

## VARIACIÓN DE LA FORMA DEL CUERPO EN EL COMPLEJO *Bryconops melanurus* (CHARACIFORMES: IGUANODECTIDAE) UTILIZANDO MORFOMETRÍA TRADICIONAL Y GEOMÉTRICA

Grace Kohn<sup>1</sup>, Antonio Machado-Allison<sup>1\*</sup> y Barry Chernoff<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Bailey College of the Environment, Wesleyan University, Middletown, CT, USA.

<sup>2</sup>Department of Biology, Wesleyan University, Middletown, CT, USA. <sup>3</sup>Department of Earth & Environmental Sciences, Wesleyan University, Middletown, CT.

\*machado.allison@gmail.com

### RESUMEN

La diversidad a nivel de especies del tetra de agua dulce *Bryconops melanurus* está subestimada y aún es relativamente desconocida. Un mayor nivel de comprensión de la distribución de las especies dentro del género *Bryconops* y la diversidad a nivel de especie de *B. melanurus* permitirá tomar decisiones de gestión de la conservación más efectivas y basadas en datos. Aunque existe literatura sobre *B. melanurus*, no ha habido un examen exhaustivo de la morfometría y los patrones de las diferencias en la forma del cuerpo a nivel continental. Analizamos los efectos de la variación geográfica en la forma del cuerpo en especies dentro del grupo “*melanurus*” en América del Sur utilizando técnicas modernas de morfometría. Se examinaron 554 ejemplares de 16 cuencas hidrográficas y 59 localidades de América del Sur. Los resultados sugieren que existe una amplia variabilidad morfológica. Esta variabilidad en forma, aparentemente es proporcional al tamaño de la muestra. Sin embargo, a pesar de esta limitación, el estudio identifica la presencia de una posible nueva especie de *Bryconops* en el Pantanal (*Bryconops* cf. *melanurus*), así como se redefine a *B. melanurus*.

**Palabras clave:** *Bryconops*, Carácidos, Morfometría, Variación Geográfica, Taxonomía.

### Body shape variation in the *Bryconops melanurus* Complex (Characiformes: Iguanodectidae) using traditional and geometric morphometrics

### ABSTRACT

Species-level diversity of the freshwater tetra *Bryconops melanurus* is underestimated and still relatively unknown. A greater level of understanding of species distribution within the genus *Bryconops* and species-level diversity of *B. melanurus* will allow for more data driven and effective conservation management decisions. Although there is literature on *B. melanurus*, there has not been a thorough examination of morphometrics and patterns of body shape differences at continental level. We analyze the effects of geographic variation on body shape within the *melanurus* species-group across South America using modern techniques of morphometrics. 554 specimens from 16 river basins and 59 localities in South America were examined. The results suggest that there is a wide morphological variability. This variability in form is apparently proportional to the size of the sample. However, despite this limitation, the study identifies the presence of a possible new species of *Bryconops* in the Pantanal (*Bryconops* cf. *melanurus*), as well as redefines *B. melanurus*.

**Keywords:** *Bryconops*, Characids, Morphometrics, Geographic Variation, Taxonomy.

## INTRODUCCIÓN

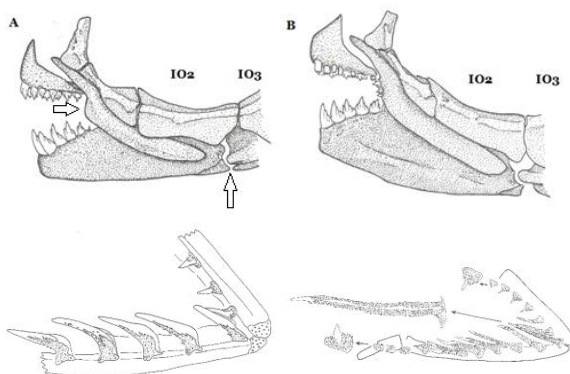
Actualmente, el género *Bryconops* (Kner, 1858) contiene 27 especies descritas (Tabla 1), lo que lo convierte en el género más rico en especies de la familia Iguanodectidae (Chernoff y Machado-Allison, 1999; 2005; Silva-Oliveira *y col.*, 2020; 2021). El género incluye especies de pequeño tamaño (Guedes *y col.*, 2016; Silva-Oliveira *y col.*, 2018, 2019a); Wingert *y col.*, 2018) de las cuencas fluviales cis-andinas de agua dulce de América del Sur (incluidos el Orinoco, la Amazonía y Paraguay), así como de pequeños drenajes costeros atlánticos que van desde Venezuela hasta el río Parnaíba en Brasil (Fricke *y col.*, 2022; Silva-Oliveira *y col.*, 2020, 2021; van der Sleen y Moreira, 2018). Las especies de *Bryconops* se encuentran típicamente en hábitats lóticos con aguas ácidas y claras o negras, muchas especies también se pueden encontrar en hábitats de morichal, veredas o aguajal (Chernoff y Machado-Allison, 2005). El género *Bryconops* contiene especies que pueden reconocerse por tres caracteres sinapomórficos: (i) el borde ventral del maxilar se curva bruscamente hacia atrás, casi 90 grados, extendiéndose hasta la cavidad cuadrática del articular; (ii) antorbital con canal sensorial infraorbitario bien desarrollado; y (iii) canal sensorial supraorbitario que se extiende hasta las escamas nucales (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira *y col.*, 2020).

**Tabla 1.** Especies válidas del género *Bryconops* (subgéneros *Bryconops* y *Creatochanes*).

Especies	Autor(es)
<i>Bryconops</i> (subgénero <i>Bryconops</i> )	
<i>Bryconops alburnoides</i>	Kner, 1858
<i>Bryconops allisoni</i>	Silva-Oliveira, Canto & Ribeiro, 2019
<i>Bryconops caudomaculatus</i>	(Günther, 1864)
<i>Bryconops collettei</i>	Chernoff & Machado-Allison, 2005
<i>Bryconops cyrtogaster</i>	Norman, 1926 (since, Silva-Oliveira, <i>y col.</i> , 2020)
<i>Bryconops disruptus</i>	Chernoff & Machado-Allison, 1997
<i>Bryconops durbini</i>	(Eigenmann, 1908)
<i>Bryconops florenceae</i>	Silva-Oliveira <i>y col.</i> , 2021
<i>Bryconops gracilis</i>	(Eigenmann, 1908)
<i>Bryconops hexalepis</i>	Guedes, Oliveira & Lucinda 2019
<i>Bryconops magoi</i>	Chernoff & Machado-Allison, 2005
<i>Bryconops piracolina</i>	Wingert & Malabarba, 2011
<i>Bryconops rheorubrum</i>	Silva-Oliveira, Sabaj Pérez, Ota & Rapp Py-Daniel, 2019
<i>Bryconops tocartinensis</i>	Guedes, Oliveira & Lucinda 2016
<i>Bryconops</i> (subgénero <i>Creatochanes</i> )	
<i>Bryconops affinis</i>	(Günther, 1864)
<i>Bryconops chemoffi</i>	Silva-Oliveira, <i>y col.</i> 2018
<i>Bryconops colanegra</i>	Chernoff & Machado-Allison, 1999
<i>Bryconops colaroja</i>	Chernoff & Machado-Allison, 1999
<i>Bryconops giacoptinii</i>	(Fernández-Yépez, 1950)
<i>Bryconops humeralis</i>	Machado-Allison, Chernoff & Backup, 1996
<i>Bryconops imitator</i>	Chernoff <i>y col.</i> , 2002
<i>Bryconops inpai</i>	Knöppel, Junk & Géry, 1968
<i>Bryconops marabaixo</i>	Silva-Oliveira, <i>y col.</i> , 2020
<i>Bryconops melanurus</i>	(Bloch, 1974)
<i>Bryconops munduruku</i>	Silva-Oliveira, Canto & Ribeiro, 2015
<i>Bryconops transitoria</i> <sup>1</sup>	(Steindachner, 1915)
<i>Bryconops sapezal</i>	Wingert, <i>y col.</i> 2018
<i>Bryconops vibex</i>	Machado-Allison, Chernoff & Backup, 1996

<sup>1</sup> el estatus de *B. transitoria* es incierto. Posible sinónimo de *B. melanurus*.

*Bryconops* incluye especies que se han agrupado en dos subgéneros: *Bryconops* y *Creatochanes* (Gery, 1977; Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira y col., 2021). Chernoff y Machado-Allison (1999) categorizaron los dos con base en tres criterios: (i) número de dientes maxilares; (ii) extensión posterior del maxilar; y (iii) existencia o ausencia de un espacio en forma de “V” entre la unión del segundo y tercer hueso infraorbitario (SO<sub>2</sub>, SO<sub>3</sub>) (Figura 1). El subgénero *Bryconops* (i) típicamente carece de diente maxilar o posee un pequeño diente cónico, (ii) el margen posterior del maxilar no alcanza la unión de SO<sub>2</sub> y SO<sub>3</sub>, creando un espacio en forma de “V” y (iii) branquispinas poco numerosas, cortas, débiles y con pocas espinulas. Por otro lado, el subgénero *Creatochanes* tiene: (i) maxilar con 1-3 dientes, amplios con 3-5 cúspides, (ii) la extensión posterior del maxilar alcanza la unión de SO<sub>2</sub> y SO<sub>3</sub>, sin espacio entre estos huesos suborbitarios y (iii) branquispinas numerosas, largas, bien osificadas y cubiertas de espinulas (Machado-Allison y col 1993; Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira y col., 2019a).



**Figura 1.** A. *Bryconops* (*B.*) *caudomaculatus*; B. *Bryconops* (*C.*) *affinis*. Mostrando el espacio formado entre el segundo y tercer hueso infraorbitario, forma y distancia maxilar, distribución de los dientes maxilares y morfología de branquispinas en especies de los subgéneros *Bryconops* y *Creatochanes*.

Dentro del subgénero *Creatochanes*, el “grupo de especies de *melanurus*” es particularmente interesante de estudiar porque la diversidad a nivel de especie está subestimada y todavía es relativamente desconocida. Si *B. melanurus* es una sola especie ampliamente distribuida o múltiples especies geográficamente aisladas sigue abierto a debate. Por otro lado, *B. cyrtogaster* ya no se considera sinónimo de *B. melanurus* (Silva-Oliveira y col., 2020). Este estudio confirma las dudas anteriores de Géry y col. (1991) y Planquette y col. (1996) de que *B. cyrtogaster* es una especie válida. *B. cyrtogaster* y *B. melanurus* pertenecen a dos subgéneros diferentes y, por lo tanto, no pueden ser sinónimos. *B. cyrtogaster* tiene una abertura en forma de V en la unión de SO<sub>2</sub> y SO<sub>3</sub>, así como un maxilar más corto (Figura 1A), una característica

definitoria del género *Bryconops* (subgénero *Bryconops*) (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Silva-Oliveira *y col.*, 2019a). Sin embargo, a pesar de este progreso, es posible que otras especies distintas todavía sean consideradas erróneamente sinónimas de *B. melanurus*.

Sidlauskas *y col.* (2005) encontraron determinantes ambientales significativos en la forma corporal de *B. cf. melanurus* en el Pantanal brasileño, lo que sugiere que puede haber una variación importante entre las poblaciones ampliamente distribuidas de *B. melanurus* (Sidlauskas *y col.*, 2005). En su estudio utilizaron la morfometría para analizar la diferencia en la forma del cuerpo, siguiendo a otros que emplearon técnicas modernas de morfometría y ADN para distinguir especies únicas de poblaciones ampliamente distribuidas (Chernoff *y col.*, 1999; 2002; Chernoff y Machado-Allison, 2005; Sidlauskas *y col.*, 2011; Silva-Oliveira *y col.*, 2019b; 2020). Sidlauskas *y col.* (2005) realizaron análisis morfométricos de 220 ejemplares de *Bryconops cf. melanurus*. El estudio se centró en individuos en diferentes regiones geográficas del Pantanal para analizar el efecto de las condiciones ambientales en la forma corporal. En última instancia, descubrieron que la velocidad del agua probablemente contribuye a la diferencia de forma corporal (Sidlauskas *y col.*, 2005). Los peces que viven en aguas rápidas necesitan nadar más durante periodos sostenidos de tiempo, lo que se ve facilitado por la aerodinámica del cuerpo, ya que aumenta el rendimiento y reduce la resistencia (Bisson *y col.*, 1988; Sidlauskas *y col.*, 2005; Webb, 1984). Por lo tanto, no es de extrañar que Sidlauskas *y col.* (2005) encontraran que los peces en aguas más rápidas eran más aerodinámicos, delgados y tenían cuerpos poco profundos con pedúnculos caudales más largos y estrechos (Chernoff, 1982; Claytor *y col.*, 1991; Imre *y col.*, 2002; McLaughlin y Grant, 1994; Sidlauskas *y col.*, 2005). En contraste, los peces en grandes ríos, remansos y pantanos tenían cuerpos más profundos y pedúnculos caudales más cortos (Sidlauskas *y col.*, 2005). Estos resultados, que establecen una correlación entre la forma corporal y los determinantes ambientales, reflejan otros estudios sobre este fenómeno (Chernoff, 1982; Marcil *y col.*, 2006).

Aunque existen estudios previos sobre *Bryconops melanurus*, aún no ha producido un examen exhaustivo de la variación morfométrica en la forma del cuerpo a lo largo de su distribución geográfica. Por lo tanto, analizamos la variación de la forma del cuerpo dentro del grupo de especies reconocidas como “*melanurus*” en varias localidades de América del Sur utilizando técnicas modernas de morfometría. Este trabajo tiene como objetivos:

- (i) Describir los cambios morfométricos de poblaciones identificadas como *B. melanurus* en diferentes cuencas en América del Sur;
- (ii) Diagnosticar y describir adecuadamente a *B. melanurus* proveniente de su localidad tipo, y
- (iii) Diagnosticar y describir la población del Pantanal como *Bryconops cf. melanurus* en espera de una revisión adecuada del género.

## MÉTODOS

Después de excluir a los individuos muy contorsionados, medimos 554 ejemplares de *Bryconops melanurus* con una longitud estándar (LE) entre 15,47 mm a 83,74 mm. Se incluyeron ejemplares de 59 localidades en 6 países diferentes de América del Sur (Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Bolivia, Brasil y Perú) donde esta especie había sido señalada. Las 59 localidades de muestreo se clasificaron en 3 regiones geográficas (cuenca de los ríos de las Guyanas, Amazonas y Paraguay) y 16 cuencas hidrográficas diferentes (Figura 2, Tabla 2 y Apéndice I).

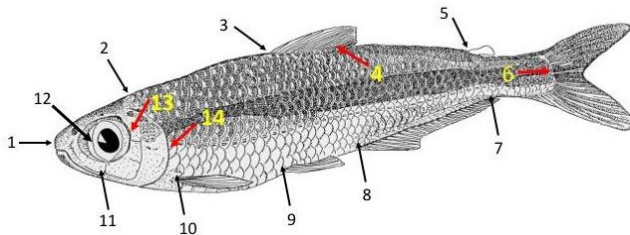


**Figura 2.** Mapa de América del Sur mostrando la distribución de las colecciones de *Bryconops melanurus*. Los círculos amarillos representan las localidades utilizadas y clasificadas de acuerdo con las cuencas (Tabla 2).

**Tabla 2.** Clasificación de las 59 localidades incluidas en 3 regiones geográficas y 16 cuencas utilizadas en este estudio (detalles en Apéndice I).

Guyanas		Amazonas		Paraguay	
Cuenca	País	Cuenca	País	Cuenca	País
Essequibo	Guyana	Itenez-Mamoré	Bolivia	Paraguay	Brasil
Demerara	Guyana	Madre de Dios	Bolivia		
Mahaica	Guyana	Branco	Brasil		
Berbice	Guyana	Araguari	Brasil		
Maroni	Suriname	Xingu	Brasil		
Nickeri	Surinam	Madre de Dios	Perú		
Saramacca	Surinam	Amazonas	Perú		
Maroni (Sup.)	French Guiana				

**Puntos de referencia y colección de datos.** Para cuantificar la variación fenotípica de los ejemplares de *Bryconops melanurus*, utilizamos el análisis de deformación relativa (GM) (Bookstein, 1989, 1991; Rohlf, 1993) en 14 puntos (hitos) de referencia digitalizados por ejemplar (Figura 3) y análisis de componentes principales (PCA) en 28 mediciones entre puntos de referencia (Apéndice II). Nuestra elección de puntos de referencia refleja los estudios sobre otras especies (Chernoff *y col.*, 2020) y de *Bryconops* (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Machado-Allison *y col.*, 1996; Machado-Allison y Chernoff, 1997).



