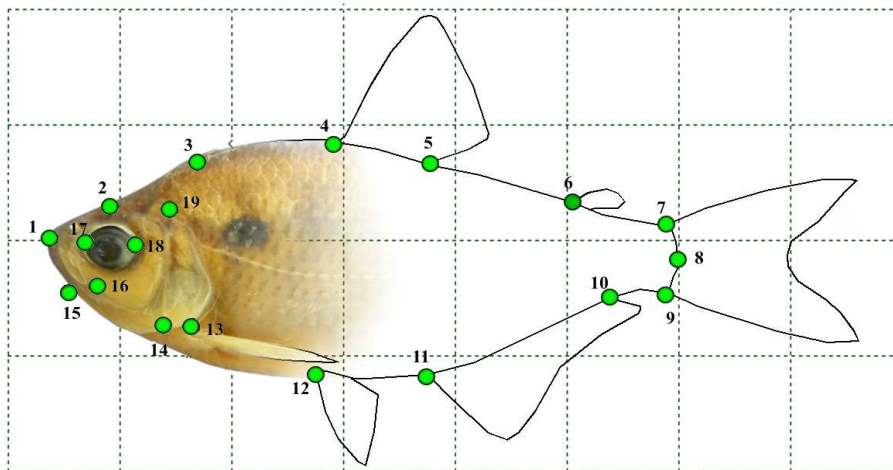


Tesina de grado para la obtención del título en Licenciado en
Ciencias Biológicas, Opción Zoología Vertebrados.

Revisión Sistemática del grupo de especies
“*Astyanax bimaculatus*” (Ostariophysi: Characiformes)
presentes en Uruguay.



Estudiante: Bach. Wilson S. Serra

Orientador: Dr. Marcelo Loureiro

Sección Zoología de Vertebrados
Departamento de Ecología y Evolución
Facultad de Ciencias
Universidad de la República

Tribunal: Dr. Alejandro D'Anatro
Dr. Richard Fariña

Marzo 2012

“Dijo luego Yahveh Dios: «No es bueno que el hombre esté solo. Voy a hacerle una ayuda adecuada.»

Y Yahveh Dios formó del suelo todos los animales del campo y todas las aves del cielo y los llevó ante el hombre para ver cómo los llamaba, y para que cada ser viviente tuviese el nombre que el hombre le diera.”

Génesis, La Santa Biblia.

Contenido

Resumen	3
Introducción	3
Género <i>Astyanax</i>	4
Cuenca del Plata y de los Patos-Merín, panorama histórico-taxonómico	5
Siglo XIX	5
Principios del siglo XX	6
Mediados y finales de siglo XX, comienzos del XXI	7
Objetivo general	9
Objetivos específicos	9
Materiales y métodos	9
Búsqueda bibliográfica y síntesis de diagnosis de referencia	9
Ejemplares examinados	10
Morfometría geométrica	11
Merística	13
Patrón de pigmentación	14
Caracteres óseos	15
Resultados	17
Morfometría geométrica	17
Merística	20
Patrón de pigmentación	22
Caracteres óseos	23
Discusión	23
Grupos morfológicos	23
Identidad de los grupos	27
Conclusiones y perspectivas	29
Agradecimientos	30
Bibliografía	31
Anexos	37

Revisión Sistemática del grupo de especies “*Astyanax bimaculatus*” (Ostariophysii: Characiformes) presentes en Uruguay.

Resumen:

El género *Astyanax* es uno de los grupos de characiformes neotropicales con más especies, representado al presente por unos 137 taxa válidos. El grupo de especies “*Astyanax bimaculatus*” comprende más de 15 especies y subespecies, y pesar de que en años recientes varias especies de este grupo han sido descritas o redescritas, buena parte de las mismas carece de diagnosis claras que permitan su correcta identificación a nivel específico. En Uruguay se encuentran citadas *A. abramis*, *A. bimaculatus* y *A. jacuhiensis*, pero no existe consenso acerca de cuántas y cuáles especies realmente habitan nuestro territorio ni cómo reconocerlas. En el presente trabajo se realiza una revisión sistemática del grupo de especies “*Astyanax bimaculatus*” para el Uruguay, definiendo grupos morfológicos en base a morfometría geométrica, variables merísticas, osteología y diseño cromático. Un total de 458 ejemplares provenientes de 78 localidades de todo el país fueron analizados, y tres morfotipos pudieron ser reconocidos. El primer morfotipo (**LM**) presenta tendencias a valores positivos en el eje del Componente Principal 1 del análisis morfométrico, valores bajos en su merística y una distribución restringida a la cuenca de la Laguna Merín. El segundo morfotipo (**UYP**) presenta tendencias a valores negativos en el eje del Componente Principal 1 del análisis morfométrico, valores altos en su merística y una distribución que abarca Río de la Plata, Río Yi y Río Uruguay. El tercer morfotipo (**U**) presenta tendencias a valores negativos en el eje del Componente Principal 1 del análisis morfométrico, valores bajos en su merística y una distribución que abarca principalmente Río de la Uruguay, Río Negro y Río Cuareim. Se discute la identidad taxonómica de los morfotipos en función de las especies descritas para la cuenca del Río de la Plata.

Introducción:

El Orden Characiformes es un grupo de peces Teleósteos compuesto por 18 familias, con alrededor de 270 géneros y más de 1700 especies. Todos sus representantes vivientes se hallan confinados a cuerpos de agua dulce (Nelson, 2006). Al menos 209 de estas especies se encuentran en África, con las restantes distribuidas en el suroeste de Estados Unidos, México, y Centro y Sudamérica (Nelson, 2006), donde son uno de los grupos de peces predominantes (Eigenmann, 1917; Vari & Malabarba, 1998).

Dentro del orden Characiformes la familia Characidae es la que cuenta con un mayor número de representantes (más de 1200 spp.) (Reis *et al.*, 2003). Esta familia carece de

una diagnosis filogenética, y muchos de sus géneros fueron descritos hace casi un siglo por combinación de estados alternativos de unos pocos caracteres (Mirande, 2009). Análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos (Mirande, 2009; Mirande, 2010) y moleculares (Oliveira *et al.*, 2011) apoyan las hipótesis que señalan la naturaleza polifilética de muchos de ellos. Algunos de los géneros más conflictivos y al mismo tiempo más diversos de este grupo son *Astyanax* (137 spp.), *Hyphessobrycon* (128 spp.), *Moenkhausia* (75 spp.), *Bryconamericus* (73 spp.), *Creagrutus* (69 spp.) y *Hemigrammus* (54 spp.) (Reis *et al.*, 2003).

Género *Astyanax*:

Las especies del género *Astyanax* se hallan presentes en diversos hábitats dulceacuícolas desde el sur de los Estados Unidos hasta el centro de Argentina (Eigenmann, 1921; Miquelarena & Menni, 2005). Las especies nominales asignadas actualmente a *Astyanax* probablemente no representan una entidad monofilética, situación que ha sido largamente reconocida para el género (Bertaco *et al.*, 2007). Análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos (Mirande, 2010) y moleculares (Oliveira *et al.*, 2011) apoyan dicha hipótesis, señalando la naturaleza polifilética del mismo.

El grupo de especies "*Astyanax bimaculatus*" comprende más de 15 especies y subespecies, y se halla caracterizado por la presencia de una mancha humeral horizontal, negra y ovalada, dos barras verticales marrones en la región humeral, y una mancha negra en el pedúnculo caudal extendida hasta la extremidad de los radios caudales medianos. A pesar de que en años recientes varias especies pertenecientes a este grupo han sido descritas o redescritas (e.g. Garutti, 1999; Garutti, 2003; Garutti & Britski, 2000; Garutti & Langeani, 2009), buena parte de los integrantes del grupo carece de diagnosis claras que permitan su correcta identificación a nivel específico.

El género fue revisado por Eigenmann en 1921 y 1927, cuyo trabajo constituye la única revisión para todo el taxón (Bertaco *et al.*, 2007). Desde entonces varias especies han sido descritas *sensu* Eigenmann, pero sin análisis más profundos. En el caso de las

especies del grupo *Astyanax bimaculatus*, Eigenmann analizó conjuntamente ejemplares procedentes de todas las cuencas hidrográficas neotropicales, y como consecuencia consideró la especie *A. bimaculatus* ampliamente distribuida, desde las cuencas del Río Orinoco y el Río Magdalena en el norte sudamericano, hasta el Río de la Plata en el sur (Eigenmann, 1921). Su diagnosis propuesta para *A. bimaculatus* resultó ser igualmente amplia: una mancha humeral negra horizontalmente ovalada, una mancha negra en el pedúnculo caudal extendida hasta las extremidades de los radios caudales medios, dos barras verticales marrones en la región humeral y hasta 41 escamas en la línea lateral, englobando varios patrones morfo-cromáticos, tras lo que varias especies fueron sinonimizadas con esta. Resultados de estudios recientes revelan que los diversos patrones morfo-cromáticos constituyen especies con distribución restringida a una u otra cuenca (e.g. Bertaco et al., 2007; Garutti, 1999; Garutti, 2003; Garutti & Britski, 2000; Garutti & Langeani, 2009).

Para la cuenca del Plata actualmente son reconocidas al menos seis especies extremadamente similares pertenecientes a este grupo (*A. altiparanae*, *A. asuncionensis*, *A. orbignyana*, *A. abramis*, *A. paraguayensis* y *A. jacuhiensis*), mientras que para la cuenca de la Laguna Merín por lo menos una se encuentra citada (*A. jacuhiensis*) (Reis et al., 2003). También es recurrente en la bibliografía la mención de *A. bimaculatus* para la región, pero dado que dicha especie fue descrita en base a ejemplares seguramente provenientes de Surinam se ha sugerido que este nombre solo sea utilizado para ejemplares de este origen (Garutti & Britski, 2000). En Uruguay se encuentran citadas *A. abramis*, *A. bimaculatus* (Nión et al. 2002) y *A. jacuhiensis* (Reis et al., 2003), pero no existe consenso acerca de cuántas y cuáles especies realmente habitan nuestro territorio ni cómo reconocerlas.

Cuenca del Plata y de los Patos-Merín, panorama histórico-taxonómico:

- Siglo XIX:

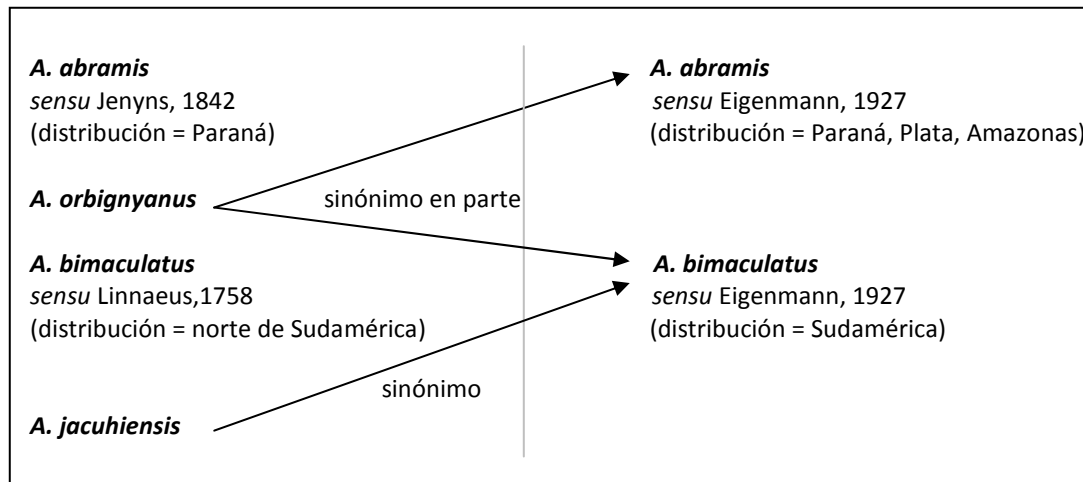
Algunos de los primeros especímenes pertenecientes al grupo *bimaculatus* que se conocen para la cuenca del Río de la Plata, fueron colectados en el río Paraná en

octubre de 1833 por el naturalista Chales Darwin, en algún punto entre las ciudades de Rosario y Santa Fe, Argentina. En el año 1842 Jenyns describe la especie *Tetragonopterus abramis* (actualmente *A. abramis*) (Anexo1), en base a los ejemplares colectados por Darwin nueve años antes, y la señala como distribuida en el río Paraná (Jenyns, 1842). Posteriormente en el año 1850 Valenciennes describe *T. orbignyanus* (actualmente *A. orbignyanus*), en base a ejemplares provenientes de Buenos Aires, Argentina, colectados por el naturalista francés Alcide d'Orbigny en algún momento a finales de la década del 20' y comienzos del 30' del siglo XIX. La descripción no aporta demasiados detalles que puedan ser de utilidad para distinguirla de la especie anterior (Anexo 1), pero se señala que se trata de una especie abundante, que se distribuye por los ríos Paraná, Uruguay y Río de la Plata (Valenciennes, 1850). En 1891 se cita por primera vez *T. maculatus* Müller & Troschel, 1845 (actualmente *A. bimaculatus*), para la cuenca del Río de la Plata en Paraguay (Perugia, 1891). Finalmente en el año 1894 Cope describe *T. jacuhiensis* (actualmente *A. jacuhiensis*) (Anexo 1), con ejemplares provenientes del río Jacuí en el estado de Rio Grande do Sul, Brasil (Cope, 1894). En su trabajo Cope la compara respecto a *T. maculatus*, con la que halla diferencias morfológicas (proporción del ojo respecto a la cabeza) y merísticas (cantidad de radios en la aleta anal) (Cope, 1894).

- Principios de siglo XX:

Entre los años 1921 a 1927, Eigenmann en sus obras tituladas *American Characidae*, realiza la primera revisión de la familia Characidae, describiendo y sinonimizando gran cantidad de especies y subespecies. A pesar de ser rigurosa y globalizadora dicha revisión presenta un problema, y es que en ella se analizó conjuntamente ejemplares de caraciformes procedentes de todas las cuencas hidrográficas neotropicales. Esto generó entre otras cosas, diagnosis amplias de especies, gran cantidad de sinonimias y patrones de distribución que abarcaban múltiples cuencas hidrográficas. Las especies del "grupo *bimaculatus*" de la cuenca del Río de la Plata no fueron la excepción (Tabla 1). En los años subsiguientes y hasta el presente, la mayor parte de trabajos taxonómicos y sistemáticos se han realizado en base a dicha revisión.

