

DIFERENCIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE POBLACIONES DE *JUPIABA* CF. *POLYLEPIS* (CHARACIFORMES: CHARACIDAE) DEL RÍO CUYUNÍ Y SUB-CUENCAS DEL SUR DEL RÍO ORINOCO (VENEZUELA)

MORPHOLOGIC DIFFERENTIATION AMONG POPULATIONS OF *JUPIABA* CF. *POLYLEPIS* (CHARACIFORMES: CHARACIDAE) FROM CUYUNÍ RIVER AND DRAINAGES SOUTH OF THE ORINOCO RIVER (VENEZUELA)

Juana Andrade-López^{1,2}, Nadia Milani^{1,3} y Antonio Machado-Allison¹

¹Laboratorio de Biosistemática de Peces – Instituto de Zoología y Ecología Tropical, ²Postgrado en Ecología, ³Postgrado en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Autor de correspondencia juhanyta@gmail.com

RESUMEN

Jupiaba polylepis es una especie de carácido de agua dulce ampliamente distribuida en Venezuela. Esta especie exhibe patrones morfológicos distintos entre localidades a nivel intra e inter-cuencas. Para identificar y describir este patrón de variación entre poblaciones de la especie, se aplicaron técnicas de morfometría geométrica y estadística multivariada en imágenes de 60 ejemplares capturados en los ríos Cuyuní, Aro, Caura, Nichare y Cataniapo. En los dos primeros ejes del análisis de componentes principales se representó el 47.2% de la variación morfológica, mostrando tres grupos morfológicos: el primero conformado por los ejemplares de Cuyuní y Aro arriba; el segundo por ejemplares provenientes del Caura, Nichare y Aro abajo y el último correspondiente a ejemplares del Río Cataniapo. Las variables que explican esta separación, son las relacionadas con la altura del cuerpo y la posición del origen de la aleta pectoral, la abertura opercular y la aleta dorsal. Un análisis de las deformaciones señala en general formas corporales contraídas respecto al morfotipo del Cuyuní, con excepción de los ejemplares del Cataniapo, que muestran expansiones en la altura y longitud del pedúnculo caudal y en la posición del maxilar. Se sugiere que estos morfotipos están relacionados con el microhábitat que explotan en estas áreas.

ABSTRACT

Jupiaba polylepis is a freshwater characid species widely distributed in Venezuela. This species exhibits distinct morphological patterns among localities at intra and inter-drainages level. To identify and describe these patterns of variation among populations, there were applied geometric morphometrics and multivariate statistics techniques, on images of 60 specimens collected in the Cuyuní, Aro, Caura, Nichare and Cataniapo river systems. At the first two axes of the PCA was retained 47,2% of the morphological variation showing three distinct groups: the first conformed by specimens coming from Cuyuní and high Aro river systems; a second group by specimens from the Caura, Nichare and Aro downstream, and the last one by specimens coming from the Cataniapo river. Variables which support this differentiation are those related with body height and the position of the pectoral fin origin, opercular opening and dorsal fin origins. A deformations analysis suggested contracted body shapes with regard to the Cuyuní morphotype, with exception of specimens from Cataniapo which showed expansions in body height, caudal peduncle length, and the maxilla position. We proposed that the morphotype differences are related to microhabitat conditions in those areas.

Palabras clave: peces dulceacuícolas, morfotipos, variación geográfica, morfometría geométrica
Keywords: freshwater fishes, morphotypes, geographic variation, geometric morphometrics.

INTRODUCCIÓN

Procesos biológicos como enfermedades, desarrollo ontogénico, adaptación a condiciones geográficas particulares o la diversificación evolutiva, generan diferencias en la forma corporal entre individuos o sus partes. Estas diferencias pueden señalar roles funcionales particulares de las estructuras, respuestas a presiones selectivas, así como a los procesos de crecimiento, morfogénesis y especiación.

Así, es reconocido que animales de la misma especie que viven en distintas regiones están expuestos a condiciones ambientales variables que se traducen en fenotipos diferentes (Gould & Johnston, 1972; Brett, 1979; Schlichting & Pigliucci, 1996). Entre los muchos factores ambientales que pueden inducir variación intraespecífica en los peces se encuentran ampliamente documentados los efectos de variables como temperatura (Hubbs, 1922; Barlow, 1961; Beacham, 1990), velocidad del agua (Clayton y *col.*, 1991; McLaughlin & Grant, 1994; Imre y *col.*, 2002); y microhábitat (Lundberg & Stager, 1985; Layzer & Clady, 1987; O'Reilly & Horn, 2004). Esta diferenciación morfológica trae consigo diferentes niveles de confusión taxonómica en algunos grupos de peces.

