

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**TESE**

**Variações morfo-merísticas da manjuba *Lycengraulis grossidens* (Agassiz, 1829) ao longo da costa brasileira**

**Márcio de Araújo Silva**

**2006**



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

Variações morfo-merísticas da manjuba *Lycenagraulis grossidens* (Agassiz, 1829) ao longo da costa brasileira

**Márcio de Araújo Silva**

*Sob a orientação do Professor*

**Dr. Francisco Gerson Araújo**

Tese submetida ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da UFRRJ como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências** em Biologia Animal.

**Seropédica, RJ**  
**Abril de 2006**

## FICHA CATALOGRÁFICA

Silva, Márcio de Araújo

Variações morfo-merísticas da manjuba *Lycengraulis grossidens* (Agassiz, 1829) ao longo da costa brasileira/Márcio de Araújo Silva. --Rio de Janeiro: UFRRJ/IB, 2006.

xvii, 91 f. : il.; 31 cm.

Orientadores: Francisco Gerson Araújo e José Lima Figueiredo

Tese (doutorado) – UFRRJ/IB/Biologia Animal, 2006

Referências bibliográficas: f. 88-91

1. Variação geográfica. 2. Padrões de distribuição. 3. Manjubas. 4. Clina. 5. Peixes costeiros. 5. Engraulidae – Tese. I. Araújo, Francisco Gerson. II. Figueiredo, José Lima. III. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, IB/Biologia Animal. IV. Título

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

MÁRCIO DE ARAÚJO SILVA

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ciências – Biologia Animal.

TESE APROVADA EM 25/04/2006

---

Francisco Gerson Araújo – UFRRJ  
Orientador

---

José Lima de Figueiredo – USP  
Co-Orientador

---

Mário Barletta - UFPE

---

Marcelo Vianna - UFRJ

---

Antônio José Mayhé Nunes - UFRRJ

---

Márcia Cristina Costa de Azevedo - UFRRJ

Este trabalho é dedicado aos meus  
pais: Francisco Braz da Silva e  
Vera Lúcia de Araújo Silva

## AGRADECIMENTOS

A minha família sem a qual não teria inspiração para a realização deste trabalho.

Ao meu orientador Prof. Dr. Francisco Gerson Araújo por todos os ensinamentos e conquistas profissionais ao longo desses longos anos.

Ao meu Co-orientador Prof. Dr. José Lima de Figueiredo pela oportunidade de poder conhecê-lo e usufruir de sua vasta experiência profissional, mostrando-se sempre amigo e disposto a ajudar.

Aos meus grandes amigos e parceiros de trabalho, Joaquim Neto e Ruan Vasconcellos.

A Bióloga Márcia Cristina, pela amizade, orientação e idéias que com certeza contribuíram na minha formação.

Ao Biólogo e companheiro de curso, André Luiz Machado Pessanha, pela eterna amizade.

Ao meu grande amigo e Biólogo, Antônio Gomes Cruz-Filho, pelo exemplo de profissional dedicado ao trabalho.

Ao Biólogo Benjamim Pinto, pela amizade e troca de idéias.

A Agra Mendonça, secretaria do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal (PPGBA), pela paciência, ajuda e amizade.

Ao pesquisador Wolmar Benjamin Wosiacki (Museu Paraense Emilio Goeldi) pelo empréstimo dos exemplares de *Lycengraulis* coletados ao longo da costa do Pará e pela recepção durante a minha visita à instituição.

Ao professor Mario Barletta (UFPE), pela doação de espécimes de *Lycengraulis* coletados em Pernambuco.

A professora Cristina de Almeida Rocha-Barreira, pela recepção e disposição do Laboratório (LABOMAR-UFC) para análise dos *Lycengraulis* amostrados no Ceará.

Ao professor Ricardo de Souza Rosa (UFPB) pelo empréstimo de espécimes de *Lycengraulis* coletados ao longo da costa da Paraíba.

Aos professores Gustavo Nunan e Paulo Buckup (MNRJ) pelo empréstimo do material de *Lycengraulis* coletados na costa do Rio de Janeiro.

Ao 2º SG-SI Helton Chaves (Aux. de intercâmbio de dados - Centro de Hidrografia da Marinha) pelo fornecimento de dados abióticos ao longo da costa brasileira.

A todos os meus amigos do Laboratório de Ecologia de Peixes: Ana Paula, Iracema, Marcus, Tati, Bianca, Jacaré, Léo, Hamilton, Igor, Raquel, Deca, Paulo, Roberto, Cláudio, Ulisses, Renata, Silvana, Fernanda, etc..).

Aos amigos do Museu de Zoologia da USP (MZUSP) pela recepção durante as minhas viagens: Andressa, Zé Luis, Flávio Lima, Alberto, Cris, Eduardo, Oswaldo, Ilana, Rodrigo, Camila, Fábio, etc.

Ao Museu de Zoologia da USP (MZUSP) pelo empréstimo de grande parte do material analisado neste trabalho.

A todos os meus amigos, pelo apoio e incentivo e por todos os momentos de felicidade que compartilhamos.

## SUMÁRIO

---

RESUMO	Xvi
ABSTRACT	Xvii
1- INTRODUÇÃO	1
2- OBJETIVOS	7
3- ÁREA DE ESTUDO	7
3.1- Zoogeografia	7
3.2- Plataforma Continental	7
3.3- Hidrografia	8
4- MATERIAL E MÉTODOS	9
4.1- Coleta de dados	9
4.1.1- Medidas	10
4.1.2- Contagens	11
4.2- Análise dos dados	12
5- RESULTADOS	14
5.1- Caracteres Morfométricos	14
5.1.1- Padrões univariados	14
5.1.2- Padrões multivariados	54
5.2- Caracteres Merísticos	60
5.2.1- Padrões univariados	60
5.2.2- Padrões multivariados	66
5.3- Caracterização ambiental da região estudada	71
6- DISCUSSÃO	80
6.1- Variação geográfica	80
6.2- Caracteres morfométricos	82
6.3- Caracteres merísticos	84
6.4- Padrões zoogeográficos	86
7- CONCLUSÕES	87
8- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	88

---



## ÍNDICE DE TABELAS

---

Tabela 1- Resultados da Análise de Covariância (Fr, Fa e Fb) para as relações morfométricas e da análise de variância (F) do primeiro caráter da relação, transformado pelo Método dos Resíduos.	14
Tabela 2- Dados das regressões da Altura do Corpo sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Altura do Corpo (em mm).	17
Tabela 3- Teste SNK aplicado à variação da Altura do Corpo entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	18
Tabela 4- Dados das regressões do Comprimento da Cabeça sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Cabeça (em mm).	21
Tabela 5- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Cabeça entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	22
Tabela 6- Dados das regressões do Comprimento da Face sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento da Face (em mm).	25
Tabela 7- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Face entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	26
Tabela 8- Dados das regressões do Comprimento da Maxila sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento da Maxila (em mm).	29
Tabela 9- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Maxila entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	30
Tabela 10- Dados das regressões do Comprimento da Boca sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento da Boca (em mm).	33
Tabela 11- Dados das regressões da Altura do Pedúnculo Caudal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Altura do Pedúnculo Caudal (em mm).	36
Tabela 12- Teste SNK aplicado à variação da Altura do Pedúnculo Caudal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	37
Tabela 13- Dados das regressões do Comprimento dos Rastros Branquiais sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento dos Rastros Branquiais (em mm).	40
Tabela 14- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento dos Rastros Branquiais entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	41
Tabela 15- Dados das regressões do Comprimento da Base da Nadadeira Anal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Base da Nadadeira Anal (em mm).	44

---

---

Tabela 16- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Base da Nadadeira Anal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	45
Tabela 17- Dados das regressões do Comprimento da Pré-Anal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Pré-Anal (em mm).	48
Tabela 18- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Pré-Anal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	49
Tabela 19- Dados das regressões do Comprimento da Pré-Dorsal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Pré-Dorsal (em mm).	52
Tabela 20- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Pré-Dorsal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	53
Tabela 21- Pesos das variáveis morfométricas de <i>Lycengraulis grossidens</i> sobre os dois primeiros fatores da Análise de Componentes Principais, após transformação de Aitchinson sobre os dados brutos.	56
Tabela 22- Resultado da Análise Discriminante independente do tamanho a partir da transformação de Aitchinson dos dados morfométricos.	58
Tabela 23- Coeficientes da Análise Discriminante independente do tamanho com os dados morfométricos transformados pelo método do Aitchinson.	58
Tabela 24- Número de indivíduos corretamente classificado de acordo com cada local de coleta. Estimativa foi produzida por Jackknifing	59
Tabela 25- Número de indivíduos corretamente classificados de acordo com os grupos estabelecidos pela Análise Discriminante. Estimativa produzida por Jackknifing	59
Tabela 26- Variação do número de raios da nadadeira dorsal de <i>Lycengraulis grossidens</i> por localidades da costa brasileira.	60
Tabela 27- Variação do número de raios da nadadeira anal de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	61
Tabela 28- Variação do número de raios da nadadeira peitoral de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	62
Tabela 29- Variação do número de rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	63
Tabela 30- Variação do número de rastros do ramo superior do primeiro arco branquial de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	64

---

---

Tabela 31– Variação do número total de rastros do primeiro arco branquial de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	65
Tabela 32– Peso dos componentes principais para os caracteres merísticos de <i>Lycengraulis grossidens</i> .	67
Tabela 33- Resultado da análise discriminante independente do tamanho a partir da transformação de Aitchinson dos dados morfológicos.	69
Tabela 34- Coeficiente da análise discriminante independente do tamanho com os dados morfométricos transformados pelo método do Aitchinson (método Wilks $\lambda$ ).	69
Tabela 35- Número de indivíduos corretamente classificado de acordo com cada local de coleta. Estimativa foi produzida por Jackknifing.	70
Tabela 36- Número de indivíduos corretamente classificado de acordo com os grupos estabelecidos pela análise discriminante. Estimativa produzida por Jackknifing	70
Tabela 37- Análise de variância para os parâmetros ambientais analisados ao longo da costa brasileira.	71
Tabela 38– Médias de temperatura e comparações através to teste SNK para localidades da costa brasileira.	72
Tabela 39– Teste SNK para a variação da salinidade.	73
Tabela 40– Teste SNK para a variação do oxigênio dissolvido ao longo da costa.	74
Tabela 41– Teste SNK para variação do pH ao longo da costa.	75
Tabela 42– Teste SNK para variação da sílica ao longo da costa.	76
Tabela 43- Teste SNK para variação do fósforo ao longo da costa.	77
Tabela 44– Teste SNK para variação do nitrito ao longo da costa.	78
Tabela 45– Teste SNK para variação do nitrato ao longo da costa.	79

---

## ÍNDICE DE FIGURAS

---

Figura 1- <i>Lycengraulis grossidens</i> , coletado na costa do Estado de São Paulo – MZUSP 11684	3
Figura 2– Mapa do Brasil com todos os estados costeiros ( <a href="http://www.ib.usp.br/algamare-br/mapabr-est.htm">www.ib.usp.br/algamare-br/mapabr-est.htm</a> ).	4
Figura 3- Corrente do Caribe e sua atuação na costa brasileira ( <a href="http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html">http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html</a> ).	4
Figura 3a- Corrente do Brasil e sua atuação na costa brasileira ( <a href="http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html">http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html</a> ).	5
Figura 4- Corrente das Malvinas ( <a href="http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html">http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html</a> ).	5
Figura 5- Caracteres merísticos e morfométricos de <i>Lycengraulis grossidens</i> .	11
Figura 6– Diagrama de dispersão da Altura do Corpo sobre o Comprimento Padrão.	15
Figura 7– Retas de regressão da Altura do Corpo sobre o Comprimento Padrão.	16
Figura 8– Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Corpo para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	17
Figura 9– Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Corpo com os dados transformados pelo método dos resíduos.	18
Figura 10– Diagrama de dispersão do Comprimento da Cabeça sobre o Comprimento Padrão.	19
Figura 11– Retas de regressão do Comprimento da Cabeça sobre o Comprimento Padrão.	20
Figura 12– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Cabeça para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados	21
Figura 13– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Cabeça com os dados transformados pelo Método dos Resíduos	22
Figura 14– Diagrama de dispersão do Comprimento da Face sobre o Comprimento da Cabeça.	23
Figura 15– Retas de regressão do Comprimento da Face sobre o Comprimento da Cabeça.	24
Figura 16- Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Face para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	25
Figura 17– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Face com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	26
Figura 18– Diagrama de dispersão do Comprimento Maxila sobre o Comprimento da Cabeça	27

---

---

Figura 19– Retas de regressão do Comprimento da Maxila sobre o Comprimento da Cabeça.	28
Figura 20– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Maxila para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	29
Figura 21– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Maxila com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	30
Figura 22- Diagrama de dispersão do Comprimento da Boca sobre o Comprimento da Cabeça.	31
Figura 23– Retas de regressão do Comprimento da Boca sobre o Comprimento da Cabeça.	32
Figura 24– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Boca para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	33
Figura 25– Diagrama de dispersão da Altura do Pedúnculo Caudal sobre Comprimento Padrão	34
Figura 26– Retas de regressão da Altura do Pedúnculo Caudal sobre o Comprimento Padrão.	35
Figura 27– Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Pedúnculo Caudal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	36
Figura 28- Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Pedúnculo Caudal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	37
Figura 29– Diagrama de dispersão do Comprimento dos Rastros Branquiais sobre o Comprimento da Cabeça.	38
Figura 30– Retas de regressão do Comprimento dos Rastros Branquiais sobre o Comprimento da Cabeça.	39
Figura 31– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento dos Rastros Branquiais para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	40
Figura 32- Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento dos Rastros Branquiais com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	41
Figura 33– Diagrama de dispersão do Comprimento da Base da Nadadeira Anal sobre o Comprimento Padrão.	42
Figura 34– Retas de regressão do Comprimento da Base da Nadadeira Anal sobre o Comprimento Padrão.	43
Figura 35– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Base da Nadadeira Anal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	44
Figura 36– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Base da Nadadeira Anal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	45

---

---

Figura 37– Diagrama de dispersão do Comprimento da Pré-anal sobre o Comprimento Padrão.	46
Figura 38– Retas de regressão do Comprimento da Pré-Anal sobre o Comprimento Padrão.	47
Figura 39– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-anal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	48
Figura 40- Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-anal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	49
Figura 41– Diagrama de dispersão do Comprimento da Pré-Dorsal sobre Comprimento Padrão.	50
Figura 42– Retas de Regressão do Comprimento da Pré-Dorsal sobre o Comprimento Padrão.	51
Figura 43– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-Dorsal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.	52
Figura 44– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-Dorsal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.	53
Figura 45- Diagrama de ordenação dos dados morfométricos de <i>L. grossidens</i> , após a transformação de Aitchinson através da Análise dos Componentes Principais, com as amostras codificadas pelos locais de coleta.	55
Figura 46– Projeção das variáveis morfométricas (Fator loading) utilizadas na Análise de Componentes Principais.	55
Figura 47- Variação dos 13 Autovalores das variáveis morfométricas utilizadas na Análise dos Componentes Principais.	56
Figura 48– Diagrama de dispersão dos dois primeiros fatores da Função Discriminante das variáveis morfométricas transformadas pelo método de Aitchinson.	57
Figura 49- Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de raios da nadadeira dorsal de <i>Lycengraulis grossidens</i> por localidades da costa brasileira.	60
Figura 50– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de raios da nadadeira anal de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	61
Figura 51– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de raios da nadadeira peitoral de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	62
Figura 52– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	63

---

---

Figura 53– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de rastros do ramo superior do primeiro arco branquial de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	64
Figura 54– Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número total de rastros do primeiro arco branquial de <i>Lycengraulis grossidens</i> ao longo da costa brasileira.	65
Figura 55- Análise dos componentes principais para os locais de coleta em relação aos caracteres merísticos.	67
Figura 56– Função discriminante para os locais de coleta utilizando variáveis merísticas de <i>Lycengraulis grossidens</i> .	68
Figura 57– Médias e intervalo de confiança (barras verticais) de temperatura nas localidades da costa brasileira. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.	72
Figura 58– Médias e intervalo de confiança (barras verticais) da salinidade ao longo da costa. Fonte de Dado: DHN/BNDO, 1964-1992.	73
Figura 59– Médias e intervalo de confiança (barras verticais) do oxigênio dissolvido ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.	74
Figura 60– Médias e intervalo de confiança (barras verticais) do pH ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.	75
Figura 61– Médias e intervalo de confiança (barras verticais) da concentração de Sílica ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.	76
Figura 62– Médias e intervalo de confiança (barras verticais) do fósforo ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.	77
Figura 63– Médias e intervalo de confiança (barras verticais) do nitrito ao longo da costa brasileira. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.	78
Figura 64- Médias e intervalo de confiança (barras verticais) do nitrato ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.	79

---

## Resumo

Variações morfo-merísticas da manjuba *Lycengraulis grossidens* (Agassiz, 1829) em 14 localidades da costa brasileira (Pará ao Rio Grande do Sul) foram descritas com o objetivo de quantificar a heterogeneidade intra-específica, visando testar a hipótese de que a adaptabilidade em áreas diferentes resulta em padrões diferenciados que caracterizem diferentes populações. Foram examinados 210 indivíduos oriundos de coleções depositadas em Museus e complementadas com doações, dos quais foram tomados 18 caracteres morfométricos e 5 merísticos. Três grupos (populações) foram formados com base nos caracteres morfométricos e um grupo adicional (4 grupos) por caracteres merísticos, indicando a presença de 4 populações ao longo da costa brasileira. A população I, do litoral do Pará, habita uma área sob grande influência do rio Amazonas, com águas de baixa salinidade e alta temperatura. A população II, que se estende do Ceará ao Espírito Santo, é a de distribuição mais ampla, apresentando em geral caracteres morfológicos semelhantes aos da população I, o que poderia indicar a existência de fluxo gênico entre as mesmas. A população III compreende os peixes distribuídos entre Rio de Janeiro e São Paulo, e apresenta uma zona de transição com a população II bastante evidenciada no norte do Rio de Janeiro, aparentando ser esta última uma área de hibridização. A população IV, de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, apresenta como características mais marcantes o número e o comprimento dos rastros branquiais, sendo o grupo morfológicamente mais diferenciado. Peixes de baixas latitudes apresentaram maior altura do corpo, comprimento da cabeça, comprimento da face, comprimento da maxila, comprimento da boca e altura do pedúnculo caudal, comparados aos peixes de altas latitudes. Adicionalmente, os espécimes da população IV apresentaram nadadeira anal e dorsal localizadas em posição mais posterior do corpo, enquanto a base da nadadeira anal foi maior em espécimes do Rio de Janeiro e São Paulo, indicando que peixes da população IV possuem maior capacidade de se deslocar em velocidade quando comparados com peixes do Rio de Janeiro e São Paulo. Em relação aos caracteres merísticos verificou-se um aumento do número de rastros branquiais das menores para as maiores latitudes, coincidindo com a expectativa de que a adição de somitos ocorre mais rapidamente sob condições de aceleração do que sob condições retardantes, mas termina mais abruptamente, resultando em menor número de elementos merísticos em temperaturas mais altas. Vários padrões zoogeográficos têm sido sugeridos para a costa brasileira, com a Província Antilhana situada ao norte de Cabo Frio (23°S), uma área de transição entre Cabo Frio (23°S) e os arredores Cabo de Santa Marta Grande (28°-30°S), e a Província Argentina até 35°S, com esta divisão da costa de certo modo, coincidindo com as distribuições das populações de *L.grossidens* encontradas no presente trabalho, com exceção da área costeira do Pará, onde reconhecemos um grupo diferenciado.

**Palavras chave:** variação geográfica, padrões de distribuição, manjubas, clina, peixes costeiros, Engraulidae.



## **Abstract**

Morphological variation for the anchovy *Lycengraulis grossidens* (Agassiz, 1829) in 14 sites along the Brazilian coast (Pará to Rio Grande do Sul) were described to quantify the intraspecific heterogeneity, and to test the hypothesis that seeking for adaptability to different areas results in differentiated patterns that characterize isolated populations. A total of 210 individuals from collection from Museums plus donations, were examined, from which 18 morphometric and 5 meristic characters were taken. Three groups (populations) were formed based on morphometrics and one additional group (4 groups) by meristic characters, indicating the presence of 4 populations along the Brazilian coast. Population I, from the Pará coast, inhabit an area of major influence of the Amazon river, showing waters of low salinity and high temperature. Population II, from Ceará to Espírito Santo State, has a wider distribution, showing overall similar morphological characters to population I, indicating gene flow between these two populations. Population III comprises fishes between Rio de Janeiro and São Paulo States, and show a transition zone with population II well evidenced in the north of Rio de Janeiro, suggesting to be an hybridizing area. Population IV, from Santa Catarina to Rio Grande do Sul, showed the highest number and largest sized gillrakers, being the most morphologically differentiated group. Fishes from low latitudes showed higher body width, head length, cheek length, maxilla length, mouth length and peduncle width compared with fishes from high latitude. Additionally, specimens from Santa Catarina and Rio Grande do Sul showed anal and dorsal fins located in more posterior body position, while anal fin base was larger for specimens from Rio de Janeiro and São Paulo, indicating that fishes from this former areas (SC and RS) have higher capacity to move in higher speed when compared with fishes from this latter area (RJ e SP). Concerning to meristics characters, there is an increased number of gillrakers from lower to higher latitudes, coinciding with the expectation of somites addition to occur faster in acceleration condition than under retarding condition, but finish abruptly, resulting in lower number of meristics element in higher temperatures. Several zoogeographic pattern has been described for the Brazilian coast, with the Antillean Province situated at north of Cabo Frio (23°S), a transition area between Cabo Frio (23°S) and the surrounds of Cabo de Santa Marta Grande (28°-30°S), and the Argentine Province up to 35°S, with this division closely coinciding with *L.grossidens* populations distribution in this study, except for the Para coast, where we recognize a differentiated group.

**Key words:** geographic variation, distribution patterns, anchovies, cline, coastal fishes, Engraulidae.

## 1. INTRODUÇÃO

O estudo da variação geográfica remonta ao período de Darwin e Wallace, em meados do século XIX, e tem sido uma das mais importantes abordagens para entendimento dos mecanismos de evolução. Muitas hipóteses evolutivas somente podem ser testadas pelo exame dos organismos sobreviventes, devido aos vários eventos históricos evolutivos, os quais são inacessíveis à observação direta. Tal observação tem indicado que a evolução é geralmente um processo gradual, uma vez que as diferenças entre populações variam desde incomensuravelmente pequenas, passando por vários graus de diferenciação, até distintos níveis comportamentais, cromossômicos e de desenvolvimento, que são característicos das diferentes espécies. As novas espécies devem, portanto, ser formadas pelos mesmos processos que originam as diferenças genéticas entre populações co-específicas (FUTUYMA, 1997).

A variação geográfica é um fenômeno populacional que contribui substancialmente para o conhecimento da natureza da espécie, demonstrando a inutilidade do conceito tipológico de espécie. Este fator também permite concluir que grande parte da variação, se não toda ela, é adaptativa, em respostas às necessidades do ambiente variável. Alguns componentes variáveis do fenótipo, tais como tamanho e proporções, são, em geral, claramente adaptativos. A variação geográfica de outros componentes, tais como certos padrões de cor, não parece ser diretamente adaptativa, mas frequentemente pode ser demonstrado, por análise apropriada, que esses fenótipos “neutros” são a manifestação externa de genótipos que simultaneamente controlam caracteres fisiológicos crípticos estabelecidos e mantidos pela seleção natural (MAYR, 1977).

Qualquer ambiente exerce uma pressão seletiva contínua sobre os indivíduos de uma espécie, e assim os modela para a adaptabilidade. Em conseqüência, populações locais não diferem apenas em caracteres morfológicos, mas também em numerosas características adaptativas, ecológicas e fisiológicas, controladas geneticamente (MAYR, 1977).

Para se poder realizar um estudo do ciclo de vida da espécie, para se tomar decisões efetivas na regulação pesqueira da mesma e para se poder interpretar os resultados de pesquisas já realizadas com a espécie, é necessário que se determine a existência ou não de populações diferenciadas, pois de população para população, são encontradas diferenças fisiológicas, etológicas e ecológicas; daí ter-se que estudá-las separadamente (VAZZOLER, 1971).

A comparação de populações vizinhas de uma espécie mostra que elas geralmente diferem entre si em uma série de características, em proporção maior ou menor. Além do mais, quando se segue a variação de um caráter através de uma série de populações contíguas, as mudanças apresentam em geral uma progressão regular (MAYR, 1942). Essas progressões regulares representam uma indicação do ajustamento de populações a condições locais. HUXLEY (1942) cunhou o termo *clina* para este tipo de gradiente de caráter. O estudo da variação geográfica revelou que grande parte dela é clinal (MAYR, 1942; MAYR, 1947; MAYR, 1963; MAYR, 1977).

Existem várias razões para a clinalidade da variação geográfica. A primeira é que os próprios fatores seletivos ambientais (tais como o clima) variam ao longo de clinas e, assim, em conseqüência, o fazem os caracteres fenotípicos que respondem a esta seleção. Existem poucas características do ambiente, tais como coloração do substrato e outras propriedades do solo, que podem mudar abruptamente. Outra razão é que o fluxo gênico

entre populações adjacentes tende a diminuir todas as diferenças profundas. As clinas são o produto de duas forças em conflito: a seleção, que adaptaria qualquer população exclusivamente ao seu meio ambiente, e o fluxo gênico, que tenderia a igualar todas as populações de uma espécie (MAYR, 1977).

Os peixes marinhos geralmente apresentam grandes populações, são muito fecundos e têm grande potencial de dispersão larval. Existem, portanto, consideráveis dúvidas se estas populações marinhas mantêm unidades reprodutivas isoladas e se abordagens genéticas poderiam ser úteis para discriminar a estrutura da população (WAPLES, 1998). Em alguns táxons marinhos, informações de aloenzimas e DNA mitocondrial foram insuficientes para revelar subdivisões genéticas óbvias (WARD *et al.*, 1994; GRANT & BOWEN, 1998) ao passo que em muitos peixes de recifes de coral a estrutura genética é evidente (WAPLES, 1987; PLANES *et al.*, 2001; PLANES & FAUVELOT, 2002). O ambiente marinho, contudo, tem muitas peculiaridades, as quais, em conjunção com outras características do ciclo de vida de peixes marinhos, sugerem diferenciação genética dentro de aparentes populações panmíticas. O ambiente marinho apresenta muito mais heterogeneidade devido à influência do clima, hidrodinâmica e topografia como barreiras naturais que afetam a dispersão (COWEN *et al.*, 2000). A estruturação genética é aumentada devido a certas características biológicas, tais como migração dependente do sexo, filopatria e agrupamento durante a desova, que pode agir no sentido contrário da dispersão e do fluxo gênico (SINCLAIR, 1988; RUZZANTE *et al.*, 1998). Portanto, numerosas espécies de peixes marinhos mantêm uma estrutura genética apesar do potencial de grande dispersão (SHAW *et al.*, 1999; NIELSEN *et al.*, 2001).

O gênero *Lycengraulis* (Actinopterygii, Clupeiformes) compreende um grupo de manjubas exclusivamente sul-americano, constituído por três espécies (WHITEHEAD *et al.*, 1988) que se distribuem por águas interiores, estuários e região litorânea. *L. poeyi* (Kner & Steindachner, 1865) é uma espécie isolada geograficamente das outras duas, habitando a costa do Pacífico desde a Baía de Panamá até o Peru; *L. batesii* (Günther, 1868) ocupa toda a Bacia Amazônica, a Bacia do Orinoco e rios das Guianas; e *L. grossidens* (Agassiz, 1829) é uma espécie marinha, pelágica habitando regiões costeiras, desde a América Central até a região da Patagônia, penetrando também em rios ao longo da costa.

*Lycengraulis grossidens* (Figura 1) apresenta corpo alongado, moderadamente comprimido; cabeça curta; anal com origem sob a metade anterior da dorsal; dentes grandes no maxilar inferior, distintos e espaçados; as escamas soltam-se com facilidade; as peitorais mal alcançam a base das pélvicas; o corpo é prateado com dorso cinza-azulado; nadadeiras amareladas, especialmente a caudal, com borda externa negra; áreas amareladas podem existir no dorso, cabeça e flancos; jovens com faixa prateada, que com a idade toma conta da maior parte dos flancos; atingem até 30 cm (CARVALHO-FILHO, 1999).

As espécies do gênero *Lycengraulis*, como muitos engraulídeos, são eurialinas, e tudo indica que o grupo tenha-se originado no mar (DARLINGTON, 1957) com algumas espécies invadindo a água doce secundariamente. A biologia das espécies é complexa porque algumas utilizam a água doce durante parte de seu ciclo de vida (FUSTER DE PLAZA & BOSCHI, 1961), o que acarreta grande dificuldade nos estudos da sistemática do grupo.

Os espécimes de *Lycengraulis grossidens* são marinhos e penetram nos rios e lagoas costeiras (FIGUEIREDO & MENEZES, 1978); quando estão presentes em água doce se alimentam principalmente de peixes, camarões, copépodos e também de larvas de insetos; no mar alimentam-se principalmente de peixes e vários crustáceos (FUSTER DE PLAZA

& BOSCHI, 1961). CASTELO & KRUG (1978) reportaram que larvas de *L. grossidens* ocorrem durante todo o ano no estuário da Lagoa dos Patos com elevada abundância durante a primavera-verão e o outono; as larvas mostraram ser oligohalinas. Espécimes adultos foram capturados em ampla faixa de temperatura e salinidade, sem uma clara preferência por uma determinada faixa destes fatores ambientais.

A costa brasileira não é homogênea em toda a sua área, tendo a influencia de três correntes que proporcionam condições peculiares à sua área de atuação. A região costeira sofre a influencia contínua de águas tropicais oligotróficas (Corrente do Brasil e Corrente do Caribe), ou sazonalmente são afetadas por ressurgência de águas frias e ricas em nutrientes (Corrente das Malvinas) (Figura 2, 3, 3<sup>a</sup>, 4) (CASTRO & MIRANDA, 1998; EKAU & KNOPPERS, 1999).



Figura 1- *Lycengraulis grossidens*, coletado na costa do Estado de São Paulo - MZUSP 11684 (2)



Figura 2 – Mapa do Brasil com os estados costeiros indicados ([www.ib.usp.br/algamare-br/mapabr-est.htm](http://www.ib.usp.br/algamare-br/mapabr-est.htm)).

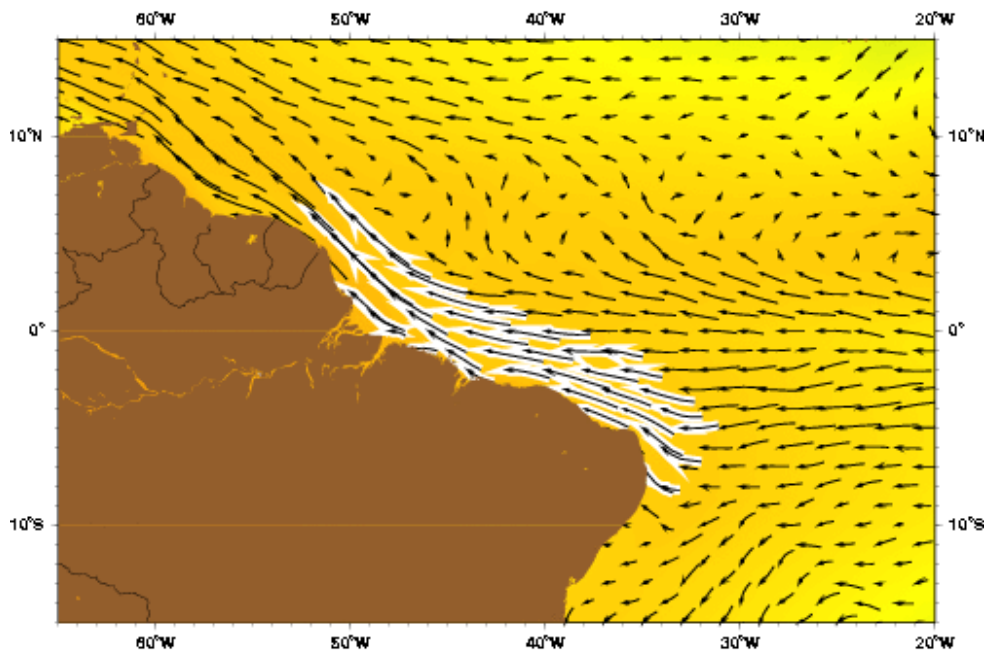


Figura 3 - Corrente do Caribe e sua atuação na costa brasileira (<http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html>).

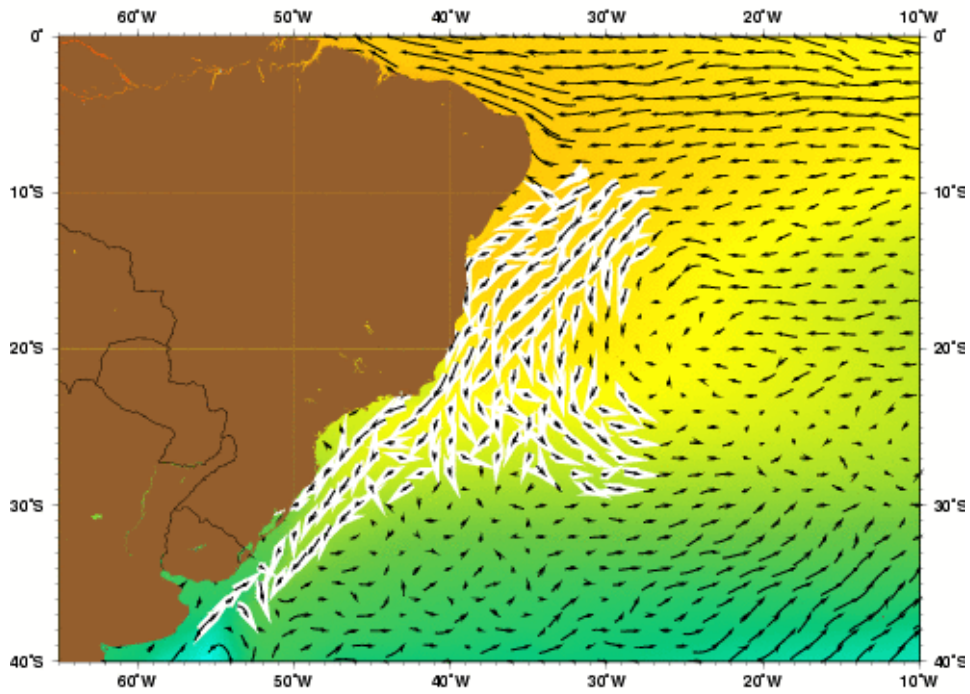


Figura 3a - Corrente do Brasil e sua atuação na costa brasileira (<http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html>).

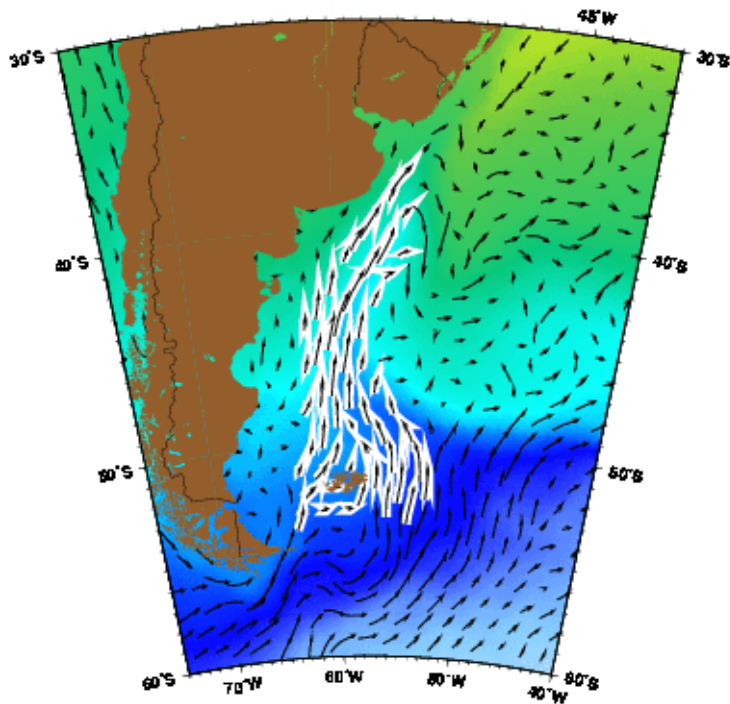


Figura 4 - Corrente das Malvinas (<http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html>).

No Brasil, trabalhos sobre a determinação de diferentes populações em espécies de peixes amplamente distribuídas já foram realizados com algumas espécies de peixes ao longo da costa, tais como: *Micropogonias furnieri* (VAZZOLER, 1971); *Macrodon ancylodon* (YAMAGUTI, 1971); *Menticirrhus americanus* (SACCARDO, 1976), *Nebris microps* (PAIVA FILHO *et al.*, 1976); *Paralonchurus brasiliensis* (VARGAS, 1976); *Sardinella brasiliensis* (ROSSI-WONGTSCHOWSKI, 1978); *Cynoscion guatucupa* (VARGAS, 1980, como *Cynoscium stiatius*) e *Cynoscion jamaicensis* (SPACH, 1985).

Alguns desses trabalhos foram realizados na região abrangida por este estudo, como os levados a efeito com *M. furnieri*, *M. ancylodon* e *P. brasiliensis*, os quais demonstraram a existência de populações distintas. VAZZOLER (1971) determinou duas populações de *M. furnieri*, uma ocorrendo entre Cabo Frio (lat. 23° Sul) e Cabo Santa Marta (29° S), e outra, do Cabo de Santa Marta ao Chui (33° S), estabelecendo como caracteres diferenciais estruturas morfo-merísticas e aspectos fisiológicos associados ao período de reprodução (época de desova, tamanho de 1ª. maturação e período de recrutamento). YAMAGUTI (1971) determinou quatro populações de *M. ancylodon*, estudando seis localidades entre Conceição da Barra (lat. 18°S) e Barra do Rio Grande (32°S), com base em caracteres morfo-merísticos. VARGAS (1976) reportou pelo menos duas populações de *P. brasiliensis*, entre Ubatuba (23°S) e Albardão, RS (33°S), com base em 14 caracteres morfométricos e 4 merísticos, além de características morfológicas dos otólitos. Por outro lado, ROSSI-WONGTSCHOWSKI (1978), estudando a estrutura de *S. brasiliensis* entre 23°S (RJ) e 28°S (SC), concluiu não ter sido possível estabelecer um padrão de diversificação da espécie com base em caracteres morfo-merísticos, devido a grande variabilidade dos caracteres que, associada aos movimentos dos indivíduos em sentidos norte-sul e sul-norte, resulta numa distribuição em mosaico.

O presente trabalho tem como objetivo principal quantificar a heterogeneidade intra-específica de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira bem como determinar se existe uma única população amplamente distribuída na costa brasileira cujos membros se cruzam livremente e realizam migrações extensas, ou se formam unidades discretas ou estoques locais, que se cruzam limitadamente, ou mesmo apresentam indícios de isolamento.

Foram examinadas amostras de *Lycengraulis grossidens*, dos seguintes estados da costa brasileira: Pará, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, visando determinar a existência de padrões diferenciados em 5 caracteres merísticos e 21 caracteres morfométricos.

A hipótese a ser testada é que *Lycengraulis grossidens* apresenta forma heterogênea ao longo da costa brasileira, buscando adaptabilidade máxima em cada área encontrada, desta forma apresentando estoques locais com limitado cruzamento. Procurou-se ampliar ao máximo a área de amostragem, na tentativa de incluir o maior número de descontinuidades ambientais, o que permite uma visão mais ampla das respostas no nível específico.

