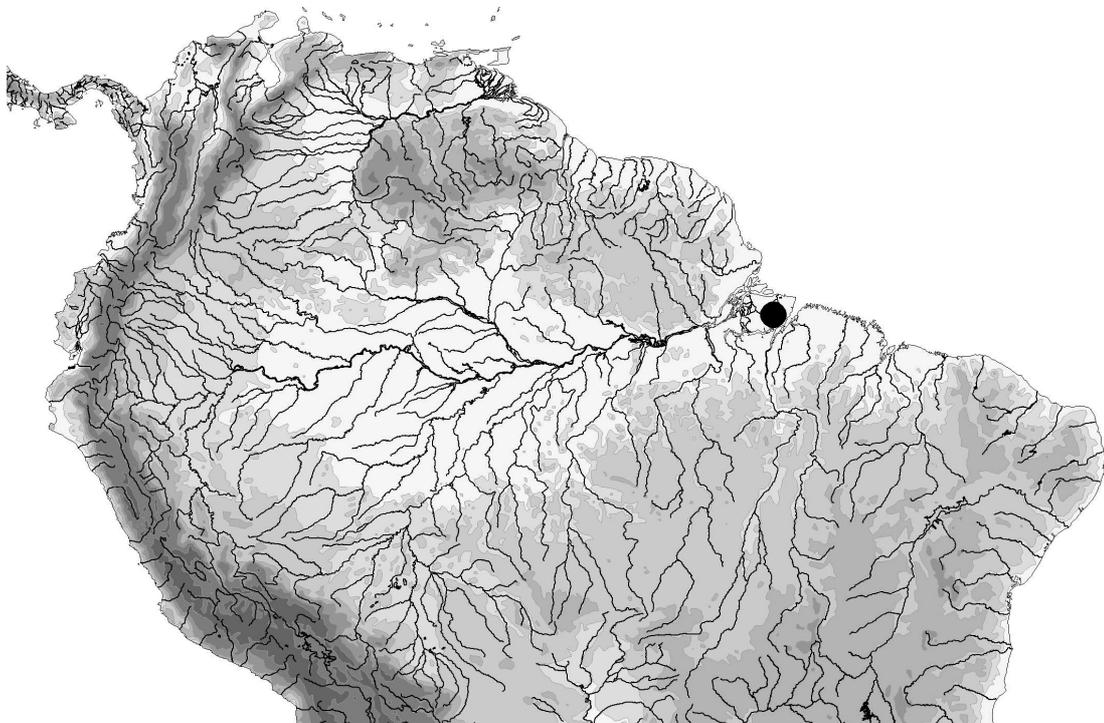


Figura 22. Distribuição geográfica de *Hypoptopoma* sp. n. "Marajó".

#### 4.4. Chave de Identificação

Baseado nas características quantitativas e qualitativas estudadas aqui, foi possível elaborar uma chave de identificação que fornece informações mais diretas para a identificação das espécies de *Hypoptopoma* pertencentes ao grupo *gulare* até então conhecidas. É importante deixar claro que trata-se de uma chave artificial, isto é, não foi baseada em um estudo filogenético. Portanto, as características que agrupam e/ou separam as espécies não necessariamente refletem o grau de parentesco entre elas.

- 1' Presença de apenas duas séries completas de placas abdominais; espinho peitoral muito longo, alcançando a extremidade posterior do espinho pélvico (*Hypoptopoma* grupo *gulare*).....2
- 1" Presença de três séries completas de placas abdominais; espinho peitoral curto, nunca alcançando a extremidade posterior do espinho pélvico .....  
.....*Hypoptopoma* grupo *thoracatum*
- 2' Placa pré-anal simples .....3
- 2" Placa pré-anal dupla ..... *Hypoptopoma* sp. n. "anão"
- 3' Máximo de 23 placas na série lateral; pigmentação da nadadeira caudal variada, nunca com faixas longitudinais em cada lóbulo .....4
- 3" Mais de 23 placas na série lateral (geralmente 24 a 25); presença de faixas longitudinais escuras em cada lóbulo caudal ..... *Hypoptopoma* sp. n. "Trombetas"
- 4' Presença de faixa na margem rostral do focinho livre de odontódeos, porém não tão estreita, alcançando apenas até a primeira placa do primeiro infraorbital.....5
- 4" Faixa estreita livre de odontodes na margem rostral do focinho estendendo até o limite da segunda e terceira placas dos infraorbitais.....*Hypoptopoma inexpectatum*
- 5' Focinho normal, sem margens laterais côncavas, geralmente retas ou convexas, em vistas ventral e/ou dorsal.....6
- 5" Focinho alongado, com margens laterais com curvas côncavas em vistas ventral e/ou dorsal.....*Hypoptopoma* sp. n. "Marajó"

- 6' Presença de nadadeira adiposa, ainda que rudimentar; cabeça larga, geralmente ocupando cerca de 22,5 a 27% do comprimento padrão .....*Hypoptopoma gulare*
- 6" Ausência de nadadeira adiposa; cabeça estreita, largura ocupando apenas entre 20,5 e 21,5% do comprimento padrão .....*Hypoptopoma* sp. n. "Urucu"

## 5. DISCUSSÃO

O gênero *Hypoptopoma* foi proposto por Günther (1868) para abrigar a espécie *H. thoracatum* e as principais características utilizadas pelo autor para definir o gênero foram a cabeça deprimida e espatulada e os olhos posicionados lateralmente na borda da cabeça. Schaefer (1991) destaca que, neste gênero, o canal pré-opercular se ramifica no quinto infraorbital, de forma análoga aos demais hypoptopomatíneos.

Em uma chave de identificação proposta por Schaefer (1997) para os gêneros de Hypoptopomatinae, o autor sugere que a presença de olhos visíveis ventralmente pode ser usada para separar *Oxyropsis* de *Hypoptopoma*, embora na própria revisão de *Oxyropsis* realizada por Aquino & Schaefer (2002) é visto que as espécies deste gênero também possuem olhos laterais. Schaefer (1997) separa *Hypoptopoma* de *Nannoptopoma* pela presença de serras no espinho peitoral *versus* ausência em *Nannoptopoma*, embora alguns exemplares de *Hypoptopoma* possam não apresentar serras no espinho peitoral, o que pode tornar esse caráter diagnóstico conflitante.

*Hypoptopoma* pode ser facilmente separado dos demais gêneros mais relacionados, *Nannoptopoma* e *Oxyropsis*, pela seguinte combinação de caracteres: olhos laterais, visíveis em ambas as vistas dorsal e ventral, pedúnculo caudal alto (*vs.* pedúnculo extremamente baixo em *Oxyropsis*) e presença de pelo menos duas séries de placas abdmonais (*vs.* apenas uma em *Nannoptopoma*).

Os grupos *gulare* e *thoracatum* sugeridos aqui neste trabalho ainda não são reconhecidos na literatura do gênero. Contudo, pela filogenia de Crammer *et al.* (2007) há fortes evidência do monofiletismo desses grupos de espécies. Dentro do grupo *gulare*, existem apenas *H. inexpectatum* (da bacia do Paraná/Paraguay), *H. joberti*, *H. steindachneri* e *H. gulare* (da bacia do Amazonas). Infelizmente não foi possível obter os holótipos das espécies de *Hypoptopoma* do grupo *gulare*. No entanto, as imagens que obtive de *H. gulare*, *H. joberti* e *H. steindachneri* me fazem acreditar, *a priori*, serem sinônimos. Ademais, as descrições apresentadas dessas espécies pelos autores (Cope, 1878; Steindachner, 1879; Vaillant, 1880; Boulenger, 1895; Schaefer, 1996b) não são suficientes para diagnosticá-las.

Gosline (1945), embora sem muitos argumentos, já havia considerado *H. joberti* sinônimo júnior de *H. gulare*. Boeseman (1974), embora não tenha deixado

explícita sua opinião sobre o assunto, aparentemente concordou com a proposta de Gosline, associando dados morfométricos de *H. joberti* obtidos por Ringuélet *et al.* (1967) aos de *gulare*.

*Hypoptopoma steindachneri* foi estabelecida como nova espécie por Boulenger (1895), baseado em uma figura erroneamente identificada como *H. thoracatum* por Steindachner (1879) (Figura 23). A característica diagnóstica utilizada por Boulenger (1895) para esta espécie foi baseada no fato do espinho peitoral alcançar a origem da nadadeira anal, claramente visível na prancha de Steindachner. Contudo, Schaefer (1996b), após analisar o suposto material tipo da espécie, forneceu uma breve descrição do mesmo e não observou a característica evidenciada por Boulenger (*op. cit.*), e sugere que a figura representada por Steindachner (1879) seja, de fato, uma representação esquemática, não uma reprodução fiel do espécime.

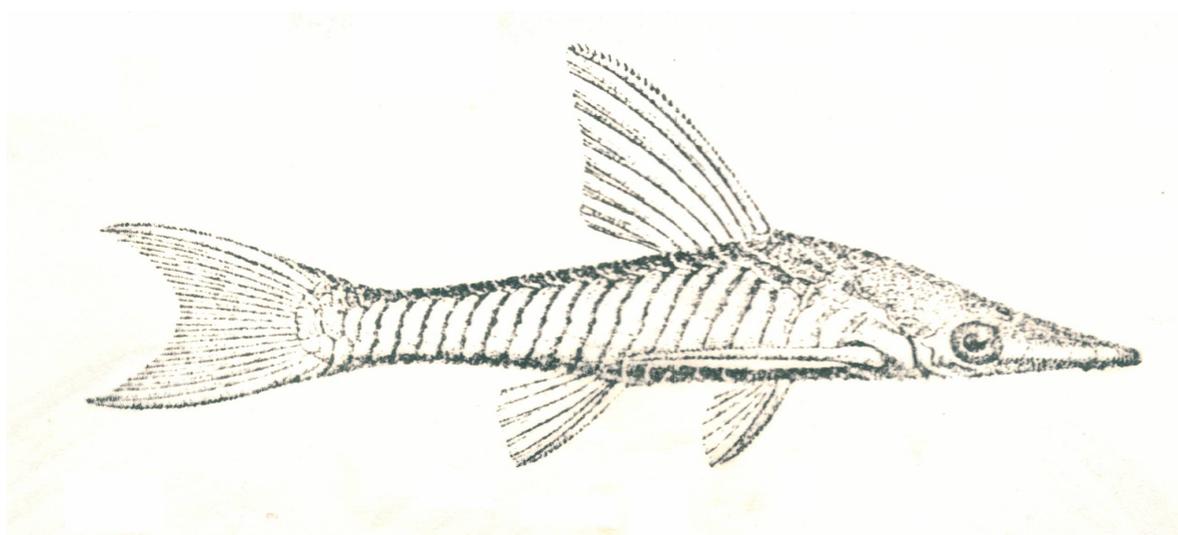


Figura 23. Desenho esquemático retirado de Steindachner (1879) identificado pelo autor como *Hypoptopoma thoracatum*. Boulenger (1895) descreveu *H. steindachneri* baseado nesta figura, visto que foi identificada erroneamente por Steindachner pelo fato de que o espinho peitoral alcançava a origem da anal. Ver texto para discussão.

As medidas e a descrição apresentadas por Schaefer (1996b) do holótipo de *H. steindachneri* são pouco esclarecedoras, tampouco úteis para a diagnose desta espécie. Pelo contrário, todas as características apresentadas coincidem com a descrição dos exemplares de *Hypoptopoma gulare* analisadas no presente trabalho.

Aliado a isto, o fato de eu não ter encontrado nenhum morfotipo que pudesse ser associado nem a *H. joberti* tampouco a *H. steindachneri*, reforça a possibilidade de sinonímias entre estas espécies e *H. gulare*. Schaefer (2003) possivelmente

restringiu a distribuição de *H. gulare* à porção mais oeste da Amazônia pelo fato de que os morfotipos existentes na Amazônia Central pudessem ser associados a *H. joberti* e a *H. steindachneri*. De qualquer forma, apenas uma análise mais acurada dos exemplares-tipo poderia fornecer informações conclusivas a respeito das validades nomenclaturais de *H. joberti* e *H. steindachneri*.

*Hypoptopoma inexpectatum* constitui outra entidade específica dentro do grupo *gulare* que vem sendo debatida e estudada quanto à sua validade. Descrita para a bacia do Paraná/Paraguai, esta espécie já foi considerada sinônimo júnior de *H. joberti* por Berg (1898), de *H. guentheri* por Fowler (1915) e de *H. gulare* por Gosline (1945). Por outro lado, Eigenmann (1910), Ringuelet *et al.* (1967) e Aquino (1997) consideraram *H. inexpectatum* como válida e sinônimo sênior de *H. guentheri*. Os estudos mais recentes sobre esta espécie indicam que se trata de uma espécie válida (Aquino & Miqueralena, 2001; Schaefer, 2003). Aquino & Miqueralena (2001) diagnosticam essa espécie pela presença de uma faixa estreita na margem rostral do focinho livre de odontodes, que se estende até o limite entre as placas do segundo e terceiro infraorbitais (*vs.* ausência de descontinuidade livre de odontodes). Embora as demais espécies do grupo *gulare* apresentem de fato esta descontinuidade, ela não é tão estreita quanto em *inexpectatum*, tampouco alcança a placa do segundo infraorbital. Esta diferença parece ser suficiente para garantir a validade da espécie *Hypoptopoma inexpectatum*.

*Hypoptopoma gulare* mostrou ser uma espécie altamente polimórfica, possivelmente em virtude de sua ampla distribuição geográfica. As descrições de *H. joberti* e *H. steindachneri* como novas espécies por Vaillant (1880) e por Boulenger (1895), respectivamente, possivelmente podem ter ocorrido em consequência exatamente desta grande variação apresentada por uma única espécie, aqui referida como *gulare*.

