

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos

MILENE KELLY PEREIRA DA SILVA

**DIVERSIFICAÇÃO FILOGENÉTICA E MORFOLÓGICA EM PEIXES DO
CLADO CARANGOIDEI**

MACEIÓ - ALAGOAS
Fevereiro/2025

MILENE KELLY PEREIRA DA SILVA

**DIVERSIFICAÇÃO FILOGENÉTICA E MORFOLÓGICA EM PEIXES DO
CLADO CARANGOIDEI**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

**Orientador(a): Prof. Dr. Uedson Pereira Jacobina
Coorientador: Prof. Dr. Kim Ribeiro Barão**

**MACEIÓ - ALAGOAS
Fevereiro/2025**

Catálogo na Fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico

Bibliotecário: Marcelino de Carvalho Freitas Neto – CRB-4 - 1767

S586d Silva, Milene Kelly Pereira da.
Diversificação filogenética e morfológica em peixes do clado Carangoidei / Milene Kelly Pereira da Silva. – 2025.
65 f. : il.

Orientador: Uedson Pereira Jacobina.

Co-orientador: Kim Ribeiro Barão.

Dissertação (mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos. Maceió, 2025.

Inclui bibliografias.

1. Variáveis ambientais. 2. Plasticidade (Fisiologia). 3. Adaptação (Fisiologia).
4. Filogenia. I. Título.

CDU: 575.86


Folha de aprovação

Milene Kelly Pereira Da Silva


DIVERSIFICAÇÃO FILOGENÉTICA E MORFOLÓGICA EM PEIXES DO CLADO CARANGOIDEI

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS na área da Biodiversidade.


Dissertação aprovada em 27 de fevereiro de 2025.

Documento assinado digitalmente
 **UEDSON PEREIRA JACOBINA**
Data: 08/05/2025 15:37:56-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>


Dr.^(a) Presidente – Uedson Pereira Jacobina/UFAL
(orientador)

Documento assinado digitalmente
 **KIM RIBEIRO BARAO**
Data: 08/05/2025 09:36:26-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>


Dr.^(a) Kim Ribeiro Barão
(coorientador)

Documento assinado digitalmente
 **MARCELO FULGENCIO GUEDES DE BRITO**
Data: 28/02/2025 11:25:59-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Dr. (a) – Marcelo Fulgêncio Guedes de Brito

Documento assinado digitalmente
 **NIDIA NOEMI FABRE**
Data: 25/04/2025 18:12:33-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Dr.^(a) – Nidia Noemi Fabré

Documento assinado digitalmente
 **TAMI MOTT**
Data: 04/04/2025 08:15:15-0300
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Dr. (a) – Tamí Mott

MACEIÓ – AL
Fevereiro/2025

DEDICATÓRIA

Dedico aos meus pais Rosângela e Rogério, que sempre acreditaram no poder da educação e se dedicaram em me proporcionar acesso a uma educação de qualidade, onde sempre ressaltam que por meio dos estudos podemos contribuir para um mundo melhor.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, que me permitiu alcançar os objetivos e bênçãos que alcancei durante minha vida, sendo meu suporte em momentos turbulentos.

Agradeço a minha família, em especial minha mãe Rosângela, meu pai Rogério e minhas irmãs Kalline e Kauanne pelo suporte dado em todos os momentos, ao incentivo para nunca desistir e lutar pelos meus objetivos, pelo incentivo em mesmo nas adversidades seguir na minha jornada acadêmica.

Aos meus amigos Daniela, Letícia, João Paulo, Arliandra, Linda e Luciano que estiveram ao meu lado me incentivando e não me deixando abater em nenhum momento.

Aos meus companheiros de laboratório Alany, Carolina, Luciano e os demais, por toda ajuda e incentivo demonstrados ao longo dos dias, por sempre me apoiarem.

Ao meu orientador Prof. Dr. Uedson Pereira Jacobina, por todos os ensinamentos, aprendizados e incentivos por todos esses anos de colaboração, desde a graduação até este momento de mais uma etapa na minha vida acadêmica.

Ao meu co-orientador Prof. Dr. Kim Ribeiro Barão, por toda contribuição neste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos (DIBICT-UFAL) por todos ensinamentos passados ao longo dos 2 anos de mestrado. Aos amigos que fiz nessa fase da minha vida, Ingredy, Afonso, Emily, Mariana e Alicia.

Agradeço também a banca que tanto vem colaborando com meu trabalho a um bom tempo, dando dicas e colaborações excelentes para este projeto.

E a CAPES pela concessão da bolsa que permitiu dar andamento a este projeto.

"Nada que vale a pena é fácil. Lembre-se disso"

Nicholas Sparks

RESUMO

Os peixes apresentam grande riqueza de espécies e variabilidade morfológica ímpar. Notável variação morfológica pode ser encontrada na ordem dos carangiformes que inclui o clado Carangoidei com 159 espécies alocadas em 34 gêneros e 5 famílias. A evolução da forma dentro de Carangoidei ainda é um ponto-chave a ser investigado. Através da morfometria geométrica é possível acessar dados associando a forma com evolução e dados ecológicos. O objetivo deste trabalho foi elucidar por meio da técnica de morfometria geométrica (MG) a evolução da forma corporal em espécies pertencentes ao Clado Carangoidei, buscando compreender quais fatores exerceram influência sob sua forma corporal atual. Ao todo foram distribuídos 16 pontos anatômicos em cada uma de 1048 imagens, referentes a 129 espécies de carangoides, obtendo, portanto, as coordenadas referentes à forma corporal. Utilizando técnicas estatísticas quantitativas para obtenção de dados de variação da forma, incorporadas aos softwares MorphoJ e RStudio. Além disto as coordenadas da forma corporal foram integradas a uma filogenia obtida por meio do banco de dados Fish Tree of Life e a dados bióticos e abióticos, obtidos nos bancos FishBase e Bio-Orakle. Esta integralização permitiu acessar as informações de quais variáveis exerceram impactos sob a morfologia, como as espécies se diferenciam entre si e também obter informações mais detalhadas sobre como as espécies se diversificaram desde seu surgimento. Estima-se que a diversificação tenha iniciado a aproximadamente 60 milhões de anos, se estabilizando ao longo do tempo e passando por um processo de convergência, sendo moldada por mudanças ambientais. Com o habitat e o nicho trófico sendo as principais variáveis ambientais a exercerem impactos sob a forma corporal das espécies de Carangoidei, fornecendo assim os *insights* para compreensão de como a morfologia se moldou.

Palavras-chave: Variáveis ambientais, plasticidade, adaptação.

ABSTRACT

Fish have a great wealth of species and unique morphological variability. Notable morphological variation can be found in the Carangiformes order, which includes the Carangoidei clade with 159 species in 34 genera and 5 families. The evolution of form within Carangoidei is still a key point to be investigated. Through geometric morphometrics it is possible to access data associating shape with evolution and ecological data. The objective of this study was to elucidate the evolution of the the evolution of body shape in species belonging to the Carangoidei Clade. Carangoidei, seeking to understand which factors have influenced their current body shape. A total of 16 anatomical points were distributed in each of 1048 images, referring to 129 species of carangoids, thus obtaining the body shape coordinates. Using quantitative techniques to obtain shape variation data, incorporated into the software MorphoJ and RStudio software. In addition, the body shape coordinates were integrated with phylogeny obtained from the Fish Tree of Life database and biotic and abiotic data obtained from the and abiotic data obtained from the FishBase and Bio-Orakle databases. This integration made it possible to access information on which variables had an impact on the morphology, how species differ from one another and also to obtain more detailed information on how species information on how the species have diversified since they first appeared. It is estimated that diversification began approximately 60 million years ago, stabilizing over time and going through a process of process, being shaped by environmental changes. With habitat and trophic and trophic niche being the main environmental variables having an impact on the the body shape of Carangoidei species, thus providing insights for understanding of how morphology has been shaped.

Keywords: Environmental variables, plasticity, adaptation.

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Variabilidade morfológica apresentada por distintas espécies pertencentes as famílias do Clado Carangoidei	20
Fig. 2. Morfologia distinta apresentada pelas remoras, com a presença de um disco oval sugador na cabeça, espécie da imagem é <i>Echeneis naucrates</i>	21
Fig. 3. Espécie representante do gênero <i>Selene</i>	22
Fig. 4. Distribuição de pontos anatômicos sob as imagens de espécimes pertencentes ao Clado Carangoidei, utilizadas para análises morfométricas geométricas	35
Fig. 5. Análises de Principais Componentes, classificados de acordo com famílias e subfamílias por meio de dois principais componentes (PC1 e PC2). PC1 explica maior parte da morfologia, trazendo dados sobre a forma do corpo, enquanto o PC2 traz informações sobre as divergências na cabeça e no pedúnculo caudal.....	38
Fig. 6. Distribuição das espécies estudadas através do filomorfoespaço. A) Espécies classificadas de acordo com as famílias Carangidae, Echeneidae, Coryphaneidae, Rachycentridae e subfamílias Caranginae, Trachinotinae, Naucratinae e Scomberoidinae. B) Morfologia de acordo com o nicho trófico, carnívoros, onívoros, planctívoros e detritívoros. C) Morfoespaço classificados por habitat, bentopelágico, pelágico nerítico, pelágico oceânico, demersal e associados a recifes.....	40
Fig. 7. A) Disparidade morfológica de nicho trófico dentro de cada habitat. B) Distribuição de cada nicho trófico de acordo com as variáveis ambientais avaliadas.....	41
Fig. 8. Testes de modularidade. A) Hipótese de cabeça e corpo. B) Hipótese de pedúnculo caudal e corpo. C) Hipótese de cabeça e corpo. D) Hipótese de configurações múltiplas de cabeça, corpo e pedúnculo	42
Fig. 9. Sinal filogenético medido pelo índice de K-mult	44
Fig. 10. Níveis de disparidade morfológica ao longo do tempo. A) Disparidade morfológica ao longo dos anos, observando o índice de divergência por 100 milhões de anos. B) Disparidade ao longo das eras, apontando as principais eras com maiores índices de disparidade	45
Figura S1: Figura S1: Filogenia calibrada de Carangoidei: Família Carangidae subdividia em	

Caranginae (vermelho), Naucratinae (ciano), Trachinotinae (rosa), Scomberoidinae (roxo) e as famílias Coryphaenidae (amarelo), Rachycentridae (azul) e Echeneidae (verde)..... 63

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Resultados da análise multivariada de variância, testes realizados com dados ambientais, habitat, nicho trófico, profundidade, comprimento máximo, amplitude de temperatura e amplitude de salinidade	42
Tabela 2: Resultados da análise de Mínimos quadrados generalizados filogenéticos, testando a influência das variáveis associadas a filogenia	42
Tabela S1. Variáveis ambientais obtidas por meio dos bancos de dados Bio-Oracle e FishBase, de acordo com as espécies avaliadas no estudo.....	58

SUMÁRIO

1. Apresentação	16
2. Revisão de Literatura.....	17
2.1. Evolução Morfológica	17
2.2. Evolução da Forma em Peixes.....	18
2.3. Clado Carangoidei	19
2.4. Morfometria Geométrica	21
2.5. Métodos Filogenéticos Comparativos	24
Referências	26
3. Processos Ecológicos Conduzem a Evolução da Forma do corpo no Clado Carangoidei (Teleostei: Carangiformes).....	30
3.1. Introdução	31
3.2. Materiais e Métodos	34
3.2.1 Amostragem	34
3.2.2. Análises de morfometria geométrica (MG).....	35
3.2.3. Obtenção de dados ecológicos.....	36
3.2.4. Análises estatísticas	37
3.2.5. Métodos filogenéticos comparativos	37
3.3 Resultados.....	38
3.3.1. Diversidade Morfológica e Filomorfoespaço.....	38
3.3.2 Análise de Variância Morfológica e PGLs.....	42
3.3.3. Disparidade Morfológica ao Longo do Tempo	44
3.4. Discussões	45
Considerações Finais	50
Referências	51
Material Suplementar 1	58
Material Suplementar 2	63

1. APRESENTAÇÃO

A evolução da forma corporal em organismos biológicos é a resposta a uma série de fatores com que as espécies interagem, sendo estas interações as principais responsáveis pelo sucesso evolutivo dos seres vivos (Wainwright & Reilly, 1994). Em peixes, busca-se investigar como um grupo amplamente plástico se moldou ao longo do tempo. Este grupo se destaca por estar exposto às mais diferentes condições ambientais, passando por diferentes processos adaptativos (Tamario et al., 2019).

O clado Carangoidei, pertencente à ordem Carangiformes, é um dos grupos mais variáveis morfologicamente. Com aproximadamente 159 espécies, apresenta grande importância ecológica e econômica, sendo composto por algumas espécies altamente migratórias distribuídas ao longo dos mares tropicais e subtropicais (Nelson, 2016; Glass et al., 2023). Graças a esta importância, é essencial compreender como o clado evoluiu e o que afetou seu desenvolvimento, fornecendo informações que podem ser utilizadas para elaboração de técnicas de conservação destas espécies, já que algumas são alvos de pesca.

Uma das ferramentas utilizadas para compreensão da forma do corpo, é a morfometria geométrica. Esta técnica quantitativa permite por meio de coordenadas anatômicas acessar os padrões corporais das espécies. Quando integrada com outros métodos de estudos, como os métodos filogenéticos comparativos, é possível compreender e acessar a história evolutiva dos organismos, através da integração com a filogenia associado aos dados ambientais das regiões habitadas por estas espécies.

Nesse contexto, a presente dissertação tem por objetivo elucidar como espécies pertencentes ao clado Carangoidei foram moldadas do ponto de vista evolutivo e ecológico, resultando na produção de dois capítulos em formatos de artigos. Em nosso capítulo principal apresentamos os resultados da investigação da evolução morfológica dentro do clado Carangoidei, intitulado: Processos Ecológicos Conduzem a Evolução da Forma do corpo no Clado Carangoidei (Teleostei: Carangiformes), que buscou relacionar a evolução da forma corporal com dados ecológicos e filogenéticos das espécies.

2. Revisão de Literatura

2.1 Evolução morfológica

Os organismos biológicos estão em constante evolução, onde a forma corporal é um dos indicadores dos fatores evolutivos que os influenciam e do modo como esse processo ocorre (Wainwright & Reilly, 1994). Alguns destes fatores pode ser os processos de seleção natural, adaptação, plasticidade fenotípica entre outros (Crispo, 2008). Estas respostas são responsáveis pelo sucesso evolutivo apresentado pelas espécies (Hanken, 1992), sendo o ambiente uma das principais causas da evolução fenotípica (Wainwright, 1996). De acordo com o contexto ecológico, a ecologia vai exercer influência direta na evolução corporal, tendo como impulsionadores as pressões exercidas pelo ambiente nos seres vivos (Kalinka, 2015).

A compreensão de aspectos morfológicos permitiu o desenvolvimento de técnicas e estudos diversificados, trazendo importantes informações sobre a diversificação da morfologia nos mais variados grupos de espécies (Pie & Traniello, 2005). A diversidade morfológica vai variar de maneira ampla no espaço e no tempo entre os diferentes grupos taxonômicos, e compreender os mecanismos responsáveis por esses processos é uma das questões fundamentais da biologia evolutiva, sendo de grande interesse de biólogos (Claverie & Wainwright, 2014; Morlon, 2014). Alguns estudos vêm buscando relacionar a variabilidade morfológica com fatores ecológicos e evolutivos, abordando informações como a ecologia alimentar vem a afetar a evolução morfológica em mamíferos, em peixes e como a salinidade é um propulsor da evolução da forma (Grossnickle, 2020; Ardon *et al.*, 2023; Iqbal *et al.*, 2024).

A evolução de diversas estruturas corporais vem sendo investigada ao longo do tempo, como asas de borboletas de uma mesma espécie que apresentam divergências, assim como na compreensão da resposta da forma do corpo em mamíferos que vivem em isolamento em ilhas (Beldade *et al.*, 2002; Millien; 2006). Além de pesquisas envolvendo aves, onde se buscou avaliar a forma dos bicos de acordo com o nicho ecológico e como o mesmo moldou estas espécies (Crouch & Tobias, 2022), assim como as modificações geológicas afetam os organismos invertebrados, observando as inovações morfológicas expostas (Xu & Wang, 2024).

Portanto, neste contexto, a forma corporal vai desempenhar um papel crucial na compreensão dos processos que afetaram organismos, pois é um elemento indicador fundamental da adaptação ao ambiente e contribui significativamente para a biodiversidade das mais variadas espécies (Bernatchez, 2016). Algumas espécies que vem sendo alvos de estudos focados na forma corporal e seu desenvolvimento pertencem ao grupo dos peixes, devido a sua alta taxa de variabilidade fenotípica.

2.2 Evolução da forma corporal em peixes

Os peixes, como o grupo mais diversos taxonomicamente entre os vertebrados e restritos ao ambiente aquático, e através dos seus padrões corporais é possível obter informações valiosas sobre sua história evolutiva (Mihalitsis & Bellwood, 2019), revelando adaptações específicas ao ambiente por meio de características anatômicas e ecológicas (Pakkasmaa & Piironen, 2000; Helfman *et al.*, 2009). As formas corporais vistas atualmente em peixes teriam sido moldadas ao fim do cretáceo, onde a partir de então um conjunto de processos, como o surgimento de novos nichos, afetou estes organismos (Bell *et al.*, 1985).

