



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCBS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - DEBIO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/LICENCIATURA

Estudo morfométrico do gênero *Serrasalmus* Lacepède 1803 de rios maranhenses

Rebeca Cunha Costa

São Luís – MA

2026



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCBS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - DEBIO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/LICENCIATURA

Rebeca Cunha Costa

Estudo morfométrico do gênero *Serrasalmus* Lacepède 1803 de rios maranhenses

Monografia apresentado ao Curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do Maranhão
como parte dos requisitos necessários para
obtenção do grau de Licenciatura em Ciências
Biológicas. Orientador: Prof. Dr. Nivaldo
Magalhães Piorski

São Luís – MA

2026



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCBS

DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - DEBIO

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/LICENCIATURA

Ficha gerada por meio do SIGAA/Biblioteca com dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Diretoria Integrada de Bibliotecas/UFMA

Cunha Costa, Rebeca.

Estudo morfométrico do gênero *Serrasalmus* Lacepède 1803 de rios maranhenses / Rebeca Cunha Costa. - 2026.

29 f.

Orientador(a): Nivaldo Magalhães Piorski.

Monografia (Graduação) - Curso de Ciências Biológicas - Licenciatura, Universidade Federal do Maranhão, Universidade Federal Maranhão, 2026.

1. Bacias Hidrográficas. 2. Morfometria Geométrica.
3. Biogeografia Maranhense. I. Magalhães Piorski, Nivaldo. II. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCBS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - DEBIO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/LICENCIATURA

REBECA CUNHA COSTA

Estudo morfométrico do gênero *Serrasalmus* Lacepède 1803 de rios maranhenses

Monografia apresentado ao Curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do Maranhão
como parte dos requisitos necessários para
obtenção do grau de Licenciatura em Ciências
Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Nivaldo Magalhães Piorski

Em: 20/01/2026

Banca examinadora

Prof. Dr. Nivaldo Magalhães Piorski
Universidade Federal do Maranhão - DEBIO

Prof. Dr. João Marcelo Abreu
Universidade Estadual do Maranhão

Me. Wellington Silva Pedroza
Universidade Federal do Maranhão - DEBIO

São Luís – MA

Janeiro/2026



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCBS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - DEBIO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS/LICENCIATURA

À Maria, José, Regiane, Carol, Sara e André.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer aos meus pais, Maria e José, que me ensinaram a sonhar. Sempre acreditei que a educação mudaria a minha vida e, graças a vocês, esse sonho se tornou realidade.

Meu pai sempre trabalhou muito para que eu pudesse ter minha formação, e minha mãe fez de tudo para que eu conseguisse estudar sem preocupações. Vocês foram meu maior exemplo de persistência e amor, ao sonharem os meus sonhos como se fossem de vocês.

Agradeço às minhas irmãs, Regiane, Carol e Sara. A vida é muito mais bonita e divertida com vocês. Vocês me escutaram, sorriram comigo e, quando não me entendiam, silenciavam — não por falta de cuidado, mas por amor. Sou profundamente grata pela nossa irmandade. Somos todas sonhadoras e estamos sempre aqui, uma pela outra.

Às minhas amigas de jornada — Milene, Amália, Sarah, Maria Eduarda, Karlla, Ana Karina e Camila — digo e repito: amo vocês. Obrigada por tornarem esses anos na universidade mais leves e divertidos. Tive o privilégio de conhecer mulheres maravilhosas. Vocês são talentosas, lindas, empáticas e especiais. Eu tive muita sorte de cruzar o caminho de cada uma de vocês; não poderia ter feito amizades melhores.

Ao meu amor, André, não existem palavras suficientes para agradecer. Você sempre acreditou em mim, nunca houve dúvidas. Esteve ao meu lado quando eu não conseguia fazer algo sozinha, me ajudou nas minhas demandas enquanto eu trabalhava e estudava e mal conseguia viver. Você enxugou minhas lágrimas e me fez sorrir. Desde que te conheci, você sempre esteve comigo. Faz parte da família que escolhi ter. Eu amo muito você.