A variação encontrada em algumas populações desta espécie será detalhada no capítulo seguinte. Além disto, foi observada grande variação relacionada à nadadeira adiposa: há indivíduos com adiposa bem desenvolvida, suportando grandes odontodes, enquanto que em outros espécimes, até em um mesmo lote, apenas apresentam vestígios. Rapp Py-Daniel (1984) relata que analisou exemplares de *Hypoptopoma gulare* com adiposa bem desenvolvida, outros apenas com ela vestigial e até exemplares desprovidos delas. No entanto, é possível que muitos desses exemplares que supostamente estejam sem nadadeira adiposa

tenham, na verdade, perdido essa nadadeira em algum momento. Se naturalmente ou apenas após a sua captura, é algo ainda obscuro. Pude constatar isto em alguns exemplares nos quais eu extrai a adiposa e pude perceber a facilidade com que elas se destacam do corpo, principalmente em exemplares fixados há mais tempo. Uma análise rápida pode fornecer uma falsa impressão de que o exemplar não a possui, mas em uma análise mais acurada, em exemplares sem adiposa, pode-se perceber claramente uma pequena concavidade onde esteve inserida essa nadadeira.

Se por um lado a presença de nadadeira adiposa é um caráter altamente variável, não se pode dizer o mesmo sobre os raios das nadadeiras. A presença de I+7 raios na dorsal, I+6 na peitoral, i+5 na pélvica e na anal e i+14+i na caudal é constante não apenas nas espécies do grupo *gulare*, mas em todas as espécies de *Hypoptopoma*. Ademais, nas espécies de *Nannoptopoma* e *Oxyropsis*, táxons mais próximos de *Hypoptopoma*, esses dados merísticos são também conservativos (Schaefer, 1996a; Aquino & Schaefer, 2002).

### 5.1. Sobre as Novas Espécies

As espécies *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu” e *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” são muito semelhantes morfologicamente, fato que provocou considerável sobreposição dos escores individuais na análise de AVC. No entanto, o distinto padrão de colorido e a diferença no número de placas da série lateral não deixam dúvidas que se tratam de espécies diferentes.

A espécie aqui apresentada que mais se diferenciou morfologicamente pela análise de AVC foi *Hypoptopoma* sp. n. “anão”. Esta espécie é apresentada como a de menor porte dentro do gênero *Hypoptopoma* até o presente momento. Em exemplares de 30 mm já é possível observar as placas abdominais totalmente formadas, ao passo que nas demais espécies de *Hypoptopoma* aqui avaliadas, em tamanhos diminutos como este, as placas abdominais ainda não estão totalmente formadas, deixando o abdômen total ou parcialmente nu.

Inicialmente, havíamos especulado sobre a possibilidade de este morfotipo se tratar de *Hypoptopoma steindachneri*. No entanto, a diferença no tamanho do olho quando comparado com a figura do holótipo de *H. steindachneri* imediatamente descartou esta possibilidade. Ademais, *Hypoptopoma* sp. n. “anão” apresenta uma placa anal dupla, ausente no holótipo de *H. steindachneri*.

Até onde se conhece sobre esses cascudinhos, apenas as espécies de *Nannoptopoma* são equivalentemente tão pequenas quanto *Hypoptopoma* sp. n. “anão”. As espécies de *Nannoptopoma* alcançam no máximo 3,5 cm de comprimento padrão, não possuem serras no espinho peitoral, apresentam apenas uma série de placas abdominais, e possuem o corpo em forma de losango. Devido à aparente semelhança entre *H.* sp. n. “anão” e *Nannoptopoma* é possível que estas espécies estejam muito próximas filogeneticamente.

Além das características únicas apresentadas por *Hypoptopoma* sp. n. “anão” (olhos grandes, cabeça larga e presença de uma placa pré-anal dupla), esta espécie ainda apresenta um pedúnculo caudal muito alto, lembrando imediatamente a forma como se apresenta nas espécies de *Otocinclus* (Schaefer, 1997). Apesar disso, a altura do pedúnculo caudal não se mostrou uma característica diagnóstica para esta espécie, visto apresentar considerável sobreposição com as demais.

*Hypoptopoma* sp. n. “Marajó” é uma espécie com consideráveis alterações no fenótipo, possivelmente decorrentes de um isolamento geográfico, favorecidas aparentemente por estar restrita aos corpos d’água presentes na ilha do Marajó. As curvas côncavas nas margens laterais do focinho quando em vista ventral ou dorsal e o fato da placa anal não alcançar o orifício anal podem ser autapomorfias para este táxon. No entanto, o número limitado de exemplares analisados pode gerar conclusões errôneas a respeito. Portanto, exige ainda muita cautela. Apenas após a análise de mais exemplares daquela localidade será possível um embasamento adequado para constatar se trata-se realmente de uma quinta espécie, ou constitui apenas uma variação morfológica de uma outra espécie. Esta última hipótese, embora não descartável, parece-me menos plausível, uma vez que os dois exemplares da mesma localidade analisados por imagens também apresentavam as mesmas características.

Há ainda muitos exemplares de *Hypoptopoma* que necessitam de uma revisão acurada. Embora compreendam espécies basicamente das áreas de várzeas, exemplares deste gênero já foram coletados nas proximidades das cabeceiras do rio Xingu, no escudo brasileiro. Os poucos exemplares que pude observar e que aguardam serem analisados parecem compor uma espécie endêmica daquela região (*Hypoptopoma* sp. n. 2?), uma das poucas a terem se adaptado às regiões dos escudos.

Há ainda exemplares não analisados da bacia do Tocantins/Araguaia morfologicamente muito semelhantes a *H. gulare*, mas ainda não existem suportes inequívocos que associem os exemplares desta bacia a *gulare* ou não. Outro morfotipo reconhecido, mas que ainda aguarda um maior investimento de tempo em sua análise está associado a exemplares com um corpo altamente robusto e com uma cabeça extremamente larga (*Hypoptopoma* sp. n. 1?). No entanto, os dados desses três possíveis morfotipos adicionais ainda não foram quantificados e pouco qualificados. Apenas a continuação desse estudo possibilitará chegar a conclusões mais robustas.

## 5.2. Sobre a Distribuição das Espécies

Hubert & Renno (2006) usaram dados de distribuição de espécies de Characiformes e realizaram uma reconstrução da história geológica da América do Sul para propor explicações sobre a evolução dos peixes de água doce do continente. Os autores detectaram basicamente 11 áreas de endemismos que, aparentemente, estão de acordo com a distribuição das espécies de *Hypoptopoma* aqui estudadas (Figura 24).

As espécies de *Hypoptopoma* são típicas das regiões de várzea da Amazônia, embora, como já visto, algumas espécies tenham se adaptado aos escudos cristalinos do Brasil Central. No entanto, pouco se sabe a respeito da estruturação das regiões de várzeas, se apresentam regiões biogeográficas distintas, compostas por diferentes conjuntos de espécies ou não (Albernaz & Costa, 2008). Zuanon *et al.* (2008) identificaram a presença de três grandes áreas ictiofaunísticas baseados num estudo de distribuição de peixes, muito semelhantemente às divisões na região amazônica apresentada por Hubert & Renno (2006), exceto pela presença de uma área adicional na porção mais a jusante da bacia Amazônia (área IIIBe de Hubert & Reno, 2006): área I, várzea a montante de Manaus; área II várzea entra Manaus e Almeirim, já no baixo Amazonas; e área III, região mais próxima ao estuário.

O padrão de distribuição encontrado para as espécies incluídas no presente estudo, aliado às demais espécies prováveis (representadas na figura 22 por *Hypoptopoma* sp. n. 1?, *Hypoptopoma* sp. n. 2? e *Hypoptopoma* sp. n. 3?) , parece estar de acordo com as divisões biogeográficas propostas por Hubert & Renno

(2006) e Zuanon *et al.* (2008): enquanto as espécies *Hypotopoma gulare*, *Hypoptopoma* sp. n. “anão” e *Hypoptopoma* sp. n. “Urucu”, embora com distintas amplitudes de distribuição, estão concentradas na área IIIA ou área 1., *Hypoptopoma* sp. n. “Trombetas” e *Hypoptopoma* sp. n. “Marajó” estão distribuídas na área IIIBe ou Áreas II e III, respectivamente. Como já citado é possível que haja mais dois morfotipos de *Hypoptopoma* para as cabeceiras do rio Xingu e outro para o Tocantins-Araguaia, e ambos estariam presentes na área IIIBd.

É sabido que espécimes de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* também estão presentes na bacia do Orinoco. Se os representantes dessa bacia constituem outra espécie (ou mais de uma, *Hypoptopoma* sp. n. 3?), estaria restrita à área de endemismo IIIBf. Adicionalmente a essas informações temos ainda *Hypoptopoma inexpectatum*, distribuída na área I, envolvendo a bacia do Paraná/Paraguai.

As áreas de endemismos propostas por Hubert & Renno (2006) evidenciaram um padrão de diferenciação no sentido leste-oeste, como também encontrado por Zuanon *et al.* (2008), supostamente influenciadas pelas incursões marinhas, soerguimentos dos Andes e surgimento dos paleo-arcos, e conexões históricas que permitiram a dispersão das espécies através das drenagens. Por outro lado, as ecorregiões propostas inicialmente pela WWF (2001) e testadas por Zuanon *et al.* (2008), foram primariamente baseadas na distribuição dos arcos estruturais presentes na região.

Weitzman & Weitzman (1982) sugerem que, quando houve o soerguimento da cordilheira dos Andes, os principais grupos de peixes da Amazônia já se encontravam na bacia desde, pelo menos, o Mioceno. Lundberg (1998) e Lundberg *et al.* (1998) corroboraram essa hipótese baseados na descoberta de registros fósseis anteriores à elevação andina. Desta forma, é possível que os processos de especiação ou os eventos evolutivos (aqueles no máximo no nível de gênero), o que representaria um maior refinamento da biodiversidade amazônica, tenham ocorridos durante os últimos 12 milhões de anos, diretamente relacionados aos diversos e intensos processos geológicos que alteraram a paisagem, marcada principalmente pela elevação da cadeia dos Andes (Lundberg, 1998; Zuanon *et al.*, 2008).

Com o soerguimento andino, houve a separação geológica de regiões da América do Sul por arcos estruturais que surgiram entre 8 e 5 milhões de anos atrás, e teriam influenciado grandemente a distribuição das espécies (Lundberg *et al.*, 1998). Apesar de alguns destes arcos hoje em dia estarem muito abaixo da

superfície e não atuarem como barreiras efetivas, alguns autores acreditam que o seu efeito na definição das bacias possa estar refletido na distribuição atual de espécies (e.g., Da Silva & Patton, 1998). É possível que o padrão de distribuição encontrado para estas espécies estudadas de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* tenha fortes relações com a presença desses arcos estruturais.

Garavello (1977) propôs uma ancestralidade amazônica para o gênero *Parotocinclus* baseado na ausência do gênero no sistema Paraná-Paraguai. No entanto, Schaefer & Provenzano (1993) não encontraram suporte para essa hipótese, visto que a presença de clados derivados na Amazônia e no escudo guianense indicariam que a distribuição do ancestral de *Parotocinclus* incluiria, pelo menos em parte, a região costeira do Atlântico do Brasil e norte das Guianas.

De qualquer forma, a maioria das espécies de peixes sulamericanas tem origem na Bacia Amazônica (Garavello, 1973), embora casos específicos fujam à regra. Os membros da tribo Otothyriini, por exemplo, a qual inclui *Parotocinclus*, estão basicamente restritos à costa leste da América do Sul e no Sistema Paraná-Paraguai, sugerindo uma origem nesta região; por outro lado, Hypoptopomatini se encontra basicamente na planície amazônica (Schaefer, 2003; Chiachio *et al.*, 2008), fato este que poderia sugerir, de antemão, a presença de um ancestral também local.

No estudo sobre a biogeografia histórica de *Hypostomus* na América do Sul, Montoya-Burgos (2003) identificou sete principais eventos cladogênicos ligados provavelmente às mudanças hidrogeológicas (Figura 26). Um destes eventos estaria ligado à separação das bacias Amazônica do Paraná/Paraguai. Diante disto, assim como Montoya-Burgos (2003) hipotetizou para espécies de *Hypostomus*, é possível que eventos de dispersão pelo sistema Amazônia-Paraná/Paraguai tenham ocorrido entre 10 e 12 milhões de ano, o que explicaria, portanto, a presença de *Hypoptopoma* na porção mais sul da América do Sul, que por especiação alopátrica, poderia ter originado *H. inexpectatum*.

Pelo padrão de distribuição apresentado pelas espécies de *Hypoptopoma* do grupo *gulare* aqui estudadas, o histórico biogeográfico destas espécies também está associado a diversos eventos evolutivos e vicariantes, assim como em relação a toda a ictiofauna do continente (Brito *et al.*, 2007), como o soerguimento dos Andes, o afloramento dos arcos estruturais, incursões marinhas, entre outros. No entanto, somente após a conjugação de informações de distribuição com resultados

filogenéticos e filogeográficos será possível testar hipóteses sobre os fatores que teriam moldado a história evolutiva das espécies de *Hypoptopoma* na América do Sul.

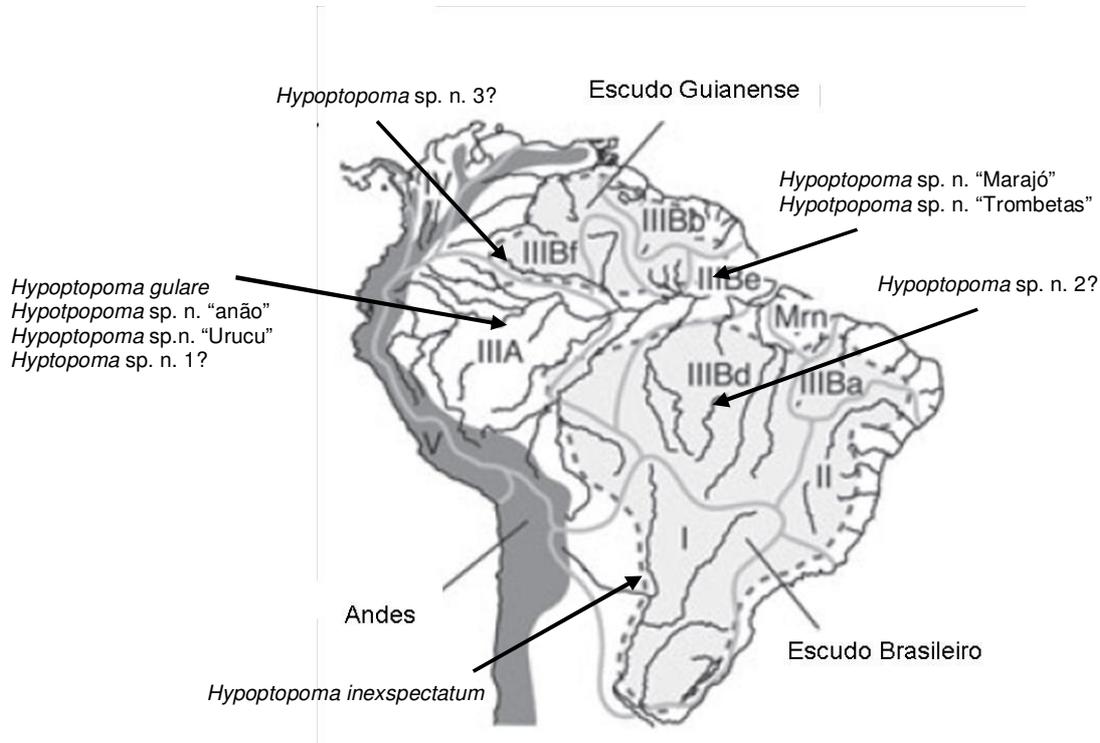


Figura 24. Áreas de endemismo usando análise de parcimônia de endemividade proposta por Hubert & Renno (2006). As 11 áreas de endemismo identificadas foram Paraná-Paraguai, I; São Francisco, II; Alto Amazonas, IIIA; Paraníba, IIIBa; Guiana, IIIBb; Maranhão, IIIBc; Tocantins-Xingu, IIIBd; Baixo Amazonas; IIIBe; Orinoco-Alto Negro, IIIBf; Atrato-Maracaibo, IV; San Juan, V). O nome das espécies indicam o local de ocorrência delas. *Hypoptopoma* sp. n. 1, 2 e 3 não foram estudadas neste trabalho e ainda não estão confirmadas.