Por otro lado, como es indicado en algunos estudios previos (Lundberg & Stager, 1985; Wimberger, 1992; Fink & Machado-Allison, 2001; Langerhans y *col.*, 2003), a pesar del extenso trabajo en la tendencia y causa de la variación fenotípica en peces del hemisferio norte, pocos han sido los estudios al respecto en peces provenientes de ambientes dulceacuícolas en América del Sur. Esto debido a que muchas especies son sólo conocidas a partir de pocos ejemplares depositados en museos, muchas otras provenientes de descripciones a partir de material pobremente

preservado, incluyendo especies que a pesar de estar distribuidas ampliamente, son sólo conocidas (muestras colectadas) de pocas localidades. La oportunidad de obtener representantes coespecíficos de varias cuencas y hábitats provee posibilidades de examinar la estructura geográfica o ambiental de la variación fenotípica en las especies (Sidlauskas y *col.*, 2006).

El análisis de la forma a través de la morfometría geométrica es una aproximación para cuantificar y entender las causas de estas variaciones y transformaciones morfológicas (Fink, 1990). Es así que un buen número de problemas ecológicos, taxonómicos y filogenéticos pueden ser abordados utilizando técnicas de morfometría geométrica, convirtiéndolas en una herramienta fundamental en el conocimiento biológico de las especies y en la comprensión de algunos procesos que influyen en su historia de vida y desarrollo.

El género *Jupiaba* agrupa 24 especies (Birindelli y *col.*, 2009) y está incluido en la familia Characidae, que representa el grupo de mayor riqueza dentro del Orden Characiformes; el cual a su vez es el que contiene más especies en la región Neotropical (Buckup, 1993; Gery, 1977; Lasso *et al.*, 2004; Lundberg, 1998, entre muchos otros).

En Venezuela el género está representado por nueve especies (Lasso y *col.*, 2004), de las cuales *J. polylepis* tiene la más amplia distribución, habitando también en ríos de Surinam y Brasil (Reis y *col.*, 2003). Las demás especies reportadas para Venezuela son: *J. abramoides*, *J. atypindi*, *J. essequibensis*, *J. potaroensis*, *J. scologaster* y *J. zonata*.

El presente estudio abordó la variación morfológica entre poblaciones de *J. polylepis*, provenientes de varias localidades del río Orinoco y Cuyuní (Venezuela), debido a que nuestras

observaciones sugieren que la forma general del cuerpo varía geográficamente. Con el fin de cuantificar dicha variación morfológica entre estas poblaciones e identificar las características responsables de la misma, se utilizaron técnicas de morfometría geométrica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron 60 ejemplares depositados en la Colección de Peces del Museo de Biología de la

Universidad Central de Venezuela, 10 de cada una de las localidades incluidas en el estudio: río Cuyuní, río Aro “arriba” (antes del salto Los Morocotos), río Aro “abajo” (aguas abajo del salto los Morocotos), río Caura, río Nichare y río Cataniapo (Figura 1). Se trabajó con individuos de tamaño similar (entre 50 y 60 mm de longitud estándar), con el fin de eliminar del análisis la posible influencia de los cambios morfológicos asociados con el desarrollo ontogénico.