Ao meu orientador, Nivaldo, o meu muito obrigada. Não poderia ter tido um orientador mais empático. Ao longo desses anos, sempre fui muito bem acolhida. Sou grata por ter contado com um orientador tão humano e tranquilo. O processo se tornou mais leve graças à sua orientação.

Aos amigos que fiz no LABESP, ficam os meus mais sinceros agradecimentos. Nossas manhãs e tardes foram mais leves e divertidas juntos.

A todos que fizeram parte da minha jornada, o meu muito obrigada.

Eu sou porque nós somos!

RESUMO

Os peixes do gênero *Serrasalmus* são de difícil identificação devido a fatores como ampla variação morfológica intraespecífica, baixa diferenciação morfológica entre as espécies e mudanças morfológicas durante a ontogenia em muitos táxons. Caracterizado por presença de uma espinha pré--dorsal, uma quilha ventral, achatamento lateral do corpo, com uma forma quase discoide acompanhada pela presença de nadadeiras anal e dorsal. Estão presentes no Maranhão, com três espécies registradas. Sua difícil identificação e estudos recentes sobre a biogeografia do estado, sugerindo que os rios maranhenses apresentam fauna jovem ainda em especiação, contribuindo para a diferenciação das espécies vigentes, nos levou a avaliar se a variação morfométrica entre as espécies do gênero *Serrasalmus* no Maranhão, está associada ao isolamento geográfico dos rios. Para testar essas hipóteses, as espécies foram analisadas usando imagens digitalizadas do corpo, utilizando 16 pontos de landmarks, pelo programa tpsDIG. Foram encontrados 4 morfotipos distintos, que se sobrepõem entre as bacias, indicando uma distribuição por eventos como geodispersão e vicariância e, uma variação intraespecífica ocorrendo entre as espécies de *Serrasalmus* presentes nas bacias hidrográficas maranhenses.

Palavra chaves: Bacias hidrográficas; Biogeografia maranhense; Morfometria geométrica; *Serrasalmus*; Variação morfológica.

ABSTRACT

Fish of the genus *Serrasalmus* are difficult to identify due to factors such as wide intraspecific morphological variation, low morphological differentiation between species, and morphological changes during ontogeny in many taxa. They are characterized by the presence of a pre-dorsal spine, a ventral keel, lateral body flattening with an almost discoid shape, accompanied by the presence of anal and dorsal fins. They are present in Maranhão, with three recorded species. Their difficult identification and recent studies on the biogeography of the state, suggesting that Maranhão rivers have a young fauna still in the process of speciation, contributing to the differentiation of existing species, led us to evaluate whether morphometric variation among species of the genus *Serrasalmus* in Maranhão is associated with the geographic isolation of rivers. To test these hypotheses, the species were analyzed using digitized body images, employing 16 landmark points, and using the TPS program. Four distinct morphotypes were found, which overlap among the basins, indicating a distribution due to events such as geodispersal and vicariance, and intraspecific variation occurring among the *Serrasalmus* species present in the Maranhão river basins.

Keywords: River basins; Maranhão biogeography; Geometric morphometrics; *Serrasalmus*; Morphological variation.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS.....	3
MATERIAL EXAMINADO	3
ÁREA DE ESTUDO.....	3
AQUISIÇÃO DOS DADOS DE LANDMARKS E SUPERPOSIÇÃO DE PROCRUSTES	4
ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS DA VARIAÇÃO DE FORMA.....	5
ANÁLISES DE AGRUPAMENTO NO MORFOESPAÇO E AVALIAÇÃO ESTATÍSTICA DAS DIFERENÇAS DE FORMA.....	6
INTERPRETAÇÃO MORFOMÉTRICA DAS DIFERENÇAS DE FORMA.....	6
RESULTADOS	7
ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS: PCA 1x2.....	7
ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS: PCA 1x3	10
DISCUSSÃO	12
CONCLUSÃO.....	14
REFERÊNCIA.....	15