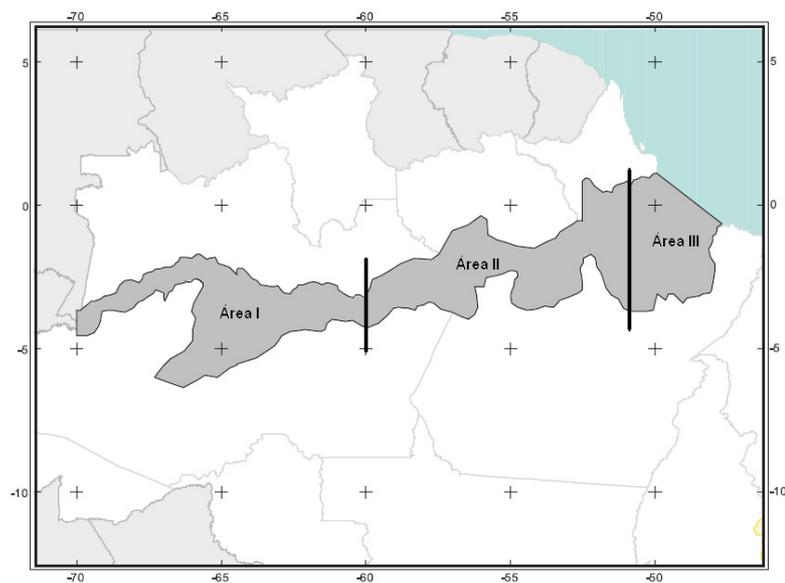


Figura 25. Ecorregiões da várzea propostas com base na distribuição da ictiofauna por Zuanon *et al.* (2008). Figura adaptada de Albernaz & Costa (2008).



## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albernaz, A.L. & Costa, L.R.F. 2008. As regiões biogeográficas: introdução e metodologia. *In.*: Albernaz, A.L. (Org.). Conservação da várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas. IBAMA/Pró-Várzea, Manaus, Amazonas. p. 21-29.
- Almirón, A.E.; Azpelicueta, M.M. & Casciotta, J.R. 2004. A new species of *Epactionotus* (Siluriformes: Loricariidae: Otothyridini) from the río Iguazú basin, Argentina. *Zoologische Abhandlungen*, 54: 137-144.
- Aquino, A.E. 1994. Secondary sexual dimorphism of the dermal skeleton in two species of the hypoptomatine genus *Otocinclus* (Siluriformes: Loricariidae). *Ichthyological Explorations Freshwaters*, 5(3): 217-222.
- Aquino, A.E. 1997. Las especies de Hypoptopomatinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae) en la Argentina. *Revista de Ictiología*, 5(1-2): 5-21.
- Aquino, A.E., & Miquelarena, A.M. 2000. Redescription of *Hypoptopoma inexpectata* (Holmberg, 1883), with notes on its anatomy (Siluriformes: Loricariidae). *Physis*, 58: 134-135.
- Aquino, A.E. & Schaefer, S.A. 2002. Revision of *Oxyropsis* Eigenmann and Eigenmann, 1889 (Siluriformes, Loricariidae). *Copeia*, 2002(2): 374–390.
- Aquino, A.E., Schaefer, S.A. and Miquelarena, A.M. 2001. A new species of *Hisinotus* (Siluriformes, Loricariidae) of the upper río Uruguay Basin. *American Museum Novitates*, 3333: 1-12.
- Armbruster, J.W. 2004. Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141: 1-80.

Artoni, R.; Shibatta, O.; Gross, M.; Schneider, C.; Almeida, M.; Vicari, M. & Bertollo, L.C. 2006. *Astyanax* aff. *fasciatus* Cuvier, 1819 (Teleostei; Characidae): evidences of a species complex in the upper rio Tibagi basin (Paraná, Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 197-202.

Ayres, M. & Ayres Jr., M. A. 2005. *BioEstat: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biológicas e Médicas*. Sociedade Civil Mamirauá/Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. Manaus, Amazonas.

Azpelicueta, M.M.; Casciotta, J.; Almirón, A. & Körber, S. 2004. A new species of Otothyriini (Siluriformes: Loricariidae: Hypoptopomatinae) from the río Uruguay basin, Argentina. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie Band*, 4, 81-90.

Blackith, R.E. & Reyment, R.A. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic Press, London. 412pp.

Boeseman, M. 1968. The genus *Hypostomus* Lacépède, 1803, and its surinam representatives (Siluriformes, Loricariidae). *Zoologische Verhandelingen*, 99: 1-99.

Boeseman, M. 1974. On two surinam species of Hypoptopomatinae, both new to science (Loricariidae, Siluriformes, Ostariophysi). Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 77(3): 257-271.

Bogotá-Gregory, J.D. & Maldonado-Ocampo, J.A. 2006. Peces de la zona hidrogeográfica de la Amazonia, Colombia. *Biota Colombiana*, 7(1): 55-94.

Boulenger, G.A. 1895. On a collection of fishes formed by Dr. C. Ternetz in Matto Grosso and Paraguay. *Proceedings of the Zoological Society*, 3: 523-529.

Brito, P.M.; Meunier, F.J. & Leal, M.E.C. 2007. Origine et diversification de l'ichtyofaune néotropicale: une revue. *Cybium*, 31(2): 139-153.

Britski, H.A. & Garavello, J.C. 1984. Two new southeastern Brazilian genera of Hypoptopomatinae and a redescription of *Pseudotocinclus* Nichols, 1919 (Ostariophysi, Loricariidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 35(21): 225-241.

Bührnheim, C.M. & Malabarba, L.R. 2006. Redescription of the type species *Odontostilbe* Cope, 1870 (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae), and description of three new species from the Amazon basin. *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 167-196.

Carvalho, I.R. 2005. *Estrutura populacional e ciclo reprodutivo de Hypoptopoma gulare (Cope, 1878) (Pisces, Siluriformes) em banco de macrófitas de lagos amazônicos*. Monografia de Graduação, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 34pp.

Cavalcanti, M.J. & Lopes, P.R.D. 1990. Morfometria comparada de *Ctenosciaena gracilicirrus*, *Paralonchurus brasiliensis* e *Micropogonias furnieri* (Teleostei: Sciaenidae) pela análise multivariada de redes de treliças. *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(4): 627-635.

Chiachio, M.C.; Oliveira, C. & Montoya-Burgos, J.I. 2008. Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49: 606-617.

Cope, E.D. 1870. Contribution to the ichthyology of the Marañon. *Proceedings of American Philosophical Society*, 11: 559-570.

Cope, E.D. 1878. Synopsis of the fishes of the Peruvian Amazon, obtained by Professor Orton during his expeditions of 1873 and 1877. *Proceedings of American Philosophical Society*, 17(4F): 673-701.

Covain, R. & Fish-Muller, S. 2007. The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. *Zootaxa*, 1462: 1-40.

Cramer, C.A.; Liedke, A.M.R.; Bonatto, S.L. & Reis, R.E. 2007. The phylogenetic relationships of the Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae) as inferred from mitochondrial cytochrome c oxidase I sequences. *Bulletin of Fish Biology*, 9(1/2): 51-59.

Da Silva, M.N.F. & Patton, J.L. 1998. Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Molecular Ecology*, 7(4): 475-486.

Ferraris, C. 1991. *Catfishes in the aquarium*. Tetra Press Publication. New York, USA. 199pp.

Ferraris, C. J. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriforms primary types. *Zootaxa*, 1418: 1-628.

Fowler, H.W. 1915. Notes on nematognathous fishes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 67: 203-243.

Fowler, H.W. 1945. Los peces del Peru: catálogo sistemático de los peces que habitan en aguas peruanas. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 81-113.

Garavello, J.C. 1973. *Sistemática e zoogeografia do gênero Parotocinclus Eigenmann & Eigenmann*. (Pisces, Loricariidae). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas. 63pp.

Garavello, J.C. 1977. Systematics and geographical distribution of the genus *Parotocinclus* Eigenmann & Eigenmann, 1889 (Ostariophysi, Loricariidae). *Arquivos de Zoologia*, 28(4):1-37.

Garavello, J.C. & Reis, S.F. 1998. Análise das variáveis canônicas em caracteres quantitativos no gênero *Parotocinclus* Eigenmann e Eigenmann, 1889 (Pisces: Loricariidae). *Ciência e Cultura*, 40(9): 889-891.

- Garcia, A.M.; Vieira, J.P. & Winemiller, K.O. 2003. Effects of 1997–1998 El Niño on the dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon Estuary (Brazil). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 57: 489-500.
- Gosline, W.A. 1945. Catálogo dos Nematognatos de água-doce da América do Sul e Central. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 33: 1-138.
- Gosline W.A. 1947. Contributions to the classification of the loricariid catfishes. *Arquivos do Museu Nacional*, 41: 79–134.
- Granado-Lorencio, C.; Cerviá, J.L.; Araújo-Lima, C.R.M. 2007. Floodplain lake fish assemblages in the Amazon River: directions in conservation biology. *Biodiversity and Conservation*, 16: 679-692.
- Günther, A. 1868. Diagnoses of some new freshwater fishes from Surinam and Brazil, in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, (Ser. 4), 1(6): 475-481.
- Hammer, Ø. & Harper, D.A.T & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. 9pp.
- Holmberg, E.L. 1893. Nombres vulgares de peces Argentinos con sus equivalencias científicas. *Rev. Jardin Zool.*, 1 (3): 85-96.
- Howes, G.J. 1983. The cranial muscles of loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoological Series*, 45: 309–345.
- Hubert, N. & Renno, J.F. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33: 1414-1436.
- Isbrücker, I.J.H. 1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). *Verlagen en Technische Gegevens*, 22: 1–181.

Lasso, C.A.; Mojica, J.I.; Usma, J.S.; Maldonado-O, J.A.; DoNascimento, C.; Taphorn, D.C.; Provenzano, F.; Lasso-Alcalá, Ó.M.; Galvis, G.; Vásquez, S.; Lugo, M.; Machado-Allison, A.; Royero, R.; Suárez, C. & Ortega-Lara, A. 2004. Peces de la cuenca del río Orinoco. Parte I: lista de especies y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana*, 5(2): 95-258.

Lehmann, P. 2006. *Anatomia e relações filogenéticas da família Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) com ênfase na subfamília Hypoptopomatinae*. Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. 417 pp.

Lopez, J. & Roman-Valencia, C. 1996. Sobre la biología del corroncho *Chaetostoma fischeri* (Steindachner, 1879) (Pisces: Loricariidae) en el río de La Vieja, Alto Cauca, Colombia. *Boletín Ecotrópica Ecosistemas Tropicales*, 3: 37-57.

Lundberg, J.G. 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. *In.*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (Eds). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. p. 49-68.

Lundberg, J.G.; Marshall, L.G.; Guerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M.C.S.L. & Wesselingh, F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American Rivers. *In.*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (Eds). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. p. 13-48.

Marcucci, K.M.I.; Orsi, M.L. & Shibatta, O.A. 2005. Abundância e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, médio rio Paranapanema. *Iheringia, Série Zoologia*, 95(2): 197-203.

Menezes, R.S. 1949. Alimentação de carí chicote, "*Loricaria typus*" Bleeker, da bacia do rio Parnaíba, Piauí (Actinopterygii, Loricariidae, Loricariinae). *Revista Brasileira de Biologia*, 9(1): 479-484.

Mojica, J.I.; Galves, J.; Arbeláez, F.; Santos, M.; Vejarano, S.; Prieto-Piraquive, E.; Arce, M.; Sánchez-Duarte, P.; Castellanos, C.; Gutiérrez, A.; Duque, S.R.; Lobón-Cerviá, J.; Granado-Lorencio, C. 2005. Peces da la cuenca del río Amazonas en Colombia: región de Leticia. *Biota Colombiana*, 6(2): 191-210.

Monteiro, L.R. & Reis, S.F. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Holos, Ribeirão Preto, São Paulo. 188pp.

Montoya-Burgos, J.I. 2003. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 12: 1855-1867.

Montoya-Burgos, J.I.; Muller, S.; Weber, C. & Pawalowski, J. 1998. Phylogenetic relationships of the Loricariidae (Siluriformes) based on mitochondrial rRNA gene sequences. In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S. & Lucena, C.A.S. (Eds). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. p. 363-374.

Neodat II, 2009. Inter-Institutional Database of Fish Biodiversity in the Neotropics (<http://www.neodat.org/>). Acesso: 29/04/2009.

Nomura, H. & Mueller, I.M.M. 1980. Biologia do cascudo, *Plecostomus hermanni* Ihering, 1905 do Rio Mogi Guaçu, São Paulo (Osterichthyes, Loricariidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 40(2): 267-275.