Para testar esta hipótese tentamos responder as seguintes perguntas: Quais são os grupos/formas de *Lycengraulis grossidens* presentes na costa brasileira? Que fatores poderiam estar influenciando a existência dos grupos? Quais os caracteres mais importantes na identificação dos grupos? Como os caracteres poderiam estar atuando na adaptabilidade dos grupos aos seus locais de ocorrência?

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivos específicos**

- Caracterizar a espécie com base em caracteres merísticos e morfométricos ao longo da costa brasileira;
- Determinar os padrões de distribuição latitudinal;
- Identificar as possíveis barreiras biogeográficas associadas aos limites de distribuição dos grupos;
- Relacionar os caracteres morfo-merísticos com as possíveis condicionantes ambientais da área.

## **3. ÁREA DE ESTUDO**

### **3.1 Zoogeografia**

Numerosos trabalhos analisando a distribuição geográfica de animais marinhos apontam para a diversidade das condições ambientais ao longo da costa brasileira. A existência de uma região de transição faunística na costa sudeste da América do Sul, envolvendo o contato de elementos tropicais e temperados, já havia sido percebida por pesquisadores desde os meados do século XIX (FIGUEIREDO, 1981)

CARCELLES (1944), trabalhando com distribuição de moluscos, considerou a costa do Brasil, como pertencente a duas províncias: 1) Província Argentina: de 35° S até arredores de Santa Marta Grande (28° - 30° S), e 2) dessa latitude para o norte, província Antilhana, sendo que várias espécies da Província Argentina foram encontradas também na costa do Rio de Janeiro. LOPEZ (1963), analisando a distribuição de peixes, denominou Província Argentina à região entre as latitudes 41° S e 23° S (Cabo Frio), subdividindo-a em dois distritos: 1) Distrito Bonaerense – de 41° S a cerca de 34° S, e 2) Distrito Sul Brasileiro – de 34° S a 23°; daí para o norte ocorre o Distrito Brasileiro, como parte da Província Antilhana. STUARDO (1964), estudando moluscos, manteve a Província Argentina de Carcelles, mas considerou a área de Cabo de Santa Marta Grande até Cabo Frio (23° S), como uma área de transição e do Cabo Frio para o norte, Província Antilhana. BALECH (1954, 1964) trabalhando com a distribuição de vários grupos de animais marinhos considerou a província Argentina de 44° S até 30° S; província Sul-Brasileira até Cabo Frio; e para o norte, Província Antilhana. FIGUEIREDO (1981) reportou que a região compreendida entre o extremo norte do Brasil e a região de Cabo Frio apresenta uma fauna tropical. Na província Argentina, que se estende aproximadamente de Cabo Frio (22°-24°S) às proximidades da Península de Valdéz na Argentina (41°-43°S), registrou um conjunto de espécies de distribuição restrita a esta área, como também um conjunto de formas tropicais e temperadas que aí possuem seus limites geográficos, sendo esta área considerada por este último fato uma região de transição faunística.

### **3.2 Plataforma Continental**

Na região Norte, a plataforma continental brasileira é relativamente ampla, apresentando sua maior largura na área da foz do rio Amazonas (350 km). Na região Nordeste, estreita-se em direção sudeste, atingindo 19 km em Macau e 8km ao largo de Salvador; alarga-se entre 16°S (30 km) e 18°S (246 km), ocorrendo um estreitamento abrupto ao sul de Abrolhos. A plataforma continental sudeste, mais estreita em Cabo Frio (50 km) e Cabo de Santa Marta Grande (70 km), apresenta a forma de lua crescente, e sua maior largura ocorre na costa de Santos (230 km) (PALMA, 1979; FRANÇA, 1979; ZEMBRUSCKI, 1979). Em direção sul, a plataforma alarga-se gradativamente, com



largura média de 138 km entre Torres (29°21' S) e Tramandaí (30"S), 102 km entre Cidreira (30°10'S) e Mostardas (31°15'S), e 185 km entre Conceição (31°43'S) e Chuí (33°41' S) (CUNHA & GUERRA, 2003).

Em termos de drenagem, pode-se ressaltar, na região Norte, a contribuição do complexo estuarino amazônico (rios Amazonas, Pará e Tocantins) e do Golfão Maranhense (PALMA, 1979). O sistema de drenagem, na região Nordeste, contrasta-se com o das regiões Norte e Sul pelo caráter tropical da bacia de drenagem da faixa emersa adjacente (FRANÇA, 1979). Na região Sudeste há uma contribuição fluvial importante, representada pelo complexo estuarino-lagunar de Cananéia-Paranaguá. Na região Sul, as maiores contribuições são as águas continentais vindas do rio da Prata (35°S), havendo menor contribuição da Lagoa dos Patos (EMILSSON, 1961).

Quanto à cobertura sedimentar, na plataforma norte do Brasil, entre foz dos rios Oiapoque e Pará, há um domínio de depósitos terrígenos sobre os carbonáticos, que são compostos de lama na plataforma interna e areia na externa. Existe uma estreita língua de areia fluvial, isolada na fácies lamosa, que se estende a partir da foz do rio Amazonas. Os sedimentos carbonáticos restringem-se principalmente à plataforma externa. Desde o sudeste do rio Pará até o rio Parnaíba, as plataformas interna e média, que recebem pequena contribuição terrígena, e encontram-se cobertas por uma fácies arenosa extensa e homogênea, de origem não fluvial. Os sedimentos carbonáticos, com teores de carbonato de cálcio superiores a 95%, estendem-se ao longo de uma faixa contínua na plataforma externa. Nestes sedimentos predominam fácies de recifes algáceos, areias e/ou cascalhos de algas coralinas ramificadas, foraminíferos bentônicos e moluscos. Na plataforma entre o rio Parnaíba e Vitória, verifica-se predominância de fácies carbonáticas, com teores de carbonato de cálcio superiores a 75%. Este tipo de cobertura tem predominância total na região entre Macau e Maceió, como também nas áreas dos bancos de Royal Charlotte e de Abrolhos, no sul da Bahia. As fácies terrígenas aparecem com maior significância apenas ao largo do Ceará e na foz dos rios, em especial na dos rios São Francisco, Mucuri, São Mateus e Doce. A cobertura sedimentar mais ao sul se assemelha com aquela da região norte, apresentando dois domínios sedimentares bem definidos: um terrígeno, nas plataformas interna e média, e outra carbonática na plataforma externa. Entre Vitória e Cabo Frio predominam areias terrígenas, tanto na plataforma interna quanto na média. Ao largo de Cabo Frio ocorre lama na plataforma interna e areia, na média. Entre Cabo Frio e Arroio Chuí, há uma cobertura sedimentar terrígena homogênea e contínua. Na plataforma média, principalmente entre Santos e Arroio Chuí, há extensas fácies lamosas, com predominância de silte e argila, que se constituem em depósitos das lagunas costeiras. Há uma aproximação da faixa de lama até o talude, ao sul de Santos, enquanto esta avança até a plataforma interna ao norte de Florianópolis. Os sedimentos carbonáticos cobrem a faixa da plataforma externa, apresentando teores superiores a 95% entre Vitória e Cabo Frio, e entre 50-70% de Cabo Frio ao sul de Mostardas. Entre Rio Grande e Arroio Chuí ocorrem duas fácies arenosas intercaladas por uma lamosa, sendo a mais externa terrígena e a interna de supridor indeterminado (KOWSMANN & COSTA, 1979).

### 3.3 Hidrografia

Duas correntes quentes banham nossas costas: a Corrente do Brasil, de águas quentes acima de 23 °C, com aproximadamente 70 Km de largura e 500 metros de profundidade, que corre no sentido anti-horário do Nordeste ao Rio Grande do Sul. Sua margem mais

próxima da costa acompanha a linha dos 200 metros de profundidade da plataforma continental, ficando muito mais próxima durante o verão, graças a ventos que empurram suas camadas superficiais para mais perto da terra. A Corrente do Caribe corre rumo Norte, paralela à costa no sentido horário. Estas correntes são os dois ramos em que se divide a Corrente Sul-Equatorial, que vem da África ao longo do Equador, no sentido anti-horário, dividindo-se em duas no Atlântico Central, na altura aproximada de Recife.

A hidrografia da plataforma do Amazonas é dominada pela pluma superficial de águas salobras, formadas quando a água do rio Amazonas, que contribui com a descarga de 80 000 a 250 000 m<sup>3</sup>/s se mistura com a água oceânica de elevada salinidade; apresenta forte variabilidade sazonal na estrutura hidrográfica (GEYER *et al.*, 1991).

Uma terceira corrente, esta de águas frias, a das Malvinas, faz sentir seus efeitos ao longo da costa do Rio Grande do Sul a Cabo Frio, onde ocorre a ressurgência: suas águas gélidas encontram a plataforma em tal posição que emergem. Por isso a temperatura do mar, nessa região, é a mais baixa do Brasil. A ressurgência traz à tona nutrientes em grande quantidade, que vêm da extensa plataforma argentina, fazendo com que águas de Cabo Frio sejam das mais piscosas do país. A corrente das Malvinas percorre o rumo Sul-Norte, além de 500 metros de profundidade.

As massas de água presentes entre as latitudes de 19° e 25° S apresentam as características clássicas. Na camada superior (0-150m), encontra-se a água de origem tropical, Água Tropical (AT), a mais quente ( $t > 20^{\circ}\text{C}$ ) e a mais salina ( $S > 36,4$ ) de todas. Entre a base desta camada e profundidades de 500-600 m, o espaço é ocupado pelo termóclimo e halóclimo permanentes e identifica-se a Água Central do Atlântico Sul (ACAS), massa de águas frias e salinas de origem subtropical. Abaixo desta, encontra-se a Água Antártica Intermediária (AAI). Na plataforma da região sudeste, ao sul de Cabo Frio, estão presentes três massas de água: Água Costeira (AC), de salinidade baixa ( $< 34$ ) e elevada temperatura ( $> 24$ ), ACAS, com salinidade e temperaturas baixas (salinidade=35 e temperatura= $20^{\circ}\text{C}$ , respectivamente) e Água Tropical (AT), com elevada salinidade e temperatura.

A água de plataforma do sul do Brasil é influenciada pelas águas continentais vindas do rio da Prata e, em menor proporção, da Lagoa dos Patos, as quais determinam a baixa salinidade das águas costeiras, pela dinâmica sazonal das Correntes das Malvinas e do Brasil, e pelo processo de Convergência Subtropical (entre 30-40°S), que origina a ACAS. Ocorrem, então, massas de água de baixas temperatura ( $10^{\circ}\text{C}$ ) e salinidade (28) no inverno, e de temperatura e salinidade maiores ( $24^{\circ}\text{C}$  e 36, respectivamente) no verão (EMILSSON, 1961; VAZZOLER, 1975). A ACAS chega mais próxima da costa no verão, comprimindo as águas costeiras e trazendo nutrientes que influenciam nas cadeias de produtividade e, conseqüentemente, no ciclo de vida de vários peixes.

## **4. MATERIAL E MÉTODOS**

### **4.1 Coleta de dados**

Foram examinados 210 exemplares pertencentes às coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional (MNRJ), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e à coleção de ictiológica do Laboratório de Ciências do Mar da Universidade Federal do Ceará (LABOMAR). Também foram cedidos por empréstimo material da Coleção Ictiológica do Departamento de Zoologia da UFPB e, por doação,

exemplares coletados ao longo das costa do estado de Pernambuco pelo Professor Dr. Mário Barletta.

As medidas e contagens foram feitas sobre o lado esquerdo dos exemplares. As medidas são expressas com precisão de 0,01 milímetro. Todas as contagens foram realizadas sob microscópio estereoscópico, com auxílio de estilete fino.

#### 4.1.1 Medidas (Figura 5)

- \* CT (Comprimento total) – distancia entre a ponta do focinho e a extremidade dos raios da nadadeira caudal.
- \* CP (Comprimento padrão) - distância entre a ponta do focinho e a base dos raios da nadadeira caudal, ponto este evidenciado por uma dobra de pele ao curva-se a nadadeira.
- \* AL (Altura do corpo) - medida na origem da nadadeira dorsal, onde o corpo apresenta maior altura.
- \* CC (Comprimento da cabeça) - da ponta do focinho à extremidade distal, membranosa, do opérculo.
- \* CM (Comprimento do maxilar) - comprimento do osso maxilar, medido do ponto de encontro dos ossos premaxilar-maxilar até a extremidade distal do maxilar.
- \* CB (Comprimento da boca) - medida pelo tamanho da mandíbula.
- \* DO (Diâmetro orbital) - distância horizontal entre as margens ósseas anterior e posterior da órbita.
- \* FO (Comprimento do focinho) - da ponta do focinho à margem óssea anterior da órbita.
- \* FA (Comprimento da face) - medida do ponto médio da parte posterior da órbita até o ponto de encontro entre a margem anterior do preopérculo e a parte posterior do maxilar.
- \* CR (Comprimento do rastro) – medida do longo, situado no ângulo formado pela junção dos ramos superior e inferior do primeiro arco branquial.
- \* NP2 (Comprimento da nadadeira peitoral) - da base da nadadeira até a extremidade do raio mais longo.
- \* NPV (Comprimento da nadadeira ventral) - da base da nadadeira até a extremidade do raio mais longo.
- \* NA2 (Comprimento da nadadeira anal) - da base da nadadeira até a extremidade do raio mais longo.
- \* ND2 (Comprimento da nadadeira dorsal) - da base da nadadeira até a extremidade do raio mais longo.
- \* NP (Comprimento da base da nadadeira peitoral) - distância entre as bases do primeiro e o último raio da nadadeira peitoral, medida na base destes raios.
- \* ND (Comprimento da base da nadadeira dorsal) - distância entre o primeiro e o último raio da nadadeira dorsal, medida na base destes raios.
- \* NA (Comprimento da base da nadadeira anal) - distância entre o primeiro e o último raio da nadadeira anal, medida na base destes raios.
- \* PD (Distância pré-dorsal) - da ponta do focinho até o ponto de intersecção entre a vertical traçada pela origem da dorsal e o eixo do corpo.
- \* PR (Distância pré-anal) - da ponta do focinho até o ponto de intersecção entre a vertical traçada pela origem da anal e o eixo do corpo.
- \* PV (Distância pré-ventral) - da ponta do focinho até o ponto de intersecção entre a vertical traçada pela origem da ventral e o eixo do corpo.
- \* PC (Altura do pedúnculo caudal) - a menor altura.

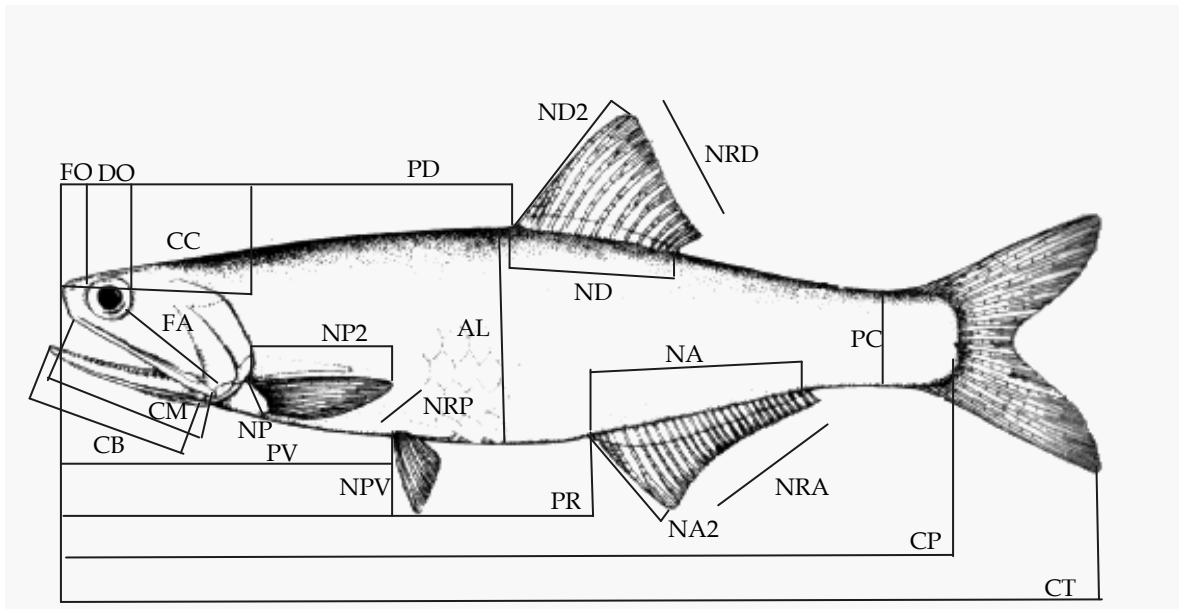


Figura 5 - Caracteres merísticos e morfométricos de *Lycengraulis grossidens*.

#### 4.1.2 Contagens (Figura 5)

- \* NRP (Número de raios da nadadeira peitoral) - inclui os raios divididos e os não divididos.
- \* NRD (Número de raios da nadadeira dorsal) - inclui os raios divididos e os não divididos, inclusive o mais anterior que é muito reduzido e necessita ser separado para melhor observação.
- \* NRA (Número de raios da nadadeira anal) - inclui os raios divididos e os não divididos, inclusive o mais anterior que é muito reduzido e necessita ser separado para melhor observação.
- \* NRIA (Número de rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial) - refere-se aos rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial, inclusive os rudimentos. O rastro situado no ângulo é incluído como pertencente ao ramo inferior.
- \* NRSA (Número de rastros do ramo superior do primeiro arco branquial) - refere-se aos rastros do ramo superior do primeiro arco branquial, inclusive os rudimentos.

#### 4.2 Análise dos dados

Somente as regressões que apresentaram um padrão evidente de variação geográfica foram representadas graficamente (\*). O estudo das proporções corporais foi baseado na análise das seguintes regressões:

1. Sobre o comprimento padrão  
Altura do corpo\*  
Comprimento da cabeça\*  
Altura do pedúnculo caudal\*  
Comprimento da base da nadadeira anal\*  
Comprimento da pré-anal\*  
Comprimento da pré-dorsal\*  
Comprimento da base da nadadeira peitoral  
Comprimento da nadadeira peitoral  
Comprimento da nadadeira pélvica  
2. Sobre o comprimento da cabeça  
Comprimento da face\*  
Comprimento da maxila\*  
Comprimento da boca\*  
Comprimento dos rastros branquiais\*  
Diâmetro do olho  
Focinho

De início, as amostras foram comparadas passo a passo em ordem norte-sul. Em seguida, não tendo sido detectada diferença morfológica evidente entre elas, foram agrupadas conforme o estado de origem. A única exceção ocorreu com as amostras do estado do Rio de Janeiro, parte das quais foi agrupada com as amostras imediatamente ao norte e parte agrupada às amostras contíguas do sul.

Em um só gráfico de relação foram indicados os pontos extremos e traçadas as retas de regressão das amostras de cada estado. Além da inspeção visual destes gráficos, aplicou-se o Método dos Mínimos Quadrados (MMQ) para comparar os padrões de variação; de todas as retas que se ajustam a um conjunto de pontos, a que tem a propriedade de apresentar o mínimo valor de  $(D_1^2 + D_2^2 + \dots + D_N^2)$  é denominada a melhor reta de ajustamento, onde D é a distância ao longo de cada eixo do ponto observado ao ponto médio da primeira até a n-ésima observação. Diz-se que uma reta que apresenta essa propriedade, ajusta-se aos dados no sentido dos mínimos quadrados (SPIEGEL, 1977).

Posteriormente foi utilizado o método dos resíduos para as variáveis analisadas na regressão. Este procedimento é bastante útil no sentido de controlar a variação de formas devido à influência do tamanho dentro dos grupos estabelecidos, corrigindo os possíveis erros associados à inclusão de indivíduos de diferentes classes de idade em um mesmo grupo (REIS *et al.*, 1990). Foi calculada a matriz de variância-covariância centrada pela média dos grupos com os dados logaritmizados; em seguida calcularam-se os escores fatoriais no primeiro componente principal (CP-1) da matriz anterior; cada variável foi regredida (y: valores originais das variáveis) em função de CP-1 (x: escores fatoriais; tamanho); por último foram calculados os resíduos das observações para cada regressão das variáveis em função de CP-1. O resíduo de uma observação de acordo com o modelo é a diferença entre a medida da observação e a previsão do modelo. Como os modelos apresentados expressam a dependência de cada variável em função do tamanho, a parte não prevista pelo modelo deve constituir resíduos de forma (PERES-NETO, 1995).

Previamente às análises multivariadas foi utilizada a transformação de AITCHINSON (1986) para ajustar a variação do tamanho, que é determinada através da seguinte equação:  $y_{ij} = \log x_{ij} - 1/p \sum \log x_{ij}$ , onde p é o número de caracteres sendo considerado e  $x_{ij}$

representa o valor do j-ésimo caráter no i-ésimo indivíduo. Este método tem vantagens sobre os mais comuns métodos aplicados baseado nos resíduos da regressão tamanho-caráter (REIST 1986; FLEMING *et al.*, 1994). Primeiro, não apresenta problemas em casos nos quais as regressões são heterogêneas dentro dos grupos, dado que cada indivíduo é escalonado independentemente. Segundo, pode ser aplicado como uma medida “geral” de tamanho baseada na composição de todas as variáveis consideradas (PERES-NETO & MAGNAN, 2004).

Foi utilizada análise de variância unifatorial, acompanhada do teste de diferenças de médias, Student-Newman-Keuls (SNK), para testar a plasticidade fenotípica de *Lycengraulis grossidens* entre as amostras, sendo os dados transformados pelo método dos resíduos. Para evidenciar padrões entre as amostras foram utilizadas as análises discriminantes (ADIS) e análises dos componentes principais (ACP).

A análise discriminante diferencia-se da ACP basicamente pela hipótese da existência de grupos (e.g., populações, espécies, comunidades) que são estabelecidos “*a priori*” (KLECKA, 1980; VALENTIN, 1995). A partir da definição de grupos, a ADIS procura gerar novos eixos (ou funções) que maximizem a variância existente entre os grupos e minimizem a variância dentro dos grupos. A Análise de Componentes Principais - ACP procura maximizar a variância entre as observações independente do grupo ao qual pertencem. Além do mais, a ADIS apresenta uma teoria estatística incluída que permite realizar inferências acerca da semelhança existente entre os grupos previamente estabelecidos, e acessar a probabilidade de um determinado indivíduo (observação) pertencer a um determinado grupo (PERES-NETO, 1995); este método conhecido como Técnica de Jackknifing (também chamado leave-one-out) é aplicada para estimar se a classificação foi correta (OLDEN *et al.*, 2002).

Adicionalmente, foi utilizada uma base de dados ambientais do Banco Nacional de Dados Oceanográficos – BNDO da Diretoria de Hidrografia e Navegação do Ministério da Marinha. Estes dados consistiram de medidas das seguintes variáveis ambientais, ao longo da costa brasileira (QMD = 5, 303, 304, 339, 376 e 412) entre os anos de 1964 a 1992: temperatura, salinidade, oxigênio dissolvido, pH, sílica, fósforo, nitrito e nitrato, tomados em profundidades inferiores a trinta metros. Foram feitos as médias e erros padrões para cada localidade, definida de acordo com a sub-quadricula do mapa do BNDO que mais se aproximava dos locais onde os peixes foram registrados. Esta informação foi utilizada para caracterização ambiental da área estudada, visando detectar padrões que pudessem ser associados com as eventuais populações detectadas.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Caracteres morfométricos

#### Padrões univariados

As quinze relações dos dados morfométricos analisados por meio da Análise de Covariância apresentaram diferenças significativas na constante de regressão (a). Quanto ao coeficiente de regressão (b), apenas seis relações foram significativamente diferentes (Tabela 1).

A Análise de Variância das variáveis morfométricas utilizada para comparação das médias dos caracteres transformadas pelo método dos resíduos, apresentou diferenças significativas na maioria dos caracteres analisados, com exceção do comprimento da nadadeira peitoral (Tabela 1), que foi homogêneo entre os locais (Estados) analisados.

Tabela 1 - Resultados da Análise de Covariância (Fr, Fa e Fb) para as relações morfométricas e da análise de variância (F) do primeiro caráter da relação, transformado pelo Método dos Resíduos.

Caracteres	Fr	Fa	Fb	F
Cm x Cc	6697**	16,03**	2,63**	9,408**
Do x Cc	890,2**	7,8**	1,269	5,546**
Fo x Cc	817,7**	6,5**	1,264	6,496**
Fa x Cc	4439**	16,6**	3,106**	10,88**
Cr x Cc	6,94*	23,28**	1,022	22,18**
Cb x Cc	131E2**	22,45**	1,747	-----
Al x Cp	1534**	13,47**	2,161*	5,386**
Np x Cp	926,1**	6,6**	1,288	2,676**
Np2 x Cp	889,5**	2,95**	1,311	0,896
Cc x Cp	8788**	18,04**	2,582**	2,952**
Npv x Cp	1038**	2,83**	2,226*	4,988**
Na x Cp	1798**	9,03**	0,990	10,77**
Pr x Cp	6399**	2,23**	1,331	8,321**
Pd x Cp	171E2**	2,47**	0,832	8,823**
Pc x Cp	2024**	17,9**	2,611**	6,143**

Fr = F regressão; Fa = F constante de regressão; Fb = F coeficiente de regressão; F = F análise de variância

### 1) Altura do Corpo sobre Comprimento Padrão (Al/Cp)

Analisando as Figuras 6, 7 e a Tabela 2 pode-se concluir que os pontos e retas representativas das amostras do Rio Grande do Sul e Santa Catarina estão em posições inferiores e bem distintas dos demais, indicando que os peixes nestas regiões possuem em média, menor altura do corpo; os pontos e retas representativas das amostras de Sergipe, Espírito Santo e Rio Grande do Norte encontram-se em posições superiores, indicando que os peixes dessas áreas possuem relativamente maior altura do corpo. Um padrão diferenciado das demais regressões foi encontrado para o norte do Rio de Janeiro (RJ-N), que apresentou menores inclinações (b).

Aplicando-se os Métodos dos Mínimos Quadrados (Figura 8) e dos Resíduos (Figura 9), constatou-se a presença de três grupos: PA-ES, RJ-SP e SC-RS, com este último grupo apresentando menores médias, embora em vários casos tenha se registrado grande variabilidade dentro dos grupos. O resultado do teste SNK para comparação das médias da Altura do Corpo, transformada pelo método dos resíduos, concorda com o obtido pelas regressões, com a menor média ocorrendo no Rio Grande do Sul e a maior no Espírito Santo (Tabela 3).

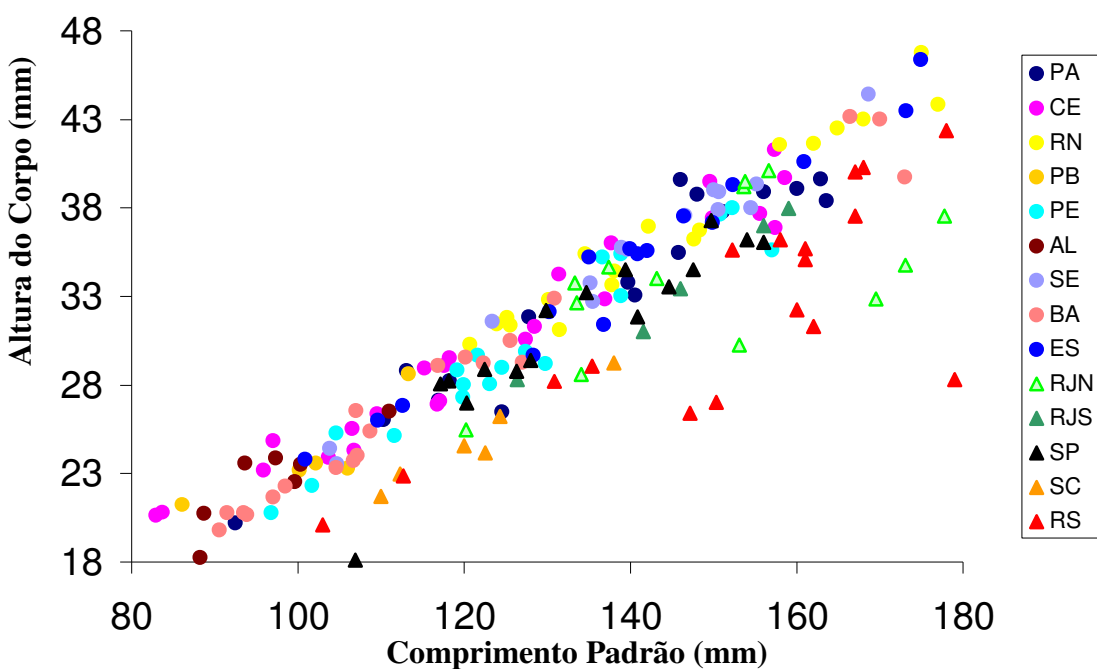


Figura 6 – Diagrama de dispersão da Altura do Corpo sobre o Comprimento Padrão.



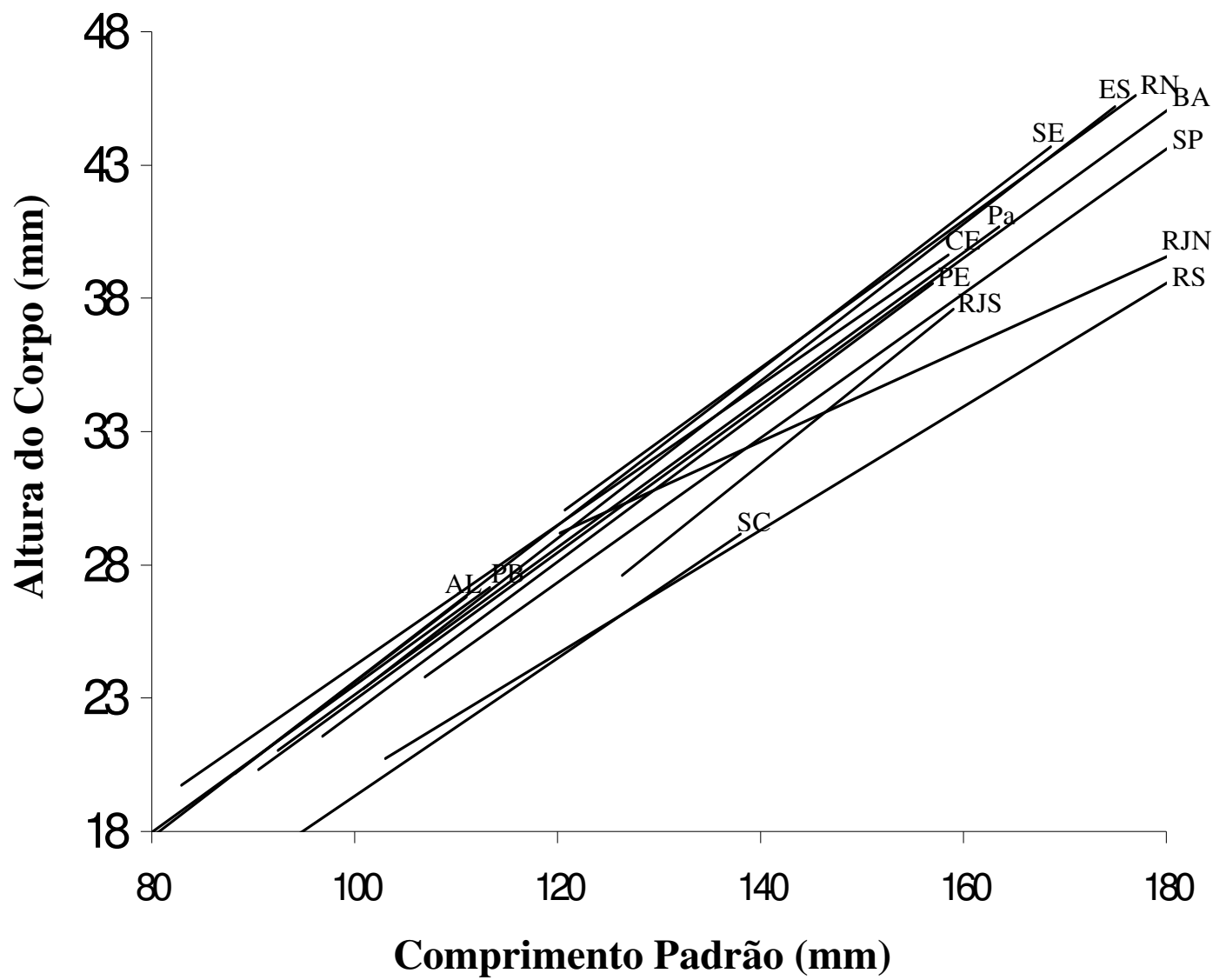


Figura 7 – Retas de regressão da Altura do Corpo sobre o Comprimento Padrão.

Tabela 2- Dados das regressões da Altura do Corpo sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Altura do Corpo (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	17	20,19-39,62	0,2765	-4,5361	0,9203
CE	24	20,62-41,29	0,2632	-2,1023	0,9558
RN	18	30,30-46,79	0,2766	-3,3392	0,9584
PB	6	13,60-28,63	0,2763	-4,1461	0,9277
PE	18	20,76-38,00	0,2826	-5,7945	0,9292
AL	7	18,27-26,50	0,2904	-5,4365	0,7696
SE	16	17,97-44,44	0,2924	-5,6121	0,9842
BA	22	19,80-47,14	0,2766	-4,7432	0,9815
ES	16	23,81-46,38	0,2947	-6,3607	0,9683
RJN	14	25,45-49,42	0,1733	8,3682	0,6453
RJS	5	28,30-37,97	0,306	-11,056	0,9657
SP	17	18,10-42,30	0,2707	-5,1371	0,8694
SC	7	15,75-29,25	0,2591	-6,5808	0,9845
RS	18	20,10-42,39	0,2317	-3,1477	0,6344

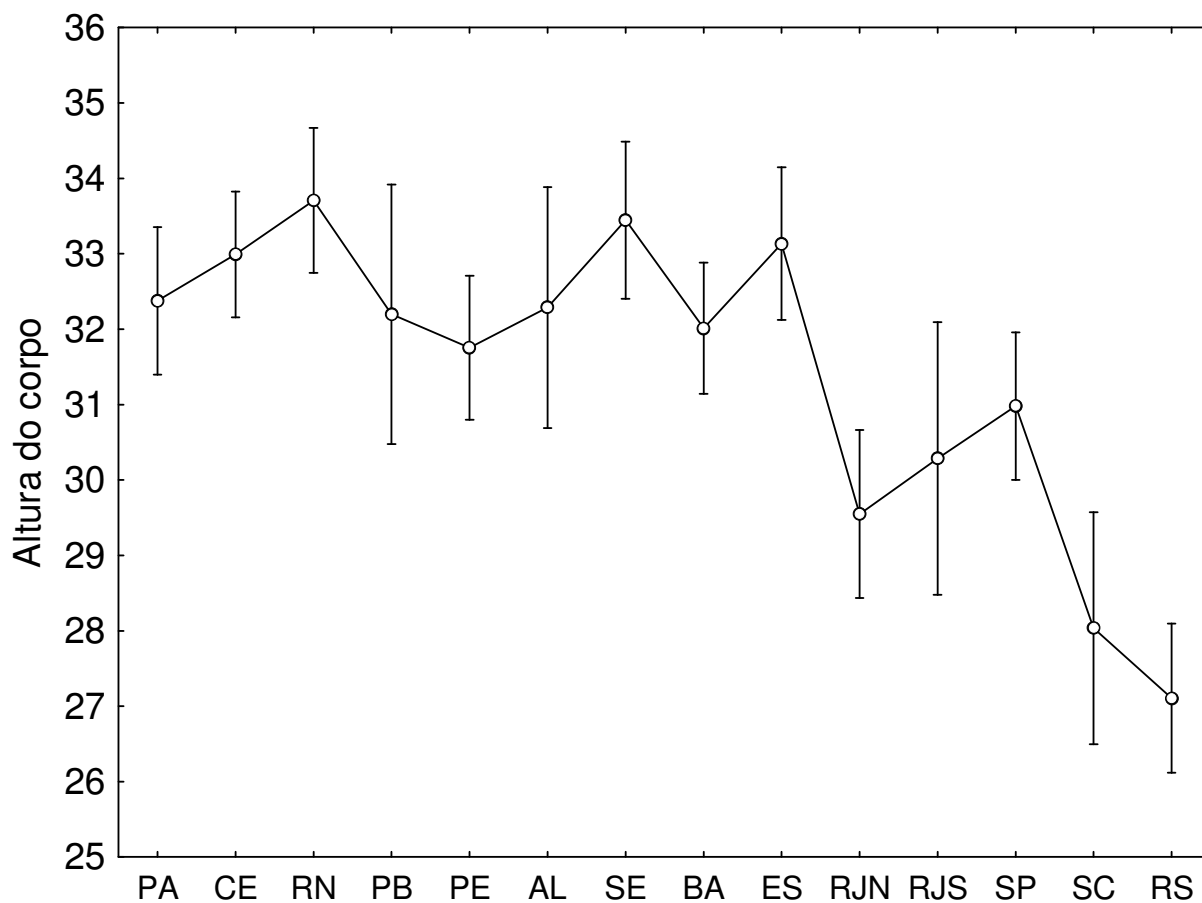


Figura 8 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Corpo para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

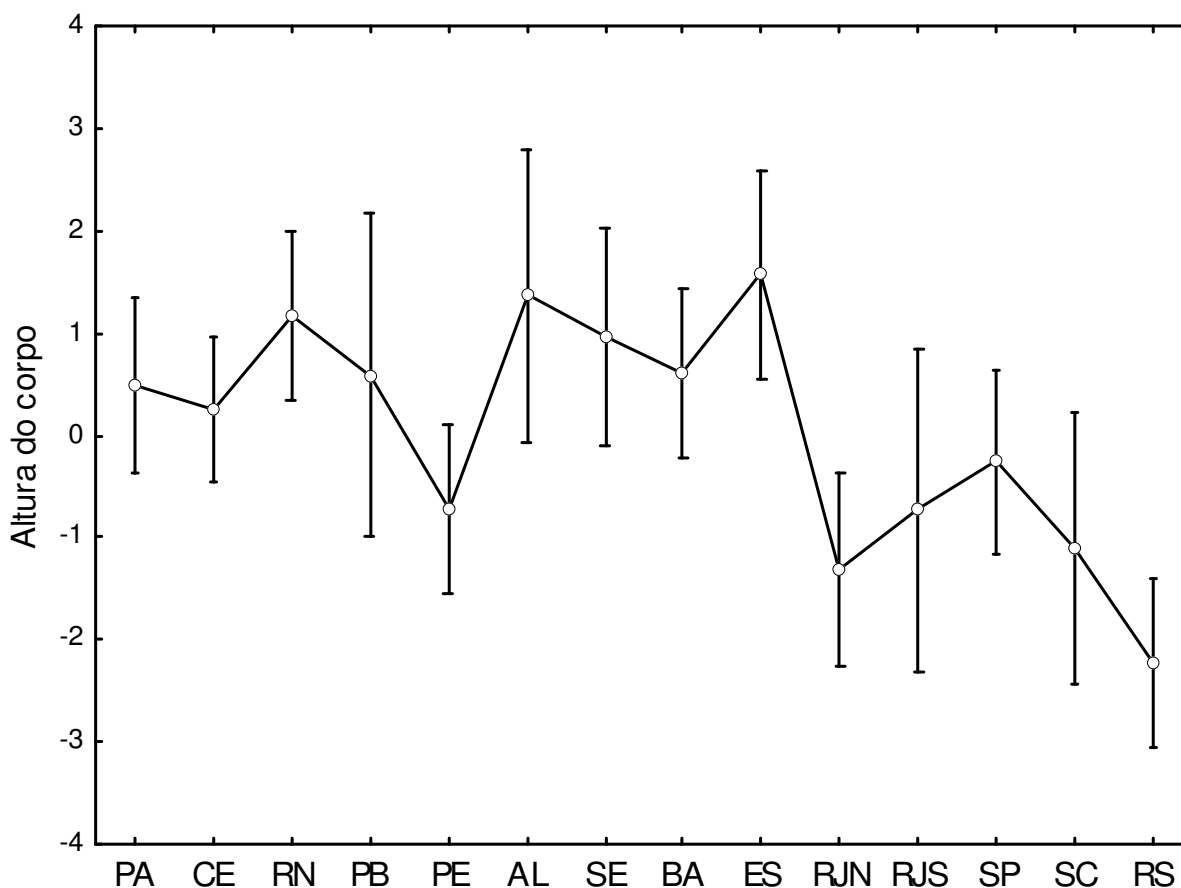


Figura 9 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Corpo com os dados transformados pelo método dos resíduos.