Estudo morfométrico do gênero *Serrasalmus* Lacepède 1803 de rios maranhenses

Rebeca Cunha Costa ¹, Nivaldo Magalhaes Piorski²

INTRODUÇÃO

Atualmente, existem aproximadamente 38 mil espécies de peixes reconhecidas, sendo que mais de 5.000 delas habitam os rios da América do Sul (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2025 e Albert, 2021; Albert et al., 2020). Apesar dos numerosos estudos sobre a biodiversidade neotropical, estima-se que 30 a 40% da ictiofauna desta região ainda seja desconhecida (Lévêque *et al.*, 2008). Pesquisas de diversas áreas científicas indicam que a região Neotropical possui uma história evolutiva longa e complexa (Hoorn et al., Rossetti *et al.*, 2015) com os maiores impactos sobre os peixes da América do Sul ocorrendo durante o Mioceno e Plioceno, devido ao levantamento dos Andes e à consequente formação de paleoarcos.

No Maranhão, devido a esses eventos, ocorreram processos de captura de cabeceiras, nos quais trechos superiores de um rio são desviados e incorporados a outra bacia, provocando conexões temporárias entre sistemas distintos e permitindo fluxo gênico entre populações antes isoladas (Cristofolletti, 1975; Piorski, 2010; Abreu et al., 2020). Esses eventos promoveram tanto a geodispersão, isto é, a expansão ou movimento de populações através de novas rotas hidrológicas formadas por essas conexões, quanto episódios de vicariância, em que o isolamento subsequente desses sistemas separados leva à divergência evolutiva entre linhagens (Reis, 2016; Abreu, 2019).

Durante os eventos ocorridos entre Mioceno e Plioceno houve também a separação entre as bacias do Maranhão, Tocantins e Amazonas. Esses processos interferiram drasticamente na formação da fauna aquática nas bacias costeiras do Maranhão, aparentemente isolando os rios das bacias vizinhas (Ludberg *et al.*, 1998; Abreu, 2020). Abreu (2020) ainda destaca que os rios do Estado do Maranhão abrigam uma fauna regional relativamente jovem com espécies que ainda podem estar em pleno processo de especiação, sem delimitação taxonômica bem estabelecida. Nesse estudo, o autor sugere que as bacias hidrográficas poderiam estar agrupadas em três paleobacias: 1) rios Gurupi, Maraçumé e Turiaçu; 2) rios Mearim, Munim e Itapecuru; e 3) rios Preguiças e Peria.

Sob essa perspectiva, destacam-se os peixes da família Serrasalminidae, pertencentes à ordem Characiformes, amplamente distribuídos na América do Sul. Sua presença é registrada nas bacias amazônicas e do Orinoco, na bacia do sistema Paraná-Paraguai e na bacia do rio São Francisco (Reis *et al.*, 2003). Sendo uma das famílias mais numerosas da ordem, com 17 gêneros e 107 espécies válidas (Eschmeyer, 2025). A história da sistemática da família serrasalmidae e a nomenclatura, é complicada e cheia de confusão e instabilidade (Eigenmann, 1915; Machado-Allison 1983), devido a alguns fatores como ampla variação morfológica intraespecífica, pouca diferenciação morfológica entre as espécies, além de mudanças morfológicas durante a ontogenia em muitos táxons (Van der Sleen; Albert, 2017). Dentro dessa família, o gênero *Serrasalmus* é um dos grupos com maior divergência na sua identificação, com a hipótese frequente de que esse táxon se trata de um complexo de espécies (Thompson *et al.*, 2014; Hubert *et al.*, 2007).

Apesar das dificuldades para reconhecimento das espécies, *Serrasalmus* é definido por peixes com presença de uma espinha pré-dorsal, uma quilha ventral, achatamento lateral do corpo, com uma forma quase discóide acompanhada pela presença de nadadeiras anal e dorsal (Gery, 1972 *apud* Van der Sleen; Albert, 2017), apresentam mandíbula salientes e dentes triangulares. Quanto ao seu comportamento, os peixes desse gênero são predadores, herbívoros, onívoros e necrofágos, apresentam caráter oportunista, com uma dentição e comprimento do intestino dos adultos diretamente relacionado a sua dieta (Van der Sleen; Albert, 2017). Comumente espera-se que os serrasalmídeos se alimentem apenas de carne, mas estudos mostram que sementes, frutas, folhas e pequenos invertebrados também fazem parte da sua alimentação a depender do seu habitat, estação e nível de água disponível (Nico; Taphorn, 1988; Sazima; Machado, 1990). Na Baixada Maranhense, *Serrasalmus* aff. *brandtii* é uma espécie generalista, com peixes, efemerópteros e vegetais encontrados em seu estômago ao longo de todo o ano (Piorski *et al.*, 2005).