Peres-Neto, P.R. 1995. Introdução a análises morfométricas. In.: Peres-Neto, P.R.; Valentin, J.L. & Fernandez, F. (Eds.). *Tópicos em tratamento de dados biológicos*. Vol. 2. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro. p. 57-89.

Quevedo, R. & Reis, R.E. 2002. *Pogonopoma obscurum*: a new species of loricariid catfish (Siluriformes: Loricariidae) from Southern Brazil, with comments on the genus *Pogonopoma*. *Copeia*, 2: 402-410.

Ramos, L.A. & Konrad, H.G. 1998/99. Biologia reprodutiva de *Hemiancistrus* sp. (Osteichthyes, Loricariidae) do rio dos Sinos, RS. *Boletim do Instituto de Pesca*, 25: 45-50.

Rapp Py-Daniel, L.H. 1984. *Sistemática dos Loricariidae (Ostariophysi, Siluroidei) do Complexo de Lagos do Janaucá, Amazonas e aspectos de sua biologia e ecologia*. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. 278pp.

Rapp Py-Daniel, L.H. & Cox-Fernandes, C. 2005. Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. *Acta Amazonica*, 35(1): 97-110.

Rapp Py-Daniel, L.H.; Deus, C.P.; Sousa, L.M.; Ribeiro, O.M. Peixes. In.: Rapp Py-Daniel, L.H.; Deus, C.P.; Henriques, A.L.; Pimpão, D.M. & Ribeiro, O.M. (Orgs.). *Biodiversidade do Médio Madeira: Bases Científicas para Propostas de Conservação*. INPA, Manaus. P. 89-125.

Regan, C.T. 1904. A monograph of the fishes of the family Loricariidae. *Transactions of the Zoological Society of London*, 18: 191-350.

Reis, S.F. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Revista Brasileira de Zoologia*, 5(4): 571-580.

Reis, S.F.; Pessôa, L.M. & Strauss, R.E. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Brazilian Journal of Genetics*, 13(3): 509-520.

Reis, R.E. & Carvalho, T.P. 2007. Hypoptopomatinae. In.: Buckup, P.A.; Menezes, N.A. & Ghazzi, S. (Orgs.). *Catalágo de peixes de água doce do Brasil*. Museu Nacional (Série Livros), Rio de Janeiro, p. 83-84.

Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. 2003. *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. 742pp.

Reis, R.E.; Pereira, E.H.L & Armbruster, J.W. 2006. Delturinae, a new loricariid catfish subfamily (Teleostei, Siluriformes), with revisions of *Delturus* and *Hemipsilichthys*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 147: 277–299.

Ribeiro, O.M. 2004. *Caracterização taxonômica das espécies do gênero Pseudancistrus Bleeker, 1862, da Amazônia Brasileira (Siluriformes: Loricariidae)*. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade Federal de Rondônia, Manaus, Amazonas. 110pp.

Ringuelet, R.A.; Aramburu, R.H. & De Aramburu, A.A. 1967. *Los peces argentinos de agua dulce*.: La Plata Comission de Investigación Científica, Buenos Aires. 602p.

Rocha, M.S. 2006. *Sistemática e filogeografia de Pimelodus blochii (Siluriformes: Pimelodidae) da Amazônia*. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 81pp.

Salcedo, N.J. 2006. Two new species of Chaetostoma (Siluriformes: Loricariidae) from the Huallaga River in central Peru. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17(3): 207-220.

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

Schaefer, S.A. 1991. Phylogenetic analysis of the loricariid subfamily Hypoptopomatinae (Pisces: Siluroidei: Loricariidae), with comments on generic diagnoses and geographic distribution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 102: 1-41.

Schaefer, S.A. 1996a. *Nannoptopoma*, a new genus of loricariid catfishes (Siluriformes: Loricariidae) from the Amazon and Orinoco basins. *Copeia*, 1996(4): 913-926.

Schaefer, S.A. 1996b. Type designations for some Steindachner Loricariid material (Siluriformes: Loricariidae) in the Natural History Museum, Vienna. *Copeia*, 1996(4): 1031-1035.

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

Schaefer, S.A. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). *In*: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M.S & Lucena, C.A.S. (Eds). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. p. 375-400.

Schaefer, S.A. 2003. Subfamily Hypopotomatinae. *In*: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (Eds). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. p. 321-329.

Schaefer, S.A. & Provezano, R. 1993. The Guyana Shield *Parotocinclus*: systematics, biogeography, and description of a new Venezuelan species (Siluroidei: Loricariidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 4(1): 39-56.

Schaefer, S.A. & Stewart, D.J. 1993. Systematics of *Panaque dentex* species group (Siluriformes, Loricariidae) wood-eating armored catfishes from tropical South America. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 4: 309-342.

Soares, M.G.M.; Menezes, N.A. & Junk, W.J. 2006. Adaptation of fish species to oxygen depletion in a Central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia*, 568: 353-267.

Species Link, 2009. Banco de dados de coleções biológicas. (<http://smlink.cria.org.br/>). Acesso em: 29/04/2009.

Steindachner, F. 1879. Über einige neue und seltene fisch-Arten aus den k.k. zoologischen Museum zu Wien, Stuttgart und Warschau. *Kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien*, 41: 1-52.

Trajano, E. 2001. Habitat and population data of troglobitic armored cave catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987, from central Brazil (Siluriformes: Loricariidae). *Environmental Biology of Fishes*, 62: 195-200.

Vaillant, L.L. 1880. Note sur le genre *Otocinclus* et description d'une espèce nouvelle. *Bulletin of the Society of Philomath*, 4: 145-148.

Valentin, J.L. 1995. Agrupamento e ordenação. In.: Peres-Neto, P.R.; Valentin, J.L. & Fernandez, F. (Eds.). *Tópicos em tratamento de dados biológicos*. Vol. 2. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro. p. 27-55.

Vazzoler, A.E.A.M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá. 169pp.

Weitzman, S.H. & Weitzman, M. 1982. Biogeography and evolutionary diversification in the Neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. In: Prance, G.T. (Ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York. p. 403- 422.

WWF, WORLD WILDLIFE FUND. 2001. Ecoregions. Disponível em: [http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial\\_nt.html](http://www.worldwildlife.org/wildworld/profiles/terrestrial_nt.html).

Yossa, M.I. & Araújo-Lima, A.R.M. 1998. Detritivory in two amazonian fish species. *Journal of Fish Biology*, 52: 1141-1153.

Zuanon, J.A.S. 1999. *História natural da ictiofauna de corredeiras do rio Xingu, na região de Altamira, Pará*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 199pp.

Zuanon, J.A.S.; Rapp Py-Daniel, L.H.; Ferreira, E.J.G.; Claro-Jr., L.H. & Mendonça, F.P. 2008. Padrões de distribuição da ictiofauna na várzea do sistema Solimões-Amazonas, entre Tabatinga (AM) e Santana (AP). *In.: Albernaz, A.L. (Org.). Conservação da várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas*. IBAMA/Pró-Várzea, Manaus, Amazonas. p. 237-285.

Comunicações Pessoais:

H. Lazzarotto. 2008. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDSM. Tefé, Amazonas. Email: [lazzarotto@mamiraua.org.br](mailto:lazzarotto@mamiraua.org.br).

J.A.S. Zuanon, comunicação pessoal. Coordenação de Pesquisas em Biologia Aquática/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – CPBA/INPA. Manaus – Amazonas.

L.H. Rapp Py-Daniel, comunicação pessoal. Coordenação de Pesquisas em Biologia Aquática/Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – CPBA/INPA. Manaus – Amazonas.

# CAPÍTULO 2

---

## VARIAÇÃO MORFOLÓGICA EM POPULAÇÕES DO CASCUDINHO *HYPOPTOPOMA GULARE* COPE, 1878 (LORICARIIDAE: HYPOPTOPOMATINAE) NA BACIA AMAZÔNICA

*“Enquanto predominou o essencialismo, a filosofia que ignora a variação e acredita em características fixas, a possibilidade de mudança evolutiva dificilmente poderia ter sido concebida, uma vez que a variação é tanto o fundamento como o produto da evolução.”*

*(Douglas J. Futuyma, em Biologia Evolutiva)*

### 1. INTRODUÇÃO

 O fenótipo de um organismo consiste nas suas propriedades morfológicas, fisiológicas, bioquímicas, comportamentais, entre outras, manifestadas ao longo de sua vida e que se desenvolvem pela influência mútua do genótipo e do ambiente em que está inserido (Futuyma, 2002; Willmore *et al.*, 2007). Partindo do princípio de que indivíduos de uma mesma espécie vivendo em uma variedade de habitats poderão estar sujeitos a diferentes pressões ambientais, adaptações decorrentes podem incluir mudanças fenotípicas nos indivíduos. Essa habilidade de um genótipo responder às distintas condições ambientais, produzindo diferentes fenótipos, é conhecida como plasticidade fenotípica (Thompson, 1991).

A plasticidade fenotípica é considerada um dos elementos-chaves em biologia evolutiva (Schaefer & Cavender, 1986; Silva *et al.*, 2006), pois essa variabilidade torna-se um objeto sobre o qual age a seleção natural (Silva *et al.*, 2006), promovendo a diversificação (West-Eberhard, 1989). Ou seja, essas variações em uma espécie podem estar associadas a variações genotípicas e isto, por sua vez,

poderá provocar, num longo espaço de tempo evolutivo, a origem de novas espécies (Silva *et al.*, 2006).

A plasticidade fenotípica na morfologia de peixes tem sido relativamente bem documentada na literatura e as causas variam desde fatores abióticos aos bióticos. Alterações morfológicas em *Carassius carassius* (Cyprinidae) foram explicadas pela resposta à presença ou ausência de um predador (Brönmark & Miner, 1992), e em *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae) (Robinson & Wilson, 1996) e em *Gasterosteus* spp. (Gasterosteidae) (Day *et al.*, 1994) em resposta a diferenças entre habitats bênticos e pelágicos.

Shibatta & Hoffman (2005) encontraram diferenças morfológicas consideráveis entre quatro populações de *Corydoras paleatus* na região Sul do Brasil, associando essas variações ao isolamento geográfico a que foram submetidas e sugerindo pressões seletivas diferenciadas. Shibatta & O'hara (2007), semelhantemente, associaram divergências morfológicas encontradas em exemplares de *Tetragonopterus argenteus* (Characidae) da região do Alto Paraguai e de drenagens do rio Madeira ao isolamento geográfico e reprodutivo atribuído ao Planalto Matogrossense.

Jerry & Cairns (1998), por sua vez, também demonstraram heterogeneidade na morfologia de um peixe catádromo, *Macquaria novemaculeata* (Percichthyidae), oriundo de diferentes drenagens da Austrália, sugerindo restrição no fluxo gênico e, conseqüentemente, presença de estoques pesqueiros isolados. Além disso, divergências morfológicas encontradas por D'Anatro & Loureiro (2005) no rivulídeo *Austrolebias luteoflamulatus* em corpos d'água da região costeira do Uruguai indicaram unidades evolutivas diferenciadas. Assim, os autores sugeriram que em termos de conservação seria importante considerar a possível fragmentação ambiental que tem promovido a rápida diferenciação entre as populações.

Baseado nos trabalhos de Silva *et al.* (2006) e D'Anatro & Loureiro (2005), é notável que as implicações de um estudo de variabilidade morfológica vão além do entendimento da história evolutiva de uma espécie ou de uma região: muitas vezes, podem ter aplicações diretas em estudos de manejo e conservação da ictiofauna. Portanto, levantar diferenças entre populações pode ser importante para a conservação das espécies, na medida em que permite reconhecer a amplitude de diversidade dentro da espécie (Shibatta & Hoffman, 2005).

Estudos recentes restringem geograficamente a espécie *Hypoptopoma gulare* Cope, 1878 para a Amazônia peruana e venezuelana (Schaefer, 2003). No catálogo de peixes brasileiros organizado por Buckup *et al.* (2007), Reis & Carvalho (2007) também não citam essa espécie para a Amazônia brasileira. Uma revisão mais acurada dos espécimes provenientes de diferentes drenagens na bacia Amazônica permitiu ampliar a área de distribuição desta espécie para corpos d'água existentes na Amazônia Central (vide capítulo 1), embora inventários e estudos biológicos no estado do Amazonas já vinham sugerindo a presença de *H. gulare* nessa região (Rapp Py-Daniel, 1984; Carvalho, 2005; Soares *et al.*, 2006; Granado-Lorêncio *et al.*, 2007).

Rapp Py-Daniel (1984), em uma breve análise de exemplares desta espécie constatou variação morfológica entre exemplares de distintas drenagens, mas não qualificou, tampouco quantificou detalhadamente essa variabilidade. Esses fatores instigaram a realização de um estudo que avaliasse possíveis efeitos de distância geográfica sobre populações de *H. gulare* supostamente distintas. Estudos como estes podem contribuir substancialmente para o avanço do conhecimento da biodiversidade em águas amazônicas, bem como fornecer informações para o entendimento da história evolutiva da bacia. Adicionalmente, este estudo poderá ser importante frente à potencialidade da espécie para o mercado ornamental (Lazzarotto, H., com. pess.), embora a espécie ainda não esteja contemplada pela instrução normativa do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis nº 203, de 22 de outubro de 2008.

Diante disto, este trabalho objetivou caracterizar a variação morfológica no cascudinho *Hypoptopoma gulare* em distintos sistemas de drenagem da bacia Amazônica e identificar o padrão de distribuição geográfica da espécie.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1. Amostragem dos Dados

O registro das características morfométricas e merísticas dos exemplares utilizados para desenvolver essa parte da dissertação segue o mesmo protocolo descrito no capítulo 1.

Foram examinados e medidos exemplares de *Hypoptopoma gulare* de sete localidades distribuídas na bacia amazônica (Figura 27).