Os peixes estão expostos a diferentes pressões, principalmente em grupos altamente migratórios que acabam sendo submetidos a condições adversas, neste contexto a morfologia tende a apresentar uma resposta que facilite e permita que estes indivíduos se adaptem a estas características (Tamario *et al.*, 2019). A variedade de fatores que afetam o habitat acaba por apresentar efeitos importantes sob a morfologia dos peixes, afetando a mudança evolutiva (Larouche *et al.*, 2020), sendo assim este grupo se torna mais suscetível a estudos buscando abranger sua história adaptativa.

Alguns destes trabalhos realizados buscaram investigar como formas corporais evoluíram para facilitar a natação, como evidenciado na espécie *Cottus bairdii* (escultor mosqueado), que possui barbatanas avantajadas para enfrentar grandes correntezas (Facey & Grossman, 1990). Estudos indicam que as formas corporais em espécies de natação rápida, como tubarões e cavalas, evoluíram de forma convergente desenvolvendo nadadeiras que permitem um tipo de natação que os possibilitam enfrentar diferentes tipos de correntezas (Domenici & Blake,

1997), enquanto atuns (*Thunnus* spp.), que apresentam alta capacidade de natação em mar aberto também se moldaram para obter este desempenho elevado (Helfman *et al.*, 2009). Além disso, características semelhantes surgiram independentemente em linhagens distintas (Morris, 2010). As taxas de especiação também podem estar relacionadas com a evolução corporal, como no caso dos peixes de nadadeira raiada, ligadas diretamente pelo processo de radiação adaptativa (Rabosky *et al.*, 2013). Ressaltando também como a capacidade de captura de presas vem sendo avaliada, como a evolução das mandíbulas de peixes zeiformes que apresentam alta capacidade na obtenção de alimentos onde foi possível observar como ocorreu este processo evolutivo (Peters *et al.*, 2024).

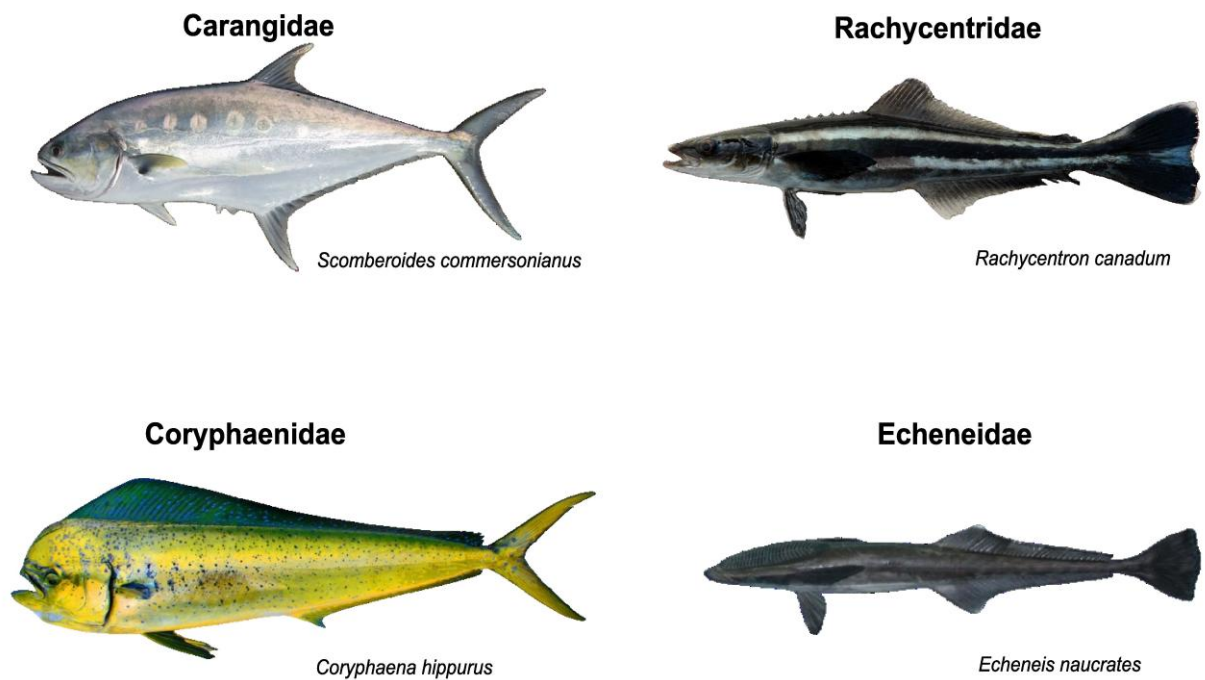
Estes estudos demonstram a importância na compreensão da evolução morfológica em peixes, desvendando os mistérios que moldaram as características atuais dos peixes modernos. Dentro deste amplo grupo estão presentes as espécies do clado Carangoidei pertencentes a ordem Carangiformes, que representam grande nível de importância ecológica e econômica.

2.3 Clado Carangoidei

Dentre os Actinopterygii, Carangiformes é uma das ordens que se destaca pela sua grande variação morfológica. Espécies de Carangiformes habitam mares tropicais e subtropicais em todo o mundo, com cerca de 1400 espécies descritas, distribuídas nas famílias Nematistiidae, Carangidae, Echeneidae, Coryphaenidae, Rachycentridae e Xiphiidae, conhecidas popularmente como *jacks*, pompanos, rêmoras, dourado, bijupirá, peixe-galo entre outros (Nelson, 2016, Fricke *et al.*, 2025). Nesta ordem está incluso o clado Carangoidei, que engloba cerca de 159 espécies, com aproximadamente 34 gêneros, subdivididos nas famílias Carangidae, Echeneidae, Rachycentridae e Coryphaenidae, ainda não se pode afirmar que o grupo é monofilético, já que pesquisadores ainda buscam elucidar (Fricke *et al.*, 2025; Glass *et al.*, 2023), sendo este grupo altamente diversificado morfológicamente (Fig.1) (Santini & Carnevale, 2015), as espécies de Carangidae estão distribuídas em quatro subfamílias (Caranginae, Trachinotinae, Scomberoidinae e Naucartinae) (Hilton & Johnson, 2007). Além disto, estima-se que as espécies pertencentes ao clado vivem em sua maioria em simpatria enquanto seis espécies do gênero

Trachinotus (*Trachinotus mookalee*, *Trachinotus anak*, *Trachinotus paitensis*, *Trachinotus carolinus*, *Trachinotus goodei*, *Trachinotus rhodopus*) vivem em alopatria com espécies consideradas irmãs (Glass *et al.*, 2023).

Fig 1. Variabilidade morfológica apresentada por distintas espécies pertencentes as famílias do Clado Carangoidei.

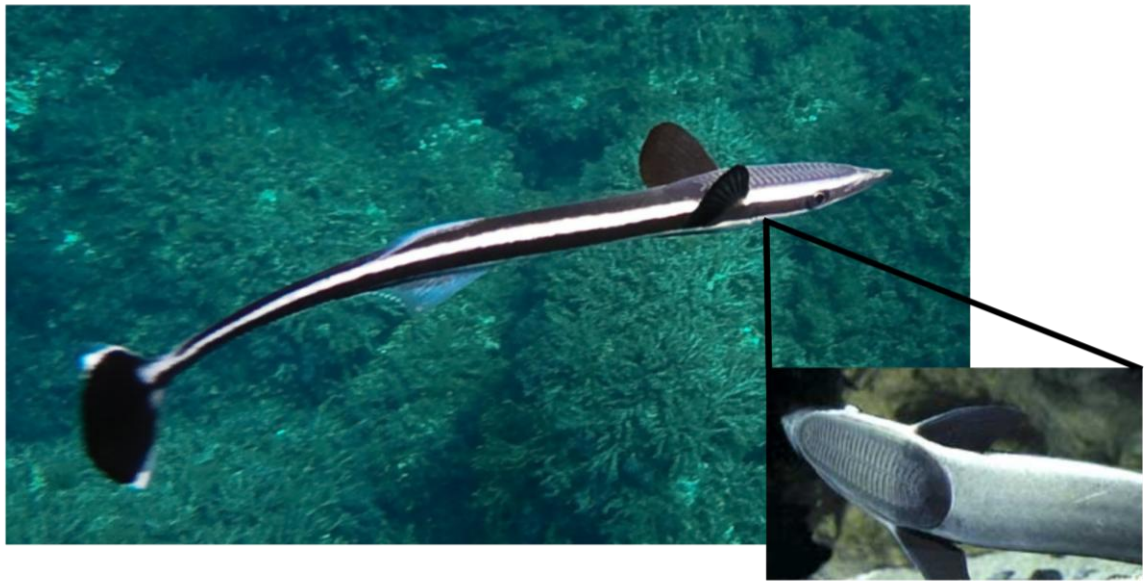


Fonte: Parrott (2002); Kare Kare (2012); Shelton (2014); Robertson (2016).

Suas características morfológicas incluem musculatura desenvolvida para permitir uma natação rápida, com uma articulação que conecta o pedúnculo caudal ao corpo, proporcionando um ângulo de ataque conhecido como modo de natação carangiforme (Helfman *et al.*, 2009; Masoomi *et al.*, 2019; Di Santo *et al.*, 2021). Alguns dos gêneros pertencentes ao clado Carangoidei, apresentam considerável capacidade de dispersão devido a sua forma corpórea, assemelhando-se aos peixes pelágicos (Luiz *et al.*, 2015). A diversidade e evolução morfológica

dentro dos Carangoide são consideráveis, como por exemplo as rêmoras (*Echeneis*), que possuem um disco oval que lhes permite se fixar em outros animais, como os tubarões e tartarugas, onde são frequentemente avistadas (Fig. 2) (O'Toole, 2002).

Fig 2. Morfologia distinta apresentada pelas rêmoras, com a presença de um disco oval sugador na cabeça, espécie da imagem é *Echeneis naucrates*.



Fonte: Columbia (2010).

Outras espécies exibem diferenças marcantes, como o corpo extremamente alto em *Selene* (Fig. 3), conhecidos como peixe-lua do Atlântico (Smith-Vaniz, 1979). Assim, é possível observar disparidades ao comparar espécies dentro dessa ordem, onde as espécies de alguns gêneros têm corpos deprimidos, enquanto as espécies de outros têm corpos comprimidos. No entanto, quais os mecanismos que geraram essa diversidade morfológica ainda são na maioria desconhecidos, levantando questionamentos de como este grupo foi afetado até chegar a sua configuração atual de diversidade.

Fig 3: Espécie representante do gênero *Selene* (*Selene vômer*)



Fonte: Goubert (2013)

Além dos aspectos morfológicos, os carangóides também apresentam um alto índice de diversidade ecológica, ocupando distintos ambientes aquáticos, como marinhos costeiros, estuarinos e regiões pelágicas (Kimura *et al.*, 2022). Também desempenham um papel crucial não apenas na pesca artesanal em regiões tropicais, mas também na pesca em grande escala nas águas européias e americanas (Smith-Vaniz, 1999). Nesse contexto, o clado Carangoidei tem sido reconhecido como um modelo relevante para investigar a evolução da forma em peixes, tanto do ponto de vista filogenético quanto ecológico. Uma das abordagens utilizadas para avaliar essa diversidade morfológica dentro desse grupo é a análise por morfometria geométrica.

2.4. Morfometria Geométrica

A morfometria geométrica (MG), é uma ferramenta que tem se destacado ao auxiliar os estudos morfológicos para identificação da biodiversidade e desvendando a história mediante traços corporais (Cardini & Elton, 2011; Laffont *et al.*, 2011; Fontaneto *et al.*, 2017). Essa abordagem quantitativa utiliza dados estatísticos que facilitam a visualização da variação da forma por meio de pontos anatômicos homólogos, entre grupos relacionados, acessando desta

forma informações sobre a diversidade morfológica (Adams *et al.*, 2004; Adams, 2013). A morfometria utiliza como ferramentas as análises multivariadas para compreensão da variabilidade dentro dos organismos (Landaeta *et al.*, 2023). A adoção destes métodos facilita o acesso aos dados geométricos, estabelecendo, portanto, que a estatística se torne importante ferramenta para trabalhos voltados a morfologia (Slice, 2007), cada ponto utilizado cria um espaço, que através desse espaço é possível visualizar a variação presente entre cada espécie sendo avaliada (Mitteroecker & Gunz, 2009).

A MG permite que seja realizada a separação da forma, características morfológicas e funcionais que permitem processos como captura de presas e locomoções (Preuschoft, 2022) e do tamanho, comprimento máximo alcançado por uma espécie, quantificando os padrões corporais em níveis intra e interespecíficos, o que contribui para a compreensão mais exata dos processos evolutivos (Zelditch *et al.*, 2004). A MG pode ser aplicada para organismos variados, sendo bastante empregada na antropologia, em invertebrados, plantas e em crescimento exponencial em peixes (Richtsmeier *et al.*, 2002). Alguns estudos realizados com MG fornecem informações capazes de contar a história evolutiva, ecológica e a identificação de espécies.

Os estudos de variação morfológica são fundamentais para a compreensão da evolução e das relações estabelecidas entre as características fenotípicas e o ambiente (Monteiro *et al.*, 2002). Quando se trata de trabalhos realizados com peixes, o uso da morfometria geométrica tem sido empregado desde a década de 90, se tornando uma importante ferramenta na quantificação dos padrões corporais, fornecendo dados sobre as variações morfológicas que estão relacionadas ao habitat e aos níveis tróficos (Cadrin & Silva, 2005; Antonucchi *et al.*, 2009). Esta técnica também vem sendo empregada para fornecer dados a presença de dimorfismo sexual em algumas espécies de peixes, tentando compreender como afetam de maneira significativa na ecologia, comportamento e história de vida dessas espécies, observando também se as diferenças morfológicas entre os sexos são determinadas pela genética ou resultado de plasticidade morfológica (Maderbacher *et al.*, 2008). A integração de estudos morfométricos com dados genéticos em busca de compreender a forma corporal, vem sendo utilizada para discriminar espécies próximas filogeneticamente e com taxonomia confusa (Jacobina *et al.*, 2013). Além

disto, é possível testar como partes específicas do corpo evoluíram, se de forma independente ou integrada, por meio dos testes de modularidade e integração morfológica, podendo comparar também o índice de divergência dentro dos grupos estudados.

A disparidade morfológica, a modularidade e a integração morfológica são outros aspectos fundamentais para compreender a evolução da forma das espécies (Gerber, 2013). Através da morfometria geométrica é possível investigar a variação e a disparidade morfológica entre diferentes módulos corporais, como cabeça, tronco e cauda. Visto que a disparidade morfológica vai consistir nessa variância da forma dentro do grupo (Foote, 1991). Essa abordagem permite avaliar se certas partes do corpo apresentam uma maior diversidade morfológica em comparação com outras, e como essa variação pode estar relacionada a diferentes adaptações ecológicas no ambiente aquático (Klingenberg, 2008; Goswami & Polly, 2010). Além disso, a modularidade e a integração morfológica são aspectos que podem influenciar a evolução da forma das espécies, como no caso dos Carangiformes.

A modularidade refere-se à divisão do corpo em módulos independentes, ou seja, partes específicas do corpo tendem a mudar de forma não integrada. A modularidade se tornou de grande interesse visto que estes módulos podem apresentar informações sob os aspectos ecológicos e evolutivos (Klingenberg, 2013). Por outro lado, a integração morfológica refere-se à relação e coordenação entre diferentes partes do corpo, onde o corpo vai evoluir por inteiro e não em partes independentes (Lawing & Polly, 2009). Estudar a modularidade e a integração morfológica em peixes possibilita identificar os padrões de variação evolutiva, proporcionando dados estimados sobre a evolução e as interações nos aspectos que envolvem a morfologia (Klingenberg, 2014; Assis *et al.*, 2016).

As análises morfométricas podem ser realizadas integrando dados e métodos a depender do principal objetivo do trabalho. Em trabalhos que buscam compreender a evolução, é comum serem integrados dados como o uso de filogenias datadas. Com a filogenia integrada aos dados morfológicos é possível acessar a história evolutiva daquelas espécies, uma das ferramentas mais eficazes nestes aspectos são os métodos filogenéticos comparativos.

2.5. Métodos Filogenéticos Comparativos

Os métodos filogenéticos comparativos (MFC) são uma ferramenta eficaz que nos permite acessar e compreender a história evolutiva dos organismos e como a biodiversidade se moldou ao longo dos anos (Cornwell & Nakagawa, 2017). Teriam surgido por volta de 1991, onde Harvey e Pagel (1991) apontaram como o uso de árvores filogenéticas são instrumentos importantes na compreensão da macroevolução. Os métodos filogenéticos comparativos permitem entender/acessar/explicar como as características fenotípicas evoluíram baseadas nos ramos de uma filogenia e como foram estabelecidas relações entre grupos de organismos vivos (Garamszegi, 2014). Dentro da biologia evolutiva, estes métodos são comumente utilizados quando relacionados com aspectos genéticos e morfológicos trazendo aspectos macroevolutivos sobre estes organismos (Hannon, 2019).