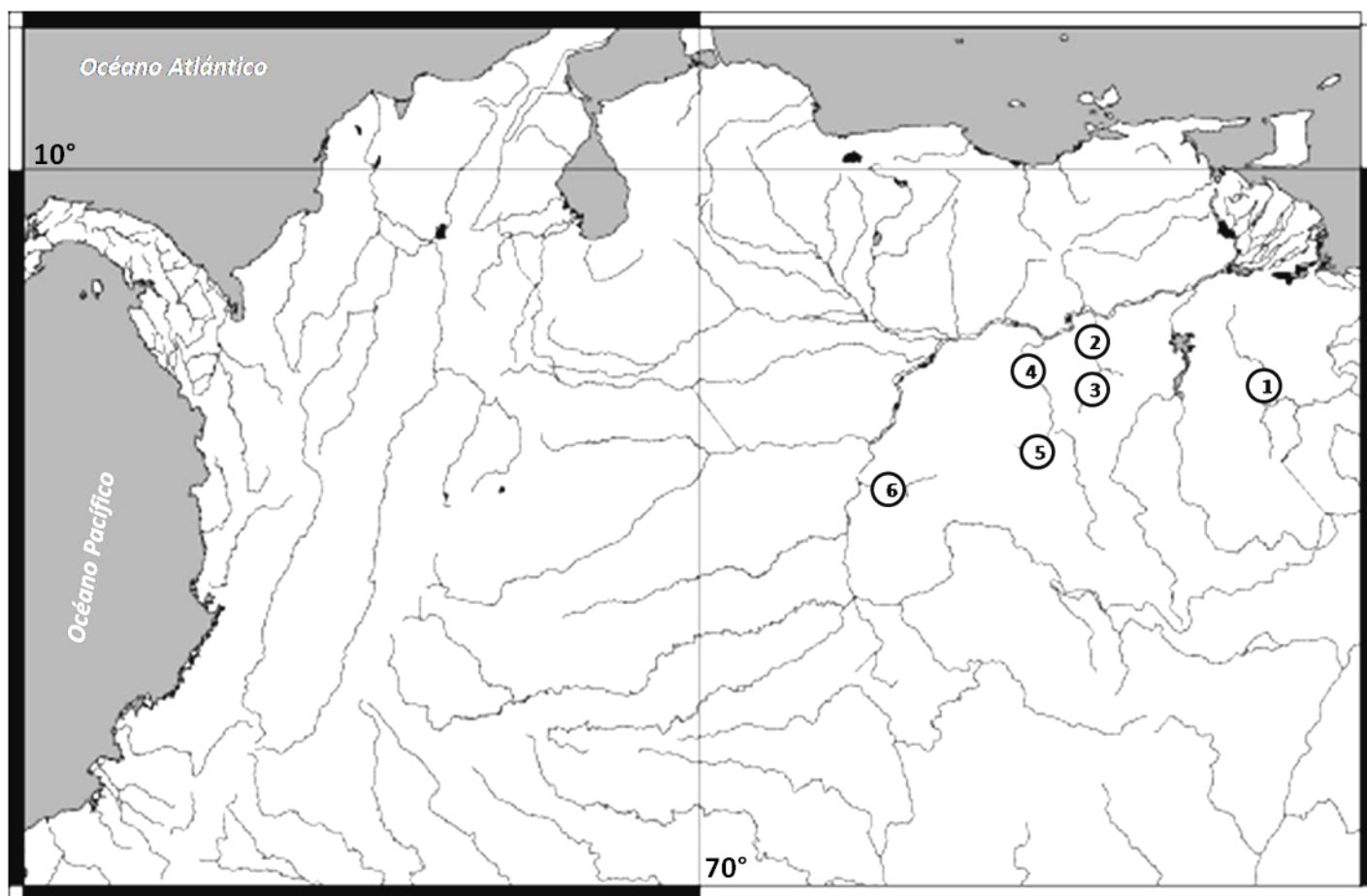


Figura 1. Localidades de procedencia de los ejemplares de *J. polylepis* usados en este estudio. 1. Río Cuyuní, 2. Río Aro “abajo”, 3. Río Aro “arriba”, 4. Río Caura, 5. Río Nichare y 6. Río Cataniapo.

Utilizando un escáner se capturó una imagen de la vista lateral izquierda de cada uno de los ejemplares, la cual fue procesada con el programa Adobe Photoshop para estandarizar su tamaño y resolución. Sobre cada fotografía se marcaron 12 puntos homólogos (Figura 2), de los cuales se obtuvieron las coordenadas cartesianas usando el programa tpsDig versión 2.10 (Rohlf, 2006); estos puntos fueron previamente señalados en el ejemplar con ayuda de alfileres entomológicos.

Con el fin de eliminar el efecto del tamaño y la posición del ejemplar en la imagen, las coordenadas obtenidas fueron alineadas y escaladas usando el método de superposición de Procrustes (Rohlf, 1990) en el programa PAST 1.70 (Hammer y col., 2001), donde además se calcularon todas las distancias entre los hitos homólogos (EDMA); de éstas fueron seleccionadas 27 correspondientes a un patrón de cerchas que representa variables de la forma y contorno del pez (Figura 2), y posteriormente fueron incorporadas como variables (Tabla 1) en un análisis de componentes principales (ACP).

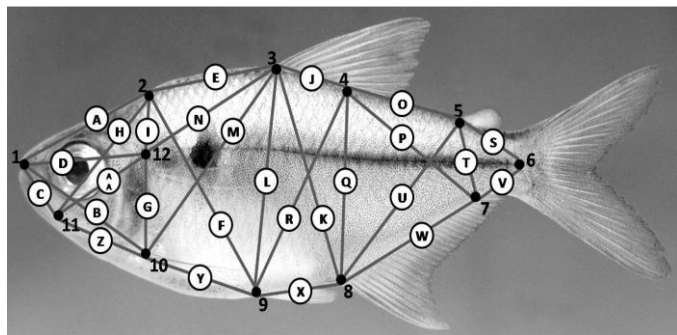


Figura 2. Ubicación de los hitos homólogos (1-12) y descripción del patrón de cerchas con las 27 variables (A-AA) usadas en el análisis morfológico de *J. polylepis*.