I) Rio Ucayali: principal tributário do rio Amazonas situado nas regiões mais a montante, nas proximidades da Cordilheira dos Andes, e inserido totalmente em território peruano. Está aproximadamente a 6.800 km de distância da foz do Amazonas (Goulding *et al.*, 2003) e o ponto médio deste rio, localizado nas proximidades de Pucallpa, está aproximadamente na coordenada 08° 03' 41" S e 74° 33' 21" W. Deste rio, foram examinados e medidos nove exemplares de cinco lotes: MZUSP 26202 (1), 55,33 mm CP, Rio Ucayali; H. Ortega; 16/vii/1975. MZUSP 36199 (12), 69,14-76,94 mm CP, Cocha Romaine, Rio Ucayali; H. Ortega; 17/xi/1979. MZUSP 36196 (2), 52,88-60,67 mm CP, Rio Ucayali; H. Ortega; 15/v/1973. MZUSP 36200 (1), 70,48 mm CP, Laguna Yarinacocha, Rio Ucayali; H. Ortega; 16/vii/1975. MZUSP 36201 (1), 69,74 mm CP, Laguna Yarinacocha, Rio Ucayali; H. Ortega; 09/viii/1973.

II) Rio Maniti: pequeno afluente do rio Amazonas, no Peru. Está localizado imediatamente a jusante da cidade de Iquitos (3°35'02" S e 73°03'20" W). Dessa localidade, foram analisados e medidos sete exemplares [MUSM 1993 (7), 61,20-87,16 mm CP, rio Maniti, afluente do Amazonas, Iquitos; R. Vari *et al.*; Data indeterminada].

III) Rio Japurá: afluente da margem esquerda, conhecido na região colombiana por Caquetá, e é o quarto maior tributário do Amazonas. Sua foz está compreendida aproximadamente nas coordenadas 02° 55' 56" S e 64° 49' 19" O. Nove exemplares foram examinados e medidos do lote INPA 2420, 80,50-88,48 mm CP, Paraná Jarauá, Rio Japurá; Equipe de Ictiologia do INPA; ii/1980.

IV) Lago Catalão: complexo de lagos, geralmente conectados entre si e com os afluentes que os circundam, já que se localiza na região da confluência dos rios Solimões e Negro (3° 09' 47"S e 059° 54' 29" W) (Leite *et al.*, 2006). Exemplos destas localidades estão armazenados nos seguintes lotes: INPA não catalogado (3), 68,67-82,49 mm CP, Canal Xiborena, Lago Catalão, encontro dos rios Negro e Solimões; L.H. Rapp Py-Daniel & C. Cox-Fernandes; 15/ii/2000. INPA não catalogado (11), 57,11-85,97 mm CP, Canal Xiborena, Lago Catalão, encontro dos rios Negro e Solimões; L.H. Rapp Py-Daniel & C. Cox-Fernandes; 17/iii/2000. INPA não catalogado (2), 79,85-84,65 mm CP, Canal Xiborena, Lago Catalão, encontro dos rios Negro e Solimões; L.H. Rapp Py-Daniel & C. Cox-Fernandes; 15/ii/2000.

V) Rio Madre de Dios: porção mais alta da bacia do rio Madeira, em territórios peruano e boliviano até desaguar no rio Beni (Goulding *et al.*, 2003). Seu trecho mediano está localizado nas coordenadas 11° 29' 46" S e 67° 37' 22" W. Para esta localidade, foram analisados exemplares dos seguintes lotes: MUSM 2832 (1), 60,58 mm CP, rio Madre de Dios; H. Ortega *et al.*; Data indeterminada. MUSM 27828 (3), 46,99-54,71 mm CP, rio Madre de Dios; O. Quispe; Data indeterminada.

VI) Alto rio Madeira: trecho envolvendo as corredeiras do rio Madeira, no estado de Rondônia, coordenadas 09° 47' 29" S e 65° 32' 10" W. Exemplos deste trecho estão representados pelos seguintes lotes: UNIR 20 (2), 54,42-73,86 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xii/2004. UNIR 21 (4), 49,49-70,94 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xii/2004. UNIR 23 (1), 77,91 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xii/2004. UNIR 24 (7), 52,77-84,32 mm CP, rio Abunã, Porto Velho; Equipe de Ictiologia da UNIR; 30/xi/2004.

VII) Médio rio Madeira: trecho que compreende a porção imediatamente a jusante da última corredeira do rio Madeira, aproximadamente a partir da coordenada 08° 34' 33" S e 63° 42' 38" W. Todos os exemplares deste trecho são provenientes de um pequeno afluente do rio Madeira, igarapé Belmont, nas proximidades da cidade de Porto Velho. UNIR 14 (5), 81,10-92,31 mm CP, igarapé Belmont, Porto Velho; Equipe de Ictiologia da UNIR; 13/xi/2003. UNIR 15 (2), 79,95-79,97 mm CP, igarapé

Belmont, Porto Velho; Equipe de Ictiologia da UNIR; 15/iv/2004. UNIR 16 (2), 84,10-85,36 mm CP, igarapé Belmont, Porto Velho; Equipe de Ictiologia da UNIR; 16/vi/2004.

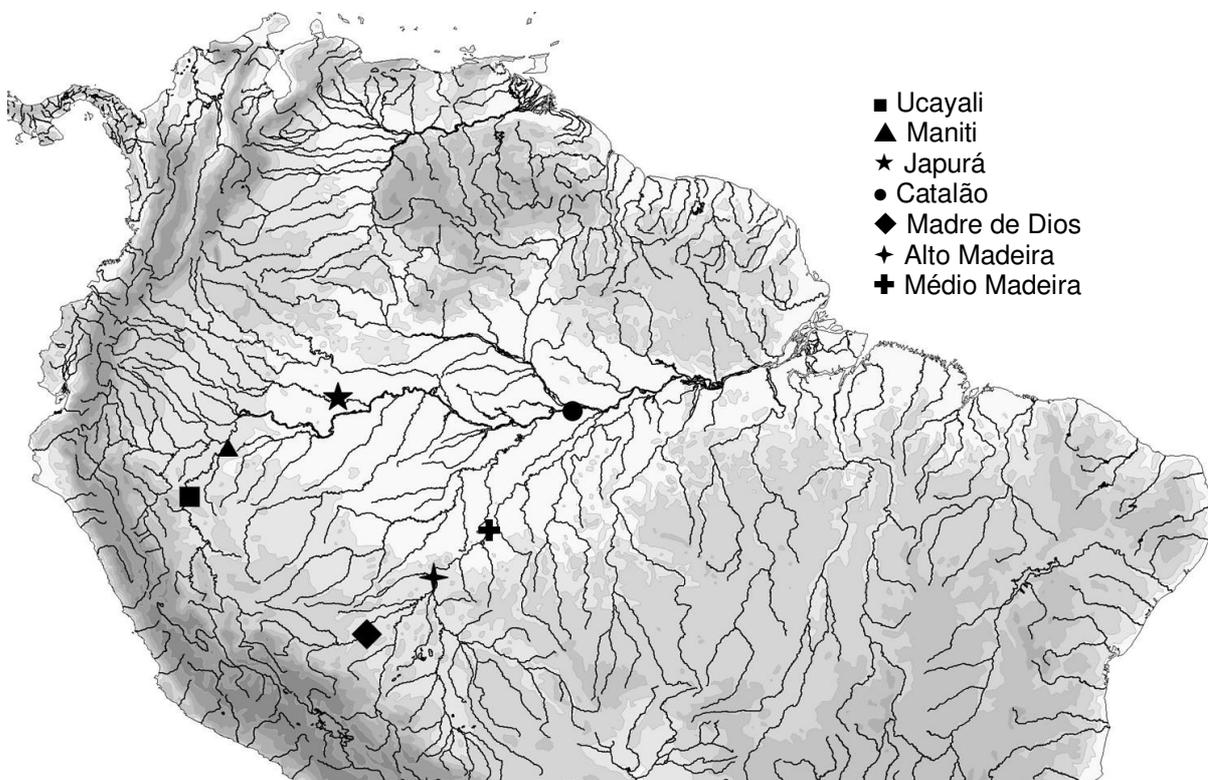


Figura 27. Localização dos lotes de *Hypoptopoma gulare* estudados neste trabalho oriundos das distintas drenagens na bacia amazônica.

## 2.2. Análise dos Dados

Os dados brutos das medidas morfométricas foram normalizados para o tamanho dos exemplares seguindo o protocolo proposto por Dryden & Mardia (1998), seguido da logaritimização natural dos dados. Exemplares de cada região estabelecida foram considerados grupos *a priori* para as análises.

Após as transformações dos dados, foram submetidos a uma Análise de Variância Multivariada (MANOVA), objetivando testar diferenças significativas entre os grupos *a priori* estabelecidos, através do resultado fornecido pelo Wilk's lambda e nível de significância de 0,05. Uma Análise de Variáveis Canônicas (ACV) independente do tamanho produziu um gráfico para avaliar o agrupamento de cada espécime estudado em dois eixos que melhor resumiram o maior padrão dos dados (Reis *et al.*, 1990).

Medidas importantes para a separação dos grupos foram submetidas a uma correlação simples de Pearson e apresentadas em gráficos de dispersão.

Para avaliar o efeito da distância geográfica sobre a variação morfológica dos exemplares, uma correlação de Spearman foi realizada entre o segundo eixo da ACV e informações de longitude.

As análises foram executadas utilizando dois pacotes estatísticos: Paleontological Statistics (PAST 1.84) (Hammer *et al.*, 2001) e BioEstat 4.0 (Ayres & Ayres Jr., 2005).

### 3. RESULTADOS

Informações sobre as características merísticas dos exemplares estudados podem ser visualizadas na Tabela 7. De maneira geral, observa-se que a variação entre as populações foi insignificante, não sendo suficiente para diagnosticá-las. Aparentemente, há uma maior variabilidade intrapopulacional dos dados merísticos do que entre as populações. No entanto, esta variabilidade está associada apenas aos valores de número de dentes, ao passo que as demais contagens mostraram-se constantes (Tabelas 7 a 13).

A análise de MANOVA indicou diferenças significativas entre os grupos (Wilk's lambda=0,00079,  $F_{126,252}=4,07$ ,  $p<0,001$ ) e pela AVC foi possível separar morfologicamente, com base nas características morfométricas, alguns grupos de exemplares *a priori* determinados (Figura 28). Os dois primeiros eixos canônicos retiveram 73,84% da informação dos dados, sendo o primeiro 55,03% e o segundo 18,81%.

Assim como nos dados merísticos, também foi constatada considerável sobreposição relacionada aos caracteres morfométricos (Tabela 8 à Tabela 14). No primeiro eixo as medidas que mais contribuíram para a discriminação dos grupos foram distância pós anal, comprimento do espinho peitoral, distância entre as narinas, comprimento do focinho, altura do pedúnculo caudal e comprimento da base da nadadeira peitoral. Por outro lado, no segundo eixo as medidas mais importantes foram largura do corpo na região anal, distância entre as narinas, comprimento da cabeça, distância interorbital e comprimento da base da nadadeira peitoral (Tabela 15).

O primeiro eixo gera uma separação entre os espécimes provenientes de drenagens da Bacia do Rio Madeira e aqueles das drenagens do Alto ao Médio Solimões até o Lago Catalão. Os exemplares da Bacia do Madeira, quando comparados com espécimes das demais drenagens, apresentaram, proporcionalmente, distância pós-anal menor que os demais, além de menores valores do comprimento dos espinhos dorsal e peitoral, altura do pedúnculo caudal e largura da cabeça (Figura 29).

Por outro lado, o segundo eixo ordenou os dados evidenciando um gradiente de variação no sentido montante-jusante dos sistemas de drenagem, ou seja, espécimes de regiões mais próximas às cabeceiras com autovalores mais negativos

e vice-versa. Essa situação foi encontrada para os dois agrupamentos: para os exemplares da bacia do Madeira, com exemplares do Madre de Dios com autovalores negativos e aqueles do Médio Madeira com valores positivos; e para aqueles provenientes da calha do Solimões, cujos autovalores dos grupos estabelecidos *a priori* também variaram no mesmo padrão encontrado para o Madeira.

Devido a isso, os escores obtidos no segundo eixo foram correlacionados com os dados de longitude dos corpos d'água nos quais os lotes analisados foram coletados amostras (Figura 30). Com um coeficiente de correlação de Spearman de -0,65, a relação entre essas duas variáveis mostrou-se altamente significativa ( $t_{64} = -6,70$ ;  $p < 0,0001$ ).

Tabela 7. Dados merísticos de *Hypoptopoma* gulare de distintas localidades. Ucayali, N=9; Maniti, N=7; Japurá, N=7; Catalão, N=14; Madre de Dios, N=5; Alto Madeira, N=12; Médio Madeira, N=9. (adiposa: "rud", rudimentar; "+", presente). \*Indica moda não detectada.

Contagens	Ucayali	Maniti	Japurá	Catalão	Madre de Dios	Alto Madeira	Médio Madeira
Placas Laterais	22 (22-23)	22 (22-23)	22 (22-23)	22 (22-23)	23 (22-23)	22 (22-23)	23 (22-23)
Placas entre a Dorsal e a Caudal	* (12-13)	* (11-13)	12 (12-13)	12 (12-13)	12 (12-13)	12 (12-13)	12 (12-13)
Placas entre a Anal e a Caudal	9 (8-9)	9 (8-9)	9 (8-9)	8 (8-9)	8 (8-9)	9 (8-9)	8 (8-9)
Dentes do Pré-Maxilar Esquerdo	14 (14-20)	* (14-20)	19 (17-22)	17 (13-20)	* (13-15)	20 (15-22)	19 (16-22)
Dentes do Pré-Maxilar Direito	17 (12-20)	* (14-20)	20 (17-23)	15 (15-20)	* (14-17)	19 (15-23)	21 (16-22)
Dentes do Dentário Esquerdo	17 (13-17)	* (10-17)	17 (14-18)	15 (15-18)	14 (13-15)	18 (13-19)	17 (17-20)
Dentes do Dentário Direito	17 (12-22)	* (10-17)	16 (14-20)	14 (11-18)	14 (13-15)	17 (14-20)	17 (17-21)
Raios da Dorsal	l+7	l+7	l+7	l+7	l+7	l+7	l+7
Raios da Peitoral	l+6	i+6	i+6	i+6	i+6	i+6	i+6
Raios da Ventral	l+5	i+5	i+5	i+5	i+5	i+5	i+5
Raios da Anal	l+5	i+5	i+5	i+5	i+5	i+5	i+5
Raios da Caudal	i+14	i+14	i+14	i+14	i+14	i+14	i+14
Adiposa	Rud/+	rud/+	rud/+	rud/+	rud/+	+	rud/+

Tabela 8. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Uacayali, Peru. N amostral de 9 exemplares.