**Figura 3.** Contorno de *B. melanurus* que muestra la ubicación de los 14 puntos de referencia digitalizados. Los puntos de referencia digitalizados: 1 punta de hocico; 2 supraoccipital; 3 origen de la aleta dorsal; 4 final de la aleta dorsal; 5 origen aleta adiposa; 6 base hipural; 7 final de la aleta anal; 8 origen de la aleta anal; 9 inserción de la aleta pélvica; 10 origen de la aleta pectoral; 11 extremo posterior del maxilar; 12 margen anterior de la órbita; 13 margen de la posterior órbita; 14 margen óseo posterior del opérculo (parte posterior de la cabeza).

Once de los 14 puntos de referencia morfológicos se identificaron en los ejemplares utilizando alfileres entomológicos (0000). La punta del hocico y el diámetro del ojo no estaban fijados. Las muestras se suspendieron en una cuna poco profunda justo encima de la superficie de un escáner Epson de pantalla plana. Una pequeña regla actuó como escala. El color y el contraste de las imágenes se ajustaron para obtener claridad según fuera necesario (Chernoff *y col.*, 2020).

Se tomaron coordenadas de pantalla 2D de 14 puntos de referencia morfológicos digitalizando imágenes de cada ejemplar en tpsDIG2 ver. 2.31 (Chernoff *y col.*, 2005, 2020; Rohlf, 2006). Los archivos TpsDIG se ejecutaron a través del programa informático Rstudio llamado CoordProc. CoordProc escaló las coordenadas de la pantalla en mm y produjo tres archivos de datos utilizados para la comparación de la forma del cuerpo de todos los ejemplares: (i) proporciones que se utilizaron para el análisis descriptivo; (ii) 28 distancias lineales entre los 14 puntos de referencia fueron calculadas. Los registros de estas distancias se utilizaron para las pruebas de PCA; y (iii) Las coordenadas escaladas en mm se utilizaron directamente para GM (Chernoff *y col.*, 2005; Chernoff y Machado-Allison, 1999).

**Análisis Descriptivo.** Se calcularon el mínimo, el máximo, la media y la desviación estándar (DE) de las 28 distancias lineales medidas con PAST versión 4.0 para cada cuenca hidrográfica individual. Sin embargo, aunque la mayoría de las cuencas se calcularon individualmente y se agruparon por país, estos análisis también se calcularon por separado solo para las Guayanas (Apéndice III, Tablas III.1-III.5). La distancia entre puntos de referencia desde el extremo posterior del maxilar hasta la inserción de la aleta pélvica (Maxt-Oripel) no produjo resultados en PAST.

**Análisis de componentes principales (PCA).** Utilizando la matriz de covarianza implementada por la versión 4.0 de PAST, se calcularon los componentes principales (PC) para dos subgrupos de datos diferentes: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) las 16 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. El ACP produjo cuatro resultados que se utilizaron: varianza porcentual de cada PC, coeficientes de PC, valores y diagramas de dispersión. Solo se utilizaron los tres primeros PC para el análisis (PC1-3), ya que representaron el mayor porcentaje de varianza (Apéndice IV, Tablas IV.1 y IV.2). Se trazaron los valores de PCA y se delinearón las poblaciones utilizando polígonos que incluyen todos los valores para cada cuenca. Para el análisis comparativo se utilizaron diagramas de dispersión de PC1-3 en el eje x-y. Los gráficos demostraron los principales patrones de varianza y fueron útiles para evaluar la estructura del grupo (Figuras 5,7, 9 y 13) (Chernoff y col., 2005). Los coeficientes de PC se utilizaron para crear ilustraciones de PC1-3 en los contornos de los peces. Sirvieron como ayuda para ayudar a visualizar las formas del cuerpo en los extremos del eje PC (Figuras 6 y 8).

**Análisis de Deformación Corporal (RWA) o Morfometría Geométrica (GM).** Las formas de todos los ejemplares se compararon a partir de sus configuraciones de referencia utilizando GM, calculado en la versión 4.0 de PAST (Chernoff y col., 2002). Antes del análisis, las configuraciones de puntos de referencia 2D se procesaron utilizando el análisis de "Procrustes" para eliminar el efecto del escalado, la rotación y la orientación en los datos de coordenadas (Chernoff y col., 2005). Después de la superposición, las coordenadas de "Procrustes" de cada ejemplar se proyectaron en un solo punto en un espacio de forma común (Cooke y Terhune, 2014). En otras palabras, la transformación de "Procrustes" eliminó el "factor" tamaño del análisis al descartar el tamaño del centroide y crear variables sin tamaño. GM produjo tres resultados que se utilizaron en este estudio: valores RW, diagramas de dispersión y gráficos de deformación. Solo se utilizaron los tres primeros componentes del RW para el análisis (RW1-3), ya que describieron el mayor porcentaje de varianza (Apéndice VI, Tablas VI.1 y VI.2). Los valores del RW se trazaron y circunscribieron mediante un polígono para cada grupo de cuencas hidrográficas. Estos diagramas de dispersión proporcionaron información sobre la distribución de los datos desde la forma media sobre el intervalo de la variable (Cabuga, 2016). Al graficar

los principales patrones de varianza, se pudo evaluar la estructura del grupo y las hipótesis (Chernoff *y col.*, 2005). Se crearon rejillas de deformación de configuraciones emblemáticas y se utilizaron para mostrar las diferencias en la forma del cuerpo entre todos los ejemplares (Chernoff *y col.*, 2005). GM mapeó una configuración de referencia de puntos de referencia (la forma promedio del cuerpo del ejemplar de la muestra total) con la que se podrían comparar los puntos de referencia de los ejemplares bajo estudio. En cada coordenada de referencia, los puntos de referencia de los ejemplares de estudio se deformarían positiva o negativamente en comparación con la configuración de referencia. Estas diferencias se visualizaron como una flexión o deformación de la rejilla (Cooke y Terhune, 2014; Marcus *y col.*, 2013). Utilizando los valores de los diagramas de dispersión, se utilizaron rejillas de deformación de las formas del cuerpo de los peces en los extremos negativos y positivos de los ejes RW para el análisis. Se activaron los factores de expansión, que colocaron un degradado de color (rojo a azul) sobre estas. El gradiente ilustraba visualmente la velocidad del cambio en cada punto de referencia, siendo el rojo el más rápido y el azul oscuro el más lento.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

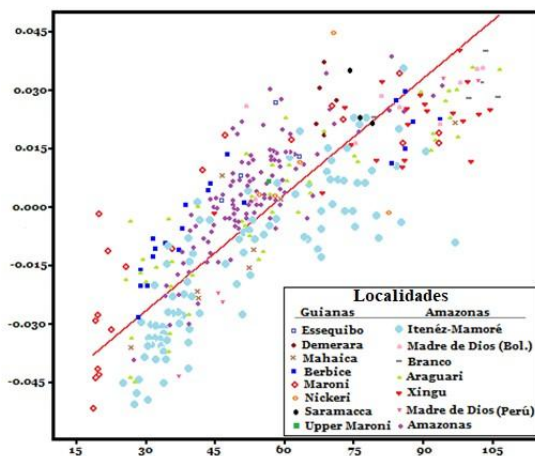
**1. Análisis estadísticos (Análisis de Regresión de Ejes Mayores AREM/ANCOVA).** Utilizando la versión 4.0 de PAST, se calculó la regresión del eje mayor reducido (AREM) en tamaño (LE; longitud estándar) y PC1 para probar si diferentes poblaciones estaban creciendo a la misma velocidad. Se utilizó AREM en lugar de regresión de mínimos cuadrados porque ambos ejes se midieron con error. La cuenca del río Paraguay se eliminó de este análisis debido a que era muy distinta en la primera regresión. Se realizó una segunda regresión excluyendo el río Paraguay. Los resultados de la segunda regresión indicaron que PC1 fue un vector alométrico (Figura 4, Tabla 3). Por lo tanto, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para probar si los valores de PC1 y RW1 cambiaban de forma alométricamente con respecto a LE de la misma manera entre las poblaciones de cuencas hidrográficas.

**Tabla 3.** Resultados de la Regresión/AREM para determinar la correlación del PC1 con tamaño (LE). Río Paraguay excluido.

Correlación				
r	r <sup>2</sup>	t	p (uncorr).	permutación p.
0,81693	0,66737	27,135	9,6876E-90	0,0001

Se ejecutó un ANCOVA unidireccional tal como se implementó en la versión 4.0 de PAST. Este análisis analizó la relación entre PC1 y RW1 con respecto a la LE con el fin de probar las diferencias alométricas de pendientes para 9 poblaciones de cuencas hidrográficas diferentes (Demerara, Mahaica, Berbice, Maroni, Itenez-Mamoré, Madre de Dios,

Paraguay, Araguari y Xingú). Las cuencas fluviales con menos de 7 ejemplares se eliminaron del análisis debido al pequeño tamaño de la muestra. El análisis comparó pares de poblaciones de cuencas, probando pendientes y grandes medias de manera jerárquica. La relación entre el tamaño y PC1 y el tamaño y RW1 se probó en dos análisis separados (Apéndice V, Tablas. V.1 y V.2).



**Figura 4.** Resultados del Análisis de Regresión (RMA) PC1 vs tamaño (LE). Cuenca del Río Paraguay excluida.

**2. Transformación Logarítmica de Datos (Log transform data).**  
**Análisis de covarianza (ANCOVA).** El método de Regresión (AREM) de PC1 y Largo Estándar (LE) SL de todas las cuencas estudiadas exceptuando el sistema del Paraguay fue utilizado para este análisis. Las poblaciones de las Guayanas (Guianas) mostraron la tendencia de colocarse por encima de la línea de regresión, mientras aquellas del Amazonas mostraron estar por debajo (Tabla 3, Figura 4.). Estos resultados indican dos cosas: (i) PC1 es un vector alométrico; y (ii) las poblaciones de las cuencas hidrográficas son probablemente distintas porque demuestran que el cambio de forma dependiente del tamaño, inherente a PC1 y en relación con LE, difiere significativamente entre cuencas. También se analizaron los residuos y no hubo desviación de la distribución logarítmica normal.

Se calculó un ANCOVA de 9 cuencas hidrográficas debido a los resultados significativos de la regresión. Se realizaron dos análisis separados para ver si los valores de PC1 y RW1 cambiaban con respecto al tamaño de manera similar en todas las cuencas con tamaños de muestra mayores de 7 individuos. Se trata de un análisis jerárquico en el

que se compararon pares de poblaciones de cuencas. Probamos la homogeneidad de las pendientes y, si eran homogéneas, ajustamos las medias generales, en ese orden respectivo (Apéndice V Tablas V.1 y V.2).

La cuenca del río Paraguay fue la única población que rechazó la hipótesis nula de homogeneidad para todas las pruebas (PC1 *vs* LE y RW1 *vs* LE) con respecto a cada población de la cuenca hidrográfica (Apéndice V Tablas V.1 y V.2). A veces las pendientes eran homogéneas, sin embargo, las medias ajustadas siempre fueron significativamente diferentes ( $P < 0,05$ ). En el análisis entre PC1 y LE se rechazó la homogeneidad de pendientes 5 de 8 de las pruebas comparativas (62,5%). En el análisis entre RW1 y SL, solo se rechazó la homogeneidad de pendientes 2 de 8 de las pruebas comparativas (25%), sin embargo, se rechazó la homogeneidad de medias ajustadas para cada una de estas pruebas.

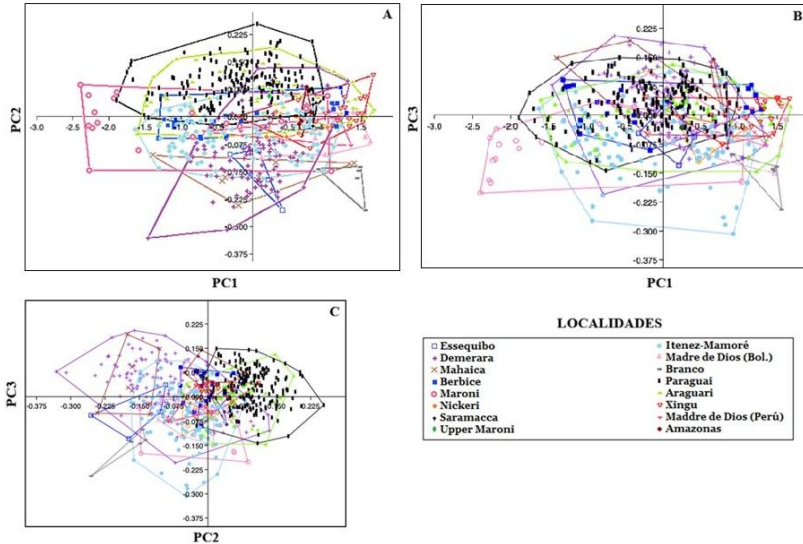
Al igual que la cuenca del Paraguay, la cuenca del río Iténez-Mamoré rechazó la hipótesis nula de homogeneidad para todas las pruebas de cuenca pareadas de PC1 *vs* LE (Tabla V.1). Sin embargo, el Iténez-Mamoré no rechazó la hipótesis nula de homogeneidad con RW *vs* LE cuando se comparó con la Cuenca del Río Mahaica (Tabla V.2). Si bien hubo muchas diferencias significativas entre las pendientes o las medias ajustadas entre las comparaciones de cuencas, no hubo necesariamente un patrón en estas diferencias.

**3. Análisis de componentes principales (PCA).** Se calculó el PCA para dos subgrupos diferentes de datos: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) las 16 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. Los PC1-3 fueron los únicos PC comparados para el análisis.

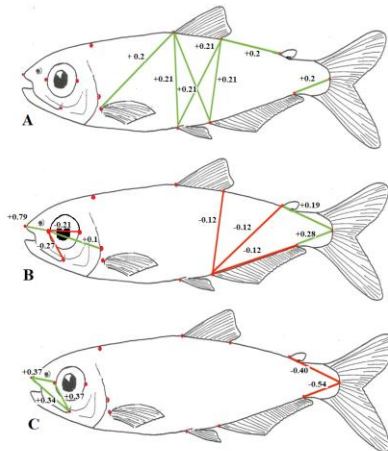
*Resultados del subgrupo 1:* En conjunto, el PC1-3 resumió el 97,4% de la variación total de la forma, con un 94,9% en el PC1, un 1,5% en el PC2 y un 0,96% en el PC3. Es probable que el PC1 todavía esté relacionado con el tamaño, ya que representó el mayor porcentaje de varianza (Valor propio: 0,64) (Apéndice IV, Tabla IV.1). Se graficaron los valores de PC1-3 para comparar su efecto en la variación de la forma corporal (Figura 5 A, B y C). Los polígonos representan el espacio más pequeño que contiene todos los valores de individuos en una cuenca fluvial y se utilizaron para evaluar la estructura del grupo. Las superposiciones en el diagrama de dispersión sugerirían que los grupos no se distinguen entre sí.

Examinamos los diagramas de dispersión y encontramos grandes cantidades de superposición. Aunque hubo cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma del cuerpo, ninguna población ocupó consistentemente su propio espacio de forma distintiva. En general, no hubo mucho patrón de separación en las 16 cuencas hidrográficas analizadas.

Los Coeficientes de Componentes Principales (PPC) se utilizaron para crear ilustraciones de PC1-3 en los contornos de los peces (Figura 6 A, B y C) para ayudar a la visualización de la versión más positiva y negativa de la forma del cuerpo de los peces.



**Figura 5.** Diagramas de dispersión de PC1-PC2 (A), PC1-PC3 (B) y PC2-PC3 (C) categorizados por cuenca hidrográfica. Resultados para las 16 cuencas hidrográficas.



