



UNIVERSIDAD PERUANA  
**CAYETANO HEREDIA**

FACULTAD DE CIENCIAS E INGENIERÍA

**Variación morfo-funcional en el género *Sturisoma* (TELEOSTEI:  
SILURIFORMES: Loricariidae) en la Amazonia Peruana:  
Implicaciones ecológicas y evolutivas**

Tesis para optar el Título Profesional de Licenciado en Biología

Autor

Giulia Soledad Raunelli Montoya

Asesor

Lic. Maria Katya Balta Abadie

Co-Asesor

Lic. Max Henry Hidalgo Del Aguila

Lima, Perú

**2024**

**Jurado calificador**

**Presidente:** Dra. Sonia Vanessa Meza Vargas

**Vocal:** Dr. Ricardo Britzke

**Secretario:** Mg. Hugo Antonio Flores Liñan

ev.turnitin.com/app/carta/es/To=2591413161&lang=es&s=18&ro=103&iu=1165482885

turnitin

1 de 1: Uigict FACI FAVEZ  
Variación morfo-funcional en el género *Sturisoma* (TELEOSTEI...

Similitud 3% Marcas de alerta



UNIVERSIDAD PERUANA  
**CAYETANO HEREDIA**

FACULTAD DE CIENCIAS E INGENIERÍA

Variación morfo-funcional en el género *Sturisoma* (TELEOSTEI:  
SILURIFORMES: Loricaridas) en la Amazonia Peruana:  
Implicaciones ecológicas y evolutivas

Tesis para optar el Título Profesional de Licenciado en Biología

Autor  
Gisela Soledad Ranzelli Montoya

Asesor  
Lic. Maria Katya Balta Abadie

Co-Asesor  
Lic. Max Henry Hidalgo Del Aguila

Lima, Perú

2024

Informe estándar

Informe en inglés no disponible Más información

### 3% Similitud estándar

38 Exclusiones →

Fuentes

Mostrar las fuentes solapadas

- 1 Trabajos del estudiante  
Universidad Peruana Cayetano Heredia 2%  
11 bloques de texto 121 palabra que coinciden
- 2 Internet  
doi.org <1%  
3 bloques de texto 27 palabra que coinciden
- 3 Publicación  
Kevin Morgan RUIZ TAFUR, Edgar Leonardo DÁVL... <1%  
2 bloques de texto 14 palabra que coinciden
- 4 Internet  
tesis.ipn.mx <1%  
1 bloques de bloques 13 palabra que coinciden

Página 1 de 48 8530 palabras 86%

**Para Nano, Pao y Nina**

## **Agradecimientos**

A mi papá por apoyarme en muchos de mis sueños.

A mi tía Eli, por abrirme su casa, su corazón y escucharme cada momento en estos años que vivo con ella.

Al profesor Hernán por haberme aceptado en ictio, haberme enseñado el mundo de los peces y por aconsejarme.

Al profesor Max por asesorarme y haberme motivado a seguir aprendiendo más sobre peces y por hacer que ictio sea una segunda casa.

A Junior por haberme orientado en el proyecto y en la tesis.

A la profesora Kathya por haberme asesorado en la tesis.

A Lenin por las fotografías de los peces.

A Carlita, Lucero y Patty por hacer mis días en ictio mas divertido y siempre darme ánimos.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>2</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	<b>3</b>
<b>II. PREGUNTA</b>	<b>5</b>
<b>III. HIPÓTESIS</b>	<b>6</b>
<b>IV. OBJETIVOS</b>	<b>6</b>
• Objetivo general	6
• Objetivos específicos	6
<b>V. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>6</b>
5.1. Materiales:	6
5.2. Muestras:	7
5.3. Forma de la cabeza: Morfometría geométrica	8
5.4. Forma del cuerpo: Morfometría lineal	9
5.5. Análisis Funcional	111
5.6. Análisis estadístico para la morfometría de la cabeza:	133
5.7. Estimación y análisis estadístico para la superposición de nicho:	14
<b>VI. RESULTADOS</b>	<b>14</b>
6.1. Efecto del tamaño de la muestra en la diferenciación interespecífica:	14
6.2. Diferenciación interespecífico	16
6.3. Análisis del espacio Funcional:	233
6.4. Superposición de Nicho:	24
<b>VII. DISCUSIÓN:</b>	<b>28</b>
7.1. Implicaciones evolutivas:	29
7.2. Implicaciones ecológicas:	30
<b>VIII. CONCLUSIONES</b>	<b>311</b>
<b>IX. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>322</b>

## **RESUMEN**

La hipótesis de impulso sensorial en peces Siluriformes ha establecido que la comunicación intraespecífica e interespecífica influye directamente en la diversificación de especies dentro de su hábitat, favoreciendo el desarrollo de los sistemas sensoriales. Existen factores en el proceso de especiación que ayudaron a una mayor expansión y distribución a lo largo de todo un hábitat. Estos factores estarían relacionados con las características morfológicas que las especies puedan tener como: la forma del cuerpo, la forma de la cabeza, la posición de la boca, el tamaño de los ojos y otras características morfológicas asociadas con su estilo de vida. Los objetivos de este estudio son: (i) Determinar la variabilidad morfofuncional y superposición de nicho funcional en el género *Sturisoma* en la Amazonia Peruana. Los especímenes de *Sturisoma* que fueron utilizados en este estudio provienen de la Colección Ictiológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM). Se analizaron las características morfofuncionales de la forma del cuerpo del pez y la forma de la cabeza de los individuos. Los hallazgos revelaron un alto grado de variabilidad morfofuncional en la cabeza de los peces *Sturisoma*. Se identificaron tres morfotipos: el morfotipo uno presenta: una cabeza más grande y ancha y tiene un rostrum más pequeño y ancho. Por otro lado, el morfotipo tres: tiene una cabeza más delgada y un rostrum más alargado. El análisis apoya que tanto la variabilidad morfofuncional como las hipótesis de nicho son fuerzas que promueven la radiación dentro del género *Sturisoma*.

**PALABRAS CLAVE:** Loricariinae, diferenciación morfológica, evolución, nicho funcional, morfometría geométrica, radiación adaptativa, especiación

## **ABSTRACT**

The sensory impulse hypothesis in Siluriformes fish had established that intraspecific and interspecific communication directly influences the diversification of species within their habitat, favoring the development of sensory systems. There are factors in the speciation process that helped to greater expansion and distribution throughout an entire habitat. These factors would be related to the morphological characteristics that the species may have such as: the shape of the body, the shape of the head, the position of the mouth, the size of the eyes and other morphological characteristics associated with their lifestyle. The objectives of this study are: (i) To determine the morphofunctional variability and overlap of functional niche in the genus *Sturisoma* in the Peruvian Amazon. The specimens of *Sturisoma* that were used in this study will come from the Ichthyological Collection of the Museum of Natural History of the Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM). The morphofunctional characteristics of the shape of the fish's body and the shape of the head of these individuals were analyzed. The findings revealed a high degree of morphofunctional variability in the head of *Sturisoma*. Three morphotypes were identified: Morphotype one has: a larger and wider head and has a smaller and wider rostrum. On the other hand, morphotype three: it has a thinner head and a more elongated rostrum. The analysis supports that morphofunctional variation and niche hypotheses are forces that promote radiation within the genus *Sturisoma*.

**Keywords:** Loricariinae, Morphological differentiation, evolution, functional niche, geometric morphometry, adaptive radiation, speciation

## I. INTRODUCCIÓN

Entre los peces Siluriformes, la familia Loricariidae es la quinta más diversa en el mundo con 1061 especies conocidas (Fricke, Eschmeyer & Van der Laan 2024). De esta diversidad, 405 especies de loricáridos se distribuyen en la región Amazonas – Orinoco - Guyanas, (van der Sleen & Albert, 2018), organizados en 70 géneros, y uno de ellos es *Sturisoma*.

*Sturisoma* actualmente contiene 10 especies válidas (Londoño-Burbano, 2018), de las cuales, en el Perú se han identificado cinco especies: *Sturisoma brevirostre* (Eigenmann & Eigenmann 1889), *Sturisoma guentheri* (Regan 1904), *Sturisoma lyra* (Regan 1904), *Sturisoma nigrirostrum* Fowler 1940, y *Sturisoma graffini* Londoño-Burbano 2018.

Las especies del género *Sturisoma* se caracterizan por: (1) tener el cuerpo alargado, deprimido y cubierto por placas, (2) aleta adiposa ausente, (3) origen de la aleta dorsal casi perpendicular a la aleta pélvica, (4) pedúnculo caudal largo y deprimido, (5) rostrum, (6) un único par de barbillas maxilares y (7) boca / ventosa en forma de disco elíptico, para adherirse al sustrato (Covain et al., 2007). Los machos sexualmente maduros tienen odontodes (dientes dermales) bien desarrollados a ambos lados de la cabeza y un hocico más ancho que las hembras (Londoño-Burbano, 2018; Ghazzi et al., 2005).

La hipótesis de impulso sensorial es un modelo completo y predictivo para comprender los niveles de comunicación interespecífico (detección de depredadores y presa) e intraespecífico (es decir, el componente del apareamiento). Esta hipótesis influye directamente en la diversificación de las especies al garantizar el desarrollo de algunos de los sistemas sensoriales (Endler, 1992; Boughman, 2002). En *Sturisoma*, la adaptación evolutiva a un entorno bentónico ha promovido la diversificación y especialización de los órganos sensoriales, incluidos los de la visión y los asociados a la línea lateral, el movimiento y la vibración (Marshall, 1996). Estudios en algunos peces linterna concluyen que la morfología del ojo podría estar sujeta a los cambios de luminosidad que se puedan producir, esto es esencial para la supervivencia del pez, ya que puede mantener una profundidad particular durante el día, camufla su silueta mediante la contra iluminación, tener migración vertical, establecer ritmos circadianos y/o detectar la presencia de presa o depredador desde abajo (Busserolles et al., 2014).

Por otro lado, la morfología de la boca está relacionado con el tipo de alimentación que tienen, ya que generalmente raspan el sustrato para ingerir algas, pequeños invertebrados, detritus y materia orgánica, este es el caso de la familia Loricariidae (Covain et al., 2007).

Con respecto a la diversificación en los peces, estudios sobre procesos sensoriales también han incluido aspectos asociados a la línea lateral para detectar presión, movimiento y vibración (Marshall, 1996). Los peces exhiben una gran diversidad anatómica en el canal de la línea lateral, la cual varía entre especies (Webb, 1989). La forma, tamaño de la línea lateral va a depender de la ecología y el comportamiento de cada pez. Por ejemplo, la mayoría de los peces amazónicos tienen un canal de línea lateral único y continuo en la parte media del cuerpo, peces que se refugian en agujeros tienen una línea lateral incompleta, otros que ocupan hábitats justo debajo de la superficie del agua o que se entierran en sedimentos pueden tener canales de la línea lateral ubicados en la superficie ventral y dorsal del cuerpo, respectivamente (Webb, 2013).

La cabeza en los peces es la extremidad que puede reconocer variaciones ambientales, ya que en ella se encuentra el inicio de la línea lateral (Wyckmans et al., 2007). Cuando los peces nadan, el cambio del flujo del agua se reconoce a través de la cabeza. Esta interacción del flujo con la cabeza depende en gran medida de su forma y, por lo tanto, las cabezas de los peces pueden recibir entradas sensoriales diferentes dependiendo de su morfología (Chambers et al., 2014; Herzog et al., 2017). De esta forma, la diferencia en el posicionamiento espacial de la línea lateral inducida por la morfología de la cabeza puede proveer información sobre el ambiente, si existe algún depredador cerca, así como permitir el reconocimiento de hembras de la misma especie, o reconocer a otras especies. El tamaño y la forma del cuerpo y de la cabeza son atributos que se relacionan con la forma de nado, búsqueda de alimento (Schmitz, 2017). Por lo tanto, las características del cuerpo, la cabeza y la combinación de su ecología causan variaciones interespecíficas, evitando así la ocupación de un nicho idéntico. Puesto que las condiciones ambientales actúan como un filtro al permitir la supervivencia de especies que solo presentan rasgos similares (Zobel, 1997).

