

Artigo

Revisão taxonômica de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope) com base em análises morfométrica, merística e padrão de colorido (Characiformes: Characidae)

Arthur A. C. dos Santos^{1,2} , Vinicius A. Bertaco³  & Carlos A. S de Lucena^{1,2} 

1. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Museu de Ciências e Tecnologia, Laboratório de Ictiologia, Av. Ipiranga, 6681, Caixa Postal 1491, 90619-900 Porto Alegre, RS, Brasil. (arcapelli@gmail.com; lucena@pucrs.br)
2. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Biodiversidade, PUCRS, Porto Alegre, RS, Brasil.
3. Laboratório de Ictiologia, Museu de Ciências Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura. Rua Dr. Salvador França, 1427, 90690-000 Porto Alegre, RS, Brasil. Autor para correspondência. (vbertaco@gmail.com)

Recebido 13 dezembro 2021
Aceito 6 abril 2022
Publicado 22 julho de 2022
DOI 10.1590/1678-4766e2022015

RESUMO. A identidade de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) e a possibilidade de se constituir em mais de uma espécie é testada através de análises da morfometria (19 medidas), dos caracteres merísticos (14 contagens) e do padrão de colorido de 705 exemplares provenientes dos sistemas dos rios Tramandai/Mampituba, da laguna dos Patos e drenagem do baixo rio Uruguai. Foram diafanizados e corados 40 exemplares. Os dados morfométricos foram utilizados na Análise de Componentes Principais, Análise Discriminante, Morfometria Geométrica e Função Discriminante. As análises foram feitas considerando os sexos em separado dentro de cada sistema hidrográfico, bem como comparando as populações entre os sistemas hidrográficos e finalmente no conjunto de sistemas representando a área de ocorrência da espécie. A partir dos dados analisados não foram encontradas diferenças entre os sexos. Os resultados mostraram variação morfológica que não sustenta o reconhecimento de possíveis espécies crípticas. A variação encontrada nos dados merísticos, morfométricos e no padrão de colorido justifica a redescrição da espécie. Os resultados das comparações entre as populações indicaram variações nesses caracteres indicando que a espécie possui considerável plasticidade fenotípica.

PALAVRAS-CHAVE. *Astyanax*, laguna dos Patos, lambari, Rio Grande do Sul, rio Uruguai.

ABSTRACT. Taxonomic review of *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope) based on morphometric and meristic analysis and color pattern (Characiformes: Characidae). The identity of *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) and the possibility of constituting more than one species is tested through analyzes of morphometry (19 measurements), meristic characters (14 counts) and the color pattern of 705 specimens from the Tramandai/Mampituba, from the Patos lagoon and from the lower Uruguay River drainage. Forty specimens were cleared and stained. Morphometric data were used in Principal Component Analysis, Discriminant Analysis, Geometric Morphometry and Discriminant Function. The analysis was carried out considering the sexes separately within each hydrographic system, as well as comparing the populations between the hydrographic systems and finally in the set of systems representing the area of occurrence of the species. No differences were found between the sexes in the analyzed data. The results showed morphological variation that does not support the recognition of possible cryptic species. The variation found in meristic, morphometric and color pattern data justifies the redescription of the species. The species is described to the aforementioned drainages, and the results demonstrate its phenotypic plasticity.

KEYWORDS. *Astyanax*, laguna dos Patos, lambari, Rio Grande do Sul, Uruguay River.

Tetragonopterus eigenmanniorum foi descrita por COPE (1894) a partir de exemplares coletados no estado do Rio Grande do Sul, Brasil, sem designação de uma bacia de drenagem ou localidade específica. Posteriormente, EIGENMANN (1910) transferiu a espécie para o gênero *Astyanax* Baird & Girard, 1854, o que foi mantido nas revisões apresentadas até então (EIGENMANN, 1921, 1927). Mais tarde, a localidade-tipo da espécie foi restringida para o sistema da laguna dos Patos por MALABARBA (1989), com base nos registros históricos das expedições do século XIX. Esses registros foram pesquisados e descritos em MALABARBA (1989) e, após, sintetizados em BERTACO *et al.* (2016). Mais recentemente, TERÁN *et al.* (2020) conduziram uma análise filogenética de *Astyanax* com base em dados moleculares

e morfológicos e incluíram a espécie em *Psalidodon* Eigenmann, 1911. Os mesmos autores realocaram diversas outras espécies reconhecidas em *Astyanax* para os gêneros *Deuterodon* Eigenmann, 1907, *Psalidodon* e os novos gêneros *Andromakhe* Terán, Benitez & Mirande, 2020 e *Makunaima* Terán, Benitez & Mirande, 2020.

TERÁN *et al.* (2020) diagnosticaram *Psalidodon* diferindo dos demais caracídeos por apresentar poro látero-sensorial anterior à *fossa dilatator* orientado lateroventralmente, projeção dorsal entre os nervos olfatórios do rinoesfenoideo ausente, *circulli* na região posterior das escamas ausente (exceto em *P. aerythropterus* e *P. pelegri*), ramificações presentes nos túbulos para vasos sanguíneos anteriores do maxilar, 0 a 3 dentes no maxilar (usualmente 1),

origem na nadadeira anal posterior à vertical que passa pelo último raio da nadadeira dorsal e nadadeira caudal nua. Além disso, o gênero é monofilético, com base em quatro sinapomorfias moleculares e duas morfológicas – presença de cinco ou mais cúspides nos dentes da fileira externa do pré-maxilar e do maxilar.

Psalidodon eigenmanniorum (Cope, 1894) é uma das seis espécies do gênero reconhecidas das drenagens do baixo rio Uruguai, do sistema da laguna dos Patos e dos rios Tramandaí/Mampituba (MALABARBA *et al.*, 2013; TERÁN *et al.*, 2020; FRICKE *et al.*, 2021). A atual distribuição de *P. eigenmanniorum* abrange as bacias dos rios Paraguai (EIGENMANN, 1921), Paraná (NERIS, 2010), Uruguai e sistemas da laguna dos Patos e do rio Tramandaí (MALABARBA *et al.*, 2013; BERTACO *et al.*, 2016). No entanto, como a espécie ainda não foi alvo de revisão, sua diagnose ainda é incerta e, em consequência, sua real distribuição não está devidamente estabelecida.

De acordo com BERTACO *et al.* (2016), a composição da ictiofauna nas drenagens do rio Tramandaí, laguna dos Patos e rio Uruguai é distinta, porém das 422 espécies registradas, 53 delas (13%) ocorrem nessas três bacias, além de algumas espécies terem distribuição compartilhada entre as bacias da laguna dos Patos e do rio Tramandaí (18 espécies, 4%) e entre as bacias do Uruguai e da laguna dos Patos (33 espécies, 8%). Por outro lado, aqueles autores reconheceram endemismos entre essas bacias: 28% das 275 espécies registradas para a bacia do rio Uruguai; 34% das 200 espécies registradas na bacia da laguna dos Patos e 7,8% das 102 espécies registradas na bacia do rio Tramandaí são endêmicas. MALABARBA *et al.* (2020) afirmam que, nestas bacias adjacentes, existem vários pares de espécies irmãs geograficamente isoladas e morfológicamente diagnosticadas entre as bacias do rio Uruguai *versus* laguna dos Patos, como, por exemplo: *Heterocheirodon yatai* (Casciotta, Miquelarena & Protogino, 1992) *vs.* *H. jacuiensis* Malabarba & Bertaco, 1999, *Oligosarcus oligolepis* (Steindachner, 1867) *vs.* *O. robustus* Menezes, 1969, *Parapimelodus valenciennis* (Lütken, 1874) *vs.* *P. nigribarbis* (Boulenger, 1889).

O objetivo do trabalho é, com base em caracteres morfométricos, merísticos e padrão de colorido e a partir de amostras das drenagens do rio Uruguai, laguna dos Patos e rios Tramandaí e Mampituba, redescrever e avaliar se *P. eigenmanniorum* consiste em uma única espécie ou em um complexo de espécies distribuídas nas distintas bacias.

MATERIAL E MÉTODOS

Setecentos e cinco exemplares de *P. eigenmanniorum* foram analisados, além do material adicional (veja Material Comparativo), todos pertencentes às seguintes instituições: Academy of Natural Science of Drexel University, Philadelphia, E.U.A. (ANSP), Museu de Ciências Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Porto Alegre, Brasil (MCN), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (MCP), Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia

e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Brasil (NUP), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (UFRGS), Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, Brasil (UNESP), Universidade São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil (LIRP), e Departamento de Zoologia Vertebrados, Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad de Montevideo, Montevideo, Uruguai (ZVC-P).

Delineamento das análises. Inicialmente os exemplares selecionados foram distribuídos de acordo com suas procedências nas seguintes ecorregiões (no texto referida como Áreas) seguindo ABELL *et al.* (2008): sistema do rio Tramandaí/Mampituba (335; Área 1, A1), sistema da laguna dos Patos (334; Área 2, A2, localidade-tipo) e drenagem do baixo rio Uruguai (332; Área 3, A3) (Fig. 1).

Os conjuntos de lotes de cada uma das três áreas (A1-A3) foram examinados levando em consideração, separadamente, os sexos e a presença da segunda mancha umeral (Tab. I). A sexagem foi realizada através da observação de presença/ausência de ganchos nas nadadeiras e, eventualmente, da observação direta das gônadas, após dissecação. A presença de ganchos na nadadeira anal é um caráter que ocorre em diversas espécies de Characidae e é característica de exemplares machos que passaram pelo primeiro período reprodutivo. Exemplares antes deste período e fêmeas, não apresentam o caráter (LAMPERT *et al.*, 2004, 2007; GONÇALVES *et al.*, 2005). Casos de reabsorção dos ganchos são registrados na literatura, mas são raros (GARUTTI, 1990; DALA-CORTE & FIALHO, 2014). Análises prévias mostraram variação na ocorrência da segunda mancha umeral, levando à análise em separado desse caráter (presença/ausência), associando-o ao comprimento padrão, aos locais de ocorrência dos exemplares e ao sexo, para investigar prováveis relações entre eles. Os estados presença/ausência de ganchos na nadadeira anal, presença/ausência da segunda mancha umeral e os caracteres merísticos e morfométricos, foram inicialmente analisados internamente em cada área e, após, entre as áreas.

No texto são utilizadas as siglas CG e SG para referir, respectivamente, a exemplares com ganchos e sem ganchos na nadadeira anal; assim como CM e SM referem-se, respectivamente, à segunda mancha umeral presente e ausente.

Contagens e medidas. As contagens tradicionais e medidas foram feitas de acordo com FINK & WEITZMAN (1974), BERTACO & LUCENA (2006), LUCENA *et al.* (2013), MALABARBA *et al.* (2013) e BERTACO (2014). Os exemplares usados neste estudo são listados no Material Examinado e Material Comparativo, por área de estudo e em ordem alfabética de acrônimo. As informações no Material Examinado se encontram na seguinte ordem: acrônimo da coleção, número de catálogo, número do total de exemplares do lote (entre parênteses o número de exemplares analisados), comprimento padrão do menor e do maior exemplar do lote, local de coleta, município e data da coleta.

As contagens de raios das nadadeiras, escamas, rastros branquiais, dentes da série externa do pré-maxilar e dentes do maxilar foram feitas com auxílio de um estereomicroscópio

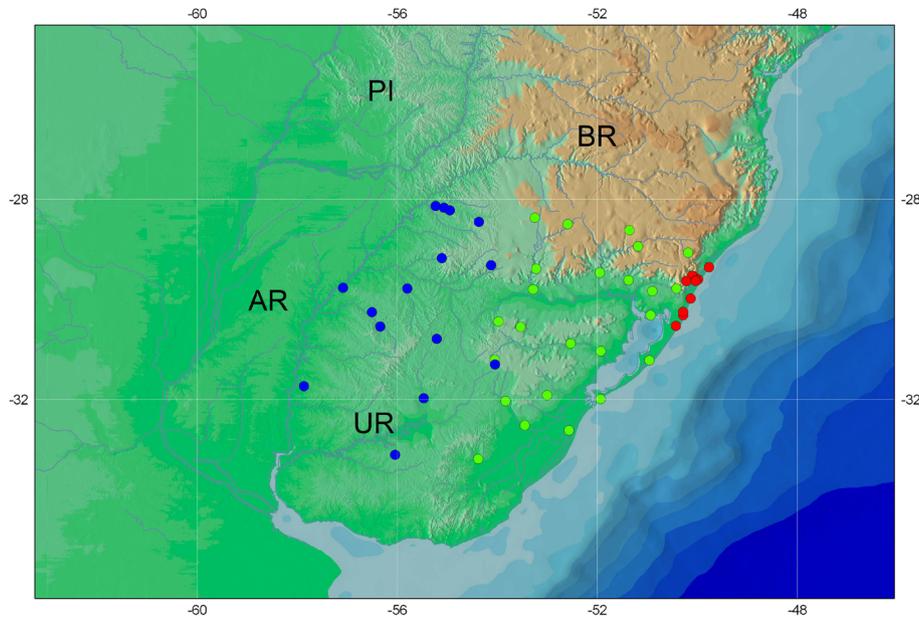


Fig. 1. Distribuição do material examinado de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) de acordo com as áreas: A1, sistema do rio Tramandai/Mampituba (pontos vermelhos); A2, sistema da laguna dos Patos (pontos verdes); A3, drenagem do baixo rio Uruguai (pontos azuis). Alguns pontos podem representar mais de um lote. AR = Argentina, BR = Brasil, PI = Paraguai e UR = Uruguai.

Tab. I. Distribuição dos exemplares de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) considerando presença/ausência de ganchos na nadadeira anal e segunda mancha umeral nas três áreas analisadas. A1, sistema do rio Tramandai/Mampituba; A2, sistema da laguna dos Patos; A3, drenagem do baixo rio Uruguai.

Área	Ganchos presentes	Ganchos ausentes	Total	2ª mancha presente	2ª mancha ausente	Total
A1	56	142	198	186	12	198
A2	83	241	324	310	14	324
A3	40	143	183	162	21	183
Total	179	526	705	658	47	705

com luz incidente. Na redescritção da espécie, o número de vértebras, de dentes do dentário e da série interna do pré-maxilar, de cúspides e de supraneurais foram obtidos em espécimes diafanizados e corados (d&c), preparados de acordo com TAYLOR & VAN DYKE (1985). As medidas e as contagens foram analisadas utilizando os softwares DATAX para Windows versão 4.1 (REIS & FONTOURA, 1991). Gráficos das relações morfométricas foram elaborados através do programa Microsoft Excel 2016 e PAST (*Paleontological Statistics*, versão 3.12).

Todas as medidas foram realizadas com o auxílio de um paquímetro digital (precisão de 0,1 mm) no lado esquerdo dos espécimes, sempre que possível.