Medidas	Mínimo	Máximo	Médio	Desvio Padrão
Comprimento padrão	52,82	76,94	67,42	9,05
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	28,71	30,56	29,42	0,74
Largura do corpo na região dorsal	18,87	20,45	19,55	0,60
Largura do corpo na região anal	14,91	16,37	15,52	0,50
Altura do corpo na região dorsal	17,29	19,93	18,63	0,91
Comprimento da base da dorsal	11,15	13,27	12,16	0,69
Comprimento da base da peitoral	4,70	5,76	5,18	0,35
Comprimento da base da ventral	2,93	3,17	3,05	0,08
Comprimento da base da anal	5,19	6,65	5,83	0,48
Distância pré-dorsal	45,70	47,88	46,82	0,72
Distância pós-anal	22,07	27,65	24,89	1,81
Distância entre o ânus e anal	3,42	6,19	5,23	0,83
Comprimento do espinho dorsal	23,82	29,09	27,63	1,70
Comprimento do espinho peitoral	24,53	30,10	28,05	1,49
Altura do pedúnculo caudal	8,24	9,69	9,14	0,55
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	40,41	49,45	45,22	2,45
Diâmetro orbital	17,85	22,80	20,92	1,36
Distância inteorbital	66,11	72,47	70,00	1,88
Distância entre o olho e a narina	15,68	20,80	19,08	1,47
Distância entre as narinas	17,53	21,69	19,95	1,15
Comprimento do focinho	65,02	69,26	66,05	1,30
Largura da cabeça	75,59	82,94	79,65	2,25

Tabela 9. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Maniti, Peru. N amostral de 7 exemplares.

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	64,79	87,16	74,93	11,13
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	27,58	31,84	30,29	1,63
Largura do corpo na região dorsal	18,77	20,70	19,85	0,84
Largura do corpo na região anal	14,47	15,76	15,25	0,56
Altura do corpo na região dorsal	16,64	18,78	18,21	0,90
Comprimento da base da dorsal	12,15	14,15	12,85	0,82
Comprimento da base da peitoral	4,70	5,46	5,15	0,29
Comprimento da base da ventral	2,70	3,50	3,16	0,32
Comprimento da base da anal	5,01	5,91	5,44	0,33
Distância pré-dorsal	45,66	47,77	46,74	0,82
Distância pós-anal	21,89	25,05	23,81	1,17
Distância entre o ânus e anal	4,18	5,81	4,96	0,66
Comprimento do espinho dorsal	25,10	30,59	27,51	2,53
Comprimento do espinho peitoral	27,43	29,70	28,45	1,02
Altura do pedúnculo caudal	8,58	9,65	9,02	0,48
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	40,52	44,43	42,66	1,63
Diâmetro orbital	18,71	20,28	19,26	0,61
Distância inteorbital	68,06	71,36	70,34	1,34
Distância entre o olho e a narina	19,11	23,66	20,52	1,91
Distância entre as narinas	17,39	22,15	20,06	1,90
Comprimento do focinho	65,42	66,94	66,04	0,61
Largura da cabeça	77,90	82,27	80,65	1,65

Tabela 10. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Japurá, Brasil. N amostral de 9 exemplares.

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	80,50	88,48	83,05	2,97
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	29,52	30,97	30,24	0,48
Largura do corpo na região dorsal	18,19	22,83	19,63	1,39
Largura do corpo na região anal	15,08	17,79	16,09	0,85
Altura do corpo na região dorsal	18,82	21,45	19,62	0,91
Comprimento da base da dorsal	11,60	13,80	12,49	0,71
Comprimento da base da peitoral	5,34	6,13	5,69	0,26
Comprimento da base da ventral	3,14	3,68	3,39	0,19
Comprimento da base da anal	5,63	6,35	6,00	0,28
Distância pré-dorsal	46,15	49,11	47,42	0,93
Distância pós-anal	21,49	25,16	23,79	1,24
Distância entre o ânus e anal	5,00	6,15	5,80	0,37
Comprimento do espinho dorsal	23,31	27,70	26,51	1,34
Comprimento do espinho peitoral	26,96	29,18	28,57	0,73
Altura do pedúnculo caudal	8,88	10,03	9,35	0,38
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	44,51	47,40	45,89	0,86
Diâmetro orbital	18,43	20,06	19,28	0,50
Distância inteorbital	66,08	72,86	69,89	2,06
Distância entre o olho e a narina	18,78	21,69	20,46	1,06
Distância entre as narinas	19,45	22,10	20,73	0,78
Comprimento do focinho	64,11	67,48	66,06	1,05
Largura da cabeça	75,89	82,39	78,78	2,25

Tabela 11. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do Lago Catalão, Brasil. N amostral de 14 exemplares.

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	57,11	85,97	71,01	10,86
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	28,59	31,57	30,17	0,84
Largura do corpo na região dorsal	17,57	21,58	19,82	0,98
Largura do corpo na região anal	14,96	17,84	16,39	0,73
Altura do corpo na região dorsal	17,39	21,22	19,41	1,11
Comprimento da base da dorsal	10,81	13,90	12,48	0,85
Comprimento da base da peitoral	5,06	5,86	5,55	0,30
Comprimento da base da ventral	2,67	4,27	3,32	0,37
Comprimento da base da anal	5,25	6,62	5,98	0,43
Distância pré-dorsal	45,47	48,46	47,07	0,73
Distância pós-anal	20,46	27,64	25,04	1,62
Distância entre o ânus e anal	4,48	6,49	5,45	0,66
Comprimento do espinho dorsal	27,77	27,77	29,00	1,01
Comprimento do espinho peitoral	26,18	31,47	28,46	1,73
Altura do pedúnculo caudal	7,90	9,93	9,08	0,63
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	40,31	52,03	45,17	2,83
Diâmetro orbital	18,68	22,80	20,28	1,13
Distância inteorbital	66,49	79,03	72,30	3,22
Distância entre o olho e a narina	17,30	23,23	20,47	1,55
Distância entre as narinas	21,04	23,90	22,11	0,74
Comprimento do focinho	65,42	68,30	66,72	0,83
Largura da cabeça	76,70	85,68	81,30	2,75

Tabela 12. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do rio Madre de Dios, Bolívia e Peru. N amostral de 5 exemplares.

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	46,99	60,58	52,36	6,56
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	29,75	30,56	30,18	0,35
Largura do corpo na região dorsal	19,11	21,72	20,49	1,13
Largura do corpo na região anal	14,67	16,10	15,53	0,67
Altura do corpo na região dorsal	18,41	20,39	19,36	0,99
Comprimento da base da dorsal	11,97	13,44	12,85	0,72
Comprimento da base da peitoral	4,73	5,65	5,20	0,39
Comprimento da base da ventral	3,70	3,98	3,86	0,12
Comprimento da base da anal	5,56	5,94	5,81	0,18
Distância pré-dorsal	46,52	47,72	47,06	0,56
Distância pós-anal	20,84	22,68	21,50	0,81
Distância entre o ânus e anal	5,28	6,34	5,65	0,48
Comprimento do espinho dorsal	31,76	31,99	31,88	0,09
Comprimento do espinho peitoral	29,52	32,16	30,44	1,19
Altura do pedúnculo caudal	9,11	10,10	9,57	0,51
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	41,45	48,01	45,29	2,79
Diâmetro orbital	20,96	23,54	22,17	1,11
Distância inteorbital	58,57	69,70	65,50	4,82
Distância entre o olho e a narina	17,19	19,87	17,91	1,31
Distância entre as narinas	20,96	22,84	22,20	0,85
Comprimento do focinho	62,67	65,87	64,37	1,35
Largura da cabeça	79,80	82,96	80,97	1,48

Tabela 13. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do Alto Madeira, a montante do trecho de corredeiras. N amostral de 12 exemplares.

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
Comprimento padrão	49,49	84,32	66,55	12,37
Porcentagem do Comprimento Padrão				
Comprimento da cabeça	28,70	31,91	30,22	0,97
Largura do corpo na região dorsal	19,33	22,49	20,58	0,93
Largura do corpo na região anal	14,63	16,84	15,83	0,62
Altura do corpo na região dorsal	17,82	22,41	20,27	1,70
Comprimento da base da dorsal	11,99	13,47	12,84	0,38
Comprimento da base da peitoral	4,94	6,23	5,36	0,35
Comprimento da base da ventral	2,80	3,81	3,19	0,31
Comprimento da base da anal	5,54	6,81	6,03	0,36
Distância pré-dorsal	47,38	48,59	48,15	0,41
Distância pós-anal	19,75	22,47	20,68	0,69
Distância entre o ânus e anal	3,94	6,46	5,42	0,77
Comprimento do espinho dorsal	30,47	36,42	33,62	1,89
Comprimento do espinho peitoral	26,74	34,90	32,21	2,08
Altura do pedúnculo caudal	8,83	10,94	9,79	0,74
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
Altura da cabeça	42,34	48,73	44,77	2,00
Diâmetro orbital	19,41	23,80	21,74	1,44
Distância inteorbital	66,26	74,67	70,04	2,80
Distância entre o olho e a narina	16,35	22,02	18,96	1,73
Distância entre as narinas	20,92	24,74	22,43	1,16
Comprimento do focinho	64,11	68,64	66,02	1,50
Largura da cabeça	79,16	85,57	82,96	1,83

Tabela 14. Dados morfométricos de *Hypoptopoma gulare* da região do Médio Madeira, imediatamente a jusante do trecho de corredeiras. N amostral de 9 exemplares.

Medidas	Mínimo	Máximo	Média	Desvio Padrão
CP	77,91	92,31	83,15	4,65
Porcentagem do Comprimento Padrão				
CC	28,50	29,92	29,18	0,51
LCD	19,75	22,56	21,10	1,03
LCA	16,06	17,99	16,98	0,62
ACD	19,94	22,41	20,95	0,83
CBD	11,52	13,12	12,43	0,65
CBP	5,35	6,18	5,65	0,24
CBV	2,63	3,81	3,23	0,31
CBA	5,69	6,78	6,26	0,38
DPD	46,74	48,99	47,84	0,88
DPOA	18,16	22,90	21,06	1,50
DAA	5,47	7,20	6,41	0,53
CED	27,36	35,32	30,43	2,35
CEP	29,88	33,46	31,26	1,29
APC	9,84	10,84	10,36	0,27
Porcentagem do Comprimento da Cabeça				
AC	46,96	51,12	48,71	1,51
DO	17,84	22,04	19,49	1,52
DIO	70,53	77,84	73,22	2,26
DON	19,70	21,41	20,42	0,54
DN	22,75	24,51	23,80	0,54
CF	64,84	68,34	66,67	1,10
LC	80,82	86,52	83,57	1,88

Tabela 15. Autovalores obtidos através da Análise das Variáveis Canônicas (AVC) para espécimes de *Hypoptopoma gulare* oriundos de distintas drenagens da Amazônia.

Medida	Eixo 1	Eixo 2
Comprimento padrão	0.18	-0.14
Comprimento da cabeça	0.09	-0.28
Altura da cabeça	0.03	0.23
Largura do corpo na região dorsal	-0.21	-0.14
Largura do corpo na região anal	0.04	0.56
Altura do corpo na região dorsal	0.03	0.12
Diâmetro orbital	-0.07	-0.04
Distância inteorbital	0.07	0.24
Distância entre o olho e a narina	0.18	0.17
Distância entre as narinas	-0.31	0.38
Comprimento do focinho	0.30	0.18
Comprimento da base da dorsal	0.11	-0.12
Comprimento da base da peitoral	0.24	0.24
Comprimento da base da ventral	0.09	-0.10
Comprimento da base da anal	-0.10	0.16
Distância pré-dorsal	-0.10	0.04
Distância pós-anal	0.50	-0.10
Distância entre o ânus e a anal	-0.14	0.22
Comprimento do espinho dorsal	-0.47	0.03
Comprimento do espinho peitoral	-0.10	0.00
Altura do pedúnculo caudal	-0.25	-0.20
Largura da cabeça	-0.15	-0.18

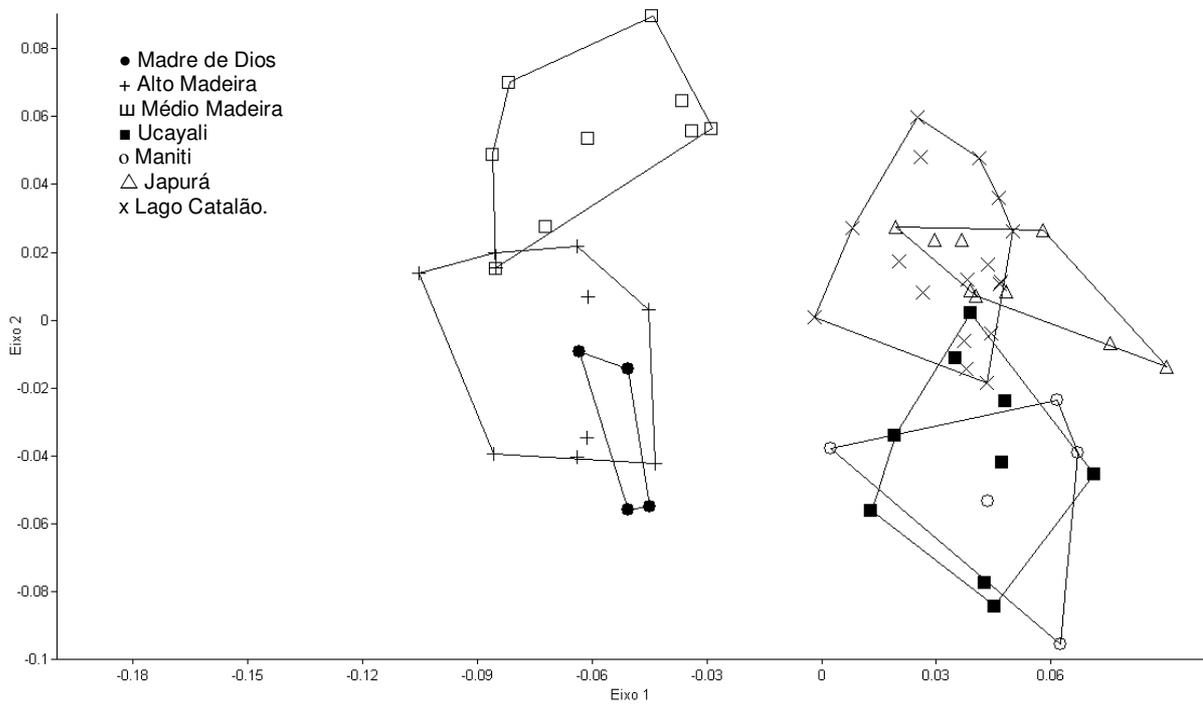


Figura 28. Projeções dos escores individuais obtidos através da AVC de exemplares de espécimes de *Hypoptopoma gulare* das distintas drenagens na bacia Amazônica.