Diversos estudios han elegido recientemente el análisis de morfometría geométrica (Lombarte et al., 2010; Tuset et al., 2016). El análisis de la forma de la cabeza se ha centrado principalmente en la diferenciación morfométrica, que es útil para calcular el tamaño y la taxonomía de cualquier individuo. Este es uno de los objetivos fundamentales de muchos estudios tróficos, paleontológicos y climáticos (Fitch y Brownell, 1968).

El desarrollo y evolución de las adaptaciones sensoriales mejoran el rendimiento del individuo con su entorno, produciendo así un fenotipo funcional. Por lo tanto, el diseño

del organismo refleja la evolución de los sistemas funcionales complejos (Wainwright, 2007) y determinan el papel de las especies en el ecosistema (Villéger et al., 2010).

El tamaño y la forma del cuerpo son únicos para cada especie, características morfológicas que ayudarán en la forma de nado y búsqueda de alimento (Nagelkerke y Rossberg, 2014)

Poco se sabe sobre la variabilidad intraespecífica de la cabeza y características funcionales de las especies del género *Sturisoma*. Los peces de agua dulce utilizan una enorme variedad de hábitats y presentan alta plasticidad morfológica corporal, siendo considerados como los mejores modelos para estudiar la relación entre cambios morfológicos y gradientes ambientales (Svanback & Eklov, 2006). Conocer la variación de la morfología funcional dentro de *Sturisoma*, nos permitiría identificar patrones generales de variación en relación con el hábitat y hacer predicciones sobre las posibles respuestas de los peces a los cambios ambientales.

La selección de este género se realizó por las siguientes razones: a) *Sturisoma* presenta una amplia distribución en la cuenca Amazónica; b) presenta un alto grado de variación en la forma del cuerpo y cabeza; c) es un género que recientemente fue revisado, presenta información de diagnosis y características morfológicas que permiten su correcta identificación (Londoño-Burbano, 2018; Londoño-Burbano & Britto, 2023).

## **II. PREGUNTA**

¿Existe variabilidad interespecífica de la forma de la cabeza entre las especies del género *Sturisoma* que habitan en la Amazonia Peruana?

### **III. HIPÓTESIS**

La variabilidad interespecífica en la forma de la cabeza y atributos funcionales del género *Sturisoma* en la Amazonía Peruana se relaciona con adaptaciones morfológicas específicas que optimizan su interacción con el nicho ecológico.

### **IV. OBJETIVOS**

- **Objetivo general**

- Analizar el grado de variabilidad interespecífica en la forma de la cabeza (a partir del análisis morfológico geométrico) en el género *Sturisoma* en la Amazonía Peruana y su influencia en su nicho ecológico.

- **Objetivos específicos**

- Determinar la variabilidad morfofuncional en especies del género *Sturisoma* que se distribuyen en la Amazonia Peruana.
- Calcular el nivel de superposición de nicho entre las especies de *Sturisoma* que se distribuyen en la Amazonía Peruana en función a sus rasgos funcionales.

### **V. MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **5.1. Materiales:**

Para el estudio del género *Sturisoma*, se emplearon materiales y equipos específicos (estereoscopios, calibrador digital, pinzas, estiletes, otros.); así como, la base de Datos de la Colección Ictiológica MUSM, (fechas, localidades de procedencia, coordenadas geográficas de hábitats evaluado), material bibliográfico (descripciones originales, claves de identificación, otros). Para la identificación de las especies se siguieron los siguientes métodos propuestos: claves por Londoño-Burbano (2022); para las medidas y los conteos Isbrucker et al. (1979), y el conteo de las placas laterales abdominales, de acuerdo con Schaefer et al. (1997).

## 5.2. Muestras:

Se revisaron 174 lotes (registros) de la Colección Ictiológica MUSM, donde se identificaron las especies siguiendo las claves de Londoño. Se excluyeron 20 lotes debido a que el material estaba deteriorado, lo que impidió llegar al nivel de especie, y además algunos lotes tuvieron una incorrecta identificación del género *Sturisoma*. Los individuos analizados pertenecen a las cuatro cuencas de la Amazonía peruana: Amazonas, Marañón, Madre de Dios y Ucayali.

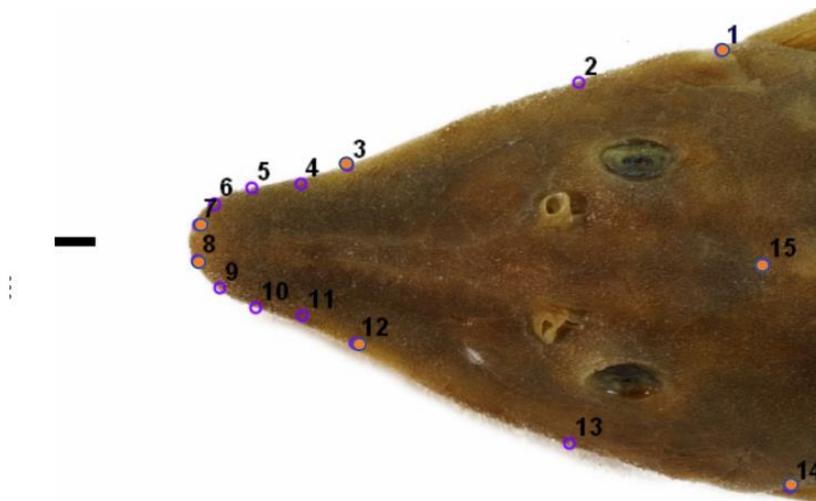
Las especies encontradas en la Colección Ictiológica MUSM fueron: *S. brevirostre*, *S. guentheri*, *S. lyra*, *S. nigrirostrum*, *S. graffini*, *S. aff. rostratum* y *S. reisi*. Cabe destacar que se excluyó a *S. brevirostre*, ya que solo se disponía de un individuo. Para el análisis de morfometría geométrica, se seleccionaron únicamente individuos con una longitud estándar igual o mayor a 190 mm, considerando que a partir de esa medida se les considera adultos (Londoño et al., 2022). Esta elección también se realizó para evitar efectos alométricos (ver Tabla 1).

**Tabla 1.** Número de especies utilizadas para el análisis de morfometría geométrica y morfometría lineal.

Especie	Morfometría lineal		Morfometría geométrica
	Nº de individuos	Media de L.E.(mm)	Nº de individuos
<i>S. reisi</i>	13	193.8	13
<i>S. graffini</i>	28	160.14	22
<i>S. guentheri</i>	20	148.15	8
<i>S. lyra</i>	19	163.32	8
<i>S. nigrirostrum</i>	43	178	21
<i>S. aff. rostratum</i>	31	168.76	31

### 5.3. Forma de la cabeza: Morfometría geométrica

Se utilizó el análisis de morfometría geométrica para caracterizar la forma de la cabeza. La morfometría geométrica es una rama de la biología y subcampo de la estadística que se encarga del estudio de la forma de un individuo en un espacio bi o tridimensional, permitiendo investigar cambios morfológicos basándose en un conjunto de puntos morfométricos (Yanagitsuru, et al. 2018), también llamados “landmarks”. Para el contorno de la cabeza se usaron un total de 7 “landmarks”, que son puntos fijos, y 8 “semilandmarks” (Figura 1). Las coordenadas digitalizadas de los puntos de “landmark” y “semilandmarks” se obtuvieron utilizando el software tpsDig (Rohlf, 2004). Las configuraciones de puntos de referencia se superponen mediante el análisis de Procrustes generalizado, estandarizando la ubicación, la escala y la orientación de las configuraciones. Se determinó el tamaño del centroide definido por la raíz cuadrada de la suma de las distancias entre puntos de referencia al cuadrado. (Figura 1).



**Figura 1.** Puntos naranjas (1,3,7,8,12,14,15) y puntos morados son los semilandmarks (2,4,5,6,9,10,11,13) que sirvieron para determinar la morfología de la cabeza de *Sturisoma*.

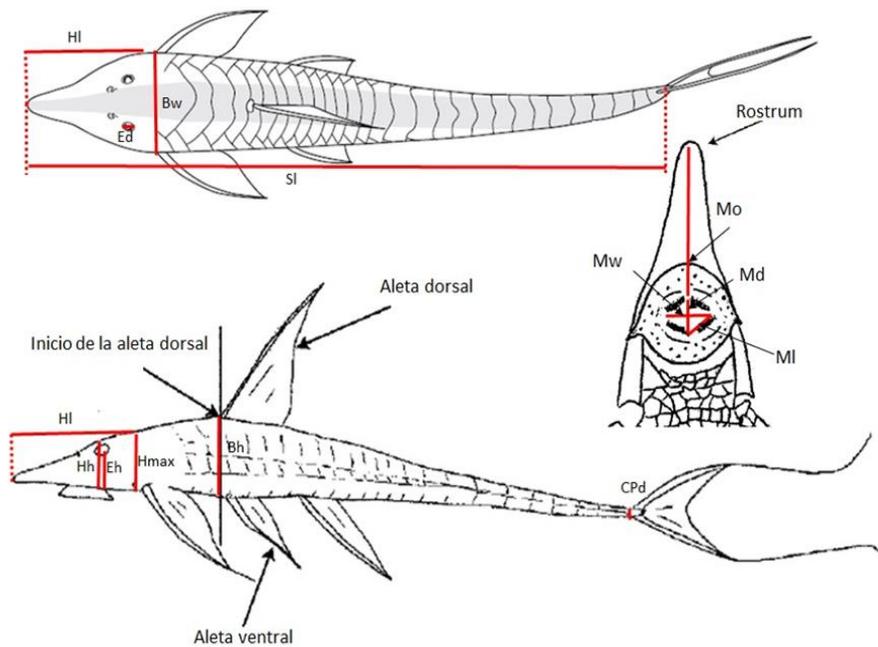
#### 5.4. Forma del cuerpo: Morfometría lineal

Las variables morfométricas fueron medidas punto a punto directamente con un calibrador digital siguiendo los puntos considerados por Londoño (2022). Las cuales se registraron con un calibrador digital y expresadas con una precisión de 0.1 mm. Un total de 13 mediciones que describen los rasgos funcionales y funciones vitales fueron realizadas en las especies de *Sturisoma* (**Tabla 2, Figura 2**).

Para eliminar el efecto del tamaño se estandarizaron los datos según la fórmula (Lombarte - Leonart; 1993)  $M = \frac{Mei}{SLmedia}$ ; en donde M es el dato estandarizado; *Mei* es la medida que se quiere estandarizar, *SLmedia* es el promedio de todas las longitudes estándares; *SLei* es la longitud estándar de cada medida y b es el coeficiente de regresión entre  $\ln Mei$  y  $\ln SLei$ .