A busca por entender as tendências evolutivas é um fator importante dentro da biologia, técnicas desenvolvidas vêm sendo utilizadas comumente, com ênfase nas análises estatísticas que permitem desvendar os mistérios envolvendo a evolução (Adams & Collyer, 2019). Com o uso da filogenia é possível medir e avaliar qual o melhor modelo evolutivo e quais parâmetros explicam melhor a forma corporal, medidos pelo Critério de Informação de Akaike (Tjørve & Tjørve, 2010).

Alguns trabalhos com métodos comparativos foram realizados por sua capacidade de demonstrar como ocorreu a especiação em grupos distintos (Losos & Glor, 2003). Como o uso dos métodos filogenéticos utilizados para compreender um tipo de adaptação multivariada aplicada para observar como ocorreu a adaptação dos chifres de veados além da massa corporal buscando constatar a influência da filogenia ou não nestes processos adaptativos (Bartoszek *et al.*, 2012). Em mamíferos, o MFC foi utilizado para fins de confirmação se a filogenia utilizada estava correta, detectando se o suporte daquela árvore filogenética era significativo (Prasad *et al.*, 2008). Incorporados a genética, os estudos permitiram acessar informações até então desconhecidas sobre a filogenômica em espécies pertencentes a ordem Pentatomomorpha (Hua *et al.*, 2008).

Estes estudos exemplificam o uso dos métodos filogenéticos comparativos e como podem ser utilizados de maneira vasta e variada para diferentes organismos e com diferentes objetivos, sendo uma aliada para destrinchar a história evolutiva das espécies.

Referências

- Adams, D.C.; Collyer, M.L. Phylogenetic comparative methods and the evolution of multivariate phenotypes. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 50, n. 1, B. 405-425, 2019.
- Adams, D.C.; Otárola-Castillo, E. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. **Methods in ecology and evolution**, v. 4, n. 4, B. 393-399, 2013.
- Adams, D.C.; Rohlf, F.J.; Slice, D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. **Italian journal of zoology**, v. 71, n. 1, B. 5-16, 2004.
- Antonucci, F. *et al.* Ecomorphology of morpho-functional relationships in the family of sparidae: A quantitative statistic approach. **Journal of Morphology**, v. 270, n. 7, B. 843-855, 2009.
- Ardon, D.A. *et al.* Predation affects body shape in the knife livebearer *Alfaro cultratus* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). **Ecology and Evolution**, v. 13, n. 12, p. e10787, 2023.
- Assis, A.B.A. *et al.* Modularity and Integration. **Encyclopedia of Evolutionary Biology**, v. 3, B. 34-40, 2016.
- Bartoszek, K. *et al.* A phylogenetic comparative method for studying multivariate adaptation. **Journal of Theoretical Biology**, v. 314, p. 204-215, 2012.
- Beldade, B.; Koops, K.; Brakefield, B. M. Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution. **Nature**, v. 416, n. 6883, B. 844-847, 2002.
- Bernatchez, S. *et al.* Investigating genomic and phenotypic parallelism between piscivorous and planktivorous lake trout (*Salvelinus namaycush*) ecotypes by means of RAD seq and morphometrics analyses. **Molecular Ecology**, v. 25, n. 19, B. 4773-4792, 2016.
- Cadrin, S.X.; Silva, V.M. Morphometric variation of yellowtail flounder. **ICES Journal of Marine Science**, v. 62, n. 4, B. 683-694, 2005.
- Cardini, A.; Elton, S. GeMBiD, a geometric morphometric approach to the study of biological diversity: An example study of the red colobus (*Procolobus [Piliocolobus]*) species complex. **International Journal of Primatology**, v. 32, B. 377-389, 2011.
- Claverie, T.; Wainwright, P.C. A morphospace for reef fishes: elongation is the dominant axis of body shape evolution. **PloS one**, v. 9, n. 11, B. e112732, 2014.
- Cornwell, W.; Nakagawa, S. Phylogenetic comparative methods. **Current Biology**, v. 27, n. 9, B. R333-R336, 2017.
- Crouch, N.M.A; Tobias, J.A. The causes and ecological context of rapid morphological evolution in birds. **Ecology Letters**, v. 25, n. 3, B. 611-623, 2022.
- Crispo, E. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. **Journal of evolutionary biology**, v. 21, n. 6, p. 1460-1469, 2008.
- Di Santo, V. *et al.* Convergence of undulatory swimming kinematics across a diversity of fishes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 49, p. e2113206118, 2021.
- Facey, D.E.; Grossman, G.D. The metabolic cost of maintaining position for four North American stream fishes: effects of season and velocity. **Physiological Zoology**, v. 63, n. 4, p. 757-776, 1990.
- Fontaneto, D. *et al.* Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics. **The Science of Nature**, v. 104, B. 1-11, 2017.
- Foote, M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. **Paleobiology**, v. 19, n. 4, B. 403-419, 1993.

- Fricke, R.; Eschmeyer, W. N.; Van der Laan R. (eds). **ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: GENERA, SPECIES, REFERENCES**, 2025
- Garamszegi, L.Z. (Ed.). **Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice**. Springer, 2014.
- Gerber, S. On the relationship between the macroevolutionary trajectories of morphological integration and morphological disparity. **PLoS One**, v. 8, n. 5, B. e63913, 2013.
- Glass, J.R. *et al.* Widespread sympatry in a species-rich clade of marine fishes (Carangoidei). **Proceedings of the Royal Society B**, v. 290, n. 2010, B. 20230657, 2023.
- Goswami, A.; Polly, B.D. The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). **PloS one**, v. 5, n. 3, B. e9517, 2010.
- Grossnickle, D.M. Feeding ecology has a stronger evolutionary influence on functional morphology than on body mass in mammals. **Evolution**, v. 74, n. 3, p. 610-628, 2020.
- Hanken, James. Life history and morphological evolution. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 5, n. 4, B. 549-557, 1992.
- Harmon, L. **Phylogenetic comparative methods: learning from trees**. 2019.
- Helfman, G.S. *et al.* **The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology**. John Wiley & Sons, 2009.
- Hilton, E.J.; Johnson, G.D. When two equals three: developmental osteology and homology of the caudal skeleton in carangid fishes (Perciformes: Carangidae). **Evolution & Development**, v. 9, n. 2, p. 178-189, 2007.
- Hua, J. *et al.* Comparative and phylogenomic studies on the mitochondrial genomes of Pentatomomorpha (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). **BMC genomics**, v. 9, p. 1-15, 2008.
- Iqbal, M.Z. *et al.* Habitat salinity and source-induced variation in body shape of euryhaline long whiskers catfish (*Mystus gulio*). **Regional Studies in Marine Science**, v. 69, p. 103308, 2024.
- Jacobina, U.P. *et al.* Atlantic moonfishes: independent pathways of karyotypic and morphological differentiation. **Helgoland Marine Research**, v. 67, B. 499-506, 2013.
- Kalinka, A.T. Towards an ecological understanding of morphological evolution. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 324, n. 4, B. 383-392, 2015.
- Kimura, S.; TAKEUCHI, Shun; YADOME, Taishi. Generic revision of the species formerly belonging to the genus Carangoides and its related genera (Carangiformes: Carangidae). **Ichthyological Research**, v. 69, n. 4, B. 433-487, 2022.
- Klingenberg, C.P. Morphological integration and developmental modularity. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 39, n. 1, B. 115-132, 2008
- Klingenberg, C.P. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 369, n. 1649, B. 20130249, 2014.
- Klingenberg, C.P. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. **Hystrix**, v. 24, n. 1, p. 43, 2013.
- Laffont, R. *et al.* Biodiversity and evolution in the light of morphometrics: From patterns to processes. **Comptes Rendus Palevol**, v. 10, n. 2-3, B. 133-142, 2011.
- Landaeta, M.F. *et al.* Linking shape and growth in young-of-the-year rockfish: an ecological carry-over effect?. **Marine Biology**, v. 170, n. 8, B. 103, 2023.
- Larouche, O. *et al.* Reef-associated fishes have more maneuverable body shapes at a macroevolutionary scale. **Coral Reefs**, v. 39, p. 1427-1439, 2020.
- Losos, J.B.; Glor, R.E. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 5, p. 220-227, 2003.

- Luiz O.J.; Allen A.P.; Robertson D.R.; Floeter S.R.; Kulbicki M.; Vigliola L.; Madin J.S. Adult And Larval Traits As Determinants Of Geographic Range Size Among Tropical Reef Fishes. **Pnas** 110(41): 16498-16502, 2013
- Masoomi Dezfooli, S. *et al.* Encapsulation for delivering bioactives in aquaculture. **Reviews in aquaculture**, v. 11, n. 3, p. 631-660, 2019.
- Maderbacher, M. *et al.* Assessment of traditional versus geometric morphometrics for discriminating populations of the *Tropheus moorii* species complex (Teleostei: Cichlidae), a Lake Tanganyika model for allopatric speciation. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 46, n. 2, B. 153-161, 2008.
- Mihalitsis, M.; Bellwood, D. Functional implications of dentition-based morphotypes in piscivorous fishes. **Royal Society Open Science**, v. 6, n. 9, B. 190040, 2019.
- Millien, V. Morphological evolution is accelerated among island mammals. **PLoS biology**, v. 4, n. 10, B. e321, 2006.
- Mitteroecker, P.; Gunz, P. Advances in geometric morphometrics. **Evolutionary biology**, v. 36, p. 235-247, 2009.
- Monteiro, L.R. *et al.* Geometric estimates of heritability in biological shape. **Evolution**, v. 56, n. 3, B. 563-572, 2002.
- Nelson, J. S.; Grande, T. C.; Wilson, M. V. H. Fishes of the world: Nelson/fishes of the world. **5. ed. Nashville, TN, USA: John Wiley & Sons, 2016.**
- O'Toole, B. Phylogeny of the species of the superfamily Echeneoidea (Perciformes: Carangoidei: Echeneidae, Rachycentridae, and Coryphaenidae), with an interpretation of echeneid hitchhiking behaviour. **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, n. 4, p. 596-623, 2002.
- Pakkasmaa, S.; Piironen, J. Water velocity shapes juvenile salmonids. **Evolutionary Ecology**, v. 14, B. 721-730, 2000.
- Peters, J. W. *et al.* Morphological Diversity and Evolution of Jaw Morphologies in Zeiform Fishes (Teleostei, Paracanthopterygii). **Integrative Organismal Biology**, v. 6, n. 1, B. obae011, 2024.
- Pie, M.R.; Traniello, J.F.A. Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. **Journal of Zoology**, v. 271, n. 1, B. 99-109, 2007.
- Preuschoft, H. Understanding body shapes of animals. **Cham: Springer International Publishing, 2022.**
- Rabosky, D.L. *et al.* Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. **Nature communications**, v. 4, n. 1, B. 1958, 2013.
- Richtsmeier, J.T.; BURKE DELEON, Valerie; LELE, Subhash R. The promise of geometric morphometrics. **American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists**, v. 119, n. S35, p. 63-91, 2002.
- Santini, F.; Carnevale, G. First multilocus and densely sampled timetree of trevallies, pompanos and allies (Carangoidei, Percomorpha) suggests a Cretaceous origin and Eocene radiation of a major clade of piscivores. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 83, p. 33-39, 2015.
- Slice, D.E. Geometric morphometrics. **Annu. Rev. Anthropol.**, v. 36, n. 1, p. 261-281, 2007.
- Smith-Vaniz, W.F. Family Carangidae. In: Fischer W (ed) FAO species identification sheets for fisheries purposes: Western Central Atlantic Fishing Area 31. **FAO, Roma, 1979**
- Smith-Vaniz, W.F. Family carangidae. 1999.
- Tjørve, E.; Tjørve, K.M.C. A unified approach to the Richards-model family for use in growth analyses: why we need only two model forms. **Journal of theoretical biology**, v. 267, n. 3, B. 417-425, 2010.
- Wainwright, B.C.; Reilly, S.M. Ecological morphology: integrative organismal biology. **Chicago: University of Chicago Press, 1994.**

- Xu, Q.; Wang, J. Molecular systematics of invertebrates in response to geological changes. **International Journal of Molecular Zoology**, v. 14, 2024.
- Zelditch, M.L.; Lundrigan, B.L.; Garland JR, T. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. **Evolution & development**, v. 6, n. 3, B. 194-206, 2004.

3. Processos Ecológicos Conduzem a Evolução da Forma do corpo no Clado Carangoidei (Teleostei: Carangiformes)

Milene Kelly Pereira da Silva¹, Kim Ribeiro Barão², Uedson Pereira Jacobina¹

¹ Laboratório de Sistemática Integrativa Molecular e Microssistemas de Análises. Universidade Federal de Alagoas, Av. Manoel Severino Barbosa, Bom Sucesso, Arapiraca - AL, 57309-005.

² Laboratório de Sistemática e Diversidade de Artrópodes, Universidade Federal de Alagoas, Unidade de Ensino de Penedo, Av. Beira Rio, Penedo, AL.

Resumo: Os organismos biológicos estão em constante evolução, e a forma corporal é um dos principais indicadores dos fatores evolutivos acabam afetando as espécies. A evolução da forma corporal no clado Carangoidei é moldada pela interação entre pressões ecológicas e fatores históricos, resultando em adaptações morfológicas diversas. Objetivo deste estudo é compreender a evolução da forma corporal das espécies do clado Carangoidei, considerando os impactos de fatores ambientais e eventos históricos. Por meio de análises de morfometria geométrica (MG) e métodos filogenéticos comparativos, investigou-se como as pressões ecológicas e filogenéticas influenciam a variação da forma nesse clado, visando esclarecer os processos que direcionam sua evolução. A forma foi acessada a partir de 1048 imagens de espécimes procedentes do banco de dados de domínio público BOLD Systems e de indivíduos capturados na ecorregião Atlântico Sudoeste Tropical, que abrange a região Nordeste do Brasil, e no arquipélago de São Pedro e São Paulo. Foram definidos 16 marcos anatômicos, e as principais variações morfológicas foram analisadas por meio de PCA, investigando sua relação com variáveis ecológicas, como habitat, dieta e fatores ambientais. O habitat e o nicho trófico foram identificados como as variáveis de maior influência sobre a forma, sendo o nicho trófico responsável por 68,6% da variação morfológica. Além dessas variáveis, a amplitude de salinidade e a temperatura também se mostraram relevantes para a variação da forma. Por outro lado, o comprimento corporal máximo não exerceu influência significativa. Os testes de modularidade indicaram a ausência de módulos morfológicos entre as espécies. Observou-se uma ampla diversidade morfológica, especialmente na família Carangidae, a maior dentro do clado Carangoidei. A diversidade morfológica das espécies desse grupo está relacionada a adaptações aos ambientes e nichos ecológicos, sendo influenciada tanto pela história evolutiva quanto pela dieta e pela profundidade em que esses organismos são encontrados. Espécies com dietas mais especializadas, como os carnívoros, apresentam características corporais associadas a esses hábitos alimentares, sugerindo que o nicho trófico tem um papel mais importante na variação da forma do que a filogenia. Esses achados destacam a importância da morfologia na adaptação ecológica, evidenciando como as pressões ambientais moldaram diretamente a diversidade morfológica no grupo. Além disso, os resultados fornecem informações relevantes para estratégias de conservação, considerando a significativa importância ecológica e econômica desse clado de peixes.

Palavras-chave: Morfometria geométrica, pressões ecológicas, morfologia, disparidade morfológica, método filogenético comparativo.

3.1. Introdução

A evolução da forma corporal é frequentemente moldada por uma combinação de fatores ecológicos e históricos (Ricklefs & Miles, 1994; Klingenberg, 2010). Fatores ecológicos, como a disponibilidade de recursos, o tipo de habitat, a profundidade e as condições físico-químicas do ambiente impõem pressões seletivas diretas sobre os organismos (Gebrekiros, 2016), favorecendo formas corporais que maximizam a eficiência em funções essenciais, como a locomoção, a alimentação e a sobrevivência em ambientes específicos (Webb & De Buffrénil, 1990; Grime & Pierce, 2012). De fato, peixes que habitam águas profundas podem desenvolver formas mais alongadas e hidrodinâmicas para facilitar a movimentação em ambientes de alta pressão, enquanto aqueles que habitam recifes rasos podem exibir formas mais compactas, que permitem maior manobrabilidade em áreas de maior complexidade estrutural (Larouche *et al.*, 2020; Martinez, 2021).

Ao mesmo tempo, fatores históricos tais como eventos geológicos (a exemplo, as mudanças climáticas globais e oscilações do nível do mar), também desempenham um papel crucial ao disponibilizar novos nichos ecológicos ou extinguir grupos competidores, permitindo que as linhagens sobreviventes diversifiquem as suas formas corporais (Benton & Emerson, 2007; Cowman, 2014). Esses eventos históricos podem atuar como catalisadores para a diversificação morfológica, acelerando a evolução de novas formas em resposta às mudanças no ambiente global (Moczek *et al.*, 2011; Wellborn & Langerhans, 2015).