Tabela 3 - Teste SNK aplicado à variação da Altura do Corpo entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
RS	****			
RJN	****	****		
SC	****	****	****	
RJS	****	****	****	****
PE	****	****	****	****
SP	****	****	****	****
CE		****	****	****
PA		****	****	****
PB		****	****	****
BA		****	****	****
SE		****	****	****
RN		****	****	****
AL			****	****
ES				****

## 2) Comprimento da Cabeça sobre Comprimento Padrão (Cc/Cp)

Os pontos e retas representativas das amostras do Rio de Janeiro (sul) para o sul apresentam posições inferiores e bem distintas das demais (Figuras 10, 11 e Tabela 4), indicando que os peixes nestas regiões possuem em média, menor comprimento da cabeça. As demais amostras encontram-se em posições comparativamente superiores.

Aplicando-se o Método dos Mínimos Quadrados (Figura 12), foi confirmada a tendência de as amostras do Rio de Janeiro (sul) e ao sul desta área apresentarem menor comprimento da cabeça. O Método dos Resíduos (Figura 13), por outro lado, apresentou evidências de menores médias somente no Rio de Janeiro (sul) e São Paulo. O resultado do teste SNK para comparar as médias do Comprimento da Cabeça, sem o efeito do tamanho (resíduos), evidencia Rio de Janeiro e São Paulo com menores valores (Tabela 5).

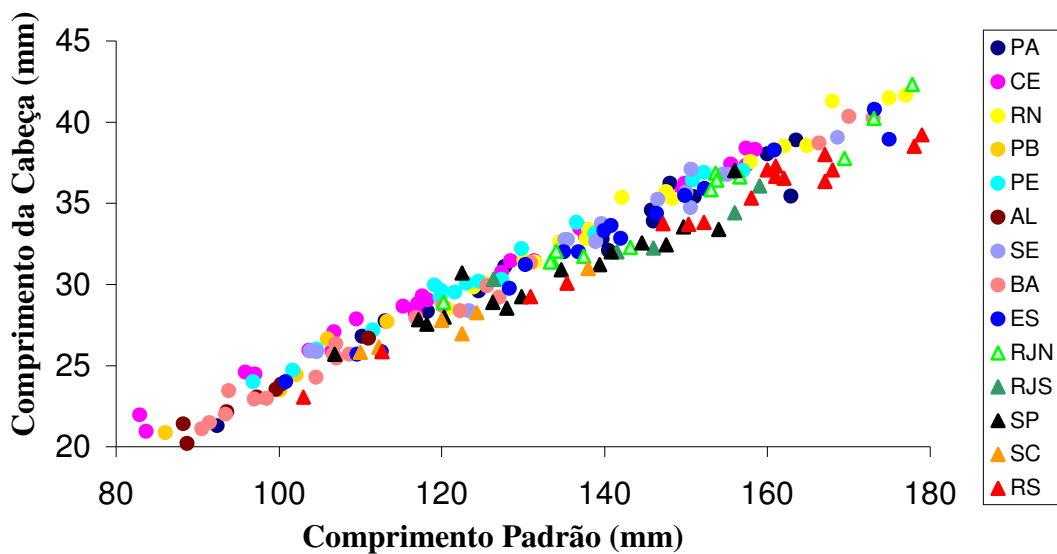
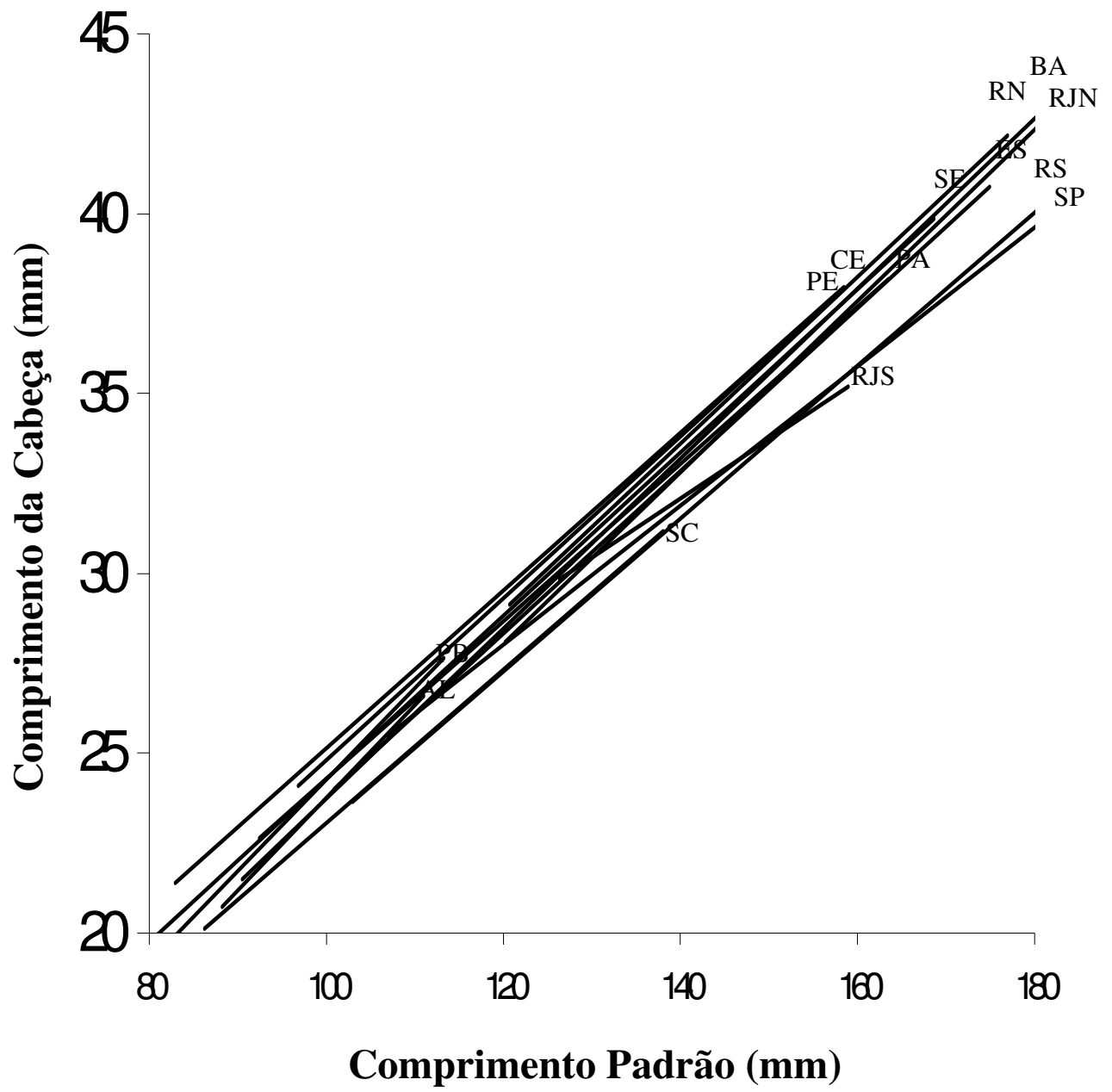


Figura 10 – Diagrama de dispersão do Comprimento da Cabeça sobre o Comprimento Padrão.



Figuras 11 – Retas de regressão do Comprimento da Cabeça sobre o Comprimento Padrão.

Tabela 4 - Dados das regressões do Comprimento da Cabeça sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Cabeça (em mm).

Localidades	n	Ax	B	a	r <sup>2</sup>
PA	17	21,28-38,90	0,2189	2,3904	0,9584
CE	24	20,95-38,40	0,2193	3,2043	0,9932
RN	18	28,50-41,66	0,2315	1,1867	0,984
PB	6	15,70-27,70	0,2536	-1,0944	0,9842
PE	18	24,00-37,00	0,2249	2,3367	0,9858
AL	7	20,20-26,68	0,2576	-1,9865	0,9636
SE	16	18,54-39,04	0,2268	1,6223	0,9827
BA	22	21,09-44,80	0,2362	0,1144	0,9944
ES	16	24,03-40,79	0,2261	1,1863	0,9814
RJN	14	28,91-54,80	0,2385	-0,5902	0,9833
RJS	5	30,33-36,06	0,1642	9,0766	0,9085
SP	17	25,70-40,55	0,1933	4,8212	0,9374
SC	7	19,67-31,00	0,2134	1,7195	0,974
RS	18	23,06-39,88	0,2128	1,731	0,9768

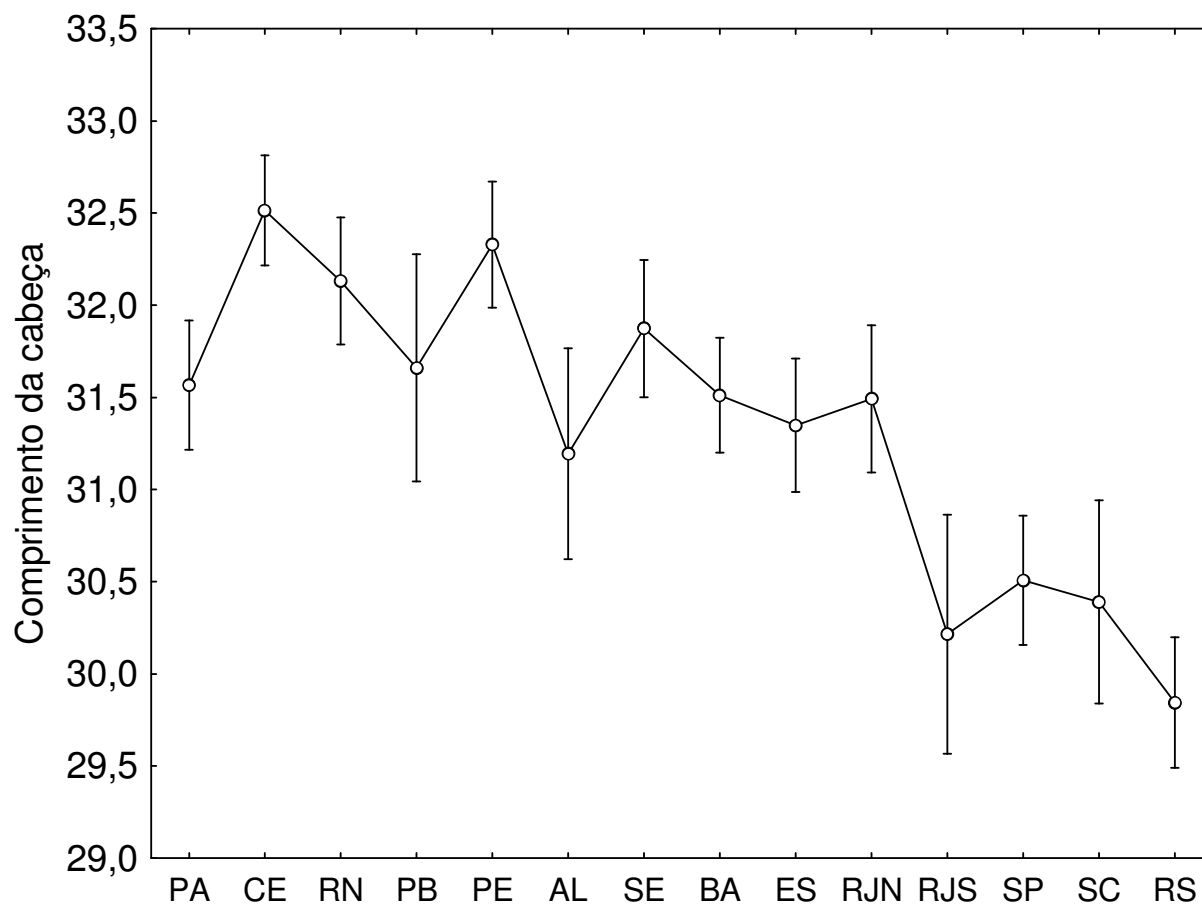


Figura 12 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Cabeça para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

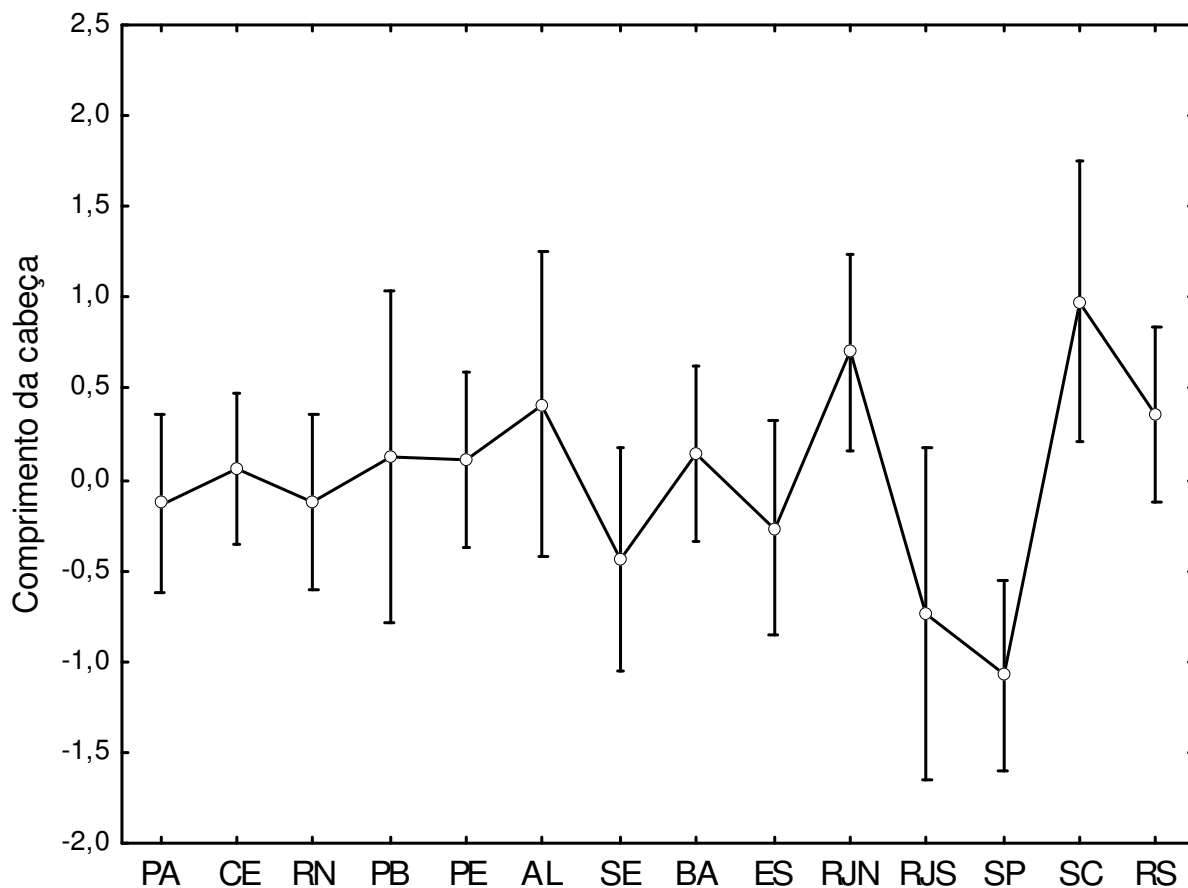


Figura 13 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Cabeça com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 5- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Cabeça entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
SP	****		
RJS	****	****	
SE	****	****	****
ES	****	****	****
PA	****	****	****
RN	****	****	****
CE	****	****	****
PE	****	****	****
PB	****	****	****
BA	****	****	****
RS	****	****	****
AL		****	****
RJN		****	****
SC			****

### 3) Comprimento da Face sobre Comprimento da Cabeça (Fa/Cc)

Os pontos e as retas representativas das amostras do Rio de Janeiro para o sul apresentam posições inferiores, indicando que os peixes destas últimas localidades apresentaram menor face. Os peixes do Pará, por outro lado, apresentaram tendência de maior face embora com grande sobreposição com as localidades do Nordeste (Figura 14, 15 e Tabela 6).

O Método dos Mínimos Quadrados evidenciou a presença de três grupos: PA-ES, RJ-SP, e SC-RS, com este último grupo apresentando menores médias (Figura 16). O Método dos Resíduos confirmou a tendência de as amostras do Rio de Janeiro e ao Sul desta área apresentarem menor comprimento da face (Figura 17). O teste SNK confirmou a separação dos grupos, apresentando São Paulo com menor média e o Pará com maior (Tabela 7).

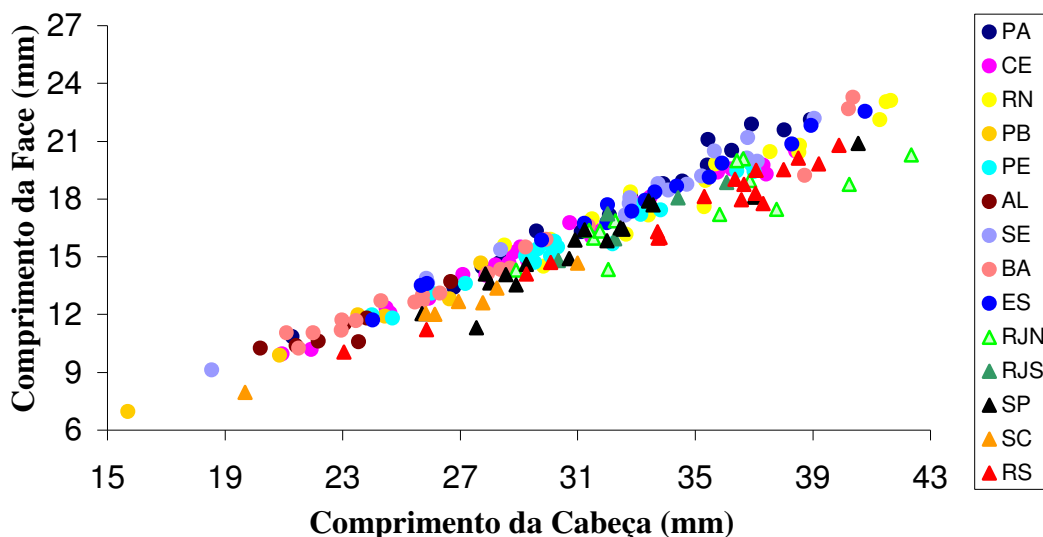


Figura 14 – Diagrama de dispersão do Comprimento da Face sobre o Comprimento da Cabeça.



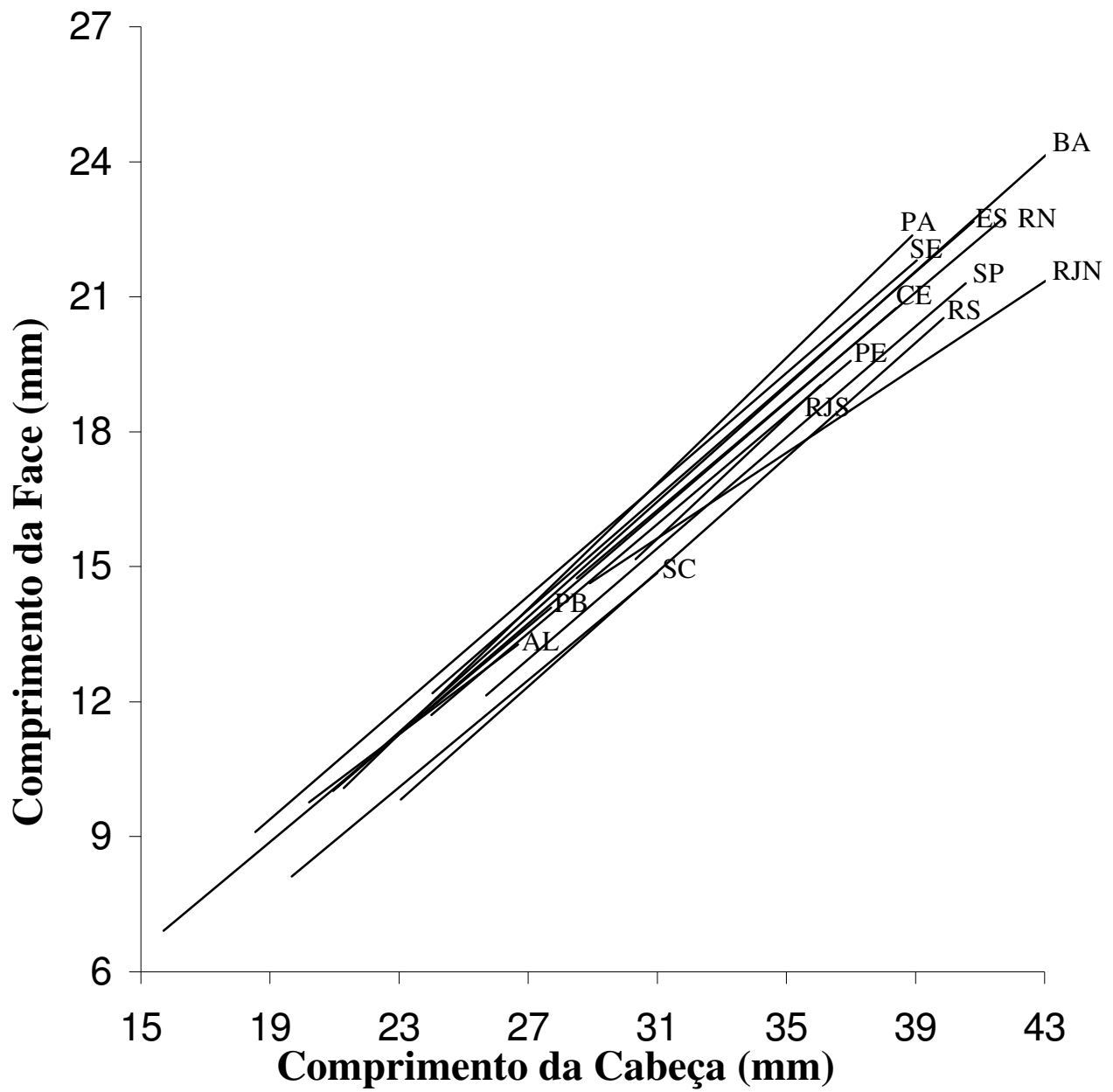


Figura 15 – Retas de regressão do Comprimento da Face sobre o Comprimento da Cabeça.

Tabela 6 - Dados das regressões do Comprimento da Face sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento da Face (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	17	10,84-22,10	0,6972	-4,7568	0,9757
CE	24	9,97-20,76	0,6146	-2,8577	0,9869
RN	18	14,51-23,12	0,605	-2,4994	0,9393
PB	6	6,95-14,67	0,599	-2,4965	0,9717
PE	18	11,8-19,78	0,6053	-2,8172	0,9771
AL	7	10,26-25,70	0,5418	-1,1859	0,8345
SE	16	9,12-22,18	0,6197	-2,3758	0,9834
BA	22	10,26-13,72	0,6402	-3,3965	0,9823
ES	16	11,71-22,56	0,6252	-2,8283	0,9907
RJN	14	14,32-27,35	0,4757	0,8784	0,8903
RJS	5	14,82-18,85	0,6749	-5,2976	0,8739
SP	17	11,30-20,90	0,6175	-3,7358	0,9049
SC	7	7,95-14,67	0,5952	-3,5936	0,9874
RS	18	10,07-20,80	0,6359	-4,8338	0,9674

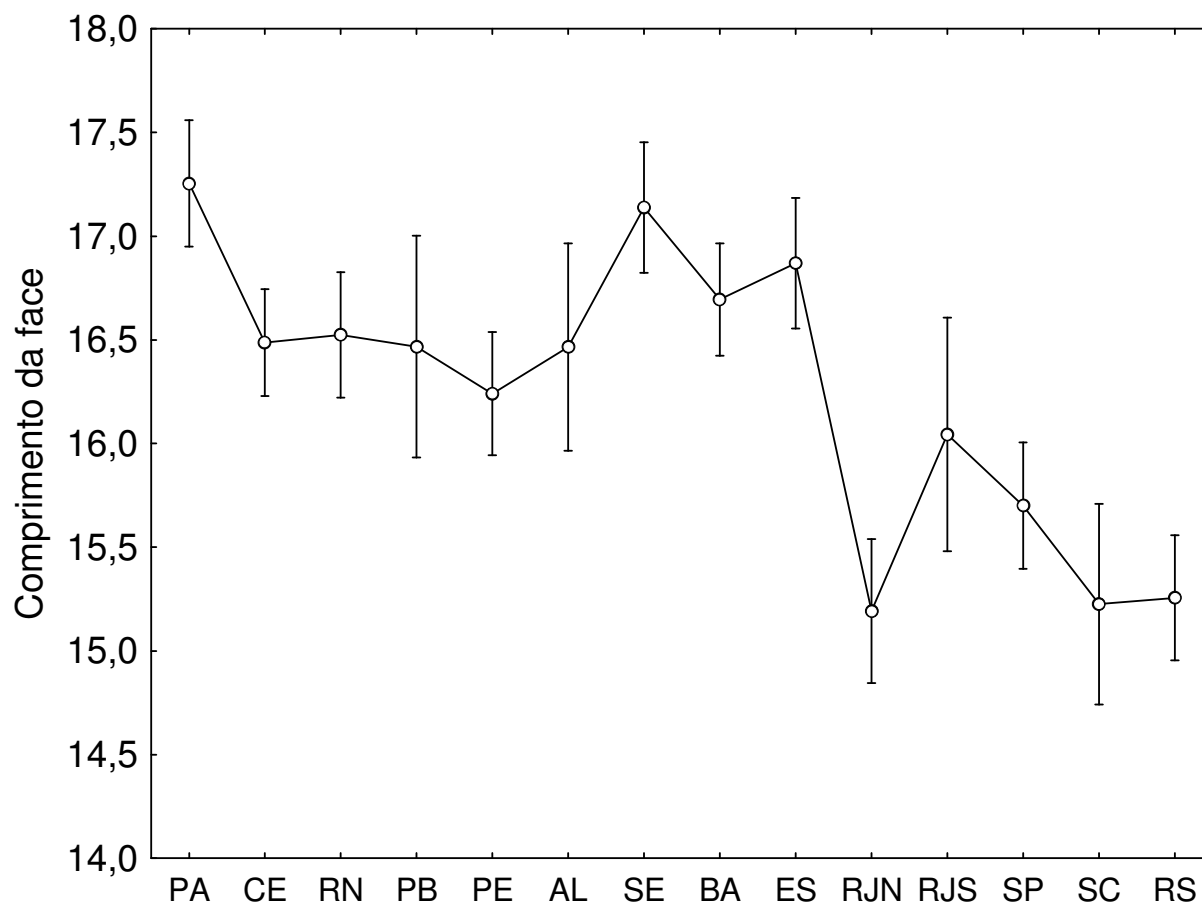


Figura 16- Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Face para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

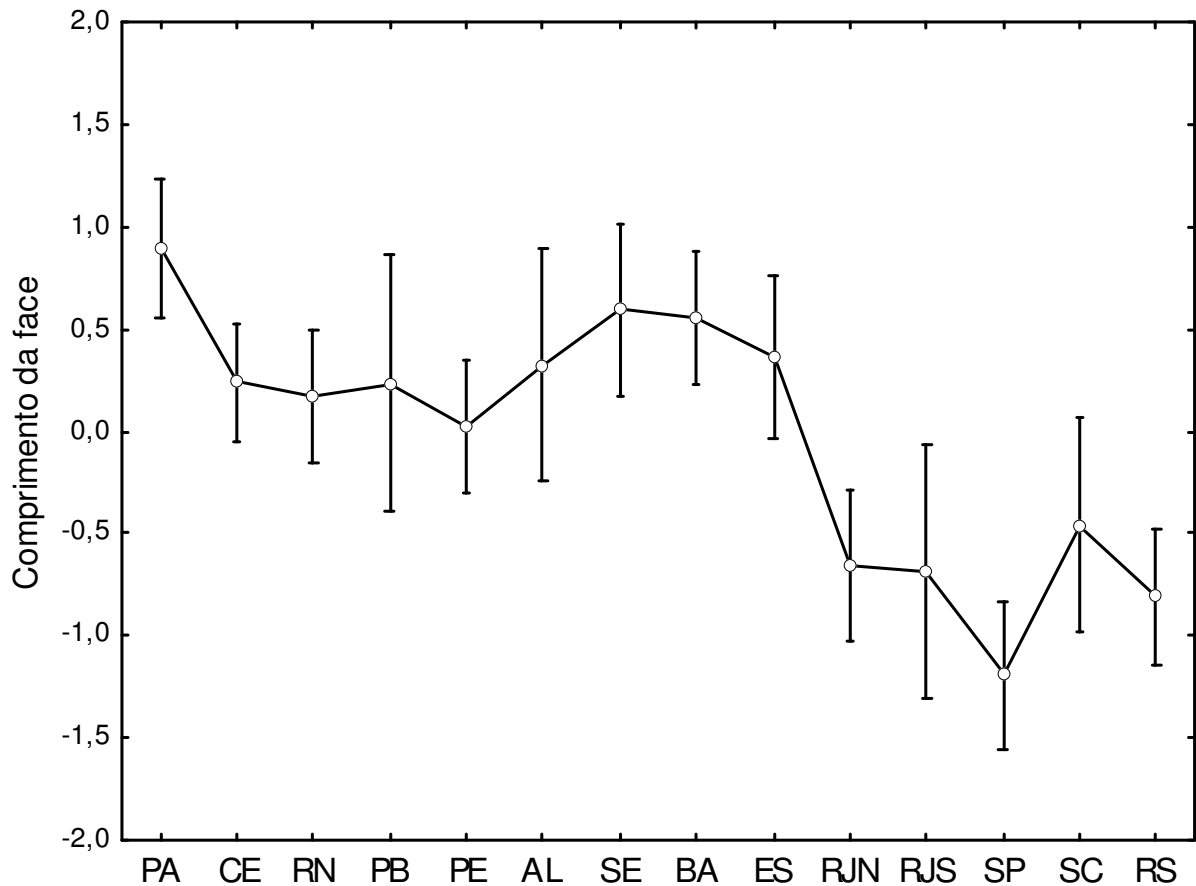


Figura 17 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Face com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 7- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Face entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
SP	****			
RS	****	****		
RJS	****	****		
RJN	****	****		
SC	****	****	****	
PE		****	****	****
RN			****	****
PB			****	****
CE			****	****
AL			****	****
ES			****	****
BA				****
SE				****
PA				****

#### 4) Comprimento da Maxila sobre o Comprimento da Cabeça (Cm/Cc)

As posições mais inferiores dos pontos e retas foram encontradas para Santa Catarina e Rio Grande do Sul e as mais superiores para Pará, Bahia e Espírito Santo (Figuras 18, 19 e Tabela 8). O Rio de Janeiro (norte) apresentou o menor coeficiente de regressão (b), indicando variações mais acentuadas do Comprimento da Maxila ao longo do tamanho.

Aplicando-se os Métodos dos Mínimos Quadrados (Figura 20) evidenciou-se novamente a presença de três grupos: PA-ES, RJ-SP e SC-RS, com este último grupo apresentando menores médias. O Método dos Resíduos (Figura 21) evidenciou um padrão de separação de menor maxila para os peixes do Rio de Janeiro e localidades mais ao sul. O resultado do teste SNK (Tabela 9) apresentou São Paulo e Rio Grande do Sul com menores médias, e Pará, Bahia e Paraíba, com as maiores média da maxila.

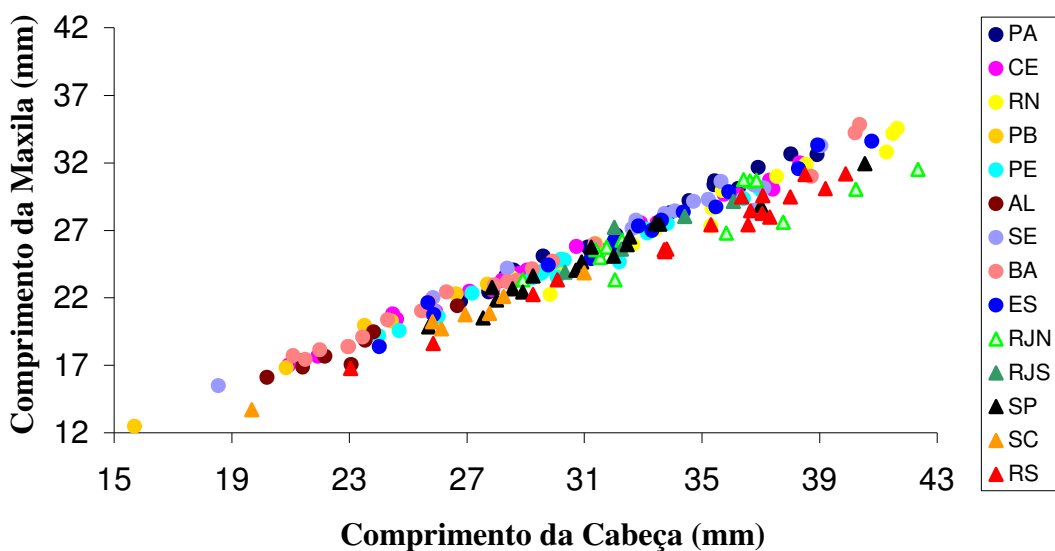
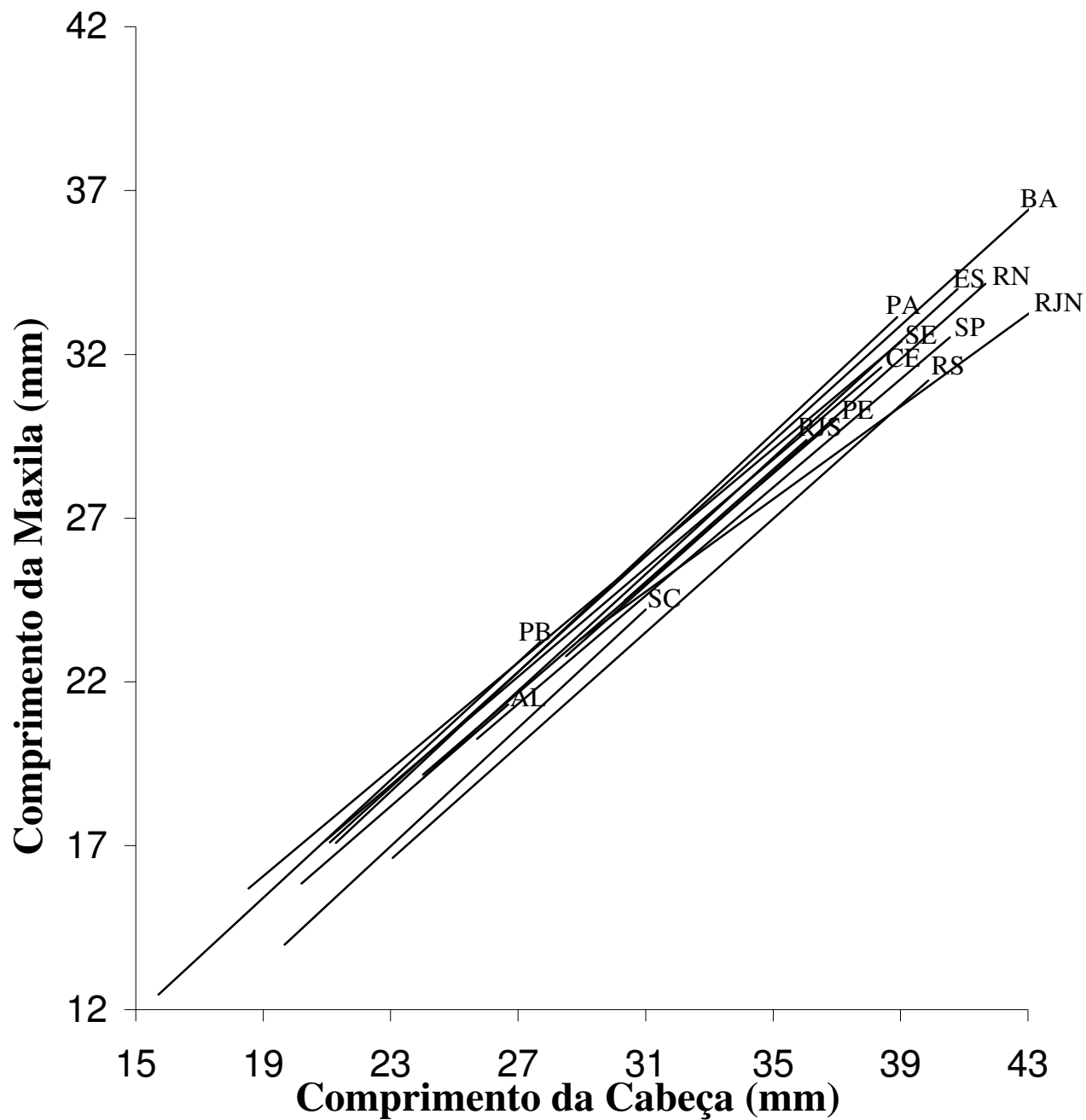


Figura 18 – Diagrama de dispersão do Comprimento da Maxila sobre o Comprimento da Cabeça.



Figuras 19 – Retas de regressão do Comprimento da Maxila sobre o Comprimento da Cabeça.