Com o objetivo de eliminar efeitos da variação de tamanho entre os espécimes na Análise de Componentes Principais (ACP) e Análise Discriminante (AD), as medidas brutas foram ajustadas de acordo com AITCHINSON (1986). A ACP foi utilizada para verificar os principais padrões de variação na forma dos indivíduos e os possíveis agrupamentos indicados e a AD foi utilizada para avaliar as diferenças entre os grupos definidos *a priori*, ressaltando as diferenças entre eles. AAD também gera uma matriz de validação cruzada que

indica a porcentagem de classificação correta para cada grupo, utilizando o método *Jackknife*. Para as análises de ACP e AD com base nas medidas, alguns exemplares foram excluídos, pois ocupavam valores muito discrepantes do grupo geral na ACP, resultando em deformações no gráfico e dificultando a visualização e interpretação do mesmo. Esses espécimes foram analisados à parte. Foi utilizado o programa PAST (versão 3.12) para a realização da ACP e da AD.

Morfometria geométrica. Os marcos anatômicos ou *landmarks* (MA) utilizados para as análises de morfometria geométrica dos exemplares foram selecionados seguindo PAVANELLI & OLIVEIRA (2009), com a adição de ponto medial na base da nadadeira caudal e base do primeiro raio não ramificado da nadadeira anal (Tab. II). As linhas entre os MA foram utilizadas para elaboração do gráfico do tipo “*wireframe*”, permitindo uma melhor visualização das diferenças morfológicas entre as populações das áreas analisadas (Fig. 2). Gráficos *wireframe* são resultados das variações entre as formas “médias” do corpo em cada variável analisada (mancha umeral e sexo) e no texto são apresentadas como “formas consenso”.

Tab. II. Marcos anatômicos utilizados para as análises de morfometria geométrica e sua respectiva descrição. O número entre parênteses indica o tipo de ponto de acordo a homologia de AGUIRRE & JIMÉNEZ-PRADO (2018) (veja texto).

Marcos Anatômicos	Descrição
1	Ponta do focinho (2)
2	Extremidade do processo supraoccipital (3)
3	Base do primeiro raio da nadadeira dorsal (1)
4	Base do último raio da nadadeira dorsal (1)
5	Ponto anterior da base da nadadeira adiposa (1)
6	Ponto medial da base nadadeira caudal (2)
7	Base do último raio da nadadeira anal (1)
8	Base do primeiro raio não ramificado da nadadeira anal (1)
9	Base do raio mais externo da nadadeira pélvica (1)
10	Base do raio superior da nadadeira peitoral (1)
11	Istmo (1)

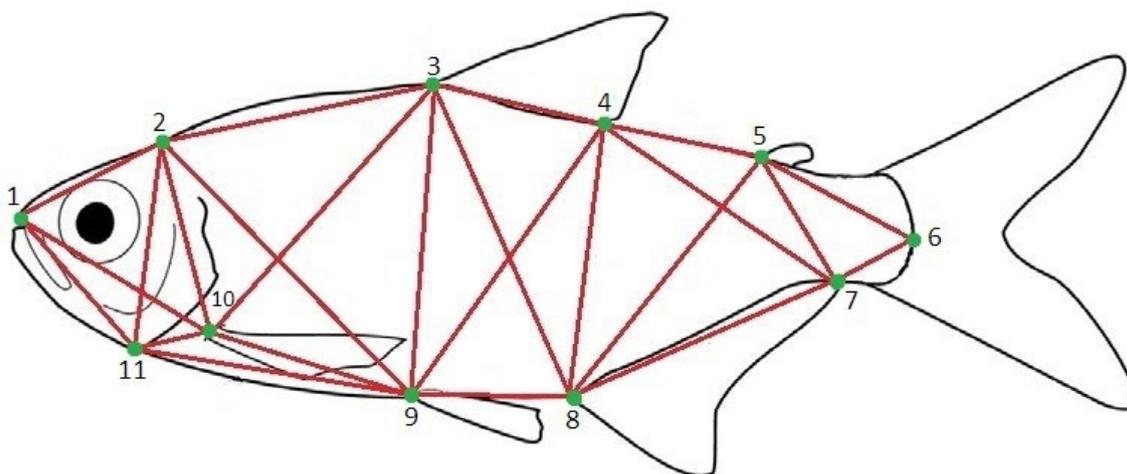


Fig. 2. Localização dos marcos anatômicos (numerados de 1 a 11) e respectivas linhas para representação gráfica.

uma Análise Generalizada de Procrustes (AGP), procedimento que elimina a variação de forma dos espécimes relacionada a diferenças na sua localização, rotação e tamanho entre as diferentes imagens, de modo que as variações que restarem, são aquelas relacionadas apenas com as diferenças entre as formas (AGUIRRE & JIMÉNEZ-PRADO, 2018). AAGP consiste basicamente em três etapas: na primeira as configurações são superimpostas, eliminando dessa forma, o efeito da posição; posteriormente, o tamanho do centroide de cada configuração é escalonado igualmente, eliminando, assim, o efeito do tamanho, e, por último, as configurações são rotacionadas para minimizar a distância entre os MA correspondentes, retirando dessa maneira o efeito da orientação (BOOKSTEIN, 1982; ADAMS *et al.*, 2004).

Para comparar as variações de forma entre as populações sem interferência do tamanho corporal dos espécimes, eliminando os efeitos de alometria, utilizou-se uma correção alométrica de acordo com os procedimentos propostos por ALENCAR *et al.* (2014) e MACEDO (2017). Foi

As imagens foram feitas do lado esquerdo do exemplar e este fixado sobre papel milimétrico. Para a captura das imagens foi utilizada máquina fotográfica modelo Nikon D7100 acoplada na estativa e mantendo o suporte da máquina na mesma altura (46 cm) a fim de evitar distorções entre imagens. O software tpsUtil versão 1.76 (ROHLE, 2008) foi utilizado para conversão e ordenação das imagens digitalizadas em um mesmo arquivo no formato TPS. Posteriormente, foi utilizado o software tpsDig versão 2.31 (ROHLE, 2006) para registrar os MA em cada imagem digitalizada.

Para as análises de morfometria geométrica foram utilizados pacotes do software R versão 3.6.1 (www.R-project.org/) e o software MorphoJ versão 1.06 (KLINGENBERG, 2011). O tamanho geométrico de cada espécime foi estimado pelo tamanho do centroide, que é definido como a raiz quadrada da soma das distâncias ao quadrado entre cada MA e o centroide ou centro de gravidade da forma (BOOKSTEIN, 1991). Inicialmente, as configurações dos MA foram submetidas a

produzida uma regressão multivariada com as coordenadas de Procrustes de cada organismo como variável dependente e o log do tamanho do centroide do respectivo exemplar, indicando o tamanho do mesmo como variável preditora. Os resíduos dessa regressão foram utilizados para as análises estatísticas posteriores.

Para as variações de tamanho médio do centroide foram utilizadas as análises de ANOVA (Análise de Variância), Teste-T e Teste Tukey. AANOVA foi utilizada inicialmente para verificar em quais comparativos estariam as diferenças significativas, posteriormente foram utilizados os testes T e Tukey a fim de identificar os grupos que mais diferem entre si, dentro desses comparativos, com resultados significativos.

AACP, AD e Análise de Variáveis Canônicas (AVC) foram utilizadas para avaliar diferenças e variações na forma dos exemplares seguindo a mesma ordem de comparações utilizada anteriormente, sendo primeiramente com relação à presença e ausência de ganchos, seguido da presença e ausência de segunda mancha umeral e, somente após, entre as

populações de diferentes áreas. Como adotado anteriormente, a ACP foi utilizada para verificar os padrões de variação na forma dos indivíduos e os possíveis agrupamentos, a AD e a AVC foram utilizadas para avaliar as diferenças entre os grupos definidos *a priori*. A AVC analisa todos os grupos conjuntamente, verificando a posição de cada um no espaço multivariado das variáveis canônicas, localizando e representando graficamente diferenças na forma das populações. Nas comparações realizadas na AD e na AVC, foram computados os valores de probabilidade a partir do teste de permutações ($n = 10.000$) para as distâncias de Procrustes e Mahalanobis. Essas distâncias são referentes à similaridade das formas analisadas: a primeira é a distância absoluta da média da forma do indivíduo para a média geral da amostra e a segunda é a distância relativa, com ênfase na distância da média da forma do indivíduo para a tendência de variação geral da amostra.

A MANOVA (Análise de Variância Multivariada) foi utilizada para verificar se as variações de forma entre os grupos possuem diferenças significativas, bem como a confiabilidade no resultado de P significativo por meio do valor do teste F. Posteriormente, foram utilizadas a MANOVA Wilks e a MANOVA par a par, sendo a primeira para conferir se a variação ocorre entre os grupos comparados ou dentro de cada grupo e a segunda para verificar entre quais grupos ocorrem as diferenças mais significativas.

RESULTADOS

Análise das contagens e medidas. Na tabela III estão representados os valores dos caracteres merísticos distribuídos por Área dos 705 exemplares analisados. Nota-se que todas as contagens possuem grande sobreposição entre as três áreas.

Com relação ao número de dentes no maxilar, foram observados exemplares com 1 ($n=673$), 2 ($n=22$) ou nenhum ($n=10$) dente. Os dois últimos casos tiveram baixa frequência de espécimes e podem ser considerados indivíduos anômalos/raros da espécie, sendo que a ocorrência de indivíduos sem dente maxilar ficou restrita às áreas A2 e A3 ($n=10$ e $n=12$, respectivamente), enquanto que os exemplares com dois dentes ocorreram nas três áreas (A1, $n=1$; A2, $n=3$; A3, $n=6$). Foi analisado, também, o maxilar do lado direito dos exemplares anômalos/raros e verificou-se que, nos exemplares que não possuíam dentes no maxilar esquerdo, o padrão se manteve para o direito e, nos exemplares com dois dentes no maxilar esquerdo, o indivíduo da A1 apresentou um dente no maxilar direito e um indivíduo de A2 não apresentou nenhum dente. Os demais exemplares mantiveram dois dentes no lado direito.

Os raios ramificados da nadadeira anal variaram de 18 a 29 raios, sendo que 95,02% ($n=668$) dos exemplares tiveram de 20 a 25 raios. Indivíduos com 14 a 19 e 26 a 29 raios ramificados na nadadeira anal, representam respectivamente 2,56% ($n=18$) e 2,42% ($n=17$) da amostra total, sendo considerados valores raros para a espécie. Exemplares com 14 a 19 raios ramificados na nadadeira anal ocorreram nas três áreas, sendo dois casos em A1, 12 em A2 e quatro em

A3. Indivíduos com 26 a 28 raios ramificados na nadadeira anal também estão presentes em todas as áreas, sendo três casos em A1, três em A2 e 11 em A3.

A tabela IV contém os valores, em porcentagem, das medidas tradicionais analisadas, de acordo com a área analisada, mostrando a grande sobreposição na amplitude da variação. Apesar desta ampla sobreposição em todas as medidas, digna de registro é a tendência de redução das médias do comprimento pré-anal, comprimento pré-pélvico e da altura da cabeça de leste (A1) para oeste (A3). As análises não indicaram relação entre essas médias e o sexo ou a presença/ausência da segunda mancha umeral.

Análise dos Componentes Principais (ACP). Os dois primeiros componentes principais foram responsáveis por, respectivamente, 40% e 45% da variação, considerando todas as comparações realizadas (Tab. V). Os resultados não evidenciam qualquer distinção quando reunidas todas às condições avaliadas (presença/ausência de ganchos e segunda mancha umeral), tanto dentro de cada área quanto no conjunto das áreas (Fig. 3). As medidas que, em média, mais influenciaram na variação dos eixos, foram a altura do corpo na origem da nadadeira dorsal, comprimento e altura do pedúnculo caudal e o diâmetro horizontal do olho.

Análise Discriminante. As Análises Discriminantes (AD) não mostraram diferenciação nas comparações dentro de cada área e na comparação geral entre as áreas com relação à presença/ausência de ganchos na nadadeira anal e da segunda mancha umeral, respectivamente (Figs 4, 5). Na comparação entre áreas, utilizando todos os exemplares, observamos que a área A1 ocupa valores mais positivos no eixo 1 e A3 ocupa valores mais negativos, com a área A2 ocupando uma posição intermediária e sobrepondo-se em grande parte às áreas 1 e 2 (Fig. 6).

As análises da validação cruzada levaram em consideração a presença/ausência de ganchos na nadadeira anal em cada uma das áreas, no conjunto das áreas e individualizando o caráter (presença/ausência) entre áreas. Nas comparações entre as áreas, A1 e A3 possuem um número reduzido de exemplares identificados erroneamente entre essas áreas e ambas com valores semelhantes de exemplares identificados de maneira errônea como pertencentes a A2. A área A2 possui valores semelhantes entre os exemplares classificados erroneamente como sendo A1 ou A3. A comparação dos exemplares considerando as áreas individualizadas mostra que as áreas A2 e A3 apresentam porcentagens relativamente altas de exemplares identificados corretamente (entre 75,00% e 83,22%).

As mesmas opções foram feitas com as análises de validação cruzada considerando presença/ausência da segunda mancha umeral; em cada uma das áreas, as três áreas em conjunto e individualizando o caráter (presença/ausência) entre áreas. Nas comparações entre os indivíduos de cada uma das áreas os valores apresentaram uma grande variação em identificações corretas: entre 28,57% e 83,24%. Na análise da variação cruzada entre áreas as porcentagens de corretas identificações foram elevadas (entre 47,65% e 76,06%).

Tab. III. Dados morfológicos de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) de acordo com a área de estudo. A1, sistema do rio Tramandai/Mampituba; A2, sistema da laguna dos Patos; A3, drenagem do baixo rio Uruguai (Mín, mínimo; Máx, máximo; N, número de exemplares; DP, desvio padrão). Holótipo: ANSP 21598, Parátipos: ANSP 21602, ANSP 21627-21628.

Contagens	A1 (N = 198)				A2 (N = 324)				A3 (N = 183)				Holótipo				Parátipos			
	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP
Escamas linha lateral (LL)	32	37	34,7	0,91	32	37	35,2	0,91	33	39	35,2	1,23	33	35	34,5	0,58				
Escamas orig. nad. dorsal a LL	5	8	6,3	0,49	5	8	6,5	0,52	5	8	6,4	0,53	6	7	6,6	0,55				
Escamas da LL à orig. nad. anal	4	7	5,5	0,56	5	7	5,5	0,51	4	7	5,5	0,60	5	6	5,2	0,84				
Escamas da LL à orig. nad. pélvica	4	6	5,3	0,49	4	6	5,2	0,43	5	7	5,3	0,46	5	6	5,4	0,55				
Escamas ao redor pedúnculo caudal	14	18	16,0	0,78	14	20	16,5	0,99	12	18	16,2	1,18	14	18	16,4	0,89				
Escamas pré-dorsais	9	14	11,3	0,96	9	13	11,0	0,74	9	13	10,9	0,85	12	10	11,4	0,89				
Rastros branquiais superiores	6	10	8,0	0,83	7	10	8,3	0,74	6	11	7,9	0,83	6	9	8,0	0,82				
Rastros branquiais inferiores	10	16	12,9	1,13	10	15	12,4	0,94	10	17	12,1	1,35	11	12	13,2	1,10				
Rastros branquiais totais	18	24	20,9	1,31	18	24	20,7	1,16	17	27	20,0	1,85	17	13	21,8	1,26				
Raios ramif. nad. peitoral	11	14	12,7	0,58	11	14	12,7	0,52	10	13	12,3	0,60	12	12	12	0,00				
Raios ramif. nad. dorsal	9	11	10,0	0,28	9	10	10,0	0,06	10	10	10,0	0,00	10	10	10	0,00				
Raios ramif. nad. anal	19	28	22,6	1,33	14	26	22,1	1,57	18	28	22,4	1,60	23	23	22,2	0,84				
Dentes série externa pré-maxilar	3	5	4,0	0,52	2	5	3,9	0,44	2	5	3,9	0,47	4	3	4	0,71				
Dentes maxilar	1	2	1,0	0,07	0	2	1,0	0,20	0	2	1,0	0,32	1	1	1	0,00				

Tab. IV. Dados morfométricos de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) de acordo com a área de estudo. Sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1); sistema da laguna dos Patos (A2); drenagem do baixo rio Uruguai (A3) (Mín, mínimo; Máx, máximo; N, número de exemplares; DP, desvio padrão). Holótipo: ANSP 21598, Parátipos: ANSP 21602; ANSP 21627-21628.