Tabla 1. Algunos de los cambios propuestos por Eigenmann en 1927. Especies consideradas válidas en la cuenca del Río de la Plata antes de la revisión de 1927 (izquierda) y después (derecha).



De forma paralela en el tiempo, especies del “grupo *bimaculatus*” fueron citadas bajo múltiples denominaciones para la cuenca rioplatense (Ringuelet *et al.*, 1967), principalmente para Argentina y Paraguay. En 1918 se describe *Bertoniolus paraguayensis* (actualmente *A. paraguayensis*) (Anexo 1) en base a un único ejemplar proveniente de Paraguay (Fowler, 1918). Mientras tanto en Uruguay en el año 1924 se cita por primera vez *A. abramis* (Jenyns, 1842), en base a un ejemplar proveniente del Departamento de Salto (Devincenzi, 1924).

- Medios y finales de siglo XX, comienzos del XXI:

Desde mediados y hasta finales de siglo XX solo una especie del grupo fue nombrada para la región, en tanto que las restantes y numerosas citas que aparecen sobre estas especies en la bibliografía, proviene de listados taxonómicos y sistemáticos. En 1972 Géry tras revisar el ejemplar de *B. paraguayensis*, lo considera perteneciente al género *Astyanax*, y para evitar dilemas nomenclaturales propone que *A. b. paraguayensis* Eigenmann, 1921 pase a ser denominada *A. b. asuncionensis* (Anexo 1). En Uruguay se cita *A. bimaculatus bimaculatus* en el año 1962, y se la señala como una especie abundante en los departamentos norteños, difícilmente distinguible de *A. abramis* en algunos casos (Messner, 1962). En 1972 en el primer listado de especies de

vertebrados del Uruguay se cita también la subespecie *A. b. asuncionensis*, pero no se ofrecen datos de distribución o de cualquier otra clase (Carrera, 1976).

En la primer década del siglo XXI continúan sin existir trabajos de revisión para el grupo *bimaculatus* en la región. En el año 2000 se describe *A. altiparanae* Garutti & Bristki, 2000 en base a ejemplares provenientes de la zona alta del Río Paraná en Brasil (Anexo 1), distinguiéndola de las restantes especies de la cuenca del Río de la Plata únicamente por la ausencia de pigmentación en el centro de las escamas, que en las restantes especies se visualiza como hileras de puntos horizontales en los flancos. En el mismo trabajo la subespecie *A. b. asuncionensis* es elevada a un estatus específico (*A. asuncionensis*), pero no se mencionan justificativos ni referencias bibliográficas al respecto. Dos años después se publica para Uruguay un nuevo listado taxonómico y sistemático de los peces del territorio nacional (Nion *et al.*, 2002), marcando como presentes las especies *A. abramis* y *A. bimaculatus*. En el 2003 se publica *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America* (Reis *et al.*, 2003), tomándose como válidas *A. orbignyanus* y *A. jacuhiensis*, las que previamente habían sido consideradas como sinónimos de *A. abramis* y *A. bimaculatus sensu* Eigenmann unos 80 años atrás, pero no provee explicaciones acerca del motivo por el cual son vueltas a validar. Según esta última publicación *A. jacuhiensis* sería la única especie presente en Uruguay.

El estado actual del conocimiento de la taxonomía y sistemática de las especies de grupo *bimaculatus* en la región es pobre, y se restringe a las descripciones originales, algunos listados de especies y unos pocos trabajos de genética de poblaciones, no existiendo ninguna revisión que analice la validez ni las relaciones filogenéticas de los taxa descritos hasta el momento. En consecuencia, cuando se intenta determinar la identidad de cualquiera de estas especies uno se enfrenta a diagnósis que realmente no distinguen los taxa en cuestión. Esto ha llevado a que en la región el componente origen geográfico sea tomado en muchos casos como la característica determinante al momento de asignar una identidad específica.

La efectividad de la gestión sostenible de ecosistemas se basa en el conocimiento de los procesos y componentes que les permiten evolucionar, regenerarse a lo largo del tiempo y proveer servicios a la sociedad (Cappato *et al.*, 2009). En este sentido, la correcta caracterización Sistemática, la Taxonomía y la interpretación de las relaciones entre los diferentes grupos de seres vivos, son herramientas fundamentales para el estudio y uso sustentable de la biodiversidad (Schnack *et al.*, 2003, Graham *et al.*, 2004).

Objetivo general:

El objetivo de este trabajo será realizar una revisión Sistemática del grupo de especies "*Astyanax bimaculatus*" para el Uruguay, definiendo grupos morfológicos en base a morfometría geométrica, variables merísticas, osteología y diseño cromático.

Objetivos específicos:

- 1- Definir grupos morfológicos en base a morfometría geométrica, variables merísticas, osteología y diseño cromático.
- 2- Cotejar los resultados obtenidos con la información bibliográfica para evaluar la identidad taxonómica a dichos grupos.

Materiales y métodos:

- 1- Búsqueda bibliográfica y síntesis de diagnóstico de referencia.

Se realizó una revisión de la bibliografía disponible sobre el grupo de especies "*Astyanax bimaculatus*" de la región neotropical, con la finalidad de establecer criterios específicos que permitieron refinar el abordaje del problema y la interpretación de datos (Anexo 2). Fueron objetivo principal de la búsqueda bibliográfica las descripciones originales y redescpciones de cada una de las especies citadas para la Cuenca del Río de la Plata.

El listado de especies pertenecientes a la región de la Cuenca del Río de la Plata se elaboró en base a información del libro “Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America” (Reis *et al.*, 2003), y de la página web de “Catalog of Fishes electronic version” (Eschmeyer & Fricke, 2011). Se tomó como criterio para la síntesis de las diagnósicos de referencia, toda la información morfológica y cromática sustentada en ejemplares que tuviesen como origen geográfico la cuenca o subcuenca, correspondientes a la localidad típica de cada especie.

2- Ejemplares examinados.

Se examinaron los ejemplares depositados en la Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, UdelaR, Montevideo, Uruguay (ZVC-P), sumando un total de 458 especímenes repartidos en 120 lotes (Anexo 3), y representando un total de 78 localidades de todo el país (Figura 1). Todos los lotes examinados fueron georeferenciados y asignados a una de las siguientes cuencas hidrográficas para posteriores análisis: 1- Laguna Merín, 2- Río de la Plata (desde Punta Gorda en el departamento de Colonia hacia el sureste), 3- Río Uruguay (al norte de Punta Gorda, Dpto. de Colonia), 4- Río Yi, 5- Río Negro (no incluyendo el Río Yi), y 6- Río Cuareim. Tomando en consideración que la evolución en los peces de agua dulce se halla ligada fuertemente a la historia de las cuencas hidrográficas que habitan (Albert *et al.*, 2011), se utilizó la “cuenca hidrográfica” como unidad operacional para la agrupación de los lotes.

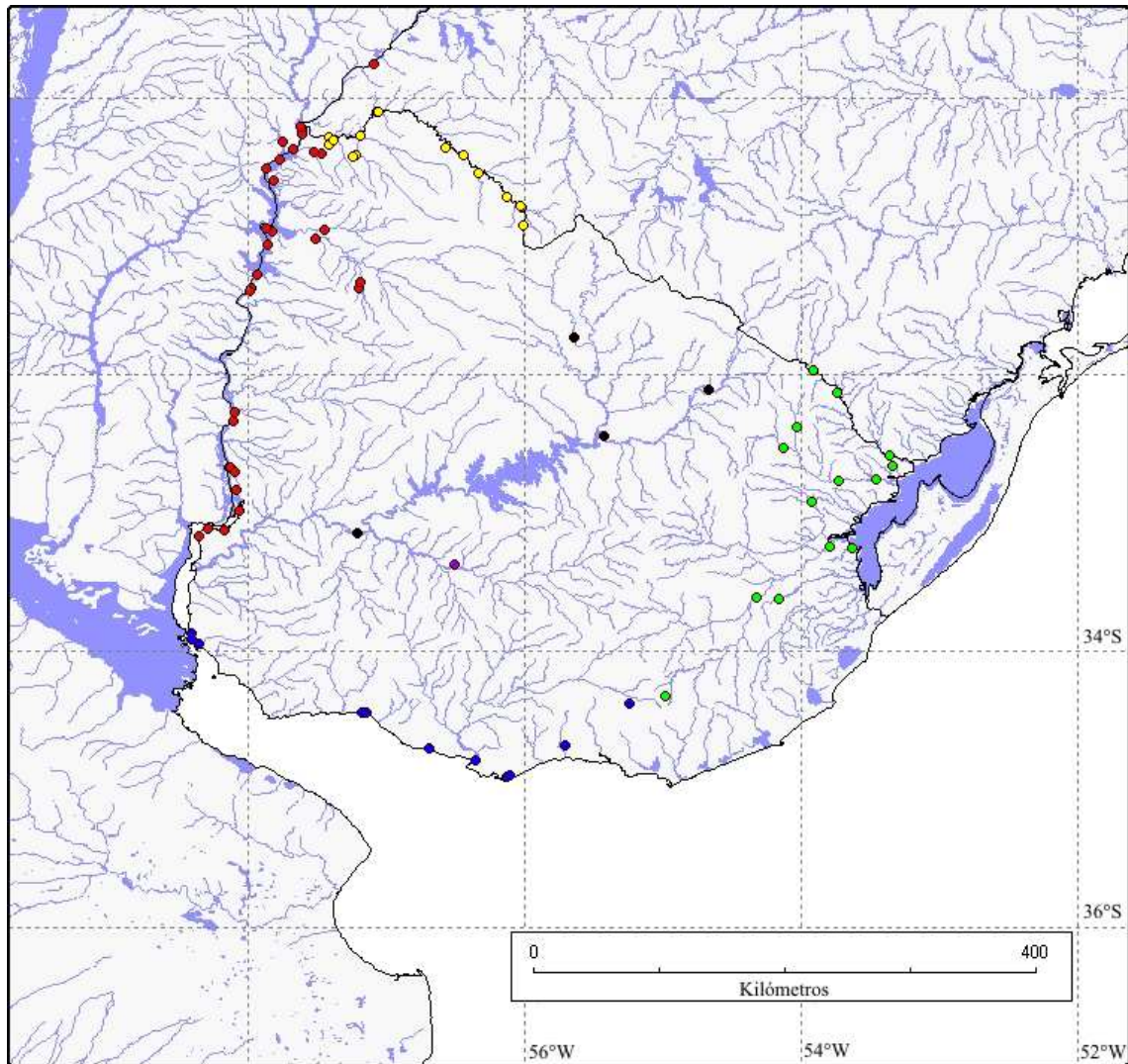


Figura 1. Localidades de los lotes utilizados. Cuencas: Laguna Merín (puntos verdes), Río de la Plata (puntos azules), Río Uruguay (puntos rojos), Río Yi (punto violeta), Río Negro (puntos negros), y Río Cuareim (puntos amarillos).

3- Morfometría geométrica

La variación en la forma fue analizada a través de datos morfométricos utilizando marcos anatómicos homólogos (“landmarks”) del cuerpo de los ejemplares. Las imágenes digitales fueron obtenidas con un escáner Microtek modelo ScanMaker4700. Los marcos anatómicos se digitalizaron a partir de las imágenes obtenidas con el escáner mediante el programa *tpsDig* versión 2 (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphmet/tpsdig2w32.exe>). Se seleccionaron 19

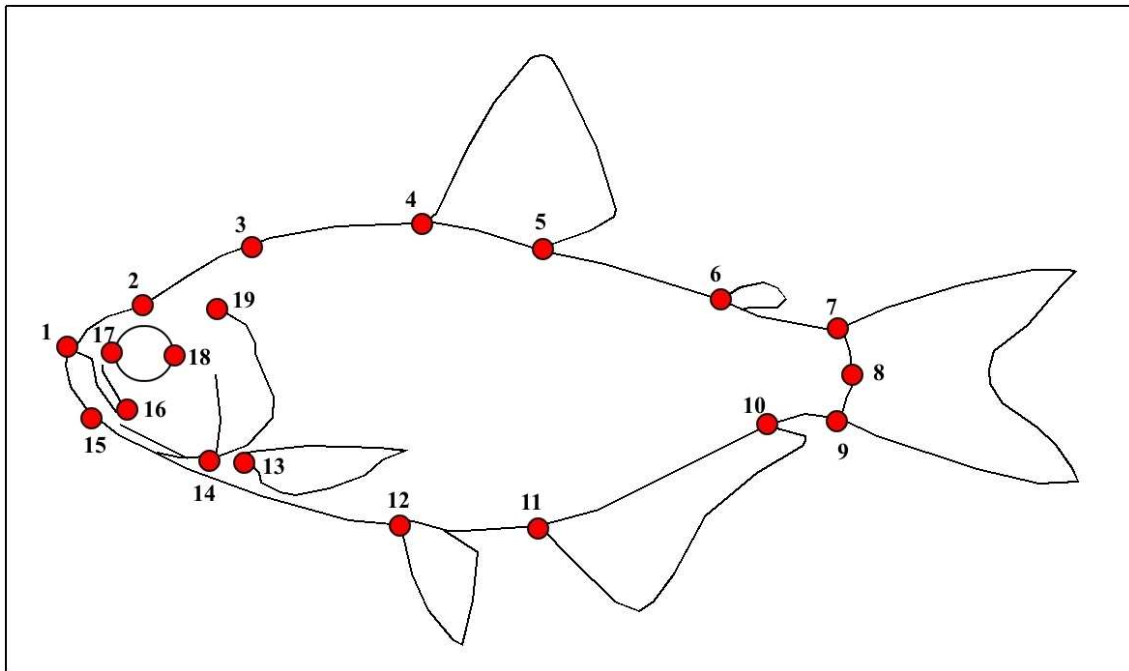


Figura 2. “Landmarks” que indican la posición de las estructuras biológicas comparadas

de estos marcos anatómicos, para describir la forma general del cuerpo, los cuales se describen a continuación: 1- punta del hocico, 2- punto de contacto entre los frontales anterior a la fontanela frontal, 3- extremo posterior del hueso supraoccipital, 4- inicio de la aleta dorsal, 5- fin de la aleta dorsal, 6- inicio de la aleta adiposa, 7- extremo dorsal del pedúnculo caudal, 8- punto de origen de los radios medios caudales, 9- extremo ventral del pedúnculo caudal, 10- fin de la aleta anal, 11- inicio de la aleta anal, 12- base de la aleta pélvica, 13- base de la aleta pectoral, 14- extremo posteroinferior del hueso preopercular, 15- punto de unión de las membranas operculares, 16- extremo posterior de la maxila, 17- borde posterior de la órbita ocular, 18- punto de contacto entre los infraorbitales 4 y 5 con la órbita ocular, y 19- punto superior de unión del opérculo con la cabeza (Figura 2).