O serrasalmídeo se reproduzem durante a estação chuvosa e apresentam dimorfismo sexual em algumas espécies, bastante incomum ao gênero serrasalmus. Eles podem ser encontrados em diferentes habitats, desde margens de canais fluviais, de rios, córregos e lagos (podendo ser artificiais), habitam em rios de água branca e escura, e em alguns casos são encontradas em florestas inundadas (Goulding, 1988).

Nos rios do Estado do Maranhão, *Serrasalmus rhombeus* (Linnaeus, 1766) é, provavelmente, o serrasalmídeo mais comum, encontrado nas bacias do Itapecuru, Mearim, Parnaíba, Peria, Tocantins e Turiaçu (Barros; Fraga; Biridelli., 2011; Ramos; Ramos; Ramos.,

2014; Piorski *et al.*, 2017; Abreu *et al.*, 2019; Brito *et al.*, 2019; Guimarães *et al.*, 2020; Koerber *et al.*, 2022; Limeira-Filho *et al.*, 2023). Além desta, *Serrasalmus eigenmanni* Norman, 1929 e *Serrasalmus spilopleura* Kner, 1858 são referenciadas para os rios Turiaçu e Pericumã, respectivamente (Limeira-Filho *et al.*, 2023, Vieira *et al.*, 2023). Piorski *et al.* (2005) citaram a ocorrência de *Serrasalmus* aff. *brandtii* no Lago de Viana, provavelmente introduzida, uma vez que a espécie é comum no Rio das Velhas (Fowler, 1950) e na região de Três Marias (Britski; Sato; Rosa, 1988).

Considerando as dificuldades taxonômicas associadas ao gênero *Serrasalmus*, sua variação morfológica, a ocorrência de mais de uma espécie no estado e o histórico paleogeográfico recente das bacias maranhenses, torna-se necessária a realização de estudos morfométricos capazes de identificar padrões de variação entre populações e possíveis indícios de processos evolutivos em andamento. Assim, este estudo busca caracterizar a variação morfológica do gênero *Serrasalmus* nas principais bacias hidrográficas do Maranhão, contribuindo para a compreensão da diversidade do grupo na região.

MATERIAL E MÉTODOS

Material examinado

O estudo utilizou 73 espécimes do gênero *Serrasalmus*, utilizando o material da Coleção de Peixes da Universidade Federal do Maranhão (CPUFMA). Foram utilizados 15 espécimes -com exceção do rio Gurupi, com apenas 13 - coletados nas bacias do Itapecuru (CPUFMA 12649; CPUFMA 121102), Pericumã (CPUFMA 98226; CPUFMA 97205; CPUFMA 98207; CPUFMA 98225), Turiaçu (CPUFMA 98234; CPUFMA 4101), Mearim (CPUFMA 1090; CPUFMA 98214), Gurupi (REBIO).

Área de estudo

A área de estudo compreende as bacias hidrográficas do Itapecuru, Mearim, Gurupi, Turiaçu e Pericumã.

Segundo NUGEO (2025), a bacia hidrográfica do rio Itapecuru possui uma área de 53.216,84 km², correspondendo a 16,03% da área do Estado. O Itapecuru nasce no Sul do Estado no sistema formado pelas Serras da Croeira, Itapecuru e Alpercatas, em altitude de aproximadamente 530 m, desaguando na baía do Arraial, depois de percorrer cerca de 1.050 km, a Sudeste da Ilha do Maranhão, na forma de 02 braços de rios denominados: *Tucha* e *Mojó* (NUGEO, 2025).