Tabla 1. Descripción de las variables que corresponden al patrón de cerchas empleado en el análisis de la variación morfológica de *J. polylepis*.

| VARIABLE | DISTANCIA | DESCRIPCIÓN |
|----------|-----------|---|
| A | 1-2 | Punta del hocico – Extremo posterior del supra-occipital |
| B | 1-10 | Punta del hocico – Origen aleta pectoral |
| C | 1-11 | Punta del hocico – Extremo posterior del maxilar |
| D | 1-12 | Punta del hocico – Origen superior del opérculo |
| E | 2-3 | Extremo posterior del supra-occipital – Origen aleta dorsal |
| F | 2-9 | Extremo posterior del supra-occipital – Origen aleta pélvica |
| G | 2-10 | Extremo posterior del supra-occipital – Origen aleta pectoral |
| H | 2-11 | Extremo posterior del supra-occipital – Extremo posterior del maxilar |
| I | 2-12 | Extremo posterior del supra-occipital – Origen superior del opérculo |
| J | 3-4 | Origen aleta dorsal – Fin de la base de la aleta dorsal |
| K | 3-8 | Origen aleta dorsal – Origen aleta anal |
| L | 3-9 | Origen aleta dorsal – Origen aleta pélvica |
| M | 3-10 | Origen aleta dorsal – Origen aleta pectoral |
| N | 3-12 | Origen aleta dorsal – Origen superior del opérculo |
| O | 4-5 | Fin de la base de la aleta dorsal - Origen aleta adiposa |
| P | 4-7 | Fin de la base de la aleta dorsal – Fin de la base de la aleta anal |
| Q | 4-8 | Fin de la base de la aleta dorsal – Origen aleta anal |
| R | 4-9 | Fin de la base de la aleta dorsal – Origen aleta pélvica |
| S | 5-6 | Origen aleta adiposa – Final del complejo hipural |
| T | 5-7 | Origen aleta adiposa – Fin de la base de la aleta anal |
| U | 5-8 | Origen aleta adiposa – Origen aleta anal |
| V | 6-7 | Final del complejo hipural – Fin de la base de la aleta anal |
| W | 7-8 | Fin de la base de la aleta anal – Origen aleta anal |
| X | 8-9 | Origen aleta anal – Origen aleta pélvica |
| Y | 9-10 | Origen aleta pélvica – Origen aleta pectoral |
| Z | 10-11 | Origen aleta pectoral – Extremo posterior del maxilar |
| AA | 11-12 | Extremo posterior del maxilar – Origen superior del opérculo |

Usando las coordenadas transformadas de los puntos homólogos se obtuvieron objetos o formas consenso de los ejemplares de cada localidad en el programa tpsRelw (Rohlf, 2006), para analizar las deformaciones y obtener los coeficientes de contracción y expansión de cada hito homólogo al comparar los morfotipos con el consenso del Río Cuyuní, que fue tomado como forma de referencia ya que es un afluente del río Essequibo donde se encuentra la localidad tipo de la especie (Günther, 1864). El análisis de deformaciones se efectuó usando la técnica de *thin plate spline* en el programa PAST 1.70 (Hammer y col., 2001), incorporando las formas consenso de cada

localidad para compararlas con la forma de referencia.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación Regional. En los dos primeros ejes del análisis de componentes principales se encuentra representado el 47,2% de la variación morfológica de *J. polylepis* entre localidades. La representación gráfica de este análisis permite visualizar la separación de tres grupos morfológicos, que corresponden parcialmente con las unidades hidrológicas estudiadas (Figura 3).