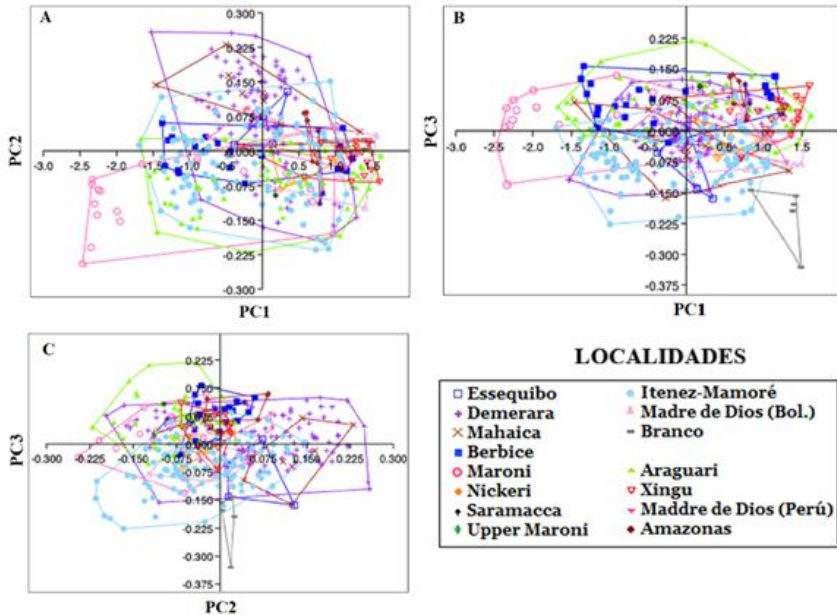
**Figura 6.** Dibujo de contornos mostrando los coeficientes en PC1 a PC3 (A-C). Resultados de las 16 cuencas. (Valores del Apéndice IV, Tablas IV.1 y IV.2). Alometrias positivas en verde; Alometrias negativas en rojo.

PC1 describió principalmente la variación en la profundidad de la región del cuerpo medio (Dor-Pelv, Dorter-Origanal, Dorter-Origpelv, Origidor-Origanal, Origidor-Origpec), la longitud del extremo de la aleta dorsal hasta el origen adiposo (Dorter-Origadi) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L.). A medida que los valores aumentaban en PC1, el cuerpo se hacía más grande y profundo, la distancia entre el extremo de la aleta dorsal y el origen de la aleta adiposa aumentaba, y el pedúnculo caudal se alargaba. A medida que los valores disminuyeron en PC1, el cuerpo se hizo más y más estrecho, la distancia entre el extremo de la aleta dorsal y el origen de la aleta adiposa disminuyó y el pedúnculo caudal se acortó (Figura 6A).

El PC2 describió principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), el diámetro del ojo (Eyediam), la longitud de la mandíbula (Orborig-Maxt), la longitud de la cabeza (HeadL), la profundidad de la región media del cuerpo (Dorter-Origanal y Origadi-Origanal), la longitud de la base de la aleta anal (Baseanal) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L. y Origadi-Caudpedt). A medida que los valores aumentaban en PC2, la cabeza se alargaba y expandía (hocico más largo, diámetro del ojo más ancho, longitud de la mandíbula más larga), el cuerpo se volvía más profundo y largo, la base de la aleta anal se alargaba y el pedúnculo caudal se alargaba. A medida que los valores disminuyeron en PC2, la cabeza se volvió más estrecha y pequeña (hocico más corto, diámetro del ojo más pequeño, longitud de la mandíbula más corta), el cuerpo se volvió más estrecho y corto, la base de la aleta anal se acortó y el pedúnculo caudal se acortó (Figura 6B).

PC3 describe principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), la longitud de la mandíbula (MaxL y Orborig-Maxt) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L. y Origadi-Caudpedt). A medida que los valores aumentaron en PC3, la cabeza se expandió y la longitud del hocico, la mandíbula y el pedúnculo caudal aumentaron. A medida que los valores disminuyeron en PC3, la cabeza se encogió y la longitud del hocico, la mandíbula y el pedúnculo caudal disminuyeron (Figura 6C).

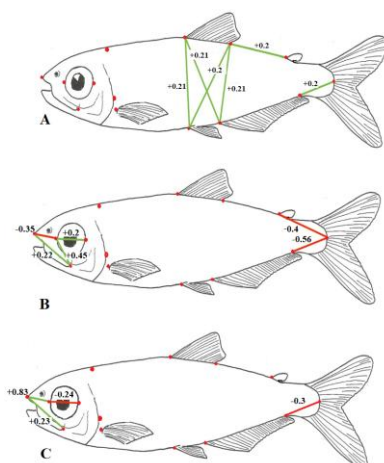
*Resultados del subgrupo 2* (sin cuenca del Paraguay): En conjunto, el PC1-3 resumió el 97,9% de la variación total de la forma, con un 95,9% en el PC1, un 1,2% en el PC2 y un 0,77% en el PC3. Es probable que el PC1 todavía esté relacionado con el tamaño, ya que representó el mayor porcentaje de varianza (Valor propio = 0,77) (Apéndice IV, Tabla IV.2). Los valores de PC1-3 se trazaron entre sí para comparar su efecto en la variación de la forma del cuerpo (Figura 7 A, B y C). Los polígonos delinearon cada grupo de cuenca fluvial con el fin de evaluar la estructura del grupo y probar que solo había un grupo estadístico presente.



**Figura 7.** Diagramas de dispersión de: PC1-PC2 (A), PC1-PC3 (B) y PC2-PC3 (C) Categorizados por cuencas. Cuenca del Río Paraguay excluida.

Encontramos que, sin la cuenca del Río Paraguay en este análisis, los diagramas de dispersión estaban menos comprimidos debido a que la varianza explicada no era ortogonal a la varianza explicada con las poblaciones del Río Paraguay incluidas. Examinamos los diagramas de dispersión para la superposición de las poblaciones de las cuencas fluviales, lo que sugeriría que los grupos pueden no distinguirse entre sí. A pesar de cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma corporal, la mayoría de las poblaciones ocuparon consistentemente su propio espacio de forma.

A pesar de cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma corporal, la mayoría de las poblaciones ocuparon consistentemente su propio espacio de forma. Sin embargo, PC3 identificó un patrón de variación en el que la población del río Branco ocupaba una sección distinta del espacio de forma (Figura 7B y C). Se utilizaron coeficientes PC para crear ilustraciones de peces de PC1-3 para ayudar en la visualización de la versión más positiva y negativa de la forma del cuerpo del pez (Figura 8A-C).



**Figura 8.** Esquemas mostrando los coeficientes de PC1 a PC3. Río Paraguay excluido.

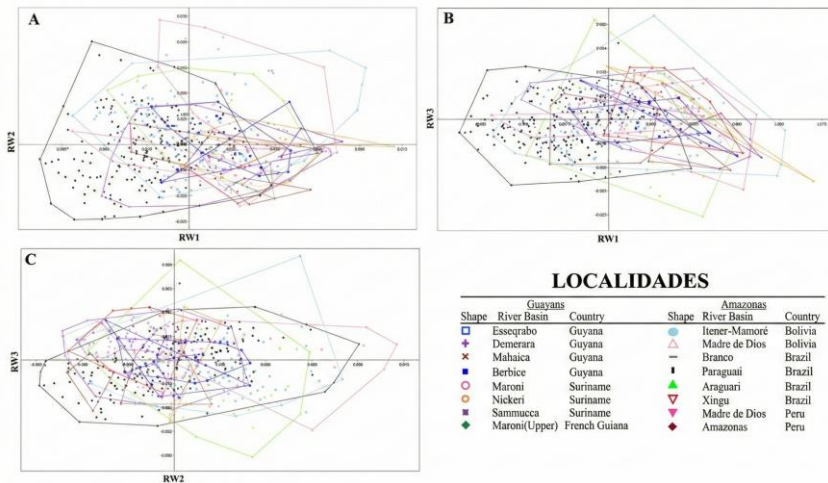
PC1 (Figura 8A) describió variación principalmente en la profundidad de la región media del cuerpo (Dor-Pelv, Dorter-Orignal, Dorter-Origpelv y Origidor-Orignal), la longitud del extremo de la aleta dorsal hasta el origen adiposo (Dorter-Origadi) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L.). A medida que los valores aumentaban en PC1, el cuerpo se volvía más grande y profundo, con un pedúnculo caudal más largo. A medida que los valores disminuyeron en PC1, el cuerpo se hizo más pequeño y estrecho, con un pedúnculo caudal más corto.

El PC2 (Figura 8B) describió principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), el diámetro del ojo (Eyediam), la longitud de la mandíbula (MaxL y Orborig-Maxt) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L. y Origadi-Caudpedt). A medida que los valores aumentaron en PC2, el hocico se hizo más largo, el diámetro del ojo más ancho, la longitud de la mandíbula más larga y la longitud del pedúnculo caudal más larga. A medida que los valores disminuyeron en PC2, el hocico se hizo más corto, el diámetro del ojo más pequeño, la longitud de la mandíbula más corta y el pedúnculo caudal más corto.

PC3 (Figura 8C) describe principalmente la variación en la longitud del hocico (SnoutL), el diámetro del ojo (Eyediam), la longitud de la mandíbula (MaxL) y la longitud del pedúnculo caudal (CaudPed L.). A medida que los valores aumentaban en PC3, el hocico se alargaba, el diámetro del ojo se ensanchaba, la longitud de la mandíbula se alargaba y la longitud del pedúnculo caudal. A medida que los valores disminuyeron en PC3, el hocico se acortó, el diámetro del ojo se hizo más pequeño, la longitud de la mandíbula más corta y el pedúnculo caudal más corto.

**4. Análisis de Deformación Corporal (RWA) o Morfometría Geométrica (GM):** los RWA se calculó para dos subgrupos diferentes de datos: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) 15 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. Los RW1-3 fueron los únicos PC comparados para el análisis.

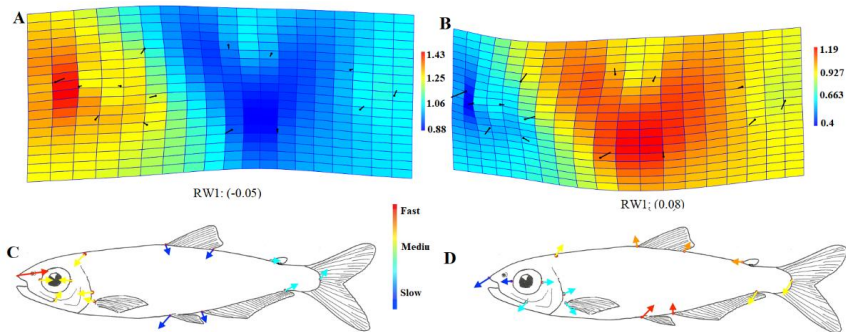
*Resultados del subgrupo 1 (todas las cuencas incluyendo el Paraguay):* En conjunto, el RW1-3 resumió el 52,3% de la variación total de la forma, con un 21,5% en el RW1, un 17,8% en el RW2 y un 13% en el RW3 (Apéndice VI, Tabla VI.1). Los valores de RW1-3 se trazaron entre sí para comparar su configuración de hito en el plano tangente para dar forma al espacio (Figura 9). Se utilizaron polígonos para distinguir cada grupo de cuencas hidrográficas y para probar las hipótesis de que solo había un solo grupo estadístico presente. Si hay superposiciones en el diagrama de dispersión, es posible que los grupos no se distinguan entre sí. Si bien hubo grandes cantidades de superposición entre las poblaciones, la cuenca del Río Paraguay tendió a ocupar su propio espacio de forma, aparte de otras poblaciones. Como resultado, se calcularon los PCA's y los GM's sin la cuenca del Río Paraguay para eliminar la compresión del diagrama de dispersión y analizar más de cerca las otras poblaciones.



**Figura 9.** Diagramas de dispersión de: A. RW1 vs RW2; B. RW1 vs RW3; and C. RW2 vs RW3 categorizadas por cuencas.

Se utilizaron rejillas de deformación (Figura 10 A y B) para ilustrar el intervalo de variación descrito por RW1-3. Las deformaciones ilustran el cambio en la morfología (el movimiento de los puntos de referencia) descrito por cada uno de los RW. Cada círculo negro en las rejillas de

deformación es la ubicación del punto de referencia de la forma media del pez, y la línea describe la dirección y la cantidad de desplazamiento de los puntos de referencia (Chernoff *y col.*, 2020).



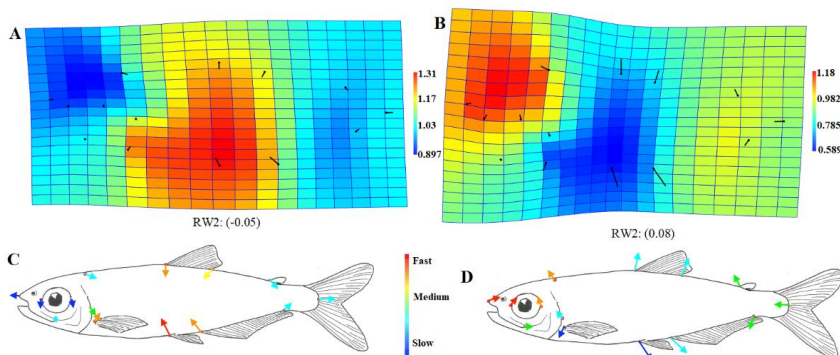
**Figura 10.** A y B. Visualizaciones del intervalo de variación descrito por RW3. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustraciones de gráficos de deformación RW1. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

El gradiente de color en la rejilla (rojo a azul) ilustra visualmente la velocidad del cambio en cada punto de referencia, siendo el rojo el más rápido y el azul oscuro el más lento. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005). Se crearon ilustraciones de RW1-3 en los contornos de los peces (Figura 10 C y D) para ambos subgrupos que se corresponden con los gráficos de deformación y ayudan en su interpretación. Las flechas muestran la dirección del movimiento y la longitud muestra cuánto movimiento tiene lugar en cada punto de referencia. Una vez más, el color se corresponde con la velocidad de movimiento, siendo el rojo el más rápido y el azul oscuro el más lento. El cuadro 1A muestra un resumen de los cambios morfológicos. En resumen, los movimientos más rápidos ocurrieron en la cabeza y los más lentos en la región media del cuerpo. El resumen de cambios en RW1 con valores positivos es mostrado en el Cuadro 1B. En resumen, los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y el pedúnculo caudal, mientras que el más lento fue en la cabeza.

**Cuadro 1.** Resumen de los cambios alométricos detectados en los ejemplares del Subgrupo 1. Cuenca Paraguay presente.

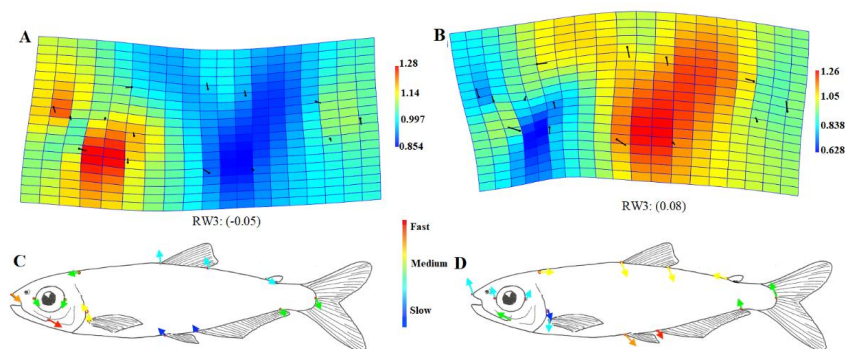
	REGIÓN CORPORAL		
	Cabeza	Cuerpo	Pedúnculo
<b>A.</b> RW1(-0.05)	Cabeza pequeña Hocico corto Ojos reducidos	Profundo Base D. comprimidos vientre redondo	Largo
<b>B.</b> RW1(0.05)	Cabeza grande Hocico largo Ojos grandes	Estrecho Base D. expandido Vientre comprimido Espacio interdorsal reducido	Profundos
<b>C.</b> RW2(-0.05)	Cabeza grande Hocico largo	Largos	Largo y delgado
<b>D.</b> RW2(0.05)	Cabeza pequeña Hocico corto	Profundo	Profundo y corto
<b>E.</b> RW3(-0.05)	Cabeza pequeña Hocico largo Ojos grande Mandíbula larga	Profundo Base D. expandida Espacio interdorsal amplio Vientre comprimido	Profundo y corto
<b>F.</b> RW3(0.05)	Cabeza grande Hocico corto Ojos pequeños Mandíbula corta	Profundo Base D. comprimida Espacio interdorsal amplio	Delgado y largo

En RW2 (Figura 11 A – D). Los peces con valores negativos cuyo resumen de cambios se muestran en Cuadro 1C. Acá notamos que los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y el más lento en la cabeza. Mientras que los peces con valores positivos (Cuadro 1D) mostraron un movimiento más rápido en la cabeza y el más lento en la región media del cuerpo.