A bacia do rio Turiaçu possui uma área de 14.149,87 km², representando cerca de 4,26% da área do Estado. Suas nascentes estão localizadas nas vertentes da Serra do Tiracambu, a partir desse ponto percorre 720 km de extensão em direção à baía de Turiaçu, entre os municípios de Turiaçu e Bacuri. Durante este percurso, o rio Turiaçu recebe a contribuição dos rios Paraná e Caxias pela margem esquerda e, inúmeros igarapés pela margem direita (NUGEO, 2025).

A bacia hidrográfica do rio Gurupi está localizada nos Estados do Maranhão e do Pará, nas regiões Nordeste e Norte do Brasil. Com área total de 34.860,69 km², onde se distribuem 26 municípios com população estimada em 1.174.315 habitantes (Codevasf/IBGE, 2020).

A bacia hidrográfica do rio Pericumã também está localizada no Estado do Maranhão, na região Nordeste do Brasil. Tem área total de 3.856,50 km², onde se distribuem 14 municípios com população estimada em 378.294 habitantes (Codevasf/IBGE 2020). Por fim, a bacia do rio Mearim localiza-se no estado do Maranhão. Percorre cerca de 466,3 km até atingir a sua foz, no rio Mearim. Possui área de drenagem total de aproximadamente 40.482 km².

Aquisição dos dados de landmarks e superposição de Procrustes

A variação de forma foi analisada a partir de configurações bidimensionais de marcos anatômicos (landmarks) obtidas de imagens digitais dos espécimes e armazenadas em formato TPS, onde serão identificados 16 marcos anatômicos: 1. Ponto do focinho; 2. Margem anterior do olho esquerdo; 3. Margem posterior do olho esquerdo; 4. Extremidade inferior do opérculo; 5. Margem posterior do opérculo; 6. Extremidade superior do opérculo; 7. Margem dorsal da cabeça alinhada com o ponto “3”; 8. Perfil dorsal do corpo alinhado com o ponto “6”; 9. Base anterior da nadadeira dorsal; 10. Base posterior da nadadeira dorsal; 11. Base posterior da nadadeira adiposa; 12. Segmento: final da linha lateral; 13. Base posterior da nadadeira anal; 14. Base anterior da nadadeira anal; 15. Base da nadadeira ventral; 16. Base da nadadeira peitoral.