A interação entre esses fatores ecológicos e históricos resultam em um impacto não linear na evolução morfológica, mas sim caracterizado por períodos de relativa estabilidade interrompidos por episódios de rápida diversificação (Jay Gould & Johnston, 1972). Durante esses episódios, a morfologia dos organismos pode se adaptar às novas condições ecológicas impostas por mudanças ambientais, enquanto, em tempos de estabilidade ambiental, as pressões seletivas tendem a estabilizar a forma corporal ao redor de um valor ótimo (Grime & Pierce, 2012). Nesse contexto, a evolução da forma não é apenas uma resposta direta às condições

ecológicas atuais, mas também um reflexo da história evolutiva do grupo e das oportunidades ecológicas criadas por eventos históricos passados (Bellwood *et al.*, 2017).

Em peixes, essas pressões são particularmente pronunciadas em clados com grande diversidade morfológica e ecológica, como Carangoidei (Claverie & Wainwright, 2014). Estima-se que o clado é composto por 159 espécies, pertencentes às famílias Carangidae, Rachycentridae, Coryphaenidae e Echeineidae, com as espécies de Carangidae subdivididas em quatro subfamílias Caranginae, Trachinotinae, Scomberoidinae e Naucartinae (Eschemeyer, 2025). O clado é caracterizado por sua ampla variabilidade morfológica (Helfman *et al.*, 2009). Carangoidei compreende peixes de grande importância ecológica e econômica, com ampla variação de nicho trófico, habitat e amplitude de distribuição geográfica (Páez-Rosas, 2020; Glass *et al.*, 2023; Rosa *et al.*, 2024). Além disso, é composto por conjuntos de espécies que ocupam diferentes habitats, que variam desde águas rasas até profundidades oceânicas, onde tem acesso a uma variabilidade de alimentos, permitindo a manutenção de dietas variadas, que podem se basear em plâncton, peixes e detritos (O'Toole, 2002). Essas características tornam os Carangoidei um grupo ideal para o estudo da influência de pressões ecológicas e filogenéticas sobre a forma.

Estudos anteriores sugerem que a forma corporal pode estar fortemente associada a adaptações ecológicas, como a eficiência na captura de presas, a locomoção em diferentes ambientes aquáticos e a sobrevivência em condições ambientais divergentes, como temperatura e salinidade (Domenici *et al.*, 2007). No entanto, há um crescente interesse em entender como esses fatores interagem com a história evolutiva do grupo para moldar a morfologia observada atualmente (Klingenberg, 2010). Em particular, a profundidade, a amplitude de temperatura e a salinidade têm sido apontadas como variáveis-chave que podem influenciar a forma corporal das espécies, dada a necessidade de adaptações funcionais específicas para habitats com condições ambientais distintas (Barlow, 1961; Sfakianakis *et al.*, 2011). Além disso, o nicho trófico é um fator central que pode moldar a morfologia de peixes ao longo do tempo (Chukwuka *et al.*, 2019). Espécies com diferentes hábitos alimentares, como carnívoros, detritívoros e planctívoros, por

exemplo, podem apresentar adaptações morfológicas específicas que maximizam a eficiência alimentar e reduzem a competição por recursos (Hepher, 1988). Embora os efeitos dessas variáveis sobre a morfologia sejam amplamente reconhecidos, poucos estudos integraram de maneira robusta abordagens filogenéticas e ecológicas para investigar como as pressões seletivas ao longo do tempo moldaram a forma corporal neste clado (Brachmann *et al.*, 2021; Garduño-Sánchez *et al.*, 2023).

Algumas espécies podem apresentar evolução em módulos diferentes, ou seja, partes corporais evoluem de formas distintas, este fenômeno é chamado de modularidade (Klingenberg, 2008). Organismos podem apresentar maior integração fenotípica enquanto outros podem apresentar maior independência em seus módulos corporais (Gartner *et al.*, 2023). Estudos com peixes têm testado níveis de modularidade e integração em diversas espécies, abrangendo espécies modelos biológicos, como *Danio rerio* (zebrafish), além de estudos voltados para ordens inteira, como a ordem Characiformes (Burns *et al.*, 2023; Vanhaesebroucke *et al.*, 2023).

Nas últimas décadas, análises por morfometria geométrica (MG) surgiram como uma abordagem poderosa para quantificar e analisar a forma corporal de maneira precisa e detalhada (Cooke & Terhune, 2015). A MG permite por meio de marcos anatômicos capturar a variação morfológica, oferecendo uma representação mais fiel da complexidade estrutural dos organismos (Adams *et al.*, 2004; Oxnard & O'Higgins, 2009). Esses métodos de MG têm sido particularmente úteis para avaliar diversos organismos (Lawing & Polly, 2010), como os peixes (Loy *et al.*, 2000; Maderbacher *et al.*, 2008; Mojekwu & Anumudu, 2015). MG permite estudar como a forma do corpo e das estruturas relacionadas ao nado e à alimentação variam em resposta a pressões seletivas específicas (Clabaut *et al.*, 2007; De Lorenzo *et al.*, 2022) embasando investigações sobre evolução, ecologia e identificação de espécies. A MG utiliza análises multivariadas para compreensão da variabilidade dentro dos organismos (Landaeta *et al.*, 2023).

Além da MG, métodos filogenéticos comparativos (MCP) também têm se mostrado essenciais para entender como a evolução morfológica se dá em um contexto filogenético (Losos

& Miles, 1994; Rezende & Diniz-Filho, 2012). Esses métodos permitem investigar a variação morfológica considerando as relações evolutivas entre as espécies, o que é crucial para determinar se certas características são resultado de adaptações ecológicas ou se foram herdadas por sua ancestralidade (Bromham *et al.*, 2002; Butler & King, 2004). Ao integrar as filogenias com dados morfométricos, é possível investigar, como as mudanças na forma corporal ao longo do tempo estão associadas à ocupação de novos nichos ecológicos ou à resposta a eventos históricos, como mudanças históricas que afetaram os oceanos (Lukač *et al.*, 2023). Neste contexto, a combinação de MG e MCP oferecem abordagens poderosas para explorar a evolução da forma em peixes, permitindo desvendar as complexas interações entre fatores ecológicos e filogenéticos que vem moldando a morfologia em clados diversificados como Carangoidei.

No presente estudo procuramos avaliar como os fatores ecológicos e evolutivos influenciaram a morfologia de Carangoidei, integrando dados morfométricos e filogenéticos, para responder as seguintes perguntas: 1) Como a forma corporal em Carangoidei varia em resposta a diferentes nichos tróficos e habitats, e se essa variação reflete na disparidade morfológica do grupo? 2) Quais fatores ambientais exercem maior influência sobre a variação morfológica observada em Carangoidei e como esses fatores afetam a disparidade morfológica ao longo do tempo? 3) A evolução da forma em Carangoidei é mais influenciada por pressões ecológicas ou por eventos históricos, e essa evolução ocorreu de forma modular?

3.2. Materiais e Métodos

3.2.1 Amostragem

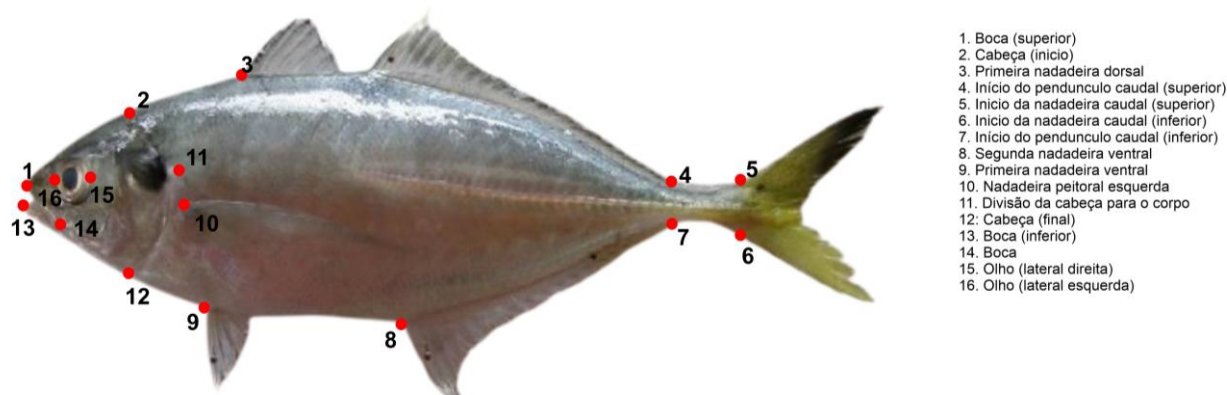
Foram utilizadas 120 espécies pertencentes ao clado Carangoidei, que equivalem a 75,47% das espécies totais. No total, foram analisados 1048 espécimes, distribuídos da seguinte forma: 110 (71,9% das espécies da família) da família Carangidae de 4 subfamílias (Caranginae, Trachinotinae, Scomberoidinae e Naucratinae), 2 (100%) de Coryphaenidae, 1 (100%) de Rachycentridae e 7 (87,5%) de Echeneidae, distribuídas em aproximadamente 29 gêneros, sendo 24 para Carangidae, 1 Coryphaenidae, 1 Rachycentridae e 3 Echeneidae (Material suplementar 1). As imagens foram obtidas por meio do banco de dados de domínio público Bold Systems

(<https://v3.boldsystems.org/>) além de fotografias de espécimes coletados na costa do Rio Grande do Norte (Natal), Alagoas (Maceió e Piaçabuçu), dentro da ecorregião Atlântico Sudoeste Tropical e no Arquipélago São Pedro e São Paulo. Todos os indivíduos amostrados eram adultos e não apresentavam dimorfismo sexual, buscando evitar efeitos de alometria.

3.2.2. Análises de morfometria geométrica (MG)

Para as análises de MG, as imagens foram processadas no software TPSutil (Rohlf, 2015), para criação do arquivo TPS. Em seguida, 16 marcos anatômicos homólogos foram digitalizados em cada espécime utilizando o programa TPSDig2 (Rohlf, 2015) (Fig. 4). A Análise Generalizada de Procrustes (GPA) foi realizada no software MorphoJ (Klingenberg, 2011), para alinhar os marcos anatômicos e minimizar variações de escala, translação e rotação.

Fig. 4: Distribuição de pontos anatômicos sob as imagens de espécimes pertencentes ao Clado Carangoidei, utilizadas para análises morfométricas geométricas.



As configurações de landmarks foram analisadas no R (R Core Team, 2024) por meio do pacote geomorph (Adams *et al.*, 2024). Foram realizadas análises para calcular a disparidade morfológica, integradas ao pacote geomorph por meio da função *morphol.disparity*, utilizando variáveis de Nicho trófico e Habitat que foram classificadas por espécies, buscando compreender como o cada grupo de nicho trófico variou por habitat. Estas variáveis estão

presentes em conjunto com dados ecológicos extraídos do FishBase (Froese & Pauly, 2024) e Bio-Oracle (Tyberghein *et al.*, 2012) (Material suplementar 1).

3.2.3. Obtenção de Variáveis Bióticas e Abióticas

No FishBase extraímos por meio do pacote RFishBase (Boettiger *et al.*, 2012) dados referentes a ecologia (profundidade máxima e habitat: Pelágico nerítico, pelágico oceânico, associados a recifes, bentopelágico e demersal), dieta (nível e nicho trófico) e morfologia (comprimento máximo de cada espécie). Para dados do Bio-Oracle, foram extraídas camadas rasters referentes a temperatura máxima, temperatura mínima, salinidade máxima e salinidade mínima.

Os dados ecológicos foram extraídos de informações georreferenciadas das espécies estudadas obtidas por meio do banco de dados Gbif (GBIF, 2024), adquiridos pelo pacote RGbif (Chamberlain & Boettiger, 2017). Com as ocorrências e as camadas rasters baixadas do Bio-Oracle, possibilitou o acesso às informações de temperatura e salinidade em cada ponto de localização, os dados obtidos foram limpos, onde dados em branco ou que caíram em zona continental foram removidos. Permitindo o cálculo das médias de temperatura máxima e mínima de cada espécie, também salinidade máxima e mínima. Após obtenção da média foi possível determinar a amplitude de temperatura e salinidade que cada carangídeo está exposto.

Os dados bióticos e abióticos utilizados foram contínuos (amplitude de salinidade, amplitude de temperatura, profundidade máxima, comprimento corporal máximo) e categóricas (habitat e nicho trófico). As variáveis categóricas foram usadas para medir a disparidade dentro de cada grupo. O habitat foi classificado nas categorias: bentopelágico, demersal, pelágico-nerítico, pelágico-oceânico e recifal. O nicho trófico foi dividido em: carnívoros (n=76), incluindo aqueles que se alimentam de peixes e outros animais; onívoros (n=28), que consomem carne e outros tipos de alimentos; detritívoros (n=7), alimentando-se de detritos; e planctívoros (n=9), que se alimentam de plâncton.

3.2.4. Análises Estatísticas

Adicionalmente, uma MANOVA foi realizada para investigar a relação entre variáveis ecológicas sobre a forma corporal das espécies. A significância estatística das relações entre forma e variáveis ambientais foi avaliada utilizando a função *procD.lm* do pacote *geomorph* (Adams *et al.*, 2024), trazendo, portanto, como a ecologia afetou a forma sem a influência da filogenia. Além disso, um teste de disparidade morfológica também foi calculada no *geomorph* usando a função *morphol.disparity* (Adams, 2016), visando verificar os efeitos do habitat e nicho trófico sobre a forma. Testes de modularidade, incorporados ao software *MorphoJ*, foram realizados para examinar a estrutura morfológica das espécies (Klingenberg, 2008), onde foram testados os módulos boca e corpo, cabeça e corpo, pedúnculo e corpo e para os três módulos juntos. O teste de modularidade é medido pelo coeficiente de RV de Escoufier (1973), que busca medir a covariação entre um conjunto de variáveis, ou seja, a variação do módulo e o corpo (Adams, 2015). Além disso, a filogenia foi incorporada ao espaço morfológico para investigar a variação da forma, levando em consideração a sua categoria hierárquica taxonômica de família e subfamília, e as variáveis ambientais mais significativas.

3.2.5 Métodos filogenéticos comparativos

A árvore filogenética do clado Carangoidei foi obtida por meio do pacote *Fish Tree of Life* (Rabosky *et al.*, 2018). Uma análise de Mínimos Quadrados Generalizados Filogenéticos (PGLS), que utiliza as relações filogenéticas comparando com dados e características relacionadas às espécies estimando a covariação entre eles (Symonds & Blomberg, 2014), foi realizada para relacionar as variáveis bióticas e abióticas com a morfologia das espécies. Além disso, foi calculado o sinal filogenético, utilizando o índice K-mult proposto por Adams (2014), para avaliar se a forma corporal segue uma trajetória filogenética. Também foi inferido qual melhor modelo evolutivo explica a evolução do Clado de acordo com 3 modelos: Brownian model, Ornstein-Uhlenbeck e Early Burst. O Brownian model vem sendo utilizado para apontar processos de deriva genética, enquanto o Ornstein-Uhlenbeck representa um modelo de seleção estabilizadora onde os organismos são expostos a variadas pressões seletivas (Diniz-Filho &

Vieira, 1998). Por fim, o modelo de Early Burst indica explosões adaptativas em determinado período se estabilizando após alguns anos (Harmon *et al.*, 2010).

3.3 Resultados

3.3.1. Diversidade Morfológica e Filomorfoespaço

As análises de componentes principais (PC1 e PC2) capturaram uma grande proporção da variação morfológica observada nas espécies de Carangoidei, com os dois primeiros componentes explicando 64,45% (PC1) e 19,34% (PC2), ou seja, capturam 83,79% da variação total. Os grids de deformação indicam que nos extremos da PC1 se destacam espécies pertencentes ao gênero *Selene* (peixe-galo) da subfamília Caranginae, que são caracterizados por terem corpos mais altos. Enquanto no outro extremo na região estão espécies caracterizadas pelo corpo dorso ventral mais deprimido como organismos da família Echeneidae (rêmoras) (Fig. 5).