Tabela 8- Dados das regressões do Comprimento da Maxila sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento da Maxila (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	17	17,35-32,65	0,9101	-2,2807	0,9912
CE	24	17,03-32,00	0,8278	-0,1888	0,9929
RN	18	22,27-34,55	0,8634	-1,8265	0,9629
PB	6	12,45-23,03	0,8964	-1,61	0,9957
PE	18	19,20-30,20	0,8344	-0,8523	0,9807
AL	7	16,12-21,41	0,8411	-1,1335	0,9066
SE	16	15,48-33,27	0,8148	0,5895	0,9733
BA	22	17,43-38,58	0,8802	-1,4519	0,9936
ES	16	18,38-33,60	0,8895	-2,2912	0,9857
RJN	14	23,32-42,10	0,706	2,8742	0,9123
RJ	5	23,90-29,15	0,8556	-1,476	0,8639
SP	17	19,86-31,94	0,8266	-0,9929	0,9582
SC	7	13,70-23,84	0,9024	-3,7671	0,9819
RS	18	16,75-31,20	0,866	-3,3368	0,974

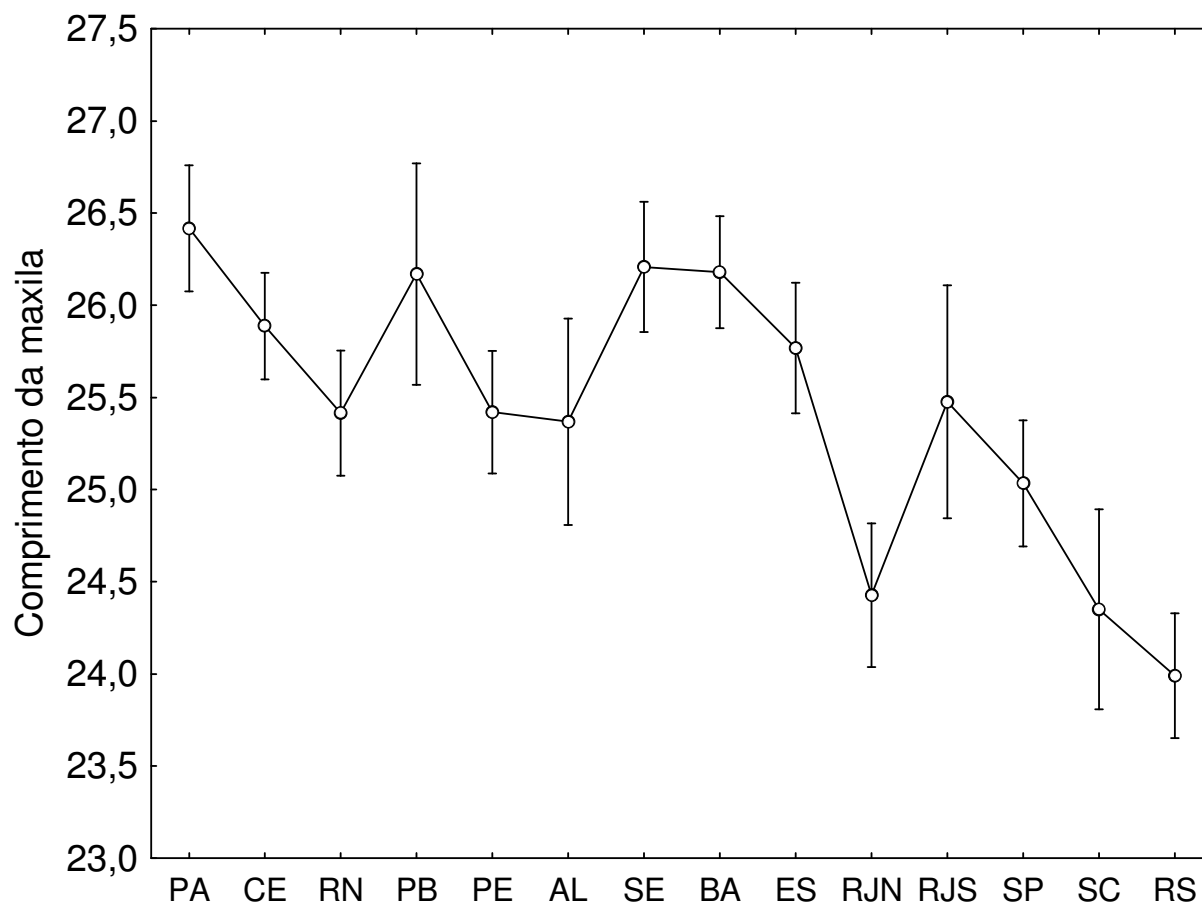


Figura 20 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Maxila para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

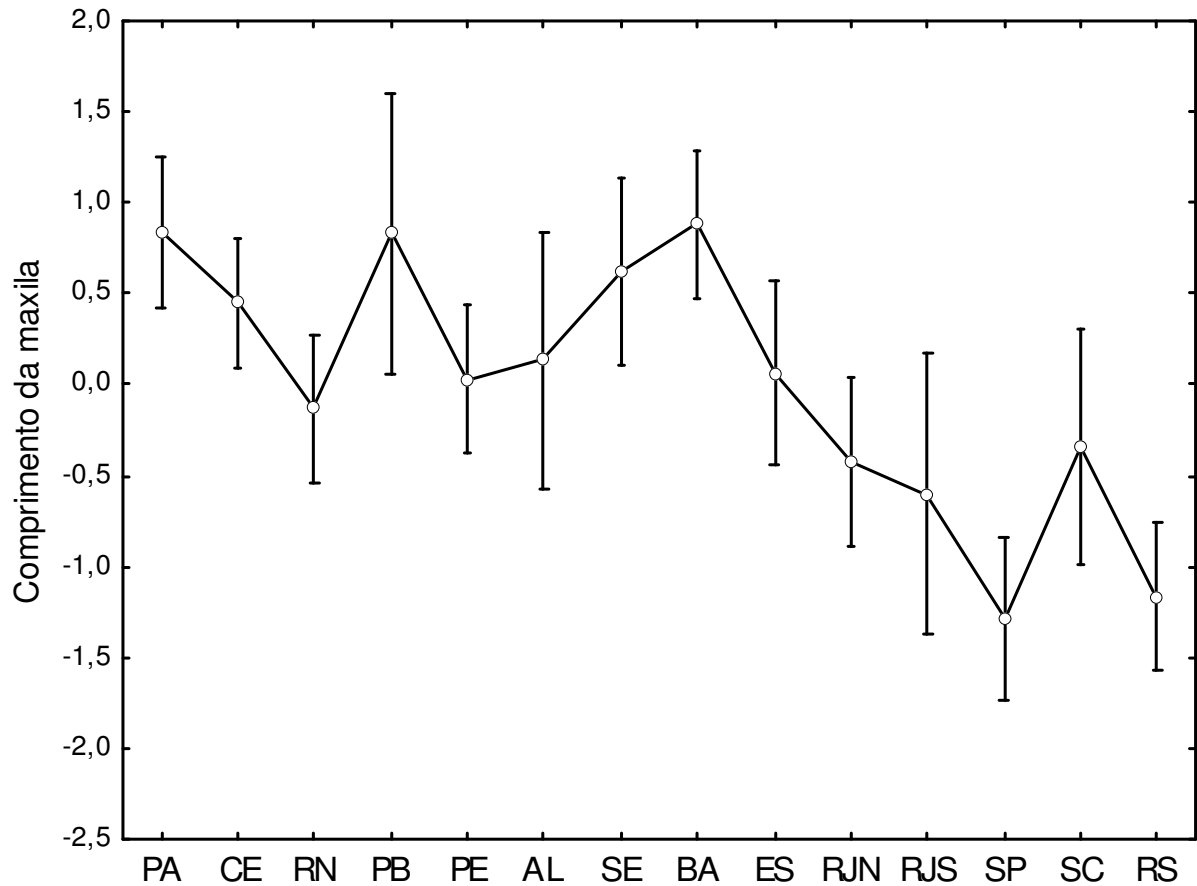


Figura 21 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Maxila com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 9- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Maxila entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5	Grupo 6
SP	****					
RS	****	****				
RJS	****	****	****			
RJN	****	****	****	****		
SC	****	****	****	****		****
RN		****	****	****	****	****
PE			****	****	****	****
ES			****	****	****	****
AL			****	****	****	****
CE			****	****	****	****
SE				****	****	****
PB					****	
PA					****	****
BA					****	

## 5) Comprimento da Boca sobre Comprimento da Cabeça (Cb/Cc)

As amostras do Rio Grande do Sul e São Paulo apresentaram posições inferiores nos gráficos dos pontos e retas para o comprimento da boca, indicando que os peixes destas áreas apresentaram boca pequena (Figuras 22, 23 e Tabela 10). As amostras da Bahia e do Pará apresentaram posições superiores em relação às demais áreas, indicando bocas maiores.

O Método dos Mínimos Quadrados (Figura 24) evidenciou a presença de quatro grupos: PA-ES, RJ (Norte e Sul), SP-SC e RS, evidenciando uma diminuição do caráter com o aumento da latitude.

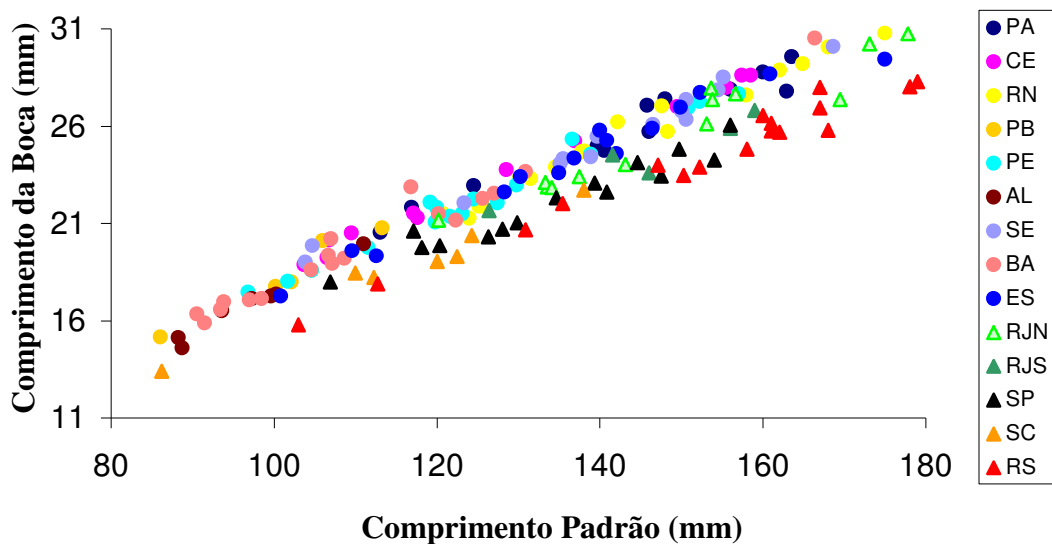


Figura 22- Diagrama de dispersão do Comprimento da Boca sobre o Comprimento da Cabeça.



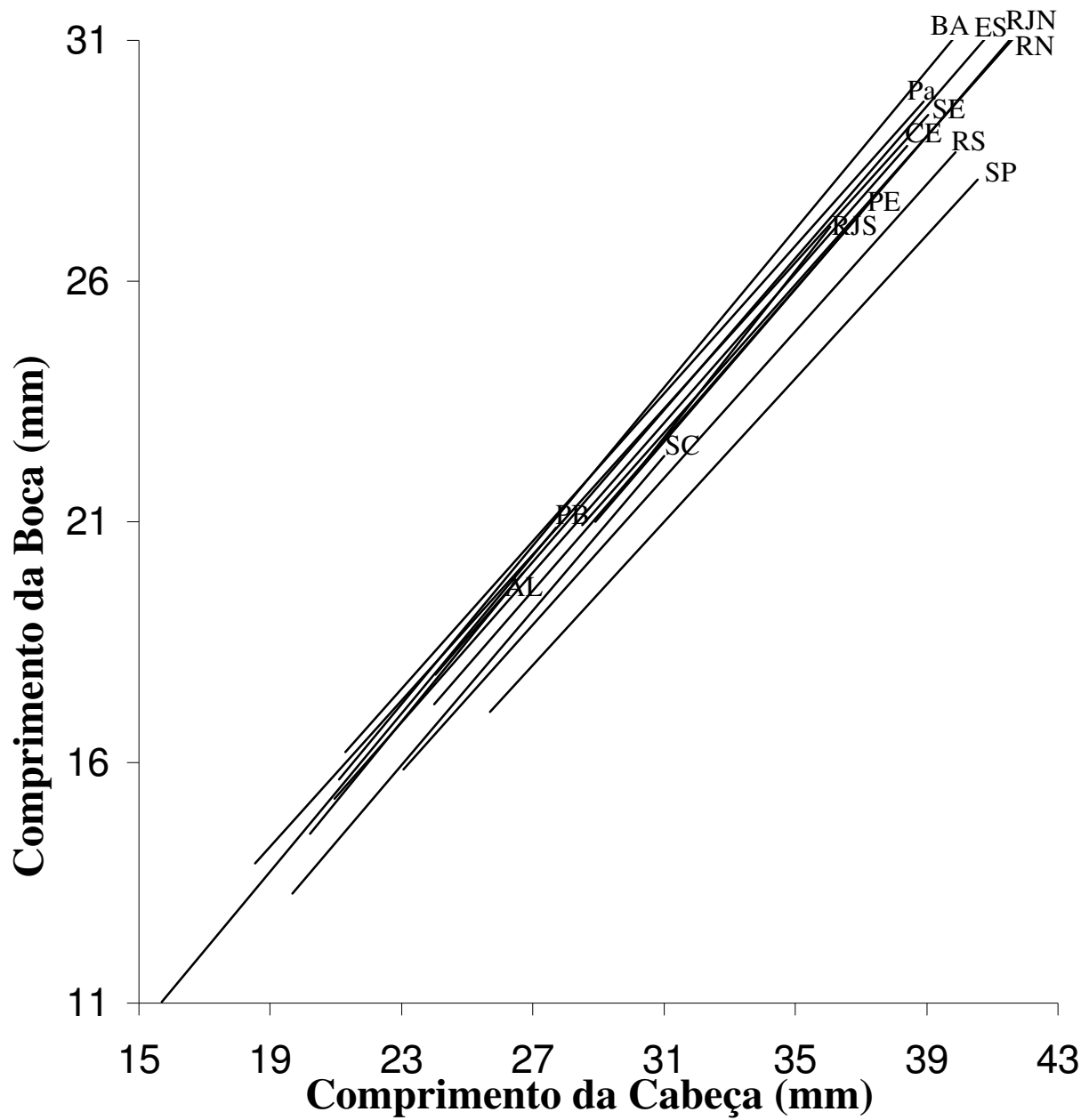


Figura 23 – Retas de regressão do Comprimento da Boca sobre o Comprimento da Cabeça.

Tabela 10- Dados das regressões do Comprimento da Boca sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento da Boca (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	12	20,54-29,55	0,7671	-0,1075	0,9787
CE	12	18,88-28,60	0,7771	-1,0313	0,9958
RN	18	21,25-31,47	0,7704	-1,0341	0,9848
PB	6	11,02-20,76	0,8209	-1,8629	0,9972
PE	18	17,46-27,66	0,7855	-1,6457	0,9914
AL	7	14,61-19,94	0,8338	-2,32	0,9794
SE	15	14,00-30,08	0,7582	-0,1485	0,9872
BA	22	15,90-35,15	0,8221	-1,6871	0,9936
ES	16	17,25-31,04	0,7888	-1,1233	0,9911
RJN	14	21,17-41,80	0,793	-1,9196	0,9913
RJS	5	21,65-26,80	0,8639	-4,0285	0,9234
SP	16	18,00-28,37	0,695	0,7603	0,9697
SC	7	13,40-22,69	0,8025	-2,5049	0,981
RS	18	15,78-28,90	0,7627	-1,7387	0,9796

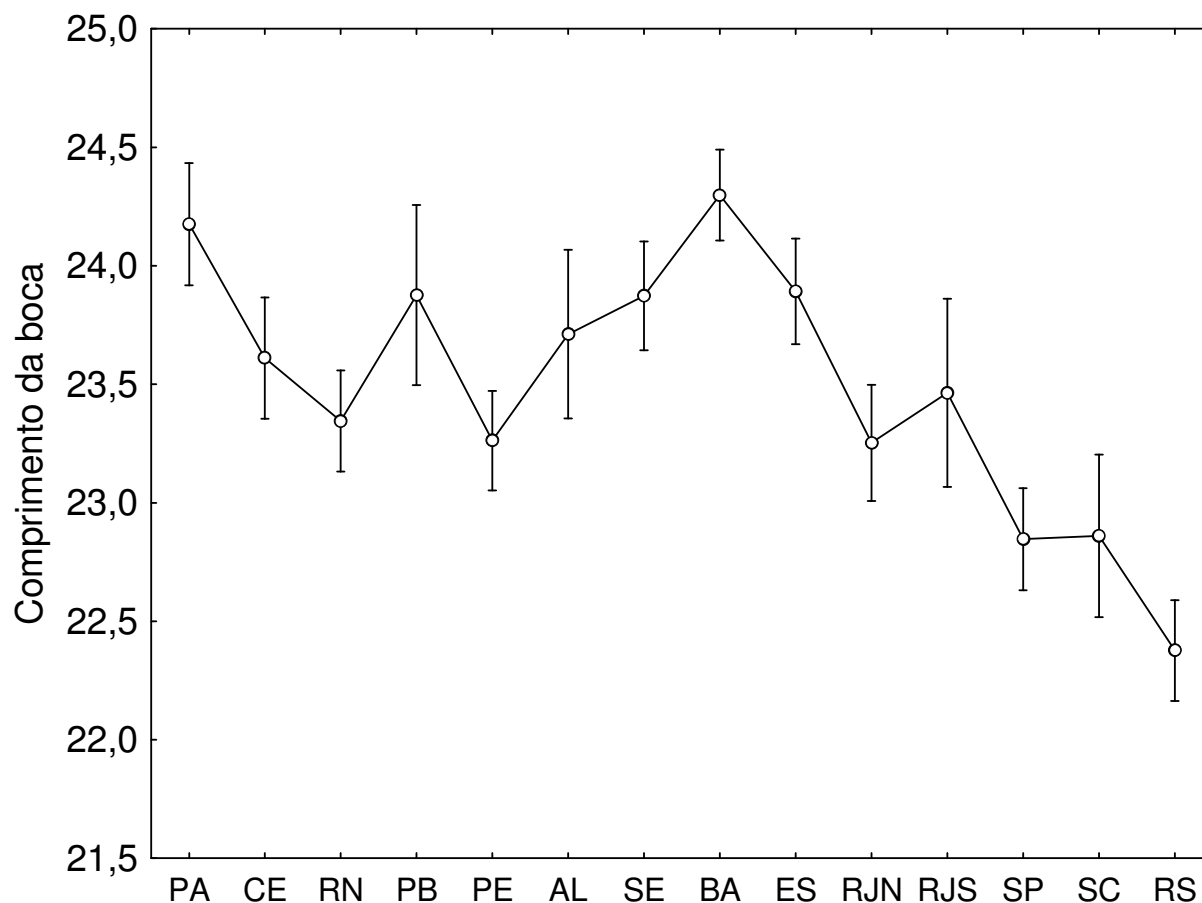


Figura 24 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Boca para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

## 6) Altura do Pedúnculo Caudal sobre Comprimento Padrão (Pc/Cp)

Os pontos e retas representativas das amostras de São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul apresentaram menores valores da altura do pedúnculo caudal. Por outro lado, os peixes do Sergipe e Espírito Santo apresentaram maiores valores (Figuras 25, 26 e Tabela 11). Amostras do Rio de Janeiro (norte) apresentaram, a exemplo de alguns outros caracteres, menor coeficiente de regressão (b).

Os Métodos dos Mínimos Quadrados e dos Resíduos evidenciaram uma grande variabilidade na média da Altura do Pedúnculo para as localidades entre o Pará e Espírito Santo, com maiores valores para Sergipe e Espírito Santo (Figuras 27 e 28). Do Rio de Janeiro para o sul, os valores deste caráter foram relativamente menores, com o Método dos Mínimos Quadrados diferenciando SC-RS (menores valores) de SP-RJ. O resultado do teste SNK evidenciou o Rio de Janeiro (norte) com menores médias, e o Espírito Santo e Sergipe com maiores médias da altura do pedúnculo caudal (Tabela 12).

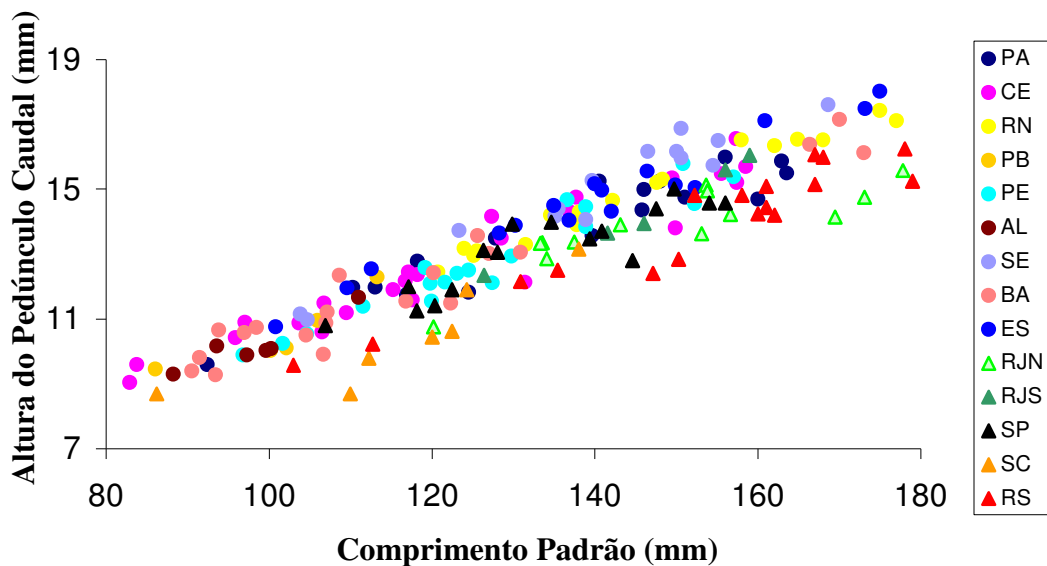


Figura 25 – Diagrama de dispersão da Altura do Pedúnculo Caudal sobre o Comprimento Padrão.

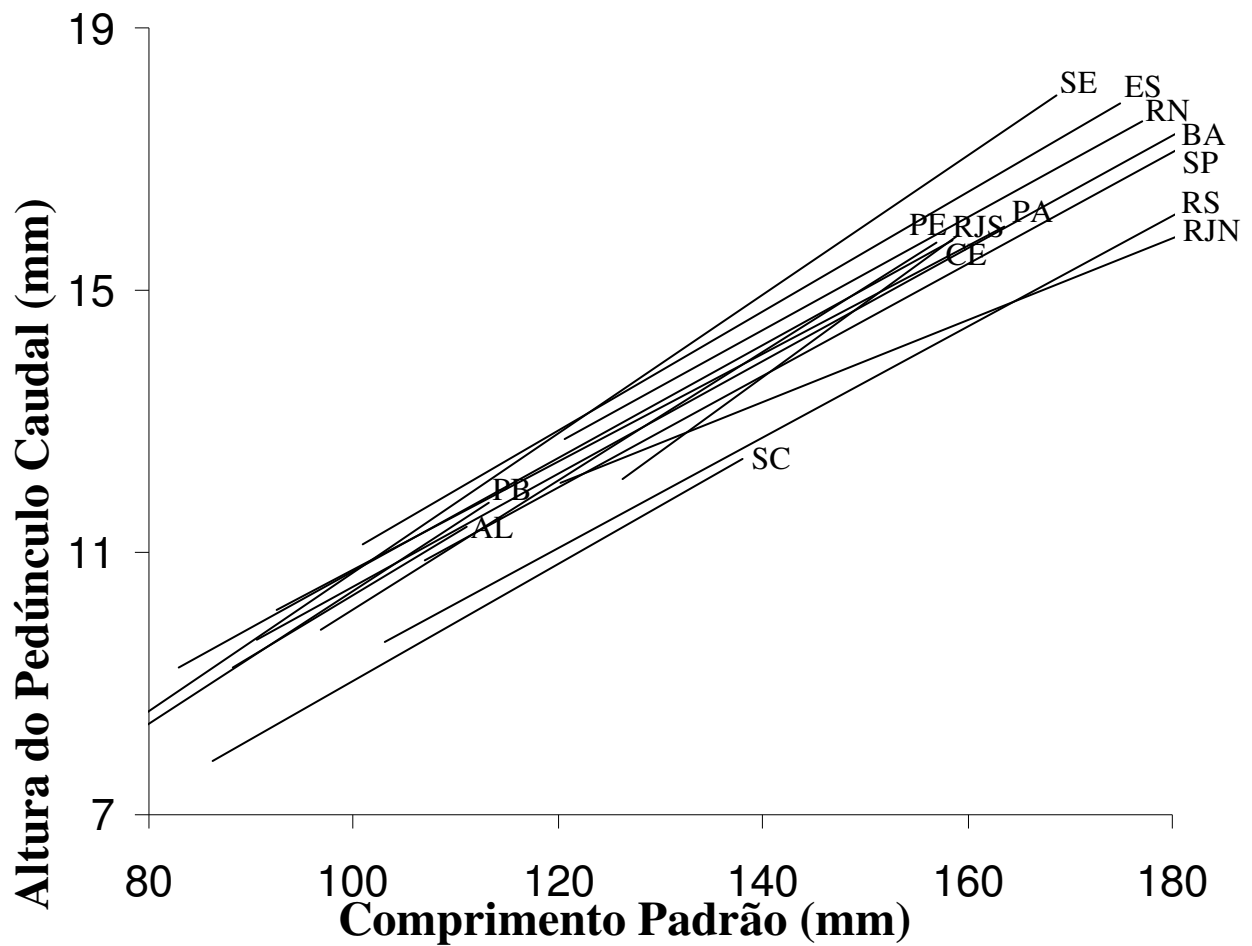


Figura 26 – Retas de regressão da Altura do Pedúnculo Caudal sobre o Comprimento Padrão.

Tabela 11- Dados das regressões da Altura do Pedúnculo Caudal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Altura do Pedúnculo Caudal (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	17	9,59-16,00	0,0823	2,5235	0,8924
CE	24	9,05-16,56	0,0866	2,0527	0,9226
RN	18	12,45-17,43	0,0853	2,4639	0,9709
PB	6	6,92-12,30	0,1014	0,266	0,9407
PE	18	9,90-15,80	0,0981	0,3361	0,933
AL	6	9,30-11,66	0,0946	0,8793	0,8498
SE	16	8,18-17,61	0,1059	0,0917	0,97
BA	22	9,29-18,03	0,086	1,8838	0,9574
ES	16	10,76-18,02	0,0908	1,9547	0,9596
RJN	14	10,75-19,00	0,0624	4,5425	0,8697
RJS	5	12,35-16,04	0,1139	-2,2882	0,9661
SP	17	10,80-17,60	0,0851	1,7826	0,8776
SC	7	8,70-13,16	0,0889	0,1408	0,7659
RS	18	9,58-16,24	0,0845	0,9307	0,8895

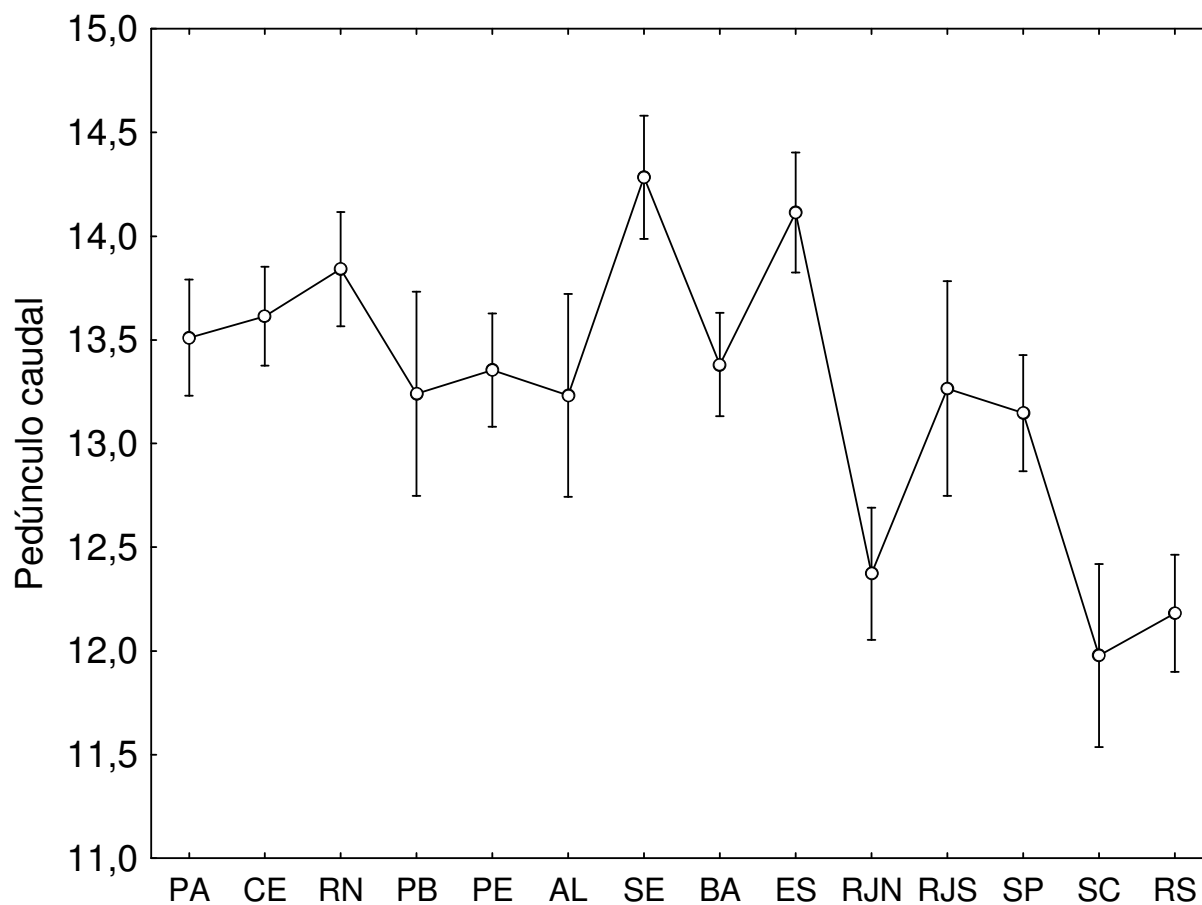
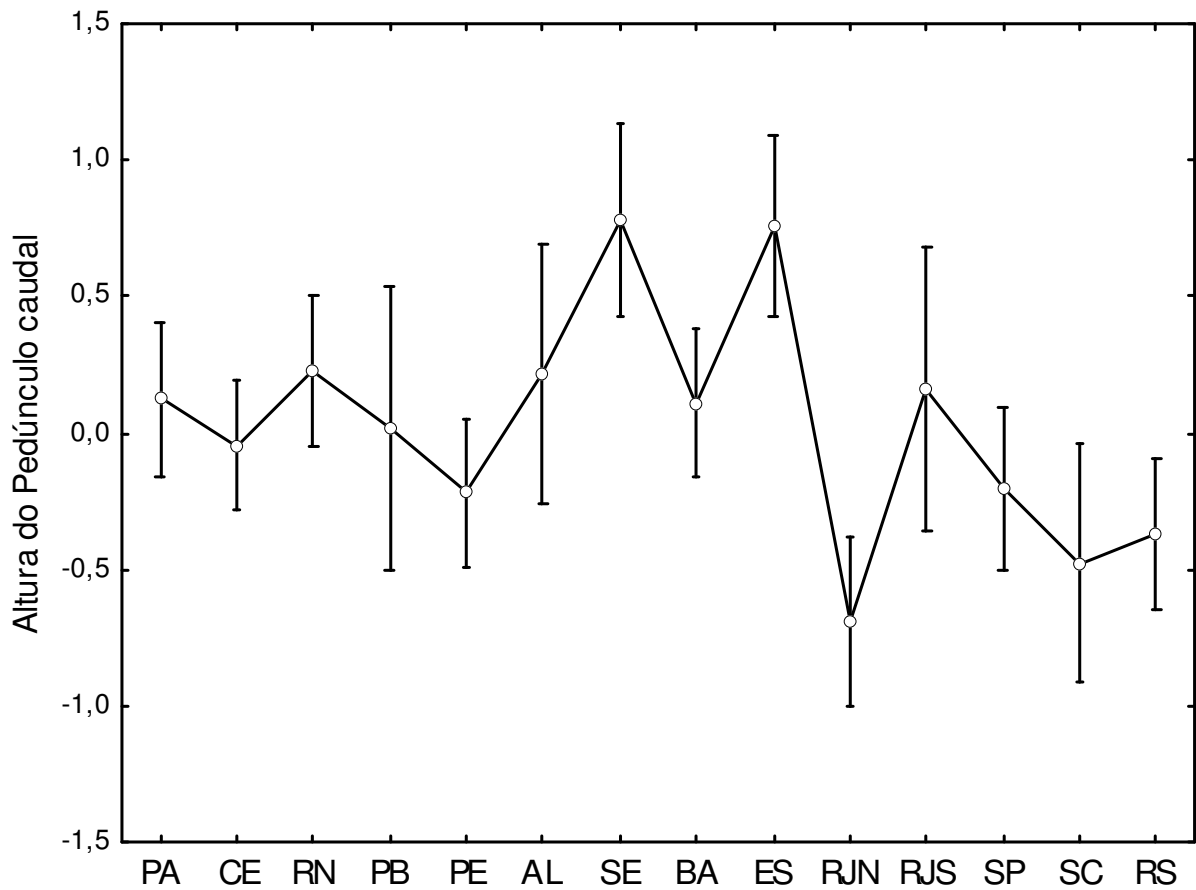


Figura 27 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Pedúnculo Caudal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.



28- Média e intervalo de confiança (barras verticais) da Altura do Pedúnculo Caudal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 12- Teste SNK aplicado à variação da Altura do Pedúnculo Caudal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
RJN	****			
SC	****	****		
RS	****	****		
PE	****	****		
SP	****	****		
CE	****	****		
PB	****	****	****	****
BA		****	****	****
PA		****	****	****
RJS		****	****	****
AL		****	****	****
RN		****		****
ES			****	
SE			****	****

## 7) Comprimento dos Rastros Branquiais sobre o Comprimento da Cabeça (Cr/Cc)

O diagrama de dispersão dos pontos entre o Comprimento dos Rastros e o Comprimento da Cabeça apresentou diferenciação entre as localidades, com baixa correlação linear, o que dificultou a determinação de tendências na formação de grupos. As retas de regressão apresentaram diferentes tendências, com todas as localidades apresentando baixa correlação, uma indicação da pouca variabilidade do caráter em função do tamanho (Figuras 29, 30 e Tabela 13). No entanto, as amostras do Rio de Janeiro para o sul apresentaram posição superior no gráfico, indicando que estes peixes apresentam maiores comprimentos de rastros.

Os Métodos dos Mínimos Quadrados e dos Resíduos (Figuras 31 e 32) coincidiram proximamente e evidenciaram a presença de dois grupos: PA-ES e RJ(sul)-RS, com o Rio de Janeiro-norte funcionando como uma área de transição. O teste SNK confirmou a separação dos dois grupos, também indicando o Rio de Janeiro – norte como área de transição (Tabela 14).

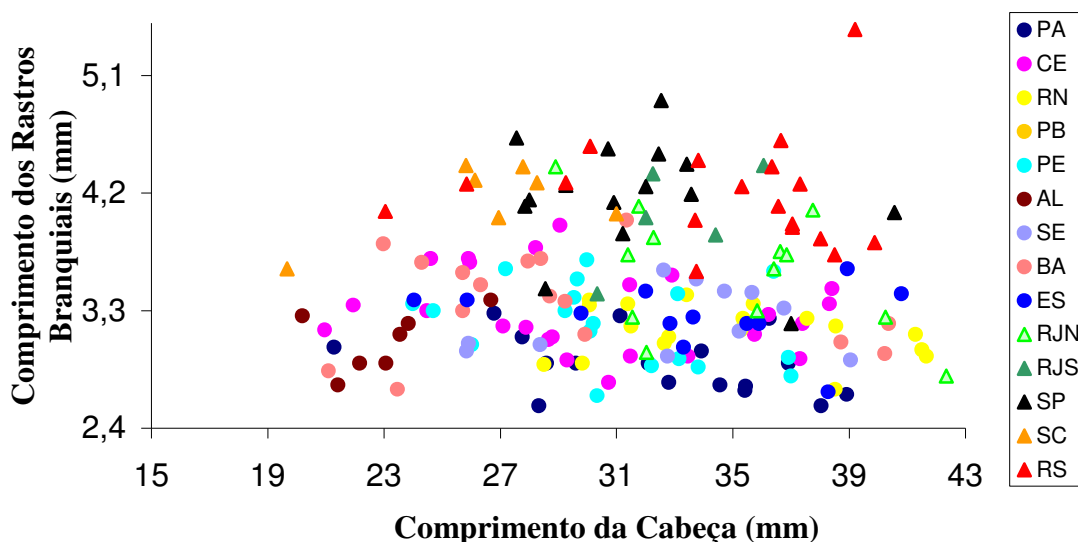


Figura 29 – Diagrama de dispersão do Comprimento dos Rastros Branquiais sobre o Comprimento da Cabeça.

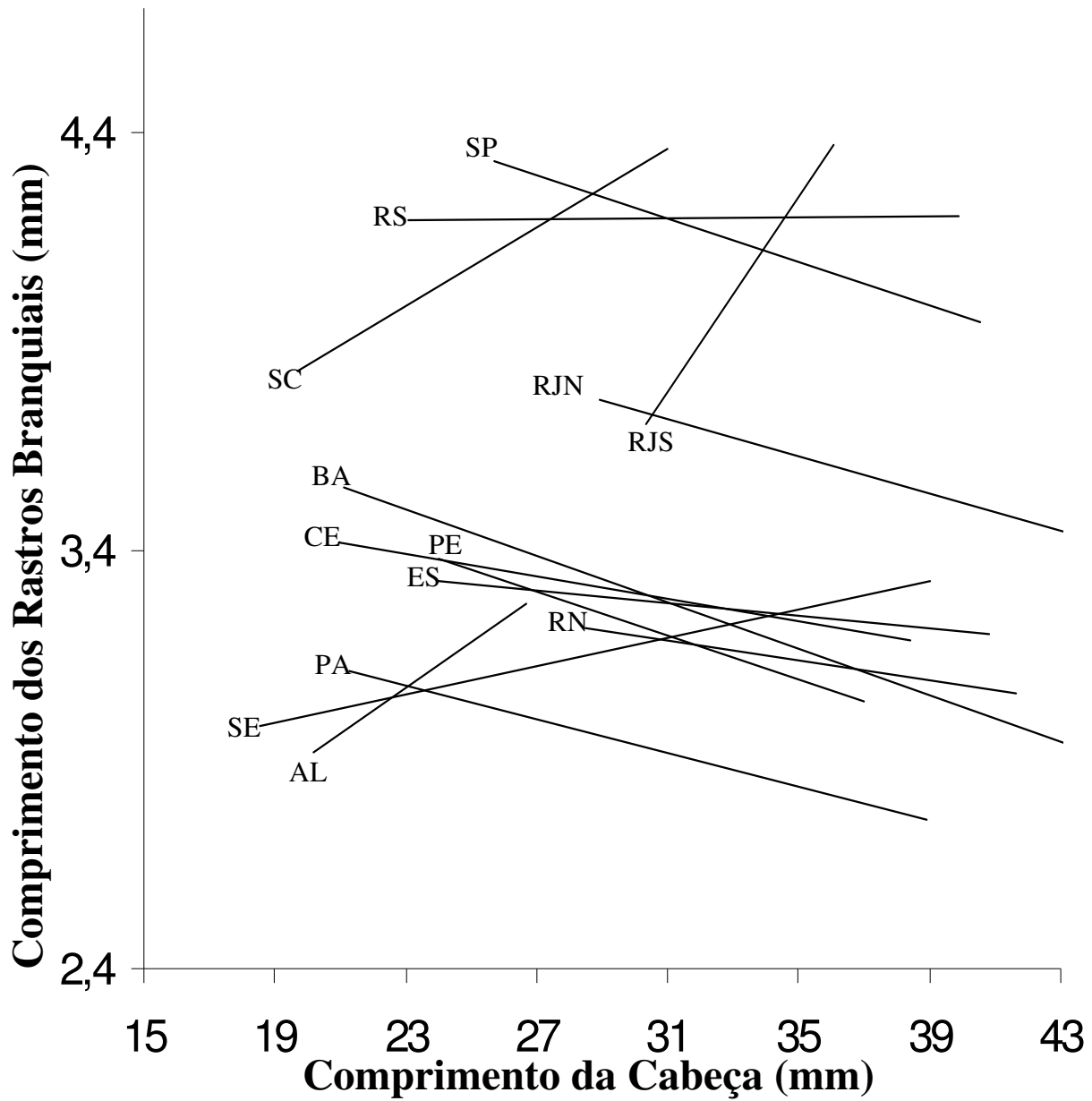


Figura 30 – Retas de regressão do Comprimento dos Rastros Branquiais sobre o Comprimento da Cabeça.