	A1 (N = 198)				A2 (N = 324)				A3 (N = 183)				Holótipo				Parátipos			
	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP	Mín	Máx	Média	DP
Comprimento padrão (mm)	26,4	66,5	41,4	-	24,2	68,7	42,1	-	23,2	69,4	38,0	-	50,2	49	42,1	-				
Porcentagens do comprimento padrão																				
Altura origem nadadeira dorsal	29,8	41,3	36,6	2,08	29,1	42,7	36,5	2,14	29,4	39,9	35,3	1,97	40,0	39	34,9	3,5				
Comprimento pré-dorsal	50,6	57,4	54,2	1,27	50,0	57,7	53,9	1,34	50,2	57,0	53,4	1,31	54,0	56	53,2	2,5				
Comprimento pré-peitoral	25,3	33,3	29,1	1,15	25,5	33,4	28,5	1,23	25,7	32,5	28,1	1,08	26,5	28	26,4	1,4				
Comprimento pré-anal	58,6	71,0	65,0	2,01	60,3	71,6	64,9	1,71	59,3	67,5	63,8	1,51	65,6	66	63,8	2,3				
Comprimento pré-pélvico	44,8	54,5	48,6	1,41	43,4	52,1	47,9	1,37	43,6	50,0	46,9	1,43	49,7	52	49,7	1,8				
Comprimento nadadeira dorsal	25,3	33,5	28,9	1,42	23,9	34,1	28,8	1,42	24,8	31,8	28,8	1,49	24,3	26	24,2	1,3				
Comprimento nadadeira peitoral	18,9	26,8	23,1	1,41	16,2	27,3	23,4	1,58	18,3	25,8	23,1	1,28	18,1	19	21,1	1,6				
Comprimento nadadeira pélvica	12,4	21,4	18,0	1,31	14,3	22,1	18,5	1,30	15,5	21,3	18,3	1,07	16,3	17	14,6	1,3				
Comp. base nadadeira anal	25,4	33,7	30,1	1,61	23,7	35,6	29,8	1,78	25,3	34,3	29,8	1,58	28,3	30	26,5	2,4				
Comp. lobo da nadadeira anal	17,2	26,3	21,5	1,60	16,2	25,6	21,4	1,51	17,3	25,0	21,7	1,53	19,4	20	18,96	1,4				
Comprimento pedúnculo caudal	9,1	13,2	11,1	0,84	8,8	13,7	10,9	0,84	8,3	12,5	10,5	0,87	8,6	11	9,3	0,9				
Altura pedúnculo caudal	8,7	13,6	11,5	0,78	9,5	13,9	11,7	0,76	9,8	13,7	11,4	0,76	8,2	11	9,4	0,9				
Comprimento cabeça	22,3	30,1	26,4	1,49	22,1	30,0	26,1	1,34	23,3	29,3	26,4	1,17	22,1	24	23,1	0,9				
Porcentagens do comprimento da cabeça																				
Altura cabeça	81,4	109,7	94,2	4,92	77,0	105,0	92,2	4,71	77,8	103,0	89,4	4,09	91,9	105	96,4	7,7				
Comprimento focinho	23,8	31,5	27,5	1,65	21,7	30,7	26,6	1,78	21,3	31,1	25,9	1,82	27,9	22	20,7	0,9				
Largura interorbital	20,5	43,7	36,3	3,05	23,9	42,4	36,2	2,42	27,2	41,8	35,6	2,64	40,5	28	25,6	2,1				
Diâmetro horizontal olho	36,9	56,3	43,3	2,28	34,8	50,5	42,8	2,73	35,9	50,5	43,2	2,44	39,6	43	38,0	3,2				
Comprimento maxila superior	38,5	52,2	46,2	2,30	33,3	51,2	45,2	2,53	34,7	52,9	44,8	2,75	49,5	39	36,9	1,3				

Tab. V. Porcentagem de variação dos dois primeiros eixos da Análise dos Componentes Principais para os caracteres presença/ausência de ganchos na nadadeira anal (CG = com ganchos, SG = sem ganchos) e presença/ausência da segunda mancha umeral (CM, com mancha; SM, sem mancha) de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). A1, sistema do rio Tramandaí/Mampituba; A2, sistema laguna dos Patos; A3, drenagem do baixo rio Uruguai.

	Eixos		%
	1	2	
Áreas	27,14	15,68	43
Ganchos	27,05	15,73	43
Cganchos	23,77	6,71	40
Sganchos	27,80	14,73	43
A1 (gancho)	29,81	14,97	45
A2 (gancho)	29,14	14,51	44
A3 (gancho)	23,88	17,12	41
2ª Mancha	27,07	15,72	43
Cmancha	27,25	15,80	43
Smancha	29,59	15,81	45
A1 (mancha)	29,50	15,18	45
A2 (mancha)	29,14	14,51	44
A3 (mancha)	24,11	17,04	41

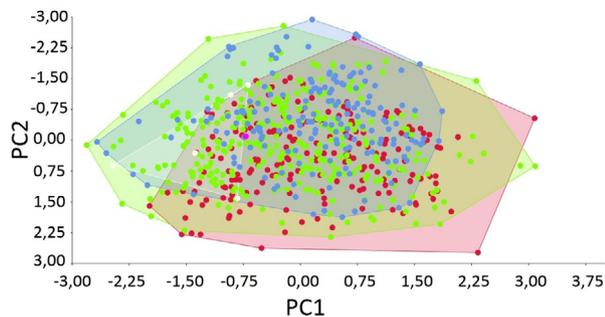


Fig. 3. Análise dos Componentes Principais de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) reunindo todos os exemplares examinados de acordo com a área, independente dos caracteres avaliados (segunda mancha umeral e sexo). Pontos vermelhos representam o sistema dos rios Tramandaí/Mampituba (A1); pontos verdes o sistema da laguna dos Patos (A2); pontos azuis a drenagem do baixo rio Uruguai (A3); pontos brancos, os parátipos e o ponto lilás, o holótipo.

Morfometria geométrica. Variações do tamanho. Os resultados da ANOVA para as variações de tamanho médio do centroide entre todas as combinações de comparativos (Tab. VI) mostraram que foram significativas as comparações com relação à presença de ganchos ($p < 0,001$), às áreas ($p < 0,001$), combinando ganchos e áreas ($p = 0,041$) e combinando áreas e presença da segunda mancha umeral ($p = 0,029$). Os maiores valores de F ($F = 42,555$ e $F = 23,987$) estão nos dois primeiros comparativos.

A distribuição do tamanho do centroide para os exemplares sem ganchos (SG) e com ganchos (CG) na nadadeira anal mostrou que, em média, os exemplares CG são maiores que os SG. O Teste-T, mostrou diferenças significativas entre os grupos ($t = -7,4645$; $p < 0,001$).

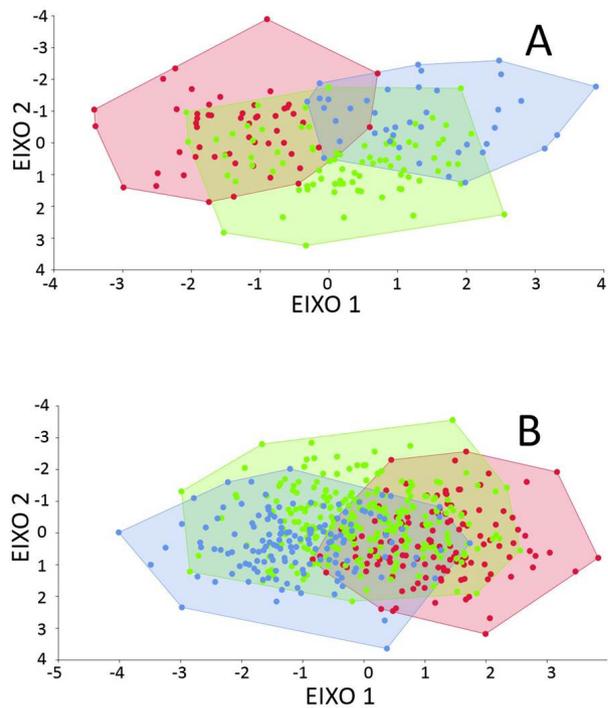


Fig. 4. Análise Discriminante entre exemplares com ganchos na nadadeira anal (A) e sem ganchos (B) de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) entre as três áreas. Pontos vermelhos representam o sistema dos rios Tramandaí/Mampituba (A1); pontos verdes, o sistema da laguna dos Patos (A2), e pontos azuis, o sistema do baixo rio Uruguai (A3).

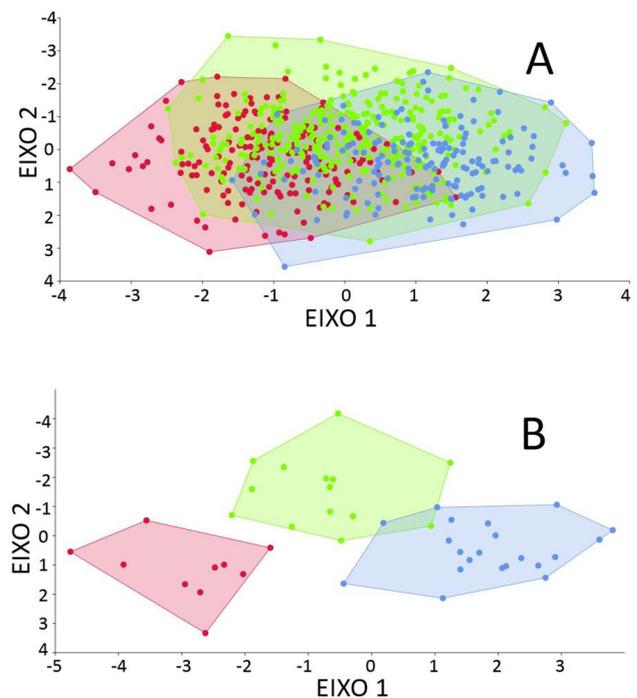


Fig. 5. Análise Discriminante entre exemplares com presença da segunda mancha umeral (A) e ausência (B) de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) entre as três áreas. Pontos vermelhos representam o sistema dos rios Tramandaí/Mampituba (A1); pontos verdes, o sistema da laguna dos Patos (A2), e pontos azuis, o sistema do baixo rio Uruguai (A3).

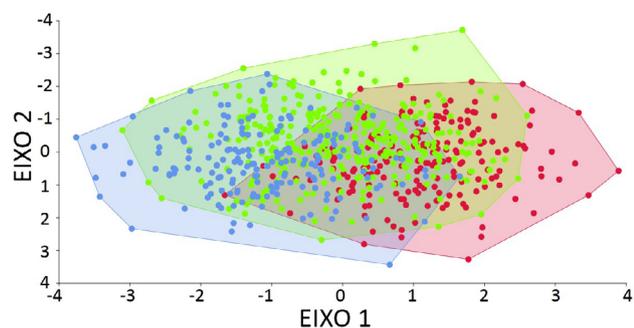


Fig. 6. Análise Discriminante de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) considerando todos os exemplares. Pontos vermelhos representam o sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1); pontos verdes, o sistema da laguna dos Patos (A2), e pontos azuis, o sistema do baixo rio Uruguai (A3).

Tab. VI. ANOVA para todas combinações de comparativos de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) (GL, graus de liberdade; SQ, soma dos quadrados; MQ, média dos quadrados; F, valor do teste de F; p, valor de significância. Resultados significativos em negrito. CG = ganchos na nadadeira anal presentes; CM = segunda mancha umeral presente.

ANOVA					
	GL	SQ	MQ	F	p
CG	1	1,892	18,924	42,555	<0,001
Áreas	2	2,133	10,667	23,987	<0,001
CM	1	0	0,000	0,008	0,928
CG+áreas	2	0,286	0,143	3,211	0,041
CG+CM	1	0,042	0,042	0,94	0,333
Áreas+CM	2	0,318	0,159	3,575	0,029
CG+áreas+CM	2	0,041	0,021	0,46	0,631
Resíduos	693	31	0,045		

A variação de tamanho do centroide entre as áreas de estudo mostrou que, em média, A3 possui centroide menor, com diferença significativa quando comparada com as áreas A1 e a A2 ($p < 0,001$ em ambos os casos).

A Fig. 7 mostra a variação de tamanho do centroide entre exemplares SG e CG de acordo com sua área. A Tab. VII apresenta os resultados para o teste Tukey, com as áreas A1 e A3 apresentando diferenças internas significativas $p = 0,001$ e $p < 0,001$, respectivamente. Outras diferenças significativas ocorrem entre as áreas, sendo, principalmente, dos exemplares sem ganchos de A3 (SG: A3) com as demais.

A Fig. 7 demonstra a variação do tamanho do centroide entre exemplares com segunda mancha umeral presente (CM) e ausente (SM) dentro de cada área. Nenhuma das áreas apresentou diferença interna significativa, ocorrendo diferenciação apenas entre indivíduos de áreas diferentes (Tab. VIII).