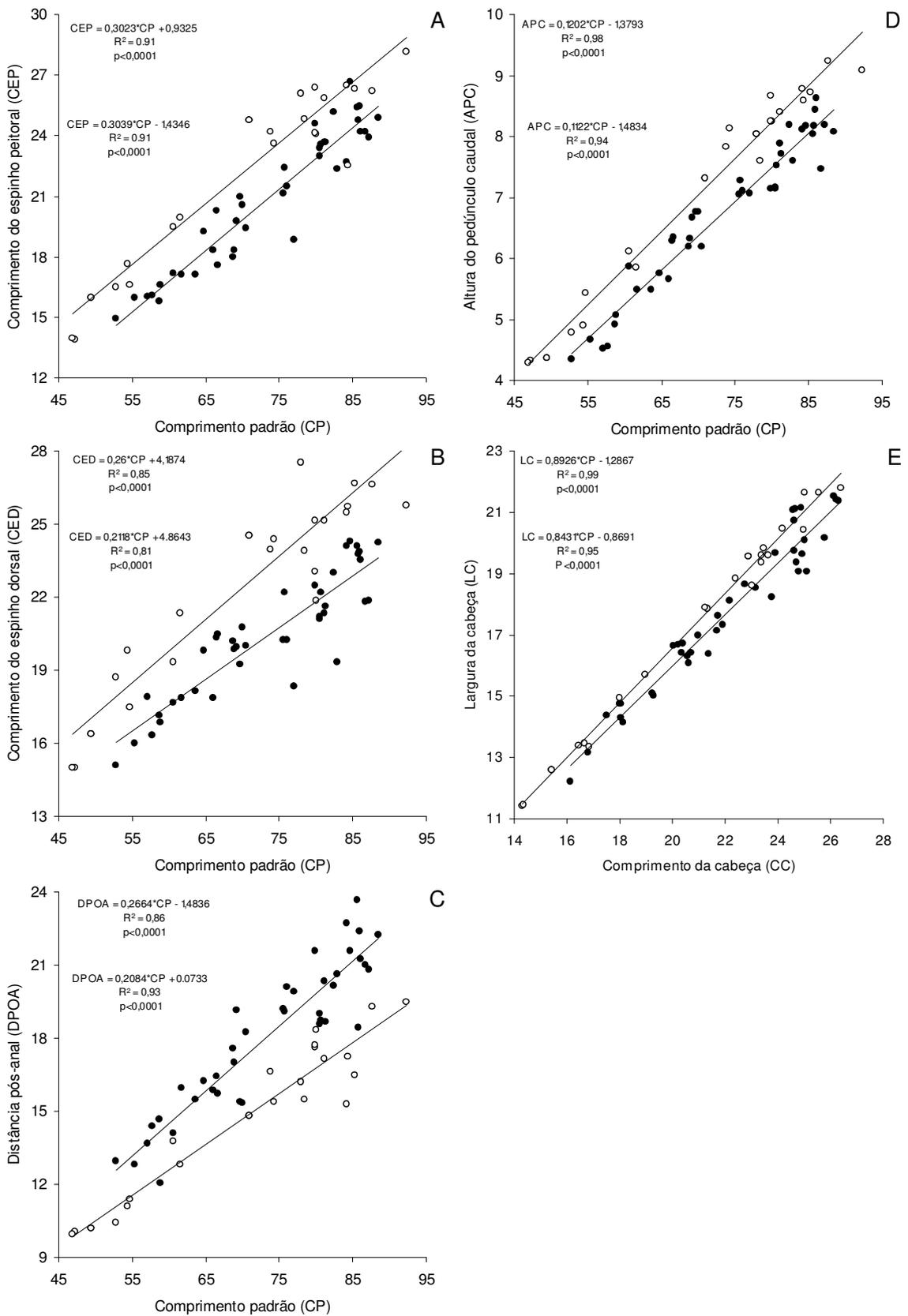


Figura 29. Relação entre medidas de exemplares de *Hypoptopoma gulare* do Ucayali+Maniti+Japurá+Catalão (●) e do Madre de Dios+Alto e Médio Madeira (○). Equação da regressão, valores de  $R^2$  e de  $p$  aparecem sempre primeiro para o sistema do Madeira e na sequência para o sistema Solimões/Amazonas.

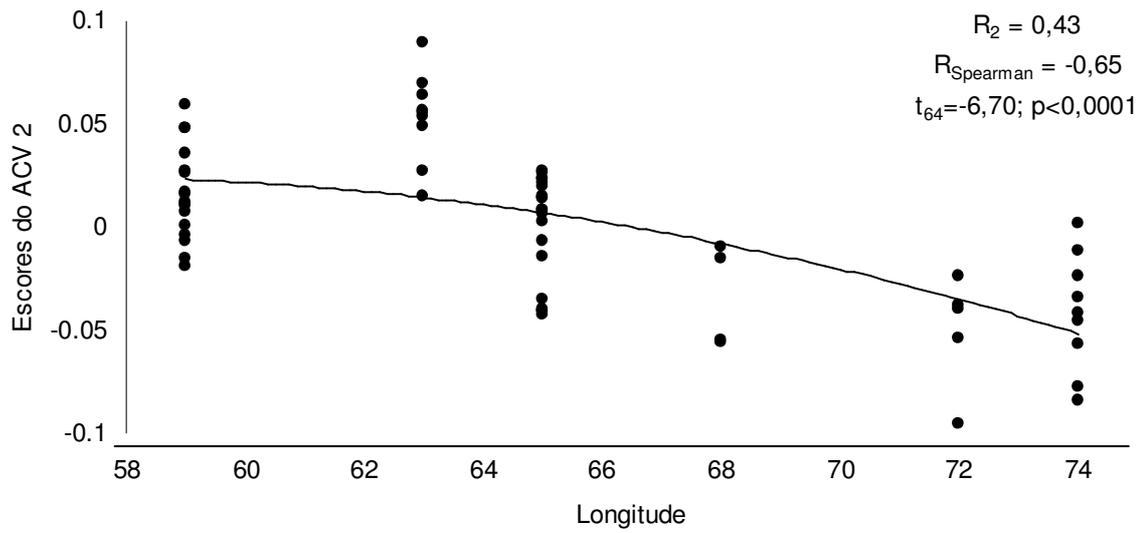


Figura 30. Relação entre a longitude das localidades de coleta e os escores do segundo eixo da AVC (caracteres morfométricos) dos exemplares de *Hypoptopoma gulare* oriundos de diversos corpos d'água da bacia Amazônica.

#### 4. DISCUSSÃO

Uma questão pertinente e muito intrigante na Ciência, em especial aos ictiologistas, é o fato de espécies de peixes de pequeno porte com hábitos sedentários apresentarem ampla distribuição em grandes bacias. Na bacia Amazônica, casos como estes são comumente encontrados nos grupos de Characiformes e Siluriformes. *Hypoptopoma gulare*, como visto neste trabalho, enquadra-se nesta condição. Embora fatores históricos evolutivos, geológicos e climatológicos estejam envolvidos nessa distribuição, é fato que fatores ecológicos e biológicos contemporâneos têm tido sua parcela de contribuição para a manutenção dessas espécies (Vari, 1988).

Nas regiões de várzeas, ambientes nos quais a maioria das espécies de *Hypoptopoma* são encontradas, a manutenção de fluxo gênico entre populações de peixes não migradores tem sido atribuída primariamente ao mecanismo de dispersão passiva, não apenas de larvas pela correnteza, mas também por outros fatores como, por exemplo, bancos de macrófitas que carregam grandes quantidades de peixes (Zuanon *et al.*, 2008).

Os resultados encontrados neste trabalho, referente aos dados merísticos, refletiram em uma variabilidade muito pequena, associada apenas ao número de dentes. A variabilidade encontrada foi maior dentro das localidades de coleta do que entre elas. Conforme verificado e discutido no capítulo 1, as contagens no gênero *Hypoptopoma* são muito constantes até mesmo entre espécie e entre gêneros diferentes. Na maioria dos casos sequer são informativos em distinção interespecífica. Portanto, seria esperado que não houvesse grande variação entre as populações estudadas.

Por outro lado, foram encontradas diferenças significativas quanto à morfometria. Essas diferenças podem ser resultado de divergências morfológicas acumuladas ao longo de sua história evolutiva, como sugerido por Shibatta & Hoffmann (2005) para *Corydoras paleatus*. A mais evidente discriminação ocorreu para as populações do rio Madeira, o que poderia ser interpretado como forte evidência de isolamento geográfico por distância, restringindo o fluxo gênico entre esta e as demais populações estudadas. Um padrão de diferenciação associado ao isolamento por distância também foi sugerido por Lovejoy & De Araújo (2000) para populações das espécies de *Potamorhaphis*.

Os resultados aqui encontrados, de forma geral, vão de acordo com as discussões feitas por diversos autores (e.g. Gould & Johnston, 1972; Felsenstein, 1976; Endler, 1977; Dillon Jr., 1984), que atribuem o papel central da restrição do fluxo migratório para a promoção da diferença morfológica entre populações.

O padrão de variação encontrado em *H. gulare* parece se enquadrar na hipótese que prediz que a relação genética e fenotípica de táxons distribuídos em rios deve refletir conexões hidrológicas atuais (Gould & Johnston, 1972). Assim, seria esperado que peixes de uma mesma bacia de drenagem sejam mais relacionados entre si, e populações de localidades adjacentes deveriam apresentar maiores similaridades (Meffe & Vrijenhoek 1988; Hurwood & Hughes 1998).

Essa hipótese aparentemente não leva em consideração a história evolutiva das bacias de drenagens. Lovejoy & De Araújo (2000) não encontraram evidências que suportassem essa hipótese para o padrão de variabilidade genética encontrado para espécies do gênero *Potamorrhaphis*, pois divergências genéticas foram maiores dentro de um mesmo sistema de drenagem, em populações separadas por distâncias muito pequenas. Os autores associaram esse padrão ao fato das espécies de *Potamorrhaphis* apresentarem dispersão limitada, ocorrendo com mais frequência em lagos e afluentes, supondo que a água aberta dos rios de grande porte poderia representar uma barreira significativa para o fluxo gênico.

Hubert *et al.* (2007) verificaram que piranhas da espécie *Serrasalmus rhombeus* provenientes de diferentes drenagens, mas muito próximas geograficamente (até mesmo menos que 10 km), do Alto rio Madeira, constituíam populações distintas geneticamente, mas garantiam o fluxo gênico. Este resultado mostra claramente a diferença entre fluxo gênico e migração. A presença do primeiro não necessariamente é resultante do segundo. Nem a migração, tampouco dispersão, necessariamente implica na entrada de genes em uma população (Endler, 1977). Esse argumento pode subsidiar a hipótese de que haja grande fluxo gênico entre as populações de *H. gulare*, mas, ao contrário, pequena ou nenhuma migração entre elas.

É possível que o lago Catalão se constitua em um grande receptor genético de populações de *H. gulare* oriundas das drenagens mais a montante, uma vez que a variabilidade fenotípica nessa população resultou em uma grande sobreposição na análise da AVC com os demais exemplares de regiões mais a montante. Portanto, os exemplares presentes nessa localidade apresentam uma variação morfológica

muito mais acentuada do que em qualquer outro local aqui estudado. O Catalão é um lago de várzea da planície aluvial do Solimões (Brito, 2006) e, de fato, tem sido especulado que se trata de uma importante área que parece receber grande aporte genético de populações de peixes residentes a montante, no rio Solimões (Leite *et al.*, 2006).

Sendo assim, pode-se propor, baseado nesses resultados, que para espécies de ampla distribuição geográfica na bacia amazônica, mas com restrições migratórias, a variação tanto fenotípica quanto genotípica deve aumentar gradualmente no sentido da montante para a jusante dos grandes rios. Portanto, espera-se que exemplares de localidades mais a jusante apresentem um potencial de variabilidade muito maior por receber aporte de fluxo gênico acumulado de todo o trecho a montante (Figura 31). De acordo com esta hipótese, os peixes do Catalão deveriam ter uma maior variação morfológica do que os peixes das outras localidades, como verificado neste trabalho para *Hypoptopoma gulare*.

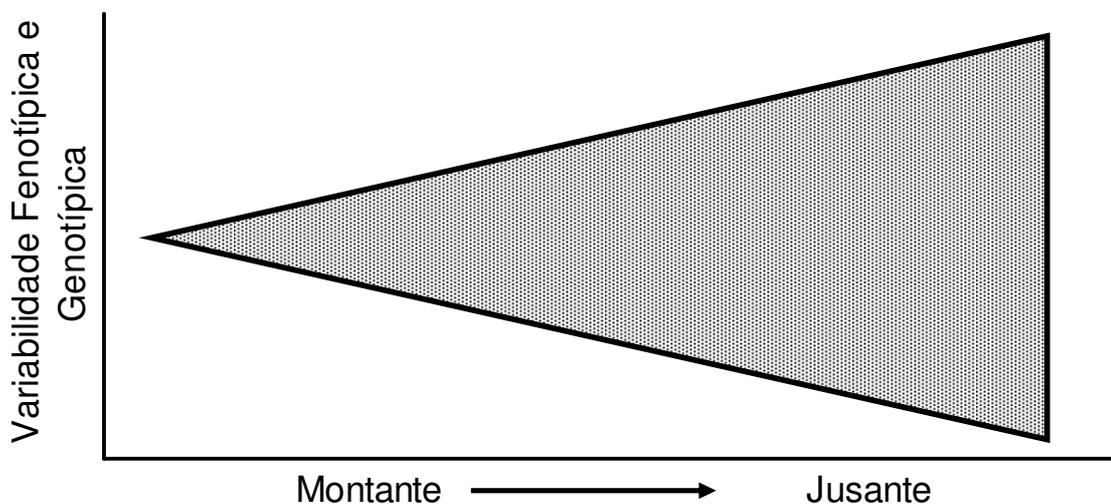


Figura 31. Hipótese de gradiente do potencial de variação fenotípica e genotípica de espécies de peixes com restrição migratória. Para a espécie *Hypoptopoma gulare* é muito provável que o lago Catalão (Jusante) apresente exemplares com grande variação morfológica em virtude de receber grande aporte de fluxo gênico de populações mais a montante do rio Solimões, representadas por espécimes do lago Catalão.