**Tabla 2:** Lista de 13 mediciones para las especies de *Sturisoma* adaptado de Tuset (2018)

<b>Código</b>	<b>Medidas</b>	<b>Observación</b>
<b>Bw</b>	Ancho del cuerpo	Mayor ancho en el origen de las aletas pectorales
<b>Bh</b>	Altura del cuerpo	Distancia entre los márgenes dorsal y ventral del cuerpo, tomada en vertical a través del margen anterior de la base de la aleta dorsal
<b>Ed</b>	Diámetro del ojo	Distancia vertical máxima entre los bordes dorsal y ventral del ojo
<b>Eh</b>	Altura del ojo	Distancia entre el centro del ojo y la superficie ventral de la cabeza
<b>CPd</b>	Altura del pedúnculo caudal	Distancia mínima entre los márgenes dorsal y ventral del pedúnculo caudal
<b>Hh</b>	Altura de la cabeza	Distancia entre los márgenes dorsal y ventral de la cabeza medida al nivel del centro del ojo
<b>Hmax</b>	Altura máxima de la cabeza	Distancia entre los márgenes dorsal y ventral de la cabeza al nivel del extremo del opérculo
<b>HI</b>	Longitud de la cabeza	Distancia desde la punta del hocico hasta el punto más distante de la membrana opercular
<b>Md</b>	Profundidad de la boca	Distancia vertical dentro de la boca completamente abierta en el punto más ancho
<b>Ml</b>	Longitud del maxilar	Distancia máxima del maxilar
<b>Mo</b>	Orientación de la boca	Distancia desde la parte anterior de la boca hasta la punta de la cabeza
<b>Mw</b>	Ancho de la boca	Distancia entre los ángulos de la boca cerrada
<b>SI</b>	Longitud estándar	Distancia desde la punta anterior del



**Figura 2.** Medidas lineales del cuerpo de *Sturisoma*, adaptado de Covain & Van der Sleen (2017) y Covain & Fisch-Muller (2007). **Bw**: ancho del cuerpo; **Bh**: altura del cuerpo; **Eh**: altura de los ojos; **CPd**: altura del pedúnculo caudal; **Hh**: altura de la cabeza; **Hmax**: altura máxima de la cabeza; **HI**: longitud de la cabeza; **Md**, profundidad de la boca; **MI**: longitud maxilar; **Mo**: orientación de la boca; **Mw**: Ancho de la boca; **Ed**: diámetro del ojo.

## 5.5. Análisis Funcional

Las mediciones morfológicas lineales proporcionaron seis rasgos funcionales relacionados con la captura de alimentos y locomoción:

- Superficie de la boca abierta ( $Osf = [Mw \times Md] / [Bw \times Bh]$ ), que indica el tamaño máximo de los elementos capturados o la capacidad de filtrar el agua.
- Forma de boca abierta ( $Osh = Md / Mw$ ), que describe el método de captura de alimentos y la forma de la presa.

- Posición de la boca abierta ( $Ops = Mo/Hh$ ), que denota información sobre la orientación de la presa en la columna de agua.
- Tamaño de los ojos ( $Edst = Ed/Hh$ ), que puede estar asociado con la detección de presas y con la agudeza visual de la especie.
- Posición del ojo ( $Eps = Eh/Hh$ ), que muestra la orientación vertical normal en la columna de agua.
- Forma transversal del cuerpo ( $Bsh = Bh/Bw$ ), que denota el grado de capacidad hidrodinámica de las especies de peces.

Para el cálculo de las variables de rasgos funcionales se usaron las variables morfométricas estandarizadas, para así poder evitar la influencia del tamaño sobre estas.

**Tabla 2:** Lista de 13 mediciones para las especies de *Sturisoma* adaptado de Tuset (2018)

Variable	Nombre	Formula	Características	Referencia	Atributo
<i>OSF</i>	Superficie de la boca abierta	$(Osf = [Mw \times Md] / [Bw \times Bh])$	el tamaño máximo de los elementos capturados o la capacidad de filtrar el agua.		A mayor superficie mayor tamaño de alimento
<i>OSH</i>	Forma de la boca abierta	$(Osh = Md/Mw)$	el método de captura de alimentos y la forma de la presa.	Payan-alcacio J. 2016	Capturan sus presas y podrían ser bentopelagicos
<i>OPS</i>	Posición de la boca abierta	$(Ops = Mo/Hh)$	información sobre la orientación de la presa en la columna de agua.	Ellecuet et al., 2014	Peces bentonicos y aprovechan el sustrato
<i>EDST</i>	Tamaño de los ojos	$(Edst = Ed/Hh)$	agudeza visual de la especie	Lefcheck et al. 2015	Valores pequeños indican el uso mínimo del ojo
<i>EPS</i>	Posición del ojo	$(Eps = Eh/Hh)$	muestra la orientación vertical normal en la columna de agua	Lefcheck et al. 2014	Valores altos indican peces bentonicos.
<i>BSH</i>	Forma transversal del cuerpo	$(Bsh = Bh/Bw)$	el grado de capacidad hidrodinámica de las especies de peces.	Ellecuet et al., 2014	Valores bajos relacionado a peces bentonicos, valores altos nadadores pelagicos

## **5.6. Análisis estadístico para la morfometría de la cabeza:**

La homogeneidad de la variación morfométrica dentro de la muestra de la forma del cuerpo de los peces se examinó calculando el coeficiente de variación (CV, desviación estándar/media) para cada variable estandarizada (Hauser et al., 1995).

La forma de la cabeza se analizó a partir de disparidad morfométrica (MD), que se calculó a partir de la suma de los elementos diagonales de la matriz de covarianza de grupo de los Procrustes "libres de tamaño" (Zelditch et al., 2012; Schwarzhans et al., 2017). Para determinar el efecto del tamaño de la muestra en la variabilidad intraespecífica, se realizó una correlación entre estas variables y CV o MD.

La matriz de Procrustes de la forma de la cabeza se analizó mediante el análisis de componentes principales entre grupos (PCA) (Mitteroecker y Bookstein, 2011) y las diferencias de forma se visualizaron mediante rejillas de deformación (Bookstein, 1991). El PCA también se aplicó a las mediciones del cuerpo de los peces para tener en cuenta las correlaciones entre las variables y para reducir la dimensionalidad del conjunto de datos. Conservamos los Componentes Principales (PC) que representaban acumulativamente hasta el 95 % de la variación total (Collar y Wainwright, 2009) para las formas de la cabeza. Para encontrar los morfotipos, las especies se organizaron de acuerdo con su similitud morfológica en un morfoespacio utilizando los componentes medios de PC.

Se hizo un análisis de variables canónicas (CVA) en las matrices de PCA (forma de cabeza) para determinar si las especies predefinidas se pueden distinguir estadísticamente (Tuset et al., 2015). La identificación de los diferentes patrones se estableció a partir de los valores de distancia utilizando un análisis de clústeres con el método de Ward basado en la distancia euclidiana (Duarte-Neto et al., 2008).

El análisis de la forma de la cabeza se llevó a cabo utilizando el paquete morphoj. Todos los análisis estadísticos se realizaron en PAST (Paleontological Statistics, v. 3.10) (Hammer et al., 2001).

## 5.7. Estimación y análisis estadístico para la superposición de nicho:

La estimación de la superposición de nicho fue basada en funciones de densidad de kernel, en donde el NOK se calculó con la siguiente fórmula:

$$NO_{Kw}(i, j) = \frac{1}{\sum_{t=1}^T w_t} \sum_{t=1}^T w_t NO_K(i, j, t)$$

(Tuset et al, 2018).

En donde, NOK (i, j, t) es la superposición de nicho entre las especies i y j para el rasgo t, T es la cantidad de rasgos funcionales; wt, se calcula con la siguiente fórmula

$$w_t = \frac{1}{2} + \sum_{t=1}^T \left(1 - \frac{r^2}{2}\right),$$

y además r es el coeficiente de correlación de Pearson entre los rasgos t y l sobre todas las especies consideradas (Geange et al., 2011; Tuset et al, 2018) Para el cálculo de la fórmula y el análisis de densidad de kernel se usó el programa excel.

Se realizaron pruebas de permutación para probar si la superposición media de nicho era significativamente diferente entre las especies (Geange et al., 2011).

Las distribuciones estadísticas nulas (la distribución de la estadística de prueba bajo la hipótesis nula de que no hay diferenciación de nicho) se generaron mediante el cálculo de pseudo valores a través de etiquetas de especies de permutación aleatoria en el conjunto de datos correspondiente de más de 1000 ejecuciones. Luego se calculó la distribución de la superposición de nicho promedio para el modelo nulo. Para corregir múltiples comparaciones, realizamos un ajuste de Bon- Ferroni de tipo I (Quinn y Keough, 2005).

Las pruebas estadísticas se realizaron en el programa PAST (Paleontological Statistics, v. 3.10) (Hammer et al., 2001).

NOK (i, j, t) = superposición de nicho entre las especies i y j para el rasgo t.

## VI. RESULTADOS

### 6.1. Efecto del tamaño de la muestra en la diferenciación interespecífica:

Los valores del CV (%) para las variables morfométricas de la forma del cuerpo están entre 5.11 y 52.82 (Tabla 4). Con respecto a las medidas lineales se observó que cada medida morfométrica lineal tuvo una gran variación entre las especies. Por otro lado, el

valor más alto de MD fue 0.10 en *Sturisoma graffini*, lo que indica que esta especie tiene una alta variabilidad en la forma de la cabeza (**Tabla 4**).

No hubo influencia del tamaño de la muestra en la variabilidad intraespecífica para variables morfométricas y la forma de la cabeza (**Tabla 5**).

**Tabla 4.** Coeficiente de variación (%) de mediciones lineales morfométricas del cuerpo y disparidad morfológica de la forma de la cabeza (MD) para cada especie de *Sturisoma* de la Amazonía peruana. **Bw**: ancho del cuerpo; **Bh**: altura del cuerpo; **Eh**: altura de los ojos; **Cpd**: altura del pedúnculo caudal; **Hh**: altura de la cabeza; **Hmax**: altura máxima de la cabeza; **Hl**: longitud de la cabeza; **Md**, profundidad de la boca; **Ml**: longitud maxilar; **Mo**: orientación de la boca; **Mw**: Ancho de la boca; **Ed**: diámetro del ojo. Valores más altos y más bajos en negrita.

Especies	Morfometría lineal											forma cabeza	
	<b>Bw</b>	<b>Bh</b>	<b>Eh</b>	<b>Cpd</b>	<b>Hh</b>	<b>Hmax</b>	<b>Hl</b>	<b>Md</b>	<b>Ml</b>	<b>Mo</b>	<b>Mw</b>	<b>Ed</b>	<b>MD</b>
<i>S. lyra</i>	10.58	<b>19.61</b>	17.41	<b>28.54</b>	14.15	9.93	8.94	16.58	16.52	12.72	8.35	9.39	0.082
<i>S. nigrirostrum</i>	10.12	13.62	12.59	<b>43.47</b>	16.16	<b>11.59</b>	12.81	33.21	<b>22.26</b>	13.24	21.31	18.95	0.08
<i>S. guentheri</i>	10.73	14.47	15.55	32.21	<b>31.65</b>	9.26	<b>28.05</b>	41.58	<b>10</b>	<b>29.78</b>	9.37	<b>21.06</b>	0.068
<i>S. rostratum</i>	<b>13.02</b>	12.39	13.1	32.4	12.88	9.48	15.54	<b>11.49</b>	15.37	19.74	13.78	15.71	0.054
<i>S. reisi</i>	8.13	<b>4.52</b>	<b>10</b>	29.83	<b>7.22</b>	<b>5.26</b>	<b>6.19</b>	22.40	10.62	<b>5.11</b>	<b>8.21</b>	8.63	0.094
<i>S. graffini</i>	<b>7.32</b>	14.67	<b>20</b>	32.87	12.07	11.22	4.74	<b>52.81</b>	13.13	6.07	<b>29.24</b>	<b>7.01</b>	0.1

**Tabla 5.** Correlación de Pearson entre: (a) el número de ejemplares de cada especie y el coeficiente de variación de las medidas lineales morfométricas; y (b) con la disparidad morfológica de la forma de la cabeza. **Bw**: ancho del cuerpo; **Bh**: altura del cuerpo; **Eh**: altura de los ojos; **Cpd**: altura del pedúnculo caudal; **Hh**: altura de la cabeza; **Hmax**: altura máxima de la cabeza; **Hl**: longitud de la cabeza; **Md**, profundidad de la boca; **Ml**: longitud maxilar; **Mo**: orientación de la boca; **Mw**: Ancho de la boca; **Ed**: diámetro del ojo.