**Figura 11.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW2. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW2. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

En RW3 (Figura 12 A-D). Los peces con valores negativos cuyo resumen de cambios se muestran en Cuadro 1E. Los movimientos más rápidos ocurrieron en la cabeza y los más lentos en la región media del cuerpo. Mientras que en los peces con valores positivos (Cuadro 1F), los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y el más lentos en la cabeza.

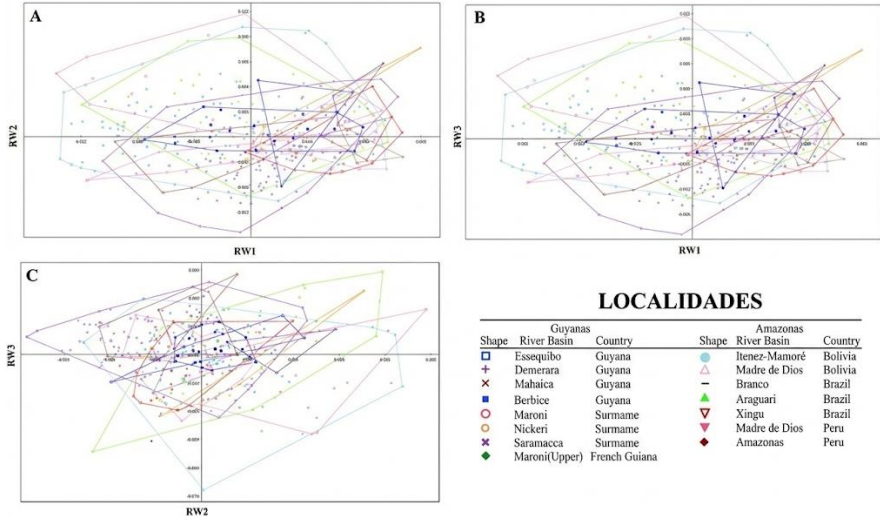


**Figura 12.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW3. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW3. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

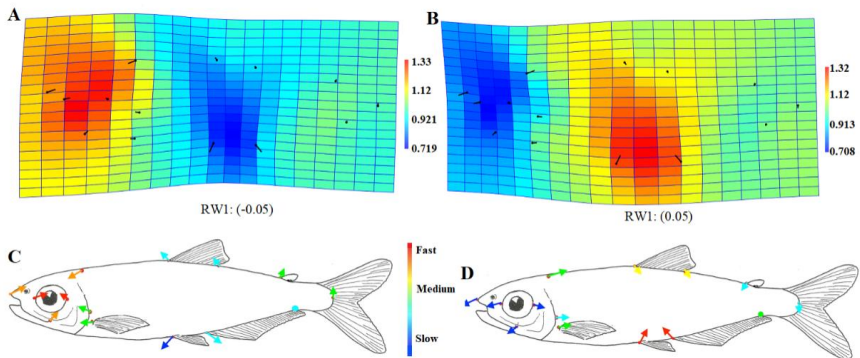
*Resultados del subgrupo 2* (sin la Cuenca del Río Paraguay): En conjunto, RW1-3 resumió el 54,8% de la variación total de la forma, con un 21,5% en RW1, un 20,1% en RW2 y un 13,2% en RW3 (Apéndice VI, Tabla VI.2, Figura 13A-C). Los valores de RW1-3 se graficaron para comparar su efecto en la variación de la forma del cuerpo. Los polígonos delinearon cada grupo de cuencas hidrográficas con el fin de evaluar la estructura del grupo. Examinamos los diagramas de dispersión para la superposición de las poblaciones de las cuencas hidrográficas. Sin la cuenca del Río Paraguay en este análisis, el diagrama de dispersión fue menos comprimido debido a que la varianza explicada no fue ortogonal a la varianza explicada con las poblaciones del Río Paraguay incluidas. A pesar de cierta correlación entre la distribución geográfica y la variación de la forma corporal, ninguna de las poblaciones ocupó consistentemente su propio espacio de forma. En general, no se detectó un patrón de separación entre en las 15 cuencas hidrográficas analizadas.

Una vez más, se utilizaron rejillas de deformación para ilustrar el intervalo de variación descrito por RW1-3. Las imágenes de la Figura 14 A y B representan las posiciones de coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los

valores de deformación en cada eje de deformación relativo. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas y col., 2005). Las mismas ilustraciones correspondientes de RW1-3 en los contornos de los peces se crearon para ambos subgrupos para ayudar en la interpretación de los gráficos de deformación (Figuras 14 C y D).



**Figure 13.** Diagramas de dispersión de: **A.** RW1 vs RW2; **B.** RW1 vs RW3; y **C.** RW2 vs RW3 categorizados por cuenca hidrográfica excluyendo la cuenca del río Paraguay.



**Figura 14.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW1. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas y col., 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW1. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

En RW1 (Figura 14 A y C), los peces con valores negativos muestran el resumen de cambios en el Cuadro 2A. Es estos los movimientos más rápidos ocurrieron en la cabeza y los más lentos en la región media del cuerpo. Mientras que peces con valores positivos (Figura 14 B y D y Cuadro 2B), los movimientos más rápidos ocurrieron en la región media del cuerpo y los más lentos en la cabeza.

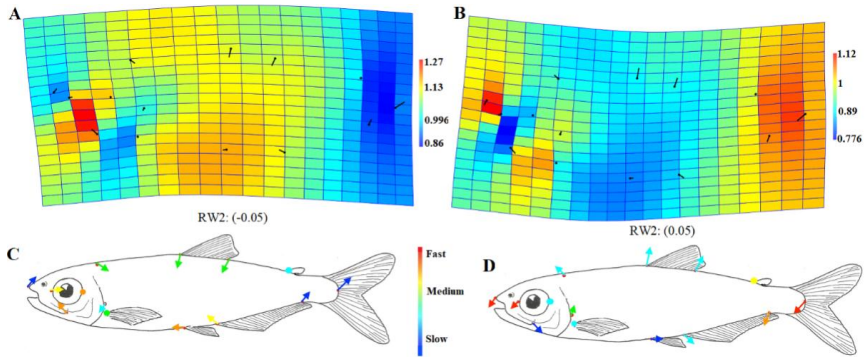
**Cuadro 2.** Resumen de los cambios alométricos detectados en los ejemplares del Subgrupo 2. Cuenca Paraguay ausente.

	<b>REGIÓN CORPORAL</b>		
	<b>Cabeza</b>	<b>Cuerpo</b>	<b>Pedúnculo</b>
<b>A.</b> RW1(-0.05)	Cabeza pequeña Hocico corto Ojos reducidos	Profundo	Profundo Corto
<b>B.</b> RW1(0.05)	Cabeza grande Hocico largo Ojos grandes	Delgado	Delgado
<b>C.</b> RW2(-0.05)	Cabeza pequeña Mandíbula corta Ojos reducidos	Delgado	Largo Delgado
<b>D.</b> RW2(0.05)	Cabeza grande Hocico largo Ojos grandes Mandíbula larga	Profundo	Profundo Corto
<b>E.</b> RW3(-0.05)	Cabeza grande Hocico largo Ojos grandes	Delgado Base D. comprimida Espacio interdorsal corto Área ventral expandida	Delgado y corto
<b>F.</b> RW3(0.05)	Cabeza pequeña Hocico corto Ojos pequeños Mandíbula larga	Profundo Base D. expandida Espacio interdorsal amplio Área ventral comprimida	Delgado y largo

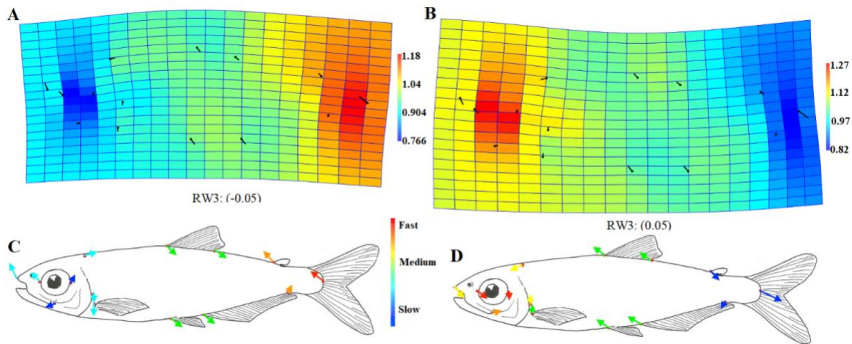
En RW2 (Figura 15 A-C), los peces con valores negativos mostraron cambios resumidos en el Cuadro 2C. En estos los movimientos más rápidos ocurrieron en la región del ojo y la parte media del cuerpo y los más lentos en el hocico y el pedúnculo caudal.

En RW2 (Figura 15 B y D), los peces con valores positivos cuyo resumen se muestra en el Cuadro 2D, los movimientos más rápidos ocurrieron en el hocico, el ojo y el pedúnculo caudal, y los más lentos en la región media del cuerpo.

En RW3 (Figura 16 A y C), los peces con valores negativos muestran cambios en el Cuadro 2E. Los movimientos más rápidos ocurrieron en el pedúnculo caudal y los más lentos en la cabeza.



**Figura 15.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW2. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW2. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.



**Figura 16.** A y B. Visualización del intervalo de variación descrito por RW3. Las imágenes representan las posiciones de las coordenadas asociadas con los extremos positivos y negativos aproximados observados de la distribución de los valores de deformación. Los valores indican los valores diagramados de los vectores propios (Sidlauskas *y col.*, 2005); C y D. Ilustración de gráficos de deformación RW3. Imágenes para los extremos positivos y negativos observados de la distribución de los valores de deformación.

En RW3 (Figura 16 B y D), los peces con valores positivos mostraron cambios resumidos en el Cuadro 2F. Los movimientos más rápidos se produjeron en la cabeza y los más lentos en el pedúnculo caudal.

**5. Correlación del tamaño de la muestra y la varianza dentro de las poblaciones:** las poblaciones con tamaños de muestra más pequeños tendían a tener el espacio de forma más distinto y la menor cantidad de variación (Esequibo, N= 4; Mahaica, N= 8; Berbice N= 21; Nickeri, N= 6; Saramacca, N= 3; Madre de Dios, N= 9; Branco, N= 5; Xingú, N= 21; Madre de Dios, N= 6; Amazonas, N= 5; Maroni (superior), n=1). Las poblaciones con tamaños de muestra más grandes tendían a tener grandes cantidades de variación (Demerara, N=113; Itenez-Mamoré, N=100; Paraguay, N=185; Araguari, N=48). Estos hallazgos son consistentes con la prueba de correlación no paramétrica, Spearman Rho, que encontró correlación positiva significativa ( $P < 0,01$ ) entre el tamaño de la muestra y la desviación estándar. La única excepción a esta tendencia general es la cuenca del Río Maroni, que tuvo 20 ejemplares. Sin embargo, su variación fue más parecida a la del Demerara (N=113), que a la de las cuencas del río Berbice y del Xingú, que tienen tamaños de muestra similares (Figuras 7, 9 y 13, es decir, 1/2. Diagramas de dispersión RW).

## DISCUSIÓN

Los análisis estadísticos y morfométricos sugieren la separación de los ejemplares en dos grandes grupos regionales: *Bryconops melanurus*, que se extiende desde Guyana hasta Bolivia y Brasil, y una especie denominada *Bryconops* cf. *melanurus*, que se puede encontrar en la cuenca del río Paraguay. Utilizando la regresión (AREM) sobre tamaño (NM) y PC1 en todas las poblaciones del primer grupo mostró que las poblaciones Guayanasas tienden a distribuirse por encima de la línea de regresión, mientras que las poblaciones del Amazonas tendían a estar por debajo (Figura 4). Esto sugiere que PC1 es un vector alométrico porque el cambio de forma se produjo con el aumento de tamaño. El análisis también demuestra que el cambio de forma dependiente del tamaño difiere significativamente entre cuencas, lo que indica que las 15 poblaciones de las cuencas fluviales no son iguales. Sin embargo, mientras que los vectores alométricos son significativamente diferentes, la diferencia en la forma del cuerpo no es suficiente para considerar la posibilidad de ser especies distintas. Por lo tanto, es probable que estas poblaciones (sin la cuenca del Paraguay) sean significativamente diferentes debido a la variación fenotípica como resultado de la distribución geográfica, la variación genética, la falta de mestizaje y los determinantes ambientales, como se observa en otra literatura (Chernoff *et al.*, 1999, 2002, 2005; Sidlauskas *et al.*, 2005, 2011; Silva-Oliveira *et al.*, 2019b, 2020).

Se ejecutó, además, un ANCOVA unidireccional para probar la hipótesis nula de homogeneidad en todas las poblaciones de cuencas hidrográficas. Se trató de una prueba jerárquica en la que se compararon pares de poblaciones con más de 7 ejemplares, entre los que se encuentra la cuenca del Río Paraguay. La cuenca del Paraguay fue la única población

que rechazó la hipótesis nula para todas las pruebas (PC1 vs. SL y RW1 vs. SL). Estos resultados indican que la cuenca del río Paraguay es probablemente distinta de todas las demás poblaciones de cuencas hidrográficas. La cuenca Itenez-Mamoré también fue muy variable cuando se comparó con cada población. Sin embargo, a diferencia de la Cuenca del Río Paraguay, no rechazó la hipótesis nula de homogeneidad en comparación con la Cuenca del Río Mahaica. Esto sugiere además que, aunque hay variación entre poblaciones, la cuenca del Río Paraguay es la única población que es significativamente diferente.

El análisis lineal, PCA, no rechazó la hipótesis nula de homogeneidad para ninguno de los subgrupos de datos. Los dos subgrupos son los siguientes: (i) las 16 cuencas hidrográficas; y (ii) las 15 cuencas hidrográficas, excluyendo la cuenca del Río Paraguay. Se utilizaron diagramas de dispersión de los valores de PC para comparar la variación de la forma corporal entre las cuencas fluviales. En el primer subgrupo no mostró claramente separación en los diagramas de dispersión, lo que indicó superposición de variación de la forma del cuerpo en todas las cuencas fluviales. En el segundo subgrupo, que excluyó la cuenca del río Paraguay, tampoco mostró un patrón de separación claro. Si bien PC3 creó una variación en la cuenca del río Branco, esta cuenca tiene solo 5 ejemplares, por lo que el aumento del tamaño de la muestra probablemente eliminaría la separación distintiva de esta cuenca en el espacio de forma (Figura 7). En resumen, el análisis lineal de nuestros datos no pudo rechazar la hipótesis nula de homogeneidad, GM, sin embargo, esto sugirió que probablemente hay una nueva especie presente en la cuenca del río Paraguay. Los diagramas de dispersión del primer subgrupo (todas las cuencas hidrográficas) estaban muy comprimidos, lo que indicaba una gran variación. Sin embargo, la cuenca del Río Paraguay tendió a ocupar su propio espacio de forma y se destacó de la compresión en el resto del gráfico (Figura 9). Por otro lado, la mayor variación de la cuenca podría deberse al gran tamaño de la muestra, o la variabilidad también podría atribuirse a la presencia de una especie nueva y única en la cuenca del río Paraguay. Sin embargo, debido a que la cuenca del Río Paraguay ocupó la mayor parte de la varianza y restringió el análisis del espacio de forma, las restricciones de ortogonalidad impidieron el descubrimiento de vectores que son estadísticamente diferentes entre las otras poblaciones. En consecuencia, estos hallazgos dictaron la decisión de calcular tanto los ACP como los APR para los dos subgrupos antes mencionados.