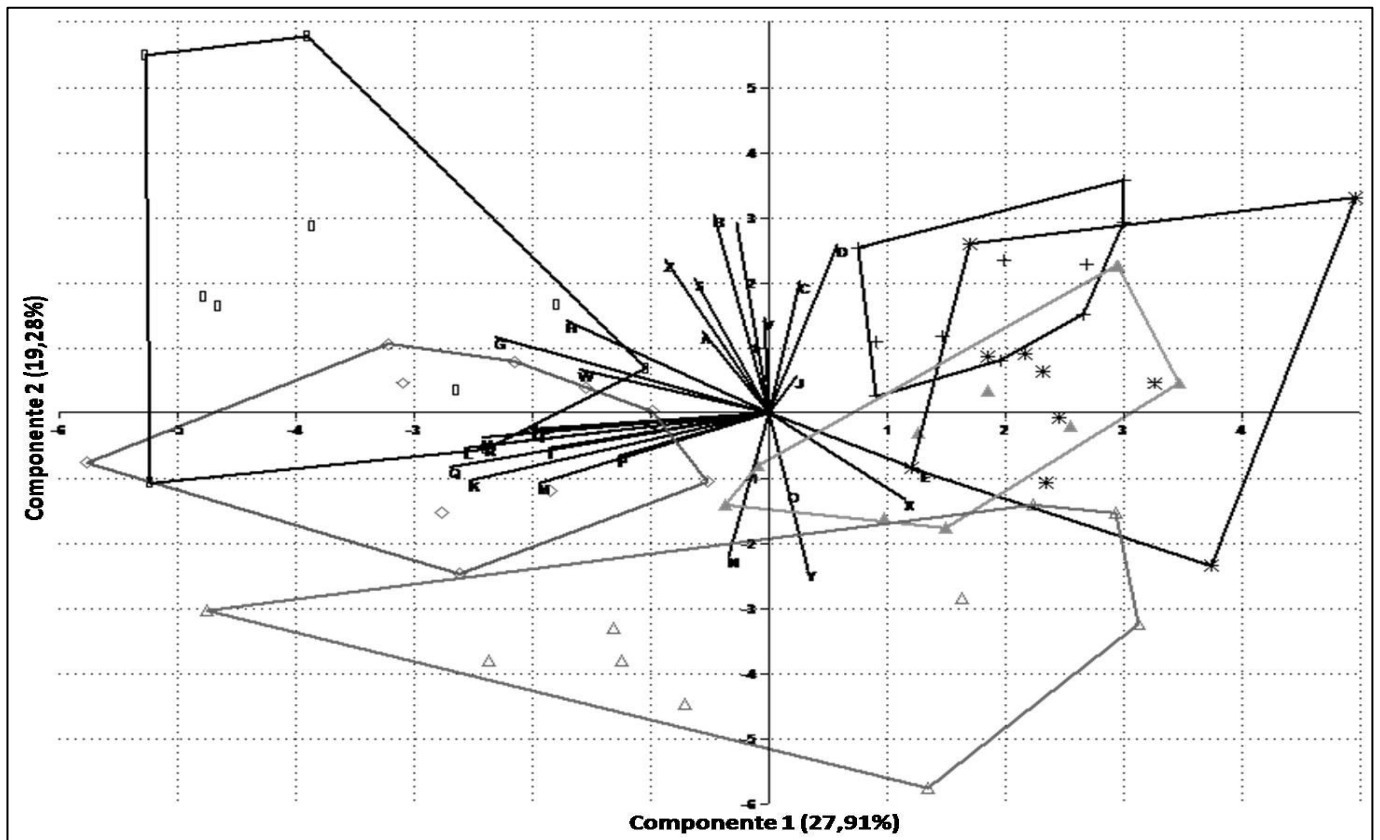


Figura 3. Representación gráfica de los dos primeros componentes principales que representan el 47,2% de la variación morfológica total entre ejemplares de *J. polylepis* provenientes de los ríos Cuyuní (cuadros vacíos), Aro “arriba” (◊), Caura (*), Nichare (Δ rellenos), Aro “abajo” (+) y Cataniapo (Δ).

En el gráfico se observan las variables que explican la separación de dichos grupos y la posición de los mismos respecto al promedio de cada distancia. Las variables más correlacionadas con el primer componente son las correspondientes a la altura del cuerpo (P,M,K,Q,L,R,G,H,U,I,F) y del pedúnculo caudal (T), así como la longitud de la aleta anal (W).

Estos análisis morfométricos sugieren una separación fenotípica en tres grupos: 1) los ejemplares provenientes de las partes altas de los ríos Cuyuní y Aro arriba; 2) ejemplares provenientes de las zonas más bajas de los ríos Nichare, Caura y Aro abajo y; 3) ejemplares provenientes del río Cataniapo. El primer grupo (Cuyuní y la parte alta del río Aro) son de cuerpo más profundo con pedúnculo caudal alto y una aleta anal más alargada. Estas características han sido similarmente reportadas en estudios regionales de otros peces de la familia Characidae como *Bryconops* (Sidlauskas y col., 2006), e indican que posiblemente este fenotipo está asociado a cuerpos de agua con fondos rocosos y altas velocidades, debido a la presencia de numerosos rápidos o torrentes. El segundo grupo conformado por los individuos del Caura, Nichare y Aro “abajo”, presenta cuerpos más alargados y pedúnculo caudal poco profundo, característico del morfotipo encontrado en peces que habitan aguas tranquilas con numerosos remansos, lagunas y fondos principalmente arenosos y fangosos.