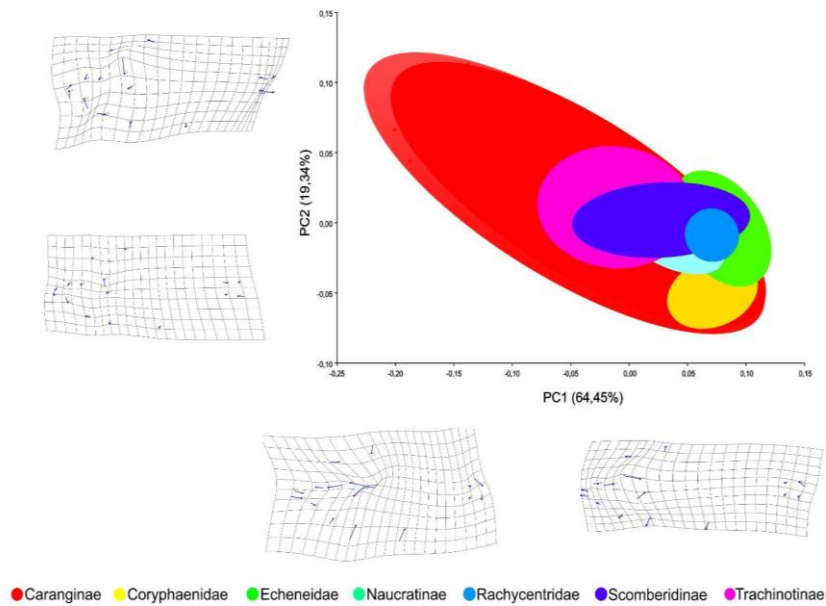


Fig. 5: Análises de Principais Componentes, classificadas de acordo com famílias e subfamílias por meio de dois principais componentes (PC1 e PC2). PC1 explica maior parte da morfologia, trazendo dados sobre a forma do corpo, enquanto o PC2 traz informações sobre as divergências na cabeça e no pendunculo caudal.

Ao incorporar a filogenia no filomorfoespaço foi possível visualizar a distribuição morfológica das espécies nos contextos taxonômico, trófico e ecológico. O filomorfoespaço mostrou uma clara separação entre as principais famílias e subfamílias de Carangoidei (Fig. 6a), ainda que algumas espécies de Carangidae tenham proximidade com outras famílias. As espécies pertencentes à família Carangidae, principalmente à subfamília Caranginae (representadas pela cor vermelho), foi a que apresentou a maior dispersão no filomorfoespaço. Já há outras subfamílias, como Naucratinae (n=3) e Trachinotinae (n=13) (turquesa e rosa, respectivamente), que exibiram variações morfológicas mais restritas, concentrando-se em áreas específicas do espaço morfológico.

Quando categorizadas de acordo com os nichos tróficos, as espécies mostraram padrões distintos de variação morfológica (Fig. 6b). Carnívoros (azul) ocupam uma maior extensão do espaço morfológico, sugerindo que esses grupos exibem uma maior diversidade associada às suas estratégias alimentares. Em contraste, planctívoros (amarelo) e detritívoros (verde-limão) mostraram uma concentração maior em áreas específicas, indicando adaptações morfológicas mais especializadas.

A análise das espécies por habitat também revelou padrões de variação morfológica distintos (Fig. 6c). Espécies associadas a habitats bentopelágicos (azul) e demersais (roxo) exibiram maior dispersão no filomorfoespaço, indicando que esses habitats favorecem uma maior diversidade de formas corporais. Em contraste, espécies pelágicas (verde e vermelho marsala) mostraram uma distribuição mais restrita.

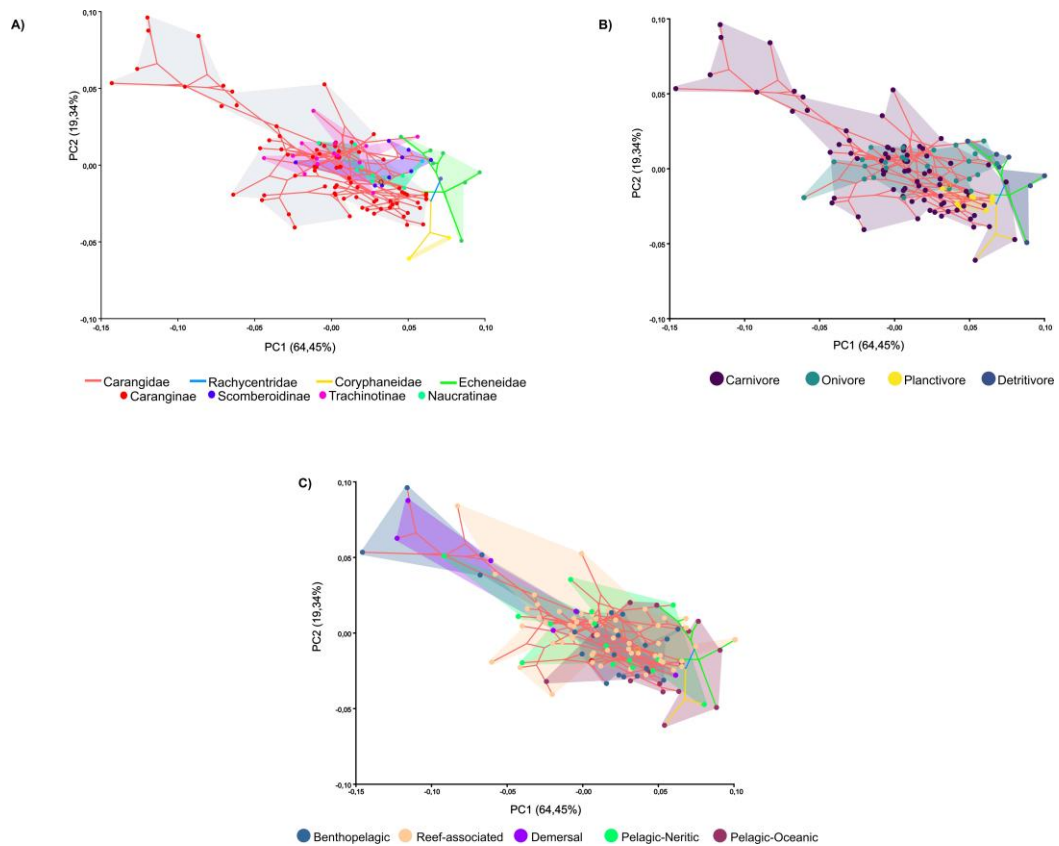


Fig. 6: Distribuição das espécies estudadas através do filomorfoespaço. A) Espécies classificadas de acordo com as famílias Carangidae, Echeneidae, Coryphaneidae, Rachycentridae e subfamílias Caranginae, Trachinotinae, Naucratinae e Scomberoidinae. B) Morfologia de acordo com o nicho trófico, carnívoros, onívoros, planctívoros e detritívoros. C) Morfoespaço classificados por habitat, bentopelágico, pelágico nerítico, pelágico oceânico, demersal e associados a recifes

As análises de disparidades morfológicas mostraram que os carnívoros variaram mais dentro dos habitats, destacando no ambiente demersal que foi o habitat com maior índice de variação, apesar de ter o menor número de espécies quando comparado com os que estão associados a recifes que tem a menor variabilidade (Fig 7A). A relação entre amplitude de temperatura, amplitude de salinidade e profundidade máxima foi explorada para diferentes grupos tróficos, buscando observar a variação de nicho dentro das mais diferentes variáveis ambientais (Fig. 7B). Os resultados indicam que espécies carnívoras e onívoras tendem a ocupar

uma ampla variedade de profundidades e amplitudes ambientais. Em contrapartida, planctívoros e detritívoros exibiram uma variação menor em termos de amplitude de temperatura e salinidade.

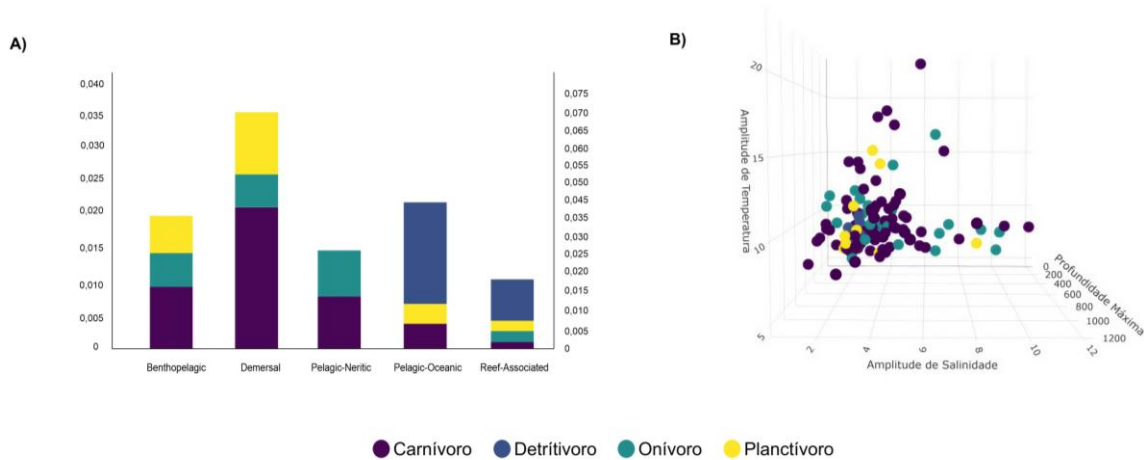


Figura 7: A) Disparidade morfológica de Nicho trófico dentro de cada habitat. B) Distribuição de cada nicho trófico de acordo com as variáveis ambientais avaliadas

Os testes de modularidade utilizando as quatro configurações (boca e corpo, cabeça e corpo, pedúnculo caudal e corpo, por fim uma avaliação das três estruturas, cabeça, corpo e cauda), revelaram a ausência de modularidade em todas as hipóteses, sendo perceptíveis através dos valores de coeficiente RV para boca e corpo (0,961321, Fig. 8A), cabeça e corpo (0,963414, Fig. 8B), pedúnculo e corpo (0,726674, Fig. 8C) e para os três módulos (0,764319, Fig. 8D).

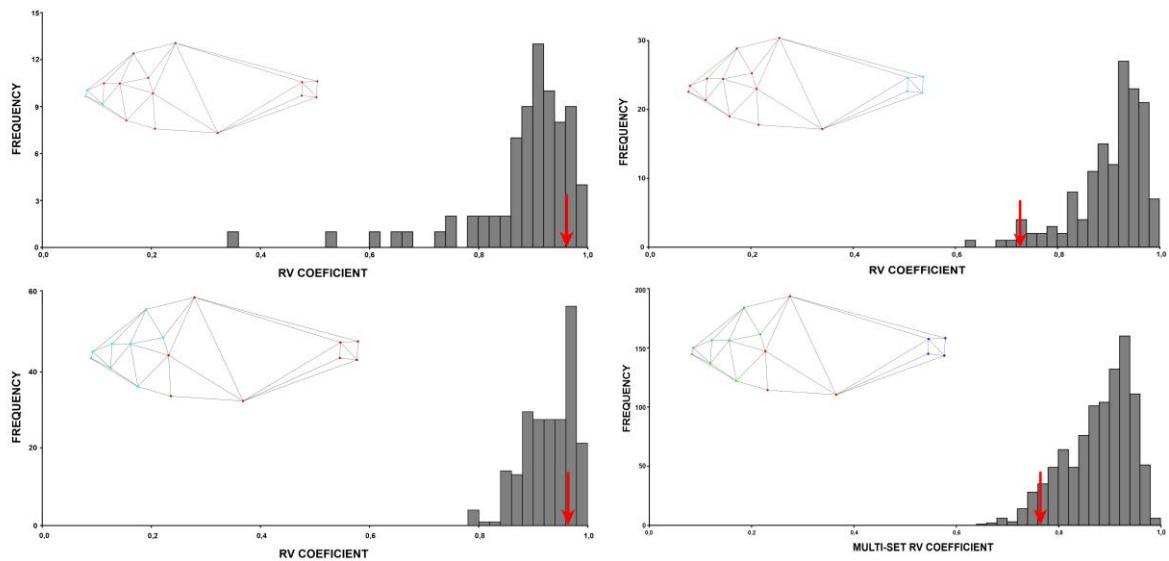


Figura 8: Testes de modularidade. A) Hipótese de boca e corpo. B) Hipótese de pedúnculo caudal e corpo. C) Hipótese de cabeça e corpo. D) Hipótese de configurações múltiplas de cabeça, corpo e pedúnculo.

3.3.2. Análise de Variância Morfológica e PGLs

Os resultados da ANOVA multivariada (MANOVA) indicam que habitat, nicho trófico e profundidade estão relacionados à variação na forma de Carangoidei (Tabela 1). Nicho trófico explica 20,16% da variação, enquanto habitat explica cerca de 12,88% da variação e a profundidade, 7,3% da variação da forma. Outros fatores como comprimento corporal, temperatura e salinidade não apresentaram efeitos significativos na variação da forma (Tabela 1).

Variáveis	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
Habitat	4	0.25269	0.063173	0.12882	6.0312	4.5108	0.001
Nicho	3	0.39559	0.131865	0.20167	12.5893	6.2855	0.001
Profundidade	1	0.14374	0.143744	0.07328	13.7233	3.305	0.001
Comprimento	1	0.01246	0.012456	0.00635	1.1892	0.5562	0.280
Amplitude de Temperatura	1	0.00622	0.006216	0.00317	0.5934	-0.2292	0.579

Amplitude de Salinidade	1	0.01964	0.019643	0.01001	1.8754	1.1271	0.133
Residuals	108	1.13123	0.010474	0.5767			
Total	119	1.96158					

Tabela 1: Resultados da análise multivariada de variância, testes realizados com dados ambientais habitat, nicho trófico, profundidade, comprimento máximo, amplitude de temperatura e amplitude de salinidade.

Ao analisar os efeitos das variáveis bióticas e abióticas sobre uma trajetória filogenética através das análises do PGLS, o nicho trófico foi significativo, explicando 68,6% da variação morfológica observada. Assim como a amplitude de salinidade foi significativa, explicando 10,9% da forma. Ambas as variáveis (habitat e amplitude de temperatura) influenciaram a forma, mesmo apresentando valores explicativos baixos (2% e 1%), apresentaram significância estatística por meio de PGLS. Assim como comprimento corporal máximo foi significativo, indicando que variações no tamanho podem ser determinantes na forma corporal dentro de Carangoidei. Já a profundidade acabou não sendo significativa. A Tabela 2 resume os valores obtidos nas variáveis analisadas a nível ecológico e evolutivo.

Variváveis	Df	SS	MS	Rsq	F	Z	Pr(>F)
Nicho	3	0.22664	0.075548	0.67332	135.8689	2.51363	0.001
Amplitude de salinidade	1	0.03676	0.036762	0.10921	66.1145	3.04347	0.001
Amplitude de temperatura	1	0.00443	0.004429	0.01316	7.9662	3.09711	0.001
Comprimento	1	0.00202	0.002019	0.0060	3.6306	2.60117	0.004
Habitat	4	0.00634	0.001585	0.01884	2.8509	3.14141	0.001
Profundidade	1	0.00036	0.000359	0.00107	0.6459	-0.33514	0.639
Residuals	108	0.06005	0.000556	0.1784			
Total	119	0.33661					

Tabela 2: Resultados da análise de Mínimos quadrados generalizados filogenéticos, testando a influência das variáveis associadas à filogenia. Nicho trófico, amplitude de salinidade, amplitude de temperatura e habitat demonstraram influência significativa nos testes.

Em relação ao sinal filogenético, o K-mult foi igual a 0.115, o que sugere um fraco sinal filogenético, porém o valor de p mostra significância indicando que mesmo fraco existe influência da filogenia sob a forma (Fig. 14).

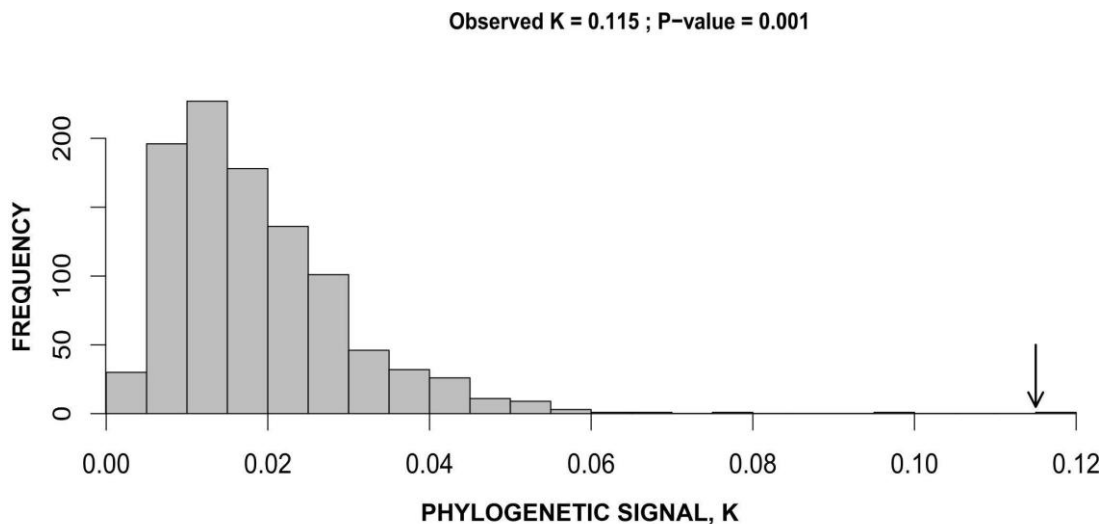


Figura 9: Sinal filogenético medido pelo índice de K-mult

3.3.3. Disparidade Morfológica ao Longo do Tempo

Os gráficos de Disparidade Morfológica Através do Tempo (DTT) mostraram como a variação morfológica evoluiu no clado Carangoidei ao longo dos últimos 100 milhões de anos (Fig. 15a). Observou-se um rápido aumento da disparidade morfológica nos estágios iniciais da diversificação do grupo, seguido por uma estabilização subsequente. Nos últimos 60 milhões de anos, a disparidade morfológica foi influenciada por mudanças geológicas e ambientais, com picos de variação observados durante o Eoceno e o Mioceno (Fig. 15b).