Al realizar un análisis separado sin la cuenca del Río Paraguay, se redujo la compresión del diagrama de dispersión y se pudieron analizar más de cerca los patrones de variación de la forma del cuerpo entre las otras 15 cuencas fluviales. La disminución en la compresión del espacio de forma indicó que hubo menos variación en el segundo subgrupo (excluida la cuenca del Río Paraguay). Además, ninguna población tendía a ocupar

consistentemente su propio espacio de forma. Por lo tanto, aunque los diagramas de dispersión sugieren alguna diferencia en la forma del cuerpo debido a la distribución geográfica, las poblaciones no fueron lo suficientemente distintas como para sugerir la presencia de más de una especie en este subgrupo (Figura 7). En otras palabras, estos diagramas de dispersión son evidencia de la presencia de solo dos potenciales especies en este estudio: *Bryconops (Creatochanes) melanurus* Bloch, 1794 (que se extiende desde las Guayanas hasta Bolivia y Brasil) y una posible nueva especie, *Bryconops (Creatochanes) cf. melanurus*, que se puede encontrar en la cuenca del Río Paraguay (Pantanal, Brasil). Nuestros hallazgos son consistentes con el estudio de Sidlauskas *y col.*, (2005), quienes también sugirieron la existencia de una especie de pez no descrita en el Pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil, a la que llamaron *Bryconops cf. melanurus*. Esta población, distinta de *B. melanurus* Bloch 1794 es probablemente la misma nueva especie propuesta en nuestro estudio. Sidlauskas *y col.*, (2005) describieron las similitudes y diferencias fenotípicas entre *B. melanurus* y *B. cf. melanurus*. Según su estudio, ambas especies se pueden distinguir de otros miembros del género *Bryconops* por la coloración de su aleta caudal, que tiene una franja central oscura. Sin embargo, en *B. melanurus* la banda es central en la aleta caudal con áreas claras por encima y por debajo esta. Mientras tanto, en *B. cf. melanurus*, la banda de la aleta cubre la mayor parte del lóbulo dorsal, si no todo. Sidlauskas *y col.*, (2005) sugirieron además que difieren en el grosor de la banda lateral, la ubicación de la inserción de la aleta pélvica y la denticulación de las branquiespinas (Sidlauskas *y col.*, 2005). La Tabla III.5, proporciona una nueva lista de valores utilizados en la descripción morfométrica de *B. cf. melanurus*.

Aunque este estudio apoya gran parte de sus análisis morfométricos, Sidlauskas *y col.*, (2005) sugirieron que *B. melanurus* solo se encuentra en las Guayanas, pero esta nueva revisión demuestra una distribución más amplia de *B. melanurus* que se extiende a Brasil y Bolivia. Sin embargo, tanto Sidlauskas *y col.* (2005) como este estudio coinciden en que la distribución de *B. cf. melanurus* se restringe al Pantanal de Brasil.

Una posible “restricción” en este estudio es el tamaño desigual de las muestras de cada cuenca hidrográfica. Las muestras más numerosas tendían a tener mayor variación en la forma corporal que las muestras con menor número de ejemplares. De esta manera, nuestros resultados sugieren también que, dentro de las poblaciones, la variación en la forma es proporcional al tamaño de la muestra. Estos hallazgos son consistentes con el Rho no paramétrico de Spearman, una prueba de correlación, que encontró significativas ( $Rho = 0.83$ ;  $P < 0,01$ ), correlación positiva entre el tamaño de la muestra y la desviación estándar.

Dado que las diferencias entre *B. melanurus* y *B. cf. melanurus* se basan en un tamaño de muestra comparativamente pequeño en algunas localidades, este estudio podría resultar más eficaz si se aumentara el tamaño de algunas de las muestras. Una demostración concluyente de

una diferencia fenotípica entre las poblaciones de *B. melanurus* y *B. cf. melanurus* probablemente requeriría la adición de muchos ejemplares adicionales en las localidades dadas, así como múltiples localidades nuevas (Sidlauskas y col., 2005).

Sin embargo, es importante señalar que las poblaciones de las cuencas de los ríos Maroni, Berbice y Xingú tuvieron tamaños de muestra similares (20, 21 y 21 respectivamente) y, a pesar de esto, los ejemplares del Río Maroni mostraron mucha más variabilidad que en los otros dos. De hecho, la variación de la cuenca del Río Maroni es comparable a la de poblaciones de cuencas fluviales más grandes, con tamaños de muestra que oscilan entre 48 y 185. Estos resultados, sin embargo, contradicen la tendencia general antes mencionada de que, dentro de las poblaciones, la variación en la forma es proporcional al tamaño de la muestra.

Comprender la distribución y la diversidad de especies en *Bryconops melanurus*, y en todos los peces de agua dulce en general, es importante para tomar decisiones de gestión de conservación efectivas y basadas en datos. En última instancia, no podemos proteger lo que no conocemos y la diversidad de especies dentro del género *Bryconops* sigue aparentemente subestimada (Silva Oliveira, 2021). Como muestra nuestro estudio, hay mucha más diversidad de especies dentro de *Bryconops* de lo que se entendía anteriormente y es probable que estudios posteriores amplíen esto y distingan aún más especies de *Bryconops*.

Sin una comprensión correcta de la diversidad de especies, no toda la biodiversidad puede protegerse adecuadamente; si una especie no es un objetivo conocido de un plan de conservación, es probable que las áreas protegidas sean deficientes. De hecho, los estudios han demostrado que muchas áreas protegidas no son lo suficientemente grandes como para conservar los peces de agua dulce porque no son el objetivo principal (Azevedo-Santos y col., 2019; Barletta y col., 2010; Casarim y col., 2020; Herbert y col., 2010; Hermoso y col., 2016; Pompeu y col., 2009). Aunque esto se refiere a la priorización de las especies terrestres sobre las especies marinas, estos estudios respaldan la idea de que una especie debe ser un objetivo principal de la planificación de la conservación para proporcionar una protección exitosa, algo que no se puede hacer si nadie sabe que la especie existe. Este estudio ayuda a distinguir mejor la diversidad de especies de *Bryconops* y, al hacerlo, ayuda a informar mejor a los conservacionistas sobre la distribución de las especies para que puedan crear planes de conservación más efectivos.

## **CONCLUSIONES**

A pesar de las limitaciones del tamaño de la muestra, este estudio proporciona un comienzo prometedor para comprender la diversidad de grupos de especies y la distribución de *Bryconops melanurus* en América del Sur.

Se utilizaron morfometrías tradicionales y geométricas para analizar la variación de la forma corporal de *B. melanurus* mediante el estudio de 554 ejemplares provenientes de 59 localidades de muestreo en 6 países diferentes de América del Sur (Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Bolivia, Brasil, Perú) correspondientes a 16 cuencas.

Estos hallazgos indican la presencia de una posible nueva especie en la cuenca del Río Paraguay: *Bryconops* cf. *melanurus*. Aunque otras poblaciones demostraron cierta correlación entre la variación de la forma del cuerpo y la variación geográfica, los resultados no proporcionan suficiente evidencia para sugerir que son distintas.

Solo hay dos especies presentes en las muestras de este estudio: *Bryconops melanurus* (que se extiende desde las Guayanas hasta Bolivia y Brasil) y *Bryconops* cf. *melanurus*, que se encuentra en la cuenca del Río Paraguay.

Para mejorar la efectividad de este estudio, se debe aumentar el tamaño de la muestra en cada localidad. Esto probablemente apoyaría aún más las conclusiones al mostrar una mayor superposición de la variación de la forma corporal entre todas las poblaciones y mostrar un espacio de forma más distinto para la cuenca del río Paraguay.

La morfometría tradicional y geométrica demostró ser una forma exitosa de estudiar los patrones de variación de la forma corporal en diferentes regiones geográficas.

Este estudio respalda la literatura previa de que la diversidad a nivel de especie dentro del género *Bryconops* sigue estando subestimada (Silva Oliveira, 2021). Así que, se deben realizar más estudios que utilicen la morfometría no solo en el género *Bryconops*, sino también en otros peces de agua dulce en América del Sur.

La incertidumbre en torno a la diversidad de especies del género *Bryconops* refleja el limitado conocimiento de la diversidad de especies de la mayoría de los peces de agua dulce en América del Sur. Aunque este estudio parece ser de nivel micro, estos hallazgos amplían nuestra comprensión más amplia de la diversidad de especies en América del Sur.

Una mayor comprensión de la diversidad y distribución a nivel de especie de todos los peces de agua dulce ayudará a informar mejor las decisiones de gestión de la conservación.

## DESCRIPCIONES

A continuación, presentamos las descripciones de *Bryconops (Creatochanes) melanurus* Bloch, 1794 proveniente de la localidad tipo y cuencas cercanas en la guayanas y de *Bryconops (Creatochanes) cf. melanurus* proveniente del Pantanal brasileiro.

### ***Bryconops (Creatochanes) melanurus* Bloch, 1794**



**Figure 17.** *Bryconops melanurus* proveniente del Río Coppename aguas arriba de Raleighvalen, Suriname. Foto: B. Chernoff.

**Descripción.** Datos morfométricos presentados en el Apéndice III Tabla III.1. Cuerpo comprimido, pero ligeramente más delgado desde la porción posterior de la región media del cuerpo hasta el final del pedúnculo caudal. Mayor profundidad corporal (26-28% LE), justo anterior al origen de la aleta dorsal. Perfil dorsal levemente convexo desde el hocico hasta la región interorbital, ascendiendo gradualmente hasta el origen de la aleta dorsal; luego, descendiendo linealmente hasta el origen de la aleta adiposa y cóncavo superficialmente desde la aleta adiposa hasta la aleta caudal. Perfil ventral convexo desde la mandíbula inferior hasta el origen de la aleta anal, ascendiendo linealmente desde el origen de la aleta anal hasta la base de la aleta anal, luego superficialmente convexo hasta la aleta caudal. Cabeza corta (23,4% LE). Hocico romo y corto (24% LE). Ojo situado dentro de los 2/3 anteriores de la cabeza. Boca terminal, abriéndose aproximadamente en la línea horizontal a través del punto medio del ojo. La mandíbula inferior y superior alineadas. La extensión posterior del maxilar (40% LC) alcanza la unión entre el segundo y el tercer hueso infraorbitario. El origen de la aleta dorsal está ligeramente por delante de la mitad del cuerpo (47,7% LE) y aproximadamente vertical a través del origen de la aleta pélvica. Origen de la aleta adiposa ligeramente anterior al extremo de la aleta anal. Margen posterior de la aleta pectoral alcanzando el origen de la aleta dorsal. El origen de la aleta pélvica se encuentra aproximadamente en la línea vertical a través del origen de la aleta dorsal. La punta de la aleta

pélvica casi alcanza el origen de la aleta anal. Origen de la aleta anal (60,7% LE) anterior a la línea vertical a través de la punta de la aleta dorsal. Margen distal de la aleta anal cóncavo. Pedúnculo caudal más largo que profundo (14,0 vs 10,3% LE). Aleta caudal ahorquillada; lóbulos puntiagudos, superior levemente más grande. Escamas grandes 46 series longitudinales. Línea lateral curva anteriormente con 44 escamas perforadas. 7 escamas arriba y 4 bajo la línea lateral. 12-13 escamas en la región predorsal. Branquias largas, espinosas similares (Figura 1B) a otras especies dentro del subgénero *Creatochanes*.

**Pigmentación en alcohol.** cuerpo marrón claro. La mayor parte del pigmento está contenido en la franja lateral. Más oscuro en las porciones dorsales de la cabeza y el cuerpo. Más claro iridiscente por debajo de la línea lateral. Parte superior de la cabeza con techo de cráneo oscuro. Hocico y premaxilar oscuros densamente cubiertos por melanóforos. Narinas claras. Órbita con banda negra. Región opercular plateada. Franja lateral de color marrón oscuro a negro. Profundidad de la franja lateral más pequeña en el opérculo y creciente en profundidad e intensidad justo después del origen de la aleta dorsal; su ancho más profundo justo después del origen de la aleta dorsal a aproximadamente 1/2-3/4 de la órbita. Márgenes de las escamas delineadas formando un patrón reticular. Aleta pectoral y pélvica sin gran pigmentación en las membranas y radios de color marrón oscuro. Radios anteriores de la aleta dorsal de color marrón oscuro a lo largo de sus bases. Aleta adiposa con motas dispersas de color marrón claro; El color no se extiende hasta el margen de la aleta. Aleta anal con membranas clara y más oscura en los radios. Aleta caudal con una banda ancha claramente definida que cubre la mitad del lóbulo superior y 2 a 3 radios del lóbulo inferior; su ancho aproximadamente igual a la pupila. Pigmentación distal de los lóbulos dorsal y ventral clara a ligera con radios oscuros en su base y delineados en los márgenes.

**Coloración en vida.** Cuerpo plateado, más oscuro en las porciones dorsales de la cabeza y el cuerpo con un tono rojizo. Área posterior de la boca oscura. Ojo de color naranja amarillento en ambos lados de la pupila. Región opercular plateada. Aleta pectoral y pélvica con membranas hialinas y radios oscuros. Los radios de la aleta dorsal están ligeramente cubiertos por un marrón rojizo, más oscuro cerca de su base, márgenes delineados. Aleta adiposa generalmente roja. La aleta anal hialina con margen blanco, una línea negra difusa en su base. Aleta caudal con dos manchas rojas desde el final del pedúnculo caudal hasta aproximadamente la mitad de la horquilla caudal y una franja negra claramente definida que atraviesa el medio; ancho de la raya aproximadamente igual a la pupila y asimétrico desde los radios centrales de la aleta hasta el lóbulo dorsal; lóbulos dorsal y ventral con pigmentación clara y radios delineados por encima y por debajo de la

banda medial; lóbulos puntiagudos con margen oscuro. Sin ocelo en el lóbulo dorsal de la aleta caudal.

**Distribución y hábitat.** *B. melanurus* se encuentra en las guayanas (Guyana, Surinam y Guayana Francesa) desde el río Esequibo hacia el sur y el este hasta el río Oyapock (Chernoff y Machado-Allison, 1999; Chernoff *y col.*, 1994; Machado *y col.*, 1993). También es abundante en la Amazonia inferior, media y alta (Planquette *y col.*, 1996). Habita en hábitats de agua dulce con aguas rocosas y rápidas. (Guedes *y col.*, 2016; Mol, 2007; Silva-Oliveira *y col.*, 2018, 2019a; Wingert *y col.*, 2018). El grupo de especies suele vivir en aguas abiertas o en hábitats costeros (Mol, 2007). Se alimenta de zooplancton, pupas de Culicinae e invertebrados terrestres (Mol, 2007). Utiliza su cuerpo alargado y su boca inclinada hacia arriba para facilitar la captura de alimentos (típicamente, insectos) de la superficie del agua (Fujimoto *y col.*, 2018; Gama y Halbooth, 2003). La información sobre los hábitos reproductivos es escasa; juveniles pequeños que se encuentran típicamente en hábitats costeros después de la temporada de lluvias (Mol, 2007). Importancia económica: Especie que no es relevante para las pesquerías debido a su pequeño tamaño. (Silvano *y col.*, 2020). Sin embargo, al igual que otras especies del género *Bryconops*, tiene un uso potencial como especie comercial de acuario (Machado-Allison *y col.*, 2020).

### ***Bryconops (Creatochanes) cf. melanurus***



**Figure 18.** *Bryconops cf. melanurus*. Pantanal Mato Grosso Do Sul, Brasil.

Foto: B. Chernoff.

**Descripción.** Datos morfométricos presentados en el Apéndice III Tabla III.5. Cuerpo comprimido, pero ligeramente más alargado desde el extremo de la aleta dorsal hasta el final del pedúnculo caudal. Profundidad (26,5% LE) en la región media del cuerpo a nivel del origen de la aleta dorsal. El perfil dorsal recto y se extiende linealmente hasta la región interorbital, arqueándose gradualmente hasta el origen de la aleta dorsal. Luego, desciende linealmente hasta el origen de la aleta adiposa y es levemente cóncavo desde el origen de la aleta adiposa hasta la aleta caudal. Perfil ventral ligeramente convexo desde la mandíbula inferior hasta el origen de la aleta anal, ascendiendo linealmente desde el origen

de la aleta anal hasta la base de la aleta anal, luego poco convexo hasta la aleta caudal. Cabeza corta (23,4% LE). Hocico romo (20% LC). Ojo grande (40% LC) situado dentro de los 2/3 anteriores de la cabeza. Boca terminal, abriéndose aproximadamente en la línea horizontal a través del punto medio del ojo. La mandíbula inferior y superior alineadas. Hueso maxilar largo (33-35% LC), extendiéndose hasta la unión entre el segundo y tercer hueso infraorbitario. Origen de la aleta dorsal cerca de la mitad del cuerpo (47% LE) a nivel del origen de la aleta pélvica. Su base corta (28% LE). Origen aleta adiposa ligeramente anterior al extremo de la aleta anal. Punta de la aleta pectoral ligeramente anterior al origen de la aleta dorsal. La punta de la aleta pélvica casi alcanza el origen de la aleta anal. Origen de la aleta anal (62-63% LE), aproximadamente vertical a través de la punta de la aleta dorsal. Margen distal de la aleta anal cóncavo. Aleta caudal ahorquillada; lóbulos distal y ventral puntiagudos. Lóbulo superior un poco más desarrollado. Escamas grandes. 46 series longitudinales. Línea lateral curvada anteriormente con 44 escamas perforadas. 7 escamas sobre y 4 escama bajo la línea lateral. 11 escamas predorsales. Branquispinas similares a otras especies dentro del subgénero *Creatochanes*.