Para cada ejemplar, cada uno de los marcos anatómicos quedaron definidos por coordenadas cartesianas (x ; y), que luego fueron alineadas en el programa *tpsRelw* (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphmet/tpsrelww32.exe>), mediante una técnica de mínimos cuadrados conocida como superposición de Procrustes. En la misma, las configuraciones de los marcos anatómicos se rotan, trasladan y escalan, para retirar de los datos información tal como orientación, posición en la imagen y tamaño

respectivamente. Este proceso de superposición produce un conjunto de coordenadas que localizan a cada espécimen en una superficie curva (Bookstein, 1991, Monteiro & Reis, 2000). Para proyectar los especímenes en un espacio de tangente lineal, de modo que la variación y covariación puedan ser analizadas con técnicas estadísticas multivariadas lineales, se utilizó la aproximación “thin plate spline” y de componentes uniformes (Bookstein, 1991), mediante el programa *tpsRelw* (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphmet/tpsrelww32.exe>). El resultado es un nuevo conjunto de variables contenidas en una nueva matriz, llamada matriz de peso (matriz de “partial warps” o “sesgos parciales”).

Una vez obtenida la matriz de peso se realizó sobre esta un análisis de componentes principales y un análisis discriminante, para analizar la importancia de los marcos anatómicos en el agrupamiento de los individuos con forma y orígenes geográficos diferentes. El propósito del análisis de componentes principales es simplificar la matriz de peso haciéndola más fácil de interpretar, reemplazando las variables originales por nuevas variables (los componentes principales), que son funciones lineales de las variables originales e independientes unas de otras. Estas combinaciones lineales se ordenan de forma tal que la primera es la que explica la mayor variación de los datos (PC1), la segunda es la que le sigue (PC2), y así sucesivamente. Por otro lado, el análisis discriminante explora las diferencias entre grupos definidos *a priori* (en este caso por cuencas), estableciendo nuevos sistemas de coordenadas (variables canónicas) mutuamente ortogonales, buscando cuáles discriminan mejor los grupos, lo que no necesariamente coincide con las que presentan mayor variación (Manly, 2005; Zelditch *et al.*, 2004).

4- Merística

Los conteos de las variables merísticas (número de escamas y de radios óseos de las aletas), se realizaron bajo una lupa binocular Nikon SMZ800. Los caracteres merísticos analizados fueron: número de radios simples y ramificados de las aletas anal, pélvicas, pectorales y dorsal, radios ramificados de la aleta caudal, número de escamas

perforadas de la línea lateral, número de escamas transversales (contadas del inicio de la aleta dorsal hasta delante de las pélvicas), de escamas desde el inicio de la aleta dorsal a la línea lateral, de la línea lateral al comienzo de la anal, escamas predorsales contadas desde el extremo posterior del hueso supraoccipital hasta el inicio de la aleta dorsal, escamas entre el final de la aleta dorsal y el comienzo de la adiposa, entre el final de la adiposa y el comienzo de la caudal, número de escamas alrededor del pedúnculo, y número de hileras de escamas que cubren la base de la aleta anal. En estructuras bilaterales los conteos se realizaron sobre el lado izquierdo del espécimen. Los resultados se visualizaron usando Box plots, y las diferencias estadísticas fueron evaluadas usando el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Lotes y número de ejemplares utilizados en Anexo 4. Paralelamente se realizaron histogramas de las frecuencias relativas de los caracteres, con la finalidad de visualizar de forma diferente los datos.

5- Patrón de pigmentación (Fig. 3)

Para analizar el patrón de coloración se tomaron 4 ejemplares de la cuenca del Río Yi, 3 de la cuenca del Río Negro, y 10 ejemplares de cada una de las restantes cuencas (Anexo 5). El patrón de coloración corporal fue dividido en los siguientes elementos (Figura 3) y estados para su observación y análisis: 1- presencia de mancha humeral oval (presente=1, ausente=0), 2- presencia de manchas verticales humeral y posthumeral (presente=1, ausente=0), 3- presencia de patrón reticulado observado bajo lupa binocular (presente=1, ausente=0), 4- intensidad del reticulado (no visible-tenue=0, visible-marcado=1), 5- presencia de manchas oscuras en el centro de las escamas observadas bajo lupa binocular (presente=1, ausente=0), 6- intensidad de las manchas oscuras del centro de las escamas (no visible-tenue=0, visible-marcado=1), 7- presencia de mancha en el pedúnculo caudal (presente=1, ausente=0), 8- forma de la mancha del pedúnculo caudal ("clava"=1, losangular=0), y 9- banda oscura partiendo de la mancha del pedúnculo caudal proyectándose hacia la zona anterior del cuerpo hasta la mancha vertical posthumeral (si=1, no=0). La clasificación de las variantes en forma de la mancha del pedúnculo caudal fueron tomadas de la literatura (Garutti, V., 2003; Garutti, V., & F. Langeani, 2009). En base a los caracteres evaluados se generó

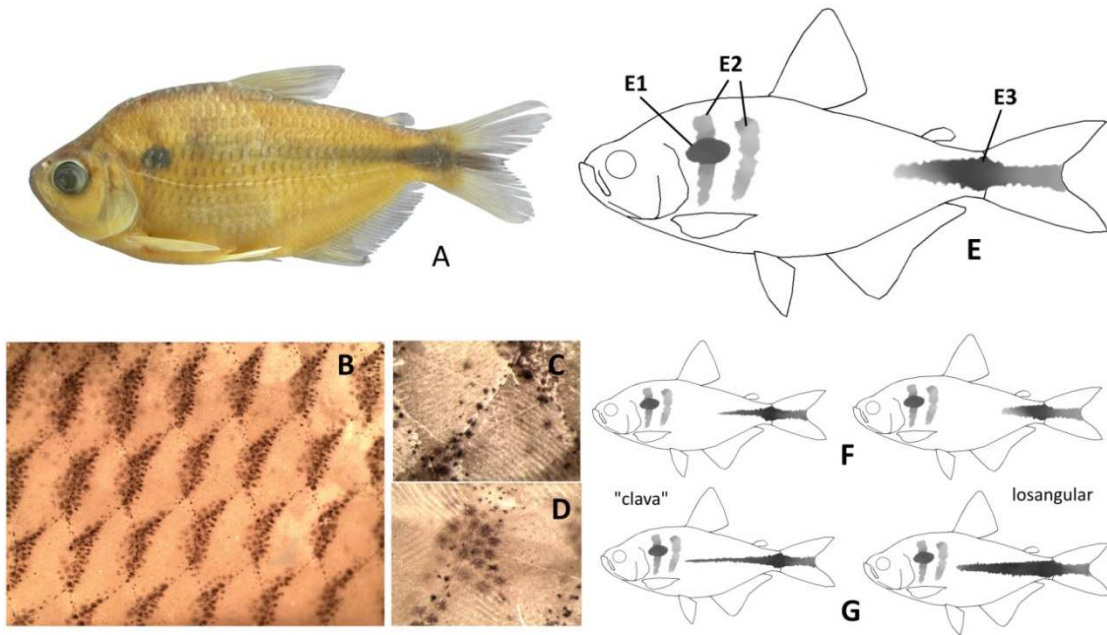


Figura 3. Detalles y variantes en los patrones de coloración del grupo *A. bimaculatus*: A- vista general de un ejemplar fijado. B- patrón de coloración de los flancos donde puede apreciarse manchas oscuras en el centro de las escamas, y el reticulado formado por los cromatóforos en el borde de las mismas. En ambos casos los cromatóforos se hallan a nivel epidérmico. C- detalle del reticulado. D- detalle de las manchas del centro de las escamas. E- patrón de coloración a nivel dérmico, compuesto por mancha humeral ovalada o subcircular (E1), manchas verticales humeral y post-humeral (E2), y mancha del pedúnculo caudal. F- manchas del pedúnculo caudal con forma de "clava" (izquierda) y losangular (derecha). G- mismos tipos de manchas que en F pero continuadas hasta la región anterior del cuerpo.

una matriz de presencia-ausencia (Anexo 4), con la cual se realizó un análisis de cluster, utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y 10.000 réplicas de Bootstrap.

6- Caracteres óseos

Se evaluaron de forma cualitativa características de la dentición de los huesos premaxilar, maxilar y dentario, contabilizándose cantidad de dientes y de cúspides por diente para cada uno de ellos. Para esto los ejemplares seleccionados (Anexo 6) fueron transparentados y luego se les aplicó una tinción diferencial para que fuesen fácilmente visibles los huesos (rojo) y cartílagos (azul). El procedimiento se detalla en Dingerkus & Uhler (1977).

Resultados:

- Morfometría geométrica

La proyección de los individuos sobre los dos primeros componentes principales realizados en base a la matriz de peso del análisis de marcos anatómicos, muestra un gran solapamiento entre las distintas poblaciones (Figura 4). El Componente Principal 1 (PC1) explica el 30.76% de la variación observada en los datos, y resume los cambios en las proporciones de la cabeza respecto al resto del cuerpo, correspondiendo los

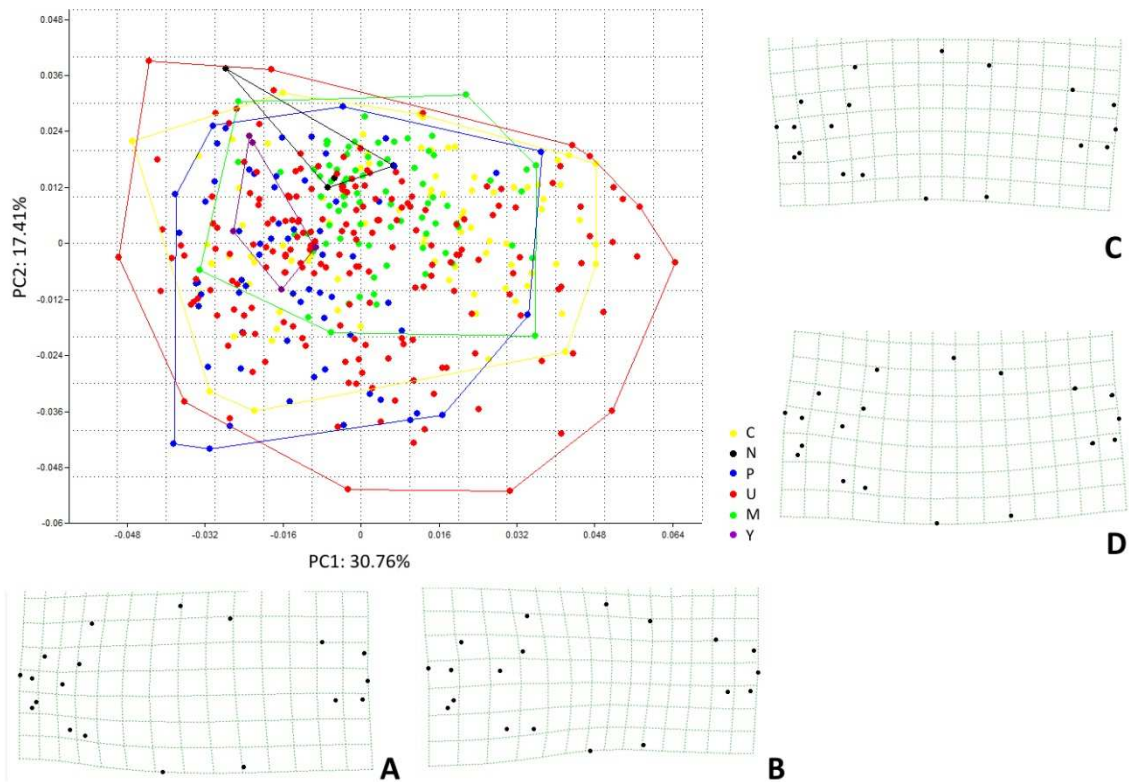


Figura 4. Proyección de los individuos analizados sobre los dos primeros componentes principales realizados en base a la matriz de peso del análisis de marcos anatómicos. Los distintos colores representan a cada una de las cuencas evaluadas: Río Cuareim (puntos amarillos), Río Negro (puntos negros), Río de la Plata (puntos azules), Río Uruguay (puntos rojos), Laguna Merín (puntos verdes) y Río Yi (punto violeta). En las grillas a la derecha y debajo del gráfico se visualizan los cambios morfométricos que ocurren hacia los extremos de los ejes del mismo.