La posición del grupo de ejemplares del río Cataniapo respecto al segundo componente del análisis señala una forma comprimida en la región de la cabeza, ya que se encuentra por debajo del promedio para las variables que representan la longitud y altura de la misma (B,AA,D,Z), así como la longitud del maxilar (C); el pedúnculo caudal también aparece comprimido en este grupo dada su posición respecto a las variables que

representan la longitud del mismo (S y V); además, este grupo de ejemplares puede distinguirse de las demás localidades por la mayor distancia entre el origen de la abertura opercular y el origen de la aleta dorsal (N), entre el final de ésta última y el origen de la adiposa (O), y los orígenes de la pélvica y la pectoral (Y). Por otro lado, exhiben diferentes condiciones para las variables señaladas en el componente 1, es decir las relacionadas con la altura del cuerpo, del pedúnculo caudal y la longitud de la aleta anal; hay ejemplares cercanos, por encima y por debajo del promedio y por esta razón no es posible diferenciarlos claramente de los provenientes de las demás localidades en ese componente.

En resumen, el análisis de componentes principales permitió la diferenciación de tres morfotipos: a) uno alto o profundo con aleta anal larga representado por los ejemplares provenientes del Cuyuní y Aro “arriba”; b) un segundo grupo con cuerpo alargado poco profundo, con el origen de la aleta dorsal más lejos del final del proceso supraoccipital, y la aleta anal más separada de las pélvicas representado por ejemplares provenientes del Caura, Nichare y Aro “abajo”; y por último c) una forma de cuerpo con altura intermedia, cabeza y pedúnculo comprimidos determinado en los ejemplares estudiados del río Cataniapo.

Análisis de Deformaciones. Este análisis permite visualizar las transformaciones morfológicas necesarias en cada hito homólogo para convertir el morfotipo de un grupo en el de referencia, que para este caso fue el del río Cuyuní. El análisis muestra la magnitud del cambio morfológico en términos de expansiones y contracciones, señalando al morfotipo del río Nichare (afluente del Caura) como la forma más contraída y alargada, ya que para corresponder al del Cuyuní necesita expansiones en 10 de los 12 hitos homólogos utilizados (Figura 4a), mientras la

forma consenso del río Aro “abajo” es muy cercana a la de referencia (Figura 4c).

Por otro lado, el morfotipo del río Caura es más expandido que el del río Cuyuní en la parte posterior del cuerpo, ya que las deformaciones muestran que en los hitos homólogos de esta región son necesarias contracciones para corresponder con el consenso de referencia (Figura 4b). Esta

condición genera la percepción de este grupo como una forma más alargada respecto a la del Cuyuní, con similitud en la posición del origen de las aletas. La forma consenso del río Cataniapo exhibe diferencias respecto a la referencia en el pedúnculo caudal y la región cefálica, mostrando importantes contracciones y expansiones respectivamente, así como similitud en la región media y posición de las aletas (Figura 4d).