Coeficiente de correlacion (r)	
<i>Bw</i>	0.008
<i>Bh</i>	0.45
<i>El</i>	0.27
<i>Cpd</i>	0.88
<i>Hh</i>	0.21
<i>Hmax</i>	0.87
<i>HI</i>	0.053
<i>Md</i>	0.43
<i>MI</i>	0.77
<i>Mo</i>	0.048
<i>Mv</i>	0.69
<i>Ed</i>	0.39
MD	-0.25

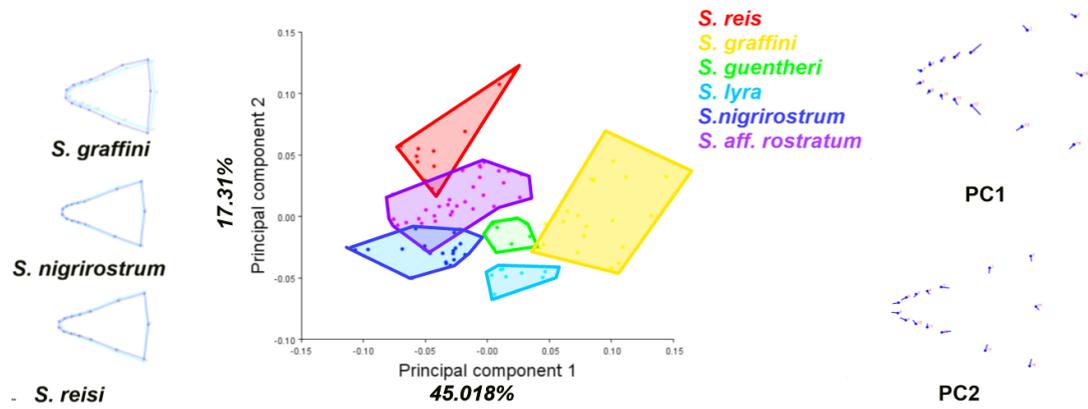
## 6.2. Diferenciación interespecífico

Para el análisis de la forma de la cabeza se analizaron 26 PCAs. Los primeros 11 componentes del PC están representados por el 95.512 % de la varianza total (**Tabla 6**). La variación de los dos primeros componentes comprendía el 62.328 %. Los valores del PC1 fueron el 45.018 de la varianza explicada, en donde los valores positivos agruparon a la forma de la cabeza que presentan un rostrum ancho (*Sturisoma graffini*). Los valores negativos agrupan a aquellas especies que tienen un rostrum más alargado y menos ancho (*Sturisoma reisi*, *Sturisoma nigrirostrum*, *Sturisoma aff. rostratum*). El PC2 tiene un registro de 17.310, los valores positivos son para la forma de *S. reisi*. También se observa que existe una morfología que se encuentra de forma intermedia que es para: *Sturima guentheri* y *Sturisoma lyra* (Figura 3, Figura 5)

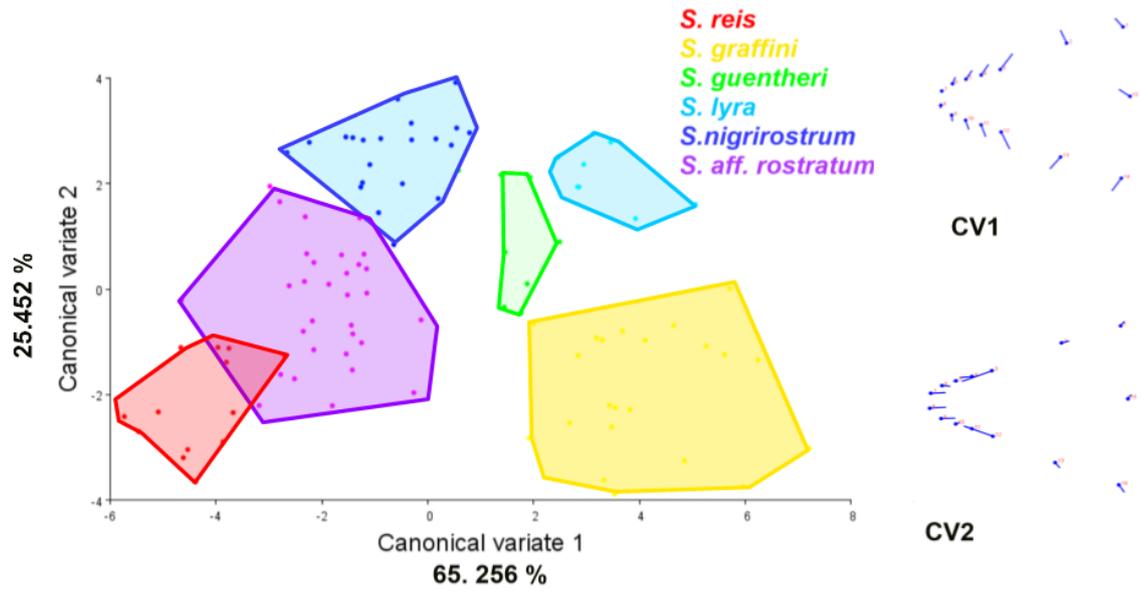
Los análisis mostraron diferencias intraespecíficas significativas para las mediciones de la forma de la cabeza. El primer eje del CV de la forma de la cabeza tiene el 65.256 % de la varianza explicada, el cual máximo las diferencias entre especies con respecto a la forma de la cabeza. El segundo eje del CV de forma de la cabeza tiene el 25.452 % de la varianza explicada (Figura 4, Figura 5).

**Tabla 6.** Varianza explicada por los componentes principales (PC) de la forma de la cabeza de las especies de *Sturisoma* en la Amazonia Peruana.

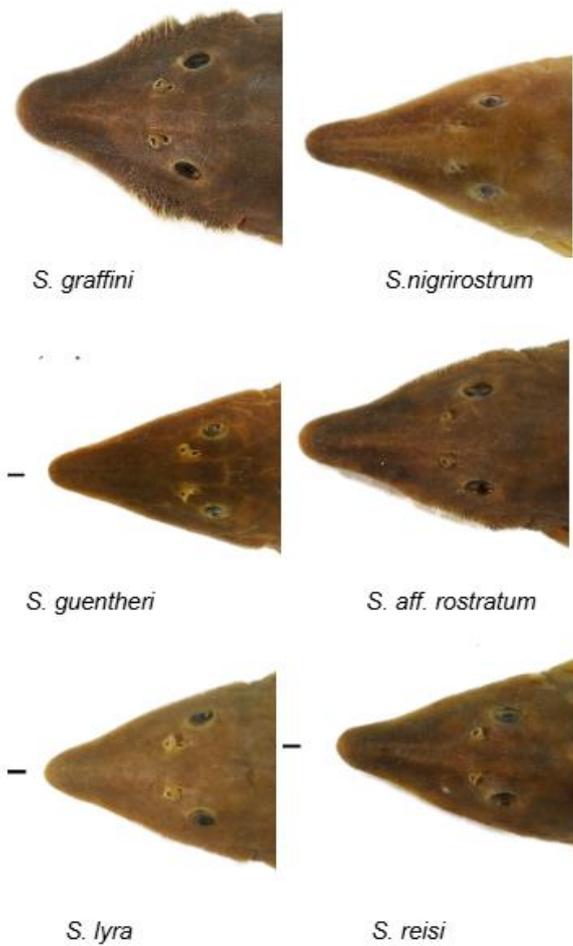
PC	Eigenvalues	% Variance
1	0.0029486	45.018
2	0.00113381	17.31
3	0.00043364	6.621
4	0.0004193	6.402
5	0.000368	5.618
6	0.00029659	4.528
7	0.00017353	2.649
8	0.00015204	2.321
9	0.00012903	1.97
10	1.24E-04	1.892
11	7.00E-05	1.182
<b>Total</b>		<b>95.511</b>



**Figura 3.** Morfoespecies del análisis de componentes principales para la forma de la cabeza de las especies de *Sturisoma* en la Amazonia Peruana.

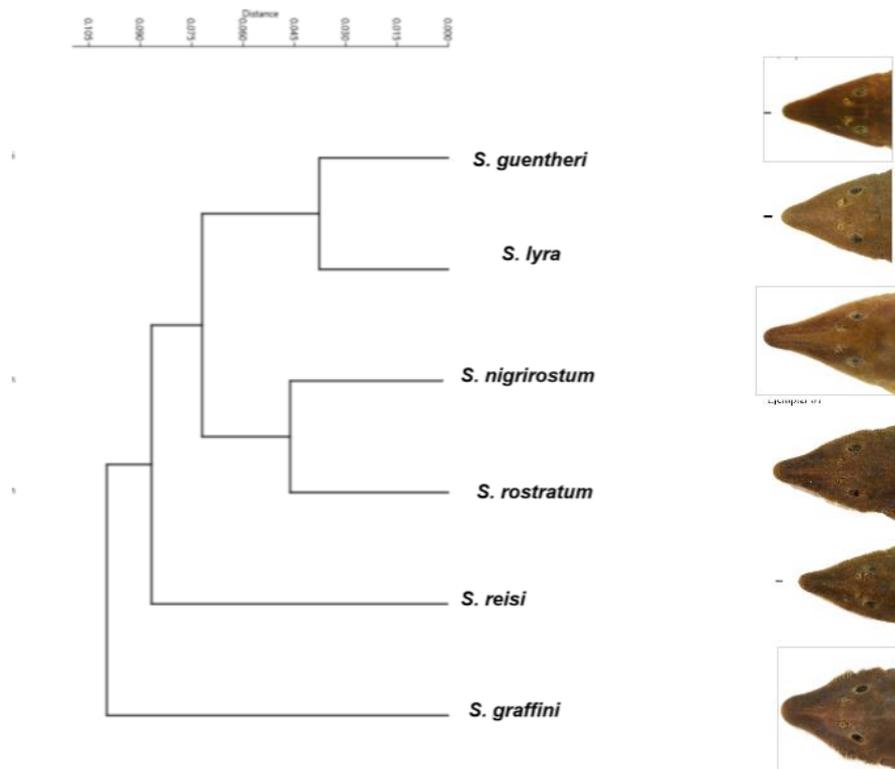


**Figura 4.** Morfoespecies del análisis canónico de variables para la forma de la cabeza.



**Figura 5.** Cabezas de las especies del género *Sturisoma*

El análisis de cluster (Bray-curtis) demostró que la especie *S. graffini* tiene mayor variabilidad en la morfología de la cabeza, la cual es mucho más ancha. *Sturisoma nigrirostrum* y *Sturisoma aff. rostratum* mostraron una morfología en la cabeza más alargada. *Sturisoma guentheri* y *Sturisoma lyra* mostraron una morfología moderada (ni tan ancha ni tan alargada) (figura 6).

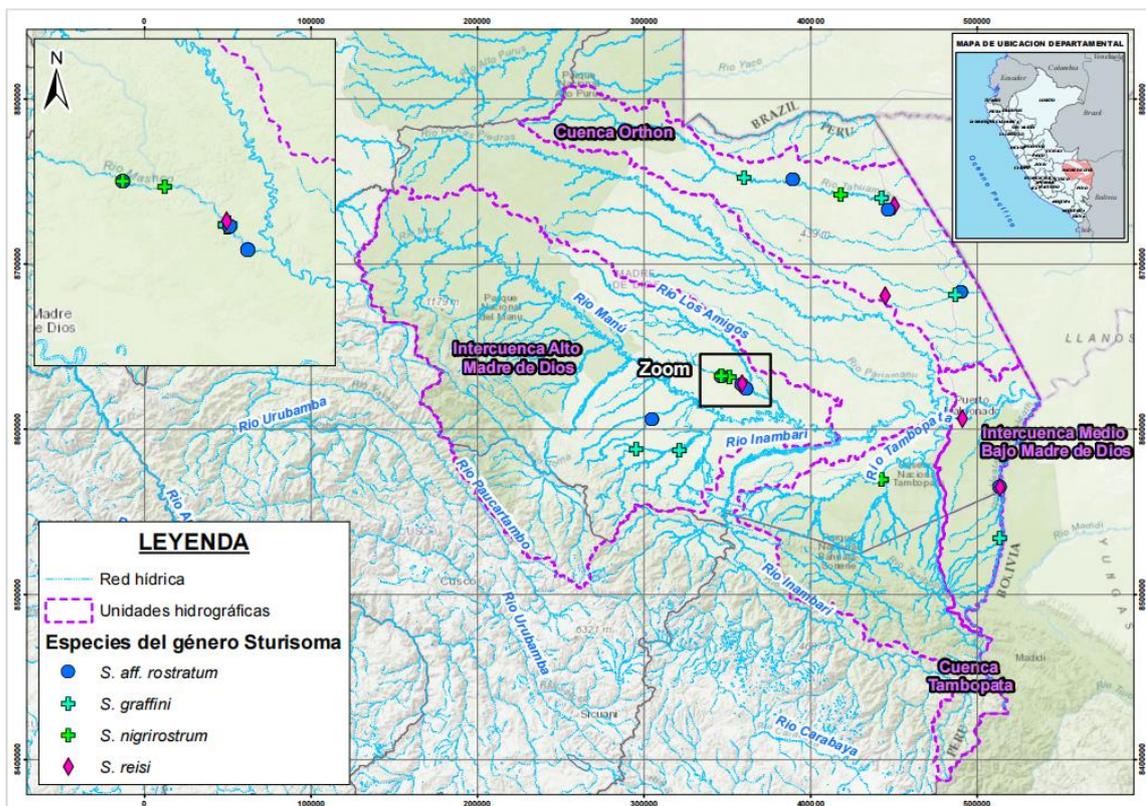


**Figura 6.** Dendrograma del análisis del centroide de la forma de la cabeza para las especies de *Sturisoma* de la Amazonia Peruana.