Os resultados do Teste-T para o tamanho do centroide, entre exemplares com ganchos (CG) e sem ganchos (SG) na nadadeira anal e entre exemplares com segunda mancha umeral presente (CM) e ausente (SM), dentro de cada área e no comparativo geral, mostraram que a diferença entre CG e SG é significativa. Contudo, o mesmo não ocorre entre os exemplares CM e SM, não possuindo valores de P significativo em nenhuma das áreas ou no comparativo

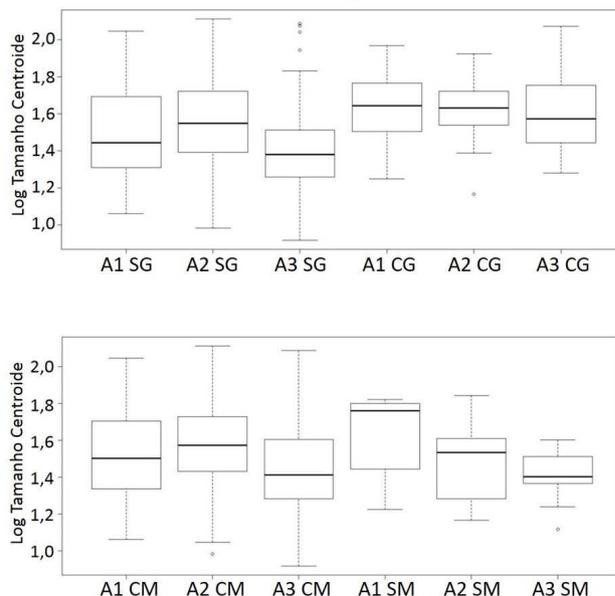


Fig. 7. Distribuição do tamanho do centroide para exemplares de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) com ganchos (CG) e sem ganchos (SG) na nadadeira anal (A), e com manchas presentes (CM) e manchas ausentes (SG) (B), de acordo com a área analisada. Linha horizontal escura representa a média; linhas verticais, o intervalo de confiança de 95% e pontos, os "outliers". Sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

Tab. VII. Valores do teste de Tukey para ganchos presentes (CG) e ganchos ausentes (SG), de acordo com a área analisada de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) (Dif, diferença aproximada entre as médias do centroide; LI, limite inferior do intervalo de confiança; LS, limite superior do intervalo de confiança; p, valor de significância). Resultados significativos em negrito. Sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

	Ganchos + Área			
	Dif	LI	LS	p
CG:A1-SG:A1	0,133	0,038	0,228	0,001
SG:A2-SG:A1	0,059	-0,005	0,123	0,091
CG:A2-SG:A1	0,126	0,043	0,209	<0,001
SG:A3-SG:A1	-0,102	-0,173	-0,031	0,001
CG:A3-SG:A1	0,079	-0,031	0,189	0,315
SG:A2-CG:A1	-0,074	-0,164	0,015	0,169
CG:A2-CG:A1	-0,007	-0,111	0,097	1,000
SG:A3-CG:A1	-0,235	-0,329	-0,140	<0,001
CG:A3-CG:A1	-0,054	-0,181	0,073	0,828
CG:A2-SG:A2	0,067	-0,010	0,144	0,126
SG:A3-SG:A2	-0,161	-0,224	-0,097	<0,001
CG:A3-SG:A2	0,020	-0,085	0,125	0,994
SG:A3-CG:A2	-0,228	-0,311	-0,145	<0,001
CG:A3-CG:A2	-0,047	-0,165	0,071	0,866
CG:A3-SG:A3	0,181	0,071	0,291	<0,001

geral (Tab. IX). No comparativo entre exemplares CG e SG, mas levando em consideração a sua área de origem, nota-se que apenas A1 e A3 possuem variações internas

significativas, enquanto que as demais diferenciações significativas envolvem exemplares SG de A3 com outras áreas, reforçando que existe maior diferenciação de tamanho médio do centroide dos exemplares de A3 para com a as demais áreas do que entre exemplares levando-se em consideração apenas a presença (CG) ou ausência de ganchos (SG), porém, não descartando a existência da mesma. Na comparação do tamanho do centroide entre manchas, ocorre algo semelhante, sendo os valores de P significativo apenas para as comparações entre A3 e as outras áreas, não ocorrendo diferenciação dentro de uma mesma população.

Variações na forma. Análise dos Componentes Principais. A Análise dos Componentes Principais (ACP) mostra a variação apresentada entre todos os indivíduos das três áreas analisadas, considerando presença (CG)/ausência de ganchos (SG) na nadadeira anal, presença (CM)/ausência (SM) da segunda mancha umeral. Para os dois primeiros eixos principais (PC1 e PC2), não foi observado nenhum padrão de separação entre os grupos nas diferentes ACP's. Os valores das porcentagens de variação dos dois primeiros eixos principais estão na Tab. X.

Variáveis Canônicas e Discriminantes entre áreas. A Análise de Variáveis Canônicas (CVA) apresenta de forma gráfica, as diferenças relativas às formas dos exemplares em cada área. A CV1 explicou 79,5% da variação e a CV2, 20,5%. A Fig. 8 demonstra o posicionamento dos exemplares da A1 em escores mais baixos da CV1, enquanto as áreas A2 e A3 ocupam escores mais altos e possuem maior sobreposição entre elas. Na função discriminante (Fig. 9), as áreas foram analisadas par a par e foi gerada a matriz de validação cruzada para cada comparação realizada. Nas duas primeiras comparações (Fig. 9), observa-se a formação de dois picos gráficos para cada população e, na comparação entre A2 e A3 (Fig. 9), ocorre uma sobreposição maior que distingue apenas um pico gráfico.

A área A1 possui menores valores de espécimes classificados erroneamente nas comparações com as outras áreas (22,22% na comparação entre A1 e A2 e 18,18% entre A1 e A3), enquanto aproximadamente 30% dos exemplares são classificados de maneira errada na comparação entre A2 e A3.

As análises envolvendo as Variáveis Canônicas e Discriminantes entre áreas e considerando os caracteres analisados (segunda mancha umeral e ganchos na nadadeira anal) mostraram sobreposições. Considerando os exemplares com ganchos na nadadeira anal, a CV1 explicou 77,95% da variação e a CV2, 22,05%. Para o grupo dos indivíduos sem ganchos, a CV1 explicou 75,65% e a CV2, 24,35%. No grupo dos exemplares com segunda mancha umeral presente (CM), a CV1 explicou 80,69% e a CV2, 19,31%. Para os exemplares com segunda mancha umeral ausente, a CV1 explicou 80,69% e a CV2, 19,31% da variação.

Nas Tabs XI - XIV, é possível observar que o padrão visto na análise anterior se manteve, tendo A1 o menor erro de classificação em relação às comparações com A2 e A3 e

Tab. VIII. Valores do teste de Tukey para exemplares com segunda mancha umeral (CM) e sem segunda mancha umeral (SM), de acordo com a área analisada de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) (Dif, diferença aproximada entre as médias do centroide; LI, limite inferior do intervalo de confiança; LS, limite superior do intervalo de confiança; p, valor de significância). Resultados significativos em negrito. Sistema dos rios Tramandaí/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

	Áreas+Mancha			
	Dif	LI	LS	p
A2:CM-A1:CM	0,053	-0,003	0,109	0,071
A3:CM-A1:CM	-0,086	-0,151	-0,022	0,002
A1:SM-A1:CM	0,116	-0,063	0,296	0,436
A2:SM-A1:CM	-0,058	-0,225	0,109	0,921
A3:SM-A1:CM	-0,082	-0,221	0,057	0,540
A3:CM-A2:CM	-0,140	-0,198	-0,081	0,000
A1:SM-A2:CM	0,063	-0,115	0,240	0,915
A2:SM-A2:CM	-0,111	-0,276	0,053	0,384
A3:SM-A2:CM	-0,135	-0,271	0,001	0,052
A1:SM-A3:CM	0,202	0,022	0,383	0,017
A2:SM-A3:CM	0,029	-0,139	0,196	0,997
A3:SM-A3:CM	0,005	-0,135	0,144	1,000
A2:SM-A1:SM	-0,174	-0,411	0,063	0,290
A3:SM-A1:SM	-0,198	-0,416	0,020	0,100
A3:SM-A2:SM	-0,024	-0,232	0,184	0,999

Tab. IX. Valores do Teste-T e seu respectivo valor de p. Resultados significativos em negrito de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). Sistema dos rios Tramandaí/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3) (CG, com ganchos; SG, sem ganchos; CM, segunda mancha umeral presente, SM = segunda mancha umeral ausente).

		Teste-t	
		Valor de t	Valor de p
Geral	CG x SG	-7,465	<0,001
	CM x SM	1,325	0,191
A1	CG x SG	-4,374	0,02
	CM x SM	-1,545	0,148
A2	CG x SG	-3,109	0,002
	CM x SM	1,908	0,077
A3	CG x SG	-5,148	0,003
	CM x SM	0,496	0,623

Tab. X. Porcentagem de variação dos dois primeiros eixos da Análise dos Componentes Principais em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894).

%	EIXOS		
	PC1	PC2	Total
Área	22,466	14,834	37,3
CG	22,215	16,732	38,947
SG	21,565	14,452	36,017
CM	22,018	14,737	36,755
SM	24,075	16,853	40,928

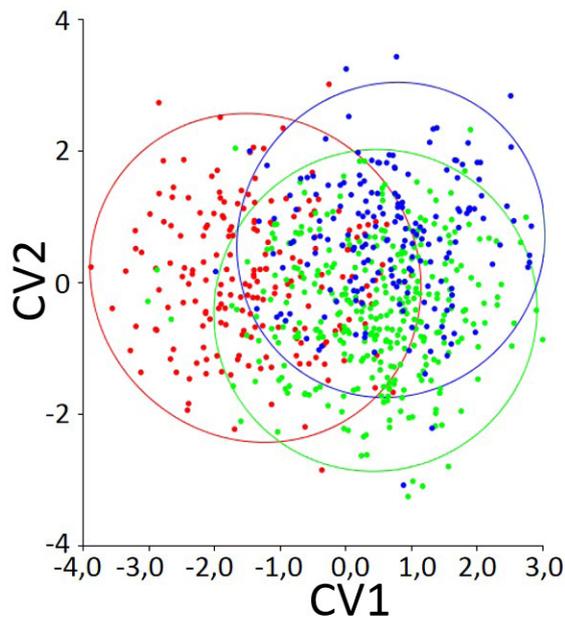


Fig. 8. Escores dos dois primeiros eixos canônicos considerando as três áreas: Pontos vermelhos representam sistema dos rios Tramandaí/Mampituba (A1); pontos verdes representam o sistema da laguna dos Patos (A2); pontos azuis representam a drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

mantendo aproximadamente a mesma porcentagem de erro (30%) nas comparações entre as áreas A2 e A3. Nota-se que a Tab. XIV contém um número reduzido de exemplares distando do padrão observado nas outras análises.

As análises das variáveis canônicas e discriminantes de acordo com os caracteres analisados mostraram sobreposições entre eles. A distribuição dos exemplares CG e SG e dos exemplares CM e SM ao longo da CV1 nas suas respectivas comparações, mostrou, em ambos os casos, sobreposição entre os grupos. Em ambas as comparações, os valores de exemplares erroneamente classificados são elevados (entre 28,57% e 42,55%) (Tabs. XV e XVI).

As análises envolvendo as Variáveis Canônicas e discriminantes por caráter selecionado dentro de cada área revelaram ampla sobreposição. Nas áreas A1 e A3, os indivíduos com ganchos (CG) na nadadeira anal e com segunda mancha umeral presente (CM) ocupam os valores mais negativos da CV1 e, na área A2, eles ocupam os valores mais positivos.

As tabelas de validação cruzada na comparação de indivíduos com ganchos (CG) e sem ganchos (SG) na nadadeira anal das áreas A1 e A2 tiveram valores semelhantes de exemplares que foram erroneamente identificados, sendo, entre os exemplares CG, de 28,57% para A1 e de 33,73% para A2 e, entre indivíduos SG, de 24,65% para A1 e de 27,39% para A2 (Tabs. XV e XVI). A A3 possui valores maiores para ambos os grupos, sendo 34,97% para SG e 40% para CG. Para as comparações com relação à segunda mancha umeral, as três áreas obtiveram valores semelhantes de exemplares CM classificados erroneamente (22,04% para

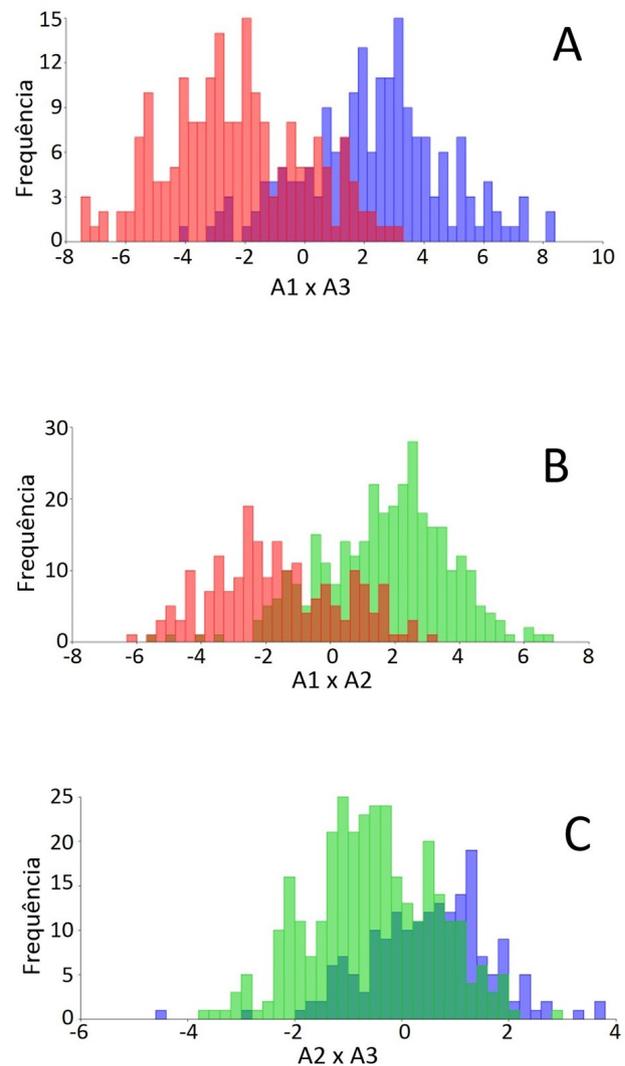


Fig. 9. Escores da Análise Discriminante entre áreas de ocorrência de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) par a par, sendo A1 vs. A3 (A), barras vermelhas sistema dos rios Tramandaí/Mampituba, barras azuis drenagem do baixo rio Uruguai, sobreposição das áreas=rosa. A1 vs. A2 (B) barras vermelhas sistema dos rios Tramandaí/Mampituba, barras verdes sistema da laguna dos Patos, sobreposição das áreas=marrom e A2 vs. A3 (C), barras verdes sistema da laguna dos Patos, barras azuis drenagem do baixo rio Uruguai, sobreposição das áreas=verde escuro. Eixo horizontal representa os escores da Análise Discriminante.

A1, 20,97% para A2, 27,16% para A3) e os valores para espécimes SM variaram de 33,33% para A1, 57,14% para A2 e 47,62% para A3.

Distância entre as formas. A seguir são mostrados os valores das distâncias de Procrustes e Mahalanobis, resultantes das análises Discriminante (AD) e Análise das Variáveis Canônicas (AVC), das formas entre diferentes grupos (áreas e caracteres relativos à presença/ausência de ganchos e segunda mancha umeral).

Distância das formas entre áreas. Foram comparados o total de exemplares dentro de cada área e entre áreas com os exemplares selecionados de acordo com a presença/ausência de ganchos e da segunda mancha umeral.