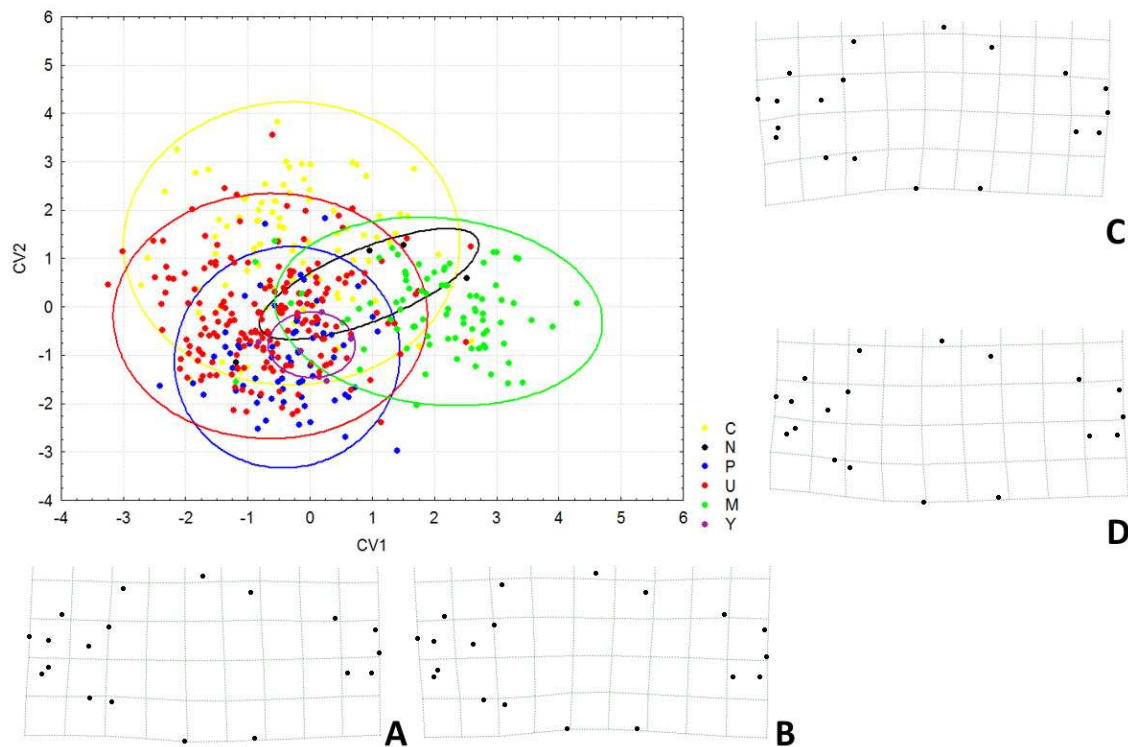


Figura 5. Proyección de los individuos sobre las dos primeras variables canónicas, realizadas en base a la matriz de peso del análisis de marcos anatómicos. Los distintos colores representan a cada una de las cuencas evaluadas: Río Cuareim (puntos amarillos), Río Negro (puntos negros), Río de la Plata (puntos azules), Río Uruguay (puntos rojos), Laguna Merín (puntos verdes) y Río Yi (punto violeta). En las grillas a la derecha y debajo del gráfico se visualizan los cambios morfométricos que ocurren hacia los extremos de los ejes del mismo.

valores negativos a cabezas proporcionalmente pequeñas (Figura 4A) y valores positivos a cabezas proporcionalmente grandes (Figura 4B). Por otra parte el Componente Principal 2 (PC2), que explica un 17.41% de la variación observada en los datos, resume los cambios en las proporciones de la región dorsal y la región ventral en el cuerpo, correspondiendo los valores negativos del eje (Figura 4D) a ejemplares con mayor separación entre las aletas pélvicas y pectorales que en los valores positivos (Figura 4C), y menor separación entre el proceso supraoccipital y el inicio de la aleta dorsal.

El análisis discriminante también muestra solapamiento entre las poblaciones, pero se observan tendencias en algunas de ellas (Figura 5). La primer Variable Canónica

(CV1) tiende a separar del resto a los individuos de Laguna Merín hacia valores positivos, que corresponden a individuos con pedúnculo caudal alto, escasa separación entre aletas pélvicas y pectorales, y proceso supraoccipital e inicio de aleta dorsal relativamente separados (Figura 5B). Las restantes poblaciones tienen tendencia a valores negativos en el eje, que corresponden a individuos con características opuestas a las antes mencionadas (Figura 5A). De la misma forma el eje de la segunda Variable Canónica (CV2) tiende a separar levemente hacia valores positivos los individuos del Río Cuareim, respecto a las restantes poblaciones. Los individuos con valores positivos para este eje (Figura 5C) tienen la región ventral menos desarrollada, y una mayor separación entre la aleta pectoral y el ángulo posteroinferior del preopérculo que los individuos que se hallan sobre valores negativos del eje (Figura 5D).

La matriz de clasificación a posteriori del Análisis Discriminante realizado en base a los caracteres morfométricos (Tabla 2), muestra que el mayor porcentaje de individuos correctamente clasificados corresponde a la Laguna Merín con un 83 %. Le sigue el Río Uruguay con un 78%, el Río Cuareim con un 66%, el Río Yí con 60%, Río de la Plata con 56%, y Río Negro con 25%.

Tabla 2. Matriz de clasificación a posteriori del Análisis Discriminante realizado en base a los caracteres morfométricos. % correctos = porcentaje de individuos correctamente clasificados; C= Río Cuareim; N= Río Negro; P= Río de la Plata; U= Río Uruguay; M= Laguna Merín; Y= Río Yí.

Grupo	% correctos	C p=.20183	N p=.00917	P p=.15138	U p=.44037	M p=.18578	Y p=.01147
C	65.90909	58	1	3	20	6	0
N	25.00000	1	1	0	1	1	0
P	56.06061	2	1	37	25	1	0
U	78.64584	17	0	15	151	9	0
M	82.71605	3	1	4	6	67	0
Y	60.00000	0	0	0	2	0	3
Total	72.70642	81	4	59	59	84	3

- Merística

En la Figura 6 se presentan los box plots de los caracteres merísticos para los cuales el *p*-valor del test no paramétrico de Kruskal-Wallis fue significativo ($p < 0,05$). Si bien los rangos de las variables tomados en su conjunto se solapan, existe una clara tendencia a que los rangos de los caracteres de las poblaciones de Río Negro, Cuareim, y principalmente Merín, tengan valores bajos. Por otra parte, las poblaciones de Uruguay, Plata y Yi, presentan valores altos. Es interesante notar la clara separación en casi todos los casos de los caracteres de las poblaciones de Yi y Río Negro, ya que Yi es una subcuenca de la cuenca del Río Negro. Las restantes variables merísticas no presentaron variación que justificase un tratamiento estadístico de las mismas.

En la exploración de los datos mediante histogramas de las frecuencias relativas de los mismos, no se visualizaron resultados sustancialmente distintos a los que pueden observarse en los diagramas Box plots, excepto para el caso del conteo de número de escamas en la línea lateral (Figura 7). En el mismo puede verse la existencia de múltiples modas para los datos de Río Cuareim, Uruguay y especialmente del Río de la Plata. Si se observa en detalle, entre los valores 41 y 42 del eje x puede notarse un punto mínimo común a varias de las curvas. Cuando se realiza un histograma para todas las poblaciones en conjunto, dicho punto mínimo sigue resultando evidente (Figura 8).

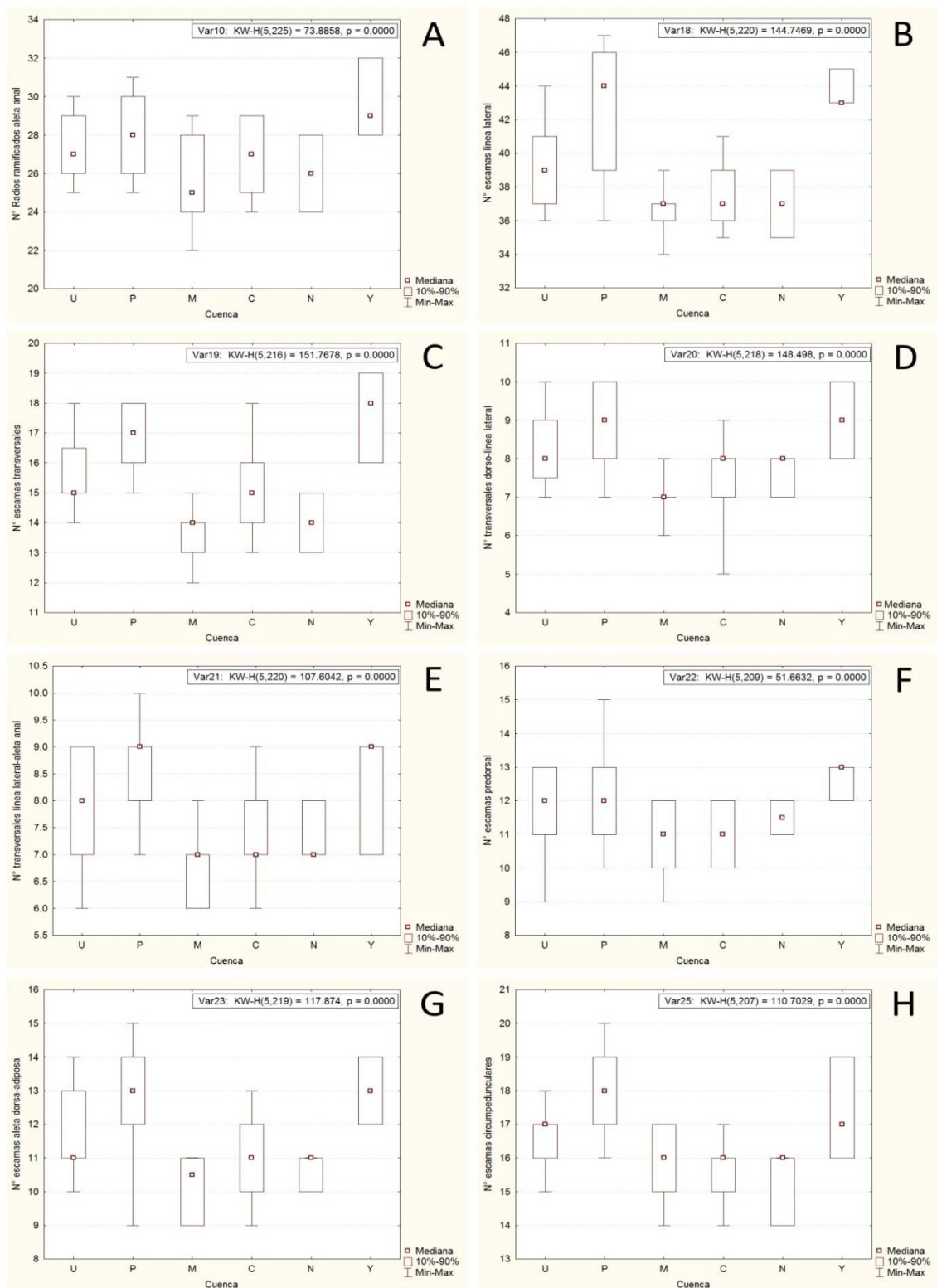


Figura 6. Box plots para las distintas variables merísticas. Mediana representada por cuadrados, rectángulos englobando los datos del percentil 10 al percentil 90, y barras laterales marcando mínimo y máximo. Número de radios ramificados de la aleta anal (A), número de escamas perforadas de la línea lateral (B), número de escamas transversales (C), de escamas desde el inicio de la aleta dorsal a la línea lateral (D), de la línea lateral al comienzo de la anal (E), escamas predorsales (F), escamas entre el final de la aleta dorsal y el comienzo de la adiposa (G), número de escamas circumpedunculares (H). P-valor del test de Kruskal-Wallis en margen superior derecho de cada gráfico. Cuencas: U= Río Uruguay; P= Río de la Plata; M= Laguna Merín; C= Río Cuareim; N= Río Negro; Y= Río Yí.

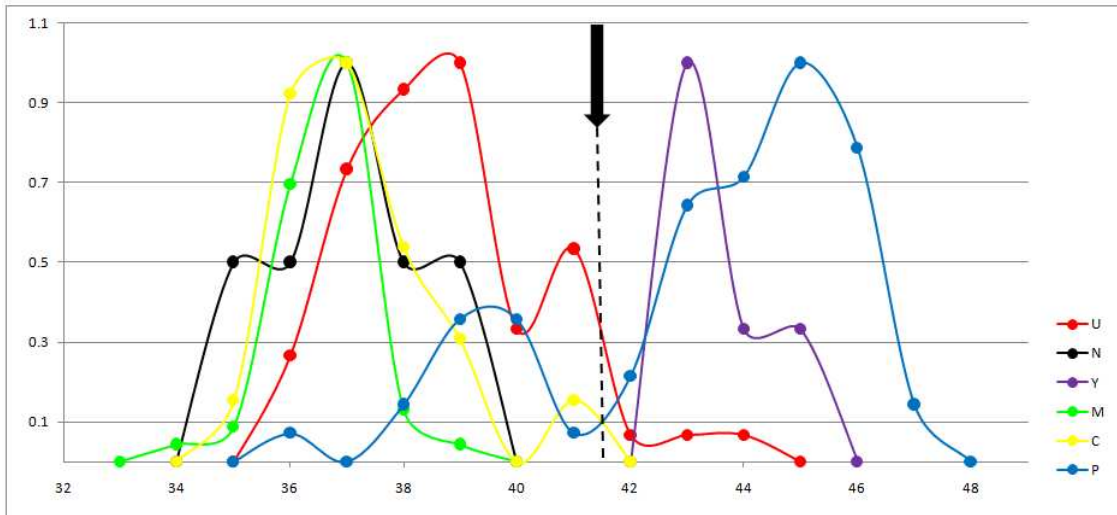


Figura 7. Histograma de frecuencias relativas para el conteo de escamas perforadas de la línea lateral. La flecha y línea punteada marcan el punto mínimo relativo común a varias de las curvas. Eje X: número de escamas; eje Y: frecuencia relativa. Cuencas: U= Río Uruguay; N= Río Negro; Y= Río Yi; M= Laguna Merín; C= Río Cuareim; P= Río de la Plata.