Tabela 13- Dados das regressões do Comprimento dos Rastros Branquiais sobre o Comprimento da Cabeça. Ax= amplitude da variável Comprimento dos Rastros Branquiais (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	17	2,57-3,28	-0,0203	3,5461	0,1687
CE	24	2,75-3,95	-0,0135	3,7047	0,0485
RN	18	2,70-3,42	-0,0116	3,5426	0,0627
PB	5	2,67-4,28	0,0806	1,2906	0,1118
PE	18	2,65-3,69	-0,026	4,0041	0,1034
AL	7	2,73-3,38	0,0552	1,8011	0,2398
SE	11	2,92-3,61	0,017	2,6654	0,0839
BA	18	2,43-3,99	-0,0277	4,1357	0,237
ES	12	2,68-3,62	-0,0077	3,5156	0,0266
RJN	14	2,80-4,40	-0,0222	4,4048	0,1052
RJS	5	3,43-4,41	0,1166	0,1679	0,4327
SP	17	3,20-4,11	-0,0259	4,9985	0,0457
SC	7	3,62-4,41	0,0467	2,9128	0,3277
RS	18	3,60-5,45	0,0004	4,1851	0,005

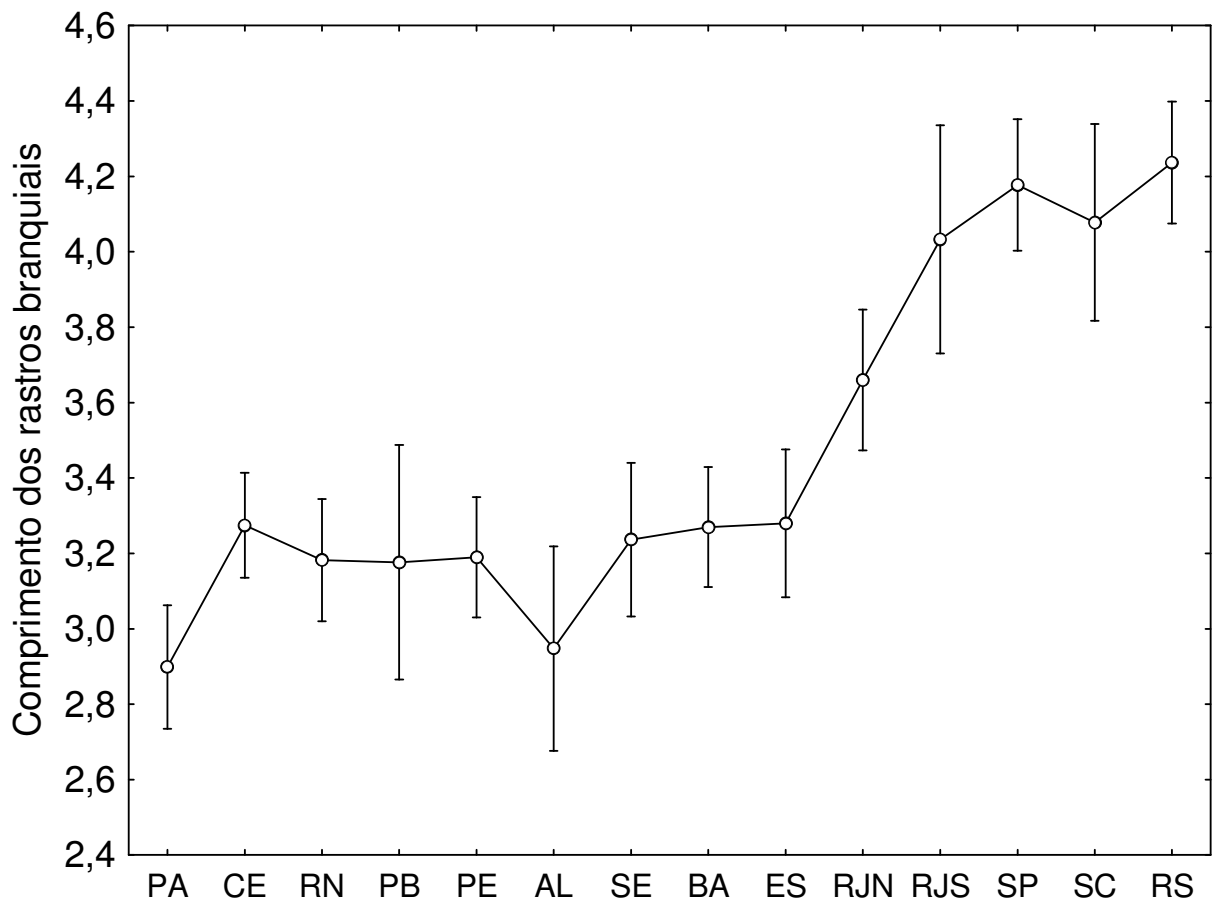


Figura 31 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento dos Rastros Branquiais para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

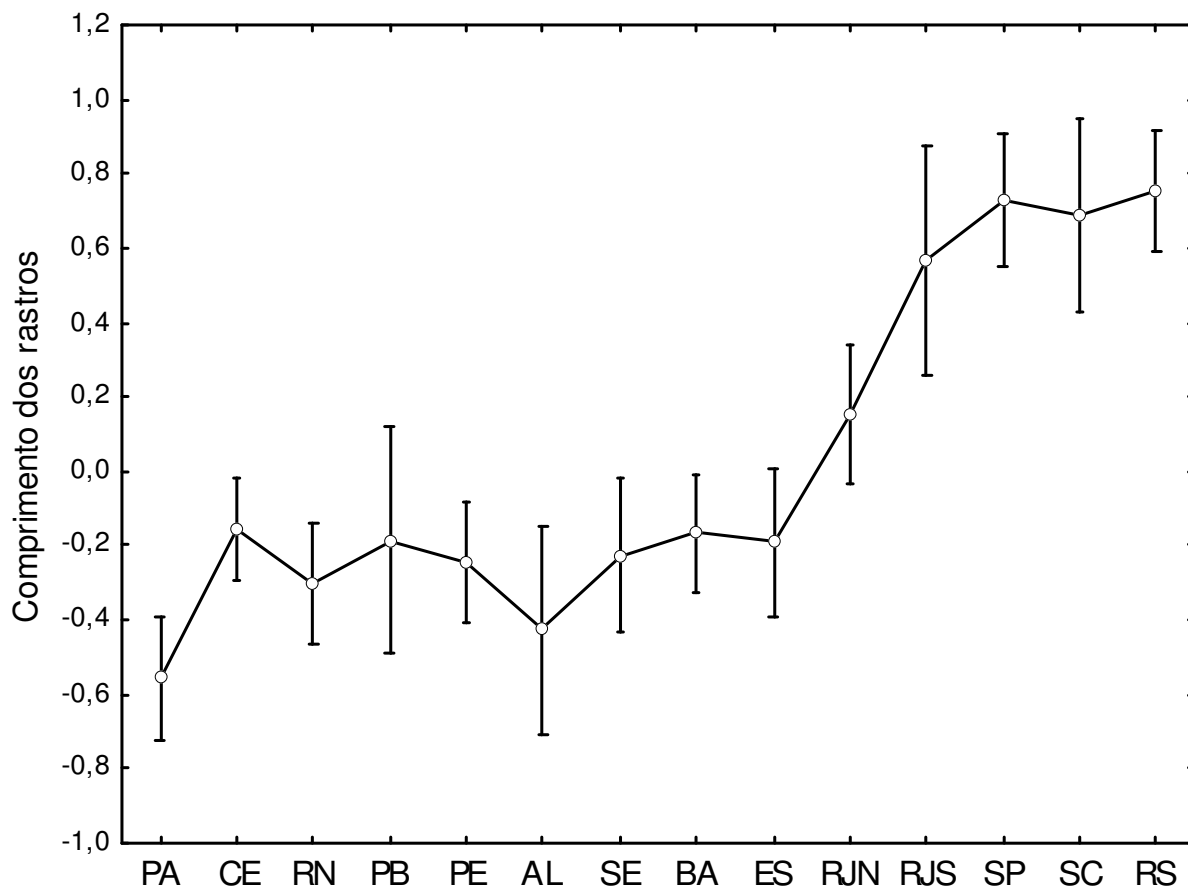


Figura 32- Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento dos Rastros Branquiais com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 14 - Teste SNK aplicado à variação do Comprimento dos Rastros Branquiais entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
PA	****		
AL	****		
RN	****	****	
PE	****	****	
SE	****	****	
ES	****	****	
PB	****	****	
BA	****	****	
CE	****		
RJN		****	
RJS			****
SC			****
SP			****
RS			****

### 8) Comprimento da Base da Nadadeira Anal sobre o Comprimento Padrão (Na/Cp)

Os pontos e retas representativas das amostras de Santa Catarina apresentaram posições inferiores, com os peixes desta área apresentaram menores bases da nadadeira anal. Por outro lado, as amostras do Rio de Janeiro e São Paulo apresentaram maiores médias, com os peixes destas áreas apresentando maior comprimento da base da nadadeira anal (Figuras 33, 34 e Tabela 15).

Os Métodos dos Mínimos Quadrados e dos Resíduos evidenciaram que as amostras do Rio de Janeiro e São Paulo são homogêneas e diferentes das demais amostras (Figuras 35, 36 e Tabela 16), apresentando maiores médias para a base da nadadeira anal em relação às outras localidades.

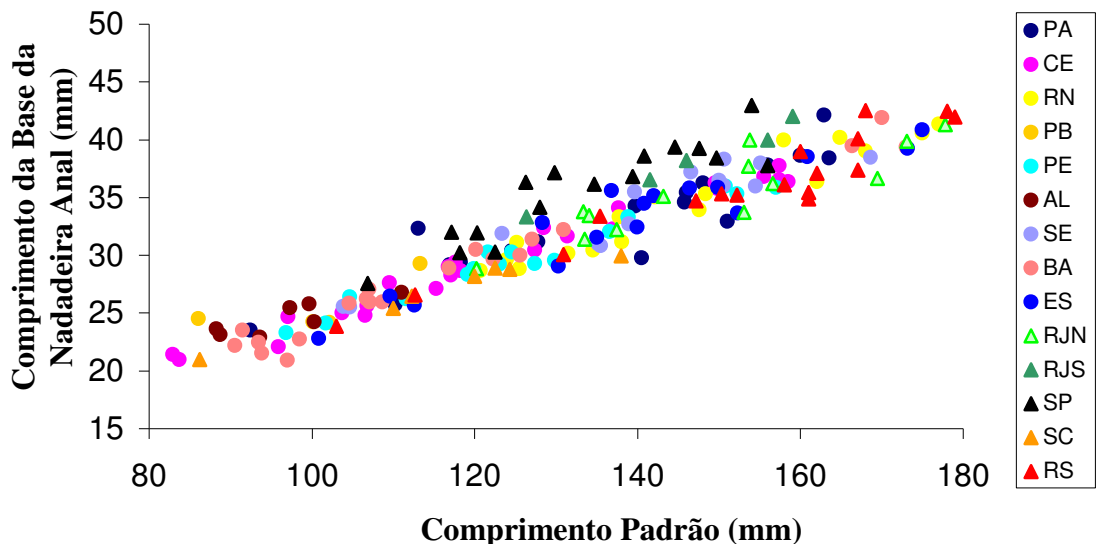


Figura 33 – Diagrama de dispersão do Comprimento da Base da Nadadeira Anal sobre o Comprimento Padrão.

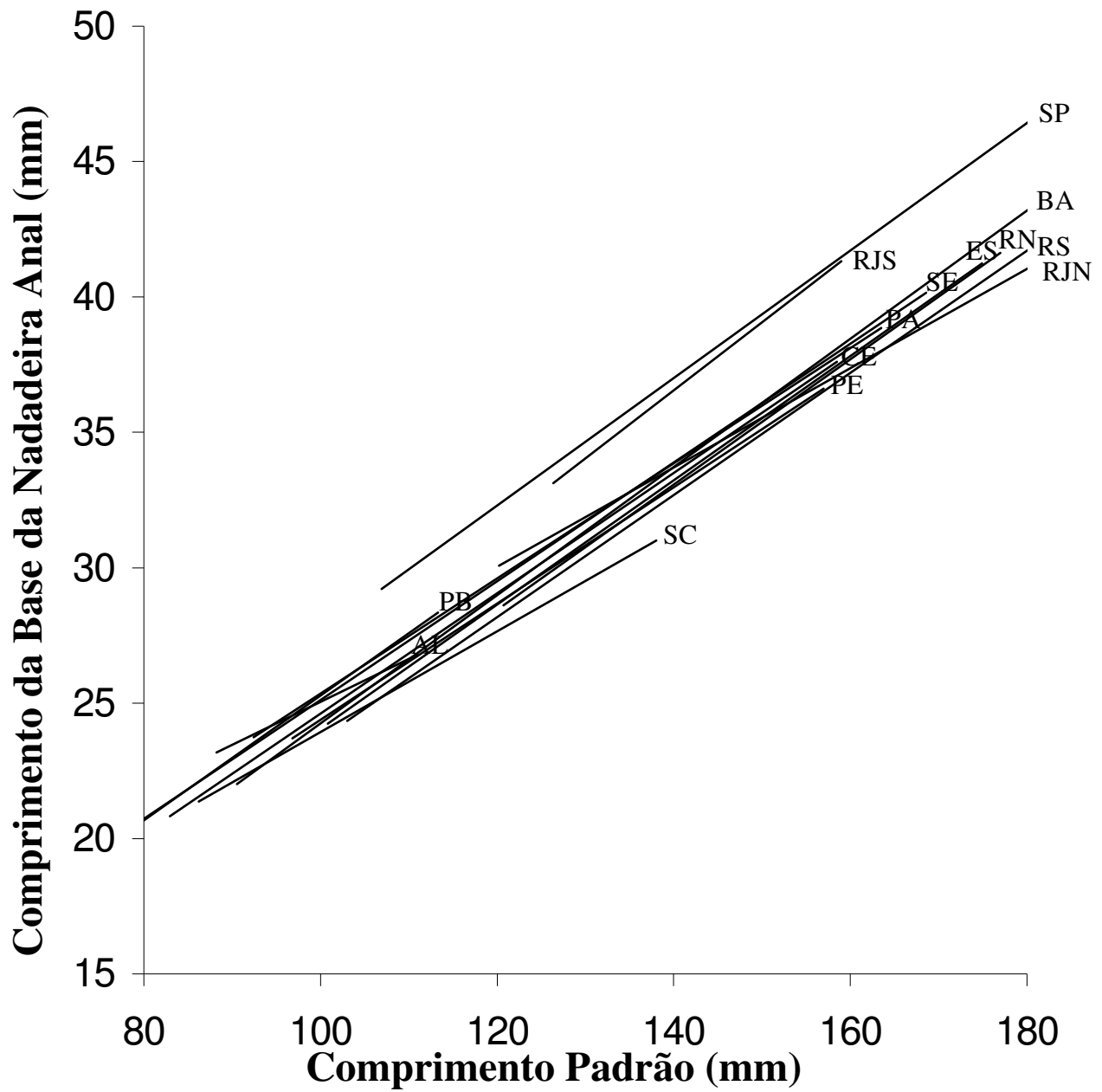


Figura 34 – Retas de regressão do Comprimento da Base da Nadadeira Anal sobre o Comprimento Padrão.

Tabela 15 - Dados das regressões do Comprimento da Base da Nadadeira Anal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Base da Nadadeira Anal (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	17	23,52-42,16	0,2126	4,0914	0,8347
CE	24	20,98-37,78	0,2222	2,3913	0,9765
RN	18	28,70-41,36	0,225	1,7401	0,9045
PB	6	15,70-29,30	0,2306	2,2274	0,8659
PE	18	23,32-35,97	0,2144	2,9479	0,9651
AL	7	22,91-26,77	0,1585	9,2069	0,7255
SE	16	20,43-38,48	0,2193	3,1799	0,9349
BA	22	20,95-45,65	0,2367	0,5899	0,9792
ES	16	22,79-40,86	0,2296	1,0847	0,9038
RJN	14	28,85-49,90	0,1832	8,0586	0,901
RJS	5	33,33-42,00	0,2515	1,3429	0,9762
SP	17	27,55-45,46	0,2355	4,0331	0,8622
SC	7	20,97-29,96	0,1861	5,3197	0,9568
RS	18	23,85-42,50	0,2253	1,1533	0,9065

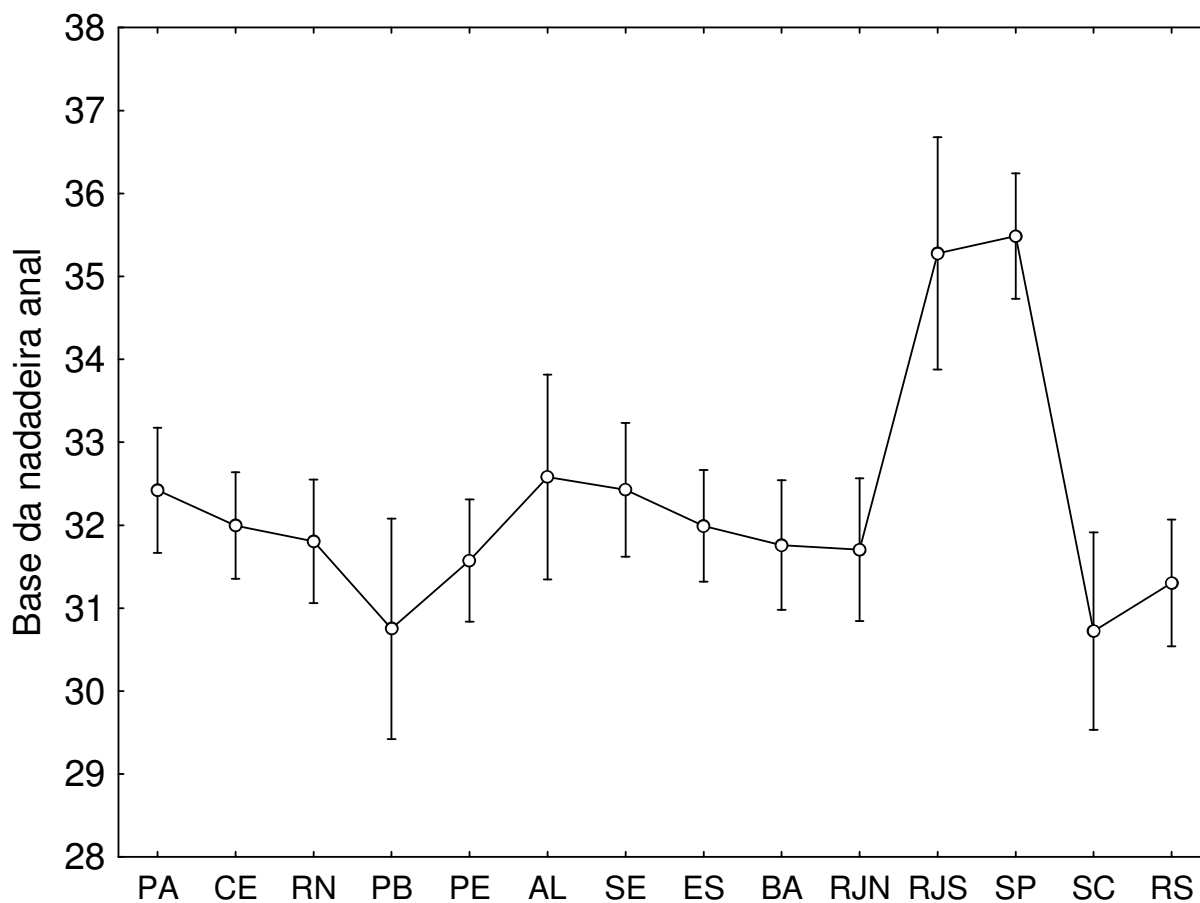


Figura 35 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Base da Nadadeira Anal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

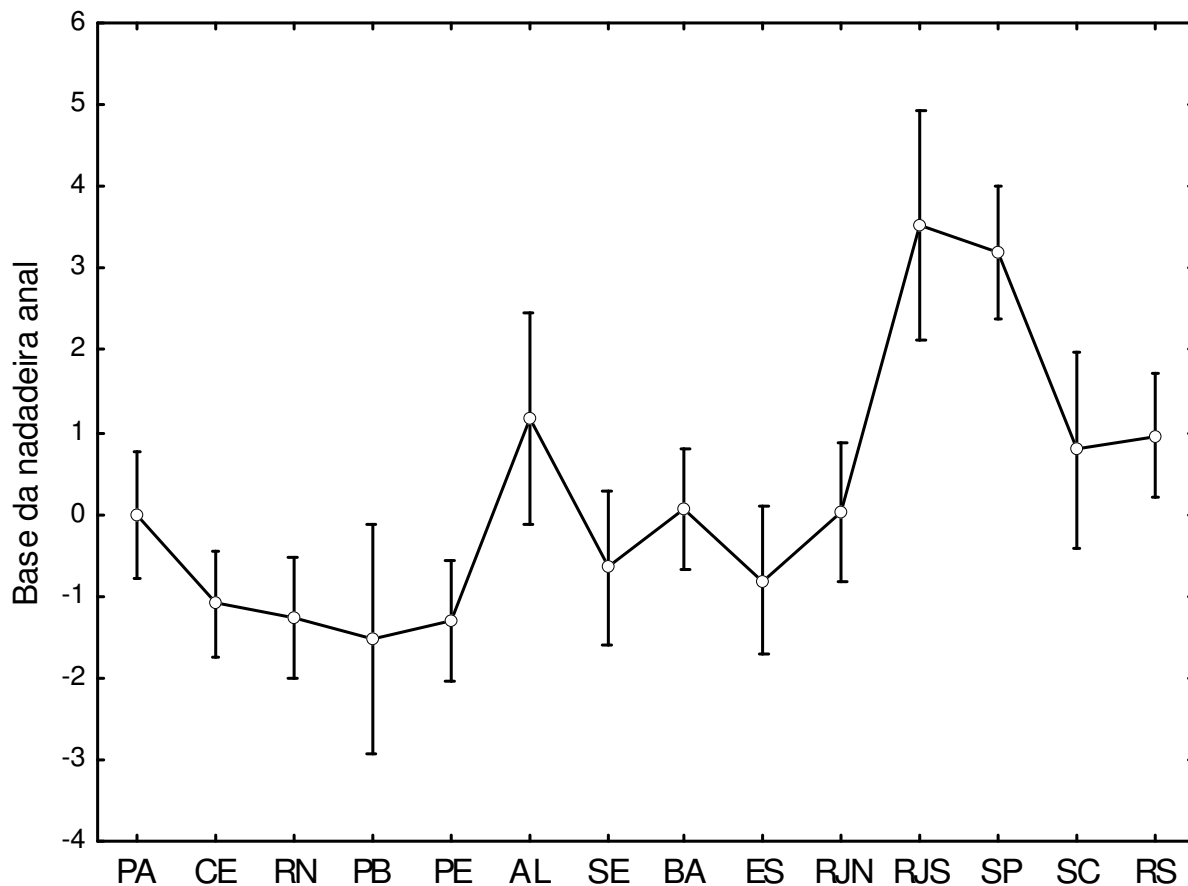


Figura 36 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Base da Nadadeira Anal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 16- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Base da Nadadeira Anal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5
PB	****				
PE	****	****			
RN	****	****			
CE	****	****	****		
ES	****	****	****	****	
SE	****	****	****	****	
PA	****	****	****	****	
RJN	****	****	****	****	
BA	****	****	****	****	
SC		****	****	****	
RS			****	****	
AL				****	
SP					****
RJS					****

## 9) Comprimento da Pré-Anal sobre o Comprimento Padrão (Pr/Cp)

Os pontos e as retas representativas das amostras do Rio de Janeiro e São Paulo apresentaram posições inferiores, com os peixes destas áreas apresentando a origem da nadadeira anal deslocada para a parte anterior do corpo (Figuras 37, 38 e Tabela 17).

O Método dos Mínimos Quadrados (Figura 39) constatou menores médias da pré-anal para os peixes do Rio de Janeiro (sul) e São Paulo. O Método dos Resíduos (Figura 40), por outro lado, enfatiza as maiores médias para Santa Catarina e Rio Grande do Sul. O teste SNK apresentou diferenças significativas, com Santa Catarina apresentando maiores médias da pré-anal (Tabela 18).

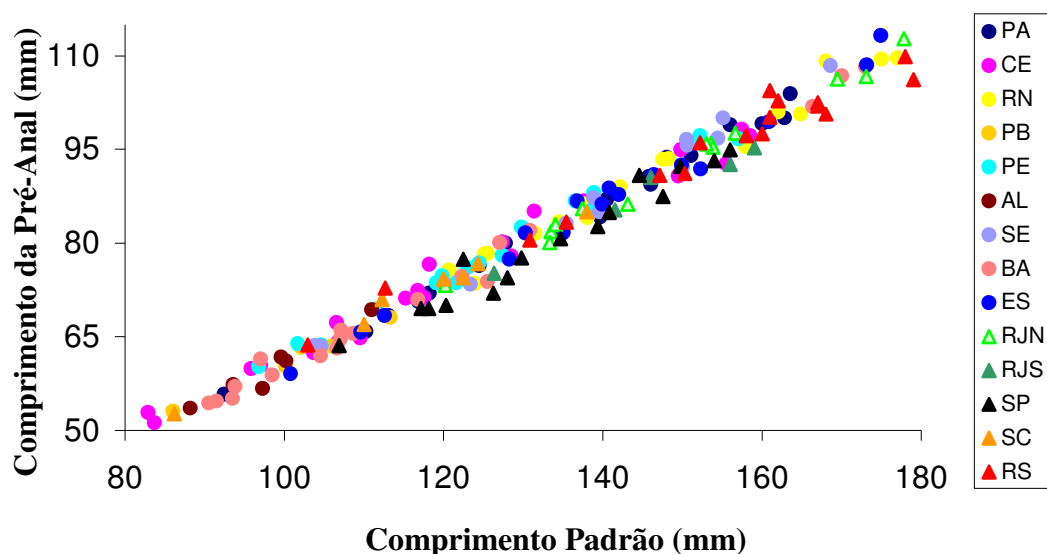


Figura 37 – Diagrama de dispersão do Comprimento da Pré-anal sobre o Comprimento Padrão.

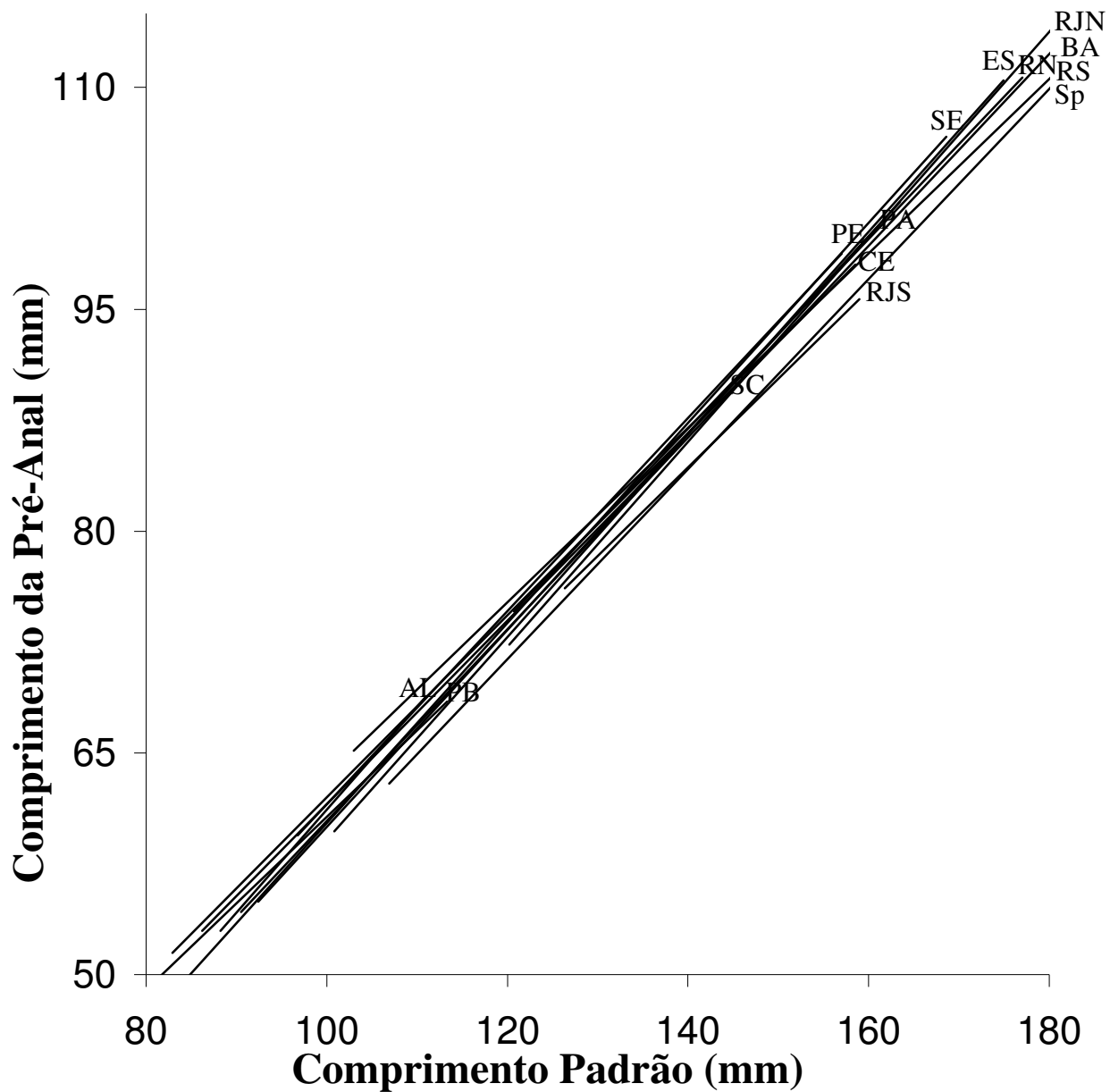


Figura 38 – Retas de regressão do Comprimento da Pré-Anal sobre o Comprimento Padrão.



Tabela 17 - Dados das regressões do Comprimento da Pré-Anal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Pré-Anal (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	r <sup>2</sup>
PA	17	55,86-103,9	0,6663	-6,666	0,9926
CE	24	51,21-98,20	0,6161	0,3828	0,9829
RN	18	55,52-109,0	0,7064	-13,659	0,8213
PB	6	40,30-68,15	0,5856	2,1243	0,9939
PE	18	60,20-97,14	0,6535	-3,8444	0,9876
AL	6	53,61-69,38	0,6975	-8,5662	0,9449
SE	16	47,13-108,4	0,6764	-7,3754	0,989
BA	22	54,40-116,2	0,6486	-4,4887	0,9958
ES	16	59,08-113,2	0,6852	-9,4069	0,9884
RJN	14	73,19-148,6	0,6933	-11,016	0,9965
RJS	5	75,14-95,20	0,5988	0,4679	0,9602
SP	17	63,60-110,3	0,6427	-5,7753	0,9734
SC	7	52,65-85,00	0,6212	-0,5834	0,9917
RS	18	63,75-113,1	0,5903	4,3298	0,9724

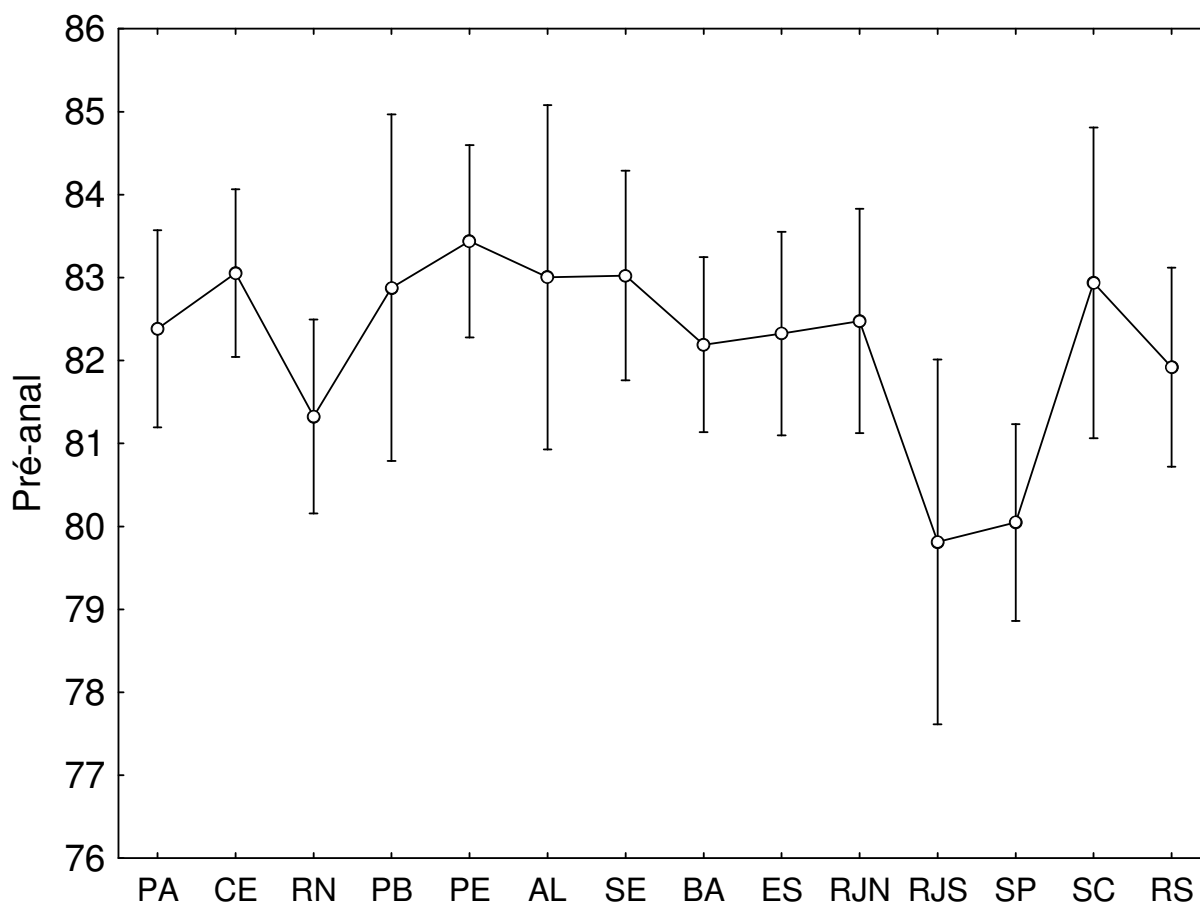


Figura 39 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-anal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

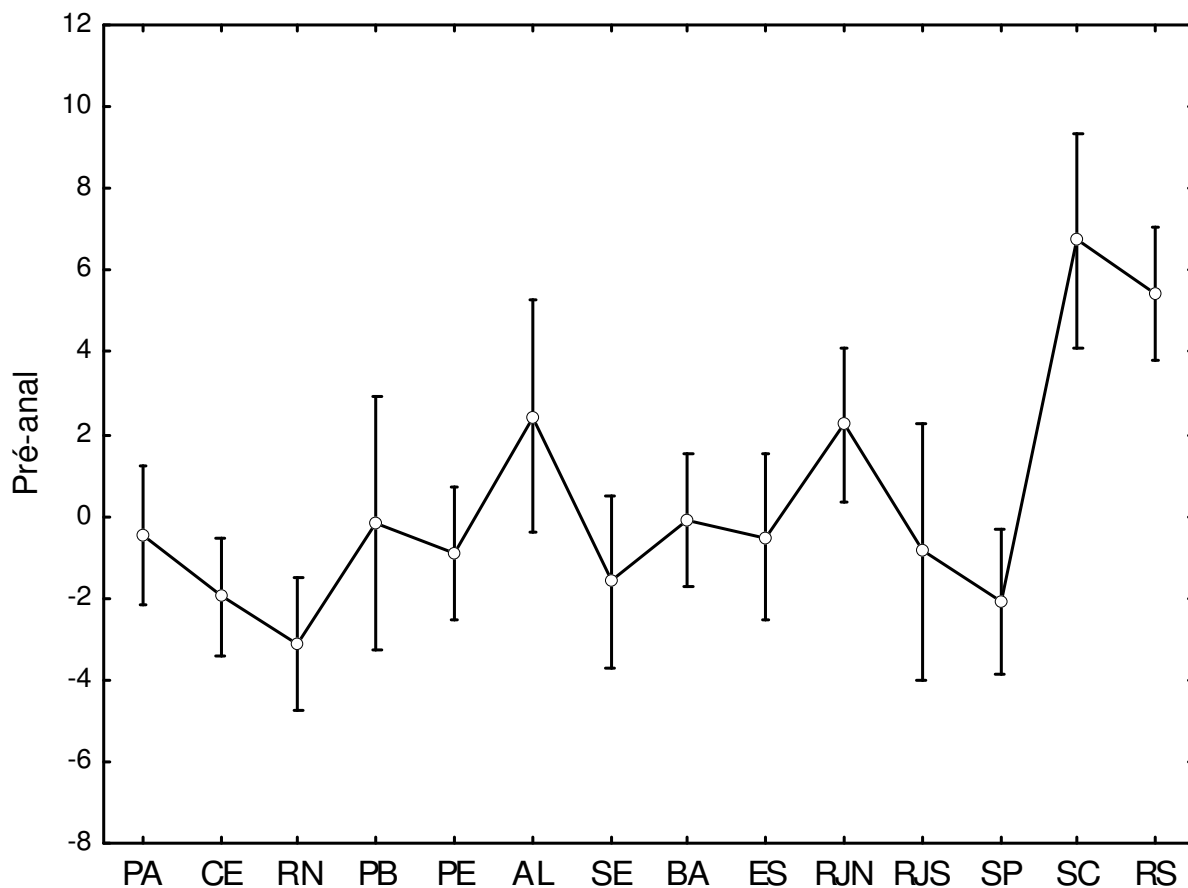


Figura 40- Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-anal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 18- Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Pré-Anal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
RN	****			
SP	****	****		
CE	****	****		
SE	****	****		
PE	****	****		
RJS	****	****		
ES	****	****		
PA	****	****		
PB	****	****		
BA	****	****		
RJN		****	****	
AL		****	****	
RS			****	****
SC				****

## 10) Comprimento da Pré-Dorsal sobre o Comprimento Padrão (Pd/Cp)

Os pontos e as retas de regressão não apresentaram um padrão evidente de separação das localidades em função do Comprimento da Pré-Dorsal (Figuras 41, 42 e Tabela 19), uma indicação da natureza conservativa deste caráter entre as localidades. Embora o Método dos Mínimos Quadrados não tenha sido suficiente para evidenciar a separação de grupos de localidades (Figura 43), o Método dos Resíduos evidenciou que as maiores médias do Comprimento da Pré-Dorsal foram apresentadas para as amostras de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Figura 44). O teste SNK sobre o Método dos Resíduos evidenciou Santa Catarina e Rio Grande do Sul como as localidades em que os peixes apresentaram a Pré-Dorsal em posição mais posterior (Tabela 20).