Tab. XI. Validação cruzada entre exemplares com ganchos (CG) na nadadeira anal da amostragem total e suas respectivas porcentagens em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). Grupos originais nas linhas, agrupamentos pela Análise Discriminante nas colunas. Números em negrito correspondem aos indivíduos identificados erroneamente. Sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

		CG						
		Grupos preditos						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	Total
Grupos identif.	A1	47	9	48	8	-	-	56
	A2	13	70	-	-	58	25	83
	A3	-	-	8	32	13	27	40
		%						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	
Grupos identif.	A1	83,93	16,07	85,71	14,29	-	-	
	A2	15,66	84,34	-	-	69,88	30,12	
	A3	-	-	20,00	80,00	32,50	67,50	

Tab. XII. Validação cruzada entre exemplares com segunda mancha umeral ausente (SG) da amostragem total e suas respectivas porcentagens em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). Grupos originais nas linhas, agrupamentos pela Análise Discriminante nas colunas. Números em negrito correspondem aos indivíduos identificados erroneamente. Sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

		SG						
		Grupos preditos						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	Total
Grupos identif.	A1	109	33	114	28	-	-	142
	A2	46	195	-	-	164	76	241
	A3	-	-	27	116	46	97	143
		%						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	
Grupos identif.	A1	76,76	23,24	80,28	19,72	-	-	
	A2	19,09	80,91	-	-	68,05	31,54	
	A3	-	-	18,88	81,12	32,17	67,83	

Tab. XIII. Validação cruzada entre exemplares com segunda mancha umeral presente (CM) da amostragem total e suas respectivas porcentagens em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). Grupos originais nas linhas, agrupamentos pela Análise Discriminante nas colunas. Números em negrito correspondem aos indivíduos identificados erroneamente. Sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

		CM						
		Grupos preditos						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	Total
Grupos identif.	A1	144	42	157	29	-	-	186
	A2	62	248	-	-	216	94	310
	A3	-	-	28	134	54	108	162
		%						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	
Grupos identif.	A1	77,42	22,58	84,41	15,59	-	-	
	A2	20,00	80,00	-	-	69,68	30,32	
	A3	-	-	17,28	82,72	33,33	66,67	

Tab. XIV. Validação cruzada entre exemplares com segunda mancha umeral ausente (SM) da amostragem total e suas respectivas porcentagens em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). Grupos originais nas linhas, agrupamentos pela Análise Discriminante nas colunas. Números em negrito correspondem aos indivíduos identificados erroneamente. Sistema dos rios Tramandai/Mampituba (A1), sistema da laguna dos Patos (A2), drenagem do baixo rio Uruguai (A3).

		SM						
		Grupos preditos						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	TOTAL
Grupos identif.	A1	7	5	8	4	–	–	12
	A2	6	8	–	–	7	7	14
	A3	–	–	2	19	5	16	21
		%						
		A1	A2	A1	A3	A2	A3	
Grupos identif.	A1	58,33	41,67	66,67	33,33	–	–	
	A2	42,86	57,14	–	–	50,00	50,00	
	A3	–	–	9,52	90,48	23,81	76,19	

Tab. XV. Validação cruzada entre exemplares com ganchos na nadadeira anal (CG) e sem ganchos (SG) da amostragem total e suas respectivas porcentagens em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). Grupos originais nas linhas, agrupamentos pela Análise Discriminante nas colunas. Números em negrito correspondem aos indivíduos identificados erroneamente.

		GANCHOS		
		Grupos preditos		
		SG	CG	Total
Grupos identif.	SG	354	172	526
	CG	67	112	179
		%		
		SG	CG	
Grupos identif.	SG	67,30	32,70	
	CG	37,43	62,57	

Tab. XVI. Validação cruzada entre exemplares com segunda mancha umeral presente (CM) e ausente (SM) da amostragem total e suas respectivas porcentagens em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894). Grupos originais nas linhas, agrupamentos pela Análise Discriminante nas colunas. Números em negrito correspondem aos indivíduos identificados erroneamente.

		MANCHA		
		Grupos preditos		
		CM	SM	TOTAL
Grupos identif.	CM	470	188	658
	SM	20	27	47
		%		
		CM	SM	
Grupos identif.	CM	71,43	28,57	
	SM	42,55	57,45	

A área A1 possui os maiores valores de distância de Procrustes e Mahalanobis para as análises de AD e AVC em todas as comparações feitas com A2 ou com A3, juntamente com os maiores valores de T-square, que indicam uma maior confiabilidade nos valores de P significativo para diferença entre as formas. A única comparação que não teve P significativo foi para a distância de Mahalanobis dos exemplares com segunda mancha ausente (SM) entre A1 e A2. A comparação entre A1 e A3 possui, em média, os valores

mais altos de distância Procrustes, distância de Mahalanobis e de T-square para todos grupos utilizados. As comparações entre A2 e A3 possuem, em média, os menores valores para todos os grupos relacionados, não possuindo P significativo para as distâncias de Procrustes entre os exemplares com ganchos (CG) e sem ganchos (SM).

Distância das formas entre os caracteres. Os resultados das distâncias de Procrustes e Mahalanobis nas comparações entre exemplares com ganchos (CG) e sem ganchos (SG)

na nadadeira anal e entre exemplares com segunda mancha umeral presente (CM) e ausente (SM) dentro de cada área e para o total de espécimes mostraram que a única comparação que não possui P significativo foi para a distância de Procrustes entre os exemplares CM e SM da área A2 (sistema da laguna dos Patos). Os maiores valores de T-square estão nas comparações entre espécimes CG e SG.

Análise de Variância Multivariada (MANOVA). Foi realizada a MANOVA para investigar diferenças de forma dentro de cada grande grupo (área, presença de ganchos na nadadeira anal e presença de segunda mancha umeral; Tab. XVII). As três análises tiveram P significativo. As duas primeiras revelaram um valor de F três vezes maior do que a última.

Os valores da MANOVA Wilks para as diferenças em cada grande grupo (área, presença de ganchos na nadadeira anal e presença de segunda mancha umeral) nas três análises obtiveram P significativo. Os valores de Wilks indicam se as diferenças de forma se encontram dentro de cada um dos grupos incluídos no grande grupo ou entre esses grupos. Valores mais próximos de um indicam que as diferenças ocorrem dentro dos grupos; valores mais próximos de zero indicam que as diferenças ocorrem entre os grupos.

Na aplicação da MANOVA par a par, para as diferenças de forma entre as áreas, todas as comparações tiveram P significativo. Os maiores valores de F foram encontrados na comparação entre A1 e A2 ($F=18,173$) e entre A1 e A3 ($F=21,362$).

Variações entre as formas consenso. A análise da forma entre exemplares com ganchos (CG) e sem ganchos (SG) na nadadeira anal mostrou que os espécimes CG possuem a base da nadadeira anal (pontos 7 e 8) mais alongada do que os exemplares SG. A mesma análise entre exemplares com segunda mancha presente (CM) e ausente (SM) mostrou que, nos exemplares CM, a altura da cabeça é levemente mais baixa (pontos 1 e 2), o ponto medial da base da nadadeira caudal e da base do último raio da nadadeira anal têm posicionamento mais posterior (pontos 6 e 7, respectivamente), há um deslocamento da base do primeiro raio não ramificado da nadadeira anal mais à frente (ponto

8), indicando que a base da nadadeira anal é levemente maior e a base do raio mais externo da nadadeira pélvica se posiciona pouco mais acima (ponto 9), demonstrando menor altura do corpo neste referencial.

As comparações par a par entre exemplares das áreas A1 e A2 mostraram que os espécimes de A1 possuem um focinho relativamente mais alongado (ponto 1), região superior da cabeça levemente mais alta (pontos 1 até 2), corpo mais baixo na base do último raio da nadadeira da dorsal (ponto 4), final do corpo no ponto medial da base nadadeira caudal (ponto 6) mais alongado, menor distância entre a base do primeiro raio não ramificado da nadadeira anal e a base do raio mais externo da nadadeira pélvica (pontos 8 e 9) e o istmo mais recuado, ficando mais próximo da base do primeiro raio da nadadeira peitoral (pontos 11 e 10).

Na comparação A1 (sistema dos rios Tramandaí/Mampituba) com drenagem do baixo rio Uruguai (A3), A1 possui o focinho mais curto (ponto 1), porção superior da cabeça um pouco mais alta (pontos 1 até 2), porção frontal da cabeça mais recuada (pontos 1 e 11), base da nadadeira dorsal mais curta (pontos 3 até 4), ponto anterior da nadadeira adiposa posicionado mais à frente (ponto 5), final do corpo mais alongado no ponto medial da base nadadeira caudal (ponto 6), menor distância entre o início da base do primeiro raio não ramificado da nadadeira anal e a base do raio mais externo da nadadeira pélvica (pontos 9 e 8).

Na comparação entre exemplares de A2 (sistema da laguna dos Patos) e A3 (drenagem do baixo rio Uruguai), A2 possui indivíduos com o focinho mais curto (ponto 1), o ponto anterior da base da nadadeira adiposa deslocado para frente (ponto 5), primeiro raio não ramificado da nadadeira anal deslocado para baixo, indicando uma maior altura corporal (ponto 8) e istmo posicionado mais à frente (ponto 11).

Resultados apresentados acima mostraram ampla sobreposição nas análises de contagens, morfometria tradicional e geométrica. As pequenas diferenças populacionais encontradas são consequências, provavelmente, de variações devido a plasticidade fenotípica da espécie, portanto, não sustentam o tratamento de qualquer uma das populações estudadas como espécie(s) distinta(s). Em razão disto,

Tabela XVII. MANOVA comparando os exemplares entre áreas, com relação a presença de ganchos e presença da segunda mancha umeral em *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) (GL, graus de liberdade; SQ, soma dos quadrados; MQ, média dos quadrados; R^2 , valor de R quadrado; F, valor do teste de F; Z, escore de Z; p, valor de significância). Resultados significativos em negrito.

Manova							
	GL	SQ	MQ	R^2	F	Z	p
Área	2	0,03716	0,0185781	0,0448	16,462	8	0,001
Resíduos	702	0,79223	0,0011285	0,9552			
Total	704	0,82938					
Gancho	1	0,01886	0,018858	0,02274	16,356	58,179	0,001
Resíduos	703	0,81052	0,001153	0,97726			
Total	704	0,82938					
Mancha	1	0,00489	0,0048881	0,00589	4,168	32,019	0,001
Resíduos	703	0,82449	0,0011728	0,99411			
Total	704	0,82938					

consideramos uma única espécie ocorrendo nas três áreas e todas sob o nome de *Psalidodon eigenmanniorum*. Em vista da ampliação dos caracteres merísticos e morfométricos obtidos a partir das análises, a espécie é redescrita a seguir.

***Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894)**

(Figs 10 – 13; Tabs III, IV)

Tetragonopterus eigenmanniorum COPE, 1894:89, pl. 6 (fig. 8) (descrição, localidade-tipo: Rio Grande do Sul).

Astyanax eigenmanniorum. -EIGENMANN, 1910:434 (mudança de gênero). -MALABARBA, 1989:129 (restrição da localidade-tipo para bacia do rio Jacuí). -MALABARBA *et al.*, 2013 (distribuição). -BERTACO *et al.*, 2016 (distribuição).

Psalidodon eigenmanniorum. -TERÁN *et al.*, 2020:10 (mudança de gênero).

Diagnose. *Psalidodon eigenmanniorum* se distingue das demais espécies do gênero pelo seguinte conjunto de caracteres: duas manchas umerais, a primeira conspicua, larga superiormente e estreitando-se em forma de cunha inferiormente, cobrindo seis fileiras horizontais de escamas, sendo três fileiras acima da linha lateral e duas abaixo; a segunda tênue, raramente ausente; ausência de pigmentação com padrão reticulado nas escamas; mancha no pedúnculo caudal em forma de losango, afinando-se anteriormente e prolongando-se posteriormente sobre os raios medianos da nadadeira caudal; um dente (raramente nenhum ou dois) tri- a pentacuspídeo no maxilar; dentes do dentário diminuídos abruptamente a partir do quarto dente (raramente do terceiro ou quinto); segundo dente da série interna do pré-maxilar com cinco cúspides (raramente seis); série externa com três ou quatro (raramente dois ou cinco) dentes tricuspídeos; 34-36 escamas na linha lateral (raramente 32 a 33 ou 37 a 39); 20 a 24 raios ramificados na nadadeira anal (raramente 18 ou 19 ou 26 a 29); altura do corpo de 29,1 a 42,7% (m =

36,1%) no comprimento padrão; diâmetro do olho de 34,8 a 56,3% (m = 43,1%) no comprimento da cabeça; machos com ganchos apenas nas nadadeiras anal e pélvica.

Descrição. Maior espécime examinado 69,4 mm CP (Tab. IV). Corpo comprimido e moderadamente alongado, maior altura do corpo na origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal da cabeça reto ou levemente côncavo da ponta do focinho até o processo supraoccipital. Perfil dorsal do corpo convexo da extremidade do processo supraoccipital até o final da nadadeira dorsal, reto na base da nadadeira dorsal, reto do último raio da nadadeira dorsal até a origem da adiposa, reto entre a adiposa e os primeiros raios superiores da nadadeira caudal. Perfil ventral do corpo convexo da ponta do focinho até a base da nadadeira pélvica, sendo reto ou levemente convexo dela até o primeiro raio da nadadeira anal. Base da nadadeira anal com perfil convexo. Perfil reto do último raio da nadadeira anal até os primeiros raios inferiores da nadadeira caudal. Focinho curto e com perfil arredondado. Boca terminal, com maxilar curto ultrapassando levemente a vertical que passa pela margem anterior do olho. Pré-maxila com duas séries de dentes, externa com 2 (3), 3 (106), 4 (552) ou 5 (44) dentes tricuspídeos; interna com 4 (6) ou 5 (33) dentes, sendo os dois primeiros pentacuspídeos (raramente hexacuspídeos) e os dois últimos tri- ou pentacuspídeos. Maxilar com 0 (22), 1 (673) ou 2 (10) dentes tri- a pentacúspides. Dentário com 7 (2), 8 (3), 9 (15), 10 (12) ou 11 (8) dentes no total, tri- ou pentacuspídeos, sendo os primeiros 3 a 5 dentes robustos, seguidos de 4 a 6 dentes menores uni- ou tricuspídeos e apresentando decaimento abrupto no tamanho dos dentes a partir do 3º (1), 4º (34) ou 5º (5) dente. Cúspide central de todos os dentes mais desenvolvida que as cúspides laterais (Fig. 11).

Raios da nadadeira dorsal ii + 8 (9), 9 (688) ou 10 (7); peitoral i + 10 (1), 11 (10), 12 (275), 13 (399) ou 14 (19); anal ii-iii +, 18 (3), 19 (10), 20 (42), 21 (121), 22 (216), 23 (179), 24 (85), 25 (25), 26 (11), 27 (1) ou 28 (1). Origem da nadadeira dorsal aproximadamente no meio do comprimento padrão.



Fig. 10. *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894), UFRGS 14241, 51,83 mm CP, bacia do rio Camaquã Chico, sistema da laguna dos Patos, Bagé, RS, Brasil. Exemplar com segunda mancha umeral difusa.