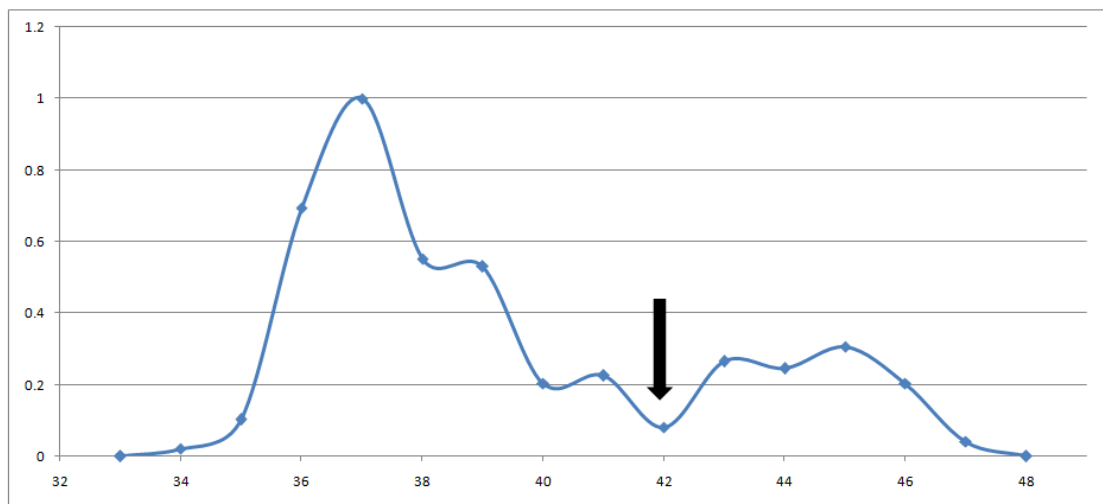


Figura 8. Histograma de frecuencias relativas para el conteo de escamas perforadas de la línea lateral de los individuos de todas las poblaciones sumados. La flecha marca el punto mínimo relativo. Eje X: número de escamas; eje Y: frecuencia relativa.

- Patrón de pigmentación

El análisis de agrupamiento (Figura 9) no muestra ninguna agrupación que presente coherencia geográfica, mientras que por otro lado muestra una alta similitud entre los grupos (superior al 68%) y un bajo soporte estadístico para los nodos.

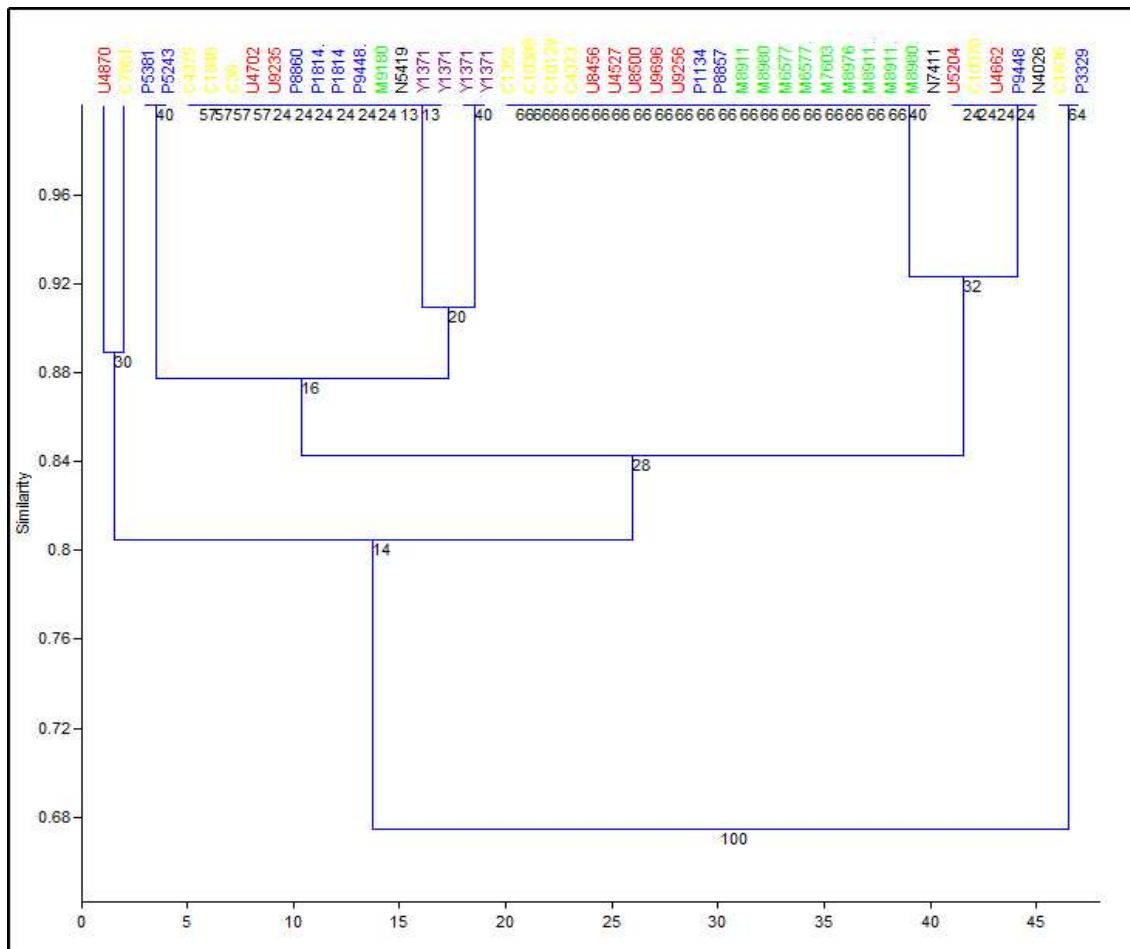


Figura 9. Análisis de agrupamiento utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis y 10000 réplicas de Bootstrap. Los números en cada una de las terminales corresponden al número de lote (ZVC-P) del ejemplar analizado. Cuencas: Río Cuareim (amarillo), Río Negro (negros), Río de la Plata (azul), Río Uruguay (rojo), Laguna Merín (verde) y Río Yi (violeta).

- Caracteres óseos (Fig. 10)

Las características de la dentición de cada una de las poblaciones se detallan en la Tabla 3. Entre las poblaciones evaluadas los rangos de variación para los caracteres óseos se solapan, no observándose diferencias en la cantidad de dientes ni en la cantidad de cúspides presentes en los mismos.

Tabla 3. Rangos del número de dientes y cantidad de cúspides en ellos para los huesos dentario, premaxilar y maxilar. Dm = número de dientes maxilares; N°dpi = número de dientes premaxilares de la serie interna; Cdpi = número de cúspides de los dientes premaxilares de la serie interna; N°dpe = número de dientes premaxilares de la serie externa; Cdpe = número de cúspides de los dientes premaxilares de la serie externa; N°ddg = número de dientes grandes en el dentario; Cddg = número de cúspides de los dientes grandes del dentario; N°ddc = número de dientes pequeños en el dentario; Cddc = número de cúspides de los dientes pequeños del dentario.

Cuenca	Dm	N°dpi	Cdpi	N°dpe	Cdpe	N°ddg	Cddg	N°ddc	Cddc
Plata	0	5	4-7	4-5	3-5	4	5-7	4-6	1-3
Uruguay	0	5	3-7	4	3-5	4	4-7	4-7	1-4
Cuareim	0	5	4-7	4	3-5	4	4-9	4-8	1-4
Merín	0	5	4-7	4	3-5	4	4-7	5-7	1-4
Negro	0	5	3-5	4	3	4	4-7	4	1-3
Yi	0	5	5-7	4	3-5	4	5-7	6	1-3

Discusión:

- Grupos morfológicos

En base a los análisis de las variables morfo-cromáticas consideradas, se hace evidente la gran variación que existe en ellas para los ejemplares de las 6 cuencas. Ninguno de los resultados demuestra la existencia de morfos claramente definidos y con identidad geográfica, pero por otra parte se observan tendencias, en algunos casos bastante claras, a que cada cuenca tenga cierta identidad en uno u otro de los caracteres evaluados.

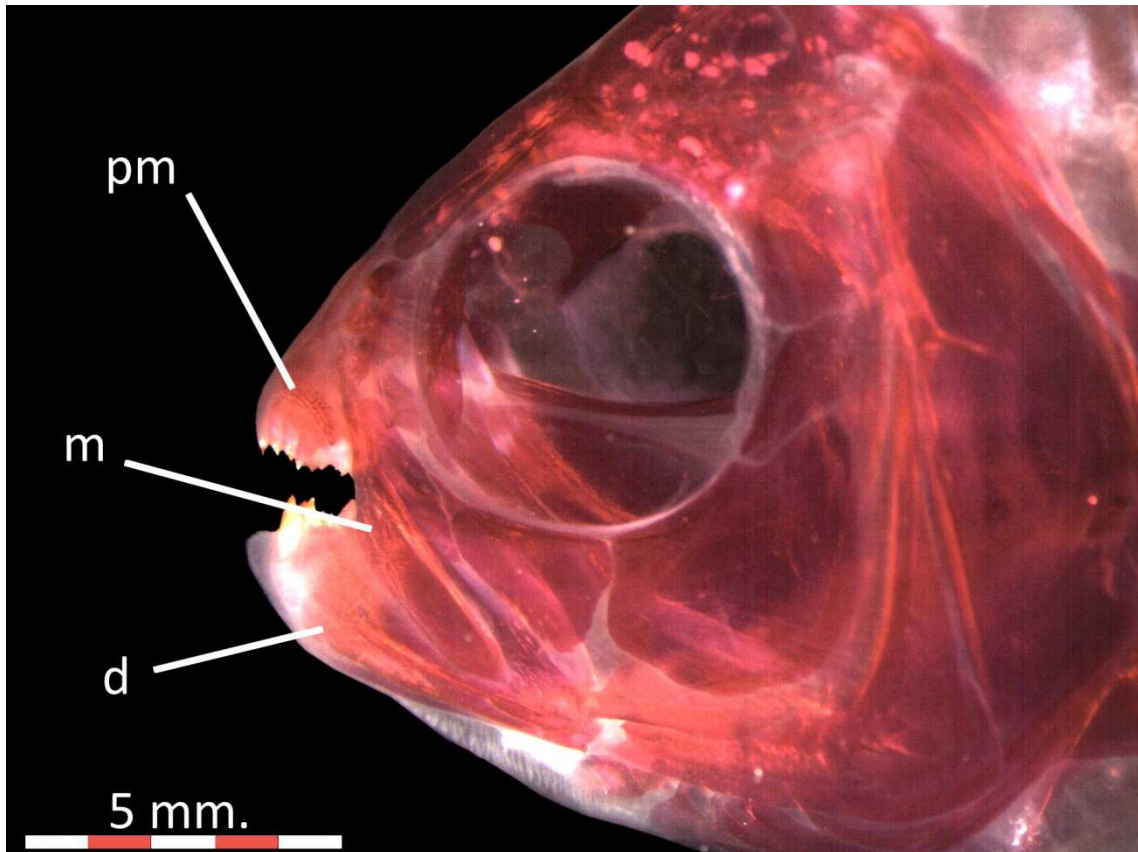


Figura 10. Detalle de la cabeza de un ejemplar transparentado. Dentario = d; maxila = m; premaxila = p.

El análisis de Componentes Principales de la configuración de los marcos anatómicos, que muestra un gran solapamiento entre los caracteres de todas las poblaciones, presenta como uno de sus rasgos más conspicuos la naturaleza de los cambios morfológicos que se ven resumidos en el eje del Componente Principal 1. Dicho componente principal resume información de la proporción de la cabeza en relación al resto del cuerpo, y presenta un comportamiento similar al mencionado en el trabajo de Garutti, 2003 para las especies *A. rupununi*, *A. clavitaeniatus* y *A. siapae*. A diferencia de éste, en el que se ve una clara separación que corresponde a las especies, el resultado obtenido en el presente trabajo no permite apreciar ninguna clase de discontinuidad, donde los datos de todas las poblaciones se distribuyen de forma casi uniforme sobre el eje. Si se toma en cuenta que el rango de tamaños de todas las poblaciones evaluadas tiene una representatividad similar (salvo Río Negro y Yi que presentan unos pocos ejemplares), puede plantearse la hipótesis de que dicho cambio en la proporción cabeza-cuerpo podría llegar a ser debido a factores

ontogenéticos, como ha sido visto en otras especies del género (e.g. Soneira *et al.*, 2010). La ordenación de los valores del componente principal 1 en función del tamaño de los centroides de cada ejemplar, genera resultados similares cuando es visualizado en las grillas (datos no mostrados). Por lo pronto, y en base a lo observado, la utilidad de estas proporciones morfométricas para la discriminación de grupos debería ser tomada con precaución, al menos para las poblaciones presentes en el territorio nacional.

Por otro lado en el análisis discriminante, si bien existe solapamiento entre las poblaciones, Laguna Merín aparece levemente diferenciada (Figura 5). Como se puede apreciar en las grillas bajo el eje de la Variable Canónica 1, esta diferencia corresponde a individuos con escasa separación entre aletas pélvicas y pectorales, proceso supraoccipital e inicio de aleta dorsal relativamente separados y pedúnculo caudal alto. Aunque estos caracteres no suelen ser considerados en la bibliografía para la discriminación de especies dentro del grupo *bimaculatus* (salvo en algunos casos el alto del pedúnculo caudal, Garutti & Langeani, 2009), en el caso de las poblaciones uruguayas podrían llegar a ser de utilidad si son utilizados en combinación con otros caracteres.

En cuanto a los caracteres merísticos, a grandes rasgos pueden observarse dos “grupos” con comportamientos distintos. Un grupo (*grupo 1*) estaría conformado por los ejemplares de las cuencas del Río Uruguay, Río de la Plata y Río Yi, y presentaría tendencias a valores altos en los conteos de radios óseos de la aleta anal y de escamación en las distintas regiones del cuerpo. El otro grupo (*grupo 2*) estaría conformado por los ejemplares provenientes de las cuencas de la Laguna Merín, Río Cuareim y Río Negro, y presentaría tendencias a valores bajos para los mismos caracteres. Cabe notar que en el caso del primer grupo existe una cierta continuidad geográfica, por lo que en una primera instancia no sorprende que los caracteres varíen de forma similar. En cambio, para el segundo grupo aparentemente no existe contacto geográfico alguno a través de ríos o canales.