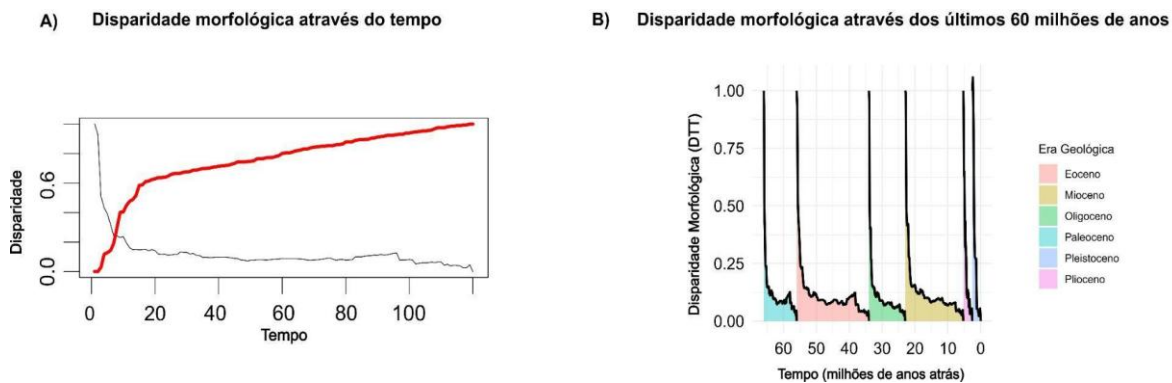


Figura 10: Níveis de disparidade morfológica ao longo do tempo. A) Disparidade morfológica ao longo dos anos, observando o índice de divergência por 100 milhões de anos, linha vermelha indicando a média de variação ao longo do tempo, linha preta indica variação da forma desde o surgimento até estabilização. B) Disparidade ao longo das eras, apontando as principais eras com maiores índices de disparidade.

Ao testar os três modelos, Browniano (BM), Ornstein-Uhlenbeck (OU), Early Burst (EB) para verificar a evolução da forma, os nossos dados revelaram que Ornstein-Uhlenbeck com AICc (Critério de Informação de Akaike) de -275.3189, foi o que melhor explica a evolução da forma corporal. O modelo evolutivo busca explicar como os organismos evoluíram ao longo do tempo, podendo apontar aspectos como a adaptação (Johnson & Omland, 2004).

3.4. Discussões

Os resultados deste estudo fornecem uma visão abrangente sobre como a variação morfológica no clado Carangoidei é moldada por uma combinação de fatores ecológicos, como nicho trófico, habitat e profundidade, juntamente com as pressões seletivas ao longo do tempo. As análises multivariadas e filogenéticas revelaram padrões claros de diversificação da forma, destacando o papel crucial dos fatores ecológicos e evolutivos na evolução da forma corporal neste grupo.

4.4.1. Como a forma corporal em Carangoidei varia em resposta a diferentes nichos tróficos e habitats, e essa variação reflete na disparidade morfológica do grupo?

A variação morfológica em Carangoidei reflete diretamente a ocupação de diferentes nichos tróficos e habitats. O nicho trófico emergiu como o fator mais influente na variação da forma, sendo responsável por 68,6% da variação morfológica observada. A distribuição das espécies no filomorfoespaço revelou que grupos tróficos como carnívoros e onívoros ocupam ampla área do morfoespaço, sugerindo maior plasticidade e diversificação associadas a essas estratégias alimentares (Ellerby & Gerry, 2011). Por outro lado, grupos como herbívoros e detritívoros apresentaram distribuições mais restritas no morfoespaço, indicando uma maior especialização morfológica associada a esses hábitos alimentares. Esses achados corroboram estudos anteriores que apontam o nicho trófico como um forte determinante da morfologia em peixes, como é o caso dos Ciclídeos (Friedman et al., 2016; Kopf et al., 2020).

As adaptações morfológicas associadas à captura de presas e ao comportamento alimentar são evidentes nas formas corporais observadas em Carangoidei, assim como em outros grupos, como membros da família Sparidae e peixes-lua (Wainwright, 1996; Higham, 2007; Ventura et al., 2017). Em carangídeos, a dieta está diretamente ligada à morfologia, com evidências de que o tamanho do predador influencia o tamanho da presa, refletindo uma relação entre forma corporal e hábitos alimentares (Velasco-Reyes et al., 2022). Além disso, a especialização trófica tem sido amplamente documentada como um fator-chave na evolução da morfologia em diferentes grupos de vertebrados, desde peixes marinhos até mamíferos e répteis (Tobler, 2008; Sherratt et al., 2018). A correlação entre dieta e morfologia permite compreender os impactos da alimentação na forma corporal e sua importância na adaptação ao habitat (Ventura et al., 2017). Em peixes tropicais, a dieta influencia diretamente a forma do corpo, moldando sua variação fenotípica e funcional (Baldasso et al., 2019; Li et al., 2021).

O habitat também foi um fator determinante na variação morfológica de Carangoidei, com diferenças evidentes entre espécies de ambientes bentopelágicos, demersais e pelágicos. Os organismos que ocupam ambientes bentopelágicos e demersais apresentaram maior diversidade morfológica, enquanto espécies pelágicas demonstraram formas mais especializadas e conservadoras (Friedman et al., 2020). Esse padrão reflete os desafios impostos por habitats mais complexos, que favorecem uma maior diversidade morfológica ao longo da evolução (Zamudio et al., 2016). A relação entre morfologia e habitat foi confirmada pelos resultados da MANOVA

e pela distribuição das espécies no filomorfoespaço, sugerindo que espécies submetidas a diferentes condições ambientais apresentam variação fenotípica significativa (Moore & Willmer, 1997; Jiang et al., 2019). Espécies de *Trachurus trachurus* (Carangidae) exemplificam essa adaptação, apresentando variações fenotípicas ligadas à distribuição geográfica e às pressões ambientais (El Mghazli et al., 2022).

4.4.2. Quais fatores ambientais exercem maior influência sobre a variação morfológica observada em Carangoidei e como esses fatores afetam a disparidade morfológica ao longo do tempo?

Além do nicho trófico e habitat, profundidade, temperatura e salinidade emergiram como fatores ambientais relevantes na evolução da forma em Carangoidei. A profundidade teve um efeito significativo na morfologia, com espécies de águas mais profundas apresentando formas corporais adaptadas a condições específicas, como maior pressão hidrostática e menor luminosidade. Estudos demonstram que peixes que habitam profundidades maiores tendem a apresentar corpos mais alongados e hidrodinâmicos, favorecendo a locomoção eficiente nesses ambientes (Claverie & Wainwright, 2014; Martinez et al., 2021).

O impacto da profundidade na morfologia também pode estar relacionado a diferenças na temperatura e na salinidade, que variam com a profundidade e influenciam diretamente as pressões seletivas sobre as espécies (Neat & Campbell, 2013). Embora temperatura e salinidade não tenham mostrado significância estatística na MANOVA, esses fatores tornaram-se significativos na análise filogenética (PGLS), sugerindo um efeito indireto na evolução da morfologia de Carangoidei (Zimmerman et al., 1991; Bozinovic et al., 2011).

A temperatura, em particular, tem um impacto já no período ontogenético, afetando o desenvolvimento inicial das espécies e sua plasticidade morfológica, até mesmo em resposta a mudanças ambientais, de fato estes processos podem ter ocorrido na história evolutiva do grupo (Herbing, 2002; Michie et al., 2020). Por outro lado, alguns estudos indicam que mudanças climáticas e o aumento da temperatura dos oceanos podem impactar a capacidade de resposta morfológica dos peixes, levando a adaptações diferenciadas (Potts et al., 2021).

Os gráficos de disparidade morfológica ao longo do tempo (DTT) indicaram que a evolução da forma em Carangoidei seguiu um padrão de rápida diversificação inicial, seguida por uma estabilização morfológica nos últimos 60 milhões de anos. Esse padrão é característico de uma radiação adaptativa, onde a ocupação de novos nichos favorece a evolução de formas corporais distintas em um curto espaço de tempo (Gillespie et al., 2020). O Eoceno e o Mioceno representaram períodos de maior disparidade morfológica, possivelmente impulsionados por mudanças geológicas e climáticas que alteraram os habitats e abriram novas oportunidades ecológicas (Bellwood et al., 2014; Li & Li, 2018).

O modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU), que descreve a evolução da forma sob pressões seletivas estabilizadoras, foi o mais adequado para explicar os padrões observados. Esse modelo sugere que, após um período inicial de diversificação, a morfologia se estabiliza devido a restrições funcionais e adaptações a nichos ecológicos bem definidos (Butler et al., 2004; Beaulieu et al., 2012).

4.4.3. A evolução da forma em Carangoidei é mais influenciada por pressões ecológicas ou por eventos históricos, e essa evolução ocorreu de forma modular?

Os resultados indicam que a evolução da forma em Carangoidei foi predominantemente influenciada por pressões ecológicas, especialmente pelo nicho trófico e pelo habitat, enquanto eventos históricos, como mudanças climáticas e geológicas, tiveram papel secundário na modelagem da diversidade morfológica ao longo do tempo. A forte correlação entre a morfologia e as variáveis ecológicas (como habitat e dieta) sugere que a forma corporal foi diretamente moldada pelas demandas funcionais impostas pelo ambiente e pelo modo de vida das espécies.

No entanto, a relação entre eventos históricos e evolução da forma não pode ser descartada. Os gráficos de disparidade morfológica ao longo do tempo (DTT) revelaram que a diversificação morfológica inicial de Carangoidei ocorreu de forma acelerada nos primeiros 60 milhões de anos, seguida por uma estabilização. Esse padrão é característico de radiações adaptativas, em que os primeiros representantes do clado experimentaram um período de rápida exploração de nichos ecológicos, levando a um aumento inicial na disparidade morfológica (Gillespie et al., 2020). Durante esse período, fatores históricos como mudanças nos níveis do

mar, flutuações climáticas e reorganizações dos ecossistemas marinhos podem ter criado novas oportunidades ecológicas, impulsionando a diversificação da forma (Bellwood et al., 2014; Li & Li, 2018).

Os picos de disparidade observados durante o Mioceno e o Eoceno reforçam essa hipótese, sugerindo que mudanças climáticas globais e oscilações nos ecossistemas marinhos contribuíram para a diversificação da forma, mesmo que as pressões ecológicas tenham sido os principais vetores de variação ao longo do tempo. Estudos apontam que mudanças na temperatura e disponibilidade de habitat nesses períodos foram determinantes na evolução dos peixes marinhos (Coxall & Pearson, 2007; Steinhorsdottir et al., 2021). Assim, embora a ecologia tenha sido o principal motor da evolução da forma, eventos históricos forneceram o contexto geológico e climático para que essa diversificação ocorresse.

Um aspecto fundamental para entender essa evolução é a presença ou ausência de modularidade na morfologia do grupo. A análise de modularidade revelou ausência significativa de modularidade na forma corporal de Carangoidei, evidenciada por coeficientes RV próximos a 1. Modularidade implica que diferentes regiões do corpo evoluem de maneira independente, permitindo maior flexibilidade evolutiva e adaptação a diferentes pressões seletivas (Klingenberg, 2008 ; Goswami & Polly, 2010). No entanto, os resultados indicam que, em Carangoidei, a evolução morfológica ocorreu de forma altamente integrada, sem uma segmentação clara entre módulos funcionais independentes, como cabeça, nadadeiras ou pedúnculo caudal.

A ausência de modularidade pode estar associada a uma taxa acelerada de divergência morfológica, como sugerido por Burns et al. (2023), indicando que a evolução da forma em Carangoidei ocorreu de maneira holística, sem a especialização de estruturas morfológicas independentes ao longo da evolução. Esse padrão também foi observado em outros vertebrados, como mamíferos carnívoros e crocodilos, cujas mandíbulas apresentam forte integração evolutiva devido à necessidade funcional de estruturas coordenadas para captura e processamento de presas (Piras et al., 2013). Assim como em ciclideos, que evidenciam em sua morfologia os impactos das dietas (Montaña & Winemiller, 2013).

Em Carangoidei, a falta de modularidade sugere que pressões seletivas ecológicas agiram uniformemente em todo o corpo, ao invés de modularizar a evolução de partes específicas. Isso pode estar relacionado à necessidade de manter uma morfologia eficiente para natação e captura de presas, especialmente em espécies de grande mobilidade e hábitos predatórios. Estudos indicam que, em grupos de peixes com alta capacidade natatória e ampla distribuição ecológica, a forma corporal tende a ser mais integrada, refletindo restrições biomecânicas que favorecem um equilíbrio entre resistência hidrodinâmica e eficiência no deslocamento (Martinez et al., 2021). Diferentemente de grupos que apresentam modularidade bem definida em suas adaptações morfológicas, como os ciclídeos africanos, nos quais a morfologia craniana e mandibular evoluiu separadamente para permitir especialização alimentar (Parsons *et al.*, 2011).

Considerações Finais

Este estudo demonstra que a evolução da forma corporal em Carangoidei é um processo complexo, moldado por uma combinação de fatores ecológicos e históricos. O nicho trófico e o habitat sinalizam como os principais processos determinantes da variação morfológica no grupo, com diferentes estratégias alimentares e ambientes heterogêneos que exigem adaptações morfológicas distintas. A profundidade, embora menos impactante do que o nicho trófico, também desempenha um papel importante em moldar a morfologia das espécies, principalmente aquelas de ambientes mais profundos.

A rápida diversificação inicial do grupo, seguida por uma estabilização morfológica ao longo do tempo, sugere que eventos históricos, como mudanças climáticas e radiações adaptativas, foram críticos na formação das formas corporais modernas de Carangoidei. Esses achados fornecem uma compreensão mais profunda da relação entre ecologia, filogenia e morfologia, destacando o papel das pressões seletivas na evolução da diversidade morfológica em peixes marinhos.

REFERÊNCIAS

- Adams, D. C.; Rohlf, F. J.; Slice, D. E. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. **The Italian journal of zoology**, v. 71, n. 1, B. 5–16, 2004.
- Adams, D.C. *et al.* **Package 'geomorph'**. 2014.
- Adams, D.C. Evaluating modularity in morphometric data: challenges with the RV coefficient and a new test measure. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 5, p. 565-572, 2016.
- Adams, D.C; Collyer, M.; Kaliontzopoulou, A.; Baken, E. **Geomorph: Software for geometric morphometric analyses**. R package version 4.0.8. 2024. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=geomorph>>.
- Adamson, E.A.S. **Influence of historical landscapes, drainage evolution and ecological traits on patterns of genetic diversity in Southeast Asian freshwater snakehead fishes**. 2010. Tese de Doutorado. Queensland University of Technology
- Alamy limited. Fish Silver Moonfish, Lookdowns-Selene vomer. Disponível em: <<https://www.alamy.com/fish-silver-moonfishlookdowns-selene-vomer-image60844281.html>>.
- Baldasso, M.C. *et al.* Ecomorphological variations and food supply drive trophic relationships in the fish fauna of a pristine neotropical stream. **Environmental Biology of Fishes**, v. 102, B. 783-800, 2019.
- Ballarin, F.; Li, S. Diversification in tropics and subtropics following the mid-Miocene climate change: A case study of the spider genus *Nesticella*. **Global change biology**, v. 24, n. 2, B. e577-e591, 2018.
- Barlow, G.W. Causes and significance of morphological variation in fishes. **Systematic Zoology**, v. 10, n. 3, p. 105-117, 1961
- Bartoszek, K. *et al.* Using the Ornstein–Uhlenbeck process to model the evolution of interacting populations. **Journal of theoretical biology**, v. 429, B. 35-45, 2017.
- Bartoszek, K. *et al.* Using the Ornstein–Uhlenbeck process to model the evolution of interacting populations. **Journal of theoretical biology**, v. 429, B. 35-45, 2017..
- Beaulieu, J.M. *et al.* Modeling stabilizing selection: expanding the Ornstein–Uhlenbeck model of adaptive evolution. **Evolution**, v. 66, n. 8, B. 2369-2383, 2012.
- Bellwood, D. R. *et al.* Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1781, B. 20133046, 2014.
- Bellwood, D.R.; Goatley, C.H.R.; Bellwood, O. The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, B. 878-901, 2017.
- Benton, Michael J.; Emerson, Brent C. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. **Palaeontology**, v. 50, n. 1, B. 23-40, 2007.
- Blois, Jessica L.; Hadly, Elizabeth A. Mammalian response to Cenozoic climatic change. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 37, n. 1, B. 181-208, 2009.
- Boettiger, C.; Lang, D.T.; Wainwright, B. C. rfishbase: exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R. **Journal of Fish Biology**, v. 81, n. 6, B. 2030-2039, 2012.