Fig. 11. *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894), MCP 13672, 45,3 mm CP, sanga afluente da lagoa dos Quadros, Capão da Canoa, RS, Brasil. Pré-maxilar, dentário e maxilar, lado direito, vista lateral.



Fig. 12. *Tetragonopterus eigenmanniorum* (Cope, 1894), holótipo: ANSP 21598, 50,2 mm CP, Rio Grande do Sul, Brasil.



Fig. 13. *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) UFRGS 20305, 45,0 mm CP, arroio Imbaá, bacia do rio Uruguai, Uruguaiana, RS, Brasil. Exemplar com segunda mancha umeral ausente.

Nadadeira adiposa presente. Extremidade da nadadeira peitoral alcança origem da nadadeira pélvica. Extremidade da nadadeira pélvica atinge base do primeiro raio simples da nadadeira anal. Nadadeira caudal i, 19, i; bifurcada. Escamas cicloides. Linha lateral completa, 32 (2), 33 (33), 34 (142), 35 (241), 36 (175), 37 (33), 38 (5) ou 39 (1) escamas perfuradas. Séries de escamas pré-dorsais 9 (21), 10 (162), 11 (299), 12 (177), 13 (17) ou 14 (2), escamas acima da linha lateral até a origem do primeiro raio da nadadeira dorsal, 5 (4), 6 (399), 7 (271) ou 8 (5), escamas abaixo da linha lateral até a origem do primeiro raio da nadadeira anal, 4 (4), 5 (360) 6 (321) ou 7 (13), escamas abaixo da linha lateral até a base da nadadeira pélvica, 4 (7), 5 (510), 6 (180) ou 7 (1), escamas ao redor do pedúnculo caudal, 12 (2), 14 (29), 16 (468), 18 (116) ou 20 (4) escamas. Rastros superiores primeiro arco branquial, 6 (9), 7 (149), 8 (332), 9 (193), 10 (21) ou 11 (1), rastros inferiores 9 (1), 10 (18), 11 (112), 12 (239), 13 (230), 14 (74), 15 (20), 16 (9) ou 17 (2); rastros branquiais totais no primeiro arco branquial, 17 (9), 18 (37), 19 (106), 20 (187), 21 (208), 22 (103), 23 (35), 24 (13), 25 (3), 26 (3) ou 27 (1). Vértebras totais 33-36, pré-caudais 15 (9) ou 16 (15) e caudais 18-20. Supraneurais 5-6.

Padrão de cor em álcool. Corpo geralmente claro, com cromatóforos concentrados na porção superior. Mancha caudal losangular afilando-se anteriormente em continuidade com faixa escura lateral; porção posterior cobrindo os raios medianos da nadadeira caudal. Faixa escura lateral conspícua até a segunda mancha umeral, às vezes substituída por faixa prateada. Mancha umeral anterior larga na porção superior e afilando-se em forma de cunha até duas fileiras horizontais de escamas abaixo da linha lateral; porção superior cobre três fileiras horizontais de escamas; no total a mancha umeral se estende por seis fileiras horizontais de escamas. Segunda mancha umeral conspícua ou difusa, raramente ausente, posicionada na porção anterior da faixa lateral escura, cobre duas escamas na largura e cerca de quatro fileiras horizontais de escamas acima da linha lateral. Nadadeiras hialinas ou com cromatóforos dispersos nas extremidades dos raios (Figs 10, 12, 13).

Colorido em vivo. Exemplares recém coletados com nadadeiras levemente avermelhadas, região central das nadadeiras caudal e adiposa amareladas. Porção superior do olho avermelhada. Região dorsal do corpo amarelo-escuro e lateral prateada [ver figura em MALABARBA *et al.* (2013:29)].

Dimorfismo sexual. Machos apresentam ganchos no último raio não ramificado até o quinto ou décimo raio ramificado da nadadeira anal, sendo um par por segmento. Nadadeiras pélvicas com um par de ganchos por segmento localizados na borda interna do primeiro ao sexto raio ramificado.

Distribuição. Com base no material examinado, a espécie ocorre nas drenagens do baixo rio Uruguai (ecorregião 332 de ABELL *et al.*, 2008), sistemas da laguna dos Patos (ecorregião 334) e dos rios Tramandai/Mampituba (ecorregião 335). Registros no rio de La Plata e nas bacias dos rios Paraná e Paraguai não foram confirmados e ficam na dependência do exame de material adicional. Diante do material examinado

a espécie não ocorre na bacia do alto rio Uruguai (ecorregião 333) (Fig. 1).

Notas ecológicas. Indivíduos de *P. eigenmanniorum* geralmente são encontrados nas porções baixas das drenagens, como em banhados, lagoas, pequenos rios e arroios com vegetação aquática submersa e emergente. Preferem ambientes lênticos. Não há registros em altitudes acima de 600 metros do nível do mar e a maioria do material analisado está inserida no bioma Pampa e em regiões com altitude entre 50 a 300 metros do nível do mar.

Material examinado. BRASIL, **Rio Grande do Sul:** Sistema da laguna dos Patos: Holótipo: *Tetragonopterus eigenmanniorum*, H. H. Smith col., ANSP 21598 (54 mm CP); parátipos: todos coletados com o holótipo, ANSP 21602 (1 d&c, 38,9 mm CP); ANSP 21627-21628 (2, 42,4-49,4 mm CP). Várzea do rio Jacuí na estrada entre Santa Maria e Vera Cruz, Restinga Seca, 16.IX.1983, MCP 9248 (11 (10), 34,21-42,72 mm CP); arroio Capané, Cachoeira do Sul, 24.X.1982, MCP 9543 (1 d&c 47,5 mm CP); arroio Dom Marcos, Pantano Grande, 12.IX.1983, MCP 10299 (1 d&c, 44,76 mm CP); arroio Dom Marcos, Pantano Grande, 12.IX.1983, MCP 10300 (1 d&c 41,0 mm CP); arroio Dom Marcos, Pantano Grande, 12.IX.1983, MCP 10301 (1 d&c 29,7 mm CP); açude Charolês, Viamão, 19.VIII.1981, MCP 10302 (1 d&c 40,1 mm CP), MCP 10303 (1 d&c 35,7 mm CP), MCP 10304 (1 d&c 33,1 mm CP), MCP 10305 (1 d&c 39,9 mm CP), MCP 10306 (1 d&c 52,8 mm CP); Estação Ecológica do Taim, Rio Grande, MCP 10307 (1 d&c 55,2 mm CP); Ilha Grande dos Marinheiros, 15.XII.1983, MCP 10310 (1 d&c 34,2 mm CP), MCP 10311 (1 d&c 35,9 mm CP), MCP 10312 (1 d&c 46,2 mm CP); arroio no Km 275 da estrada BR-285, Santa Bárbara, 10.V.1983, MCP 10328 (7, 36,4-45,5 mm CP); foz do rio Telho com o rio Jaguarão, Jaguarão, 7.I.1987, MCP 11469 (18 (10), 29,53-54,2 mm CP); rio Morungava, Morungava, 17.I.1991, MCP 14657 (10, 22,2-54,4 mm CP); arroio dos Carvalhos, afluente do rio dos Sinos, Caraá, 17.I.1991, MCP 14847 (5 (4), 31,5-47,4 mm CP); arroio na Varzinha em Itapuã, Viamão, 5.X.1991, MCP 15477 (81 (37), 25,1-47,4 mm CP); arroio Santa Bárbara, Caçapava do Sul, 10.X.1993, MCP 16619 (22 (18), 34,4-54,5 mm CP); rio Camaquã na fazenda Corticeira, Cristal, 10.V.1996, MCP 19084 (20 (16) 35,7-50,1 mm CP); arroio Abranjo, afluente do rio Camaquã, Encruzilhada do Sul, 18.XII.1996, MCP 19626 (3, 43,88-47,85 mm CP); rio Piratini, Piratini, 21.XI.1999, MCP 25122 (4, d&c 49,9-51,1 mm CP); arroio cerca de 2 km a oeste de Ernestina, Ernestina, 18.I.1999, MCP 22175 (3, 56,8-60,43mm CP); arroio Mata Olho, afluente do rio Piratini, Pedro Osório, 20.XI.1999, MCP 25161 (2, 49,5-52,4 mm CP); arroio da Gringa cerca de 12 km N da UHE Dona Francisca, Ibarama, 9.IV.2000, MCP 25744 (10 (8), 39,3-47,0 mm CP); rio Taquari, Cruzeiro do Sul, 29.X.1996, MCP 25981 (18 (9), 35,4-53,3 mm CP); rio Jaguarão no Passo do Centurião, Eral, 8.I.1987, MCP 26012 (3, 38,6-50,3 mm CP); UHE Castro Alves (Montante), Nova Roma do Sul, 1.V.2008, MCP 43550 (1, 58,5 mm CP); rio das Antas, UHE Castro Alves, Nova Roma do Sul, 1.X.2012, MCP 48604 (1, 57,8 mm

CP); Estação Ecológica do Taim, saída das comportas, Rio Grande, 17.XII.1980, UFRGS 3574 (24 (9), 54,0-68,7 mm CP); arroio no limite da Estância da Figueira, Santa Margarida do Sul, 24.IV.2006, UFRGS 8858 (28 (16), 29,3-48,7 mm CP); rio Ituim na área de influência da PCH Saltinho, Ipê, 25.IV.2010, UFRGS 13087 (2, 56,4-58,4 mm CP); açudes e banhados na localidade de Joca Tavares, bacia do arroio Camaquã-Chico, Bagé, 26.I.2010, UFRGS 14241 (162 (59), 28,0-59,2 mm CP); canal que deságua no Atlântico, São José do Norte, 1.XII.2011, UFRGS 15806 (79 (39), 38,1-58,8 mm CP); Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Tavares, 20.IX.2016, UFRGS 22574 (269 (50), 29,26-55,86 mm CP).

URUGUAI, **Treinta y Tres**: Sistema da laguna dos Patos: arroyo de las Piedras, afluente da laguna Merin, 24.II.1990, ZVC-P 4372 (2, 55,4-68,8 mm CP).

BRASIL, **Rio Grande do Sul**: Sistema dos rios Tramandaí/Mampituba: lagoa dos Menezes, Tramandaí, 7.II.1984, MCP 9819 (1 d&c, 62,79 mm CP); sanga afluente da lagoa dos Quadros, próximo a praia do Barco, Capão da Canoa, 1.X.1989, MCP 13672 (125 (40) alc, 29,90-41,73 mm CP, (23) d&c, 39,1-42,9 mm CP); canal da Vila Cornélios (entre lagoa Itapeva e lagoa dos Quadros), Capão da Canoa, 1.X.1989, MCP 13673 (7 (4), 38,06-57,26 mm CP); rio Pinheiro (afl. do rio Maquiné), Maquiné, 14.I.1991, MCP 14748 (1, 45,15 mm CP); rio Três Pinheiros sob a ponte na estrada para Vila Itati, Terra de Areia, 29.XII.1999, MCP 25278 (5, 47,7-57,4 mm CP); rio Maquiné, Osório, 3.III.1983, UFRGS 2207 (7 (3), 43,2-48,2 mm CP); lagoa da Cerquinha, praia do Pinhal, Cidreira, 2.1980, UFRGS 2542 (87 (40), 29,0-64,0 mm CP); banhados a leste da lagoa das Pombas, Tramandaí, 21.V.1989, UFRGS 4046 (21 (8), 26,4-62,2 mm CP); rio Maquiné, Três Forquilhas, 20.VIII.1983, UFRGS 4364 (19 (4), 42,2-50,6 mm CP); arroio em frente à fruteira do Pelé, Parque Estadual de Itapeva, Torres, 13.IX.2005, UFRGS 9449 (5 (2), 34,8-37,8 mm CP); Parque Estadual de Itapeva, Torres, 13.IX.2005, UFRGS 9456 (2 (1), 38,4 mm CP); lagoa do Bacupari, Mostardas, 31.III.2009, UFRGS 11525 (69 (40), 38,5-56,6 mm CP); lagoa do Cipó na praia do Quintão, Palmares, 14.IX.2012, UFRGS 16884 (81 (40), 31,3-53,5 mm CP).

Bacia do baixo rio Uruguai: sanga na estrada entre Santana do Livramento e Alegrete, Alegrete, 13.XI.1986, MCP 11434 (22, 23,2-34,6 mm CP); arroio Canoinhas, estrada de Pirapó até São Nicolau, São Nicolau, 2.XI.1988, MCP 12533 (2, 25,6-34,2 mm CP); arroio Lageado Umbú, afluente do rio Ijuizinho, Entre-Ijuís, 14.XII.1993, MCP 16773 (3, 46,2-69,3 mm CP); arroio Imbaá, Uruguaiana, 11.X.1997, MCP 20305 (38 (30), 30,9-46,2 mm CP); rio Quaraí-Mirim na estrada entre Uruguaiana e Quaraí, Quaraí, 27.X.1998, MCP 21628 (16 (15), 35,8-48,8 mm CP, 1 d&c 41,17 mm CP); arroio Bagé, afluente do rio Negro, Bagé, 23.IV.2004, MCP 35390 (20 (15), 35,6-53,6 mm CP); rio Itu, afluente do rio Ibicuí, Santiago, 12.V.2001, MCP 46022 (3, 32,6-36,0 mm CP); rio Ibicuí da Faxina, entre Santana do Livramento e Rosário do Sul, Rosário do Sul, 22.X.2001,

UFRGS 5803 (248 (58), 28,7-51,8 mm CP); lajeado Monjolo, afluente do rio Ibicuí, Quevedos, 11.III. 2014, UFRGS 23845 (19 (9), 40,4-66,1 mm CP).

URUGUAI, **Artigas**: arroyo Catalán Grande, 28.II.1982, ZVC-P 11692 (5, 38,6-53,0 mm CP); **Durazno**: arroyo Rolón de Tomás de la Cuadra, s/d, ZVC-P 11772 (1, 66,9 mm CP); **Tacuarembó**: arroio Carpinchuri, afluente do rio Uruguai, Paysandu, 20.IX.2005, UFRGS 7798 (26 (15), 25,8-69,0 mm CP); rio Tacuarembó, 28.V.2005, UFRGS 10949 (2 (1), 47,7 mm CP).

Material examinado, não utilizado nas análises: BRASIL, **Rio Grande do Sul**: *Psalidodon eigenmanniorum*: lagoa das Capivaras, Barra do Ribeiro, 4.VIII.2003, MCN 17343, 15; Fazenda São Miguel, drenagem da laguna dos Patos, Tapes, 6.VIII.2003, MCN 17373, 23; Parque Estadual de Itapeva, arroio que cruza o parque oeste-leste, drenagem do rio Mampituba, 8.XII.2004, MCN 18249, 1; charco na área do Complexo Eólico Atlântica, Palmares do Sul, 15.II.2013, MCN 19783, 4; charco na área do Complexo Eólico Atlântica, Palmares do Sul, 16.II.2003, MCN 19793, 12; lagoa Capão do Fumo na propriedade do Sr. Gustavo Braga, Mostardas, 23.IX.2013, MCN 19868, 20; lagoa Capão do Fumo, Mostardas, 18-19.XI.2013, MCN 19880, 20; açude na fazenda Toca da Coruja, Quaraí, 30.III.2017, MCN 19994, 7.