Como exemplares do Catalão não se sobrepuseram com aqueles da bacia do Madeira, é possível que haja uma considerável restrição no fluxo gênico no sentido jusante-montante. É plausível, ainda, que haja um intercâmbio genético grande entre

exemplares do Catalão e Baixo Madeira, o que refletiria a semelhança morfológica grande entre exemplares dessas regiões. Essa hipótese, contudo, ainda precisa ser melhor investigada, já que exemplares do Baixo Madeira não foram incluídos neste trabalho.

A ordenação dos dados morfométricos indica que há um gradiente de variação morfológica no sentido montante-jusante das drenagens dos rios, ocorrendo uma situação para a bacia do rio Madeira e outra para a calha do Solimões. Esses resultados apontam para a presença de um padrão clinal, corroborado pela significativa correlação entre a longitude e o segundo eixo da AVC.

Barlow (1961) sugere que clinas morfológicas são resultantes de modificações ambientais acopladas com mudanças genéticas adaptativas. Schaefer & Cavender (1986) sugeriram a presença de uma variação clinal no número de escamas da linha lateral do cigrinídeo norte-americano *Notropis spilopterus*. Por outro lado, ao contrário do que foi visto com *H. gulare*, esses mesmos autores não evidenciaram nenhuma clina no padrão morfométrico da espécie.

De acordo com Snelson (1972), variação clinal que exhibe padrões norte-sul é freqüentemente associada a ambientes determinados por fatores abióticos, tais como temperatura e fotoperíodo. Essas clinas são, geralmente, mais aplicáveis em comparações feitas entre grupos que habitam uma grande área geográfica do globo, desde regiões tropicais às temperadas (Ashton, 2004). Schaefer & Cavender (1986) admitem que variação no sentido oeste-leste, como verificado para *H. gulare* no presente trabalho, é mais difícil de explorar sobre essa perspectiva, sendo necessárias outras explicações para esse fenômeno.

Bernatchez & Dodson (1987) sugeriram que a distância que uma espécie pode se dispersar aumenta proporcionalmente com o tamanho do seu corpo. Chiachio *et al.* (2008) se fundamentaram nessa hipótese para explicar o fato do gênero *Hypoptopoma* ser um dos poucos hypoptopomatíneos amplamente distribuídos na América do Sul, já que, dentro desta subfamília, é o gênero que alcança os maiores tamanhos. O fato de *Hypoptopoma* apresentar uma ampla distribuição geográfica deve estar baseado na história evolutiva da espécie ancestral, e para tal radiação um grande tempo geológico foi necessário. Portanto, a hipótese de relação de dispersão e tamanho corpóreo parece ser mais plausível apenas em um contexto evolutivo. Numa conjuntura contemporânea pode se considerar que as espécies de *Hypoptopoma*, incluindo *H. gulare*, apresentam

tamanho corpóreo pequeno, que impediria migrações longas provocando diferenciação fenotípica entre as populações, mas dentro do gradiente observado, conforme abordado por Endler (1977). É possível, ainda, especular que a presença de bancos de macrófitas flutuantes, habitats frequentemente utilizados por esta espécie, são carregados em grande intensidade pela correnteza do Solimões/Amazonas (Zuanon *et al.*, 2007) possa ser um dos mecanismos mais importantes para a dispersão de *Hypoptopoma gulare* e que poderia estar relacionada a essa variação clinal.

De qualquer forma, um padrão morfométrico clinal poderá ser melhor demonstrado com a inclusão de mais amostras representativas e de distribuição intermediária. Além disso, a união de análises morfométricas e genéticas nas amostras de diferentes localidades certamente permitirá um panorama mais detalhado da variação geográfica desta espécie e de sua plasticidade fenotípica na bacia Amazônica.

Portanto, as diferenças morfométricas encontradas entre as populações, aliadas ao padrão de variação clinal no sentido montante-jusante, são suficientes para sugerir que cada população já está sujeita a diferentes pressões seletivas. Ademais, as variações intraespecíficas observadas evidenciam que análises morfométricas populacionais podem ser úteis no estudo da diversidade biológica de determinada região, como comprovado por Shibatta & Hoffman (2005) e Shibatta & Ohara (2007).

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ashton, K.G. 2004. Sensitivity of intraspecific latitudinal clines of body size for tetrapods to sampling, latitude and body size. *Integrative and Comparative Biology*, 44: 403-412.

Ayres, M. & Ayres Jr., M. A. 2005. *BioEstat: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências Biológicas e Médicas*. Sociedade Civil Mamirauá/Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. Manaus, Amazonas.

Barlow, G.W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. *Systematic Zoology*, 10: 105-117.

Bernatchez, L. & Dodson, J.J. 1987. Relationship between bionergetics and behavior in anadromous fish migrations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 399-407.

Brito, J.G. 2006. *Influência do pulso de inundação sob variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão*. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus. 212pp.

Brönmark, C. & Miner, J.G. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp. *Science*, 258: 1348-1350.

Buckup, P.A.; Menezes, N.A. & Ghazzi, S. 2007. *Catalágo de peixes de água doce do Brasil*. Museu Nacional (Série Livros), Rio de Janeiro, 195pp.

Carvalho, I.R. 2005. *Estrutura populacional e ciclo reprodutivo de Hypoptopoma gulare (Cope, 1878) (Pisces, Siluriformes) em banco de macrófitas de lagos amazônicos*. Monografia de Graduação, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 34pp.

Chiachio, M.C.; Oliveira, C. & Montoya-Burgos, J.I. 2008. Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49: 606-617.

D'Anatro, A. & Loureiro, M. 2005. Geographic variation in *Austrolebias luteoflamulatus* Vaz-Ferreira, Sierra & Scaglia (Cyprinodontiformes, Rivulidae). *Journal of Fish Biology*, 67: 849-865.

Day, T.; Pritchard, J. & Schluter, D. 1994. A comparison of two sticklebacks. *Evolution*, 48:1723-1734.

Dillon Jr., R.T. 1984. Geographic distance, environmental difference, and divergence between isolated populations. *Systematic Zoology*, 33: 69-82.

Dryden, I & K. Mardia, K.V. 1998. *The Statistical Analysis of Shape*. Wiley, London, U.K..

Endler, J.A. 1977. *Geographic variation, speciation and clines*. Princeton University Press, New Jersey. 246pp.

Felsenstein, J. 1976. The theoretical population genetics of variable selection and migration. *Annual Review of Genetics*, 10: 253-280.

Futuyma, D.J. 2002. *Biologia evolutiva*. Funpec, Ribeirão Preto. 631pp.

Gould, S.J. & Johnston, R.F. 1972. Geographic variation. *Annual Reviews*, 3: 457-498.

Granado-Lorencio, C.; Cerviá, J.L.; Araújo-Lima, C.R.M. 2007. Floodplain lake fish assemblages in the Amazon River: directions in conservation biology. *Biodiversity and Conservation*, 16: 679-692.

Hammer, Ø. & Harper, D.A.T & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. 9pp.

Hubert, N.; Duponchelle, F.; Nuñez, J.; Rivera, R.; Bonhomme, F. & Renno, J.F. 2007. Isolation by distance and Pleistocene expansion of the lowland populations of the white piranha *Serrasalmus rhombeus*. *Molecular Ecology*, 16: 2488-2503.

Hurwood, D.A. & Hughes, J.M. 1998. Phylogeography of the freshwater fish, *Mogurnda adspersa*, in streams of northeastern Queensland, Australia: evidence for altered drainage patterns. *Molecular Ecology*, 7: 1507-1517.

Jerry, D.R. & Cairns, S.C. 1998. Morphological variation in the catadromous Australian bass, from seven geographically distinct riverine drainages. *Journal of Fish Biology*, 52: 829-843.

Leite, R.G.; Silva, J.V.V. & Freitas, C.E. 2006. Abundância e distribuição das larvas de peixes no Lago Catalão e no encontro dos rios Solimões e Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 36(4): 557-562.

Lovejoy, N.R. & De Araújo, M.L.G. 2000. Molecular systematics, biogeography and population structure of Neotropical freshwater needlefishes of the genus *Potamorhaphis*. *Molecular Ecology*, 9: 259-268.

Meffe, G.K. & Vrijenhoek, R.C. 1988. Conservation genetics in the management of desert fishes. *Conservation Biology*, 2: 157-169.

Rapp Py-Daniel, L.H. 1984. *Sistemática dos Loricariidae (Ostariophysi, Siluroidei) do Complexo de Lagos do Janaucá, Amazonas e aspectos de sua biologia e ecologia*. Dissertação de mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. 278pp.

Reis, R.E. & Carvalho, T.P. 2007. Hypoptopomatinae. *In.*: Buckup, P.A.; Menezes, N.A. & Ghazzi, S. (Orgs.). *Catalágo de peixes de água doce do Brasil*. Museu Nacional (Série Livros), Rio de Janeiro, p. 83-84.

Reis, S.F.; Pessôa, L.M. & Straus, R.E. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, 13(3): 509-520.

Robinson, B.W. & Wilson, D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: A neglected literature. *American Naturalist*, 144:596-627.

Schaefer, S.A. 2003. Subfamily Hypopotommatinae. In.: Reis, R.E.; Kullander, S.O. & Ferraris Jr., C.J. (Eds). *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. p. 321-329.

Schaefer, S.A. & Cavender, T.M. 1986. Geographic variation and subspecific status of *Notropis spilopterus* (Pisces: Cyprinidae). *Copeia*, 1986 (1):122-130.

Shibatta, O.A. & Hoffmann, A.C. 2005. Variação geográfica em *Corydoras paleatus* (Jenyns) (Siluriformes: Callichthyidae) do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2): 366-371.

Shibatta, O.A. & Ohara, W.M. 2007. Variação morfológica em populações de *Tetragonopterus argenteus* Cuvier, 1817 (Characiformes, Characidae) das bacias dos rios Madeira e Paraguai. *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde*, 28(1): 3-8.

Silva, M.P.K.S.K.; Liyanage, N.P.P & Hettiarachi, S. 2006. Intra-specific morphological plasticity in three *Puntius* species in Sri Lanka. *Ruhuna Journal Of Science*, 1: 82-95.

Soares, M.G.M.; Menezes, N.A. & Junk, W.J. 2006. Adaptation of fish species to oxygen depletion in a Central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia*, 568: 353-267.

Snelson Jr., F.F. 1972. Systematics of the subgenus *Lythurus*, genus *Notropis* (Pisces: Cyprinidae). *Bulletin of Florida State Museum, Biological Science*, 17: 1-92.

Thompson, J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution*, 6:246-249.

Vari, R.P. 1988. The Curimatidae, a lowland Neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. *In: Heyer, W.R.; Vanzolini, P.E. (EdS.). Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. p. 343-377.

West-Eberhard, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20:249-278.

Willmore, K.E.; Young, N.M. & Richtsmeier, J.T. 2007. Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolution Biology*, 34: 99-120.

Zuanon, J.A.S.; Rapp Py-Daniel, L.H.; Ferreira, E.J.G.; Claro-Jr., L.H. & Mendonça, F.P. 2008. Padrões de distribuição da ictiofauna na várzea do sistema Solimões-Amazonas, entre Tabatinga (AM) e Santana (AP). *In.: Albernaz, A.L. (Org.). Conservação da várzea: identificação e caracterização de regiões biogeográficas*. IBAMA/Pró-Várzea, Manaus, Amazonas. p. 237-285.

Comunicações Pessoais:

Lazzarotto, Henrique. 2008. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá – IDSM. Tefé, Amazonas. Email: lazzarotto@mamiraua.org.br.

# CAPÍTULO 3

---

## CONCLUSÕES GERAIS

As espécies de *Hypoptopoma* aqui estudados pertencentes ao grupo *gulare*, de maneira geral, apresentam grande similaridade morfológica entre si. Apesar disso, foram descritos aqui cinco morfotipos, dos quais quatro foram tratados como espécies novas, cuja diagnose foi feita basicamente em informações de números e disposição de placas ósseas, coloração e proporções corpóreas. Desta forma, evidencia-se que ainda há muito a ser conhecido acerca da diversidade em águas amazônicas.

O padrão de distribuição exibido pelas espécies até o presente momento diagnosticadas na Amazônia, associado às demais conhecidas, sugere a importância de diversos eventos geológicos no Neotrópico que moldaram a evolução dessas espécies. Ademais, os resultados encontrados parecem se enquadrar dentro de hipóteses biogeográficas até então conhecidas para outros grupos de peixes da região Neotropical.

A espécie *Hypoptopoma gulare*, antes citada na literatura especializada apenas para a Amazônia peruana e venezuelana, tem sua distribuição geográfica expandida para grande parte da Amazônia brasileira, ocorrendo até a bacia do Madeira, com grandes possibilidades de abrangência até a porção mais oriental da Amazônia. Essa ampla distribuição geográfica, aliado a um comportamento aparentemente sedentário da espécie, parece ter propiciado a ocorrência de grande variação morfológica, associada a possíveis isolamentos geográficos. Desta forma, é possível que conjunto de indivíduos de *H. gulare* localizados em porções mais a jusante do sistema Solimões/Amazonas exibam um potencial de variabilidade fenotípica (e provavelmente genotípica também) muito maior que populações mais a montante. Esse tipo de variação sugere a variação morfológica da espécie está estruturada na forma de clina.

Os resultados apresentados nesta dissertação, como antecipado no primeiro capítulo, não preenchem todas as lacunas a respeito do conhecimento taxonômico

dessas espécies de cascudinhos. Muito pelo contrário. Diversas das hipóteses aqui apresentadas precisam ser testadas sob diferentes perspectivas. A continuação deste estudo, abordando aspectos de anatomia interna e de biologia molecular, não incluídas neste trabalho, poderá fornecer maiores subsídios para melhor entendimento taxonômico e biogeográfico desse grupo de peixes.