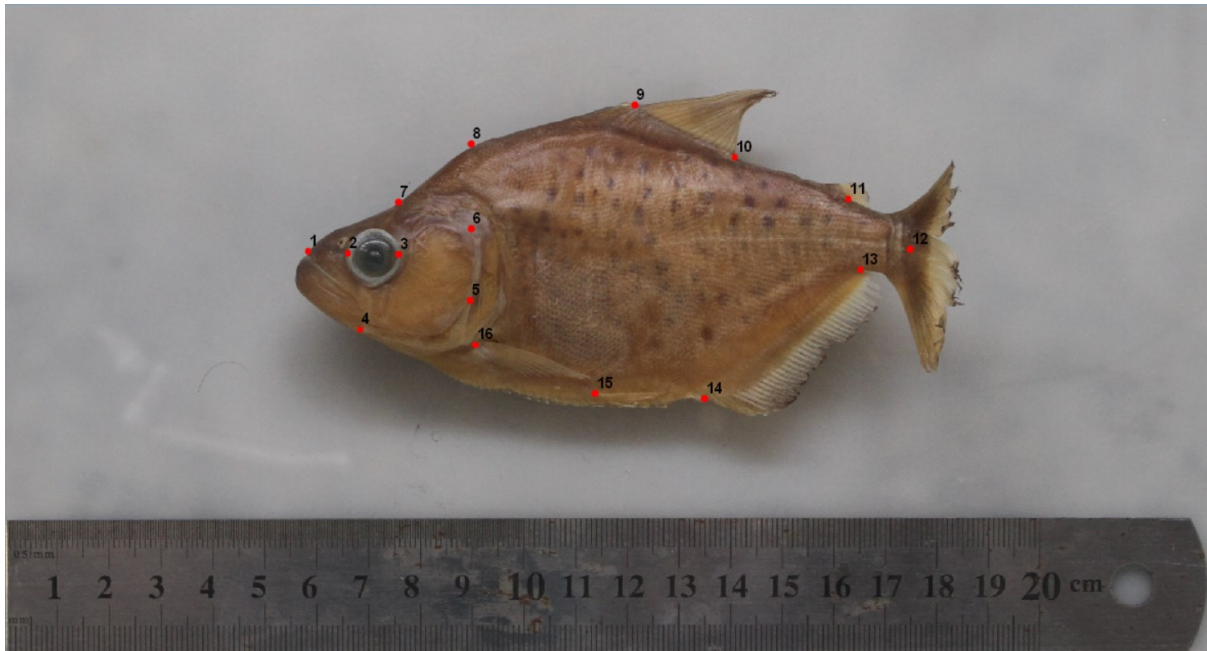


Figura 1: imagem modelo dos pontos de landmarks utilizado para análise morfométrica.

Os dados de landmarks foram importados para o ambiente R utilizando funções implementadas no pacote geomorph (Adams & Otárola-Castillo, 2013). Todos os espécimes foram inspecionados visualmente com o objetivo de verificar a consistência das marcações e identificar possíveis outliers ou indivíduos com digitalização inadequada. Quando necessário, espécimes foram excluídos antes das análises para minimizar ruídos associados a erros de digitalização

As configurações de landmarks foram alinhadas por meio da Análise de Procrustes Generalizada (Generalized Procrustes Analysis – GPA), que remove variações relacionadas à translação, rotação e escala, preservando exclusivamente a informação de forma (Rohlf & Slice, 1990). A partir das coordenadas alinhadas, foi calculada a forma média (mean shape), utilizada como configuração de referência. Adicionalmente, foi identificado o espécime cuja forma se mostrou mais próxima da média no espaço de Procrustes, facilitando a interpretação biológica da morfologia consensual.

Análise de Componentes Principais da variação de forma

Os padrões de variação de forma foram explorados por meio de Análise de Componentes Principais (Principal Component Analysis – PCA), aplicada às coordenadas alinhadas pelo GPA. A PCA foi utilizada para reduzir a dimensionalidade do conjunto de dados e identificar os principais eixos de variação morfológica entre os espécimes (Bookstein, 1991).

Foram calculados os autovalores e as proporções de variância explicada por cada componente, bem como a variância acumulada.

O número de componentes principais retidos para interpretação foi determinado com base na variância acumulada. A ocupação do morfoespaço foi visualizada por meio de gráficos bivariados de componentes selecionados, com os espécimes diferenciados de acordo com a bacia hidrográfica de origem.

Análises de agrupamento no morfoespaço e avaliação estatística das diferenças de forma

A similaridade morfológica entre os espécimes foi investigada adicionalmente por meio de análises de agrupamento aplicadas aos escores da PCA. O número ótimo de clusters foi estimado utilizando o método da silhueta, que avalia a coesão interna e a separação entre grupos (Rousseeuw, 1987).

Com base nesses critérios, foi aplicado o método k-means, com múltiplas inicializações aleatórias para assegurar a estabilidade das soluções. A qualidade dos agrupamentos foi avaliada por meio do coeficiente médio de silhueta. A significância estatística das diferenças de forma entre os clusters identificados foi testada por meio de uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA), aplicada a uma matriz de distâncias Euclidianas derivada dos escores da PCA. A significância foi avaliada com base em 9.999 permutações, fornecendo uma avaliação robusta e não paramétrica da separação entre grupos no morfoespaço (Anderson, 2001).

Interpretação morfométrica das diferenças de forma

Para a interpretação das diferenças morfológicas entre os clusters, foram calculadas as formas médias de cada grupo. As variações de forma em relação à configuração média geral foram visualizadas por meio de grades de deformação e gráficos de deslocamento vetorial, seguindo a abordagem *reference-to-target* (Bookstein, 1991; Adams et al., 2023). Essas visualizações permitiram identificar as regiões anatômicas que mais contribuíram para as diferenças de forma observadas.