Comentários. COPE (1894), ao se referir ao exemplar que baseou a descrição da espécie (holótipo), afirmou que ele não possui resquício de mancha umeral ou caudal, embora tenha assinalado que os raios medianos da nadadeira caudal sejam escurecidos. Ao mencionar outros cinco exemplares, informou que todos possuem mancha caudal e destes, quatro apresentam resquícios de mancha umeral. O exame do holótipo e de dois parátipos mostra que nenhum deles possui resquício da segunda mancha e confirma COPE quanto às manchas umeral anterior e caudal. Todos os exemplares examinados neste estudo apresentam a mancha umeral anterior e posterior conspícuas. Em alguns indivíduos foi observada a segunda mancha umeral, porém difusa e, em outros, completamente ausente. A maioria dos espécimes analisados (aproximadamente 93% do total) apresenta as duas manchas umerais nítidas. Essa variação na segunda mancha umeral foi observada em exemplares de diferentes tamanhos, de um mesmo lote ou em lotes diferentes provenientes das três áreas analisadas e não foi relacionada a localidades de coleta, sexos ou estágios ontogenéticos. Conforme nossos resultados, não foi possível estabelecer diferenças que permitissem o reconhecimento de espécies distintas entre as populações analisadas por meio da morfometria, contagens ou presença da segunda mancha umeral. Algumas pequenas variações ocorreram, principalmente, entre as populações de A1 e A3. Tais resultados sinalizam, de maneira geral, que os caracteres mais importantes na diferenciação das populações consistem na forma da primeira mancha umeral e número de cúspides dentárias.

DISCUSSÃO

Embora *Psalidodon eigenmanniorum* apresente os caracteres que diagnosticam o gênero [de acordo com TÉRAN *et al.* (2020)], a espécie apresenta os dentes da série externa do pré-maxilar tricuspídeos e o dente do maxilar com cinco ou menos cúspides. O primeiro caráter difere de uma das condições sinapomórficas dadas pelos mesmos autores para o gênero, que indica dentes da fileira externa do pré-maxilar com cinco ou mais cúspides. Análises futuras, envolvendo caracteres moleculares e morfológicos, permitirão interpretar a presença de três cúspides na fileira externa do pré-maxilar em um contexto filogenético.

Das 32 espécies atualmente alocadas em *Psalidodon*, além de *P. eigenmanniorum*, cinco delas ocorrem no sistema da laguna dos Patos e drenagens circunvizinhas - sistema dos rios Tramandaí/Mampituba e bacia do rio Uruguai (FRICKE *et al.*, 2021), a saber: *P. anisitsi* (Eigenmann, 1907), *P. dissensus* (Lucena & Thofehn, 2013); *P. sp. aff. fasciatus*, *sensu* DE MELO & BUCKUP (2006), *P. ojiara* (Azpelicueta & Garcia, 2000) e *P. xiru* (Lucena, Castro & Bertaco, 2013). *Psalidodon eigenmanniorum* difere de *P. dissensus* e *P. ojiara* por possuir dente no maxilar com 3 a 5 cúspides (vs. 6 a 7), e dentes da fileira externa do pré-maxilar tricuspídeos (vs. pentacuspídeos). Somente da primeira espécie por possuir de 34 a 36 escamas na linha lateral (vs. 35 a 39) e da segunda pelos machos apresentarem ganchos nas nadadeiras anal e pélvicas (vs. ganchos em todas as nadadeiras). De *P. anisitsi* por apresentar linha lateral completa (vs. incompleta). De *P. xiru* por apresentar dentes da fileira externa do pré-maxilar tricuspídeos (vs. pentacuspídeos) e 34 a 36 escamas na linha lateral (vs. 37 a 40).

As análises envolvendo a validação cruzada entre áreas mostram uma maior diferenciação entre as populações geograficamente mais distantes (A1 e A3; Tramandaí/Mampituba e baixo rio Uruguai, respectivamente), com os exemplares da área intermediária (A2, sistema da laguna dos Patos) posicionados de forma sobreposta às outras duas áreas. De acordo com FRANKHAM *et al.* (2002), o que pode ter ocasionado esta sutil diferença entre A1 e A3 é a distância geográfica, que tende a uma maior diversidade genética com o aumento da diferenciação entre populações da mesma espécie. Este isolamento, causado por barreiras geográficas (no caso, drenagens distintas), faz com que cada população desenvolva, ao longo do tempo, características próprias e distintas (LOWE-McCONNELL, 1969). Tais barreiras também impedem ou diminuem o fluxo gênico entre populações, reforçando ainda mais o isolamento e a estruturação independente de cada população.

Em um Teste-T visando comparar exemplares com ganchos (CG) e sem ganchos (SG) na nadadeira anal, observa-se que os indivíduos CG possuem valores maiores para o tamanho do centroide tanto no comparativo geral, quanto no comparativo dentro de cada área. Os exemplares CG também possuem menor variação desse valor, o que pode ser explicado pela possível presença de indivíduos machos que não atingiram a maturidade sexual e, portanto, não possuem

ganchos, sendo identificados como pertencentes ao grupo sem ganchos – e aumentando a variação dos valores para esse grupo. Esse resultado aparentemente contraria o que é relatado na literatura, em que, na descrição das espécies *Deuterodon janeiroensis* (Eigenmann, 1908) e *A. jordanensis* Alcaraz, Pavanelli & Bertaco, 2009, as fêmeas teriam, em média, comprimento padrão maior em relação aos machos (MAZZONI *et al.*, 2005; ALCARAZ *et al.*, 2009), porém, esses estudos levam em consideração apenas uma medida linear (comprimento padrão), enquanto que o tamanho do centroide é baseado em medidas multivariadas, podendo ser relacionado com o tamanho geral do corpo do indivíduo.

Com relação à análise da MANOVA Wilks, os três comparativos obtiveram valores de P significativos, entretanto, observa-se que, no primeiro, o valor para o teste de Wilks foi mais aproximado de zero, indicando diferenças mais significativas entre os grupos. No segundo e no terceiro, os valores do teste de Wilks se aproximam de um, sugerindo que as diferenças mais significativas estão dentro dos grupos e não entre eles. Com base nisso, é possível inferir que as variações de forma mais significativas estão entre as áreas. Na análise da MANOVA par a par, os três comparativos entre as áreas possuem P significativo, entretanto, os maiores valores de F se encontram nas duas primeiras análises (A1 x A2 e A1 x A3, respectivamente), sendo o maior valor na comparação entre A1 e A3. Esse resultado corrobora com o que foi visto anteriormente nas análises com medidas tradicionais e, novamente, coincide com a explicação de FRANKHAM *et al.* (2002) para uma diferenciação maior entre populações mais distantes geograficamente. A diferença entre os exemplares CG e SG pode estar relacionada à presença dos ganchos na nadadeira anal dos machos que, de alguma forma, alterem a forma geral (média) do corpo.

O fenótipo das espécies é diretamente influenciado pelo ambiente em que habitam, podendo causar diferenciações ao longo do tempo em populações isoladas (PERES-NETO, 1999; STREELMAN & DANLEY, 2003). A capacidade de uma mesma espécie se adaptar a diferentes ambientes é relacionada com a plasticidade fenotípica, a qual é presente e bem evidente no gênero *Psalidodon* e relacionados (e.g., *Andromakhe*, *Astyanax* e *Makunaima*) (DE SOUZA *et al.*, 2015).

A plasticidade fenotípica pode ser observada até mesmo entre populações de uma mesma bacia hidrográfica (DOMINGUES *et al.*, 2007; PAZZA *et al.*, 2008), podendo resultar em diferenças morfológicas entre as populações. SANTOS & ARAÚJO (2015) estudando uma espécie do grupo *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) da bacia do rio Paraíba do Sul, utilizando marcos anatômicos e análises morfométricas, mostrou que exemplares coletados em ambientes com características diferentes (lótico e lético) apresentaram diferenciação morfológica. CASTRO *et al.* (2014), afirmaram existir variação morfológica entre duas populações de *Astyanax scabripinnis* (Jenyns, 1842) isoladas por uma queda d'água de mais de 100 metros de altura e localizadas em diferentes altitudes do mesmo rio. Em um estudo mais recente, BONINI-CAMPOS *et al.* (2019) criaram indivíduos de *Megaleporinus macrocephalus* (Garavello

& Britski, 1988) em quatro aquários, cada um com uma diferente posição de forrageamento (posicionamento da comida no aquário) e complexidade estrutural (presença de vegetação e/ou cascalhos). Como resultado, os quatro grupos desenvolveram diferentes padrões de posicionamento da boca e nadadeiras, bem como variação da forma geral do corpo, mostrando como os fatores ambientais influenciam nos traços morfológicos dos indivíduos desde o início de seu desenvolvimento e como isso pode influenciar nas variações morfológicas de populações naturais. Sendo assim, a forma do corpo de um indivíduo e suas alterações, podem estar correlacionadas com os fatores ambientais dos locais onde são encontrados (ABILHOA, 2007). Entre estes fatores mais conhecidos, a variação de temperatura (HUBBS, 1922; BARLOW, 1961; BEACHAM, 1990), velocidade da água (CLAYTOR *et al.*, 1991; McLAUGHLIN & GRANT, 1994; IMRE *et al.*, 2002) e a existência de micro habitats (LUNDBERG & STAGER, 1985; LAYSER & CLADY, 1987; O'REILLY & HORN, 2004), podem induzir a variação intraespecífica em peixes.

Apesar da extensa distribuição de *P. eigenmanniorum*, como mostrou nossos resultados, não é possível reconhecer as populações das diferentes áreas estudadas como espécies distintas. Entretanto, é notável a amplitude de variação em alguns caracteres merísticos, morfométricos e padrão do colorido (variação da segunda mancha umeral), apesar de a espécie ocupar ambientes semelhantes nas diferentes bacias analisadas. Essa variação, embora não significativa para o reconhecimento de espécies, possivelmente demonstre a plasticidade fenotípica entre as populações. Dito isso, fica evidente a necessidade de uma amostragem ampla e da utilização de diferentes metodologias em trabalhos taxonômicos futuros, a fim de obter uma maior confiabilidade na descrição de novas espécies e das suas respectivas variações merísticas e morfométricas, principalmente com táxons amplamente distribuídos e com alto grau de adaptabilidade e plasticidade fenotípica, como o que é observado em *Psalidodon*.

Registros da espécie para as bacias do Paraná-Paraguai podem não corresponder à *P. eigenmanniorum* conforme a redescricao apresentada aqui. Alguns destes registros são identificados como sendo possivelmente da espécie, como "*Astyanax* (= *Psalidodon*) cf. *eigenmanniorum*" ou "*Astyanax* (= *Psalidodon*) aff. *eigenmanniorum*". Por exemplo, com base no material previamente identificado como *A. eigenmanniorum* para o alto rio Paraná, VARI & CASTRO (2007) descreveram *A. bockmanni* (atualmente *P. bockmanni*). MIRANDE *et al.* (2006) descreveram *A. endy* para a bacia do alto rio Bermejo, Argentina, com base em espécimes com caracteres morfológicos similares a de *P. eigenmanniorum*. Várias espécies têm sido descritas para a bacia do rio Paraná e drenagens endorreicas na Argentina com caracteres morfológicos (número de raios da nadadeira anal e de escamas da linha lateral) similares a *P. eigenmanniorum* (e.g., CASCIOTTA *et al.*, 2003; MIQUELARENA *et al.*, 2005; TERÁN *et al.*, 2017). Portanto, é bem provável

que os registros para estas bacias pertençam a outras espécies que não *P. eigenmanniorum*. Lotes do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina (MZUEL) não correspondem a *Psalidodon eigenmanniorum* (F. C. Jerep, comum. pess.) como previamente identificados.

Material comparativo. BRASIL, **São Paulo**: *Astyanax biotae*, arroio tributário do Córrego do Lago, bacia do rio Paraná, Planalto do Sul, 30.X.2011, DZSJRP 13285, 7, DZSJRP 14336, 5; riacho Peroba no Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema, bacia do alto rio Paraná, Jateí, 15.XI.2012, NUP 15137, 18.

BRASIL, **Goiás**: *Psalidodon bockmani*, córrego na estrada Cidade Ocidental-Brasília, Mesquita, MCP 25631.

BRASIL: **Rio Grande do Sul**: *Psalidodon aff. Eigenmanniorum*, rio Santana, próximo à desembocadura do arroio da Cascata, Vacaria, 22.VIII.2009, MCN 18890, 2.

BRASIL, São Paulo: *Psalidodon schubarti* rio Mogi-Guaçu (no baixo curso do rio), Barrinha, 7.VII.2015, LIRP 14915, 32.

ARGENTINA, **Tucumán**: *Psalidodon* sp., afluente na bacia do rio Sali (la Cocha), V.2018, MCP 54141, 10; **Santa Fé**: poça na estrada RN-34, Km 300, drenagem do rio Paraná, IX.2014, MCP 54142, 2. BRASIL, **Santa Catarina**: rio do Engano, próximo à ponte e barragem Passo de Uvá, Itá, 22.IV.1996, MCN 12402, 4; arroio afluente do rio Uruguai ao norte do rio Uvá, 3 km da ponte, Itá, 8.VII.1996, MCN 12716, 2; rio Uruguai, Parque do Estreito, Alto Bela Vista, 12.XII.1996, MCN 13639, 1. BRASIL, **São Paulo**: córrego da Cachoeirinha (afluente da margem esquerda do rio São Marcos) junto à, ponte em estrada de terra próximo à fazenda Beirute, Paracatu, 20.V.2004, LIRP 9986, 42. URUGUAI, **Maldonado**: arroyo José Ignacio, Paso Correa, drenagem do Atlântico, 22.II.2001, ZVC-P 6938, 2; **San José**: Estancia El Relincho, Puntas del Arroyo la Boyada, 5 km al NE de Ecilda Paullier, drenagem do rio de La Plata, 20.IV.1996, ZVC-P 4826, 2.

Agradecimentos A Luiz R. Malabarba (UFRGS) pelo empréstimo dos tipos de *Tetragonopterus eigenmanniorum* que estavam aos seus cuidados e Mariangeles Arce H. (ANSP) por permitir a transferência ao MCP. Pelo empréstimo de material: Juliana Wingert e Luiz R. Malabarba (UFRGS), Francisco Langeani (DZJRP), Weferson J. da Graça e Carla S. Pavanelli (UEM), Marcelo Loureiro (ZVC-P) e Flávio Bockmann (LIRP). A Fernando C. Jerep (UEL) pelo exame e identificação dos lotes do MZUEL. Agradecemos aos revisores pelas contribuições e sugestões ao manuscrito e a Marco A. Azevedo (MCN-SEMA) pela revisão do texto. AACS agradece de forma especial a Charles Fernando dos Santos (Laboratório de Entomologia do MCT-PUCRS) pelo auxílio nas análises morfométricas e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida.