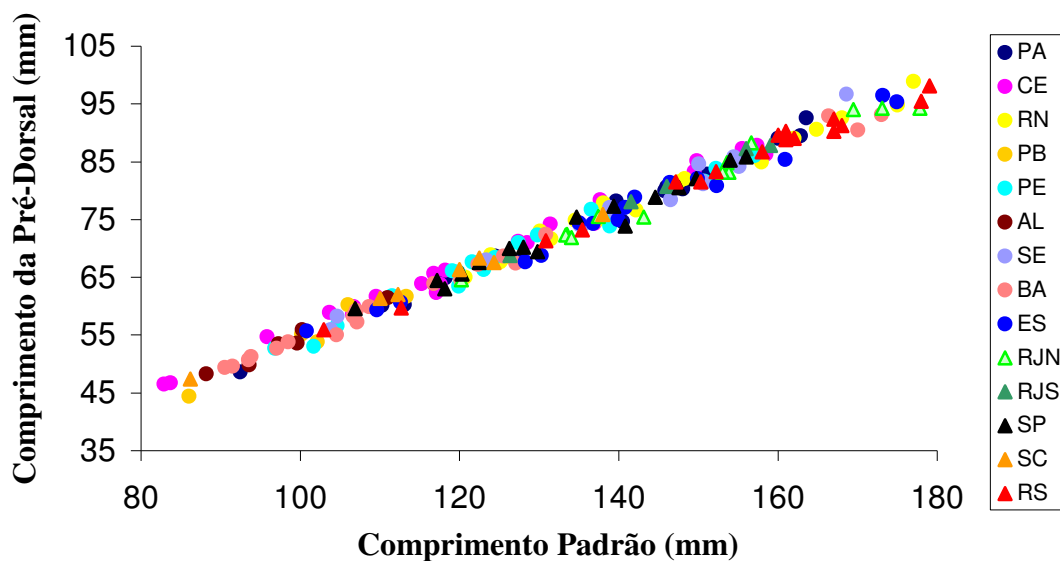


Figura 41 – Diagrama de dispersão do Comprimento da Pré-Dorsal sobre o Comprimento Padrão.

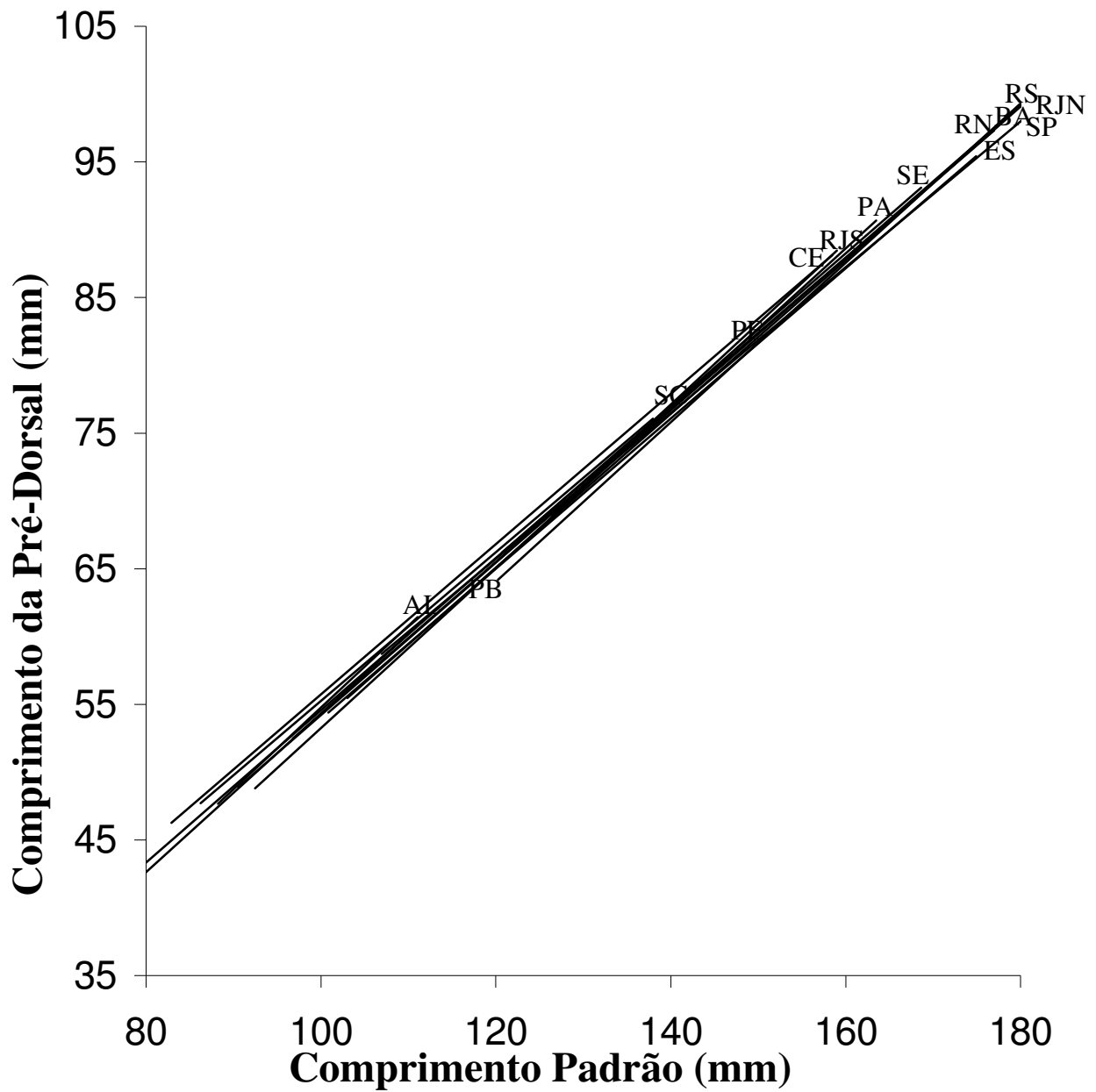


Figura 42 – Retas de Regressão do Comprimento da Pré-Dorsal sobre o Comprimento Padrão.

Tabela 19 - Dados das regressões do Comprimento da Pré-Dorsal sobre o Comprimento Padrão. Ax= amplitude da variável Comprimento da Pré-Dorsal (em mm).

Localidades	n	Ax	b	a	R <sup>2</sup>
PA	17	48,66-92,60	0,5887	-5,5959	0,9914
CE	24	46,52-87,84	0,5536	0,3773	0,9913
RN	18	65,01-98,91	0,5526	-0,5031	0,9872
PB	6	35,26-61,65	0,5841	-4,0782	0,9731
PE	18	52,76-86,10	0,5614	-1,8578	0,9826
AL	6	48,27-61,48	0,6044	-5,6632	0,9661
SE	16	42,82-96,66	0,562	-1,652	0,9873
BA	22	49,37-104,3	0,5616	-1,9249	0,9947
ES	16	55,68-96,48	0,5537	-1,436	0,9844
RJN	14	64,62-129,5	0,5872	-6,3955	0,9898
RJS	5	68,80-87,85	0,5991	-6,7756	0,9967
SP	17	59,60-98,60	0,5368	1,3655	0,9847
SC	7	45,37-75,90	0,5472	0,5577	0,9957
RS	18	55,90-100,8	0,5668	-2,9299	0,9915

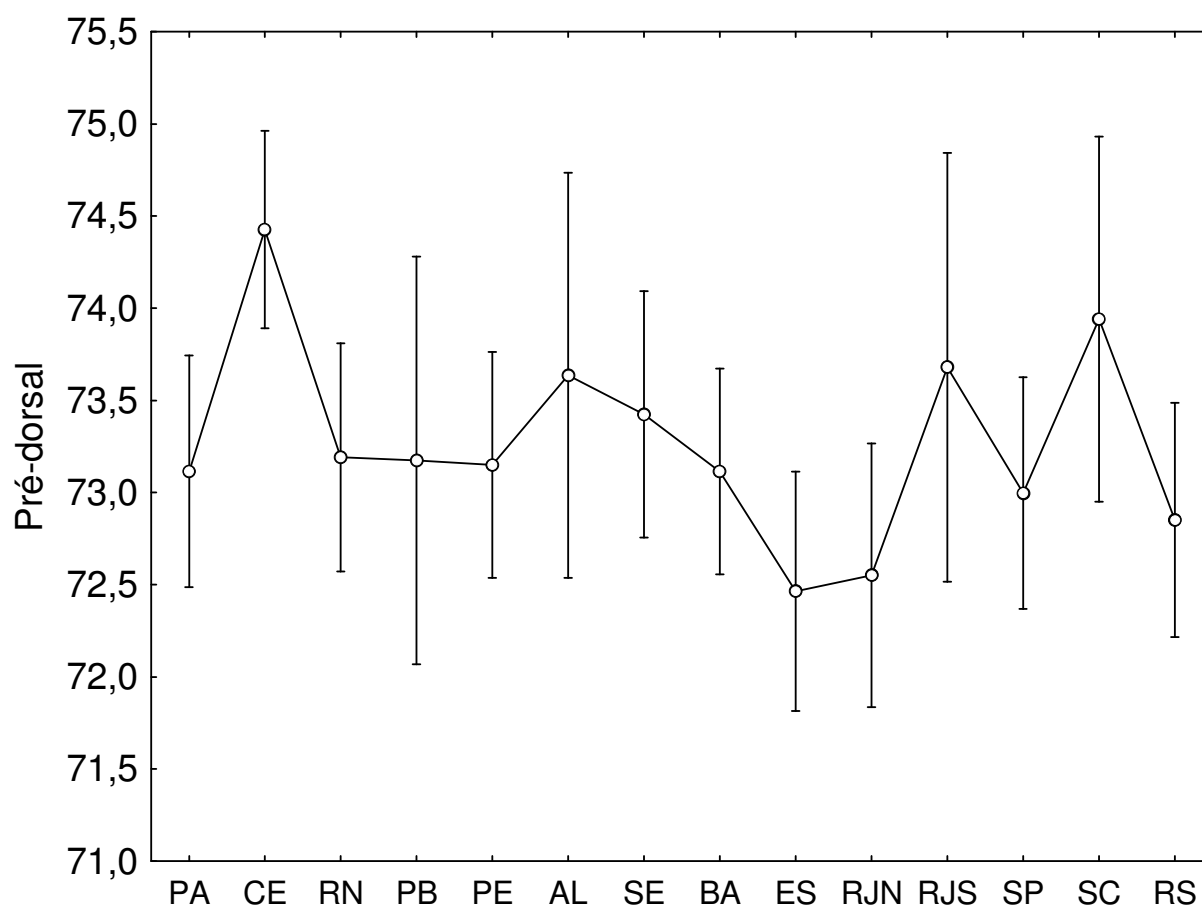


Figura 43 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-Dorsal para as diferentes localidades, obtidas pelo Método dos Mínimos Quadrados.

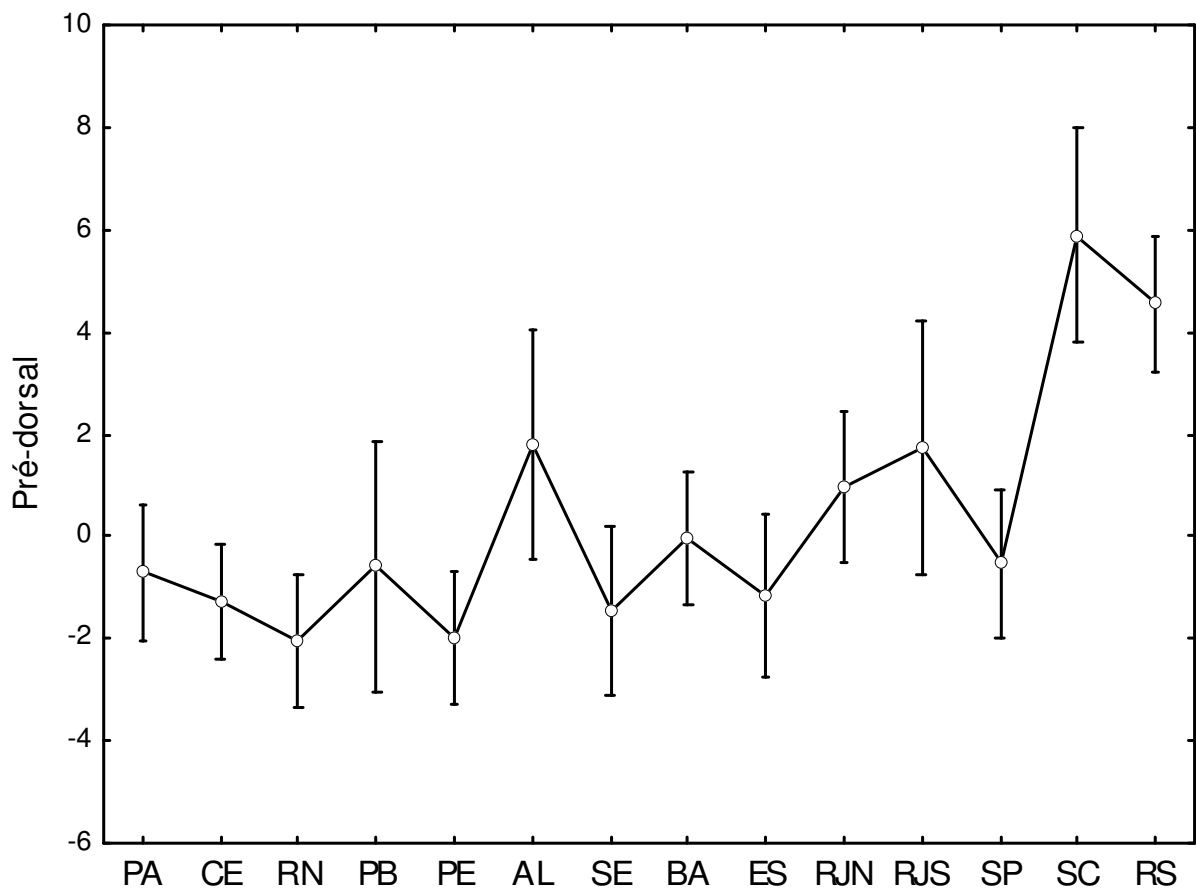


Figura 44 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do Comprimento da Pré-Dorsal com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Tabela 20 - Teste SNK aplicado à variação do Comprimento da Pré-Dorsal entre os locais, com os dados transformados pelo Método dos Resíduos.

Localidades	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
RN	****		
PE	****		
SE	****		
CE	****		
ES	****		
PA	****		
PB	****		
SP	****		
BA	****		
RJN	****		
RJS	****	****	
AL	****		
RS		****	****
SC			****

## Padrões multivariados

*Lycengraulis grossidens* exibiu um padrão de variação morfométrica entre as localidades amostradas de acordo com a técnica de ordenação de Análises de Componentes Principais - ACP (Figura 45). De acordo com ACP os caracteres morfométricos apresentaram um padrão de gradual transição nos caracteres entre os espécimes ao longo das localidades examinadas. O fator I de ACP que contém maior explicação da variabilidade (32,48%) não apresentou um padrão evidente entre as localidades e que teve maior peso para comprimento dos rastros branquiais (**0,197**), comprimento da maxila (**-0,166**) e comprimento da face (**-0,196**) (Figuras 46, 47 e Tabela 21). O fator II apresentou um padrão de diferenciação geográfica associado à forma dos peixes, explicando um adicional de 15,2% da variação total, com padrões de maiores distâncias pré-anal (peso = **-0,331**) e pré-dorsal (peso = **-0,336**) para Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Tabela 21). Amostras do Norte-Nordeste, incluindo o Espírito Santo, foram concentradas na parte superior do gráfico, indicando menores valores para estas distâncias, enquanto amostras do Rio de Janeiro e São Paulo apresentaram posições intermediárias.

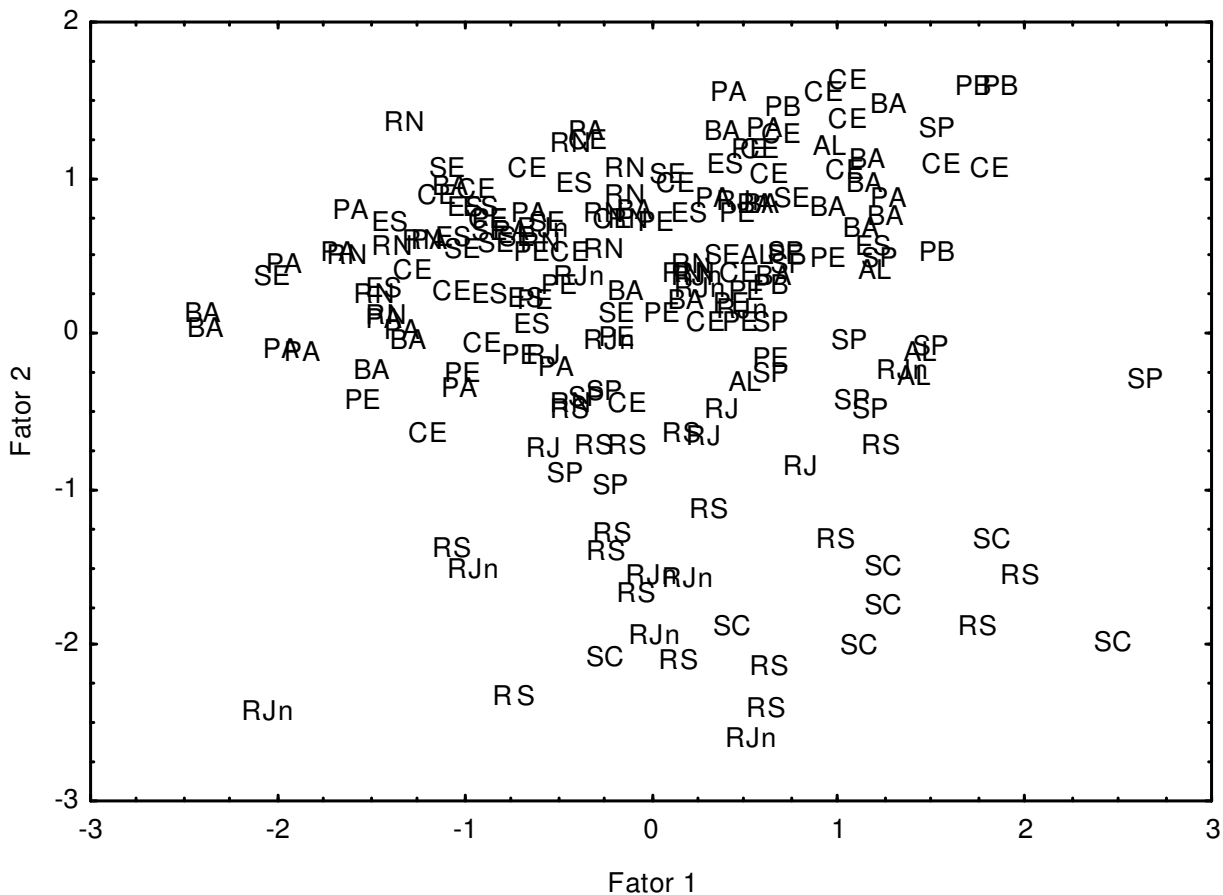


Figura 45- Diagrama de ordenação dos dados morfométricos de *L. grossidens*, após a transformação de Aitchinson através da Análise dos Componentes Principais, com as amostras codificadas pelos locais de coleta.

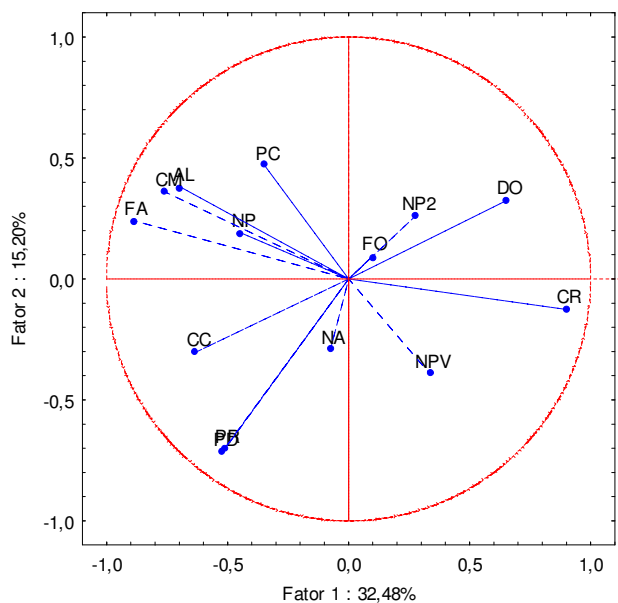


Figura 46 – Projeção das variáveis morfométricas (Fator loading) utilizadas na Análise de Componentes Principais.



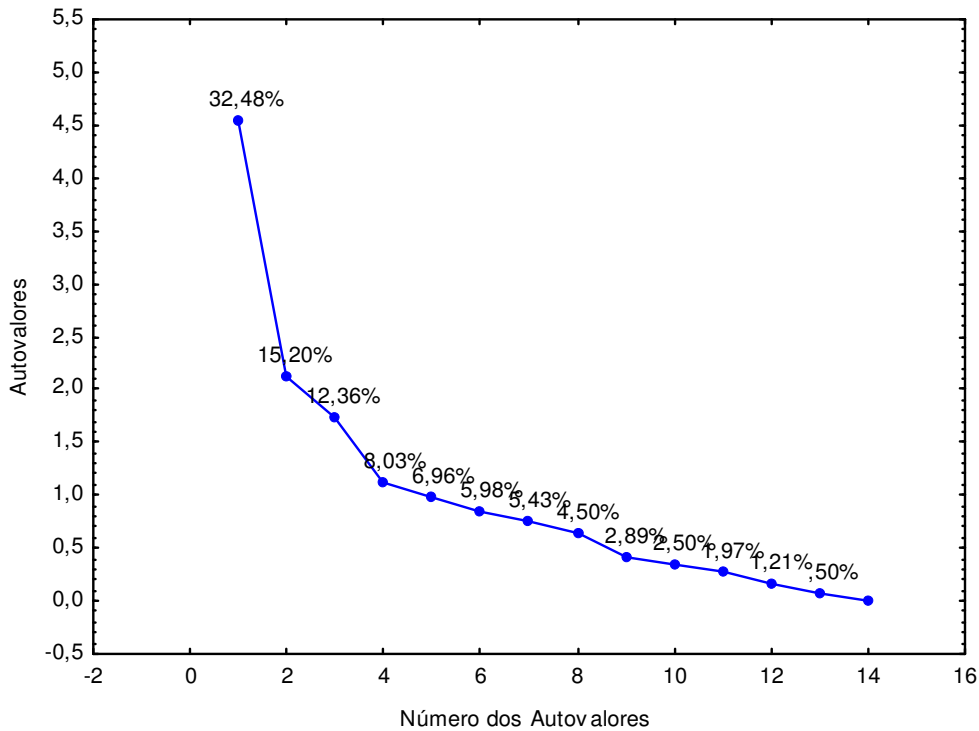


Figura 47 - Variação dos 13 Autovalores das variáveis morfométricas utilizadas na Análise dos Componentes Principais.

Tabela 21 – Pesos das variáveis morfométricas de *Lycengraulis grossidens* sobre os dois primeiros fatores da Análise de Componentes Principais, após transformação de Aitchinson sobre os dados brutos.

Variáveis	Fator 1	Fator 2
Altura do corpo (Al)	-0,153	0,179
Comprimento da cabeça (Cc)	-0,138	-0,142
Comprimento da maxila (Cm)	<b>-0,166</b>	0,168
Diâmetro do olho (Do)	0,144	0,153
Comprimento do focinho (Fo)	0,021	0,044
Comprimento da face (Fa)	<b>-0,196</b>	0,113
Comprimento da base da nadadeira peitoral (Np)	-0,098	0,089
Comprimento do maior raio da nadadeira peitoral (Np2)	0,061	0,122
Comprimento da base da nadadeira pélvica (Npv)	0,074	-0,184
Comprimento da base da nadadeira anal (Na)	-0,016	-0,137
Pré-anal (Pr)	-0,113	<b>-0,331</b>
Pré-dorsal (Pd)	-0,114	<b>-0,336</b>
Altura do pedúnculo caudal (Pc)	-0,076	0,221
Comprimentos dos rastros branquiais (Cr)	<b>0,197</b>	-0,058

O método passo a passo (stepwise) da Análise Discriminante apresentou uma separação significativa das amostras analisadas (Figura 48 e Tabela 22), selecionando para a análise apenas sete das catorze variáveis morfológicas (Tabela 23). O fator 1 foi o que separou melhor as localidades (Figura 48 e Tabela 22), apresentando a presença de dois grupos: um grupo formado pelas amostras do Pará até o Espírito Santo, outro pelas amostras do Rio de Janeiro (sul), São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Os peixes do Rio de Janeiro (norte) distribuíram-se amplamente ao longo deste fator. O fator 2 explicou um adicional de 14,8% da variação total, tendo evidenciado separação das amostras do Rio de Janeiro e São Paulo das amostras de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Desta forma, os dois primeiros eixos da análise discriminante, detectaram a presença de três grupos morfométricos. A separação dos grupos foi significativa (Tabela 22) e os coeficientes das variáveis utilizados nas amostras podem ser verificados na Tabela 23. O método “Jackknife” da análise discriminante confirmou uma separação dos grupos estabelecidos, com a percentagem correta de classificação passando de 45% para 86% com a formação dos grupos (Tabela 24 e 25).

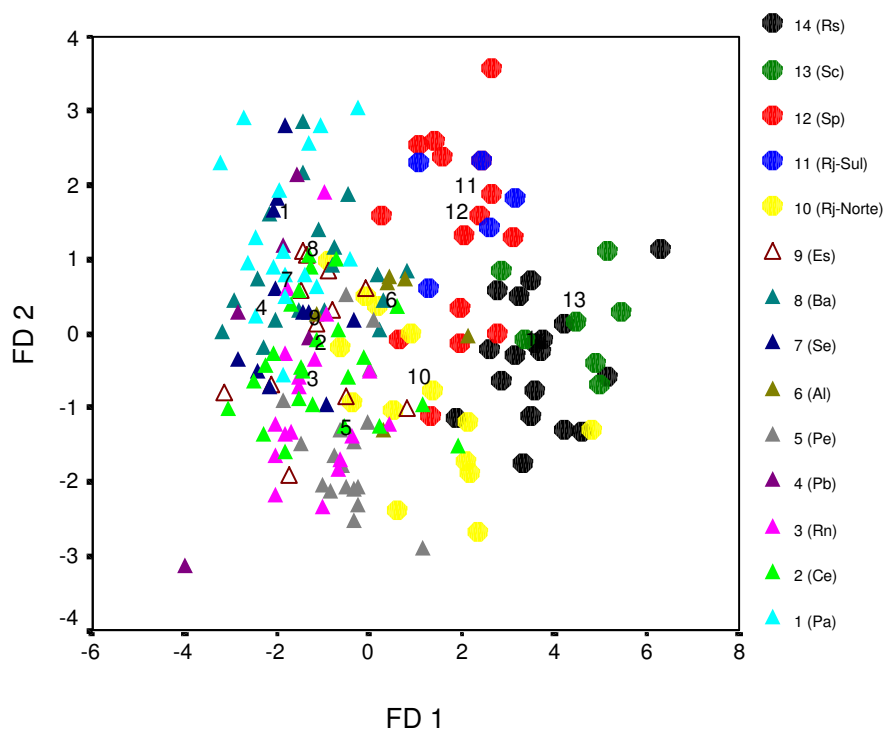


Figura 48 – Diagrama de dispersão dos dois primeiros fatores da Função Discriminante das variáveis morfológicas transformadas pelo método de Aitchinson.

Tabela 22 - Resultado da Análise Discriminante independente do tamanho a partir da transformação de Aitchinson dos dados morfométricos.

<b>Função discriminante</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>Percentual de explicação</b>	64,9	15,5
<b>Lambda de Wilk</b>	0,036	0,180
<b>X<sup>2</sup> - Lambda de Wilk</b>	585,371**	302,688**

\*\* P<0,01

Tabela 23 - Coeficientes da Análise Discriminante independente do tamanho com os dados morfométricos transformados pelo método do Aitchinson.

<b>Função discriminante</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>CC</b>	,278	-,775
<b>CM</b>	-,753	,732
<b>DO</b>	-,448	,861
<b>NA</b>	,321	,718
<b>PD</b>	,810	,747
<b>PC</b>	-,420	,236
<b>CR</b>	,810	,306

Tabela 24 - Número de indivíduos corretamente classificado de acordo com cada local de coleta. Estimativa foi produzida por Jackknifing

Local	Pa	Ce	Rn	Pb	Pe	Al	Se	Ba	Es	Rj n	Rj s	Sp	Sc	Rs	%correta
<b>PA</b>	8	1	0	0	0	0	0	5	2	0	1	0	0	0	<b>47</b>
<b>CE</b>	1	5	0	4	5	1	2	2	2	2	0	0	0	0	<b>21</b>
<b>RN</b>	1	3	13	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	<b>72</b>
<b>PB</b>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	<b>20</b>
<b>PE</b>	0	3	1	0	12	1	0	1	0	0	0	0	0	0	<b>67</b>
<b>AL</b>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	<b>17</b>
<b>SE</b>	3	1	2	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	<b>27</b>
<b>BA</b>	4	1	1	2	0	1	4	2	1	1	0	1	0	0	<b>11</b>
<b>ES</b>	1	0	0	0	0	1	3	1	6	0	0	0	0	0	<b>50</b>
<b>RJN</b>	0	1	2	0	0	2	0	1	0	5	0	1	0	2	<b>36</b>
<b>RJS</b>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0	<b>60</b>
<b>SP</b>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	9	0	0	<b>60</b>
<b>SC</b>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	1	<b>71</b>
<b>RS</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	4	11	<b>61</b>
<b>Total</b>	18	18	20	7	18	11	13	15	13	10	8	14	9	14	<b>45</b>

Tabela 25 - Número de indivíduos corretamente classificados de acordo com os grupos estabelecidos pela Análise Discriminante. Estimativa foi produzida por Jackknifing.

Províncias Zoogeográficas	PA até ES	RJ (norte)	RJ (sul) e SP	SC e RS	% correta
<b>PA até ES</b>	117	8	4	0	<b>91</b>
<b>RJ (norte)</b>	4	6	3	1	<b>43</b>
<b>RJ (sul) e SP</b>	1	3	16	0	<b>80</b>
<b>SC e RS</b>	0	1	2	22	<b>88</b>
<b>Total</b>	122	18	25	23	<b>86</b>

## 5.2. Caracteres merísticos

### Padrões univariados

#### 5.2.1 Número de Raios da Nadadeira Dorsal (NRD)

O número de raios da nadadeira dorsal variou entre 12 e 16, porém a maioria dos peixes apresentou 14 a 15 raios (Tabela 26). A análise comparativa das médias do número de raios dos peixes entre as localidades (Figura 49) não apresentou padrão evidente de variação geográfica, com o Rio de Janeiro (norte) apresentando menores médias, e Espírito Santo, as maiores. O teste SNK detectou diferenças apenas entre o Espírito Santo e o Rio de Janeiro (norte).

Tabela 26 - Variação do número de raios da nadadeira dorsal de *Lycengraulis grossidens* por localidades da costa brasileira.

Regiões	Número de raios da nadadeira dorsal (NRD)				
	12	13	14	15	16
PA	-	1	9	6	-
CE	-	-	13	10	1
RN	-	-	8	10	-
PB	-	-	1	4	-
PE	-	-	9	9	-
AL	-	-	3	4	-
SE	-	-	2	8	-
BA	-	1	6	15	-
ES	-	-	1	12	3
RJN	-	3	7	4	-
RJS	-	-	3	2	-
SP	2	1	3	10	-
SC	-	-	4	3	-
RS	-	-	5	12	1

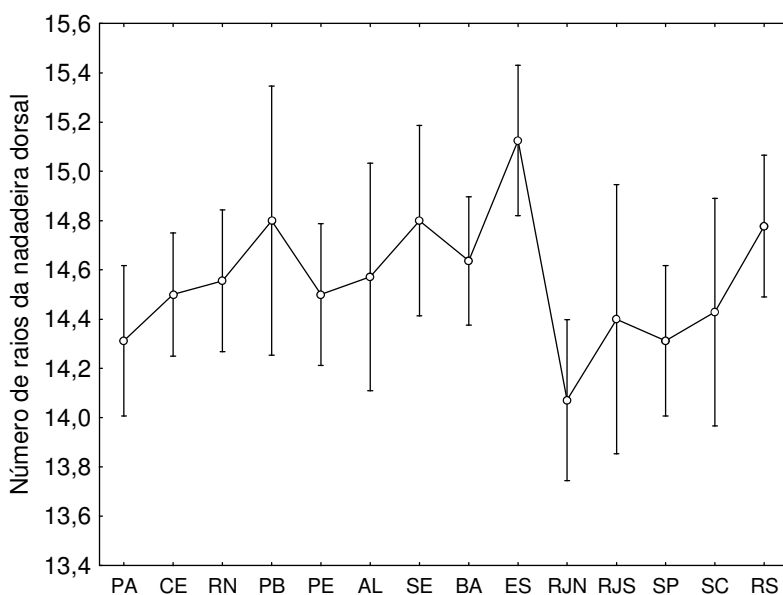


Figura 49 - Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de raios da nadadeira dorsal de *Lycengraulis grossidens* por localidades da costa brasileira.

### 5.2.2 Número de Raios da Nadadeira Anal (NRA)

O número de raios variou de 21 a 28, com a maioria dos peixes apresentando 25 a 26 raios (Tabela 27). Não foram observadas variações nas médias deste caráter entre as localidades examinadas (Figura 50), com o teste SNK também não tendo detectado diferenças significativas.

Tabela 27 – Variação do número de raios da nadadeira anal de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

Regiões	Número de raios da nadadeira anal (NRA)								
	21	22	23	24	25	26	27	28	
PA	-	-	3	3	3	3	3	-	
CE	-	-	-	4	14	4	2	-	
RN	-	-	-	4	11	3	-	-	
PB	-	-	-	-	4	1	-	-	
PE	-	-	5	3	4	4	2	-	
AL	-	-	-	-	2	4	1	-	
SE	-	-	-	1	4	4	2	-	
BA	-	-	2	1	-	13	6	-	
ES	-	-	-	-	-	12	3	-	
RJN	-	-	1	2	6	4	1	-	
RJS	-	-	-	1	-	2	2	-	
SP	1	2	-	2	1	4	4	2	
SC	-	-	-	3	4	-	-	-	
RS	-	-	-	3	8	4	3	-	

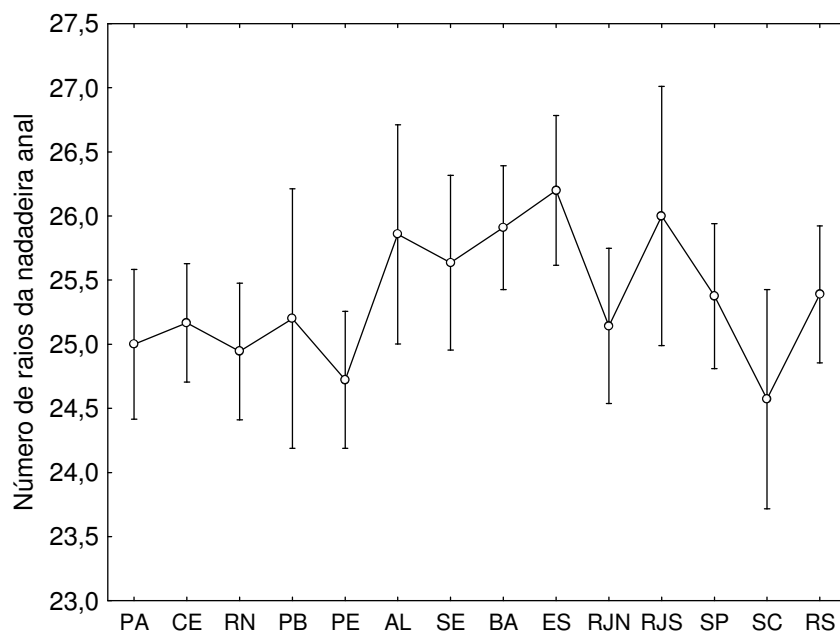


Figura 50 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de raios da nadadeira anal de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

### 5.2.3 Número de Raios da Nadadeira Peitoral (NRP)

O número de raios da nadadeira peitoral variou de 14 a 17 com a maioria dos peixes apresentando 15 raios (Tabela 28). As médias mais baixas foram observadas nas amostras de Sergipe e Rio de Janeiro (norte) (Figura 51), porém o teste SNK não apresentou diferenças significativas entre os locais de coleta.

Tabela 28 – Variação do número de raios da nadadeira peitoral de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

Regiões	Número de raios da nadadeira peitoral (NRP)			
	14	15	16	17
PA	2	14	-	-
CE	1	16	7	-
RN	2	15	1	-
PB	1	2	2	-
PE	-	17	1	-
AL	-	7	-	-
SE	3	8	-	-
BA	3	13	5	1
ES	-	12	4	-
RJN	4	9	1	-
RJS	-	4	1	-
SP	2	9	5	-
SC	-	7	-	-
RS	1	14	3	-

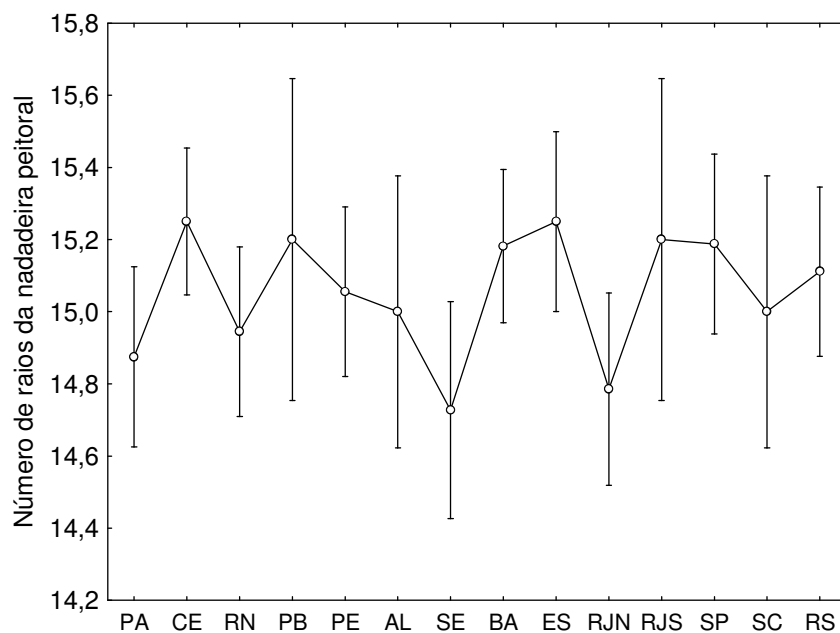


Figura 51 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de raios da nadadeira peitoral de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

#### 5.2.4 Número de Rastros do Ramo Inferior do Primeiro Arco Branquial (ANRL)

O número de rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial variou de 16 a 25, de acordo com a localização da amostragem ((Tabela 29). Um padrão de variação latitudinal ao longo das localidades amostradas foi observado, com os locais de latitudes mais elevadas apresentando maiores médias (Figura 52). O teste SNK evidenciou a presença de quatro grupos, o primeiro formado por Santa Catarina e Rio Grande do Sul, o segundo por Rio de Janeiro e São Paulo, o terceiro pelas amostras do Ceará até o Espírito Santo, e o último um grupo formado pelas amostras do Pará.