**Pigmentación en alcohol.** Coloración general cobrizo, con mayor intensidad (oscuro) en la franja lateral y el área superior de la cabeza. Más claro por debajo de la línea lateral. Parte superior de la cabeza oscura, extendiéndose hasta el hocico y el premaxilar. Tanto el lado dorsal como el ventral de la boca son oscuros anteriormente; extremo posterior de la mandíbula clara. Órbita con banda negra. Región opercular más clara, similar a la coloración de la región inferior y media del cuerpo. Algunos ejemplares con manchas negras en la región opercular. Franja lateral de color marrón oscuro a negro. Profundidad de la franja lateral más pequeña en el opérculo y creciente en profundidad e intensidad justo después del origen de la aleta dorsal; Ancho de la franja más profundo justo después del extremo de la aleta dorsal a aproximadamente 1/2-3/4 de la órbita. Escamas con los márgenes delineados formando un patrón reticular. Márgenes menos marcados debajo de la línea lateral y en la mayoría de los individuos muy tenues desde aproximadamente el origen de la aleta dorsal hasta el final del pedúnculo caudal. Franja de color marrón oscuro desde la base de la aleta anal hasta la aleta caudal.

Pedúnculo caudal oscuro a negro. Aleta pectoral y pélvica hialina; algunos individuos con radios de aleta de color marrón oscuro. Los radios de la aleta dorsal tienden a ser parduscos; más oscuros en su base. Aleta adiposa con motas dispersas de color marrón claro. Aleta anal hialina y a veces más oscura en el contorno de los radios. Aleta caudal con una banda ancha medial compuesta de un área más clara en su base y otras más oscura posteriormente que se curva para cubrir casi todo el margen distal del lóbulo superior de la aleta. Ambas áreas claramente definidas;

pigmentación de los radios de color marrón oscuro a negro Lóbulo ventral inmaculado, en ocasiones con el margen ligeramente más oscuro.

**Coloración en la vida.** Descripción basada en fotografías de *Bryconops* cf. *melanurus* (Figura 19). Color general del cuerpo plateado con un tono ligeramente azulado metálico; más oscuro en las áreas dorsales de la cabeza y el cuerpo. Banda lateral con pigmentación clara, destacada del resto del cuerpo. Parte superior de la cabeza negra, extendiéndose hasta el hocico. Boca oscura anteriormente; extremo distal de las mandíbulas clara. Ojo con naranja amarillento en la parte superior de la pupila. Órbita con banda suborbital negra. Región opercular plateada; mancha marrón a negra en el margen del extremo dorsal del opérculo en algunos individuos. Aleta pectoral y pélvica hialinas con pigmentación clara a ligera delineando los radios. Aleta dorsal generalmente roja, más clara cerca de su base. Aleta adiposa de un marrón ladrillo. La aleta anal inmaculada, la porción basal oscura. Aleta caudal con un patrón complejo en su lóbulo dorsal; una mancha roja grande y brillante que va desde la región postero-dorsal del pedúnculo caudal hasta aproximadamente la mitad del lóbulo caudal; un área clara cuadrada a rómbica por debajo de la mancha roja; resto posterior del lóbulo impregnado de negro, rodeando el parche de color rojo. Lóbulo ventral inmaculado sin pigmento; radios delineados y margen un poco más oscuro.

**Distribución y hábitat.** *Bryconops* cf. *melanurus* se encuentra en el Pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil (Willink y col., 2000). La especie reside en cuatro hábitats principales: canales fluviales, remansos (ciénagas y lagunas), pantanos (marismas fangosas de aguas negras con vegetación sumergida) y arroyos estrechos con aguas rocosas y rápidas. Habita tanto en áreas de tierras altas como de tierras bajas (Sidlauskas y col., 2005). Son omnívoros alimentándose principalmente de insectos acuáticos y terrestres y de plancton. Se reproducen durante la época de lluvias. La especie tiene un uso potencial como especie comercial de acuario.

## AGRADECIMIENTOS

Estamos agradecidos por Lina Rodríguez (Universidad Wesleyan, Clase del '24) y su ayuda en la recopilación de datos. Robert Kabacoff escribió el programa CoordProc utilizado para este proyecto, sin el cual no podría haber calculado ninguno de nuestros análisis. También nos gustaría agradecer a los curadores de los siguientes museos por el préstamo de material a su cuidado: La Academia de Ciencias Naturales de la Universidad de Drexel (anteriormente conocida como "de Filadelfia") (ANSP), Colección Boliviana de Fauna (CBF), Museo Field de Historia Natural (FMNH), Museo de Historia Natural de Illinois (INHS), Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos, Perú (MUSM), el

Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo, Brasil (MZUSP), y el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (UMMZ). Finalmente, agradecemos los acertados comentarios de revisores y evaluadores.

## LITERATURA CITADA

- Azevedo-Santos, V.M., R.G. Frederico, C.K. Fagundes, P.S. Pompeu, F. M. Pelicice, A.A. Padiál, M.G. Nogueira *y col.* 2019. Protected areas: A focus on Brazilian freshwater biodiversity. *Diversity and Distributions* 25(3): 442-448.
- Barletta, M., A.J. Jaureguizar, C. Baigun, N. Ferreira Fontoura, A.A. Agostinho, V.M.F de Almeida-Val, A. Luis Val *y col.* 2010. Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal of Fish Biology* 76(9): 2118-2176.
- Bisson, P. A., K. Sullivan, y J.L. Nielsen. 1988. Channel hydraulics, habitat use, and body form of juvenile coho salmon, steelhead, and cutthroat trout in streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 117(3): 262-273.
- Bloch, M.E. 1794. Naturgeschichte der ausländischen Fische. Berlin. v. 8: i-iv + 1-174, Pls. 361-396.
- Bookstein, F. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press
- Cabuga, C.C. 2016. Relative warp analysis in determining morphological variation and sexual dimorphism between sexes of flathead goby (*Glossogobius giuris*). *Computational Ecology and Software* 6(3): 95.
- Casarim, R., Y. Malta Caldeira y P.S. Pompeu. 2020. Representativeness of national parks in protecting freshwater biodiversity: A case of Brazilian savanna. *Ecology of Freshwater Fish* 29(4): 705-721.
- Chernoff, B. y A. Machado-Allison. 1999. *Bryconops colaroja* and *B. colanegra*, two new species from the Cuyuní and Caroní drainages of South America (Teleostei:Characiformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 10(4):355-370.
- Chernoff, B., 1982. Character variation among populations and the analysis of biogeography. *American Zoologist*, 22(2): 425-439.
- Chernoff, B. y A. Machado-Allison. 2005. *Bryconops magoi* and *Bryconops collettei* (Characiformes: Characidae), two new freshwater fish species from Venezuela, with comments on *B. caudomaculatus* (Günther). *Zootaxa* 1094(1): 1-23.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, P.A. Buckup y R. Royero León. 1994. Systematic status and neotype designation for *Autanichthys giacopinii* Fernández-Yépez with comments on the morphology of *Bryconops melanurus* (Bloch). *Copeia* 2: 238-242.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, F. Provenzano, P. W. Willink y P. Petry. 2002. *Bryconops imitator*, a new species from the Río Caura basin of Venezuela (Teleostei: Characiformes). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 13(3): 193-202.
- Chernoff, B., A. Machado-Allison, J. Escobedo, M. Freiburger, E. Henderson, A. Hennessy, G. Kohn, N. Neri, A. Parikh, S. Scobell, B. Silverstone y E. Yong 2020. Two new miniature silverside fishes of the genus *Membras Bonaparte* (Atheriniformes, Atherinopsidae) from the Tropical North Atlantic Ocean. *Zootaxa* 4852(2): 191-202.
- Claytor, R.R., H.R. MacCrimmon y B.L. Gots. 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.
- Cooke, S.B. y C.E. Terhune. 2015. Form, function, and geometric morphometrics. *The Anatomical Record* 298(1): 5-28.

- Eigenmann, C. 1908. Preliminary descriptions of new genera and species of tetragonopterid characins (Zoological Results of the Thayer Brazilian expedition.). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 52(6): 91-106.
- Fernández-Yépez, A. 1950. Ictiología. Algunos peces del Rio Autana. *Nov. Cien. Mus. Hist. Nat. La Salle. Ser. Zoología* No. 2:1-18.
- Fricke, R., W.N. Eschmeyer y R. Van der Laan (eds). 2022-2024. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 10 April 2022.
- Fujimoto, R.Y., M.V. Silva do Couto, N. da Costa Sousa, R. Riscala, J. Costa Eiras y M. Laterça. 2018. Sazonalidade da infecção por *Procamallanus (spirocamallanus) inopinatus* (nematoda: camallanidae) em *Bryconops melanurus* (characiformes: iguanodectidae). *Boletim do Instituto de Pesca* 44(4): 331-338.
- Gama, C.S. y D.A. Halboth, 2003. Ictiofauna das Ressacas das Bacias do Igarapé da Fortaleza e do Rio Curiaú (pp. 23-52). En: Takiyama, L.R.; Silva, A.Q. da (orgs.). Diagnóstico das Ressacas do Estado do Amapá: Bacias do Igarapé da Fortaleza e Rio Curiaú, Macapá-AP, CPAQ/IEPA e DGEO/SEMA.
- Gery, J. 1977. *Characoids of the world*. T.F.H publications Inc. Ltd. USA.
- Géry, J., P. Planquette y P.-Yves Le Bail. 1991. Faune characoïdes de l'Oyapock, l'Approuague et la rivière de Kaw (Guyane française). *Cybium: Revue Internationale d'Ichtyologie* 1:1-69.
- Guedes, T., L.O, E.F. Oliveira y P.H.F. Lucinda. 2016. A new species of *Bryconops* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from the upper rio Tocantins drainage, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 14(2): e150176.
- Günther, A. 1864 *A Catalogue of Fishes in the British Museum*. Vol. 5 London, xxii+455 pp.
- Herbert, M.E., P.B. McIntyre, P.J. Doran, J.D. Allan y R. Abell. 2010. Terrestrial reserve networks do not adequately represent aquatic ecosystems. *Conservation Biology* 24(4):1002-1011.
- Hermoso, V., R. Abell, S. Linke y P. Boon. 2016 The role of protected areas for freshwater biodiversity conservation: challenges and opportunities in a rapidly changing world. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 26: 3-11.
- Imre, I., R.L. McLaughlin y D.L.G. Noakes. 2002. Phenotypic plasticity in brook charr: changes in caudal fin induced by water flow. *Journal of Fish Biology* 61(5):1171-1181.
- Kner, R. 1858. Beitrage zur familie der characinen. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften* 30:75-80.
- Knöppel, H.A., W. Junk y J. Géry. (1968). *Bryconops (Creatochanes) inpai*, a new characoid fish from the Central Amazon Region, with a review of the genus *Bryconops*. *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, 1(3): 231-246.
- Machado-Allison, B. Chernoff y P. Buckup. 1996. *Bryconops humeralis* y *Bryconops vibex* dos nuevas especies del género *Bryconops* Kner (1858) para Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 16(2): 43-58.
- Machado-Allison, A., P.A. Buckup, B. Chernoff y R. Royero. 1993. Las especies del género *Bryconops* Kner, 1858 en Venezuela (Teleostei, Characiformes). *Acta Biologica Venezuelica* 14(3):1-20.
- Machado-Allison, A. y B. Chernoff. 1997. *Bryconops disruptus* (Characiformes-Characidae), una Nueva Especie de pez de la Cuenca del Rio Negro en Brasil y Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 17(2):67-75.

- Machado-Allison, A., R. De La Fuente e I. Mikolji. 2020. *Los Peces del Llano de Venezuela: un ensayo sobre su Historia Natural*. (4ta. Edición y 1ª. Edición Digital). Consejo Desarrollo Científico y Humanístico (UCV) y Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (ACFIMAN), Caracas. 399 p.
- Marcil, J., D.P. Swain y J.A. Hutchings. 2006. Genetic and environmental components of phenotypic variation in body shape among populations of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 88(3): 351-365.
- Marcus, L.F., M. Corti, A. Loy, G.J.P Naylor y D.E. Slice, eds. 2013. *Advances in morphometrics*. Vol. 284. Springer Science & Business Media.
- McLaughlin, R.L. y J.W.A Grant. 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.
- Mol, J.H., B. de Mérona, P.E. Ouboter y S. Sahdew. 2007. The fish fauna of Brokopondo Reservoir, Suriname, during 40 years of impoundment. *Neotropical Ichthyology* 5(3): 351-368.
- Norman, J.R. 1926. XI. Descriptions of nine new freshwater fishes from French Guiana and Brazil. *Annals and Magazine of Natural History* 18(103): 91-97.
- Oliveira, C., G.S. Avelino, K.T. Abe, T.C. Mariguela, R.C. Benine, G. Ortí y R.P. Vari. 2011. Corrêa e Castro RM Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology* 11:275.
- Planquette, P., P. Keith y P. Yves Le Bail. 1996. *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane*. INRA Editions
- Pompeu, P. dos S., L. Sisi dos Reis, C.V. Gandini, R.C. Rosa de Souza y J. Menegassi del Favero. 2009 The ichthyofauna of upper rio Capivari: defining conservation strategies based on the composition and distribution of fish species. *Neotropical Ichthyology* 7(4):659-666.
- Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. *Contributions to morphometrics*, 8: 131-159.
- Rohlf, F.J. 2006. Tpsdig. Version 2.10. SUNY, Stony Brook, New York.
- Sidlauskas, B., B. Chernoff y A. Machado-Allison. 2005. Geographic and environmental variation in *Bryconops* sp. cf. *melanurus* (Ostariophysi: Characidae) from the Brazilian Pantanal. *Ichthyological Research* 53(1): 24-33.
- Sidlauskas, B., J.H. Mol y R.P. Vari. 2011. Dealing with allometry in linear and geometric morphometrics: a taxonomic case study in the *Leporinus cylindriformis* group (Characiformes: Anostomidae) with description of a new species from Suriname. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162(1):103-130.
- Silva-Oliveira, C., F.C.T. Lima y J.D. Bogota-Gregory. 2018. A new species of *Bryconops* kneri (characiformes: Iguanodectidae) from the Rio Maicuru, lower Amazon basin, Brazil. *Zootaxa* 4514(3): 372-382.
- Silva-Oliveira, C., A. L.C. Canto y F.R.V. Ribeiro. 2019a. A new tailspot tetra of the genus *Bryconops* (Teleostei: Iguanodectidae) from the lower rio Tapajós basin, Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, IEF-1087:1-9.
- Silva-Oliveira, C., M.H. Sabaj, R.P. Ota y L.H. Rapp Py-Daniel. 2019b. *Bryconops rheorubrum* (Characiformes: Iguanodectidae), new species from the Rio Xingu rapids, Brazil. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 166(1):1-21.
- Silva-Oliveira, C., C.R. Moreira, F.C.T. Lima y L. Rapp Py-Daniel. 2020. The true identity of *Bryconops cyrtogaster* (Norman), and description of a new species of *Bryconops* Kner (Characiformes: Iguanodectidae) from the Rio Jari, lower Amazon basin. *Journal of Fish Biology* 97(3):860-868.

- Silva-Oliveira, C., R.P. Ota, M.H. Sabaj y L.H. Rapp Py-Daniel. 2021. A new species of *Bryconops* (Characiformes: Iguanodectidae) from Atlantic coastal drainages of Suriname and French Guiana. *Neotropical Ichthyology* 19(4): e210113.
- Silvano, R.A.M., P.P. Nitschke, K.C. Vieira, P. Nagl, A.T.R. Martínez, J.A. Chuctaya, M.C.F. Dutra, F.W. Keppeler, A.R.P. Rowedder y M.C. Andrade. 2020. Atlas of Fish of Tapajós and Negro Rivers I: Characiformes (pp. 41-196). En: *Fish and Fisheries in the Brazilian Amazon: People, Ecology and Conservation in Black and Clear Water Rivers*. Springer, Cham, Switzerland.
- Steindachner, F. 1915. Beiträge zur Kenntnis der Flussfische Sudamerikas. *Denks. Akad. Wiss. Wien* 93:15-106.
- Van der Sleen, P., C.R. Moreira. 2018. Family Iguanodectidae-Iguanodectid characiforms (pp. 163-165). En: P. Van der Sleen and J.S. Albert (Eds.), *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco and Guianas* Oxford, UK: Princeton University Press.
- Webb, P.L.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* 24(1):107-120.
- Willink, P.W., B. Chernoff, L.E. Alonso, J.R. Montambault y R. Lourival (eds). 2000. *A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil*. *RAP Bulletin of Biological Assessment* 18:1-305.
- Wingert, J.M., J. Chuctaya y L.R. Malabarba. 2018. A new species of *Bryconops* (Characiformes: Iguanodectidae) from the Rio Tapajós basin, Brazil. *Zootaxa* 4418(4):379-387.