Con la compilación de información de la base de datos de la Colección Científica de Ictiología y el análisis de muestras, se pudo obtener la ubicación geográfica para cada especie de *Sturisoma* (tabla 7, figura 7).

**Tabla 7.** Ubicación geográfica de las especies de *Sturisoma* en la Amazonia Peruana.

Especies/Cuencas	<i>Marañon</i>	<i>Madre de Dios</i>	<i>Ucayali</i>	<i>Amazonas</i>
<i>S. nigrirostrum</i> (Sn)	X	X	X	X
<i>S. lyra</i> (Sl)	X		X	
<i>S. guentheri</i> (Sg)	X		X	X
<i>S.aff. rostratum</i> (So)		X	X	
<i>S. reisi</i> (Sr)		X	X	
<i>S. graffini</i> (Sf)		X	X	



**Figura 7.** Distribución geográfica de las especies de *Sturisoma* en Madre de Dios.



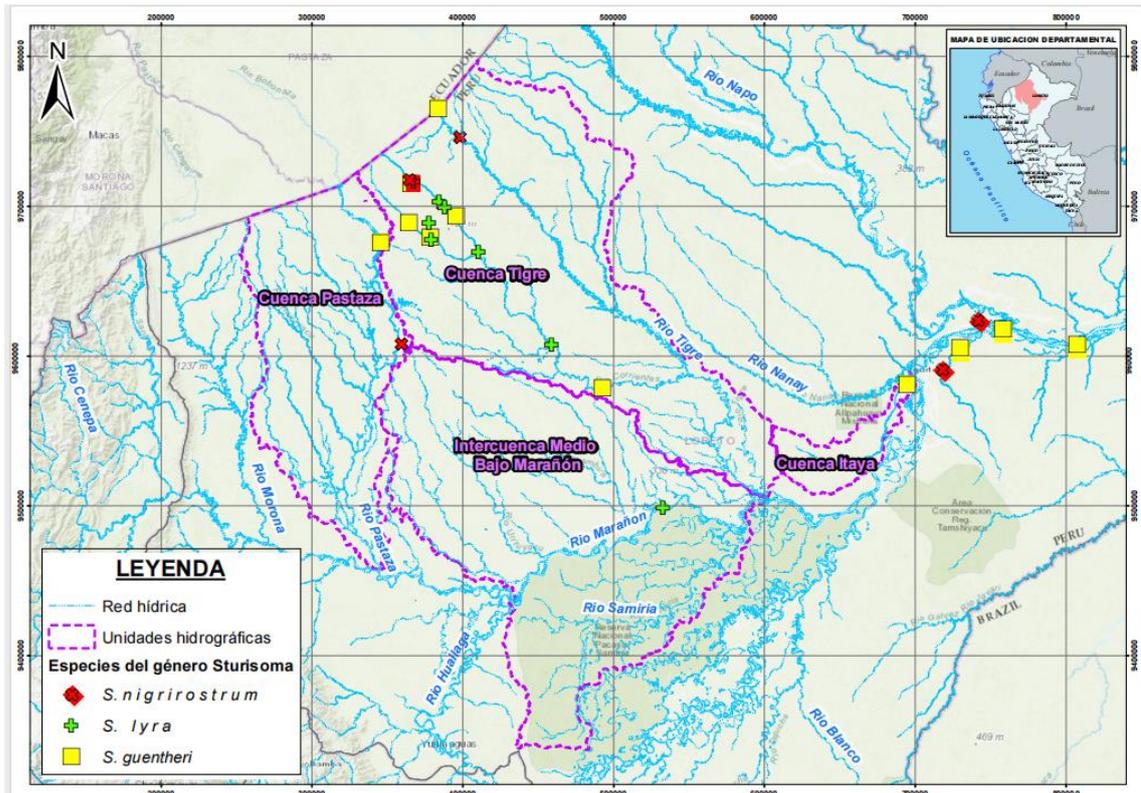
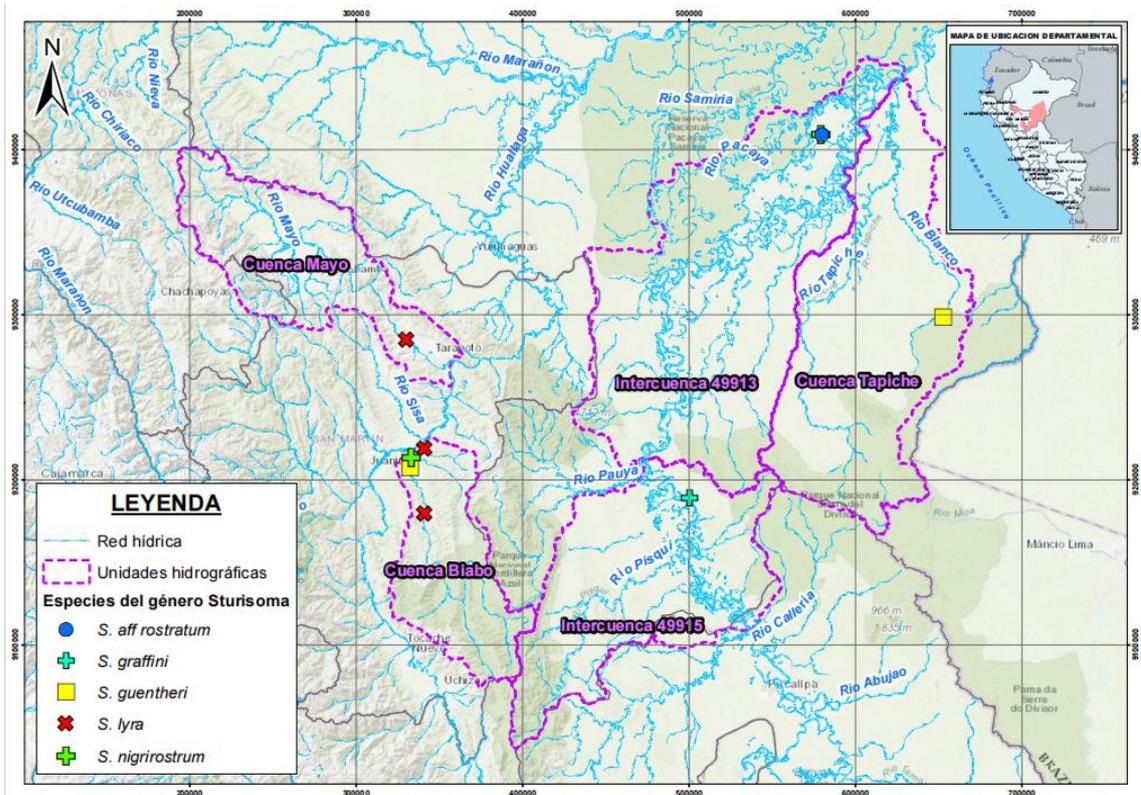
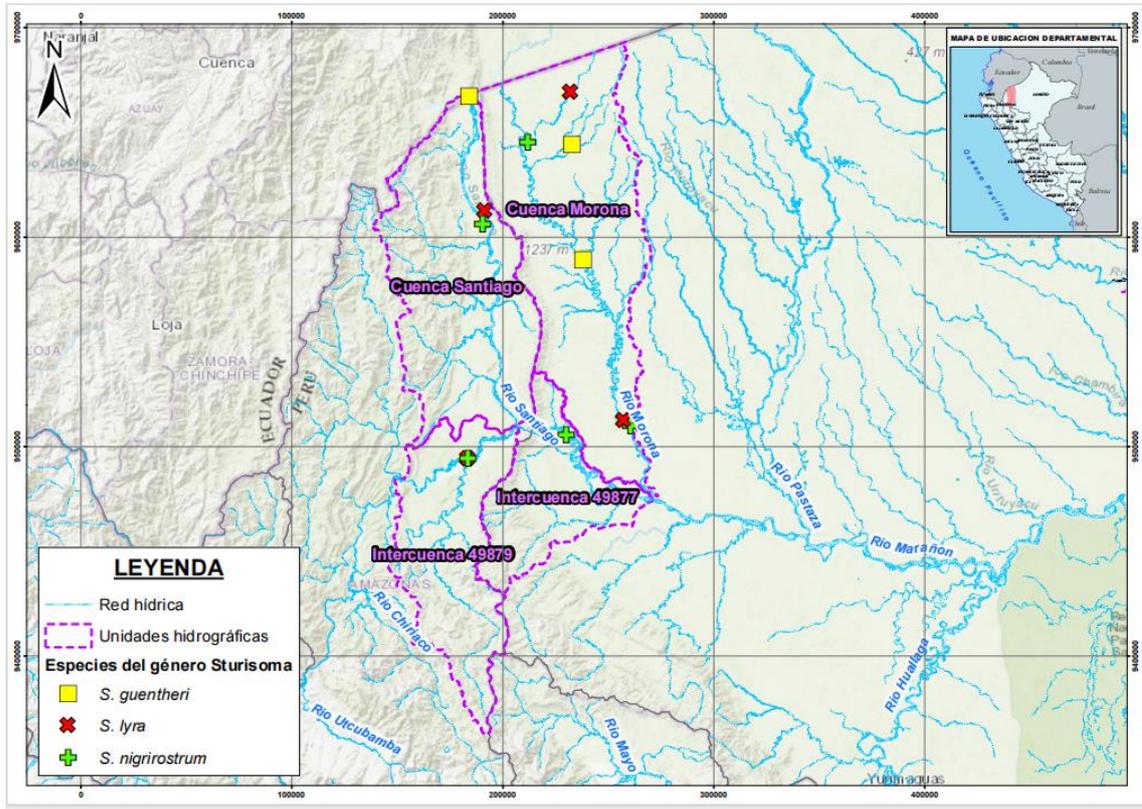


Figura 10. Distribución geográfica de las especies de *Sturisoma* en la Cuenca Marañón (Pastaza, Medio Marañón, Tigre) y en Cuenca Amazonas (Itaya, Nanay).



**Figura 11.** Distribución geográfica de las especies de *Sturisoma* en Marañon (Biabo, Mayo) y Ucayali (Pacaya, Tapiche).