En un enfoque diferente, el análisis de los mismos datos mediante histogramas de frecuencias relativas no provee de resultados sustancialmente distintos a los que

pueden observarse en los diagramas Box plots, excepto para el caso del conteo de número de escamas en la línea lateral (Figuras 7 y 8). En este se observa multimodalidad en la distribución de los datos de 3 de las 6 cuencas evaluadas, lo que no es visible mediante el otro abordaje. Las poblaciones del “grupo 2” mencionado en el párrafo anterior, presentan un comportamiento virtualmente idéntico con conteos que presentan un mínimo de 34 y 35 escamas, una moda de 37 y un nuevo mínimo en 39 escamas. Secundariamente para las poblaciones de Cuareim aparece un segundo pico en las 41 escamas, que corresponden a 2 ejemplares de la localidad de Paypaso, a unos pocos kilómetros del Río Uruguay. El “grupo 1”, a diferencia del 2, resulta heterogéneo, y a grandes rasgos se divide en dos subgrupos, uno con un número de escamas igual o mayor a 42 y que reúne los datos de Yi, la moda máxima del Plata, y la moda menor de Uruguay, y un segundo subgrupo conteniendo ejemplares con 41 o menos escamas que reúne las modas mayores de Río Uruguay y las dos menores del Río de la Plata (en su mayor parte ejemplares de Punta Gorda, Dpto. de Colonia).

En lo referente a los patrones de coloración, la uniformidad presente en los mismos no permite discernir grupos de ninguna clase, y las variaciones mas grandes resultan ser una cuestión de intensidad de un mismo tipo de patrón compartido por los ejemplares de todas las poblaciones. Esta variación en la intensidad de los patrones de coloración seguramente se deba al estado de conservación de los ejemplares, lo cual puede inferirse del hecho de que los patrones que más variaron corresponden a los que se generan por la disposición de los cromatóforos en la epidermis (caracteres 3, 4, 5 y 6), mientras que los que no variaron se generan por los cromatóforos en la dermis (caracteres 1, 2, 7, 8 y 9). De igual forma, los caracteres de la dentición no aportan información útil para discernir grupos.

En síntesis, la información obtenida del análisis de componentes principales para los marcos anatómicos elegidos, el patrón de coloración y los caracteres de dentición, no aportan datos relevantes al momento de intentar distinguir morfotipos. Sin embargo, la combinación de los caracteres de los restantes análisis permiten la distinción de tendencias (“morfos”) en las distintas poblaciones, a veces sin concordancia geográfica exacta, que pueden estar señalando la existencia de variantes locales o especies dentro del grupo *bimaculatus* en las poblaciones del territorio nacional.

Uno de estos morfotipos, el de las poblaciones de la cuenca de la Laguna Merín (**LM**), es visible en el análisis discriminante y además presenta un bajo y acotado rango de variación en su merística. Otro morfotipo puede hipotetizarse en base a los ejemplares del Río Uruguay, Río Yi y Río de la Plata que presentan 42 o más escamas perforadas en la línea lateral (**UYP**). Y un tercer morfotipo (siendo conservadores) podría estar compuesto por las poblaciones del Río Uruguay de 41 o menos escamas en la línea lateral (**U**), sumado a las poblaciones de Cuareim y Rio Negro.

- Identidad de los grupos

Tomando los datos en su conjunto, una de las primeras apreciaciones que puede hacerse sobre la identidad de las poblaciones del “grupo *bimaculatus*” en Uruguay, es la de la no pertenencia a la especie *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) *sensu* Garutti & Britski, 2000. Según estos autores la especie *A. bimaculatus* presentaría (entre otras características) un diente en el hueso maxilar, característica que no fue hallada en ninguno de los ejemplares transparentados (Tabla 3, Figura 10), y se distribuiría en el norte del continente sudamericano. Además, la combinación de este carácter con el del patrón de coloración descartaría a todas las especies descritas para las cuencas fuera de la Cuenca del Río de la Plata y del Sistema de lagunas Patos-Merín (Garutti & Britski, 2000; Garutti, 2003; Garutti & Langeani, 2009). El motivo por el que *A. bimaculatus* es y ha sido reiteradas veces citada, tanto para Uruguay como para los restantes países de esta región, probablemente sea que las identificaciones se realizaran en base a la revisión de Eigenmann de 1927 o a literatura basada en esta. En dicho trabajo la presencia-ausencia de dientes maxilares no fue evaluada para las especies del grupo *bimaculatus*.

Ya entrando en los morfotipos previamente definidos, los ejemplares de **LM** coincidirían relativamente bien con la merística de la especie *Astyanax jacuhiensis* detallada por Cope en 1894 (Anexo 1), y por Eigenmann para las entonces *bimaculatus* del río Jacuí (tabla en la pág. 255 de la revisión de 1927), con las que además presenta cierta continuidad geográfica a través del Canal de São Gonçalo que une las lagunas Merín y de los Patos. Sin embargo, estas mismas características pueden observarse

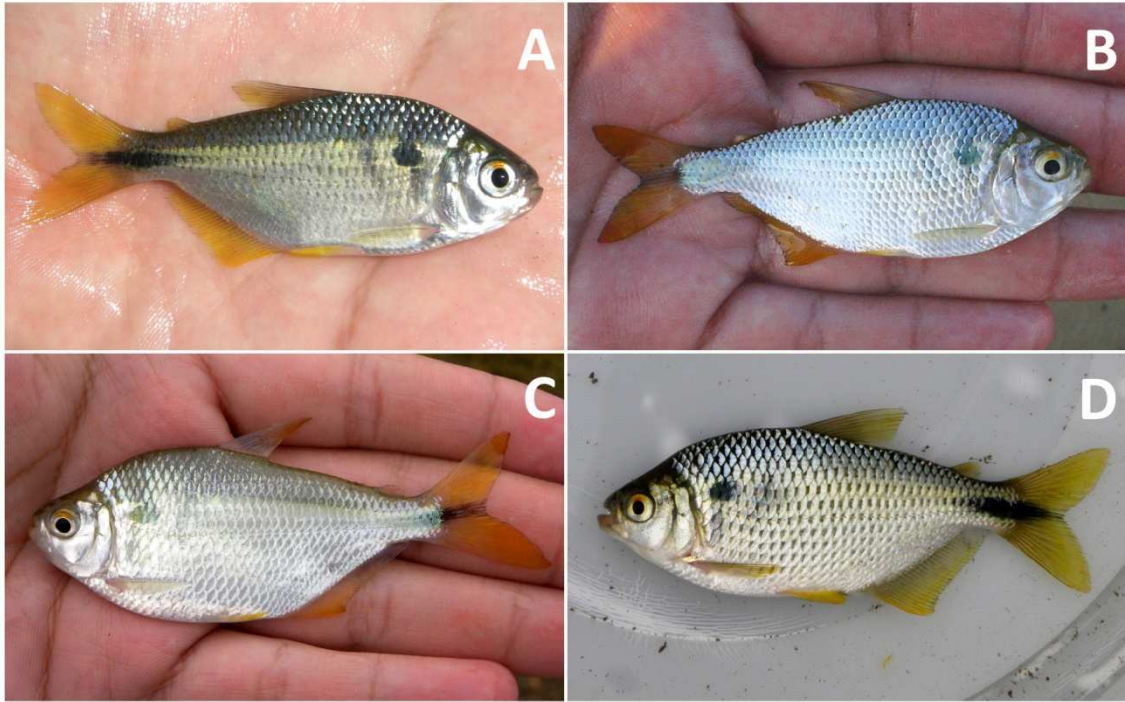


Figura 11. Ejemplares recién colectados de distintas cuencas hidrográficas de Uruguay. A, ejemplar colectado en la cuenca de la Laguna Merín; B, ejemplar colectado en la costa del Río de la Plata; C, ejemplar colectado en la cuenca del Río Uruguay; D, ejemplar colectado en la cuenca del Río Cuareim.

dentro del rango de variación de las especies *A. asuncionensis* y *A. altiparanae*, y además la las variaciones de coloración tanto en vida (Figura 11A) como en ejemplares fijados (Anexo 5), coincide con los descritos para estas dos especies y para *A. orbignyanus*. *Astyanax orbignyanus* podría presentar una variación en su merística que coincida de igual forma con las de este morfotipo, lo cual puede inferirse por lo escrito por Eigenmann (1927), acerca de que parte de los ejemplares tipo en realidad pertenecían a la especie "*bimaculatus*", pero dado que dicha información no se encuentra detallada en la bibliografía, es necesario la revisión de la serie típica para confirmarlo.

El rango de variación en la merística de los ejemplares de **UYP** abarcaría en parte el descrito para las especies *A. abramis* y *A. paraguayensis*, excepto la cantidad de hileras de escamas sobre la aleta anal, lo que descartaría a *A. paraguayensis*. Al igual que sucede con **LM**, *A. orbignyanus* puede ser otro posible candidato, ya que la coloración en vida descrita para esta especie coincide con la observada para **UYP**

(Figura 11B). Es de notar que además de asemejarse a *A. abramis*, y posiblemente a *A. orbignyana*, la semejanza con estas dos especies tendría coherencia geográfica, ya que junto al **UYP** resultan hallarse dentro de los límites de la ecorregión de Paraná Bajo (Abell et al., 2008).

Al igual que el **LM, U** presenta un rango de variación morfo-cromático que abarca al de las especies *A. orbignyana*, *A. altiparanae*, *A. asuncionensis* y *A. jacuhiensis*. Sin embargo, la interpretación del mismo puede ser más compleja dada su ubicación geográfica. Por ejemplo, podrían existir en simpatria 2 o más especies; fenómenos de translocación (por causas antropogénicas o naturales) desde la cuenca de Merín hacia Río Negro y hacia Cuareim a través del Río Uruguay alto, aportarían parte de la variación observada en estos dos ríos, y las poblaciones de río Uruguay podrían ser un punto de mezcla intermedio entre componentes paranenses (*A. altiparanae*, *A. abramis* y *A. asuncionensis*), rioplatenses (*A. orbignyana*) y/o de Patos-Merín (*A. jacuhiensis*). En el otro extremo, otra posibilidad es que se trate de una única unidad evolutiva asignable a una de las especies ya descritas u otra, que presenta variantes fenotípicas locales, como se ha observado en el caso de *A. altiparanae* (Garutti & Britski, 2000).

Conclusiones y perspectivas:

En el presente trabajo, si bien se ha podido lograr una aproximación al reconocimiento de unidades morfológico-cromáticas geográficamente coherentes, intentar asignarles una identidad taxonómica en esta etapa resulta arriesgado. Aún así, los resultados apuntan a que las unidades **UYP** y **LM** podrían ser asignables a las especies *A. abramis* y *A. jacuhiensis* respectivamente. La dificultad para establecer límites tanto en los morfos como en su distribución podría explicarse por numerosos factores tales como que estos organismos pueden presentar una gran vagilidad como otros integrantes del género (Artoni et al., 2006), o formar cardúmenes mixtos (Garutti & Langeani, 2009), plasticidad fenotípica en merística y variables morfométricas (Garutti & Britski, 2000), procesos de divergencia por aislamiento local (Artoni et al., 2006), translocación de poblaciones por causas antropogénicas (Leal et al., 2009) o captura de cuencas (Ribeiro, 2006; Loureiro et al. 2011).

En este contexto trabajos de revisión que incluyan evaluación de la validez de cada uno de los taxa descritos en la región, análisis morfológicos a profundidad de ejemplares de las distintas cuencas hidrográficas incluyendo especímenes tipo y análisis genéticos, entre otros, se hacen necesarios.

Agradecimientos:

Quisiera agradecer a los miembros del tribunal, Dr. Alejandro D'Anatro y Dr. Richard Fariña, por las correcciones, aportes y críticas realizadas al manuscrito. También a mi orientador el Dr. Marcelo Loureiro, por su gran paciencia y dedicación a lo largo de estos últimos años de mi formación académica. A todos los integrantes del Jolgory-Lab por hacerme sentir en casa día a día, y por no lanzarme por la ventana del laboratorio cada vez que me pongo a hablar de bichos o a escuchar música POP. A todas las amistades dentro y fuera de facultad, que me han acompañado en los momentos de cordura y de locura. A todos los que he perseguido en uno u otro momento por bibliografía o ejemplares para analizar. También quiero agradecer de forma especial a toda mi familia por su apoyo incondicional desde siempre. A todos, GRACIAS!

Bibliografía:

- **Abell, R. , Thieme M. L., Revenga C., Bryer M., Kottelat M., Bogutskaya N., Coad B., Mandrak N., Contreras Balderas S., Bussing W., Stiassny M. L. J., Skelton P., Allen G. R., Unmack P., Naseka A., Ng R., Sindorf N., Robertson J., Armijo E., Higgins J. V., Heibel T. J., Wikramanayake E., Olson D., López H. L., Reis R. E., Lundberg J. G., Sabaj Pérez M. H. & Petry P. 2008.** Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience* 58(5): 403-414.

- **Artoni, R.F., O.A. Shibatta, M.C. Gross, C.H. Schneider, M.C. Almeida, M.R. Vicari & L.A.C. Bertollo, 2006.** *Astyanax aff. fasciatus* Cuvier, 1819 (Teleostei; Characidae): evidences of a species complex in the upper rio Tibagi basin (Paraná, Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 4(2): 197-202.

- **Bertaco, Vinicius A. & V. Garutti, 2007.** New *Astyanax* from the upper rio Tapajós drainage, Central Brazil (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 5(1):25-30.

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

- **Cappato, J. & A. Yanosky, 2009.** *Uso Sostenible de Peces en la Cuenca del Plata. Evaluación Subregional del Estado de Amenaza, Argentina y Paraguay*. UICN, Gland, Suiza. 76 pp.

- **Carrera, R. 1976.** Peces. *In: Lista de Vertebrados del Uruguay*. Museo Nacional de Historia Natural. Facultad de Humanidades y Ciencias, Departamento de Zoología de Vertebrados. Montevideo, 33-53.

- **Cope, E. D., 1894.** On the fishes obtained by the Naturalist Expedition in Rio Grande do Sul. Proceedings of the American Philosophical Society v. 33: 84-108, Pls. 4-9.

- **Devincenzi, G. J. 1924.** Peces del Uruguay. II. Nuestra fauna ictiológica según nuestras colecciones (continuación). Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (Serie 2) v. 1 (pt 5): 139-290

- **Dingerkus, G. & L. D. Uhler, 1977.** Differential staining of bone and cartilage in cleared and stained fish using alcian blue to stain cartilage and enzymes for clearing flesh. Stain Technologies, 52: 229-232

- **Eigenmann, C. H., 1917.** The American Characidae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 43(1): 1-102.

- **Eigenmann, C. H., 1921.** The American Characidae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 43(2): 103-208.