- Bozinovic, F. *et al.* The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 84, n. 6, B. 543-552, 2011.
- Britz, R.; Johnson, G.D. Ontogeny and homology of the skeletal elements that form the sucking disc of remoras (Teleostei, Echeneoidei, Echeneidae). **Journal of Morphology**, v. 273, n. 12, B. 1353-1366, 2012.
- Bromham, L. *et al.* Testing the relationship between morphological and molecular rates of change along phylogenies. **Evolution**, v. 56, n. 10, B. 1921-1930, 2002.
- Buhl-Mortensen, L. *et al.* Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins. **Marine Ecology**, v. 31, n. 1, B. 21-50, 2010.
- Burns, M. D.; Collyer, M. L.; Sidlauskas, Brian L. Simultaneous integration and modularity underlie the exceptional body shape diversification of characiform fishes. **Evolution**, v. 77, n. 3, B. 746-762, 2023.
- Butler, M. A.; King, A. A. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. **The American Naturalist**, v. 164, n. 6, B. 683-695, 2004.
- Carro, S. C. S.; Louys, J.; O'Connor, S. Shape does matter: A geometric morphometric approach to shape variation in Indo-Pacific fish vertebrae for habitat identification. **Journal of Archaeological Science**, v. 99, B. 124-134, 2018.
- Chamberlain, S.; Oldoni, D.; Waller, J. **rgbif: interface to the global biodiversity information facility API**. 2022.
- Chukwuka, A. V.; Adebawale, A. H.; Adekolurejo, O. A.. Morphological differences and trophic niche breadth of *Sarotherodon galilaeus* and *Oreochromis niloticus* from the freshwater Lake Geriyo, North-Eastern Nigeria. **Croatian Journal of Fisheries: Ribarstvo**, v. 77, n. 1, B. 19-32, 2019.
- Clabaut, C. *et al.* Geometric morphometric analyses provide evidence for the adaptive character of the Tanganyikan cichlid fish radiations. **Evolution**, v. 61, n. 3, B. 560-578, 2007.
- Claverie, T.; Wainwright, P. C. A morphospace for reef fishes: elongation is the dominant axis of body shape evolution. **PloS one**, v. 9, n. 11, B. e112732, 2014.
- Columba, P., B. Remora. Disponível em:
<<https://flickr.com/photos/24823485@N06/4832245118/in/photolist-5hoEz3-paSFhu-nM1q2-fPANz-b9tBL-jnA5o-9mtzCB-NgUwu2-8bvM8f-aCTCwc-29xhRBd-d1WdMj-2nFj9U-FcToCr-c29QGJ-4ouvK3-6FaCYY-2MVSKU-2cwjbuJ-8n1w81-7kU4HK-2aXcQEZ-6oD4Zt-dSMDKW-JjCPKC>>.
- Cooke, S. B.; Terhune, C. E. Form, function, and geometric morphometrics. **The Anatomical Record**, v. 298, n. 1, B. 5-28, 2015.
- Cowman, P. F. Historical factors that have shaped the evolution of tropical reef fishes: a review of phylogenies, biogeography, and remaining questions. **Frontiers in Genetics**, v. 5, B. 394, 2014.
- Coxall, H.K.; Pearson, P.N. **The Eocene–oligocene transition**. 2007
- Dastansara, N. *et al.* Impacts of temperature on growth, development and survival of larval *Bufo* (*Pseudopidalea*) *viridis* (Amphibia: Anura): implications of climate change. **Zoology and Ecology**, v. 27, n. 3-4, B. 228-234, 2017.

- Delorenzo, L. *et al.* Morphometric and genetic description of trophic adaptations in cichlid fishes. **Biology**, v. 11, n. 8, B. 1165, 2022.
- Diniz-Filho, J. A. F.; Vieira, C. M. Patterns and processes in body size evolution of south american carnivores. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 649-657, 1998.
- Domenici, P.; Blake, R.W. The kinematics and performance of fish fast-start swimming. **Journal of Experimental Biology**, v. 200, n. 8, p. 1165-1178, 1997.
- Domenici, P.; Lefrançois, C.; Shingles, A. Hypoxia and the antipredator behaviours of fishes. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1487, B. 2105-2121, 2007.
- Duarte, M.R. *et al.* Genetic and morphometric evidence that the jacks (Carangidae) fished off the coast of Rio de Janeiro (Brazil) comprise four different species. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 71, B. 78-86, 2017.
- El Mghazli, H; Znari, M; Mounir, A. Stock discrimination in the horse mackerel *Trachurus trachurus* (Teleostei: Carangidae) off the Moroccan Atlantic coastal waters using a morphometric-meristic analysis. **Thalassas: An International Journal of Marine Sciences**, v. 38, n. 1, p. 171-181, 2022.
- Ellerby, D.J.; Gerry, S.B. Sympatric divergence and performance trade-offs of bluegill ecomorphs. **Evolutionary Biology**, v. 38, B. 422-433, 2011.
- Escoufier, Y. Le traitement des variables vectorielles. **Biometrics**, 751-760, 1973
- Evans, K.M. *et al.* Integration drives rapid phenotypic evolution in flatfishes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118, n. 18, B. e2101330118, 2021.
- Farré, M. *et al.* Depth-related trends in morphological and functional diversity of demersal fish assemblages in the western Mediterranean Sea. **Progress in Oceanography**, v. 147, B. 22-37, 2016.
- Farré, M. *et al.* Habitat influence in the morphological diversity of coastal fish assemblages. **Journal of Sea Research**, v. 99, B. 107-117, 2015.
- File:Talang Queenfish 2.jpg - Wikimedia Commons. Disponível em:
<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Talang_Queenfish_2.jpg>.
- Frédérich, B. *et al.* Non-reef environments impact the diversification of extant jacks, remoras and allies (Carangoidei, Percomorpha). **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1842, p. 20161556, 2016.
- Friedman, M. *et al.* An early fossil remora (Echeneoidea) reveals the evolutionary assembly of the adhesion disc. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1766, B. 20131200, 2013.
- Friedman, M. Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1688, B. 1675-1683, 2010.
- Friedman, S. T. *et al.* Body shape diversification along the benthic–pelagic axis in marine fishes. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 287, n. 1931, B. 20201053, 2020.
- Friedman, Sarah T. *et al.* Ecomorphological convergence in planktivorous surgeonfishes. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 29, n. 5, B. 965-978, 2016.

- Froese, Rainer; PAULY, Daniel (Ed.). FishBase 2000: concepts designs and data sources. **WorldFish**, 2000.
- Garner, Steven B. *et al.* Effect of reef morphology and depth on fish community and trophic structure in the northcentral Gulf of Mexico. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 230, B. 106423, 2019.
- Gartner, S. M. *et al.* Evolutionary patterns of modularity in the linkage systems of the skull in wrasses and parrotfishes. **Integrative Organismal Biology**, v. 5, n. 1, p. obad035, 2023.
- GBIF.org. GBIF Home Page. Disponível em: <<https://www.gbif.org>>, 2024.
- Gebrekiros, S.T. Factors affecting stream fish community composition and habitat suitability. **Journal of Aquaculture and Marine Biology**, v. 4, n. 2, B. 00076, 2016.
- Georgakopoulou, E. *et al.* The influence of temperature during early life on phenotypic expression at later ontogenetic stages in sea bass. **Journal of fish Biology**, v. 70, n. 1, p. 278-291, 2007.
- Gibbons, T.C.; McBryan, T.L.; Schulte, P.M. Interactive effects of salinity and temperature acclimation on gill morphology and gene expression in threespine stickleback. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 221, B. 55-62, 2018.
- Gillespie, R.G. *et al.* Comparing adaptive radiations across space, time, and taxa. **Journal of Heredity**, v. 111, n. 1, B. 1-20, 2020.
- Glass, J.R., Harrington, R.C., Cowman, P.F., Faircloth, Brant C., Near, Thomas J. Widespread sympatry in a species-rich clade of marine fishes (Carangoidei). **Proceedings of the Royal Society B**, v. 290, n. 2010, B. 20230657, 2023.
- Goswami, A.; Polly, B. D. The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). **PloS one**, v. 5, n. 3, B. e9517, 2010.
- Grime, J.P.; Pierce, S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. **John Wiley & Sons**, 2012.
- Halasan, L.C.; Lin, Hsiu-Chin. Integrated morphometrics reveals conservatism in the cryptic yellowstripe scad (Perciformes: Carangidae) lineages from the Tropical Western Pacific. **Zoologischer Anzeiger**, v. 300, B. 82-91, 2022.
- Harmon, L.J. *et al.* Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. **Evolution**, v. 64, n. 8, p. 2385-2396, 2010.
- Hepher, B. Nutrition of pond fishes. **Cambridge university press**, 1988.
- Herbing, I. Hunt von. Effects of temperature on larval fish swimming performance: the importance of physics to physiology. **Journal of Fish Biology**, v. 61, n. 4, B. 865-876, 2002.
- Higham, T.E. The integration of locomotion and prey capture in vertebrates: morphology, behavior, and performance. **Integrative and Comparative Biology**, v. 47, n. 1, B. 82-95, 2007.
- Hill, J.J. *et al.* Evolution of jaw disparity in fishes. **Palaeontology**, v. 61, n. 6, B. 847-854, 2018.
- Institution, S. Cobia. Disponível em: <<https://www.si.edu/newsdesk/photos/cobia>>.
- Jacobina, Uedson Pereira *et al.* Atlantic moonfishes: independent pathways of karyotypic and morphological differentiation. **Helgoland Marine Research**, v. 67, B. 499-506, 2013.
- Jiang, L. *et al.* Habitat divergence shapes the morphological diversity of larval insects: insights from scorpionflies. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, B. 12708, 2019.
- Johnson, J.B.; Omland, K.S. Model selection in ecology and evolution. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 2, p. 101-108, 2004.

- Jonsson, B; Jonsson, N. Early environment influences later performance in fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 85, n. 2, p. 151-188, 2014.
- Katsuragawa, M. Larval Development of the atlantic moonfish *Selene setapinnis* (Osteichthyes, Carangidae) from southeastern Brazil. **Bulletin of marine science**, v. 61, n. 3, B. 779-789, 1997.
- Klingenberg, C.P. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. **Nature Reviews Genetics**, v. 11, n. 9, B. 623-635, 2010.
- Klingenberg, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular ecology resources**, v. 11, n. 2, B. 353-357, 2011.
- Klingenberg, C.P. Morphological integration and developmental modularity. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 39, n. 1, B. 115-132, 2008.
- Kopf, R.K. *et al.* Global patterns and predictors of trophic position, body size and jaw size in fishes. **Global Ecology and Biogeography**, v. 30, n. 2, B. 414-428, 2021.
- Langerhans, R.B.; Dewitt, T.J. Shared and unique features of evolutionary diversification. **The American Naturalist**, v. 164, n. 3, B. 335-349, 2004.
- Lawing, A.M.; Polly, B.D. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. **Journal of Zoology**, v. 280, n. 1, B. 1-7, 2010.
- Li, F.; Li, S. Paleocene–Eocene and Plio–Pleistocene sea-level changes as “species pumps” in Southeast Asia: Evidence from *Altheopus* spiders. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 127, B. 545-555, 2018.
- Li, W. *et al.* Relationships among trophic niche width, morphological variation, and genetic diversity of *Hemiculter leucisculus* in China. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, B. 691218, 2021.
- Losos, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology letters**, v. 11, n. 10, B. 995-1003, 2008.
- Losos, J.B.; Miles, D.B. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. **Ecological morphology: integrative organismal biology**, v. 60, B. 98, 1994.
- Loy, A. *et al.* Geometric morphometrics and internal anatomy in sea bass shape analysis (*Dicentrarchus labrax* L., Moronidae). **Aquaculture**, v. 186, n. 1-2, B. 33-44, 2000.
- Lukač, M. *et al.* Evolutionary body shape diversification of the endemic Cyprinoidei fishes from the Balkan’s Dinaric karst. **Organisms Diversity & Evolution**, v. 23, n. 4, B. 983-1004, 2023.
- Maderbacher, M. *et al.* Assessment of traditional versus geometric morphometrics for discriminating populations of the *Tropheus moorii* species complex (Teleostei: Cichlidae), a Lake Tanganyika model for allopatric speciation. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 46, n. 2, B. 153-161, 2008.
- Martinez, C.M. *et al.* The deep sea is a hot spot of fish body shape evolution. **Ecology Letters**, v. 24, n. 9, B. 1788-1799, 2021.
- Michie, L. *et al.* Effects of suboptimal temperatures on larval and juvenile development and otolith morphology in three freshwater fishes: implications for cold water pollution in rivers. **Environmental Biology of Fishes**, v. 103, n. 12, B. 1527-1540, 2020.
- Moczek, A.B. *et al.* The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1719, B. 2705-2713, 2011.

- Mojekwu, T. O.; Anumudu, C. I. Advanced techniques for morphometric analysis in fish. **Journal of Aquaculture Research & Development**, v. 6, n. 8, B. 1-6, 2015.
- Montaña, C.G.; Winemiller, K.O. Evolutionary convergence in Neotropical cichlids and Nearctic centrarchids: evidence from morphology, diet, and stable isotope analysis. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 109, n. 1, p. 146-164, 2013.
- Moore, J.; WILLMER, P. Convergent evolution in invertebrates. **Biological Reviews**, v. 72, n. 1, B. 1-60, 1997
- Moreira, Cláudia *et al.* Landmark-based geometric morphometrics analysis of body shape variation among populations of the blue jack mackerel, *Trachurus picturatus*, from the North-East Atlantic. **Journal of Sea Research**, v. 163, B. 101926, 2020.
- Muto, N. *et al.* Homoploid Hybrid Speciation in a Marine Pelagic Fish *Megalaspis cordyla* (Carangidae). **bioRxiv**, B. 2024.08. 17.608424, 2024.
- Neat, F. C.; Campbell, N. Proliferation of elongate fishes in the deep sea. **Journal of Fish Biology**, v. 83, n. 6, B. 1576-1591, 2013.
- Nelson, J. S.; Grande, T. C.; Wilson, M. V. H. Fishes of the world: Nelson/fishes of the world. **5. ed. Nashville, TN, USA: John Wiley & Sons, 2016.**
- Osse, J. W. M.; Van Den Boogaart, J. G. M. **Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment.** 1995.
- O'toole, Bruce. Phylogeny of the species of the superfamily Echeneoidea (Perciformes: Carangoidei: Echeneidae, Rachycentridae, and Coryphaenidae), with an interpretation of echeneid hitchhiking behaviour. **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, n. 4, B. 596-623, 2002.
- Oxnard, C.; O'higgins, P. Biology clearly needs morphometrics. Does morphometrics need biology?. **Biological Theory**, v. 4, B. 84-97, 2009.
- Parsons, K.J.; Cooper, W.J.; Albertson, R.C. Modularity of the oral jaws is linked to repeated changes in the craniofacial shape of African cichlids. **International journal of evolutionary biology**, v. 2011, n. 1, p. 641501, 2011
- Pillans, R. D. *et al.* Rectal gland morphology of freshwater and seawater acclimated bull sharks *Carcharhinus leucas*. **Journal of Fish Biology**, v. 72, n. 7, B. 1559-1571, 2008.
- Piras, P. *et al.* Morphological integration and functional modularity in the crocodylian skull. **Integrative zoology**, v. 9, n. 4, B. 498-516, 2014.
- Potts, L.B.; Mandrak, N.E.; Chapman, L.J. Coping with climate change: phenotypic plasticity in an imperilled freshwater fish in response to elevated water temperature. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 31, n. 10, p. 2726-2736, 2021.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Rabosky, D.L. *et al.* An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. **Nature**, v. 559, n. 7714, B. 392-395, 2018.
- Rezende, E.L.; Diniz-Filho, J.A.F. Phylogenetic analyses: comparing species to infer adaptations and physiological mechanisms. **Comprehensive Physiology**, v. 2, n. 1, B. 639-674, 2012.
- Ricklefs, R.E.; Miles, D.B. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. **Ecological morphology: integrative organismal biology**, v. 1, B. 13-41, 1994.