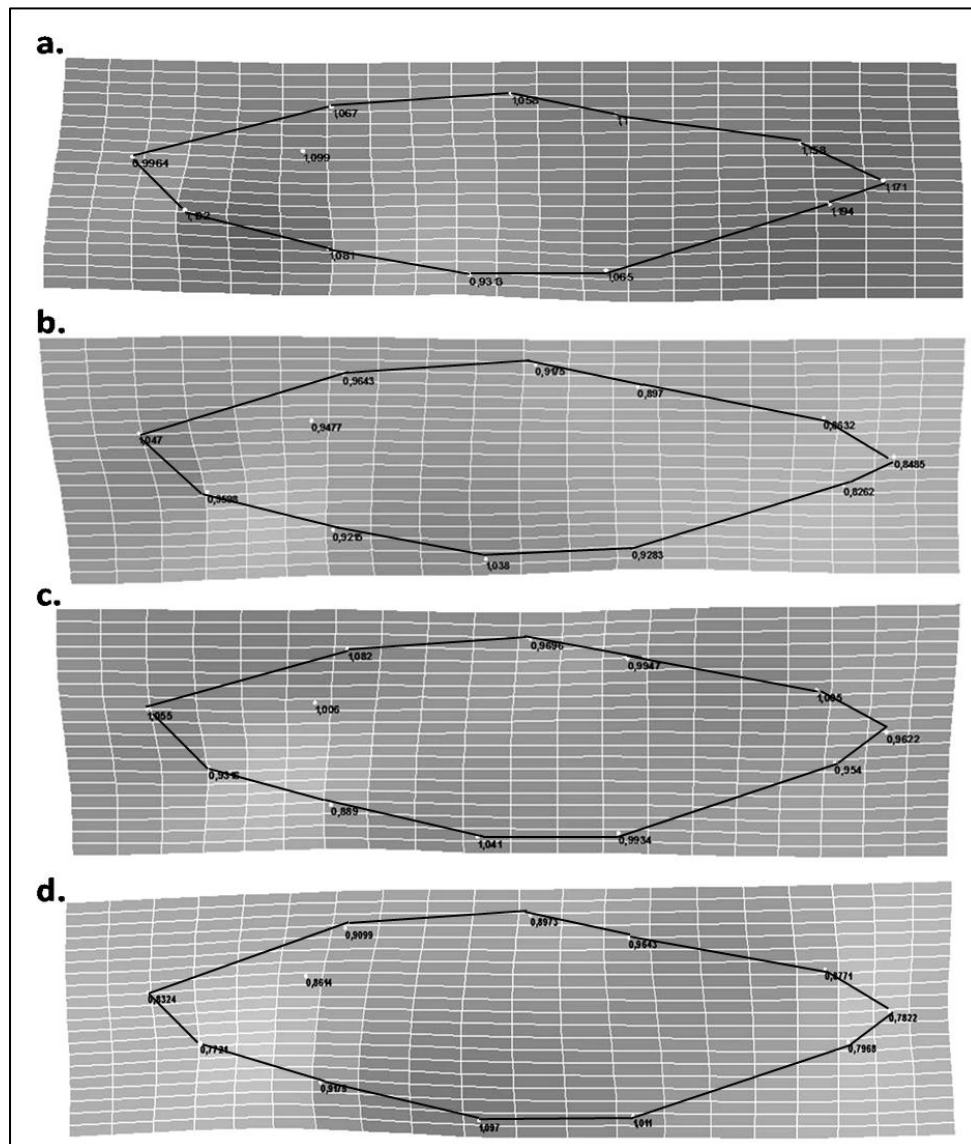


Figura 4. Visualización del cambio morfológico entre poblaciones de *J. polylepis* en diferentes localidades respecto a la forma referencial del río Cuyuní: **a.** Nichare, **b.** Caura, **c.** Aro abajo, **d.** Cataniapo; los valores junto a cada hito homólogo indican coeficientes de expansión (>1) y contracción (<1), y la grilla muestra la deformación de los individuos de una localidad para alcanzar la morfología de los de Cuyuní.

El material examinado por Zanata (1997) para la revisión del género *Jupiaba*, no incluye ejemplares provenientes de la cuenca del río Orinoco en ninguna de las especies reportadas para esta cuenca. En el caso de *J. polylepis*, la descripción y revisión taxonómica se ha realizado con material proveniente de Brasil y Guyana. En este trabajo los ejemplares fueron identificados como *J. polylepis*, ya que reúnen características externas muy cercanas a las descritas por Zanata (1997), pero presentan una diferencia en la posición de la mancha humeral, ya que según la diagnosis de la especie ésta se encuentra entre la 6ª y la 9ª escama, mientras que en el material examinado para este trabajo la mancha se ubica en posiciones variables entre la 4ª hasta la 7ª o 9ª escama, condición que sumada a los morfotipos encontrados, sugiere la necesidad de una revisión más exhaustiva de la especie que incluya material representativo de su distribución geográfica, y permita complementar la descripción de la estructura fenotípica de la especie.

Las respuestas de los peces a diferentes condiciones ambientales no solo generan riqueza de especies, sino también riqueza de morfotipos a nivel intra-específico. Estas variaciones pueden generar confusiones taxonómicas en algunos casos, ya que los límites entre las especies son difíciles de establecer cuando no se tiene clara la estructura fenotípica existente en las poblaciones naturales. Al respecto, la morfometría geométrica es una herra-

mienta de gran utilidad en la caracterización de dichos patrones de variación morfológica, ya que permite reconocer morfotipos distintos, cuantificar la variación entre ellos e identificar a las variables responsables de tal diferenciación. Este tipo de análisis son de especial interés en los ambientes acuáticos continentales, ya que si se considera que los peces son el grupo de vertebrados con mayor riqueza (cerca de 32500 especies), llama la atención que cerca del 43% de la misma se encuentre en ambientes de agua dulce, los cuales corresponden apenas al 0,01% de los ambientes acuáticos del planeta (Nelson, 2006).

Esta relación permite evidenciar que los hábitats dulceacuícolas ofrecen una amplia variedad de oportunidades ecológicas, y los peces tienen una alta capacidad para explotar este potencial (Magurran, 2009).

Los resultados de este trabajo sugieren la importancia de este tipo de análisis morfológico en el reconocimiento de la estructura fenotípica de una especie; sin embargo, es importante establecer las causas de dicha variabilidad, considerando material de un conjunto de localidades representativo de la distribución geográfica de la especie, incluyendo además información sobre las condiciones ambientales en estos hábitats, y análisis de potenciales diferencias genéticas entre poblaciones.