REFERÊNCIAS

- ABELL, R.; THIEME, M. L.; REVENGA, C.; BRYER, M.; KOTTELAT, M.; BOGUTSKAYA, N.; COAD, B.; MANDRAK, N.; BALDERAS, S. C.; BUSSING, W.; STIASNY, M. L. J.; SKELTON, P.; ALLEN, G. R.; UNMACK, P.; NASEKA, A.; NG, R.; SINDORF, N.; ROBERTSON, J.; ARMIJO, E.; HIGGINS, J. V.; HEIBEL, T. J.; WIKRAMANAYAKE, E.; OLSON, D.; LÓPEZ, H. L.; REIS, R. E.; LUNDBERG, J. G.; SABAJ PÉREZ, M. H. & PETRY, P. 2008.

- Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. **BioScience** 58(5):403-414. <https://doi.org/10.1641/B580507>
- ABILHOA, V. 2007. Aspectos da história natural de *Astyanax scabripinnis* Jenyns (Teleostei, Characidae) em um riacho de floresta com araucária no sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 24(4):997-1005. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752007000400016>
- ADAMS, D. C.; ROHLF, F. J. & SLICE, D. E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. **Italian Journal of Zoology** 71(1):5-16. <https://dx.doi.org/10.1080/11250000409356545>
- AGUIRRE, W. & JIMÉNEZ-PRADO, P. 2018. **Guía práctica de morfometría geométrica en la ictiología**. Esmeraldas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeraldas (PUCESE). 104p.
- AITCHINSON, J. 1986. **The statistical analysis of compositional data**. New York, Chapman and Hall. 416p.
- ALCARAZ, H. S. V.; PAVANELLI, C. S. & BERTACO, V. A. 2009. *Astyanax jordanensis* (Ostariophysi: Characidae), a new species from the rio Iguçu basin, Paraná, Brazil. **Neotropical Ichthyology** 7(2):185-190. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252009000200008>
- ALENCAR, C. E. R. D.; LIMA-FILHO, P. A.; MOLINA, W. F. & FREIRE, F. A. M. 2014. Sexual shape dimorphism of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Decapoda, Ucridae) accessed through geometric morphometric. **The Scientific World Journal** 1(2):3-11. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/206168>
- BARLOW, G. W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. **Systematic Zoology** 10(3):105-117. <https://dx.doi.org/10.2307/2411595>
- BEACHAM, T. D. 1990. A genetic analysis of meristic and morphometric variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) at three different temperatures. **Canadian Journal of Zoology** 68(2):225-229. <https://dx.doi.org/10.1139/z90-033>
- BERTACO, V. A. 2014. *Astyanax douradillo*, a new characid fish from the rio Tramandaí system, southern Brazil (Characiformes: Characidae). **Zootaxa** 3794(3):492-500. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3794.3.10>
- BERTACO, V. A. & LUCENA, C. A. S. 2006. Two new species of *Astyanax* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from eastern Brazil, with a synopsis of the *Astyanax scabripinnis* species complex. **Neotropical Ichthyology** 4(1):53-60. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252006000100004>
- BERTACO, V. A.; FERRER, J.; CARVALHO, F. R. & MALABARBA, L. R. 2016. Inventory of the freshwater fishes from a densely collected area in South America - a case study of the current knowledge of Neotropical fish diversity. **Zootaxa** 4138(3):401-440. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4138.3.1>
- BONINI-CAMPOS, B.; LOFEU, L.; BRANDT, R. & KOHLSDORF, T. 2019. Different developmental environments reveal multitrait plastic responses in South American Anostomidae fish. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution** 332(7):238-244. <https://dx.doi.org/10.1002/jez.b.22905>
- BOOKSTEIN, F. L. 1982. Foundations of morphometrics. **Annual Review of Ecology and Systematics** 13(1):451-470.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. **Morphometric Tools for Landmark Data**. Cambridge University Press, New York, Port Chester. 435p.
- CASCIOTTA, J. R.; ALMIRÓN, A. E.; BECHARA, J. A.; ROUX, J. P. & RUIZ DIAZ, F. 2003. *Astyanax pyrandi* sp. n. (Characiformes, Characidae) from the Esteros del Iberá wetland, Argentina. **Revue Suisse de Zoologie** 110(4):807-816.
- CASTRO, J. P.; MOURA, M. O.; MOREIRA-FILHO, O.; SHIBATA, O. A.; SANTOS, M. H.; NOGAROTO, V.; VICARI, M. R.; ALMEIDA, M. C. & ARTONI, R. F. 2014. Evidence of incipient speciation in *Astyanax scabripinnis* species complex (Teleostei: Characidae). **Neotropical Ichthyology** 12(2):429-438. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20130222>
- CLAYTOR, R. R.; MACCRIMMON, H. R. & GOTS, B. L. 1991. Continental and ecological variance components of European and North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) phenotypes. **Biological Journal of the Linnean Society** 44(3):203-229. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00617.x>
- COPE, E. 1894. On the Fishes Obtained by the Naturalist Expedition in Rio Grande do Sul. **Proceedings of the American Philosophical Society** 33(144):84-108. Disponível em <www.jstor.org/stable/983363>. Acessado em 20 de janeiro de 2019.
- DALA-CORTE, R. B. & FIALHO, C. B. 2014. Reproductive tactics and development of sexually dimorphic structures in a stream-dwelling characid fish (*Deuterodon stigmaturos*) from Atlantic Forest. **Environmental Biology of Fishes** 97(10):1119-1127. <https://dx.doi.org/10.1007/s10641-013-0202-y>
- DE MELO, F. A. & BUCKUP, P. A. 2006. *Astyanax henseli*, a new name for *Tetragonopterus aeneus* Hensel, 1870 from southern Brazil (Teleostei: Characiformes). **Neotropical Ichthyology** 4(1):45-52. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252006000100003>
- DE SOUZA, F.; ZUANON, L. A.; FROTA, A.; JUNIOR, L. F. P. & DA SILVA, H. P. 2015. Variação ecomorfológica em populações de *Astyanax aff. paranae* Eigenmann, 1914, na bacia do alto Rio Paraná. **Biota Amazônia** 5(3):44-49. <http://dx.doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v5n3p44-49>
- DOMINGUES, M. D. S.; VICARI, M. R.; ABILHOA, V.; WAMSER, J. P.; CESTARI, M. M.; BERTOLLO, L. A.; DE ALMEIDA, M. C. & ARTONI, R. F. 2007. Cytogenetic and comparative morphology of two allopatric populations of *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Teleostei: Characidae) from upper rio Paraná basin. **Neotropical Ichthyology** 5(1):37-44. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252007000100005>
- EIGENMANN, C. H. 1910. **Catalogue and bibliography of the freshwater fishes of the Americas south of the tropic of Cancer (N° 76)**. Lancaster, Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia, Lancaster. 288p.
- EIGENMANN, C. H. 1921. The American Characidae. Part 3. **Memoirs of the Museum of Comparative Zoology** 43:208-310.
- EIGENMANN, C. H. 1927. The American Characidae. Part 4. **Memoirs of the Museum of Comparative Zoology** 43:311-428.
- FINK, W. L. & WEITZMAN, S. H. 1974. The so-called cheirodontin characids of Central America, with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). **Smithsonian Contributions to Zoology** 172:1-46.
- FRANKHAM, R.; BRISCOE, D. A. & BALLOU, J. D. 2002. **Introduction to conservation genetics**. Cambridge, Cambridge University Press. 617p.
- FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N. & VAN DER LAAN, R. eds. 2021. **Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references**. Disponível em <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>. Acesso em 20.7.2021.
- GARUTTI, V. 1990. Caráter sexual secundário em *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae), relacionado às nadadeiras anal e pélvicas. **Naturalia** 15:109-119.
- GONÇALVES, T. K.; AZEVEDO, M. A.; MALABARBA, L. R. & FIALHO, C. B. 2005. Reproductive biology and development of sexually dimorphic structures in *Aphyocharax anisitsi* (Ostariophysi: Characidae). **Neotropical Ichthyology** 3(3):433-438. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252005000300012>
- HUBBS, C. L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. **The American Naturalist** 56(645):360-372.
- IMRE, I.; McLAUGHLIN, R. L. & NOAKES, D. L. G. 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow. **Journal of Fish Biology** 61(5):1171-1181. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02463.x>
- KLINGENBERG, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources** 11(2):353-357. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- LAMPERT, V. R.; AZEVEDO, M. A. & FIALHO, C. B. 2004. Reproductive biology of *Bryconamericus iheringii* (Ostariophysi: Characidae) from rio Vacacaí, RS, Brazil. **Neotropical Ichthyology** 2(4):209-215. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252004000400003>
- LAMPERT, V. R.; AZEVEDO, M. A. & FIALHO, C. B. 2007. Reproductive biology of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characidae) from the Rio Ibicuí, RS, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 50(6):995-1004. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132007000700011>

- LAYSER, J. B. & CLADY, M. D. 1987. Phenotypic variation of young-of-year bluegills (*Lepomis macrochirus*) among microhabitats. **Copeia** **1987**:702-707. <http://dx.doi.org/10.2307/1445662>
- LOWE-McCONNELL, R. H. 1969. Speciation in tropical freshwater fishes. **Biological Journal of the Linnean Society** **1**(1-2):51-75. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb01812.x>
- LUCENA, C. A. S.; BERTACO, V. A. & BERBIGIER, G. 2013. A new species of *Astyanax* from headwater streams of southern Brazil (Characiformes: Characidae). **Zootaxa** **3700**(2):226-236. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3700.2.2>
- LUNDBERG, J. G. & STAGER, J. C. 1985. Microgeographic diversity in the neotropical knife-fish *Eigenmannia macrops* (Gymnotiformes, Sternopygidae). **Environmental Biology of Fishes** **13**(3):173-181. <https://dx.doi.org/10.1007/BF00000928>
- MACEDO, M. P. 2017. Morfometria geométrica alar como ferramenta para a identificação de três espécies de califorídeos (Diptera: Calliphoridae) no Distrito Federal. **EntomoBrasilis** **10**(1):09-13.
- MALABARBA, L. R. 1989. Histórico sistemático e lista comentada das espécies de peixes de água doce do sistema da Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Série Zoologia** **2**(8):107-179.
- MALABARBA, L. R.; CARVALHO-NETO, P.; BERTACO, V. A.; CARVALHO, T. P.; SANTOS, J. D. & ARTIOLI, L. G. S. 2013. **Guia de identificação dos peixes da bacia do rio Tramandaí**. Porto Alegre, Via Sapiens. 140p.
- MALABARBA, L. R.; CHUCTAYA, J.; HIRSCHMANN, A.; DE OLIVEIRA, E. B. & THOMAZ, A. T. 2020. Hidden or unnoticed? Multiple lines of evidence support the recognition of a new species of *Pseudocorynopoma* (Characidae: Corynopomini). **Journal of Fish Biology** **98**:219-236. <https://doi.org/10.1111/jfb.14572>
- MAZZONI, R.; MENDONÇA, R. S. & CARAMASCHI, E. P. 2005. Reproductive biology of *Astyanax janeiroensis* (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba River, Maricá, RJ, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** **65**(4):643-649. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842005000400012>
- McLAUGHLIN, R. L. & GRANT, J. W. 1994. Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow-vs. fast-running water. **Environmental Biology of Fishes** **39**(3):289-300. <https://dx.doi.org/10.1007/BF00005130>
- MIQUELARENA, A. M.; PROTOGINO, L. C. & LÓPEZ, H. L. 2005. *Astyanax hermosus*, a new species from the Primero River basin, Córdoba, Argentina (Characiformes, Characidae). **Revue Suisse de Zoologie** **112**:13-20.
- MIRANDE, J. M.; AGUILERA, G. & AZPELICUETA, M. D. L. M. 2006. *Astyanax endy* (Characiformes: Characidae), a new fish species from the upper Río Bermejo basin, northwestern Argentina. **Zootaxa** **1286**(1):57-68. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.1286.1.6>
- NÉRIS, N.; VILLALBA, F.; KAMADA, D. & VIRÉ, S. 2010. **Guía de peces del Paraguay**. Asunción, Itaipu Binacional. 299p.
- O'REILLY, K. M. & HORN, M. H. 2004. Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric morphometric analysis. **Journal of Fish Biology** **64**(4):1117-1135. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00379.x>
- PAVANELLI, C. S. & OLIVEIRA, C. A. M. 2009. A redescription of *Astyanax gymnodontus* (Eigenmann, 1911), new combination, a polymorphic characid fish from the rio Iguaçu basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology** **7**(4):569-578. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252009000400003>
- PAZZA, R.; KAWALCO, S. A. F.; PENTEADO, P. R.; KAWALCO, K. F. & ALMEIDA-TOLEDO, L. F. 2008. The species complex *Astyanax fasciatus* Cuvier, 1819 (Teleostei, Characiformes) a multidisciplinary approach. **Journal of Fish Biology** **72**(8):2002-2010. <https://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01837.x>
- PERES-NETO, P. R. 1999. Alguns métodos e estudos em ecomorfologia de peixes de riacho. In: CARAMASHI, E. P.; MAZZONI, R. & PERES-NETO, P. R. eds. **Ecologia de Peixes de Riachos**. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, p.209-236.
- REIS, R. E. & FONTOURA, N. F. 1991. **DATAx – Biometric Data Management System – version 4.1**.
- ROHLF, F. J. 2006. TPSDIG2 for Windows version 2.10. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>. Acesso em: 20.7.2018.
- ROHLF, F. J. 2008. **tpsUtil, file utility program, version 1.40**. Stony Brook, Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- SANTOS, A. B. I. & ARAÚJO, F. G. 2015. Evidence of morphological differences between *Astyanax bimaculatus* (Actinopterygii: Characidae) from reaches above and below dams on a tropical river. **Environmental Biology of Fishes** **98**(1):183-191. <https://dx.doi.org/10.1007/s10641-014-0248-5>
- STREELMAN, J. T. & DANLEY P. D. 2003. The stages of vertebrate evolutionary radiation. **Trends in Ecology & Evolution** **18**(3):126-131. [https://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00036-8](https://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00036-8)
- TAYLOR, W. R. & VAN DYKE, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium** **9**(2):107-109.
- TERÁN, G. E.; BENITEZ, M. F. & MIRANDE, J. M. 2020. Opening the Trojan horse: phylogeny of *Astyanax*, two new genera and resurrection of *Psalidodon* (Teleostei: Characidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** **190**(4):1217-1234. <https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zlaa019>
- TERÁN, G. E.; BUTÍ, C. I. & MIRANDE, J. M. 2017. A new species of *Astyanax* (Ostariophysi: Characidae) from the headwaters of the arheic Río Sucuma, Catamarca, Northwestern Argentina. **Neotropical Ichthyology** **15**(2):e160165. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20160165>
- VARI, R. P. & CASTRO, R. M. 2007. New species of *Astyanax* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from the Upper Rio Paraná System, Brazil. **Copeia** **2007**(1):150-162. [https://dx.doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)7\[150:NSOAO\]2.0.CO;2](https://dx.doi.org/10.1643/0045-8511(2007)7[150:NSOAO]2.0.CO;2)