RESULTADOS

Análise de Componentes Principais: PCA 1x2

Cerca de 35% da variação total foi explicada pelos dois primeiros componentes principais (CP1 = 20,81% e CP2 = 14,46%) evidenciando uma separação consistente entre quatro grupos morfométricos (PERMANOVA, $R^2 = 0,76$; $F = 66,10$; $p = 0,0001$) (Figura 1).

Os espécimes integrantes do grupo k1 estão associados a valores negativos de CP1 e positivos de CP2. Visualmente, esse grupo apresenta boa coesão interna, corroborada por um dos maiores valores médios de silhueta ($Si \approx 0,52$). O grupo é composto majoritariamente por amostras associadas às bacias do Gurupi, Turiaçu e parte do Pindaré-Mearim (Figura 1).

Os membros do grupo k1 podem ser diferenciados dos demais grupos por maior altura e maior largura do pedúnculo caudal, definida pelo afastamento do ponto 12 em relação aos pontos 11 e 13; menor altura e encurtamento do corpo, devido aos deslocamentos dos pontos 11, 13 e 14; e maior altura da cabeça, determinada pelo afastamento do ponto 7 (Figura 2).

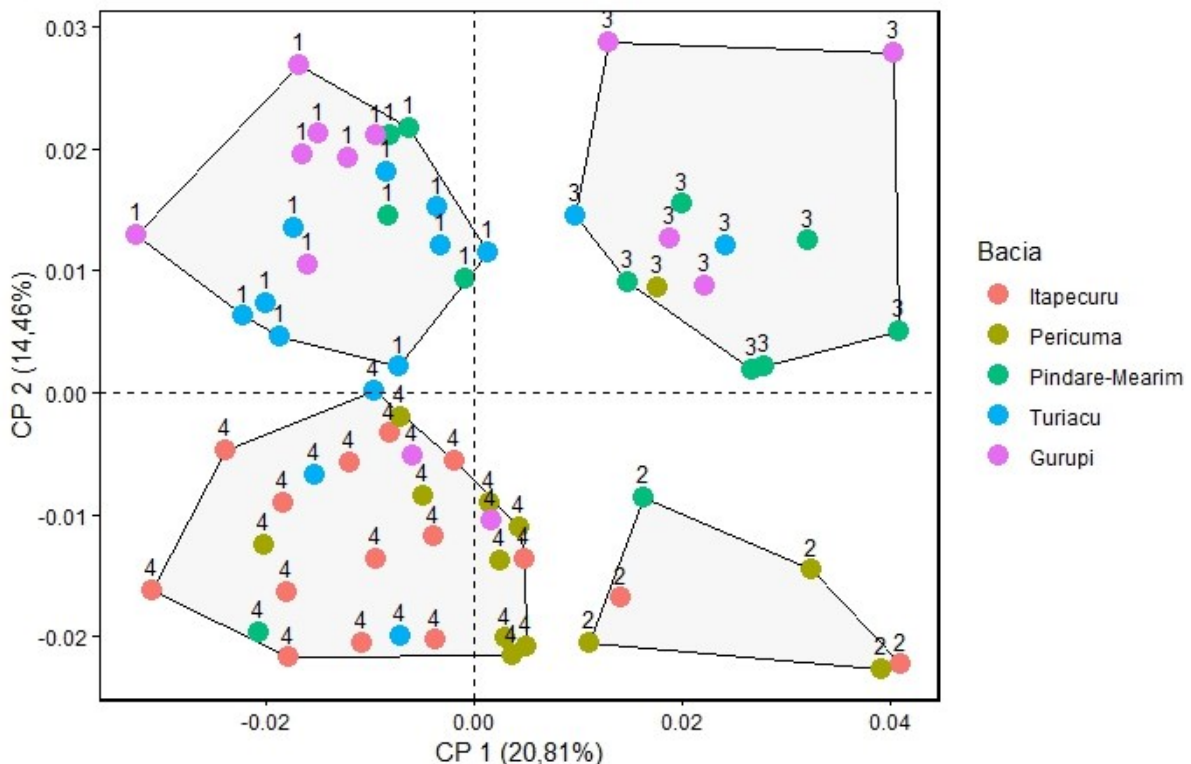


Figura 2: Distribuição dos escores individuais de *Serrasalmus* no espaço morfométrico definido pelos dois primeiros componentes principais. Cada indivíduo incluído em um morfotipo é representado por um número, correspondendo no texto aos grupos k1=20, k2=6, k3=13 e k4=28.