- **Eigenmann, C. H., 1927.** The American Characidae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 43(3): 209-310.

- **Eschmeyer, W. N. & Fricke, R. (eds.)** Catalog of Fishes electronic version (30 September 2011).
<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

- **Fowler, H. W., 1918.** A new characin from Paraguay. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia v. 70: 141-143

- **Garutti, V., 1999.** Descrição de *Astyanax ergyrimarginatus* sp. n. (Characiformes, Characidae) procedente da bacia do rio Araguaia, Brasil. Rev. Brasil. Biol., 59(4): 585-591 .

- **Garutti, V., 2003.** Revalidação de *Astyanax rupununi* Fowler, 1914 (Teleostei, Characidae) e descrição de duas espécies novas para o gênero. Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Volume 43(1):1-9

- **Garutti, V. & H. A. Britski, 2000.** Descrição de uma espécie nova de *Astyanax* (Teleostei: Characidae) da bacia do alto Paraná River e considerações sobre as demais espécies do gênero. Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS. Sér. Zool., Porto Alegre, v. 13, p. 65-88.

- **Garutti, V., & F. Langeani, 2009.** Redescription of *Astyanax goyacensis* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) Neotropical Ichthyology, 7(3):371-376.

- **Gery, J., 1972.** Corrected and supplemented descriptions of certain Characoid Fishes described by Henry W. Fowler, with revisions of several of their genera. Stud. Neotrop. Fauna, 7: 1-35.

- **Graham, C. H., S. Ferrier, F. Huettman, C. Moritz & A. T. Peterson, 2004.** New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. Trends in Ecology and Evolution, vol.19 (9): 497-503.

- **Jenyns, L., 1842.** Fish. En: Smith, E., & Co., 1842. The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836. Londres: vol 4: 172 pp.

- **Leal, M.E., C.Q. Bremm & U.W. Schulz, 2009.** Lista da ictiocenose da bacia do Rio dos Sinos, Sul do Brasil. B. Inst. Pesca, São Paulo, 35(2): 307 – 317.

- **Linnaeus, C., 1758.** Systema Naturae per regna tria naturae. Holmie, 10ª Ed. London, 1: 824 pp.

- **Loureiro, M., A. Duarte & M. Zarucki, 2011.** A new species of *Austrolebias* Costa (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from northeastern Uruguay, with comments on distribution patterns. *Neotropical Ichthyology*, 9(2):335-342.

- **Manly, B. F. J., 2005.** *Multivariate statistical methods: a primer* Chapman & Hall/CRC Press, 2005 - 214 pp. New York. USA.
- **Messner, E., 1962.** Lista de los peces Tetragonopterinae (fam. Characidae) del Uruguay. *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Ictiólogos y Herpetólogos*, 2, 4–5.

- **Miquelarena, A.M. & R.C. Menni, 2005.** *Astyanax tumbayaensis*, a new species from northwestern Argentina highlands (Characiformes:Characidae) with a key to the Argentinean species of the genus and comments on their distribution. *Revue suisse de Zoologie*, 112(3), 661–676.

- **Mirande, J.M., 2009.** Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* 25: 574–613.

- **Mirande, J.M., 2010.** Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical ichthyology* 8(3): 385-568 pp.

- **Monteiro, L. R. & dos Reis, S. F. (2000).** *Principios de Morfometria geometrica.* Ribeirão Preto: Holos.

- **Nelson, J. S., 2006.** *Fishes of the World.* 4th ed. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, USA.

- **Nion, H., C. Ríos & P. Meneses , 2002.** *Peces del Uruguay. Lista Sistemática y Nombres Comunes.* DINARA, INFOPECA. Montevideo, Uruguay.

- **Oliveira, C., G.S. Avelino, K.T. Abe, T.C. Mariguela, R.C. Benine, G. Ortí, R.P. Vari and R. M. Corrêa & Castro, 2011.** Phylogenetic relationships within the speciose

family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology* 2011, 11:275

- **Perugia, A., 1891.** Apunti sopra alcuni pesci sud-americani conservati nel Museo Civico di Storia Naturale di Genova. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova, Serie 2* 10 (30): 605-657.

- **Reis, R. E., C. J. Ferraris Jr. & S. O. Kullander (Org.), 2003.** Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 742 pp.

-**Ribeiro, A. C. 2006.** Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4: 225-246.

- **Ringuelet, R. A., R.H. Arámburu & A. de Arámburu, 1967.** Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, 602 pp.

- **Schnack, J. A. & H. L. López, 2003.** Biodiversidad, Iniciativa Global y Elaboración de Inventarios Sistemáticos. Serie Técnica y Didáctica Nº 3. ProBiotA. La Plata, Buenos Aires, Argentina.

- **Soneira, P., J. Casciotta, A. Almirón, L. Ciotek & P. Giorgis, 2010.** Redescription of *Astyanax erythropterus* (Holmberg, 1891) (Teleostei: Characiformes: Characidae) from La Plata basin in Argentina. *Neotropical Ichthyology* vol.8 (4): 771-786 .

- **Valenciennes, A., 1850.** En: Cuvier, G. and A. Valenciennes 1850 Histoire naturelle des poissons. Tome vingt-deuxième. Suite du livre vingt-deuxième. Suite de la famille des Salmonoïdes. Publicado como "1849". Strasbourg.

- **Vari, R. P. & L. R. Malabarba, 1998.** Neotropical ichthyology: an overview. En *Phylogeny and classification of neotropical fishes* (Malabarba L. R., Reis R. E., Vari, R. P., Lucena Z.M., Lucena C.A.S.,eds.), pp1-11. Edipucrs, Porto Alegre.

- **Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets & W. L. Fink, 2004.** *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. Elsevier Academic Press, New York , USA, 443pp.

Anexos:

Anexo 1. Diagnósis de las especies descriptas para la cuenca del Río de la Plata.

- ***Astyanax abramis* (Jenyns, 1842)**: Denominación original: *Tetragonopterus abramis* Jenyns, 1842. Tipos: se desconocen. Localidad tipo: Río Paraná, entre Rosario y Santa Fé, Argentina. Diagnósis breve: 46 escamas perforadas en la línea lateral, 17 escamas transversales, aleta anal con 2 radios simples y 30 ramificados, hueso maxilar sin dientes, mancha humeral oscura y mancha oscura sobre pedúnculo caudal extendiéndose sobre los radios medios de la aleta. Distribución: Cuenca del Río de la Plata y del alto Amazonas.

- ***Astyanax altiparanae* Garuutti & Bristki, 2000**: Denominación original: *Astyanax altiparanae* Garuutti & Bristki, 2000. Tipos: MNRJ 19235 y MZUSP 48180. Localidad tipo: Miguelópolis, Rio Grande, represa de Volta Grande, São Paulo, Brasil. Diagnósis breve: 33 a 41 escamas perforadas en la línea lateral, 10 a 17 escamas transversales, aleta anal con 22 a 34 radios, flancos plateados, mancha humeral oscura y mancha oscura sobre pedúnculo caudal extendiéndose sobre los radios medios de la aleta. Distribución: Cuenca del Río Paraná Alto.

- ***Astyanax asuncionensis* Gery, 1972**: Denominación original: *Astyanax asuncionensis* Gery, 1972. Tipos: CAS 38987-96 y 38999 [ex IU 10005-10010, 10239, 10241-43, 10293], 38997 [IU 10244], 38998 [ex IU 10247], 39000 [ex IU 11083]; FMNH 54643-49 [ex CM 3280-3286]. Localidad tipo: Río Paraguay, Paraguay. Diagnósis breve: 36 a 40 escamas en la línea lateral, 27 a 33 radios ramificados en la aleta anal, cuerpo plateado, puntos oscuros en el centro de las escamas de los flancos, mancha humeral oscura y mancha oscura sobre pedúnculo caudal extendiéndose sobre los radios medios de la aleta. Distribución: Cuenca del Río Paraguay y del Paraná bajo.

- ***Astyanax jacuhiensis* (Cope, 1894)**: Denominación original: *Tetragonopterus jacuhiensis* Cope, 1894. Tipos: ANSP 21912. Localidad tipo: Rio Jacuí, Rio Grande do Sul, Brasil. Diagnósis breve: 36 escamas perforadas en la línea lateral, 13 a 15 escamas transversales, 27 a 28 radios totales en la aleta anal, mancha humeral oscura, mancha oscura sobre pedúnculo caudal extendiéndose sobre los radios medios de la aleta, y región proximal de hueso maxilar diminutamente aserrada. Distribución: Cuencas del sistema de lagunas Patos-Merín y del Río Uruguay.

- ***Astyanax orbignyanus* (Valenciennes, 1850)**: Denominación original: *Tetragonopterus orbignyanus* Valenciennes, 1850. Tipos: MNHN 0000-4530 y A-9816 al 9818. Localidad tipo: Río de la Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina. Diagnósis breve: cuerpo plateado, hileras de puntos oscuros en los flancos hasta poco mas debajo de la línea lateral, aletas color amarillo limón, mancha humeral oscura y mancha oscura sobre pedúnculo caudal extendiéndose sobre los radios medios de la aleta. Distribución: Río de la Plata.

- ***Astyanax paraguayensis* (Fowler, 1918)**: Denominación original: *Bertoniolus paraguayensis* Fowler, 1918. Tipos: ANSP 47686. Localidad tipo: Puerto Bertoni, Río Paraguay, Paraguay. Diagnósis breve: 46 escamas perforadas en la línea lateral, 20 escamas transversales, cuerpo plateado, hileras de puntos oscuros en los flancos hasta poco mas debajo de la línea lateral, varias hileras de escamas cubriendo la región basal de la aleta anal, mancha humeral oscura y mancha oscura sobre pedúnculo caudal extendiéndose sobre los radios medios de la aleta. Distribución: Río Paraguay.

Anexo 2. Bibliografía consultada sobre el grupo de especies *A. bimaculatus*

- **Bertaco, Vinicius A. & V. Garutti, 2007.** New *Astyanax* from the upper rio Tapajós drainage, Central Brazil (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 5(1):25-30.
- **Carrera, R. 1976.** Peces. *In:* Lista de Vertebrados del Uruguay. Museo Nacional de Historia Natural. Facultad de Humanidades y Ciencias, Departamento de Zoología de Vertebrados. Montevideo, 33-53.
- **Cope, E. D., 1894.** On the fishes obtained by the Naturalist Expedition in Rio Grande do Sul. *Proceedings of the American Philosophical Society* v. 33: 84-108, Pls. 4-9.
- **Devincenzi, G. J. 1924.** Peces del Uruguay. II. Nuestra fauna ictiológica según nuestras colecciones (continuación). *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (Serie 2)* v. 1 (pt 5): 139-290
- **Eigenmann, C. H., 1917.** The American Characidae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43(1): 1-102.
- **Eigenmann, C. H., 1921.** The American Characidae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43(2): 103-208.
- **Eigenmann, C. H., 1927.** The American Characidae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43(3): 209-310.
- **Eschmeyer, W. N. & Fricke, R. (eds.)** Catalog of Fishes electronic version (30 September 2011). <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- **Fowler, H. W., 1918.** A new characin from Paraguay. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* v. 70: 141-143
- **Garutti, V., 1999.** Descrição de *Astyanax ergyrimarginatus* sp. n. (Characiformes, Characidae) procedente da bacia do rio Araguaia, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, 59(4): 585-591 .
- **Garutti, V., 2003.** Revalidação de *Astyanax rupununi* Fowler, 1914 (Teleostei, Characidae) e descrição de duas espécies novas para o gênero. *Papéis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.* Volume 43(1):1-9
- **Garutti, V. & H. A. Britski, 2000.** Descrição de uma espécie nova de *Astyanax* (Teleostei: Characidae) da bacia do alto Paraná River e considerações sobre as demais

espécies do gênero. Comun. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS. Sér. Zool., Porto Alegre, v. 13, p. 65-88.

- **Garutti, V., & F. Langeani, 2009.** Redescription of *Astyanax goyacensis* Eigenmann, 1908 (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) Neotropical Ichthyology, 7(3):371-376.

- **Gery, J., 1972.** Corrected and supplemented descriptions of certain Characoid Fishes described by Henry W. Fowler, with revisions of several of their genera. Stud. Neotrop. Fauna, 7: 1-35.

- **Jenyns, L., 1842.** Fish. En: Smith, E., & Co., 1842. The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836. Londres: vol 4: 172 pp.

- **Linnaeus, C., 1758.** Systema Naturae per regna tria naturae. Holmie, 10ª Ed. London, 1: 824 pp.

- **Messner, E., 1962.** Lista de los peces Tetragonopterinae (fam. Characidae) del Uruguay. Boletín de la Asociación Latinoamericana de Ictiólogos y Herpetólogos, 2, 4-5.

- **Miquelarena, A.M. & R.C. Menni, 2005.** *Astyanax tumbayaensis*, a new species from northwestern Argentina highlands (Characiformes:Characidae) with a key to the Argentinean species of the genus and comments on their distribution. Revue suisse de Zoologie, 112(3), 661–676.

- **Nion, H., C. Ríos & P. Meneses , 2002.** Peces del Uruguay. Lista Sistemática y Nombres Comunes. DINARA, INFOPECA. Montevideo, Uruguay.

- **Perugia, A., 1891.** Apunti sopra alcuni pesci sud-americani conservati nel Museo Civico di Storia Naturale di Genova. Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova, Serie 2 10 (30): 605-657.

- **Reis, R. E., C. J. Ferraris Jr. & S. O. Kullander (Org.), 2003.** Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 742 pp.

- **Ringuelet, R. A., R.H. Arámburu & A. de Arámburu, 1967.** Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, 602 pp.

- **Valenciennes, A., 1850.** En: Cuvier, G. and A. Valenciennes 1850 Histoire naturelle des poissons. Tome vingt-deuxième. Suite du livre vingt-deuxième. Suite de la famille des Salmonoïdes. Publicado como "1849". Strasbourg.

Anexo 3. Lotes de ejemplares examinados.