**Figura 12.** Distribución geográfica de las especies de *Sturisoma* en Marañon.

### 6.3. Análisis del espacio Funcional:

Los primeros tres componentes del PCA explicaron el 96.74 % del total de la variación, el primer componente explica el 54.16 % de la varianza, el cual se correlacionó positivamente para atributos relacionados a la búsqueda de alimentos y agudeza visual con: EPS ( $r = 0.74$ ), OPS ( $r = 0.49$ ) y EDTS ( $r = 0.38$ ). El segundo eje del PCA está representado por el 29.11 % de la varianza, en el cual se correlacionó positivamente a atributos relacionados con la adquisición o captura de alimentos, el OSH ( $r = 0.91$ ). (Tabla 8)

El tercer eje de la PC explica el 13.47% de la varianza, en el cual se correlaciona positivamente con atributos relacionados a la alimentación y a la agudeza visual, como: OSH ( $r = 0.354$ ), EPS ( $r = 0.54$ ), EDTS ( $r = 0.12$ ); además. se diferenció de los otros PC,

porque se relaciona negativamente con el OPS, atributo relacionado a la alimentación, OPS ( $r = -0.74$ ) (Tabla 8). Las puntuaciones restantes del PC están relacionadas al grado de capacidad hidrodinámica BSH ( $r = 0.98$ ).

**Tabla 8.** Correlación entre los componentes del PC y los rasgos funcionales. Con negrita el r.

Atributos funcionales	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5
<b>Eigenvalue</b>	0.23	0.13	0.05	0.008	0.005
<b>Varianza (%)</b>	54.16	29.11	13.47	1.83	1.07
<b>BSH</b>	-0.048	-0.034	0.097	<b>0.98</b>	-0.08
<b>OSF</b>	-0.01	0.085	-0.001	0.05	0.11
<b>OSH</b>	-0.21	<b>0.91</b>	<b>0.354</b>	-0.012	-0.003
<b>OPS</b>	<b>0.49</b>	<b>0.41</b>	<b>-0.74</b>	0.1	-0.14
<b>EDTS</b>	<b>0.38</b>	0.043	<b>0.12</b>	0.08	0.9
<b>EPS</b>	<b>0.74</b>	-0.02	<b>0.54</b>	-0.04	-0.38

#### 6.4. Superposición de Nicho:

Para la Cuenca de Madre de Dios, la forma transversal del cuerpo (BSH) y Forma de la boca abierta (OSH) son las que menos contribuyeron a la diferenciación interespecífica de nichos funcionales, mostrando diferencias funcionales entre *S. aff. rostratum*, *S. graffini*, *S. reisi* y *S. nigrirostrum* (Tabla 9). Por otro lado, la superficie de la boca abierta (OSF) y la posición del ojo (EPS) presentaron mayor diferenciación interespecífica de nichos funcionales (Tabla 9)

**Tabla 9.** Estimación de la superposición de nicho (NO) para rasgos funcionales considerados en las especies de *Sturisoma* en la cuenca Madre de Dios. Los ejes con nichos estadísticamente diferentes, significativos con un  $p < 0.05$  según la prueba de modelo nulo, se indican en negrita

<b>Traits/ Especies</b>	<b>So</b>	<b>Sr</b>	<b>Sf</b>
<b>BSH</b>			
<i>S. nigrirostrum (Sn)</i>	0.221	0.223	0.124
<i>S. aff. rostratum (So)</i>		0.3333	<b>0.0003</b>
<i>S. reisi (Sr)</i>			<b>0.021</b>
<i>S. graffini (Sf)</i>			
<b>OSF</b>			
<i>Sn</i>	<b>0.0006</b>	<b>0.0015</b>	<b>0.0001</b>
<i>So</i>		<b>0.0003</b>	<b>0.018</b>
<i>Sr</i>			<b>0.017</b>
<i>Sf</i>			
<b>OSH</b>			
<i>Sn</i>	<b>0.0003</b>	<b>0.0006</b>	0.36
<i>So</i>		0.44	0.123
<i>Sr</i>			0.367
<i>Sf</i>			
<b>OPS</b>			
<i>Sn</i>	0.1383	<b>0.0051</b>	<b>0.0001</b>
<i>So</i>		<b>0.016</b>	<b>0.0004</b>
<i>Sr</i>			0.8409
<i>Sf</i>			
<b>EDTS</b>			
<i>Sn</i>	0.1308	<b>0.0003</b>	<b>0.0002</b>
<i>So</i>		<b>0.011</b>	<b>0.0021</b>
<i>Sr</i>			0.73
<i>Sf</i>			
<b>EPS</b>			
<i>Sn</i>	<b>0.0003</b>	<b>0.0002</b>	<b>0.0001</b>
<i>So</i>		<b>0.014</b>	<b>0.0001</b>
<i>Sr</i>			0.2538
<i>Sf</i>			

Para la Cuenca de Ucayali, la forma transversal del cuerpo (BSH) y Forma de la boca abierta (OSH) son las que menos contribuyeron a la diferenciación interespecífica de nichos funcionales, mostrando diferencias funcionales entre *S. aff. rostratum*, *S. graffini*, *S. lyra*, *S. reisi* y *S. nigrirostrum* (**Tabla 10**). Por otro lado, la superficie de la boca abierta (OSF), la posición del ojo (EPS) y el tamaño de los ojos (ETDS) presentaron mayor diferenciación interespecífica de nichos funcionales (**Tabla 10**)

**Tabla 10.** Estimación de la superposición de nicho (NO) para rasgos funcionales considerados en las especies de *Sturisoma* en la cuenca Ucayali. Los ejes con nichos

estadísticamente diferentes, significativos con un  $p < 0.05$  según la prueba de modelo nulo, se indican en negrita

Traits/ Especies	<i>S. tyra (St)</i>	<i>So</i>	<i>Sr</i>	<i>Sf</i>
<b>BSH</b>				
<i>S. nigrostrum (Sn)</i>	0.12	0.22	0.22	0.12
<i>S. guentheri (Sg)</i>	0.2362	0.34	0.121	0.364
<i>S. aff rostratum (So)</i>	<b>0.0003</b>		0.3222	<b>0.0001</b>
<i>S. reisi (Sr)</i>	0.0177			<b>0.02</b>
<i>S. graffini (Sf)</i>	<b>0.0001</b>			
<b>OSF</b>				
<i>Sn</i>	<b>0.0023</b>	<b>0.0005</b>	<b>0.001</b>	<b>0.0002</b>
<i>Sg</i>	0.56	<b>0.0001</b>	<b>0.0011</b>	<b>0.0003</b>
<i>So</i>	<b>0.0033</b>		<b>0.0002</b>	<b>0.018</b>
<i>Sr</i>	<b>0.0021</b>			<b>0.017</b>
<i>Sf</i>	<b>0.0001</b>			
<b>OSH</b>				
<i>Sn</i>	<b>0.0001</b>	<b>0.0004</b>	<b>0.0006</b>	0.351
<i>Sg</i>	0.13	0.221	0.34	0.655
<i>So</i>	0.11		0.43	0.121
<i>Sr</i>	0.12			0.368
<i>Sf</i>	0.23			
<b>OPS</b>				
<i>Sn</i>	<b>0.0097</b>	0.138	<b>0.0052</b>	<b>0.0001</b>
<i>Sg</i>	<b>0.0023</b>	0.4097	<b>0.0005</b>	<b>0.0002</b>
<i>So</i>	0.2638		<b>0.013</b>	<b>0.0004</b>
<i>Sr</i>	<b>0.0018</b>			0.84
<i>Sf</i>	<b>0.0001</b>			
<b>EDTS</b>				
<i>Sn</i>	<b>0.0001</b>	0.1301	<b>0.00034</b>	<b>0.0002</b>
<i>Sg</i>	0.107	<b>0.0013</b>	<b>0.00011</b>	<b>0.0003</b>
<i>So</i>	0.1312		<b>0.011</b>	<b>0.0021</b>
<i>Sr</i>	<b>0.0024</b>			0.722
<i>Sf</i>	<b>0.0001</b>			
<b>EPS</b>				
<i>Sn</i>	<b>0.0001</b>	<b>0.0002</b>	<b>0.0002</b>	<b>0.0001</b>
<i>Sg</i>	<b>0.0001</b>	0.3908	<b>0.0066</b>	<b>0.0009</b>
<i>So</i>	<b>0.0054</b>		<b>0.011</b>	<b>0.0001</b>
<i>Sr</i>	<b>0.0018</b>			0.2538
<i>Sf</i>	<b>0.0004</b>			

Para la cuenca de Amazonas, la forma transversal del cuerpo (BSH), Forma de la boca abierta (OSH) y la posición de la boca abierta (OPS) son las que menos contribuyeron a la diferenciación interespecífica de nichos funcionales. Por otro lado, la superficie de la boca abierta (OSF), la posición del ojo (EPS) y el tamaño del ojo (ETDS) presentaron mayor diferenciación interespecífica de nichos funcionales (**Tabla 11**)

**Tabla 11.** Estimación de la superposición de nicho (NO) para rasgos funcionales considerados en las especies de *Sturisoma* de la cuenca Amazonas. Los ejes con nichos estadísticamente diferentes, significativos con un  $p < 0.05$  según la prueba de modelo nulo, se indican en negrita

<b>Traits/ Especies</b>	<b><i>S. guentheri (Sg)</i></b>
<b><i>BSH</i></b>	
<i>S. nigrirostrum (Sn)</i>	0.11
<b><i>OSF</i></b>	
<i>Sn</i>	<b>0.0002</b>
<b><i>OSH</i></b>	
<i>Sn</i>	0.234
<b><i>OPS</i></b>	
<i>Sn</i>	0.345
<b><i>EDTS</i></b>	
<i>Sn</i>	<b>0.0002</b>
<b><i>EPS</i></b>	
<i>Sn</i>	<b>0.0001</b>

Para la cuenca del Maraón, la forma transversal del cuerpo (BSH) es la que menos contribuyó a la diferenciación interespecífica de nichos funcionales. Por otro lado, la posición del ojo (EPS) presentó mayor diferenciación interespecífica de nichos funcionales (**Tabla 12**)

**Tabla 12.** Estimación de la superposición de nicho (NO) para rasgos funcionales considerados en las especies de *Sturisoma* en la cuenca Maraón. Los ejes con nichos estadísticamente diferentes, significativos con un  $p < 0.05$  según la prueba de modelo nulo, se indican en negrita

Traits/ Especies	<i>S. lyra</i> ( <i>Sl</i> )	<i>Sg</i>
<b><i>BSH</i></b>		
<i>S. nigrirostrum</i> ( <i>Sn</i> )	0.11	0.33
<i>S.guentheri</i> ( <i>Sg</i> )	0.24	
<b><i>OSF</i></b>		
<i>Sn</i>	<b>0.0013</b>	<b>0.0001</b>
<i>Sg</i>	0.55	
<b><i>OSH</i></b>		
<i>Sn</i>	<b>0.0002</b>	0.115
<i>Sg</i>	0.13	
<b><i>OPS</i></b>		
<i>Sn</i>	<b>0.0087</b>	0.545
<i>Sg</i>	<b>0.0021</b>	
<b><i>EDTS</i></b>		
<i>Sn</i>	<b>0.0003</b>	<b>0.0004</b>
<i>Sg</i>	0.11	
<b><i>EPS</i></b>		
<i>Sn</i>	<b>0.0002</b>	<b>0.0002</b>
<i>Sg</i>	<b>0.0004</b>	

**Tabla 13.** Superposición de nicho promedio y desviación estándar para los rasgos funcionales entre cada especie de *Sturisoma*. Los nichos estadísticamente diferentes con  $p < 0.05$ , según la prueba de modelos nulos, se indican en negrita.

Especies	<i>S. lyra</i> ( <i>Sl</i> )	<i>Sg</i>	<i>So</i>	<i>Sr</i>	<i>Sf</i>
<i>S. nigrirostrum</i> ( <i>Sn</i> )	<b>0.022 (0.05)</b>	0.12(0.15)	0.08 (0.09)	<b>0.04 (0.09)</b>	0.08 (0.15)
<i>S.guentheri</i> ( <i>Sg</i> )	0.17 (0.21)		0.23(0.19)	0.08(0.14)	0.17 (0.27)
<i>S.aff. rostratum</i> ( <i>So</i> )	0.086 (0.10)			0.14 (0.2)	<b>0.02(0.05)</b>
<i>S. reisi</i> ( <i>Sr</i> )	<b>0.02 (0.05)</b>				0.37 (0.35)
<i>S.graffini</i> ( <i>Sf</i> )	<b>0.03 (0.09)</b>				

## VII. DISCUSIÓN:

Este estudio proporciona el primer análisis comparativo de características morfo - funcionales de la cabeza y el cuerpo de algunas especies de *Sturisoma* que habitan en la Amazonia Peruana. No fue posible analizar todas las especies que se encuentran en ella por la cantidad de individuos que se tenían en la colección científica de ictiología del Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos, es un tamaño

muestral pequeño, pero nos estaría brindando información suficiente para someter a prueba la hipótesis.