## APÉNDICES

**Apéndice I.** Tabla de muestras. Abreviaciones: No. Cat.= Número de catálogo; Lat.= latitud; Long.= longitud; N= número de ejemplares; R.= Río.

Museo	No. Cat.	Localidad	Lat.	Long.	N
<i>Pantanal, Brazil</i>					
MZUSP	61087	Fazenda Buriti, High Paraguai	13° 51' 52" S	56° 11' 36" W	40
MZUSP	34579	Rio Amapá, Araguaí	-2.166666	51	39
MZUSP	34381	Rio Xingu, Igarape do Santo Antonio	-3.116666	51.7	16
FMNH	108418	Rio Abrobal, Lower Rio Negro	19° 25' 52" S	55° 19' 25" W	30
FMNH	108402	Corrego Sao Joao Rio Taboco	19° 56' 11" S	55° 19' 25" W	14
MZUSP	78869	Rio Jaurú /Salto Fumaca	15° 11' 4" S	58° 43' 45" W	53
FMNH	108398	Rio da Prata, Upper Miranda	21° 26' 9" S	56° 25' 45" W	15
FMNH	108414	Rio Abrobal, Lower Rio Negro	19° 27' 22" S	55° 14' 37" W	2
FMNH	108407	Brazo Morto Fazenda Rio Negro, Rio Negro	19° 34' 32" S	56° 14' 37" W	2
FMNH	108419	Rio Negro Swamp, Rio Negro	19° 20' 17" S	56° 57' 42" W	1
FMNH	108420	Rio Olho de Agua, Rio da Prata, Upper Miranda	21° 26' 18" S	56° 26' 43" W	1
FMNH	108408	Fazenda San Pedro, Rio Negro	19° 36' 42" S	56° 2' 47" W	30
FMNH	108421	Rio Baía Bonita, Rio Formoso, Upper Miranda	21° 9' 48" S	56° 26' 23" W	2
MZUSP	51121	Rio Amapa, Araguaí	-2.166666	51	11
<i>Brazil</i>					
MZUSP	16896	Igarape Apeu, Para Boa Vista, Rio Branco	2° 45' N	60° 45' W	5
ANSP	195485	Xingu River, Porto do Moz	0° 43' 55" S	52° 15' 15" W	1
ANSP	199694	Penatecua R. Trib Xingu	3° 27' 21" S	52° 55' 33" W	4
<i>Guyana</i>					
UMMZ	251642	Cat Creek, Berbice R.	6° N	58° 10' W	21
UMMZ	251743	Mahaica, Demerara R.	6° 30' N	58° 15' W	16
FMNH	52956	Christianburg Canal, Demerara R.	6° 10' N	58° 20' W	5
FMNH	52955	Christianburg, Demerara R.	6° 10' N	58° 10' W	5
FMNH	52958	Madum Creek, Mahaica	6° 40' N	57° 50' W	3
FMNH	52954	Wiamar, Demerara R.	6° N	58° 20' W	10
FMNH	50150	Rockstone, Essequebo R.	6° N	58° 30' W	1
FMNH	52953	Malali, Demerara R.	5° 40' N	58° 20' W	6
FMNH	69622	Christianburg Canal Demerara R.	6° 10' N	58° 20' W	8
FMNH	69701	Wiamar, Demerara River	6° 10' N	58° 20' W	17
FMNH	71294	Christianburg, Mud Flats Demerara R.	6° 10' N	58° 20' W	5
FMNH	69786	Christianburg, Demerara R.	6° 10' N	58° 20' W	6
FMNH	52957	Friendship, Demerara R.	6° 10' N	58° 20' W	7
UMMZ	216855	Haurarum R., Demerara R.	6° 30' N	58° 25' W	1
UMMZ	216865	Madini R., Demerara R.	6° 40' N	57° 50' W	1
FMNH	59452	Lama Stop, Mahaica R.	6° 40' N	58° 10' W	5
FMNH	52734	Demerara R.	6° N	58° 30' W	1
FMNH	50151	Rockstone, Essequebo R.	6° N	58° 30' W	4
INHS	49135	Demerara River, Linden	6.00507	-58.29855	30
<i>Surinam</i>					
UMMZ	216837	Paloemeu, Tapanahoni R. Marowinie R.	3° 9' N	55° 44' W	1
FMNH	82639	Witte Creek, Brownarvegromed, Nickery R.	5.0167°	56.8167°	5
UMMZ	251808	Saranacca, Latambo R. Tributary	5° 30' N	56° W	3
ANSP	188693	Lawa River (Marowinie)	3° 19' 12" N	54° 3' 41" W	1
ANSP	188675	Lawa River (Marowinie)	3° 18' 40" N	54° 3' 33" W	3
ANSP	188687	Lawa River (Marowinie)	3° 19' 31" N	54° 3' 48" W	10
ANSP	188694	Lawa River (Marowinie)	3° 19' 32" N	54° 4' 20" W	3
ANSP	189268	Litane R. Tributary of Lawa R. (Marowinie)	3° 17' 29" N	54° 4' 38" W	2
<i>Guyana Francesa</i>					
ANSP	112222	Tampok-Opaqui R. Trib. Lawa R.	3° 27' N	53° 59' W	1
<i>Bolivia</i>					
CBF	02690	Santa Cruz, Pacerna R. Itenez- Mamoré Basin	17° 30' S	62° 45' W	60
CBF	00914	Manauripi, Pando, Mamoré R.	11° 12' S	69° 48' W	2
CBF	00166	Rio Blanco, Itenez, Mamoré R.	13° 37' 59" S	63° 23' 35" W	8
CBF	00886	Manauripi, Pando, Arroyo Pozo, Beni, Mamoré R.	11° 26' S	69° 05' W	4
UMMZ	204211	Beni, Rio Itenez, Madeira	12.4916	64.25	16
UMMZ	204951	Beni, Rio Itenez, Madeira	12.54	64.211	4
UMMZ	205024	Arroyo Grande, Beni, Itenez- Mamoré	10° 49' 30" S	65° 25' 24" W	2
UMMZ	204346	Beni, Rio Itenez, Madeira	12.49499	64.24833	1
CBF	02689	Santa Cruz, Pacerna R. Itenez- Mamoré Basin	17° 30' S	62° 45' W	5
CBF	00894	Beni, Madre de Dios	11° 15' S	66° 15' W	3
CBF	00112	Rio Blanco, Itenez, Mamoré R.	13° 37' 59" S	63° 23' 35" W	5
CBF	02691	Arroyo Las Torres, Santa Cruz, Itenez-Mamoré	17° S	62° 30' W	5
<i>Perú</i>					
MUSM	7324	Tambopata, Qda Potoyacus, Madre de Dios	12° 57' S	69° 12' W	11
ANSP	136913	Rio Nanay, Trib. R. Amazonas	3° 42' S	73° 16' W	5

ANSP: Academia de Ciencias Naturales de la Universidad de Drexel (anteriormente conocida como "de Filadelfia"); CBF: Colección Boliviana de Fauna. FMNH: Museo Field de Historia Natural; INHS: Museo de Historia Natural de Illinois; MUSM: Museo de Historia Natural de la Universidad de San Marcos, Perú; MZUSP: Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo, Brasil; UMMZ: Museo de Zoología de la Universidad de Michigan.

**Apéndice II.** Definición de las 28 distancias entre los hitos del cuerpo.

Hitos	Nombre de la distancia	Abreviación
1-6	Standard length	SL
1-2	Snout to supraoccipital	Sn-Suproc
1-3	Snout to dorsal-fin origin	Sn-Origdor
1-10	Snout to pectoral-fin origin	Sn-Origpect
1-9	Snout to pelvic-fin insertion	Sn-Origpelv
1-8	Snout to anal-fin origin	Sn-Original
3-9	Dorsal-fin origin to pelvic-fin insertion	Dor-Pelv
3-4	Dorsal-fin base length	Basedorsal
7-8	Anal-fin base length	Baseanal
4-5	Dorsal-fin terminus to adipose origin	Dorter Origadi
6-7	Caudal peduncle length	CaudPed L.
5-7	Adipose origin to anal-fin terminus	Origadip-Analt
4-8	Dorsal-fin terminus to anal-fin origin	Dorter Original
4-9	Dorsal-fin terminus to pelvic-fin insertion	Dorter Origpelv
3-8	Dorsal-fin origin to anal-fin origin	Origdor-Original
5-8	Adipose-fin origin to anal-fin origin	Origadi-Original
5-6	Adipose-fin origin to hypural base	Origadi-Caudpedt
4-7	Dorsal-fin terminus to anal-fin terminus	Dorter-AnalT
3-10	Dorsal-fin origin to pectoral-fin origin	Origdor-Origpect
9-10	Pelvic-fin insertion to pectoral-fin origin	Origdor-Origpel
1-14	Head length	HeadL
12-13	Eye diameter	Eyediam
1-12	Snout length	SnoutL
1-11	Maxillary length	MaxL
13-14	Posterior margin orbit to opercle bony posterior margin	Postorb
11-12	Posterior end of maxilla to anterior margin orbit	Orborig-Maxt
11-13	Posterior end of maxilla to posterior margin orbit	Orbt-Maxt
11-9	Posterior end of maxilla to pelvic fin insertion	Maxt-Oripel

**Apéndice III.1.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* proveniente de ríos de las Guayanas. N=175. Cuencas del: Essequibo, Demerara, Mahaica, Berbice, Maroni, Nickeri, Saramacca, Maroni (Arriba). LE en mm. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC). Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar.

Distancias	Media	Intervalo	D.S.
SL	41.34	15.47-76.19	12.99
Sn-Suproc	239	195-307	0.019
Sn-Origdor	511	464-550	0.019
Sn-Origpect	271	223-310	0.015
Sn-Origpelv	508	454-562	0.021
Sn-Original	665	583-714	0.025
Dor-Pelv	274	184-318	0.019
Basedorsal	127	79-153	0.012
Baseanal	288	244-345	0.018
Dorter Origadi	254	217-302	0.013
CaudPed L.	102	70-133	0.014
Origadip-Analt	126	89-144	0.010
Dorter Original	251	157-293	0.020
Dorter Origpelv	291	225-327	0.017
Origdor-Original	306	215-350	0.024
Origadi-Original	319	274-352	0.014
Origadi-Caudpedt	141	106-184	0.015
Dorter-AnalT	327	281-360	0.014
Origdor-Origpect	356	312-398	0.017
Origdor-Origpel	247	201-292	0.016
HeadL	256	217-319	0.017
Eyediam	111	82-150	0.012
SnoutL	42	32-76	0.009
MaxL	159	105-195	0.015
Postorb	99	75-129	0.009
Orborig-Maxt	113	63-149	0.016
Orbt-Maxt	109	76-137	0.011
Maxt-Oripel	376	330-416	0.017

**Apéndice III.2.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* de Bolivia. N= 109. Cuencas: Itenez-Mamoré y Madre de Dios. Todos los valores en LE en mm. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S.= Desviación Estándar.

Distancias	Itenez-Mamoré			Madre de Dios		
	Media	Intervalo	D.S.	Media	Intervalo	D.S.
SL	41.54	20.53-76.16	14.93	65.46	41.20-80.65	15.17
Sn-Suproc	243	192-296	0.024	201	189-232	0.013
Sn-Origdor	499	460-537	0.018	484	468-501	0.012
Sn-Origpect	273	239-324	0.015	263	247-286	0.012
Sn-Origpelv	512	459-547	0.019	505	487-519	0.011
Sn-Original	655	607-702	0.019	669	648-688	0.015
Dor-Pelv	251	199-291	0.020	289	275-317	0.016
Basedorsal	121	88-157	0.012	126	114-149	0.011
Baseanal	273	237-322	0.018	266	256-286	0.009
Dorter Origadi	257	219-324	0.020	264	235-283	0.016
CaudPed L.	116	82-158	0.015	121	101-149	0.014
Origadip-Analt	118	90-144	0.012	126	115-137	0.008
Dorter Original	230	189-273	0.019	261	235-293	0.017
Dorter Origpelv	260	214-300	0.019	296	277-322	0.015
Origdor-Original	290	243-339	0.022	328	311-358	0.015
Origadi-Original	300	265-338	0.015	304	291-317	0.009
Origadi-Caudpedt	149	110-180	0.014	157	140-170	0.010
Dorter-AnalT	322	273-371	0.019	337	307-365	0.018
Origdor-Origpec	338	279-379	0.019	345	317-374	0.017
Origdor-Origpel	250	209-283	0.016	249	228-271	0.014
HeadL	261	210-289	0.017	241	227-256	0.009
Eyediám	118	72-141	0.014	108	99-120	0.006
SnoutL	48	33-63	0.006	46	42-53	0.004
MaxL	149	96-191	0.019	145	132-164	0.009
Postorb	102	75-130	0.009	97	88-107	0.006
Orborig-Maxt	106	62-146	0.016	100	91-111	0.006
Orbt-Maxt	107	71-131	0.012	100	85-116	0.009
Maxt-Oripel	388	346-438	0.020	384	369-408	0.015

**Apéndice III.3.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* de Brasil. N=74 Cuencas: Branco, Araguari, Xingu. Todos los valores en LE en mm. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar. Tabla continua en la página siguiente.

Distancias	Branco		Araguari			Xingu			
	Media	Intervalo	D.S.	Media	Intervalo	D.S.	Media	Intervalo	D.S.
SL	76.38	61.93-82.74	8.27	47.15	20.52-83.77	19.50	69.43	35.74-83.74	10.98
Sn-Suproc	197	187-211	0.009	232	199-266	0.019	215	195-258	0.013
Sn-Origdor	483	473-492	0.007	493	459-543	0.015	491	467-510	0.012
Sn-Origpect	238	227-255	0.011	276	243-317	0.020	254	230-291	0.013
Sn-Origpelv	510	498-532	0.013	507	474-538	0.015	503	485-534	0.013
Sn-Original	676	660-688	0.013	659	595-686	0.019	667	650-685	0.009
Dor-Pelv	291	281-302	0.008	262	218-319	0.023	281	255-311	0.013
Basedorsal	131	127-135	0.003	128	89-162	0.014	129	110-152	0.010
Baseanal	258	249-265	0.007	276	244-358	0.019	266	245-281	0.011
Dorter Origadi	275	270-282	0.005	251	222-277	0.013	265	242-287	0.011
CaudPed L.	120	113-133	0.009	113	85-132	0.009	118	108-135	0.007
Origadip-Analt	122	114-132	0.008	120	110-132	0.006	119	108-138	0.006
Dorter Original	262	248-270	0.008	233	188-277	0.018	253	232-276	0.010
Dorter Origpelv	291	280-302	0.008	276	235-331	0.023	287	259-316	0.013
Origdor-Original	337	324-342	0.007	295	243-330	0.022	322	300-342	0.010
Origadi-Original	303	289-318	0.012	300	262-355	0.016	307	278-321	0.011
Origadi-Caudpedt	145	135-155	0.009	153	129-175	0.009	148	129-159	0.008
Dorter-AnalT	338	332-343	0.004	321	290-341	0.013	327	311-340	0.008
Origdor-Origpec	364	351-382	0.012	340	288-408	0.026	360	348-380	0.008
Origdor-Origpel	283	267-318	0.022	243	202-280	0.016	261	243-285	0.014
HeadL	218	204-234	0.011	256	204-292	0.020	236	214-256	0.009
Eyediám	103	97-114	0.007	101	78-126	0.011	94	85-108	0.006
SnoutL	31	23-36	0.005	62	44-85	0.009	53	41-63	0.005
MaxL	125	115-131	0.006	155	126-187	0.014	159	146-173	0.008
Postorb	94	89-97	0.004	101	70-116	0.011	94	86-107	0.006
Orborig-Maxt	94	90-98	0.003	102	70-124	0.012	113	101-128	0.006
Orbt-Maxt	100	92-104	0.005	110	87-139	0.011	109	96-126	0.008
Maxt-Oripel	411	399-438	0.016	385	341-440	0.017	375	348-409	0.017

**Apéndice III.4.** Datos morfométricos de *Bryconops melanurus* de Perú. N=11. Cuencas: Madre de Dios, Amazonas. Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar.