- Rohlf, F. J. The tps series of software. **Hystrix**, v. 26, n. 1, B. 9-12, 2015.
- Rosa, F.A.S. *et al.* Molecular analyses of carangid fish diets reveal inter-predation, dietary overlap, and the importance of early life stages in trophic ecology. **Ecology and Evolution**, v. 14, n. 1, B. e10817, 2024.
- Santini, F.; Carnevale, G. First multilocus and densely sampled timetree of trevallies, pompanos and allies (Carangoidei, Percomorpha) suggests a Cretaceous origin and Eocene radiation of a major clade of piscivores. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 83, p. 33-39, 2015.
- Schalk, C.M.; Montana, C.G.; Springer, L. Morphological diversity and community organization of desert anurans. **Journal of Arid Environments**, v. 122, B. 132-140, 2015.
- Sfakianakis, D.G. *et al.* The effect of rearing temperature on body shape and meristic characters in zebrafish (*Danio rerio*) juveniles. **Environmental Biology of Fishes**, v. 92, p. 197-205, 2011.
- sharksucker, *Echeneis naucrates* Linnaeus, 1758. Disponível em:
<<https://collections.tepapa.govt.nz/object/597623>>
- Shelton, J. Dorado (dolphinfish, Mahi Mahi) – *Coryphaena hippurus*. Disponível em:
<<https://www.danapointfishcompany.com/dorado-dolphinfish-mahi-mahi-coryphaena-hippurus/>>.
- Sherratt, E.; Rasmussen, A.R.; Sanders, K.L. Trophic specialization drives morphological evolution in sea snakes. **Royal Society open science**, v. 5, n. 3, B. 172141, 2018.
- Steinthorsdottir, M. *et al.* The Miocene: The future of the past. **Paleoceanography and Paleoclimatology**, v. 36, n. 4, B. e2020PA004037, 2021.
- Sultan, S.E. Organism and environment: ecological development, niche construction, and adaptation. **Oxford University Press**, 2015.
- Symonds, M.R.E.; Blomberg, S.P. **A primer on phylogenetic generalised least squares. Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice**, p. 105-130, 2014.
- Tobler, M. Divergence in trophic ecology characterizes colonization of extreme habitats. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 95, n. 3, B. 517-528, 2008.
- Tyberghein, L. *et al.* Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. **Global ecology and biogeography**, v. 21, n. 2, B. 272-281, 2012.
- Vanhaesebroucke, O.; Larouche, O.; Cloutier, R. Whole-body variational modularity in the zebrafish: an inside-out story of a model species. **Biology Letters**, v. 19, n. 2, p. 20220454, 2023.
- Velasco-Reyes L.E. *et al.* Feeding and diet overlap of six estuarine fishes (family Carangidae) from the Mexican Pacific region. **Estuaries and Coasts**, v.45, n.1, p. 302-313, 2022.
- Ventura, D. *et al.* Does morphology predict trophic niche differentiation? Relationship between feeding habits and body shape in four co-occurring juvenile species (Pisces: Perciformes, Sparidae). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 191, B. 84-95, 2017.
- Wainwright, P.C. Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. **Ecology**, v. 77, n.5, B. 1336-1343, 1996.
- Webb, P.W.; De Buffrénil, V. Locomotion in the biology of large aquatic vertebrates. **Transactions of the American Fisheries Society**, v.119, n. 4, B. 629-641, 1990.
- Wellborn, G.A.; Langerhans, R.B. Ecological opportunity and the adaptive diversification of lineages. **Ecology and evolution**, v. 5, n.1, B. 176-195, 2015.

- Zamudio, K.R.; Bell, R.C.; Mason, N.A. Phenotypes in phylogeography: Species' traits, environmental variation, and vertebrate diversification. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 29, B. 8041-8048, 2016.
- Zimmerman, K.M.; Pechenik, J.A. How do temperature and salinity affect relative rates of growth, morphological differentiation, and time to metamorphic competence in larvae of the marine gastropod *Crepidula plana*?. **The Biological Bulletin**, v. 180, n. 3, B. 372-386, 1991.

Material Suplementar 1

Tabela S1. Variáveis ambientais obtidas por meio dos bancos de dados Bio-Oracle e FishBase, de acordo com as espécies avaliadas no estudo.

Espécie	Amplitude de Temperatura	Amplitude de salinidade	Nicho Trofico	Nível Trofico	Habitat	Profundidade máxima	Comprimento Máximo
<i>Alectis alexandrina</i>	6.31	6.04	Carnivoro	3.6	pelagic-neritic	70	100
<i>Alectis ciliaris</i>	9.9	3.12	Carnivoro	3.46	reef-associated	100	150
<i>Alectis indica</i>	7.82	5.8	Carnivoro	4.09	reef-associated	100	165
<i>Alepes djedaba</i>	8.16	12.03	Carnivoro	3.32	reef-associated	50	40
<i>Alepes kleinii</i>	9.28	4.79	Carnivoro	3.54	reef-associated	100	18.20
<i>Alepes melanoptera</i>	7.38	3.11	Carnivoro	3.35	pelagic-neritic	50	25
<i>Alepes vari</i>	8.11	3.07	Carnivoro	3.65	pelagic-neritic	10	56
<i>Atropus atropus</i>	8.36	10.55	Carnivoro	3.6	pelagic-neritic	100	26.5
<i>Atule mate</i>	8.97	4.12	Carnivoro	3.27	reef-associated	80	30
<i>Carangoides armatus</i>	7.62	3.71	Carnivoro	4.1	reef-associated	59	58
<i>Carangoides bajad</i>	5.82	1.74	Carnivoro	3.97	reef-associated	70	55
<i>Carangoides bartholomaei</i>	6.29	1.49	Carnivoro	4.5	reef-associated	50	100
<i>Carangoides dinema</i>	7.45	2.6	Carnivoro	4.03	reef-associated	22	85
<i>Carangoides equula</i>	11.86	2.66	Carnivoro	4.02	reef-associated	226	50
<i>Carangoides ferdau</i>	7.06	7.99	Carnivoro	3.98	reef-associated	60	70
<i>Carangoides fulgoguttatus</i>	7.58	1.98	Carnivoro	4.02	reef-associated	100	120
<i>Carangoides gymnothethus</i>	7.62	1.91	Carnivoro	4.12	reef-associated	100	90
<i>Carangoides hedlandensis</i>	10.5	4.31	Carnivoro	3.8	reef-associated	40	32
<i>Carangoides malabaricus</i>	9.2	4.96	Carnivoro	3.9	reef-associated	140	60
<i>Carangoides orthogrammus</i>	6.81	1.04	Carnivoro	4.5	reef-associated	168	40
<i>Carangoides otrynter</i>	7.08	3.14	Carnivoro	4.02	benthopelagic	100	60
<i>Carangoides talamparoides</i>	9.87	3.92	Carnivoro	4.4	reef-associated	70	51

<i>Caranx bucculentus</i>	10.18	4.21	Carnívoro	4.03	reef-associated	63	66
<i>Caranx caballus</i>	8.19	3.01	Carnívoro	4.05	pelagic-neritic	100	55
<i>Caranx caninus</i>	6.98	3.79	Carnívoro	3.9	pelagic-oceanic	350	101
<i>Caranx crysos</i>	9.65	2.95	Carnívoro	3.63	reef-associated	100	70
<i>Caranx heberi</i>	6.21	3.93	Carnívoro	3.7	reef-associated	30	88
<i>Caranx hippos</i>	12.73	3.45	Carnívoro	3.83	reef-associated	350	124
<i>Caranx ignobilis</i>	6.67	1.66	Carnívoro	4.48	reef-associated	188	170
<i>Caranx latus</i>	6.44	2.21	Carnívoro	3.88	reef-associated	140	101
<i>Caranx lugubris</i>	4.87	1.33	Carnívoro	4	benthopelagic	354	100
<i>Caranx melampygus</i>	5.37	2.1	Carnívoro	4.28	reef-associated	190	117
<i>Caranx papuensis</i>	7.63	4.88	Carnívoro	4.05	reef-associated	50	88
<i>Caranx rhonchus</i>	7.36	5.2	Carnívoro	3.6	benthopelagic	200	60
<i>Caranx ruber</i>	5.85	1.79	Carnívoro	3.81	reef-associated	35	73
<i>Caranx sexfasciatus</i>	6.6	2.14	Carnívoro	3.58	reef-associated	146	120
<i>Caranx tille</i>	7.41	3.61	Carnívoro	4.06	reef-associated	120	80
<i>Caranx vinctus</i>	9.77	2.89	Carnívoro	3.72	pelagic-oceanic	50	37
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	11.27	4.62	Carnívoro	3.53	pelagic-neritic	110	65
<i>Chloroscombrus orqueta</i>	9.04	3.01	Carnívoro	3.25	benthopelagic	53	30
<i>Coryphaena equiselis</i>	7.21	1.94	Carnívoro	4.5	pelagic-oceanic	400	145.70
<i>Coryphaena hippurus</i>	9.5	2.13	Carnívoro	4.5	pelagic-neritic	85	210
<i>Decapterus akaadsi</i>	10.7	2.33	Planctívoros	3.4	pelagic-oceanic	400	30
<i>Decapterus kurroides</i>	6.53	3.55	Planctívoros	3.4	reef-associated	300	45
<i>Decapterus macarellus</i>	7.22	1.82	Planctívoros	3.24	pelagic-oceanic	400	46
<i>Decapterus macrosoma</i>	8.26	2.24	Planctívoros	3.4	reef-associated	214	35
<i>Decapterus maruadsi</i>	13.96	3.44	Planctívoros	3.4	reef-associated	80	30
<i>Decapterus muroadsi</i>	8.03	1.75	Planctívoros	3.4	pelagic-oceanic	320	50
<i>Decapterus punctatus</i>	15.17	3.03	Planctívoros	3.26	reef-associated	100	30
<i>Decapterus russelli</i>	7.3	8.81	Planctívoros	3.52	benthopelagic	275	45

<i>Decapterus tabl</i>	8.06	2.14	Planctívoros	3.22	demersal	550	50
<i>Echeneis naucrates</i>	7.45	2.31	Detritívoros	3.4	reef-associated	85	110
<i>Elagatis bipinnulata</i>	5.56	1.89	Onívoro	3.59	reef-associated	150	180
<i>Gnathanodon speciosus</i>	7.81	2.54	Carnívoro	3.84	reef-associated	80	120
<i>Hemicaranx leucurus</i>	8	4.26	Carnívoro	3.8	benthopelagic	30	49.5
<i>Hemicaranx zelotes</i>	8.67	3.67	Carnívoro	3.7	benthopelagic	30	35
<i>Lichia amia</i>	10.1	3.16	Carnívoro	4.32	pelagic-neritic	50	200
<i>Megalaspis cordyla</i>	8.62	8.98	Carnívoro	3.91	reef-associated	100	80
<i>Naucrates ductor</i>	8.96	3.08	Onívoro	3.41	reef-associated	300	70
<i>Oligoplites altus</i>	8.24	4.07	Onívoro	4.09	benthopelagic	30	56
<i>Oligoplites saliens</i>	6.01	10.15	Onívoro	3.83	benthopelagic	40	50
<i>Oligoplites saurus</i>	13.83	4.16	Onívoro	3.53	reef-associated	50	35
<i>Parastromateus niger</i>	8.51	7.36	Onívoro	2.93	reef-associated	105	75
<i>Parona signata</i>	10.49	0.75	Onívoro	3.4	demersal	300	60
<i>Phtheirichthys lineatus</i>	5.76	1.74	Detritívoros	3.6	pelagic-oceanic	5	76
<i>Pseudocaranx dentex</i>	11.29	0.81	Onívoro	3.66	reef-associated	238	122
<i>Rachycentron canadum</i>	12.41	4.45	Carnívoro	4.26	reef-associated	1200	200
<i>Remora albescens</i>	8.99	2.38	Detritívoros	3.4	pelagic-oceanic	200	30
<i>Remora australis</i>	8.34	2.28	Detritívoros	3.5	pelagic-oceanic	50	76
<i>Remora brachyptera</i>	8.44	1.76	Detritívoros	3.5	pelagic-oceanic	200	50
<i>Remora osteochir</i>	7.61	1.86	Detritívoros	3.5	pelagic-oceanic	200	40
<i>Remora rêmora</i>	9.46	2.34	Detritívoros	3	reef-associated	200	86.40
<i>Scomberoides commersonianus</i>	8.21	3.84	Onívoro	4.36	reef-associated	50	120
<i>Scomberoides lysan</i>	6.66	4.49	Onívoro	4.04	reef-associated	100	110
<i>Scomberoides tala</i>	8.02	3.81	Onívoro	4.5	reef-associated	13	70
<i>Scomberoides tol</i>	7.68	10.34	Onívoro	4.5	reef-associated	50	60

<i>Selar boops</i>	8.22	3.04	Onivoro	3.45	reef-associated	500	25
<i>Selar crumenophthalmus</i>	7.87	6.82	Onivoro	3.57	reef-associated	170	70
<i>Selaroides leptolepis</i>	9.7	4.08	Onivoro	3.61	reef-associated	50	22
<i>Selene brevoortii</i>	8.03	4.33	Carnivoro	3.8	benthopelagic	50	38
<i>Selene brownii</i>	5.81	3.72	Carnivoro	4	demersal	55	29
<i>Selene dorsalis</i>	6.56	5.7	Carnivoro	4.08	demersal	100	40
<i>Selene orstedii</i>	7.91	4.74	Carnivoro	3.48	benthopelagic	50	33
<i>Selene peruviana</i>	8.02	3.8	Carnivoro	3.76	benthopelagic	50	40
<i>Selene setapinnis</i>	22.94	5.76	Carnivoro	3.72	benthopelagic	55	60
<i>Selene vomer</i>	15.1	7.1	Carnivoro	3.67	demersal	53	48.30
<i>Seriola dumerili</i>	11.11	1.91	Carnivoro	4.06	reef-associated	360	190
<i>Seriola fasciata</i>	10.39	1.94	Carnivoro	4.5	benthopelagic	348	67.5
<i>Seriola lalandi</i>	7.38	0.88	Carnivoro	3.85	benthopelagic	825	250
<i>Seriola quinqueradiata</i>	18.16	3.34	Carnivoro	3.96	demersal	100	150
<i>Seriola rivoliana</i>	7.85	2.18	Carnivoro	4.5	reef-associated	245	160
<i>Seriola zonata</i>	18.47	4.05	Carnivoro	4.5	benthopelagic	360	75
<i>Seriolina nigrofasciata</i>	8.54	2.09	Carnivoro	4.17	reef-associated	150	70
<i>Trachinotus africanus</i>	6.87	2.14	Onivoro	3.32	reef-associated	50	92
<i>Trachinotus anak</i>	10.03	2.66	Onivoro	3.7	pelagic-neritic	5	120
<i>Trachinotus baillonii</i>	6.36	1.92	Onivoro	3.56	reef-associated	3	60
<i>Trachinotus blochii</i>	6.94	2.3	Onivoro	3.74	reef-associated	7	110
<i>Trachinotus carolinus</i>	16.6	6.61	Onivoro	3.85	benthopelagic	70	64
<i>Trachinotus coppingeri</i>	8.41	0.81	Onivoro	3.7	pelagic-neritic	5	60
<i>Trachinotus falcatus</i>	9.31	2.34	Onivoro	3.5	reef-associated	36	122
<i>Trachinotus goodei</i>	7.78	3.44	Onivoro	4.3	reef-associated	12	50
<i>Trachinotus goreensis</i>	6.1	6.61	Onivoro	3.7	pelagic-neritic	100	60
<i>Trachinotus ovatus</i>	10.97	2.42	Onivoro	3.73	pelagic-neritic	200	70

<i>Trachinotus paitensis</i>	11.56	2.02	Onivoro	3.74	benthopelagic	100	51
<i>Trachinotus rhodopus</i>	8.56	3.29	Onivoro	4	reef-associated	30	61
<i>Trachinotus teraia</i>	7.79	9.31	Onivoro	3.57	pelagic-neritic	3	68
<i>Trachurus declivis</i>	8.23	0.69	Carnivoro	3.93	benthopelagic	460	64
<i>Trachurus delagoa</i>	6.53	3.68	Carnivoro	3.73	benthopelagic	400	35
<i>Trachurus japonicus</i>	14.23	2.42	Carnivoro	3.4	pelagic-neritic	275	50
<i>Trachurus lathami</i>	17.4	4.34	Carnivoro	3.27	reef-associated	200	40
<i>Trachurus mediterraneus</i>	14.37	2.25	Carnivoro	3.37	pelagic-oceanic	500	60
<i>Trachurus murphyi</i>	8.49	0.91	Carnivoro	3.49	pelagic-oceanic	306	70
<i>Trachurus novaezelandiae</i>	8.09	0.62	Carnivoro	3.22	pelagic-oceanic	500	50
<i>Trachurus picturatus</i>	9.14	0.84	Carnivoro	3.32	benthopelagic	370	60
<i>Trachurus symmetricus</i>	8.82	0.92	Carnivoro	3.82	pelagic-oceanic	400	81
<i>Trachurus trachurus</i>	14.23	3.49	Carnivoro	4.18	pelagic-neritic	1050	70
<i>Trachurus trecae</i>	8.28	4.23	Carnivoro	3.49	benthopelagic	100	35
<i>Uraspis helvola</i>	6.84	1.84	Carnivoro	3.78	reef-associated	300	58
<i>Uraspis secunda</i>	5.93	2.82	Carnivoro	4	pelagic-oceanic	50	50
<i>Uraspis uraspis</i>	6.81	2.35	Carnivoro	4.07	reef-associated	130	28

Material Suplementar 2

Figura S1: Filogenia calibrada de Carangoidei: Família Carangidae subdividida em caranginae (vermelho), naucratinae (ciano), trachinotinae (rosa), scomberoidinae (roxo) e as famílias Coryphaenidae (amarelo), Rachycentridae (azul) e Echeneidae (verde).