Se observó que algunas especies como: *S. aff. rostratum*, *S. graffini* y *S. reisi* tienen una distribución en las cuencas de Ucayali y Madre de Dios, mientras que *S. guentheri* tiene una distribución en las cuencas de Marañón y Amazonas. Para el caso de *S. nigrirostrum* podemos observar que tiene una amplia distribución, porque se encuentra en todas las cuencas de la Amazonia Peruana.

Los resultados mostraron que existe una alta variabilidad morfo-funcional en las formas de la cabeza y del cuerpo favoreciendo una alta radiación evolutiva, lo que permite que ambas estructuras se utilicen directamente para la diferenciación de especies e indirectamente para la discriminación de nicho (Tuset et al., 2016).

Las especies de *Sturisoma* presentan morfología, métrica y caracteres osteológicos muy parecidos, no obstante, se encontraron medidas / proporciones, que pueden ser utilizadas para poder determinar algunas especies como es el caso de: relación de la cabeza con diámetro del ojo, proporción cabeza con longitud estándar y el conteo de placas; lo cual coincide con las descripciones de Londoño – Burbano & Brito (2023).

### **7.1. Implicaciones evolutivas:**

Aunque la forma de la cabeza, del cuerpo u otras estructuras biológicas no se usan solo para definir las relaciones evolutivas (Linde et al., 2004; Cooper et al., 2009), En algunos estudios se ha mostrado que la forma de la cabeza tiene una afinidad entre linajes evolutivos. En *Sturisoma* un estudio reciente de Londoño-Burbano & Brito (2023) basado en morfología y morfometría sugiere que hay 10 especies válidas, pero solo se distribuyen siete de ellas en toda la Amazonía (*S. brevirostre*, *S. guentheri*, *S. lyra*, *S. nigrirostrum*, *S. reisi* y *S. aff. rostratum*), las cuales presentan algún tipo de diferencia en tanto a la coloración y medidas morfométricas. Esta última característica fue identificada en el análisis morfométrico- geométrico. Por lo tanto, existen tres morfotipos identificados en este estudio. El morfotipo uno presenta: una cabeza más grande y ancha y tiene un *rostrum* más pequeño y ancho. El morfotipo dos: tiene una cabeza más conservada (ni tan ancha ni tan alargada) y el *rostrum* presenta un tamaño intermedio en comparación a

los otros dos morfotipos. Por otro lado, el morfotipo tres: tiene una cabeza más delgada y un *rostrum* alargado, los cuales coinciden con las especies de Londoño. Con certeza aún no se sabe sobre la filogenia de este género, pero ya está siendo estudiada (Londoño-Burbano & Brito, 2022).

En los resultados se observó que las especies del género *Sturisoma* presentan diferencias significativas en la forma de la cabeza. Estas variaciones están relacionadas con los impulsos sensoriales que la cabeza puede recibir, influenciados por factores como el flujo del agua y las interacciones interespecíficas. En hábitats con mayor caudal, se anticipa que las especies tengan cabezas más anchas, ya que allí reciben una mayor cantidad de estímulos, lo que favorece esta morfología. Por el contrario, en ambientes más lénticos, se esperaría que las cabezas sean más delgadas, debido a la menor cantidad de estímulos recibidos (Herzog et al., 2017).

Además, la variación en la forma de la cabeza podría interpretarse como una adaptación a los cambios ocurridos en la historia geológica de los ríos de la Amazonía (Albert & Carvalho, 2011). Durante este período, los hábitats acuáticos amazónicos experimentaron transformaciones significativas, pasando de humedales semicontinuos a lagos, y la dinámica de los ríos más grandes pudo haber facilitado la conexión y desconexión de los drenajes de orden superior a través de la formación de arroyos (Albert et al., 2006). Por otro lado, en los ríos amazónicos occidentales, es probable que las conexiones acuáticas fueran continuas (Wesselingh y Hoorn, 2011), lo que podría explicar la estrecha relación entre la similitud morfológica de las especies de *Sturisoma* y la alta diversificación de especies en este género (Londoño-Burbano & Brito, 2022).

Este contexto geológico y ecológico resalta cómo las características morfológicas pueden estar íntimamente ligadas a la evolución y adaptación de las especies en respuesta a su entorno.

## **7.2. Implicaciones ecológicas:**

Los resultados demostraron diferencias significativas en los rasgos funcionales relacionados: con los mecanismos de alimentación, agudeza visual, orientación en la columna de agua, lo que indicó bajos niveles de superposición en el nicho funcional entre especies que comparten una misma cuenca. Con lo que se concluye, que hay una alta

partición de los recursos alimentarios que promueva la coexistencia de especies en estas comunidades (Preciado et al., 2016).

Además, se encontró que la superposición de nicho era menor para las especies más abundantes (*S. nigrirostrum* y *S. aff. rostratum*), y más alta para las especies menos abundantes (*S. reisi*, *S. graffini*, *S. guentheri*, *S. lyra*). Por ello, se ha demostrado que la superposición de nicho y la abundancia de las especies tienden a estar relacionadas (Mason et al. 2008). Las especies que son menos abundantes por lo general se caracterizan por tener formas morfológicas altamente especializadas para poder utilizar mejor los recursos y para que se apoyen mejor en la originalidad de los ensamblajes (Leitão et al., 2016).

Las diferencias en la morfología funcional de la alimentación entre las especies pueden ayudar a determinar el hábitat donde viven (Schoenfuss y Blobb, 2007).

Numerosos estudios también han confirmado que el tamaño de la boca y la anatomía oral influyen en el nicho trófico de las especies (Colborne et al., 2013). En nuestro caso, las especies de *Sturisoma* estudiadas mostraron diferencias en la morfología funcional y separación dentro de un nicho funcional. Las principales diferencias en los rasgos funcionales indicaron que las especies divergían en la preferencia de las presas, el tamaño y la detección. Aunque la información ecológica en *Sturisoma* es escasa, se podría decir que se alimentan principalmente de algas epilíticas, detritus, materia orgánica y ocasionalmente de larvas de insecto, como es el caso de otros miembros de la familia Loricariidae (Hynes, 1972). Por otro lado, las especies que presentaron atributos funcionales relacionados con la agudeza visual, en donde los ojos son más grandes que las otras, se podría hablar de que es un depredador, el cual aprovecharía como alimento las larvas de insectos y zooplancton (Agostinho & Delariva 2001).

## VIII. CONCLUSIONES

- Las especies que presentaron mayor diferenciación interespecífica fueron: *Sturisoma nigrirostrum* con una cabeza más alargada y *Sturisoma graffini* con una cabeza más ancha.

- *Sturisoma guentheri* y *Sturisoma lyra* presentaron una variabilidad morfológica intermedia entre los otros dos morfotipos.
- El atributo funcional OSF (superficie de la boca abierta) es el más determinante para separar nichos ecológicos entre especies, ya que es un carácter significativo en las cuencas de la Amazonía Peruana.
- El atributo Funcional BSH (capacidad hidrodinámica) es el menos determinante para separar nichos ecológicos en las cuencas de la Amazonía peruana.

## IX. BIBLIOGRAFÍA

Agostinho, A.A. & R.L. Delariva. 2001. Relationship between morphology and diets of six Neotropical loricáridos. *J. Fish Biol.* 58: 832-847.

Albert, J. S., & Carvalho, T. P. (2011). Neogene assembly of modern faunas. In J. S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical biogeography of neotropical freshwater fishes* (pp. 119–136). Berkeley, CA: University of California Press.

Albert, J. S., Lovejoy, N. R., & Crampton, W. G. R. (2006). Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river drainages: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, 21, 5–13.

Alexander, G. D. & Adams, C. E. (2004). Exposure to a common environment erodes inherited between-population trophic morphology differences in Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, 64(1), 253-257.

Armbruster, J., Van der Sleen, P., & Lujan, N. (2017). Family Loricariidae-Suckermouth armored catfishes. In van der Sleen, P., & Albert, J. S. (Eds.). *Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas* (Vol. 115). Princeton University Press.

Binning, S. A., & Chapman, L. J. (2010). Is intraspecific variation in diet and morphology related to environmental gradients? Exploring Liem's paradox in a cichlid fish. *Integrative Zoology*, 5(3), 241-255.

Bookstein, F.L., 1991. Morphometric Tools for Landmark Data. Geometry and Biology. Cambridge University Press, New York

Boughman, J.W., 2002. How sensory drive can promote speciation. Trends in ecology & Evolution, 17(12), 571-577.

Boglino, A., Wishkerman, A., Darias, M. J., Andree, K. B., De la Iglesia, P., Estévez, A. & Gisbert, E. (2013). High dietary arachidonic acid levels affect the process of eye migration and head shape in pseudoalbino Senegalese sole *Solea senegalensis* early juveniles. Journal of fish biology, 83(5), 1302-1320.

Bouton, N., Visser, J. D. & Barel, C. D. (2002). Correlating head shape with ecological variables in rock-dwelling haplochromines (Teleostei: Cichlidae) from Lake Victoria. Biological Journal of the Linnean Society, 76(1), 39-48.

Busserolles, F., Fitzpatrick, J.L., Marshall, N.J., Collin, S.P., 2014. The influence of photoreceptor size and distribution on optical sensitivity in the eyes of Lanternfishes (Myctophidae). PLoS One 9 (6), e99957.

Cabuy, E., Adriaens, D., Verraes, W. and Teugels, G. G. (1999). Comparative study on the cranial morphology of *Gymnallabes typus* (Siluriformes: Clariidae) and their less anguilliform relatives, *Clariallabes melas* and *Clarias gariepinus*. Journal of Morphology, 240(2), 169-194.

Carton, A. G. & Montgomery, J. C. (2004). A comparison of lateral line morphology of blue cod and torrentfish: two sand perches of the family Pinguipedidae. Environmental biology of fishes, 70(2), 123-131.

CAS - Eschmeyer's Catalog of Fishes - Genera/Species by Family/Subfamily. (n.d.). Researcharchive.calacademy.org.<https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>

Clabaut, C., Bunje, P. M. E., Salzburger, W. & Meyer, A. (2007). Geometric morphometric analyses provide evidence for the adaptive character of the Tanganyikan cichlid fish radiations. *Evolution* 61, 560-578

Chambers, L. D., Akanyeti, O., Venturelli, R., Ježov, J., Brown, J., Kruusmaa, M., Fiorini, P. & Megill, W. M. (2014). A fish perspective: detecting flow features while moving using an artificial lateral line in steady and unsteady flow. *Journal of the Royal Society Interface*, 11(99), 20140467.

Colborne, S.F., Peres-Netto, P.R., Longstaffe, F.J., Neff, B.D., 2013. Effects of foraging and sexual selection on ecomorphology of a fish with alternative reproductive tactics. *Behav. Ecol.* 24, 1339–1347

Collar, D.C., Wainwright, P.C., 2009. Ecomorphology of centrarchid fishes, in: Cooke, S.J., Philipp, D.P. (Eds.) *Centrarchid fishes: diversity, biology and conservation*. Wiley Blackwell, West Sussex, UK, pp. 70–89

Cooper, W.J., Westneat, M.W., 2009. Form and function of damselfish skulls: rapid and repeated evolution into a limited number of trophic niches. *BMC Evol. Biol.* 9 (24), 1–17.