Tabela 29 – Variação do número de rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

Regiões	Número de rastros do ramo inferior (ANRL)									
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
PA	5	10	1	1	-	-	-	-	-	-
CE	-	2	8	11	3	-	-	-	-	-
RN	-	1	11	6	-	-	-	-	-	-
PB	-	-	3	2	-	-	-	-	-	-
PE	-	2	8	7	1	-	-	-	-	-
AL	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-
SE	-	-	8	3	-	-	-	-	-	-
BA	-	2	3	6	4	3	-	-	-	-
ES	-	-	-	10	2	-	-	-	-	-
RJN	-	-	-	3	7	4	-	-	-	-
RJS	-	-	-	-	3	2	-	-	-	-
SP	-	-	-	6	6	3	1	-	-	-
SC	-	-	-	-	-	-	-	2	3	2
RS	-	-	-	-	1	-	1	7	9	-

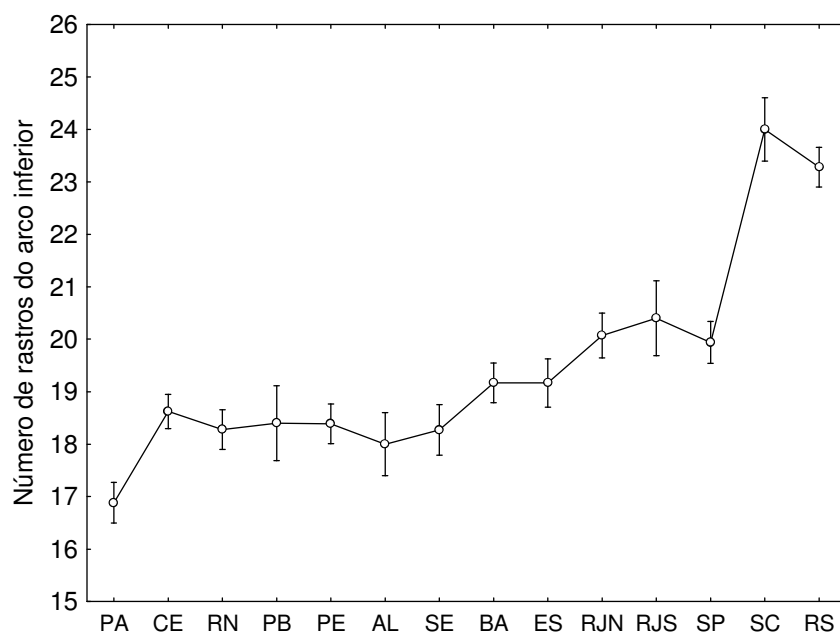


Figura 52 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de rastros do ramo inferior do primeiro arco branquial de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.



### 5.2.5 Número de Rastros do Ramo Superior do Primeiro Arco Branquial (ANRU)

O número de rastros do ramo superior do primeiro arco branquial variou de 11 a 20 dependendo da localidade onde o peixe foi coletado (Tabela 30). Uma variação latitudinal foi observada, com as amostras do Pará tendo apresentado as menores médias e as de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, as maiores (Figura 53).

Tabela 30 – Variação do número de rastros do ramo superior do primeiro arco branquial de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

Regiões	Número de rastros do arco superior (ANRU)									
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
PA	4	4	4	5	-	-	-	-	-	-
CE	-	3	12	8	1	-	-	-	-	-
RN	-	-	2	11	5	-	-	-	-	-
PB	-	-	-	1	2	2	-	-	-	-
PE	-	-	-	10	6	2	-	-	-	-
AL	-	-	-	6	1	-	-	-	-	-
SE	-	4	6	1	-	-	-	-	-	-
BA	-	2	2	11	3	-	-	-	-	-
ES	-	-	6	6	-	-	-	-	-	-
RJN	-	-	4	2	1	4	2	1	-	-
RJS	-	-	-	-	1	4	-	-	-	-
SP	-	-	-	1	8	5	2	-	-	-
SC	-	-	-	-	-	-	-	2	3	2
RS	-	-	-	-	-	1	1	3	10	3

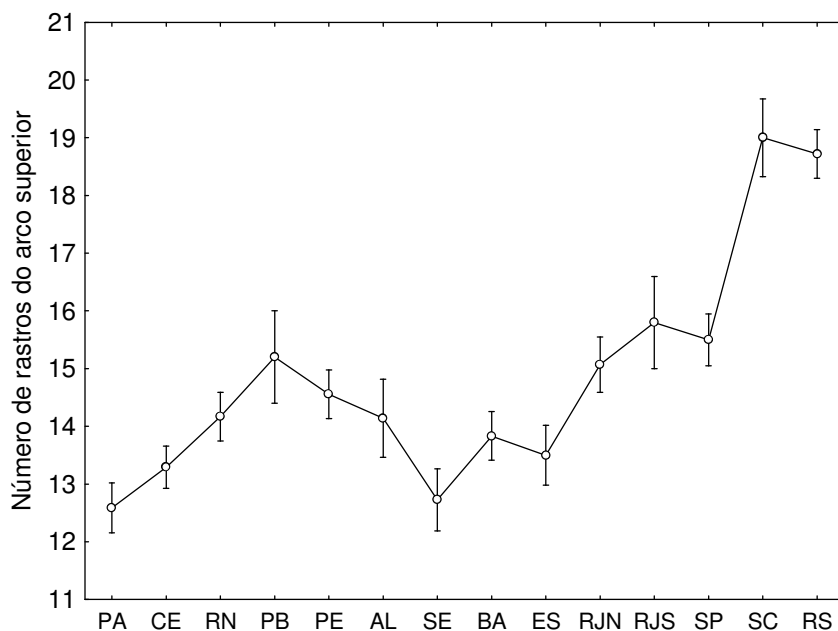


Figura 53 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número de rastros do ramo superior do primeiro arco branquial de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

### 5.2.6 Número Total de Rastros do Primeiro Arco Branquial (TR)

Como era de se esperar, o número total de rastros do primeiro arco branquial apresentou uma variação latitudinal bem evidenciada (Tabela 31), com Santa Catarina e Rio Grande do Sul apresentando maiores médias (Figura 54).

Tabela 31 – Variação do número total de rastros do primeiro arco branquial de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

Regiões	Número total de rastros do primeiro arco branquial (TR)																			
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	
PA	1	4	2	7	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CE	-	-	-	1	4	15	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
RN	-	-	-	1	1	8	5	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
PB	-	-	-	-	-	1	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
PE	-	-	-	-	1	6	7	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
AL	-	-	-	-	-	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SE	-	-	-	4	4	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
BA	-	-	-	1	4	2	3	5	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ES	-	-	-	-	-	5	6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
RJN	-	-	-	-	-	2	3	1	1	1	5	-	1	-	-	-	-	-	-	
RJS	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	
SP	-	-	-	-	-	-	1	2	8	2	1	1	1	-	-	-	-	-	-	
SC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	1	2	1	
RS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	2	6	6	2	-	

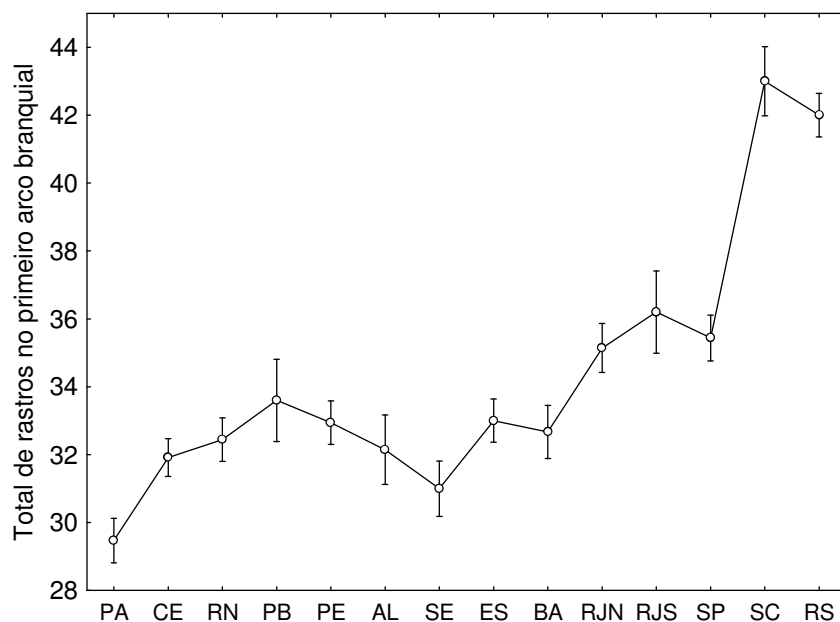
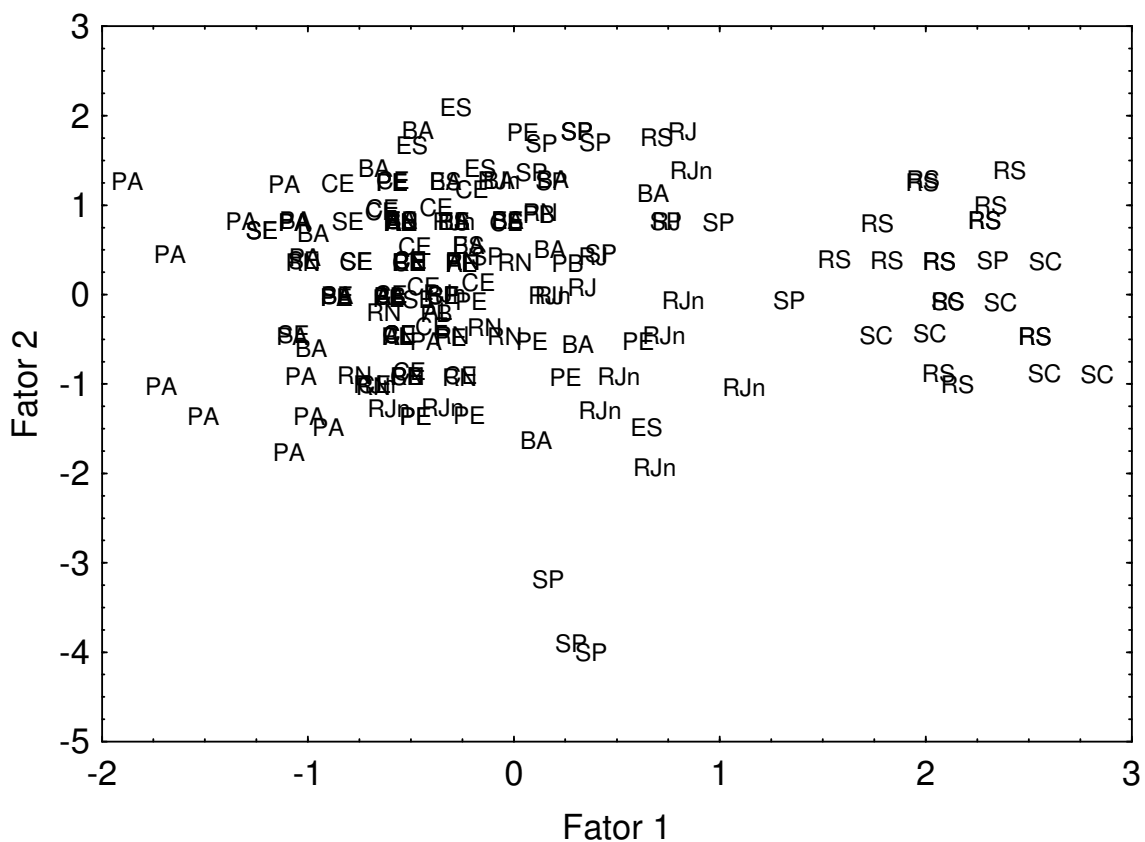


Figura 54 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do número total de rastros do primeiro arco branquial de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira.

### **Padrões multivariados**

Foi possível evidenciar a presença de quatro padrões através do uso da técnica de Ordenação de Análise de Componentes Principais, com base nos caracteres merísticos. O primeiro componente explicou 36,8% da variação total, evidenciando o padrão citado acima na formação dos grupos. Um grupo localizado mais à direita do diagrama de ordenação foi formado pelas amostras de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Um segundo grupo, contíguo a este primeiro, foi formado pelas amostras do Rio de Janeiro e São Paulo, seguido de um terceiro grupo formado pelas amostras do Ceará até o Espírito Santo. O quarto e último grupo, foi formado pelas amostras do Pará, situando-se na extremidade esquerda do diagrama (Figura 55). Os coeficientes do primeiro componente a apresentar maiores correlações foram os números de rastros inferiores e superiores do primeiro arco branquial (Tabela 32). O segundo componente explicou um adicional de 30,1% da variação total, no entanto, sem evidenciar um padrão de variação das amostras, com maiores contribuições para o número de raios das nadadeiras dorsal e anal (Tabela 32).



F

Figura 55 - Análise dos componentes principais para os locais de coleta em relação aos caracteres merísticos.

Tabela 32 – Peso dos componentes principais para os caracteres merísticos de *Lycengraulis grossidens*.

Variáveis	Fator 1	Fator 2
Número de rastros do ramo inferior (ANRL)	<b>0,514</b>	0,073
Numero de rastros do ramo superior (ANRU)	<b>0,517</b>	0,024
Número de raios da nadadeira dorsal (NRD)	-0,017	<b>0,541</b>
Número de raios da nadadeira anal (NRA)	-0,098	<b>0,525</b>
Número de raios da nadadeira peitoral (NRP)	0,036	0,297

A Análise Discriminante dos caracteres merísticos também apresentou uma separação significativa das amostras analisadas (Figura 56 e Tabela 33). Através do eixo 1 foi possível observar a presença de quatro grupos, assim como na ACP. O eixo 2 não apresentou um padrão evidente de separação das amostras. Os coeficientes das variáveis utilizados nas amostras podem ser verificados na Tabela 34. O método “Jackknife” da análise discriminante confirmou a boa separação dos grupos estabelecidos, com a percentagem correta de classificação passando de 34%, quando todos os locais foram considerados em separado, para 75%, quando os locais foram agrupados em 4 grupos e no local de transição Rio de Janeiro-norte (Tabela 35 e 36).

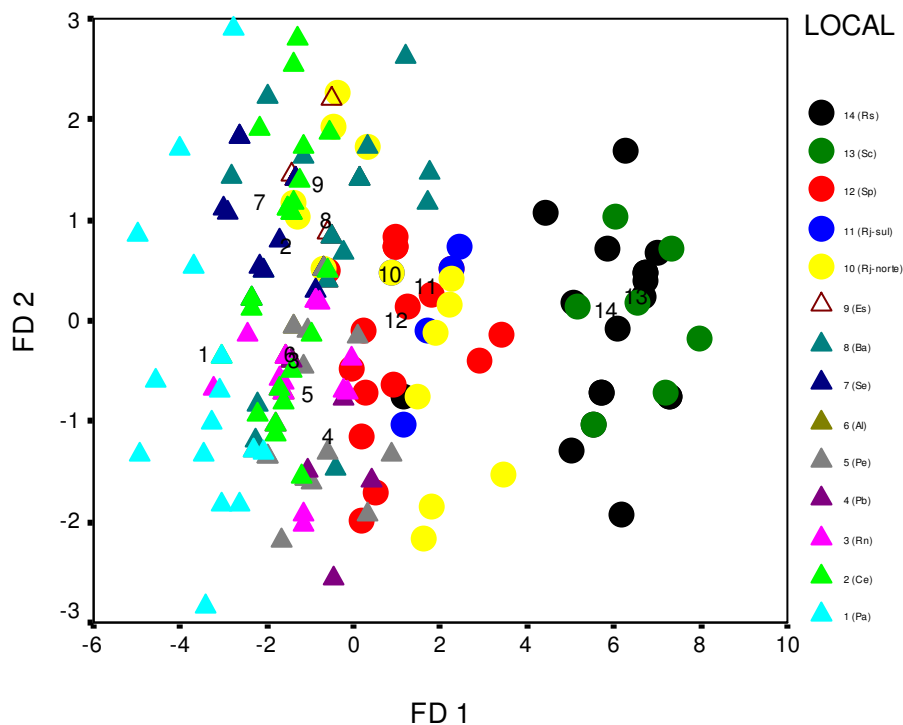


Figura 56 – Função discriminante para os locais de coleta utilizando variáveis merísticas de *Lycengraulis grossidens*.

Tabela 33 - Resultado da análise discriminante independente do tamanho a partir da transformação de Aitchinson dos dados morfológicos. Stepwise method.

<b>Função discriminante</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>Percentual de explicação</b>	90,2	5,6
<b>Lambda de Wilk</b>	0,056	0,484
<b>X<sup>2</sup> – Lambda de Wilk</b>	500,6**	127,4**

\*\* P<0,01

Tabela 34 - Coeficiente da análise discriminante independente do tamanho com os dados morfométricos transformados pelo método do Aitchinson. (método Wilks' lambda).

<b>Função discriminante</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>ANRL</b>	0,695	0,728
<b>ANRU</b>	0,577	-0,811
<b>NRD</b>	-0,066	0,020
<b>NRA</b>	0,208	0,362
<b>NRP</b>	-0,004	-0,049

Tabela 35 - Número de indivíduos corretamente classificado de acordo com cada local de coleta. Estimativa foi produzida por Jackknifing.

<b>Local</b>	<b>PA</b>	<b>CE</b>	<b>RN</b>	<b>PB</b>	<b>PE</b>	<b>AL</b>	<b>SE</b>	<b>BA</b>	<b>ES</b>	<b>RJN</b>	<b>RJS</b>	<b>SP</b>	<b>SC</b>	<b>RS</b>	<b>%correta</b>
<b>PA</b>	10	0	0	0	1	2	2	0	0	0	0	0	0	0	<b>67</b>
<b>CE</b>	1	6	5	1	0	2	5	1	3	0	0	0	0	0	<b>25</b>
<b>RN</b>	1	4	6	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>33</b>
<b>PB</b>	0	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>60</b>
<b>PE</b>	0	1	5	5	1	2	0	2	0	1	0	1	0	0	<b>6</b>
<b>AL</b>	0	0	1	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>71</b>
<b>SE</b>	0	3	0	0	0	0	6	0	1	0	0	0	0	0	<b>60</b>
<b>BA</b>	0	0	0	0	1	3	3	2	6	1	2	0	0	0	<b>11</b>
<b>ES</b>	0	0	0	0	0	0	0	6	5	0	0	0	0	0	<b>45</b>
<b>RJN</b>	0	2	0	0	0	0	0	1	3	0	3	5	0	0	<b>0</b>
<b>RJS</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	<b>60</b>
<b>SP</b>	0	0	0	3	1	0	0	2	0	2	8	0	0	0	<b>0</b>
<b>SC</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	<b>71</b>
<b>RS</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	11	<b>61</b>
<b>Total</b>	12	16	17	16	7	17	16	14	18	5	16	8	11	13	<b>34</b>

Tabela 36 - Número de indivíduos corretamente classificado de acordo com os grupos estabelecidos pela análise discriminante. Estimativa foi produzida por Jackknifing..

<b>Localidades</b>	<b>PA</b>	<b>CE até ES</b>	<b>RJ (norte)</b>	<b>RJ (sul) e SP</b>	<b>SC e RS</b>	<b>% correta</b>
<b>PA</b>	13	2	0	0	0	<b>87</b>
<b>CE até ES</b>	15	87	6	3	0	<b>78</b>
<b>RJ (norte)</b>	0	5	3	6	0	<b>21</b>
<b>RJ (sul) e SP</b>	0	2	5	13	1	<b>62</b>
<b>SC e RS</b>	0	0	0	1	24	<b>96</b>
<b>Total</b>	28	96	14	23	25	<b>75</b>

### 5.3. Caracterização ambiental da região estudada

Diferenças significativas para todas as variáveis ambientais analisadas foram encontradas através da Análise de Variância com um padrão de variação tendo sido detectado ao longo das localidades examinadas para a costa brasileira (Tabela 37), com tais padrões tendo sido confirmados através do teste SNK.

Tabela 37 - Análise de variância para os parâmetros ambientais analisados ao longo da costa brasileira.

<b>VARIÁVEIS AMBIENTAIS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Salinidade	422,1	0,00**
Temperatura	342,5	0,00**
Oxigênio	24,73	0,00**
pH	112,7	0,00**
Sílica	189,4	0,00**
Fósforo	93,25	0,00**
Nitrito	10,24	0,00**
Nitrato	104,5	0,00**

#### 5.3.1 Temperatura da Água

Uma variação latitudinal ao longo da costa foi apresentada, com as amostras do Pará até a Bahia apresentando as maiores médias, enquanto o Espírito Santo apresentou valores intermediários, e as amostras do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul, as menores médias (Figura 57 e Tabela 38). As diferenças nas médias de temperatura do Norte e Nordeste para o Sudeste-Sul, com exceção do Espírito Santo, foram de aproximadamente 7 graus Celsius, mostrando uma grande diferença entre estas duas áreas.



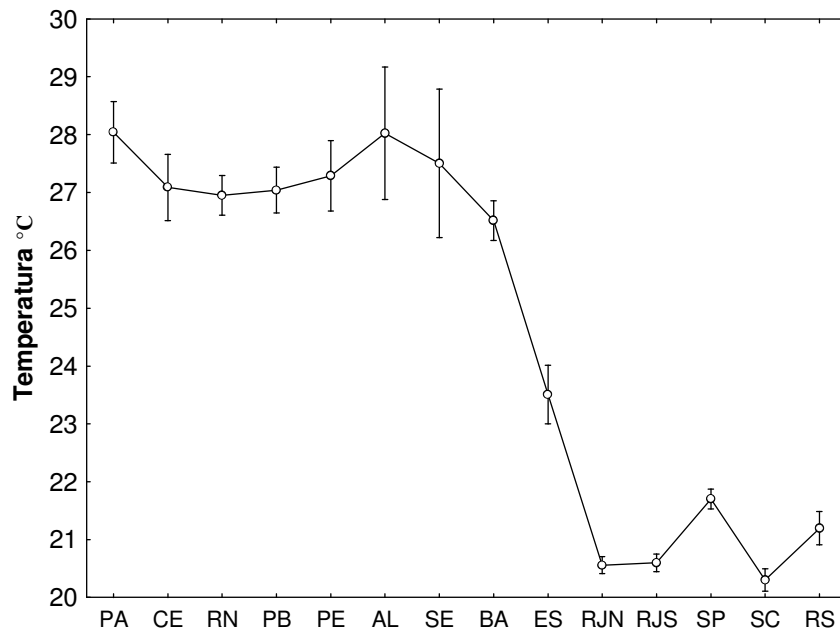


Figura 57 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) de temperatura nas localidades da costa brasileira. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 38 – Médias de temperatura e comparações através do teste SNK para localidades da costa brasileira.

<b>Localidades</b>	<b>Média</b>	<b>Grupo 1</b>	<b>Grupo 2</b>	<b>Grupo 3</b>	<b>Grupo 4</b>	<b>Grupo 5</b>
SC	<b>20,30</b>	****				
RJN	<b>20,55</b>	****				
RJS	<b>20,59</b>	****				
RS	<b>21,19</b>	****	****			
SP	<b>21,70</b>		****			
ES	<b>23,50</b>			****		
BA	<b>26,51</b>				****	
RN	<b>26,95</b>				****	****
PP	<b>27,04</b>				****	****
CE	<b>27,08</b>				****	****
PE	<b>27,28</b>				****	****
SE	<b>27,50</b>				****	****
AL	<b>28,02</b>					****
PA	<b>28,04</b>					****

### 5.3.2 Salinidade

Os menores valores deste parâmetro foram encontrados no Pará, devido a grande influência do rio Amazonas na costa desta região. Uma variação latitudinal foi apresentada, com as maiores médias sendo verificadas do Ceará até o Espírito Santo, e as menores, do Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul (Figura 58 e Tabela 39).

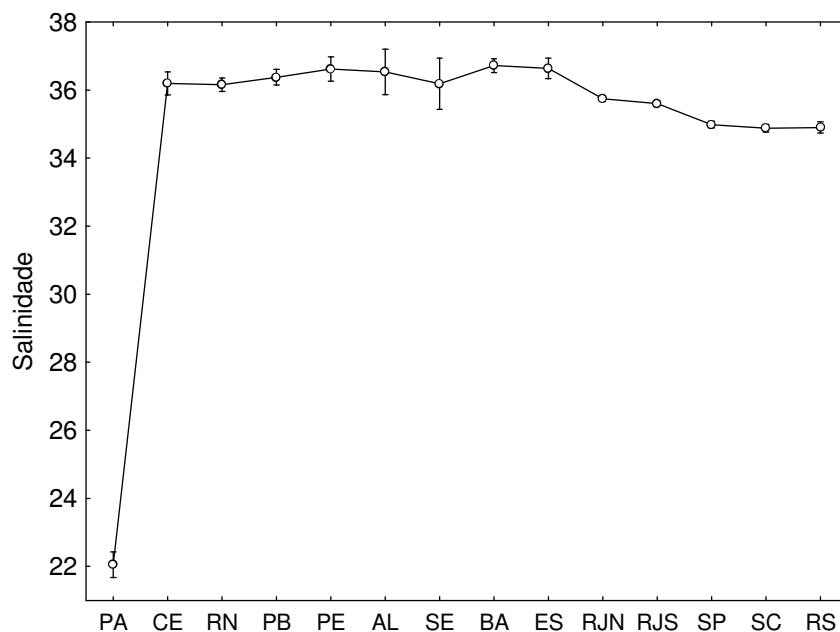


Figura 58 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) da salinidade ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 39 – Teste SNK para a variação da salinidade.

Localidades	Média	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5
PA	<b>22,05</b>	****				
SC	<b>34,87</b>		****			
RS	<b>34,89</b>		****			
SP	<b>34,98</b>		****			
RJS	<b>35,60</b>			****		
RJN	<b>35,73</b>			****	****	
RN	<b>36,15</b>			****	****	****
SE	<b>36,18</b>			****	****	****
CE	<b>36,19</b>			****	****	****
PB	<b>36,37</b>				****	****
AL	<b>36,53</b>					****
PE	<b>36,61</b>					****
ES	<b>36,63</b>					****
BA	<b>36,71</b>					****

### 5.3.3. Oxigênio dissolvido

O Pará apresentou as menores médias para este parâmetro, talvez devido ao grande aporte de matéria orgânica trazida pelo rio Amazonas. Para as demais localidades não foi possível evidenciar um padrão de variação latitudinal (Figura 59 e Tabela 40).

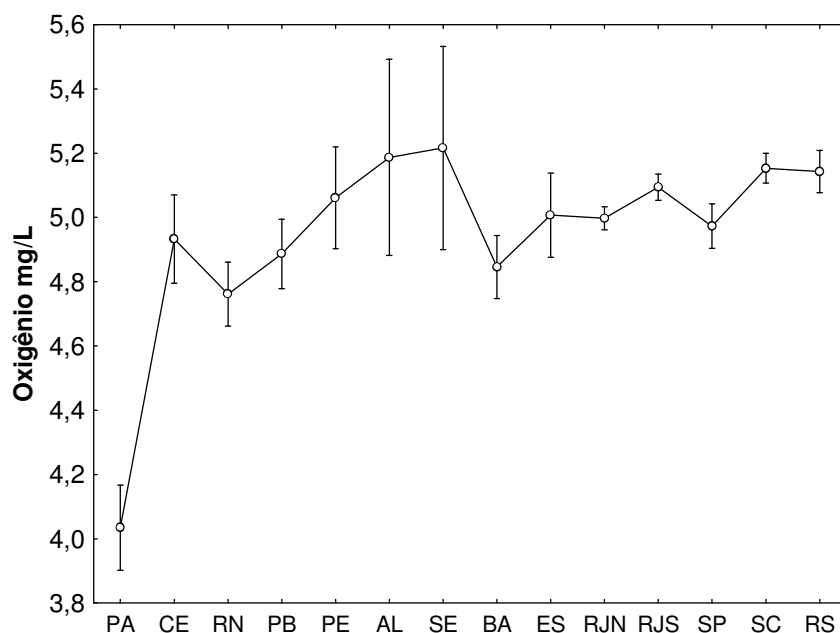


Figura 59 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do oxigênio dissolvido ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 40 – Teste SNK para a variação do oxigênio dissolvido ao longo da costa.

Localidades	Média	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
PA	<b>4,03</b>	****			
RN	<b>4,76</b>		****		
BA	<b>4,84</b>		****	****	
PB	<b>4,88</b>		****	****	****
CE	<b>4,93</b>		****	****	****
SP	<b>4,97</b>		****	****	****
RJN	<b>4,99</b>		****	****	****
ES	<b>5,00</b>		****	****	****
PE	<b>5,06</b>		****	****	****
RJS	<b>5,09</b>		****	****	****
RS	<b>5,14</b>			****	****
SC	<b>5,15</b>			****	****
AL	<b>5,18</b>			****	****
SE	<b>5,21</b>				****

### 5.3.4. Potencial hidrogeniônico (pH)

Assim como o oxigênio, o pH apresentou menores valores no Pará, o que também pode ser devido à ação do rio Amazonas, o qual contribui com elevadas concentrações de ácidos orgânicos dissolvidos de origem alóctone e autóctone. A dissociação destes ácidos na água resulta na redução dos valores de pH do meio, devido ao aumento dos íons  $H^+$  livres. Para as demais localidades não foi possível evidenciar um padrão de variação latitudinal (Figura 60 e Tabela 41).

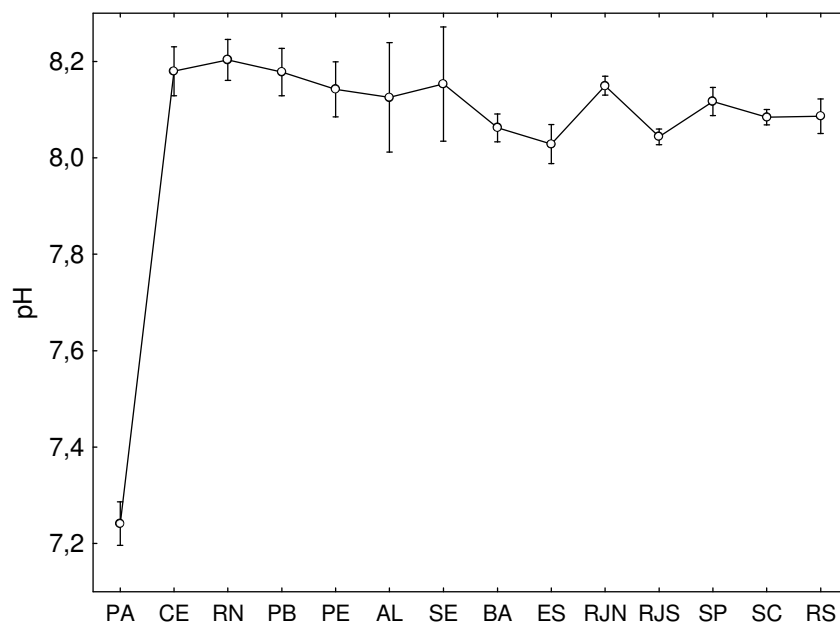


Figura 60 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do pH ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 41 – Teste SNK para variação do pH ao longo da costa.

Localidades	Média	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
PA	<b>7,24</b>	****			
ES	<b>8,02</b>		****		
RJS	<b>8,04</b>		****		
BA	<b>8,06</b>		****	****	
SC	<b>8,08</b>		****	****	****
RS	<b>8,08</b>		****	****	****
SP	<b>8,11</b>		****	****	****
AL	<b>8,12</b>		****	****	****
PE	<b>8,14</b>		****	****	****
RJN	<b>8,14</b>		****	****	****
SE	<b>8,15</b>		****	****	****
PB	<b>8,17</b>			****	****
CE	<b>8,17</b>			****	****
RN	<b>8,20</b>				****

### 5.3.5 Sílica

Podemos observar dois picos desta variável ao longo da costa, justamente nos locais que sofrem influência de dois grandes rios (Amazonas e Paraíba do Sul). É importante destacar que a sílica presente no ambiente aquático é proveniente, principalmente, da decomposição de minerais de silicato de alumínio (e.g. feldspato), que são bastante frequentes em rochas sedimentares; daí a erosão provocada pelos rios levaria a um aumento deste parâmetro em locais próximos de sua foz (Figura 61 e Tabela 42).

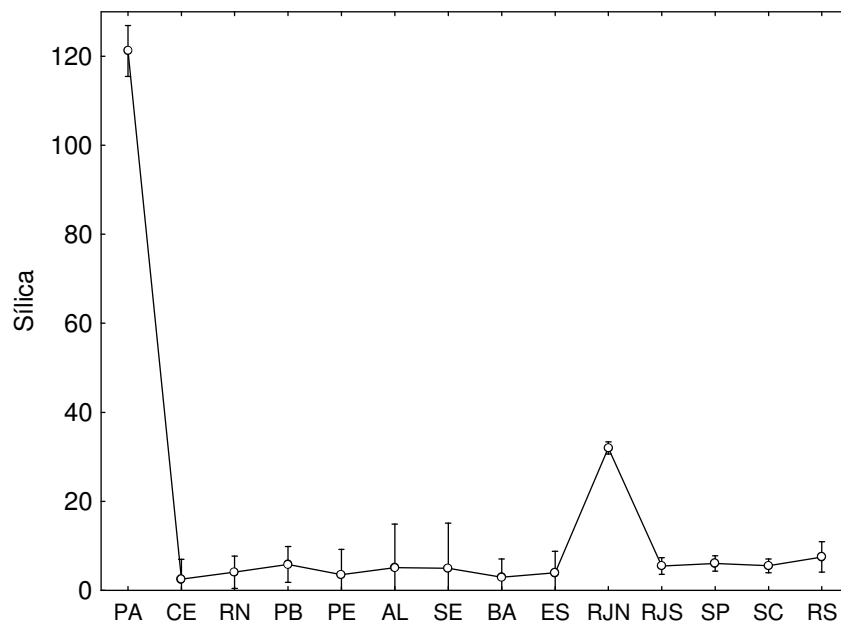


Figura 61 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) da concentração de Sílica ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 42 – Teste SNK para variação da sílica ao longo da costa.

<b>Localidades</b>	<b>Média</b>	<b>Grupo 1</b>	<b>Grupo 2</b>	<b>Grupo 3</b>
CE	<b>2,52</b>	****		
BA	<b>2,91</b>	****		
PE	<b>3,52</b>	****		
ES	<b>3,96</b>	****		
RN	<b>4,04</b>	****		
SE	<b>4,92</b>	****		
AL	<b>5,07</b>	****		
RJS	<b>5,42</b>	****		
SC	<b>5,50</b>	****		
PB	<b>5,80</b>	****		
SP	<b>6,04</b>	****		
RS	<b>7,48</b>	****		
RJN	<b>31,98</b>		****	
PA	<b>121,19</b>			****

### 5.3.6 Fósforo

Além dos elevados valores do Pará, também foi observada uma variação latitudinal nos valores do fósforo, com os maiores valores sendo registrados do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul (Figura 62 e Tabela 43).

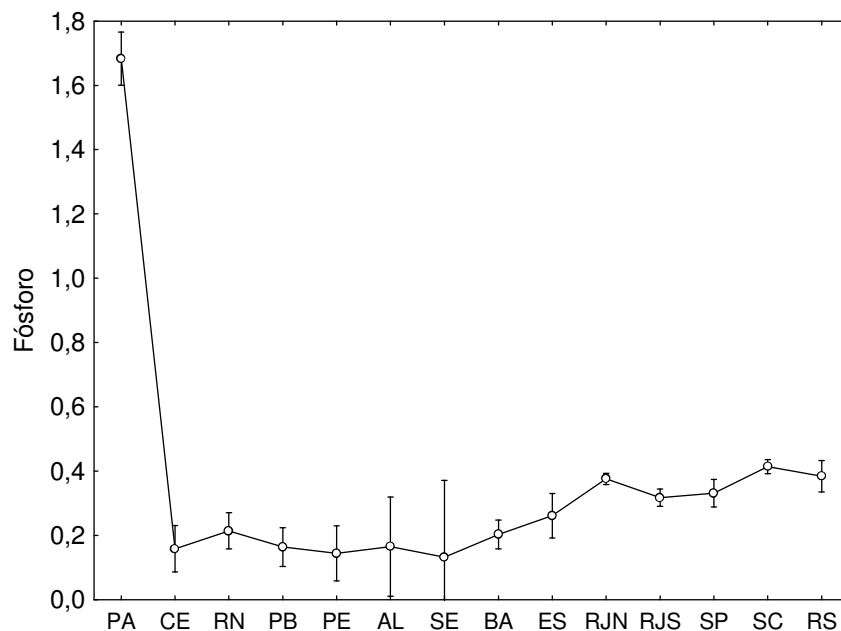


Figura 62 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do fósforo ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 43 - Teste SNK para variação do fósforo ao longo da costa.

Localidades	Média	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
SE	0,13	****			
PE	0,14	****			
CE	0,15	****			
PB	0,16	****			
AL	0,16	****			
BA	0,20	****	****		
RN	0,21	****	****		
ES	0,26	****	****	****	
RJS	0,31	****	****	****	
SP	0,33	****	****	****	
RJN	0,37		****	****	
RS	0,38		****	****	
SC	0,41			****	
PA	1,68				****

### 5.3.7 Nitrito

Um aumento latitudinal do Nitrito foi apresentado ao longo das localidades examinadas, com maiores médias em Santa Catarina e menores no Ceará (Figura 63 e Tabela 44). As amostras do Norte e Nordeste apresentaram uma maior variabilidade, quando comparadas às do Sudeste-Sul.

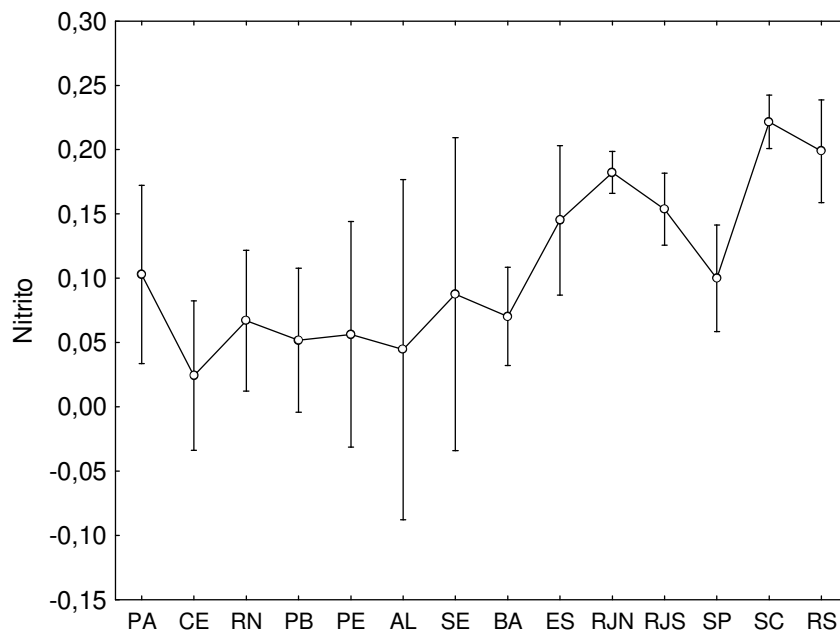


Figura 63 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do nitrito ao longo da costa brasileira. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 44 – Teste SNK para variação do nitrito ao longo da costa.