Distancias	Madre de Dios		Amazonas		D.S.	
	Media	Intervalo	Media	Intervalo		
SL	54.59	30.20-79.89	22.16	53.76	52.34-56.41	1.69
Sn-Suproc	237	199-281	0.039	231	224-240	0.006
Sn-Origdor	500	474-536	0.025	503	489-512	0.008
Sn-Origpect	281	247-312	0.030	277	266-286	0.008
Sn-Origpelv	528	501-553	0.019	529	512-541	0.013
Sn-Original	683	671-696	0.009	700	670-712	0.017
Dor-Pelv	271	235-291	0.022	298	284-311	0.010
Basedorsal	127	93-152	0.019	130	112-146	0.016
Baseanal	266	255-278	0.009	279	261-290	0.013
Dorter Origadi	259	247-267	0.008	258	248-271	0.010
CaudPed L.	109	89-124	0.013	102	89-116	0.012
Origadip-Analt	126	122-131	0.004	129	125-134	0.004
Dorter Original	255	239-268	0.012	270	263-277	0.005
Dorter Origpelv	274	235-293	0.021	304	289-319	0.011
Origdor-Original	323	286-343	0.021	340	334-347	0.006
Origadi-Original	300	291-309	0.007	314	307-325	0.007
Origadi-Caudpedt	143	125-159	0.013	133	127-152	0.011
Dorter-AnalT	333	322-344	0.009	338	324-359	0.018
Origdor-Origpec	342	334-354	0.008	362	356-369	0.005
Origdor-Origpel	257	230-281	0.018	263	243-281	0.015
HeadL	265	231-298	0.029	259	244-279	0.016
Eyediám	119	100-139	0.016	97	88-116	0.012
SnoutL	50	40-57	0.008	60	54-67	0.006
MaxL	153	138-174	0.015	163	151-170	0.008
Postorb	102	95-110	0.006	108	99-122	0.011
Orborig-Maxt	108	98-124	0.010	112	104-118	0.007
Orbt-Maxt	110	94-123	0.011	114	109-121	0.005
Maxt-Oripel	400	384-415	0.011	395	376-407	0.013

**Apéndice III.5.** Datos morfométricos de *Bryconops cf. melanurus* del Pantanal. N=185 (Cuenca del Río Paraguay). Todos los valores en milésimas de Largo Estándar (LE) o Largo de la Cabeza (LC) Abreviaciones: D.S. = Desviación Estándar.

Distancias	Media	Intervalo	D.S.
SL	39.16	17.33-62.48	9.50
Sn-Suproc	254	201-305	0.018
Sn-Origdor	504	469-547	0.014
Sn-Origpect	285	252-308	0.011
Sn-Origpelv	524	480-566	0.019
Sn-Original	668	623-711	0.016
Dor-Pelv	267	197-318	0.023
Basedorsal	129	82-160	0.014
Baseanal	260	222-305	0.014
Dorter Origadi	247	206-287	0.018
CaudPed L.	115	85-147	0.011
Origadip-Analt	122	92-145	0.010
Dorter Original	239	171-282	0.019
Dorter Origpelv	273	219-315	0.019
Origdor-Original	304	229-358	0.023
Origadi-Original	292	260-319	0.011
Origadi-Caudpedt	153	108-192	0.014
Dorter-AnalT	319	287-352	0.013
Origdor-Origpec	344	301-388	0.017
Origdor-Origpel	250	191-291	0.019
HeadL	277	240-312	0.014
Eyediám	106	87-123	0.007
SnoutL	70	49-85	0.007
MaxL	159	126-193	0.014
Postorb	105	84-125	0.008
Orborig-Maxt	106	75-138	0.011
Orbt-Maxt	119	83-148	0.012
Maxt-Oripel	394	333-454	0.028

**Apéndice IV.1.** Cargas de los Eigenvalores y Eigenvectores para PC1-3. Resultados para todas las 16 cuencas. Abreviaciones: LM= landmarks.

		PC1	PC2	PC3
Eigenvalue		0.64	0.01	0.01
Porcentaje Eigenvalue		94.9	1.5	0.96
LM	Distancia	Cargas Eigenvector		
		PC1	PC2	PC3
1-6	SL	0.19	0.00	-0.10
1-2	Sn-Suproc	0.15	0.05	0.07
1-3	Sn-Origdor	0.18	-0.04	0.00
1-10	Sn-Origpect	0.17	0.07	0.06
1-9	Sn-Origpelv	0.19	0.01	0.00
1-8	Sn-Original	0.19	-0.02	0.01
3-9	Dor-Pelv	0.22	-0.05	0.04
3-4	Basedorsal	0.20	0.01	0.01
7-8	Baseanal	0.18	-0.12	-0.13
4-5	Dorter Origadi	0.20	-0.07	-0.10
6-7	CaudPed L.	0.20	0.29	-0.55
5-7	Origadip-Analt	0.19	-0.08	0.04
4-8	Dorter Original	0.22	-0.13	0.05
4-9	Dorter Origpelv	0.21	-0.09	0.02
3-8	Origdor-Original	0.22	-0.07	0.05
5-8	Origadi-Original	0.20	-0.13	-0.08
5-6	Origadi-Caudpedt	0.19	0.20	-0.41
4-7	Dorter-AnalT	0.20	-0.07	-0.06
3-10	Origdor-Origpec	0.20	-0.07	-0.02
9-10	Origdor-Origpel	0.20	-0.04	-0.07
1-14	HeadL	0.17	0.10	0.12
12-13	Eyediam	0.16	-0.22	0.04
1-12	SnoutL	0.16	0.80	0.38
1-11	MaxL	0.17	-0.03	0.34
13-14	Postorb	0.19	0.04	0.05
11-12	Orborig-Maxt	0.18	-0.28	0.37
11-13	Orbt-Maxt	0.17	0.07	0.18
11-9	Maxt-Oripel	—	—	—

**Apéndice IV.2.** Cargas de los Eigenvalores y Eigenvectores para PC1-3. Río Paraguay excluido. Abreviaciones: LM= landmarks.

		PC1	PC2	PC3
Eigenvalue		0.77	0.01	0.01
Porcentaje Eigenvalue		95.9	1.2	0.77
LM	Distancia	Carga Eigenvector		
		PC1	PC2	PC3
1-6	SL	0.19	-0.08	-0.05
1-2	Sn-Suproc	0.15	0.03	-0.02
1-3	Sn-Origdor	0.18	0.03	-0.03
1-10	Sn-Origpect	0.17	0.00	0.05
1-9	Sn-Origpelv	0.19	0.01	-0.04
1-8	Sn-Original	0.19	0.02	-0.03
3-9	Dor-Pelv	0.22	0.08	0.05
3-4	Basedorsal	0.20	0.01	0.05
7-8	Baseanal	0.18	-0.08	0.02
4-5	Dorter Origadi	0.20	-0.08	-0.07
6-7	CaudPed L.	0.20	-0.57	-0.31
5-7	Origadip-Analt	0.19	0.12	0.00
4-8	Dorter Original	0.21	0.15	0.00
4-9	Dorter Origpelv	0.21	0.06	0.08
3-8	Origdor-Original	0.22	0.12	-0.01
5-8	Origadi-Original	0.19	-0.02	0.01
5-6	Origadi-Caudpedt	0.19	-0.40	-0.19
4-7	Dorter-AnalT	0.20	-0.02	-0.04
3-10	Origdor-Origpec	0.20	0.04	-0.02
9-10	Origdor-Origpel	0.20	0.01	-0.14
1-14	HeadL	0.17	0.02	0.05
12-13	Eyediam	0.15	0.02	-0.24
1-12	SnoutL	0.17	-0.35	0.83
1-11	MaxL	0.18	0.22	0.24
13-14	Postorb	0.19	0.02	-0.02
11-12	Orborig-Maxt	0.18	0.45	0.02
11-13	Orbt-Maxt	0.16	0.11	0.06
11-9	Maxt-Oripel	—	—	—

**Apéndice V.1.** Análisis ANCOVA de los valores de PC1 vs. LE para las poblaciones de cuencas hidrográficas con más de 7 individuos. Hay dos pruebas de homogeneidad: i.) Pendientes; y ii.) Medias ajustadas. Solo si las pendientes son homogéneas se comparan las medias ajustadas de los dos grupos: Y= yes,  $P > 0.05$ ; N= no; – = no aplicable; \* =  $P \leq 0.05$ ; \*\* =  $P \leq 0.01$ ; Pendientes= Homogeneidad de laderas; Adj. Medias= Homogeneidad de medias ajustadas. Cuencas: 2=Demerara, 3=Mahaica, 4=Berbice, 5=Maroni, 8=Itenez-Mamoré, 9=Madre de Dios, 11=Paraguay, 12=Araguari, 13=Xingu.

Cuencas	Pendientes	Adj. Medias	Cuencas	Pendientes	Adj. Medias
2 v 3	Y	Y	4 v 11	Y	N
2 v 4	N**	–	4 v 12	Y	Y
2 v 5	N**	–	4 v 13	Y	Y
2 v 8	Y	N	5 v 8	N**	–
2 v 9	Y	Y	5 v 9	Y	Y
2 v 11	N**	–	5 v 11	Y	N
2 v 12	N**	–	5 v 12	Y	N
2 v 13	Y	Y	5 v 13	Y	Y
3 v 4	N**	–	8 v 9	Y	N
3 v 5	N*	–	8 v 11	N**	–
3 v 8	Y	N	8 v 12	N*	–
3 v 9	N*	–	8 v 13	Y	N
3 v 11	N**	–	9 v 11	Y	N
3 v 12	N*	–	9 v 12	Y	Y
3 v 13	Y	Y	9 v 13	Y	Y
4 v 5	Y	N	11 v 12	N*	–
4 v 8	Y	N	11 v 13	N*	–
4 v 9	Y	Y	12 v 13	Y*	Y

**Apéndice V.2.** Análisis ANCOVA de los valores de RW1 vs. LE para las poblaciones de cuencas con más de 7 individuos. Hay dos pruebas de homogeneidad: i.) Pendientes; y ii.) Medias ajustadas. Solo si las pendientes son homogéneas se comparan las medias ajustadas de los dos grupos. Abreviaciones: Y= yes,  $P > 0.05$ ; N= no; – = no aplicable; \* =  $P \leq 0.05$ ; \*\* =  $P \leq 0.01$ . Cuencas: 2=Demerara, 3=Mahaica, 4=Berbice, 5=Maroni, 8=Itenez-Mamoré, 9=Madre de Dios, 11=Paraguay, 12=Araguari, 13=Xingu.

Cuencas	Pendientes	Adj. Medias	Cuencas	Pendientes	Adj. Medias
2 v 3	Y	Y	4 v 11	Y	N**
2 v 4	N**	–	4 v 12	Y	Y
2 v 5	N**	–	4 v 13	Y	N**
2 v 8	Y	N**	5 v 8	N**	–
2 v 9	N**	–	5 v 9	Y	Y
2 v 11	N**	–	5 v 11	Y	N**
2 v 12	N**	–	5 v 12	Y	N**
2 v 13	Y	N**	5 v 13	Y	N**
3 v 4	Y	N**	8 v 9	N**	–
3 v 5	Y	N**	8 v 11	N**	–
3 v 8	Y	Y	8 v 12	N**	–
3 v 9	Y	Y	8 v 13	Y	N*
3 v 11	Y	N*	9 v 11	Y	N**
3 v 12	Y	N*	9 v 12	Y	Y
3 v 13	Y	Y	9 v 13	Y	Y
4 v 5	Y	N**	11 v 12	Y	N**
4 v 8	N**	–	11 v 13	Y	N**
4 v 9	N*	–	12 v 13	Y	Y

**Apéndice VI.1.** Cargas de los Eigenvalues y Eigenectores para RW1-3. Resultados para todas las 16 cuencas.

		RW1	RW2	RW3
Eigenvalue		0.0004	0.0003	0.0002
Percentage Eigenvalue		21.5	17.8	13.0
LM	Distancia	Cargas Eigenector		
		RW1	RW2	RW3
1-6	SL	0.45	-0.14	0.09
1-2	Sn-Suproc	0.19	-0.02	-0.27
1-3	Sn-Origidor	-0.19	0.27	-0.33
1-10	Sn-Origpect	-0.27	-0.08	-0.03
1-9	Sn-Origpelv	0.02	0.00	-0.07
1-8	Sn-Origanal	-0.19	-0.32	0.33
3-9	Dor-Pelv	-0.07	-0.13	-0.05
3-4	Basedorsal	-0.16	-0.26	0.25
7-8	Baseanal	0.13	0.11	0.27
4-5	Dorter Origadi	0.05	-0.13	-0.08
6-7	CaudPed L.	0.11	0.31	0.05
5-7	Origadip-Analt	0.27	0.01	-0.33
4-8	Dorter Origanal	0.18	0.14	0.05
4-9	Dorter Origpelv	0.17	0.11	-0.13
3-8	Origidor-Origanal	0.02	-0.40	-0.07
5-8	Origadi-Origanal	-0.17	0.36	0.07
5-6	Origadi-Caudpedt	-0.32	-0.20	-0.30
4-7	Dorter-AnalT	-0.18	0.39	0.19
3-10	Origidor-Origpec	-0.18	0.11	0.00
9-10	Origidor-Origpel	0.11	0.16	0.22
1-14	HeadL	0.15	-0.05	0.39
12-13	Eyediam	0.20	0.01	-0.11
1-12	SnoutL	0.14	-0.09	0.05
1-11	MaxL	0.05	-0.09	-0.16
13-14	Postorb	-0.12	0.03	-0.04
11-12	Orborig-Maxt	0.01	-0.10	-0.11
11-13	Orbt-Maxt	-0.31	0.03	-0.04
11-9	Maxt-Oripel	-0.09	-0.06	0.17

**Apéndice VI.2.** Cargas de los Eigenvalues y Eigenectores para RW1-3. Río Paraguay excluido.

		RW1	RW2	RW3
Eigenvalue		0.00044	0.00041	0.00027
Percentage Eigenvalue		21.5	20.1	13.3
LM	Distancia	Cargas Eigenector		
		RW1	RW2	RW3
1-6	SL	0.41	0.14	-0.14
1-2	Sn-Suproc	0.13	0.18	0.30
1-3	Sn-Origidor	-0.37	0.21	0.27
1-10	Sn-Origpect	-0.13	-0.15	0.06
1-9	Sn-Origpelv	-0.08	-0.40	0.17
1-8	Sn-Origanal	0.11	-0.40	-0.19
3-9	Dor-Pelv	-0.04	-0.15	0.18
3-4	Basedorsal	0.07	-0.33	-0.14
7-8	Baseanal	0.04	-0.06	-0.15
4-5	Dorter Origadi	0.08	-0.03	0.14
6-7	CaudPed L.	0.01	0.42	-0.43
5-7	Origadip-Analt	0.14	0.27	0.31
4-8	Dorter Origanal	0.04	0.11	0.04
4-9	Dorter Origpelv	0.06	0.23	0.08
3-8	Origidor-Origanal	0.28	-0.25	0.21
5-8	Origadi-Origanal	-0.31	0.12	-0.25
5-6	Origadi-Caudpedt	-0.19	-0.17	0.20
4-7	Dorter-AnalT	-0.40	-0.01	-0.24
3-10	Origidor-Origpec	-0.22	-0.01	-0.01
9-10	Origidor-Origpel	-0.01	-0.01	-0.18
1-14	HeadL	0.15	-0.25	-0.14
12-13	Eyediam	0.14	0.22	-0.03
1-12	SnoutL	0.29	0.15	-0.20
1-11	MaxL	0.06	0.04	0.17
13-14	Postorb	-0.11	0.01	0.02
11-12	Orborig-Maxt	0.04	0.00	0.12
11-13	Orbt-Maxt	-0.20	-0.06	-0.01
11-9	Maxt-Oripel	0.02	-0.11	-0.15