LITERATURA CITADA

- Barlow, G. W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. *Syst. Zool.*, 10:105–117.
- Beacham, T. D. 1990. A genetic analysis of meristic and morphometric variation in chum salmon (*Onchorhynchus keta*) at three different temperatures. *Can. J. Zool.*, 68:225–229.
- Brett, J. R. 1979. Environmental factors and growth. En: *Fish Physiology* (Hoar WS, Randall DJ, Brett JR, Eds.), Academic Press, New York. Vol. 8:599–675.
- Brindelli, J. L. O., A. M., Zanata, L. M., Sousa, A. N., Neto-Ferreira. 2009. New species of *Jupiaba* Zanata (Characiformes: Characidae) from Serra do Cachimbo, with comments on the endemism of upper rio Curuá, rio Xingu basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7 (1):11-18.
- Clayton, R.R., H.R. MacGrimmon y B.L. Gots. 1991. Continental and ecological variance components of European and North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) phenotypes. *Bull. J. Linn. Soc.*, 44:203–229.
- Buckup, P.A. 1993. Review of the characidiin fishes (Teleostei:Characiformes), with the descriptions of four genera and ten new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 2:97–154.
- Fink, W. L. 1990. Data acquisition for morphometric analysis in systematic biology. En: Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. J.F. Rohlf and F.L. Bookstein (Eds.), Special Publication No. 2, Museum of Zoology, University of Michigan, pp. 9-19.
- Fink, W. L. y A. Machado-Allison. 2001. *Serrasalmus hastatus*, a new species of piranha from Brazil, with comments on *Serrasalmus altuvei* and *Serrasalmus compressus* (Teleostei: Characiformes). *Occ. Pap. Mus. Zool. U. Mich.*, 730:1–18.
- Gery, J. 1977. *Characoids of the world*. T. F. H. Publications. United States of America. 672 p.
- Gould, S.J. y R.F. Johnston. 1972. Geographic variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3:457–498.
- Gunther, A. 1864. *Catalogue of the fishes in the British Museum*. London. British Museum. V. 5. 455 p.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y P.D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hubbs, C.L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. *Amer. Natur.*, 56:360–372.
- Imre, I., R.L. McLaughlin y D.L.G. Noakes. 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow. *J. Fish. Biol.*, 61:1171–1181.
- Langerhans, B.R., C.A. Layman y A.K. DeWitt. 2003. Habitat-associated morphological divergence in two neotropical fish species. *Bull. J. Linn. Soc.*, 80:689–698.
- Lasso, C.A., D. Lew, D. Taphorn, C. DoNascimento, O. Lasso-Alcalá, F. Provenzano y A. Machado-Allison. 2004. Biodiversidad ictiológica continental de Venezuela. Parte I: Lista de especies y distribución por cuencas. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 150-160:105-195.
- Layzer, J. B., y M. D. Clady. 1987. Phenotypic variation of young-of-year bluegills (*Lepomis macrochirus*) among microhabitats. *Copeia*, 1987:702–707.
- Lundberg, J. G., J. C., Stager. 1985. Microgeographic diversity in the neotropical knife-fish *Eigenmannia macrops* (Gymnotiformes, Sternopygidae). *Environ. Biol. Fishes*, 13:173–181.
- Lundberg, J., L. G., Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. S. L. Malabarba y F. Wesselingh. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a History of Tropical Southamerican Rivers. En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, C.A.S. Lucena y Z.M.S. Lucena (Eds.), Porto Alegre EDIPUCRS, Brazil. Cap. I:13-48.
- Magurran, A.E. 2009. Threats to freshwater fish. *Science*, 325:1215-1216.
- McLaughlin, R.L. y J.W.A. Grant. 1994. Morphological and behavioral differences among recently-emerged brook char, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow- vs. fast-running water. *Environ. Biol. Fishes*, 39:289–300.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the World*. Cuarta Edición. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey, 601 p.
- O'Reilly, K.M. y M.H. Horn. 2004. Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric morphometric analysis. *J. Fish. Biol.*, 64:1117–1135.

- Reis, R., S. O., Kullander, S. J., Ferraris (eds.). 2003. *Checklist of freshwater fishes of Central and South America*. EDIPUCRS. Brazil, 729 pp.
- Rohlf, F. J. y D. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.*, 39:40–59.
- Rohlf, F. J. 2006. Software tpsDig version 2.10. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook.
- Schlichting, C.D. y M. Pigliucci. 1996. *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Sidlauskas, B. L., B., Chernoff y A., Machado-Allison. 2006. Geographic and environmental variation in *Bryconops* sp. cf. *melanurus* (Ostariophysi: Characidae) from the Brazilian Pantanal. *Ichthyological Research*, 53(1): 24-33.
- Wimberger, P. H. 1992. Plasticity of fish body shape: the effects of diet, development, family and age in two species of *Geophagus* (Pisces: Cichlidae). *Bull. J. Linn. Soc.*, 45:197–218.
- Zanata, A. 1997. *Jupiaba*, um novo genero de Tetragonopterinae com osso pélvico em forma de espinho (Characidae, Characiformes). *Iheringia*, Sér. Zool., (83):99-136.