Localidades	Média	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3
CE	0,02	****		
AL	0,04	****	****	
PB	0,05	****	****	
PE	0,05	****	****	
RN	0,06	****	****	
BA	0,07	****	****	
SE	0,08	****	****	****
SP	0,09	****	****	****
PA	0,10	****	****	****
ES	0,14	****	****	****
RJS	0,15	****	****	****
RJN	0,18	****	****	****
RS	0,19		****	****
SC	0,22			****

### 5.3.8. Nitrato

A maior média foi detectada no Pará, também provavelmente devido a grande influencia do rio Amazonas (Figura 64 e Tabela 45). Em relação às outras localidades, não foi possível detectar um padrão de variação latitudinal, embora Santa Catarina e Rio Grande do Sul tenham apresentado baixos valores.

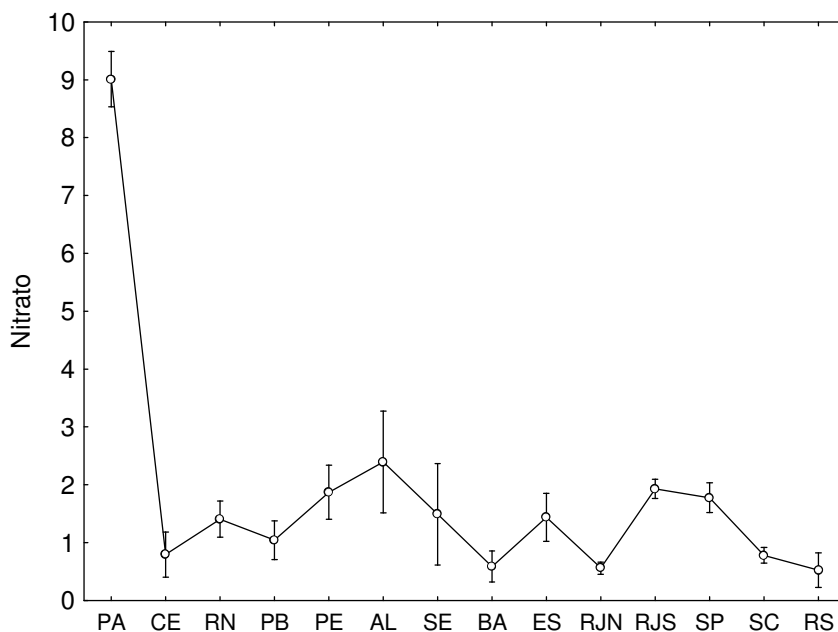


Figura 64 – Média e intervalo de confiança (barras verticais) do nitrato ao longo da costa. Fonte de Dados: DHN/BNDO, 1964-1992.

Tabela 45 – Teste SNK para variação do nitrato ao longo da costa.

Localidades	Média	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
RS	0,52	****			
RJN	0,56	****			
BA	0,58	****			
SC	0,78	****			
CE	0,79	****			
PB	1,04	****	****		
RN	1,40	****	****		
ES	1,43	****	****		
SE	1,49	****	****		
SP	1,77		****	****	
PE	1,87		****	****	
RJS	1,92		****	****	
AL	2,39			****	
PA	9,01				****



## 6. DISCUSSÃO

### 6.1 Variação Geográfica

Quatro populações de *Lycengraulis grossidens* ao longo da costa brasileira são sugeridas por meio das análises dos caracteres morfo-merísticos. A população I, do litoral do Pará, habita uma área sob grande influência do rio Amazonas, com águas de baixa salinidade e alta temperatura. A população II, que se estende do Ceará ao Espírito Santo, é a de distribuição mais ampla, apresentando em geral caracteres morfológicos semelhantes aos da população I, o que poderia indicar fluxo gênico entre as mesmas. A população III compreende os peixes distribuídos entre Rio de Janeiro e São Paulo, e apresenta uma zona de transição com a população II bastante evidenciada no norte do Rio de Janeiro, aparentando ser esta última uma área de hibridização. A população IV, de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, apresenta como características mais marcantes o número e o comprimento dos rastros branquiais, sendo o grupo morfológicamente mais diferenciado.

Estudos morfológicos realizados com algumas espécies de ampla distribuição ao longo da costa brasileira indicaram diferenciação geográfica de populações. YAMAGUTI (1971), estudando a variação geográfica de *Macrodon ancylodon* na costa brasileira, entre as latitudes 18° 36'S (Conceição da Barra, ES) e 32° 10'S (Barra do Rio Grande, RS) encontrou 4 populações. VAZOLLER (1971) determinou numa área muito semelhante, Cabo Frio (RJ, lat. 23°S) e Rio Grande (RS, lat. 33°S), duas populações de *Micropogonias furnieri*, utilizando além de caracteres morfo-merísticos, informações sobre o ciclo de vida. VARGAS (1976) encontrou duas populações de *Paralonchurus brasiliensis* entre Ubatuba, SP (23°S) e Albardão, RS (33°S). Por outro lado, ROSSI-WONGTSCHOWSKI (1978) não encontrou diferenças morfo-merísticas que fossem suficientes para estabelecer diferentes populações de *Sardinella brasiliensis* no sudeste e sul do Brasil, tendo atribuído a uniformidade morfológica à ampla capacidade de dispersão desta espécie. No presente estudo, as quatro populações encontradas de *Lycengraulis grossidens* vivem em sistemas costeiros semi-fechados, como baías e estuários, sugerindo possibilidade de dispersão muito mais limitada do que *Sardinella brasiliensis*.

Segundo MAYR (1977), as espécies devem adaptar-se às exigências ambientais nas diferentes partes de sua amplitude de distribuição e cada “grupo populacional” está sob pressão seletiva contínua para adaptabilidade máxima na área particular em que ocorre. A costa brasileira não é homogênea ambientalmente, considerando-se toda a sua extensão, e desta forma, *L. grossidens* está submetido a condições ambientais conflitantes, adaptando-se morfológicamente a cada condição encontrada. A constatação de *L. grossidens* ser uma espécie politípica é de fundamental importância no estudo da estimativa dos estoques pesqueiros e na tentativa de compreender as diferentes pressões ambientais que a espécie sofreu ao longo de sua história evolutiva.

Trabalhos recentes de variação latitudinal de peixes ao longo da costa brasileira têm sido feitos com uma abordagem genética. SANTOS *et al.* (2003) analisaram as diferenças genéticas das populações de *Macrodon ancylodon*, determinadas por YAMAGUTI (1971), ressaltando que a pequena diferença genética encontrada deve-se ao intenso fluxo gênico entre as populações.

A diversidade pode ser devida a variações fenotípicas provocadas por variações ambientais, agindo sobre o indivíduo (ecofenótipos) sem significado evolutivo, ou ter uma base genética. Fatores genéticos e ecológicos operam como mecanismo inter-atuantes, com

a amplitude da variação resultante dependendo da norma de reação do genótipo em questão (DOBZHANSKY, 1955). Fatores abióticos podem atuar como seletivos, limitando a distribuição da espécie e determinando sua divisão em categorias intraespecíficas.

A variação da temperatura das águas da costa brasileira é grande. De um modo geral, observa-se que a temperatura é mais elevada do Pará até o Estado da Bahia. O litoral do Espírito Santo apresenta valores intermediários, e as menores médias são encontradas do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul. Este padrão de temperatura é determinado pela influência das correntes marítimas que hoje atingem esta região, embora tais padrões não sejam consistentes ao longo do tempo. Segundo AB´SABER (1979), durante a última glaciação, a influência de correntes frias no Atlântico Sul Ocidental foi provavelmente muito maior do que hoje, atuando até ao longo da costa do Estado do Espírito Santo. De acordo com este último autor, teria havido nesta ocasião abaixamento da média de temperatura da ordem de 4 a 6°C em regiões tropicais e equatoriais, determinando o estreitamento da faixa tropical. De acordo com CLARCK & BLOOM (1979), os glaciares dominavam o sul do continente, alcançando a latitude de 43°S no Pacífico e de 39°S na costa leste.

A salinidade das águas costeiras também apresenta grande variação. O litoral do Estado do Pará mostra as menores médias, devido à grande influência do rio Amazonas. Valores elevados foram verificados do Ceará até o Espírito Santo. Por fim, nas maiores latitudes constatam-se menores médias do que no trecho Ceará-Espírito Santo.

A costa brasileira recebe influência de três grandes correntes, com características peculiares. As correntes do Caribe e do Brasil transportam águas de elevadas temperatura e salinidade e pobre em nutrientes; a Corrente das Malvinas transporta águas de baixas temperatura e salinidade e rica em nutrientes (FLOETER *et al.*, 2001). A atuação destas correntes ao longo da costa interfere na diversidade local, e na inter-relação das espécies com o ambiente.

Através dos dados abióticos analisados neste trabalho, evidenciamos que o Pará é a região geográfica mais diferente da costa brasileira, isto se deve a grande ação do rio Amazonas sobre esta área; as demais áreas são divididas em dois grupos: um de caráter mais tropical (Ceará até o Espírito Santo) e outro com uma mistura variando de natureza subtropical a temperado-quente (Rio de Janeiro até o Rio Grande do Sul). Na determinação das quatro populações de *Macrodon ancylodon*, YAMAGUTI (1971), delimitou quatro zonas diversificadas ao longo da região estudada: 1) Zona tropical (ao norte do Cabo de São Tomé, com nítida influência de águas tropicais, embora haja um gradiente em direção ao seu limite sul), 2) Zona de Cabo Frio, de ressurgência (que por ser restrita, e com características peculiares, considerou como uma região microgeográfica), 3) Zona subtropical (entre Cabo Frio e Cabo de Santa Marta Grande, região de condições hidrográficas bastante estáveis com predomínio de águas subtropicais), 4) Zona temperada quente (do Rio Grande do Sul, região com variações sazonais das condições hidrográficas, com predominância de águas temperadas quentes). As zonas 3 e 4 coincidem com as áreas estabelecidas por VAZZOLER (1971) no estudo de diversificação de *Micropogonias furnieri* ao sul de Cabo Frio, e que foram denominadas respectivamente de subtropical (área I: 23°S-29°S) e temperada quente (área II: 29°S-33°S).

A variação geográfica da espécie é a consequência inevitável da variação geográfica do ambiente (MAYR, 1977). Uma espécie deve ser adaptada às exigências do ambiente de qualquer parte de sua área de distribuição. Qualquer população está sob pressões seletivas

contínuas para adaptabilidade máxima na área particular em que ocorre. No ambiente existem principalmente dois grupos de fatores que podem exercer pressão seletiva sobre o fenótipo: (a) fatores climáticos, e (b) fatores do habitat e bióticos. Em geral, esses dois grupos de fatores têm manifestação diferente em seus efeitos sobre a variação geográfica. Fatores climáticos em geral variam muito lentamente em áreas extensas, e disto resulta uma variabilidade expressa em gradientes regulares. Os fatores bióticos e principalmente os de habitat são, com frequência, muito localizados e irregulares. Com relação a isto, o caso extremo é a adaptação à coloração do substrato, que muitas vezes apresenta um verdadeiro mosaico de distribuição, muito distante da variação clinal de caracteres sob controle climático. BROWN & WILSON (1956) reportaram que a presença de uma espécie ocasiona diferenças morfológicas em outra (character displacement), visando a exploração de recursos diferenciados. Embora não tenha sido objeto deste trabalho, estudos sob a influência fatores bióticos na morfologia de espécies poderiam explicar padrões.

## 6.2 Caracteres Morfométricos

Somente três grupos populacionais foram possíveis de serem separados com base nos caracteres morfométricos, sendo um grupo do Pará ao Espírito Santo, caracterizado por apresentar maiores cabeça, face, maxila, boca, pedúnculo caudal e altura do corpo. Um segundo grupo foi formado pelos peixes do Rio de Janeiro a São Paulo, que apresentaram maiores valores da base da nadadeira anal e valores intermediários dos comprimentos dos rastros. O terceiro grupo, compreendendo os peixes de Santa Catarina ao Rio Grande do Sul, foi caracterizado pelos maiores valores dos comprimentos dos rastros e maiores distâncias das nadadeiras anal e dorsal.

Todos os indivíduos analisados são adultos, portanto, foram minimizados os efeitos de possíveis variações ontogenéticas, um aspecto que tem limitado a determinação de grupos naturais. BARLOW (1961), em trabalho de revisão sobre as causas e significados da variação em peixes, mostrou que o crescimento de uma determinada parte do corpo é mais bem explicado por uma série de fases, chamadas “stanzas”, apresentando cada fase um crescimento típico. A passagem de uma “stanza” a outra é comumente abrupta, produzindo uma nova relação entre o crescimento da parte do corpo e o corpo como um todo. Segundo MARTIN (1949), os peixes mostram mudanças mais marcantes na forma do corpo no início da vida, mantendo uma forma mais ou menos constante através de um longo período de tempo na fase adulta.

De acordo com BARLOW (1961), as variações nas proporções corporais não têm sido bem investigadas como os caracteres merísticos, mas algumas generalizações podem ser feitas: raças de uma espécie com crescimento lento (altas latitudes), geralmente tem cabeças, olhos, maxilares e nadadeiras menores que os de baixas latitudes. Para *L. grossidens* foi possível encontrar um padrão assemelhado de variação, com as amostras de maior latitude apresentando menores alturas do corpo, comprimento da cabeça, comprimento da face, comprimento da maxila, comprimento da boca e altura do pedúnculo caudal.

Em relação às nadadeiras, suas posições e tamanho das bases é um indicativo das velocidades exigidas na exploração de cada ambiente (WHITEHEAD, 1973). *L. grossidens* parece ser uma ramificação de *Anchoa* que se especializou na direção de hábitos carnívoros; a posição mais posterior da dorsal e anal relativamente curta tem sido uma adaptação para a velocidade requerida por um predador em peixes (WHITEHEAD, 1973). Os espécimes amostrados em Santa Catarina e Rio Grande do Sul parecem ser mais

adaptados a altas velocidades durante sua natação do que os amostrados nos demais locais. Este padrão se deve provavelmente as prováveis diferenças na capacidade de evitar predação ou a utilização de diferentes táticas alimentares. De acordo com a base da nadadeira anal, os espécimes do Rio de Janeiro e São Paulo desenvolveram táticas mais lentas de exploração dos recursos, provavelmente se alimentando de presas não tão velozes. As amostras do Pará até o Espírito Santo apresentaram valores intermediários para os caracteres exigidos para uma predação eficiente em altas velocidades.

VAZZOLER (1971), em seu estudo com *Micropogonias furnieri*, verificou que alguns caracteres morfométricos apresentam variação latitudinal. Para a relação entre cabeça e tronco verificou que os dados concordam com o padrão geral observado em peixes, ou seja, exemplares das áreas mais frias possuem cabeça menor. Na relação comprimento da escama x comprimento total, foi observado que os exemplares da região mais quente são os que possuem escamas menores. Nas outras três relações em que foram detectadas diferenças significativas, verificou-se intersecção das linhas, o que indica mudanças nos padrões de crescimento das estruturas, causadas provavelmente pela maturação sexual.

ROBINSON & PARSONS (2002) evidenciaram uma descrição qualitativa das diferenças morfológicas esperadas entre as formas bênticas e pelágicas de peixes. Formas bênticas são caracteristicamente mais robustas (corpo alto e larga cabeça), tendo longas nadadeiras pares (peitoral ou pélvica) e alto pedúnculo caudal, padrão semelhante aos peixes da “população morfométrica” entre o Pará e o Espírito Santo que apresentaram estatisticamente todos esses caracteres maiores que os das demais populações, com exceção das nadadeiras pares que não apresentaram diferenças significativas entre as três populações encontradas. Desta forma, poderíamos sugerir que os peixes desta população apresentam um padrão mais associado ao ambiente bêntico, enquanto que as demais populações têm hábitos mais caracteristicamente pelágicos. Estas diferenças poderiam ser devidas principalmente à tática de busca de alimentos que hábitos bênticos e pelágicos impõem.

### 6.3 Caracteres Merísticos

Diferentemente dos caracteres morfológicos, as amostras de *L. grossidens* da costa brasileira, foram divididas neste trabalho em quatro populações através dos caracteres merísticos. O caráter que apresentou padrão mais claro de variação latitudinal foi o número de rastros branquiais. Foi possível observar um aumento do número dos rastros branquiais ao longo da distribuição latitudinal, com o Pará apresentando um grupo de menores médias, os peixes do Ceará ao Espírito Santo formando um segundo grupo, aqueles do Rio de Janeiro e São Paulo formando o terceiro grupo, e os de Santa Catarina ao Rio Grande do Sul, formando o quarto grupo apresentando maiores valores de número de rastros branquiais. Fica evidenciado um padrão de variação de maior número de rastros branquiais nas regiões de temperatura mais baixa.

As tendências gerais de correlação entre número de um determinado carácter merístico e a temperatura foram formulados por HUBBS (1926): condições ambientais que aceleram a taxa de desenvolvimento tendem a acentuar as tendências de diferenciação, enquanto condições retardantes operam de maneira oposta. A adição de somitos, que é praticamente sinônimo de crescimento do embrião, ocorre mais rapidamente sob condições de aceleração do que sob condições retardantes, mas termina mais abruptamente. Por essa razão, altas temperaturas tendem a determinar menor número de elementos merísticos que

as temperaturas mais baixas. Das várias hipóteses que explicam a labilidade dos caracteres merísticos, os que explicam melhor os fatos são as de GABRIEL (1944) e BARLOW (1961), muitas vezes, mas não sempre, os fatores ambientais que atrasam a eclosão produzem contagens mais altas. Por outro lado às contagens mais altas podem ser consideradas como provenientes de uma condição não ótima (YAMAGUTI, 1971).

O clina gradual no número de rastros branquiais foi observado na maior parte da costa brasileira, embora no Rio de Janeiro e Santa Catarina tenha sido observado um clina em degrau. Clinas podem se estender por toda a distribuição geográfica de uma espécie (FUTUYMA, 1997), com clinas em degrau sugerindo o estado atual das populações, como resultado de uma intergradação secundária (MAYR, 1966). A intergradação secundária ocorre em populações que estiveram completamente isoladas, e entraram novamente em contato, depois que desenvolveram diferenças. A área onde ocorre maior diferença seria o local de encontro das duas populações, originariamente separadas. Os caracteres que apresentam clina em degrau são os de maior diferença entre o Espírito Santo e o Rio de Janeiro e entre São Paulo e Santa Catarina, o que sugere que as populações que estiveram isoladas localizavam-se ao sul do Rio de Janeiro e ao sul de Santa Catarina. YAMAGUTI (1971) encontrou um padrão semelhante de diferenciação com uma das populações se isolando ao sul de Cabo Frio. Os grupos isolados diferem frequentemente em suas exigências de habitat ou em outras características ecológicas. Quando entram em contato secundário, sem terem adquirido isolamento reprodutivo, formam uma zona de intergradação ao longo de um gradiente ecológico brusco ou ao longo de uma descontinuidade ecológica (MAYR, 1963). O cruzamento de duas populações previamente isoladas em uma zona de contato foi denominado hibridização alopátrica (MAYR, 1942). A hibridização alopátrica em geral resulta da expansão de grupos isolados devido a modificações das condições ambientais. Este fenômeno ocorre com frequência particular após períodos de mudança climática como, por exemplo, no fim do Pleistoceno (MAYR, 1977).

Eventos relacionados às glaciações pleistocênicas foram também invocados por YAMAGUTI (1971) para explicar a variação geográfica da espécie de águas rasas *Macrodon ancylodon* na costa leste e sul do Brasil. O abaixamento da temperatura em Cabo Frio, provocado pelo desenvolvimento em direção ao norte de correntes subantárticas durante esta época, teria causado o isolamento de uma população ao sul com posterior diferenciação. O aquecimento subsequente das águas teria favorecido a radiação adaptativa das populações em direção ao sul do Brasil. A existência de diferentes populações desta espécie na área seria explicada por diversos ciclos de isolamento através dos sucessivos eventos glaciais durante o Pleistoceno. Padrão semelhante também poderia ter ocorrido com *L. grossidens*, haja vista que também é uma espécie de águas rasas; no entanto, nesta espécie ocorreu uma outra quebra na altura de Santa Catarina. Outros autores, pesquisando a diferenciação geográfica de algumas espécies de peixes costeiros, encontraram populações diferenciadas ao norte e ao sul de Santa Catarina, aproximadamente em latitudes 29°S, como foi o caso das espécies *Micropogonias furnieri* (VAZZOLER, 1971) e *Paralanchurus brasiliensis* (VARGAS, 1976), o que sugere que esta área funcionou no passado como uma barreira para o fluxo gênico de espécies de peixes.

Em relação ao número de raios das nadadeiras, não foi possível encontrar um padrão evidente de variação latitudinal, o norte do Rio de Janeiro apresentando menores números de raios em todas as nadadeiras analisadas (dorsal, anal e peitoral). No número de raios da nadadeira dorsal foi possível observar uma quebra do Espírito Santo para o norte do Rio de

Janeiro, seguido de um aumento no sentido da região sul. O norte do Rio de Janeiro parece funcionar como uma área de hibridização entre as populações do norte (Ceará até o Espírito Santo) e as populações do Rio de Janeiro e São Paulo, isto pode ser verificado devido a grande variação dos caracteres morfo-merísticos nesta região. Existem numerosos casos nos quais populações parapátricas ou simpátricas estão num estágio intermediário de especiação e estão isoladas reprodutivamente apenas de modo parcial. Tais populações parcialmente isoladas normalmente se inter cruzam ao longo de uma zona de hibridização que pode persistir por muito tempo. É comum a frequência de alguns alelos exibirem uma clina bastante acentuada na zona de hibridização, enquanto outros se infiltram intimamente o arranjo de cada subespécie, caracterizando o que foi denominado por ANDERSON (1949) como hibridização introgressiva.

A eletroforese de enzimas revelou que as zonas de hibridização contêm às vezes alelos raros não encontrados em qualquer das sub-espécies parentais (SAGE & SELANDER, 1979; GOLDING & STROBECK, 1983). É possível que esses alelos sejam consequência de altas taxas de mutação nos genomas híbridos ou que tenham sido formados por recombinação intragênica entre diferentes alelos das populações parentais. Qualquer que seja a sua origem, eles parecem representar uma maneira pela qual a hibridização pode introduzir variações genéticas numa população (FUTUYMA, 1997). Portanto, pode ser concluído que a grande variação observada nos peixes do norte do Rio de Janeiro se deve provavelmente ao contato de genes adaptados a ambientes diferenciados, como é o caso do Espírito Santo e Rio de Janeiro, que são influenciados por diferentes massas de água, que contribuem para variação de salinidade e temperatura.

Os caracteres morfo-merísticos variam de forma independente, dificultando a determinação de populações ao longo da variação geográfica. Um exemplo disto é o caso da serpente *Elaphe obsoleta* (ENDLER, 1977), na qual a coloração do corpo (castanho, amarelo, laranja ou preto), padrão de manchas e a presença de listras estão distribuídos independentemente. Se sub-espécies fossem descritas somente com base na coloração do corpo elas teriam uma distribuição diferente do que se tivessem sido definidas com base nas listras. Padrões desse tipo sugerem que a diferenciação independentemente destes caracteres pode ser em resposta a fatores ambientais diferenciados. Desta forma, apesar da população do Pará se diferenciar meristicamente da população do Ceará até o Espírito Santo, morfometricamente não encontramos diferenças entre estas áreas, tal fato sugerindo evidência de uma maior maleabilidade dos caracteres merísticos na diferenciação geográfica.

#### 6.4 Padrões Zoogeográficos

Cada um dos quatro grandes grupos populacionais estabelecidos neste trabalho, pode ser um agregado de populações fenotipicamente semelhantes face a variabilidade das características ambientais. De acordo com VANZOLINI (1993), as características ambientais distribuem-se em mosaico, de malha mais ou menos fina, o que resulta em densidades localmente variáveis das espécies animais, com conseqüentes níveis diversos de isolamento genético entre demes (populações locais).

As quatro populações parecem constituir sub-espécies distribuídas ao longo da costa brasileira. Uma subespécie é um agregado de populações de uma espécie, fenotipicamente semelhantes, que habitam uma subdivisão geográfica da área total de distribuição, e que diferem taxonomicamente de outras populações da mesma espécie (MAYR, 1977). Em espécies com variação geográfica, como *L. grossidens*, a subespécie parece ser um meio

conveniente de classificar amostras populacionais, em particular por apresentar variações geográficas distintas morfo-meristicamente, sendo esta uma possível forma de sugerir a existência de quatro subespécies ao longo da costa brasileira. No entanto, estudos confirmatórios neste sentido precisariam ser mais aprofundados.

Vários padrões zoogeográficos têm sido sugeridos para a costa brasileira. STUARDO (1964), estudando moluscos, denominou Província Antilhana do Cabo Frio para o norte, considerou a área de Cabo Frio até o Cabo de Santa Marta Grande como uma área de transição e, de arredores do Cabo de Santa Marta Grande (28°-30°S) até 35°S, como Província Argentina. Esta divisão da costa de certo modo, coincide com as distribuições das populações de *Lycengraulis grossidens* encontradas no presente trabalho, com exceção da área costeira do Pará, onde reconhecemos um grupo diferenciado.

O estabelecimento das quatro populações deste estudo fica restrito para os ambientes marinhos costeiros, face a possibilidade de haverem outros grupos não estudados distribuídos em águas interiores adjacentes à costa, uma vez que flutuações climáticas e do nível do mar (transgressões e regressões marinhas) poderiam eventualmente ter isolado outras populações. Futuros estudos serão necessários para aprofundar e testar esta hipótese, que poderão servir de base para uma proposta de re-posicionamento taxonômico deste grupo de peixes.

## 7. CONCLUSÕES

1. Quatro populações definidas de acordo com os caracteres morfológicos foram determinadas para a costa brasileira, uma localizada na costa do Pará, outra de ampla distribuição entre a costa do Ceará e o Espírito Santo, uma terceira no Rio de Janeiro e São Paulo, e uma quarta mais diferenciada entre Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Uma área de hibridização, com maiores variações nos caracteres morfo-merísticos, foi detectada ao norte do estado do Rio de Janeiro.
2. A temperatura, seguida da salinidade foram os fatores ambientais que coincidiram com os quatro padrões populacionais determinados, e que apresentaram variações ao longo do gradiente latitudinal.
3. A população I (Pará) foi definida pelo menor número de rastros branquiais, com caracteres morfométricos muito semelhantes com a população II (entre Ceará e Espírito Santo), que apresentaram maiores comprimento da cabeça, da face, maxila, boca, pedúnculo caudal e altura do corpo. A população III (Rio de Janeiro e São Paulo) apresentou maior comprimento da base da nadadeira anal e menor distancia pre-anal, enquanto a população IV (entre Santa Catarina e Rio Grande do Sul) apresentou as nadadeiras dorsal e anal situadas mais posteriormente, com maior número de rastros branquiais.
4. A diminuição no tamanho de alguns caracteres morfológicos, bem como o aumento dos caracteres merísticos, das menores para as maiores latitudes, coincidem com o padrão geral observado para peixes. As variações na base da anal e posições da anal e dorsal parecem indicar diferenças na capacidade de se deslocar em diferentes velocidades, um caráter adaptativo associado a fuga de predadores ou diferentes táticas alimentares, determinadas pela diversificação no tipo de recursos entre as diferentes áreas da costa brasileira.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A. N., 1979. Os mecanismos da desintegração das paisagens tropicais no pleistoceno. Efeitos paleoclimáticos do período Wurm- Wisconsin no Brasil. Interfaces (Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Univ. Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"), São José do Rio Preto 4: 19p.
- Aitchinson, J. 1986. The statistical analysis of compositional data. Chapman and Hall, New York.
- Anderson, E. 1949. Introggressive hybridization. Wiley, New York.
- Balech, E. 1954. Division zoogeografica del litoral sulamericano. Revta. Biol. Mar., 4: 184-195.
- Balech, E. 1964. Caracteres biogeograficos de la Argentina Y Uruguay. Bolm. Inst. Biol. Mar., 7: 107-111.
- Barlow, G. W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. Syst. Zool., 10 (3): 105-117.
- Brown, W. L. Jr. & Wilson, E. O. 1956. Character displacement. Syst. Zool., 5: 49-64.
- Carcelles, A. 1944. Catalogo de los moluscos marinos de Puerto Quequén. Revta Mus. La Plata, Zool., 3: 233-309.
- Carvalho-Filho, A. 1999. Peixes: Costa Brasileira. Editora Melro, São Paulo.
- Castelo, J. P. & Krug, L. C. 1978. Distribution, growth and spawning groups of the manjuba (*Lycengraulis grossidens*) in the estuary of the Lagoa dos Patos- Rio Grande do Sul- Brazil. Atlântica, 3: 33-46.
- Castro, B. M. & Miranda, L. B. 1998. Physical oceanography of the western Atlantic continental shelf located between 4° N and 34° S. Vol. II. The sea (ed.by A. R. Robinson and K. H. Brink). John Wiley and Sons. New York.
- Clark, J. A. & Bloom, A. L. 1979. The effect of the Patagonian ice sheet on relative sea levels along the Atlantic coast of South America: A numerical calculation, p. 61-76.
- Cowen, R. K.; Lwiza, K. M. M.; Sponaugles, S.; Paris, C. B. & Olson, D. B. 2000. Connectivity of marine populations: Open or closed? Science, 287: 857-859.
- Cunha, S. B. & Guerra, A. J. T. 2003. Geomorfologia do Brasil, 3ª ed., Rio de Janeiro: Bertrand Brasil, 392p.
- Darlington, P. J. 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. Xi + 675 pp. New York: John Wiley & Sons, Inc. London: Chapman & Hall Limited.
- Dobzhansky, T. 1955. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 20: 1-15.
- Ekau, W. & Knoppers, B. 1999. An introduction to the pelagic system of the North-East and east Brazilian shelf. Archive of Fishery Marine Research, 47: 113-132.
- Emilsson, I. 1961. The shelf and costal waters off southern Brazil. Bolm. Inst. Oceanogr., 11 (2): 101-112.
- Endler, J. A. 1977. Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Figueiredo, J. L. 1981. Estudo das distribuições endêmicas de peixes da Província Zoogeográfica Marinha Argentina. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências.
- Figueiredo, J. L. & Menezes, N. A. 1978. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil, II- Teleostei (1) Museu de Zoologia. Universidade de São Paulo, 110p.



- Fleming, I. A.; Jonsson, B. & Gross, M. R. 1994. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed, and wild salmon. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 51: 2808-2824.
- Floter, S. R.; Guimarães, R. Z.; Rocha, L. A.; Ferreira, C. E.; Rangel, C. A. & Gasparini, J. L. 2001. Geographic variation in reef-fish assemblages along the Brazilian coast. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 423-431.
- França, A. M. C. 1979. Geomorfologia da margem continental leste brasileira e da bacia oceânica adjacente. In: Geomorfologia da margem continental brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. Rio de Janeiro, PETROBRÁS. CENPES. DINTEP, 1979. 177p (Série Projeto REMAC, n. 7) p. 89-127.
- Fuster De Plaza, M. L. & Boshi, E. E. 1961. Areas de migración y ecología de la anchoa *Lycengraulis olidus* (Gunther) en las aguas argentinas (Pisces Engraulidae). *Contrib. Cient. Univ. Buenos Aires (Ser. Zool.)* 1 (3): 127-188.
- Futuyma, D. J. 1997. *Biologia evolutiva*. Trad. Mario de Vivo. 2. ed. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, 646p.
- Gabriel, M. L. 1944. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Zool.*, 95: 105-143.
- Geyer, W. R.; Beardsley, R. C.; Candela, J.; Castro-Filho, B. M.; Legeckis, R. V.; Lentz, S. J.; Limeburner, R.; Miranda, L. B. & Trowbridge, J. H. 1991. The physical oceanography of the Amazon. *Oceanography*, april, 8-14.
- Golding, G. B. & Strobeck, C. 1983. Increased number of alleles found in hybrid populations due to intragênica recombination. *Evolution*, 17: 17-19.
- Grant, W. S. & Bowen, B. W. 1988. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89: 49-66.
- Hubbs, 1926. The structural consequences of modifications of the development rate in fishes, considered in references to certain problems of evolution. *Am.Nat.*, 60: 57-81.
- Huxley, J. S. 1942. *Evolution, the modern synthesis*. Allen and Unwin, London.
- Klecka, W. R. 1980. *Discriminant Analysis*. Sgae Publications, London.
- Kowsmann, R. O. & Costa, M. A. 1979. Sedimentação quaternária da margem continental brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. Rio de Janeiro, PETROBRÁS. CENPES. DINTEP, 1979. 55p (Série Projeto REMAC, n. 8).
- Lopes, R. B. 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos. *Revta Mus. Argent. Cienc. Bernardino Rivadavia, Hidrobiol.*, 1 (3): 11-135.
- Martin, W. R. 1949. The mechanisms of environmental control of body form in fishes. *Univ. Toronto, Stud., Biol. Ser.*, (58); *Publ. Ontario Fish. Res. Lab.*, 70: 1-91.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of species*. Nova York, Columbia Univ. Press.
- Mayr, E. 1947. Ecological factors in speciation. *Evolution*, 1: 263-288
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge, Belknap Preess, 797p.
- Mayr, E. 1977. *Populações, espécies e evolução*. Trad. Hans Reichardt. São Paulo, Ed. Nacional, Edusp, 485p.
- Nielsen, E. E.; Hansen, M. M., Schmidt, C.; Meldrup, D. & Gronkjaer, P. 2001. Fisheries – Population of origin of Atlantic Cod., *Nature*, 413: 272.
- Olden, J. D.; Jackson, D. A. & Peres-Neto, P. R. 2002. Predictive models for fish species distributions: a note on proper validation and chance predictions. *Trans. Am. Fish Soc* 131: 329-336.

- Palma, J. J. C. 1979. Geomorfologia da plataforma continental norte brasileira. In: Geomorfologia da margem continental brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. Rio de Janeiro, PETROBRÁS. CENPES. DINTEP, 1979. 177p (Série Projeto REMAC, n. 7) p. 25-51.
- Peres-Neto, P. R. 1995. Introdução a Análises Morfométricas. *Oecologia brasiliensis*, Volume II: Tópicos em tratamentos de dados biológicos, p. 57-89.
- Peres-Neto, P. R. & Magnan, P. 2004. The influence of swimming demand on phenotypic plasticity and morphological integration: a comparison of two polymorphic charr species. *Oecologia*, 140: 36-45.
- Planes S.; Doherty, P. J. & Bernardi, G. 2001. Strong genetic divergence among populations of a marine fish with limited dispersal, *Acanthochromis polyacanthus*, within the Great Barrier Reef and the Coral Sea. *Evolution*, 55: 2263-2273.
- Planes, S. & Fauvelot, C. 2002. Isolation by distance and vicariance drive genetic structure of a coral reef fish in the Pacific Ocean. *Evolution*, 56: 378-399.
- Reis, S. F.; Pessoa, L. M. & Strauss, R. E. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographical differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, 13: 509-520.
- Reist, J. D. 1986. An Empirical-evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation. *Can. J. Zool.*, 64: 1363-1368.
- Robinson, B. W. & Parsons, K. J. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 59: 1819-1833.
- Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B. 1978. *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879): estudos sobre a estrutura da espécie, com base em caracteres morfológicos. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, 2v.
- Ruzzante, D. E.; Taggart, C. T. & Cook, D. 1998. A nuclear DNA basis for shelf and bank-scale populations structure in Northwest Atlantic Cod (*Gadus morhua*): Labrador to Georges Bank. *Molecular Ecology*, 7: 1663-1680.
- Saccardo, S. A. 1976. Diferenciação geográfica de *Menticirrhus americanus* (Linnaeus, 1758) entre as latitudes 23° 30`S (Ubatuba) e 32° 10` S (Barra do Rio Grande). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, 127p.
- Sage, R. D. & Selander, R. K. 1979. Hybridization between species of the *Rana pipiens* complex in central Texas. *Evolution*, 33: 1069-1088.
- Santos, S.; Schneider, H. & Sampaio, I. 2003. Genetic differentiation of *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae, Perciformes) populations in Atlantic coastal waters of South América as revealed by mtDNA analysis. *Genetics and Molecular Biology*, 26 (2): 151-161.
- Shaw, P. W.; Pierce G. J. & Boyler, P. R. 1999. Subtle population structuring within a highly vagile marine invertebrate, the veined Squid *Loligo forbesi*, Demonstrated with microsatellite DNA markers. *Molecular Ecology*, 8: 407-417.
- Sinclair, M. 1988. marine populations, an assay on population regulation and speciation. Seattle:University of Washington Press.
- Spach, H. L. 1985. Diferenciação Geográfica de *Cynosciium jamaicensis* (Vaillant & Bocourt, 1883) entre as latitudes 20°18`S (Vitória, Es) 32° 10` S (Barra do Rio Grande, RS).

- Spiegel, M. R. 1977. Estatística. Tradução de Pedro Cosentino; ed. ver. por Carlos José Pereira de Lucena. São Paulo, McGraw-Hill do Brasil.
- Stuardo, B. J. 1964. Distribucion de los moluscos marinos litorales em Latino América. Boln. Inst. Biol. Mar., 7: 79-91.
- Valentin, J. L. 1995. Agrupamento e Ordenação. Oecologia brasiliensis, Volume II: Tópicos em tratamentos de dados biológicos, p. 27-55.
- Vanzolini, P. E. 1993. Métodos Estatísticos Elementares em Sistemática Zoológica. Editora Hucitec, 130 p.
- Vargas, C. P. 1976. Estudo sobre a diferenciação geográfica de *Paralonchurus brasiliensis* (Steindachner, 1875) entre as latitudes de 23°30'S (Ubatuba, SP) e 33°S (Albardão, RS). Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, 2 v.
- Vargas, C. P. 1980. Estrutura, ciclo de vida e bionomia de *Cynoscium striatus* (Cuvier, 1829) (Teleostei, Sciaenidae) ao sul de Cabo Frio (Brasil). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, 174 p.
- Vazzoler, A. E. de M. 1971. Diversificação fisiológica e morfológica de *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1822) ao sul de Cabo Frio, Brasil. Bolm. Inst. Oceanogr., 20 (2): 1-104.
- Vazzoler, G. 1975. Distribuição da fauna de peixes demersais e ecologia dos Sciaenidae da plataforma continental brasileira, entre as latitudes 29°21'S (Torres) e 33°41'S (Chuí). Boletim do Instituto oceanográfico, São Paulo, 24, 85-169.
- Yamaguti, N. 1971. Diferenciação geográfica de *Macrodon ancylodon* (Bloch & Scheiner, 1801) na costa brasileira, entre as latitudes 18°36'S (Conceição da Barra, Es) 32°10'S (Barra do Rio Grande, RS). Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, 132p.
- Waples, R. S. 1987. A Multispecies approach to the analysis of gene flow in marine shore fishes. Evolution, 41: 385-400.
- Waples, R. S. 1998. Separating the wheat from the chaff: Patterns of genetic differentiation in high gene flow species. Journal of Heredity, 89: 438-450.
- Ward, R. D.; Woodswark, M. & Skibinski, D. O. F. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fishes. Journal of Fish Biology, 44: 213-232.
- Whitehead, P. J. P. 1973. The clupeoid fishes of the Guianas. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 5: 1-227.
- Whitehead, P. J. P.; Nelson, G. J. & Wongratana, T. 1988. FAO species catalogue. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeioidi). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2. Engraulididae, 7: 305-579.
- Zembruski, S. G. 1979. Geomorfologia da margem continental sul brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. In: Geomorfologia da margem continental brasileira e das áreas oceânicas adjacentes. Rio de Janeiro, PETROBRÁS. CENPES. DINTEP, 1979. 177p (Série Projeto REMAC, n. 7) p. 129-177.