Covain, R., & Fisch-Muller, S. (2007). The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. *Zootaxa*, 1462, 1–40. [www.mapress.com/zootaxa/](http://www.mapress.com/zootaxa/)

Covain R. & Van der Sleen, P. (2017) Subfamily Loricariinae- Loricariinae armored catfishes. In van der Sleen, P., & Albert, J. S. (Eds.). *Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas* (Vol. 115). Princeton University Press.

Coombs, S., Janssen, J. & Webb, J. F. (1988). Diversity of lateral line systems: evolutionary and functional considerations. In *Sensory Biology of Aquatic Animals* (Eds J. Atema, R. R. Fay, A. N. Popper and W. N. Taylor), pp. 553-593. New York: Springer.

Duarte-Neto, P., Lessa, R., Stosic, B., Morize, E., 2008. The use of sagittal otoliths indiscriminating stocks of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) offnortheastern Brazil using multishape descriptors. *ICES J. Mar. Sci.* 65, 1144–1152

Elias, M., Faria, R., Gompert, Z., Hendry, A., 2012. Factors influencing progress toward ecological speciation. *International Journal of Ecology*, 2012Int.

Endler, J.A., 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, 139, S125-S153.Am.

Ferraris, C.J. Jr. (2003) Subfamily Loricariinae (Armoured catfishes). In: Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, C. J. Jr. (Eds.) Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America, Edipucrs, Porto Alegre, Brazil, pp.330– 350 .

Ferriz, R.A.& Salas,W.(1994). Relaciones tróficas de los peces del Embalse Patagónico, provincia del Neuquén, Argentina, *Biokos, Compinos* 8: 7-19

Fitch, J.E., Brownell, R.L., 1968. Fish otoliths in cetacean stomachs and their importance in interpreting feeding habits. *J. Fish. Res. Board Can.* 25, 2561–2574

Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Fong, J. D. 2022 SPECIES BY FAMILY/SUBFAMILY. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>). Electronic version accessed 27/12/2023. [Recalculated with each new version; based on current literature, this provides all available species names, valid species, and species described in the last 10 years by family/subfamily.

Fowler, H. W. 1940 (20 Feb.) [ref. 1432] A collection of fishes obtained by Mr. William C. Morrow in the Ucayali River Basin, Peru. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* v. 91 (for 1939): 219-289.

Geange, S. W., Pledger, S., Burns, K. C., & Shima, J. S. (2011). A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 175–184. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00070.x>

Geerinckx, T., Brunain, M., Herrel, A., Aerts, P. & Adriaens, D. (2007). A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus* cf. *Triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes). *Belgian Journal of Zoology*, 137(1).

Ghazzi, M.S. (2005) *Sturisoma kneri*, new species, a name for an old yet poorly-known catfish (Siluriformes: Loricariidae) *Copeia*, 2005, 559–565

Goulding, M. (2017). Foreword. In van der Sleen, P., & Albert, J. S. (Eds.). *Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas* (Vol. 115). Princeton University Press.

Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: paleontological statistical software 430 package for education and data analysis. *Paleontol. Electron.* 4 (1), 1–9

Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., & Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(31), 7985–7990. <https://doi.org/10.1073/pnas.1803908115>

Hauser, L., Carvalho, G.R., Pitcher, T.J., 1995. Morphological and genetic differentiation of the African clupeid *Limnothrissa miodon* 34 years after its introduction to Lake Kivu. *J. Fish. Biol.* 47 (suppl. A), 127–144

Herzog, H., Klein, B. & Ziegler, A. (2017). Form and function of the teleost lateral line revealed using three-dimensional imaging and computational fluid dynamics. *Journal of the Royal Society Interface*, 14(130), 20160898. *J. R. Soc. Interface* 14, 20160898.

Hynes, H.B.N. 1972. *The Ecology of running waters*. University of Toronto, Toronto, Canada.

Isbrucker, I. J. H. (1979). Descriptions préliminaires de nouveaux taxa de la famille des Loricariidae. *Revue française d'Aquariologie Revue Fr. Aquariol.* 5:86–116

Kajiura, S. M. (2001). Head morphology and electrosensory pore distribution of Carcharhinid and sphyrnid sharks. *Environmental Biology of Fishes*, 61(2), 125-133.

Leitão, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mouillot, D., 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proc. R. Soc. B* 283, p. 20160084

Linde, M., Palmer, M., Gómez-Zurita, J., 2004. Differential correlates of diet and phylogeny on the shape of the premaxilla and anterior tooth in sparid fishes (Perciformes: Sparidae). *J. Evol. Biol.* 17, 941–958

Lombarte, A., & Leonart, J. (1993). Otolith size changes related with body growth, habitat depth and temperature. *Environmental biology of fishes*, 37(3), 297-306.

Londoño-Burbano, A. y Britto M. (2023). Taxonomic revision of *Sturisoma* Swainson, 1838 (Loricariidae: Loricariinae), with description of four new species. *Journal of Fish Biology*

Londoño-Burbano, A. y Britto M. (2022). A new species of *Sturisoma* Swainson, 1838 (Loricariidae: Loricariinae), from the Madeira River basin, with a discussion of historical biogeography of western Amazonas and Paraguay River basins. *Journal of Fish Biology*

Londoño-Burbano, A. (2018). A new species of *Sturisoma* (Loricariidae: Loricariinae) from the Madre de Dios River basin, Peru, with a key to all congeners and comments on the type series of *Sturisoma rostratum*. *Journal of Fish Biology*, 92(4).

Lozada, M. M., Forero, J. E. (1999). Ecología *trichomycterus bogotense*, eigenmann (1912), en la vereda la Concepción, municipio de Guasca, Departamento de Cundinamarca. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23, S539-S539.

Losada, M. & Forero, J. U. (1999) Ecología trófica de *Trichomycterus bogotense*, Eigenmann (1912) en la vereda de concepción, municipio de Guasca, Departamento Cundinamarca. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Suplemento Especial*, 23: 539-546.

Lowry, D., Motta, P. J. & Hueter, R. E. (2007). The ontogeny of feeding behavior and cranial morphology in the leopard shark *Triakis semifasciata* (Girard 1854): a longitudinal perspective. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341(2), 153-167. *J. Exp.*.

MacArthur, R. & Levins, R. (1967) Limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377–385

Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Argillier, C., 2008. Evidence that niche specialisation explains species–energy relationships in lake fish communities. *J. Anim. Ecol.* 77, 285–296.

Marshall, N.J., 1996. The lateral line system of three deep-sea fish. *Journal of fish biology*, 49, 239-258.

Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., et al., 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology letters*, 10(4), 315-331.

Mitteroecker, P., Bookstein, F.L., 2011. Classification, linear discrimination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evol. Biol.* 38, 100–114.

Montgomery, J., Coombs, S. and Janssen, J. (1994). Form and function relationships in lateral line systems: comparative data from six species of Antarctic notothenioid fish. *Brain Behav. Evol.* 44, 299-306.

Motta, P. J., Norton, S. F., & Luczkovich, J. J. (1995). Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1), 11-20.

Nagelkerke, L.A.J., Rossberg, A.G., 2014. Trophic niche-space imaging, using resource and consumer traits. *Theor. Ecol.* 7, 423–434.

Nishimoto, M.M., Washburn, L., Warner, R.R., Love, M.S., Paradis, G.L., 2010. Otolith elemental signatures reflect residency in coastal water masses. *Environ. Biol. Fish.* 89, 341–356.

Preciado, I., Cartes, J.E., Punzon, A., Frutos, I., Lopez-Lopez, L., Serrano, A., 2016. Food web functioning of the benthopelagic community in a deep-sea mount based on diet and stable isotope analysis. *Deep-Sea Res. Part II* <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.07.013>

Ortega, H., Hidalgo, M., Trevejo, G., Correa, E., Cortijo, A. M., Meza, V., & Espino, J. (2012). Lista anotada de los peces de aguas continentales del Perú Estado actual del conocimiento, distribución, usos y aspectos de conservación. [www.minam.gob.pe](http://www.minam.gob.pe)

Quinn, G.P., Keough, M.J., 2005. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.

Reichenbacher, B., Sienknecht, U., Keuchenhoff, H., Fenske, N., 2007. Combined otolith morphology and morphometry for assessing taxonomy and diversity in fossil and extant killifish (*Aphanius*, †*Prolebias*). *J. Morphol.* 268, 898–915.

Rohlf, F.J., 2004. *TPS Shareware Series*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.

Svanbäck, R., & Eklöv, P. (2006). Genetic variation and phenotypic plasticity: causes of morphological variation in Eurasian perch. *Evolutionary Ecology Research*, 8(1), 37-49.

Schaefer, S.A. (1997). The Neotropical cascudinhos: systematics and biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 148, 1-120. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 148:1–120.

Shuai, F., Yu, S., Lek, S., & Li, X. (2018). Habitat effects on intra-species variation in functional morphology: Evidence from freshwater fish. *Ecology and evolution*, 8(22), 10902-10913.

Schmitz, O., 2017. Predator and prey functional traits: understanding the adaptive machinery driving predator–prey interactions. *F1000Research* 6, 1767.

Schoenfuss, H.L., Blob, R.W., 2007. The Importance of functional morphology for fishery conservation and management: applications to Hawaiian amphidromous fishes, in: Evenhuis N.L., Fitzsimons, J.M. (Eds.), *Biology of Hawaiian streams and estuaries*. Bish. Mus. Bull. Cult. Environ. Stud. 3, 125–141.

Schwarzhan, W., Schulz-Mirbach, T., Lombarte, A., Tuset, V.M., 2017. The origination and rise of teleost otolith diversity during the Mesozoic. *Res. Knowl.* 3 (1), 5–8.

Tuset, V.M., Lombarte, A., Assis, C.A., 2008. Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Sci. Mar.* 72S, 7–198

Tuset, V. M., Olivar, M. P., Otero-Ferrer, J. L., López-Pérez, C., Hulley, P. A., & Lombarte, A. (2016). Morpho-functional diversity in *Diaphus* spp. (Pisces: Myctophidae) from the central Atlantic Ocean: Ecological and evolutionary implications. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 138, 46–59. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.07.005>

Van Netten, S. M. (2006). Hydrodynamic detection by cupulae in a lateral line canal: functional relations between physics and physiology. *Biological cybernetics*, 94(1), 67-85. *Biol. Cybern.* 94, 67-85.

Van der Sleen, P., & Albert, J. S. (Eds.). *Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas* (Vol. 115). Princeton University Press.

Villéger, S., Ramos Miranda, J., Flores Hernandez, D., Mouillot, D., 2010. Contrasted changes in taxonomic and functional diversity of tropical fish communities after

habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20, 1512–1522.

Wainwright, P.C., 2007. Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 381–401.

Webb, J. F. (2013). Morphological diversity, development, and evolution of the mechanosensory lateral line system. In *The Lateral Line System* (Eds S. Coombs, H. Bleckmann, R. R. Fay and A. N. Popper), pp. 17-72. New York: Springer.

Webb, J. F. (1989). Gross morphology and evolution of the mechanoreceptive lateral-line system in teleost fishes (Part 1 of 2). *Brain, behavior and evolution*, 33(1), 34-43.

Wesselingh, F. P., & Hoorn, C. (2011). Geological development of Amazon and Orinoco basins. In J. S. Albert & R. E. Reis (Eds.), *Historical biogeography of neotropical freshwater fishes* (pp. 59–67). Berkeley, CA: University of California Press.

Wyckmans, M., Van Wassenbergh, S., Adriaens, D., Van Damme, R. and Herrel, A. (2007). Size-related changes in cranial morphology affect diet in the catfish *Clari allabes longicauda*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92(2), 323-334.

Yanagitsuru, Y. R., Akanyeti, O., & Liao, J. C. (2018). Head width influences flow sensing by the lateral line canal system in fishes. *Journal of Experimental Biology*, 221(21). <https://doi.org/10.1242/jeb.180877>

Zelditch, M.L., Swiderski, H.D., Sheets, H., 2012. *Geometric Morphometrics for Biologist*, 2nd edition. Academic Press, San Diego, California, USA

Zobel, M., 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol. Evol.* 12, 266–269.