- Cuenca de la *Laguna Merín* (21 lotes, 81 ejemplares):

Dpto. de Cerro Largo, Uruguay: ZVC-P 2476 (1 ejemplar); ZVC-P 4486 (1 ejemplar); ZVC-P 6348 (1 ejemplar); ZVC-P 6421 (3 ejemplares); ZVC-P 6577 (4 ejemplares); ZVC-P 6644 (4 ejemplares); ZVC-P 6668 (1 ejemplar); ZVC-P 7123 (3 ejemplares); ZVC-P 8976 (2 ejemplares); ZVC-P 9159 (3 ejemplares); ZVC-P 9180 (9 ejemplares). **Dpto. de Lavalleja, Uruguay:** ZVC-P 6400 (6 ejemplares). **Dpto. de Rocha, Uruguay:** ZVC-P 7603 (2 ejemplares); ZVC-P 8911 (17 ejemplares); ZVC-P 8980 (8 ejemplares); ZVC-P 8999 (2 ejemplares); ZVC-P 9169 (1 ejemplar). **Dpto. de Treinta y Tres, Uruguay:** ZVC-P 4442 (1 ejemplar); ZVC-P 6565 (5 ejemplares); ZVC-P 8170 (2 ejemplares); ZVC-P 8946 (5 ejemplares).

- Cuenca del *Río de la Plata* (16 lotes, 80 ejemplares):

Dpto. de Canelones, Uruguay: ZVC-P 1814 (2 ejemplares). **Dpto. de Colonia, Uruguay:** ZVC-P 1134 (1 ejemplar); ZVC-P 2929 (4 ejemplares); ZVC-P 3329 (1 ejemplar); ZVC-P 3607 (1 ejemplar); ZVC-P 4166 (2 ejemplares); ZVC-P 8857 (30 ejemplares); ZVC-P 8860 (1 ejemplar). **Dpto. de Lavalleja, Uruguay:** ZVC-P 8167 (2 ejemplares). **Dpto. de Montevideo, Uruguay:** ZVC-P 1415 (2 ejemplares); ZVC-P 2974 (11 ejemplares); ZVC-P 5243 (1 ejemplar); ZVC-P 5381 (1 ejemplar); ZVC-P 5475 (1 ejemplar). **Dpto. de San José, Uruguay:** ZVC-P 920 (6 ejemplares); ZVC-P 9448 (14 ejemplares).

- Cuenca del *Río Uruguay* (52 lotes; 192 ejemplares):

Dpto. de Artigas, Uruguay: ZVC-P 2380 (1 ejemplar); ZVC-P 2411 (1 ejemplar); ZVC-P 2415 (1 ejemplar); ZVC-P 2441 (1 ejemplar); ZVC-P 2647 (1 ejemplar); ZVC-P 2676 (1 ejemplar); ZVC-P 2726 (2 ejemplares); ZVC-P 2748 (3 ejemplares); ZVC-P 3137 (6 ejemplares); ZVC-P 3154 (1 ejemplar); ZVC-P 4543 (2 ejemplares); ZVC-P 4805 (2 ejemplares); ZVC-P 4865 (4 ejemplares); ZVC-P 4870 (13 ejemplares); ZVC-P 8456 (1 ejemplar); ZVC-P 8481 (3 ejemplares); ZVC-P 8500 (8 ejemplares); ZVC-P 9235 (3 ejemplares); ZVC-P 9256 (4 ejemplares); ZVC-P 9696 (1 ejemplar); ZVC-P 9706 (3 ejemplares). **Dpto. de Paysandú, Uruguay:** ZVC-P 8440 (9 ejemplares); ZVC-P 8448 (3 ejemplares). **Dpto. de Río Negro, Uruguay:** ZVC-P 4563 (3 ejemplares); ZVC-P 4645 (3 ejemplares); ZVC-P 4662 (5 ejemplares); ZVC-P 4680 (1 ejemplar); ZVC-P 4693 (9 ejemplares); ZVC-P 4702 (1 ejemplar); ZVC-P 4828 (1 ejemplar); ZVC-P 4830 (4 ejemplares); ZVC-P 5692 (9 ejemplares); ZVC-P 5703 (3 ejemplares). **Dpto. de Salto:** ZVC-P 165 (2 ejemplares); ZVC-P 1767 (2 ejemplares); ZVC-P 2200 (2 ejemplares); ZVC-P 2212 (7 ejemplares); ZVC-P 2444 (8 ejemplares); ZVC-P 2705 (10 ejemplares); ZVC-P 2741 (1 ejemplar); ZVC-P 4184 (3 ejemplares); ZVC-P 4527 (1 ejemplar); ZVC-P 4814 (3 ejemplares); ZVC-P 4877 (4 ejemplares); ZVC-P 5204 (13 ejemplares); ZVC-P 5369 (12 ejemplares); ZVC-P 5508 (1 ejemplar); ZVC-P 8470 (4 ejemplares). **Estado de Rio Grande do Sul, Brasil:** ZVC-P 5141 (1 ejemplar). **Provincia de Corrientes, Argentina:** ZVC-P 2842 (1 ejemplar). **Provincia de Entre Ríos, Argentina:** ZVC-P 5318 (1 ejemplar); ZVC-P 5469 (3 ejemplares).

- Cuenca del *Río Yi* (1 lote, 5 ejemplares):

Dpto. de Durazno, Uruguay: ZVC-P 1371 (5 ejemplares).

- Cuenca del *Río Negro* (4 lotes, 6 ejemplares):

Dpto. de Río Negro, Uruguay: ZVC-P 5419 (1 ejemplar). **Dpto. de Tacuarembó, Uruguay:** ZVC-P 4026 (1 ejemplar); ZVC-P 7411 (2 ejemplares); ZVC-P 11208 (2 ejemplares).

- Cuenca del *Río Cuareim* (26 lotes, 94 ejemplares):

Dpto. de Artigas, Uruguay: ZVC-P 32 (13 ejemplares); ZVC-P 38 (5 ejemplares); ZVC-P 1336 (2 ejemplares); ZVC-P 1339 (7 ejemplares); ZVC-P 1352 (3 ejemplares); ZVC-P 1422 (9 ejemplares); ZVC-P 1466 (1 ejemplar); ZVC-P 1636 (1 ejemplar); ZVC-P 1724 (1 ejemplar); ZVC-P 1831 (1 ejemplar); ZVC-P 1848 (3 ejemplares); ZVC-P 1876 (1 ejemplar); ZVC-P 3597 (1 ejemplar); ZVC-P 4373 (1 ejemplar); ZVC-P 4374 (1 ejemplar); ZVC-P 4375 (2 ejemplares); ZVC-P 4924 (1 ejemplar); ZVC-P 5914 (1 ejemplar); ZVC-P 7881 (1 ejemplar); ZVC-P 10129 (2 ejemplares); ZVC-P 10356 (1 ejemplar); ZVC-P 10370 (16 ejemplares); ZVC-P 10388 (2 ejemplares); ZVC-P 10390 (14 ejemplares); ZVC-P 10434 (1 ejemplar); ZVC-P 10435 (3 ejemplares).

Anexo 4. Lotes de ejemplares utilizados en los análisis merísticos.

- Cuenca de la *Laguna Merín* (6 lotes, 46 ejemplares):

Dpto. de Cerro Largo, Uruguay: ZVC-P 6421 (3 ejemplares); ZVC-P 8976 (2 ejemplares); ZVC-P 9180 (9 ejemplares). **Dpto. de Lavalleja, Uruguay:** ZVC-P 6400 (5 ejemplares). **Dpto. de Rocha, Uruguay:** ZVC-P 7603 (2 ejemplar); ZVC-P 8911 (17 ejemplares); ZVC-P 8980 (8 ejemplares).

- Cuenca del *Río de la Plata* (12 lotes, 64 ejemplares):

Dpto. de Canelones, Uruguay: ZVC-P 1814 (2 ejemplares). **Dpto. de Colonia, Uruguay:** ZVC-P 1134 (1 ejemplar); ZVC-P 2929 (4 ejemplares); ZVC-P 3329 (1 ejemplar); ZVC-P 3607 (1 ejemplar); ZVC-P 8857 (30 ejemplares); ZVC-P 8860 (1 ejemplar). **Dpto. de Lavalleja, Uruguay:** ZVC-P 8167 (2 ejemplares). **Dpto. de Montevideo, Uruguay:** ZVC-P 5243 (1 ejemplar); ZVC-P 5381 (1 ejemplar). **Dpto. de San José, Uruguay:** ZVC-P 920 (6 ejemplares); ZVC-P 9448 (14 ejemplares).

- Cuenca del *Río Uruguay* (13 lotes; 61 ejemplares):

Dpto. de Artigas, Uruguay: ZVC-P 2441 (1 ejemplar); ZVC-P 4870 (13 ejemplares); ZVC-P 8456 (1 ejemplar); ZVC-P 8500 (8 ejemplares); ZVC-P 9235 (3 ejemplares); ZVC-P 9256 (4 ejemplares); ZVC-P 9696 (1 ejemplar). **Dpto. de Río Negro, Uruguay:** ZVC-P 4662 (5 ejemplares); ZVC-P 4693 (8 ejemplares); ZVC-P 4702 (1 ejemplar). **Dpto. de Salto:** ZVC-P 165 (2 ejemplares); ZVC-P 4527 (1 ejemplar); ZVC-P 5204 (13 ejemplares).

- Cuenca del *Río Yí* (1 lote, 5 ejemplares):

Dpto. de Durazno, Uruguay: ZVC-P 1371 (5 ejemplares).

- Cuenca del *Río Negro* (4 lotes, 6 ejemplares):

Dpto. de Río Negro, Uruguay: ZVC-P 5419 (1 ejemplar). **Dpto. de Tacuarembó, Uruguay:** ZVC-P 4026 (1 ejemplar); ZVC-P 7411 (2 ejemplares); ZVC-P 11208 (2 ejemplares).

- Cuenca del *Río Cuareim* (15 lotes, 43 ejemplares):

Dpto. de Artigas, Uruguay: ZVC-P 38 (5 ejemplares); ZVC-P 1352 (3 ejemplares); ZVC-P 1636 (1 ejemplar); ZVC-P 1848 (3 ejemplares); ZVC-P 1876 (1 ejemplar); ZVC-P 3597 (1 ejemplar); ZVC-P 4373 (1 ejemplar); ZVC-P 4375 (2 ejemplares); ZVC-P 4924 (1 ejemplar); ZVC-P 7881 (1 ejemplar); ZVC-P 10129 (2 ejemplares); ZVC-P 10370 (16 ejemplares); ZVC-P 10388 (2 ejemplares); ZVC-P 10434 (1 ejemplar); ZVC-P 10435 (3 ejemplares).

Anexo 5. Maríz de presencia-ausencia de los caracteres cromáticos evaluados.

Cuenca	Lote (ZVC-P)	Caracter 1	Caracter 2	Caracter 3	Caracter 4	Caracter 5	Caracter 6	Caracter 7	Caracter 8	Caracter 9
Cuareim	10370	1	1	1	0	1	1	1	0	0
Cuareim	7881	1	1	0	0	1	1	1	0	0
Cuareim	4375	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Cuareim	1352	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Cuareim	10388	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Cuareim	1636	1	1	0	0	0	0	1	0	0
Cuareim	1848	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Cuareim	38	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Cuareim	10129	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Cuareim	4373	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Uruguay	8456	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Uruguay	5204	1	1	1	0	1	1	1	0	0
Uruguay	4527	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Uruguay	4702	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Uruguay	4662	1	1	1	0	1	1	1	0	0
Uruguay	9235	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Uruguay	4870	1	1	0	0	1	0	1	0	0
Uruguay	8500	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Uruguay	9696	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Uruguay	9256	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Plata	3329	1	1	0	0	0	0	1	0	0
Plata	5381	1	1	1	0	0	0	1	0	0
Plata	8860	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Plata	5243	1	1	1	0	0	0	1	0	0
Plata	1134	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Plata	8857	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Plata	1814	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Plata	1814	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Plata	9448	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Plata	9448	1	1	1	0	1	1	1	0	0
Merín	8911	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	8980	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	9180	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Merín	6577	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	6577	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	7603	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	8976	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	8911..	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	8911	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Merín	8980	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Negro	5419	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Negro	4026	1	1	1	0	1	1	1	0	0
Negro	7411	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Yi	1371	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Yi	1371	1	1	1	0	1	0	1	0	0
Yi	1371	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Yi	1371	1	1	1	0	1	0	1	0	0

Anexo 6. Lotes de ejemplares transparentados.

- Cuenca de la *Laguna Merín* (5 lotes, 5 ejemplares):

Dpto. de Cerro Largo, Uruguay: ZVC-P 8976 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 9180 (1 ejemplar, cabeza).

Dpto. de Rocha, Uruguay: ZVC-P 7603 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 8911 (1 ejemplar, completo); ZVC-P 8980 (1 ejemplar, cabeza).

- Cuenca del *Río de la Plata* (4 lotes, 5 ejemplares):

Dpto. de Colonia, Uruguay: ZVC-P 3607 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 8857 (1 ejemplar, cabeza). **Dpto. de Montevideo, Uruguay:** ZVC-P 5475 (1 ejemplar, completo). **Dpto. de San José, Uruguay:** ZVC-P 9448 (2 ejemplares, cabezas).

- Cuenca del *Río Uruguay* (6 lotes; 6 ejemplares):

Dpto. de Artigas, Uruguay: ZVC-P 4870 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 8500 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 9256 (1 ejemplar, cabeza). **Dpto. de Río Negro, Uruguay:** ZVC-P 4693 (1 ejemplar, cabeza). **Dpto. de Salto:** ZVC-P 165 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 5204 (1 ejemplar, completo).

- Cuenca del *Río Yi* (1 lote, 1 ejemplar):

Dpto. de Durazno, Uruguay: ZVC-P 1371 (1 ejemplar, cabeza).

- Cuenca del *Río Negro* (1 lote, 1 ejemplar):

Dpto. de Tacuarembó, Uruguay: ZVC-P 7411 (1 ejemplar).

- Cuenca del *Río Cuareim* (4 lotes, 4 ejemplares):

Dpto. de Artigas, Uruguay: ZVC-P 38 (1 ejemplar, completo); ZVC-P 1352 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 10129 (1 ejemplar, cabeza); ZVC-P 10370 (1 ejemplar, cabeza).