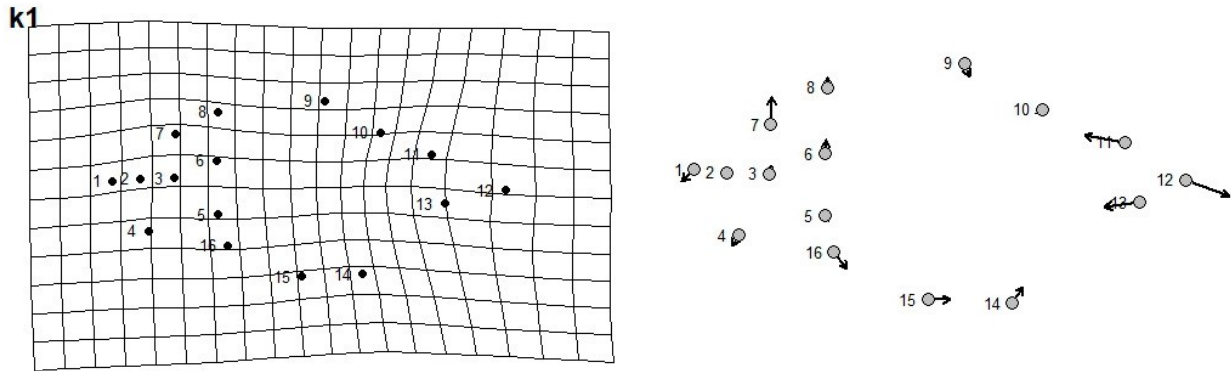


Figura 3: Grade de deformações e vetores de deslocamentos associados ao grupo k1.

O grupo k2 é o menos numeroso e com menor valor médio de silhueta ($S_i \approx 0,35$), indicando maior heterogeneidade interna. Apesar do menor tamanho amostral, forma um agrupamento bem definido, com separação clara dos demais grupos. Esse grupo está fortemente associado às bacias do Itapecuru, Pericumã e Pindaré, sugerindo que compartilham um conjunto particular de atributos que as distingue das demais, embora com maior variabilidade interna (Figura 1).

Os membros desse grupo compartilham um pedúnculo caudal mais curto e maior altura do corpo, associados aos deslocamentos dos pontos 11, 13, 14 e 15 (Figura 3).

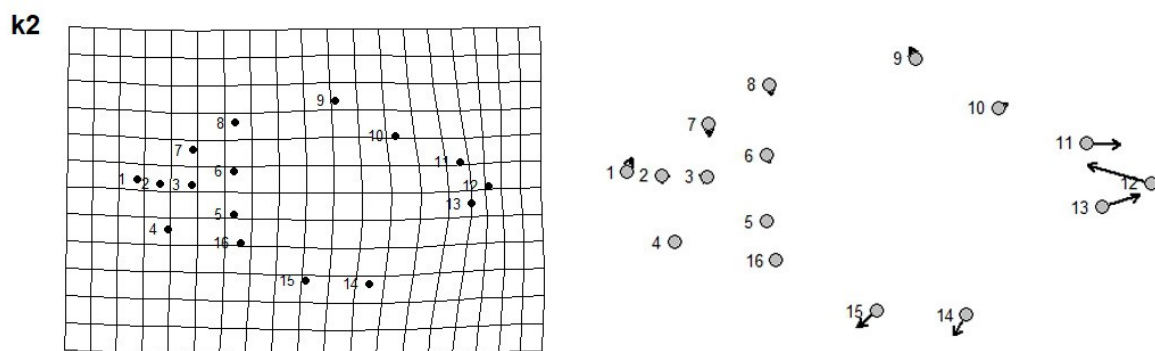


Figura 4: Grade de deformações e vetores de deslocamentos associados ao grupo k2.

Os indivíduos integrantes do grupo k3 apresentaram valores positivos tanto de CP1 quanto de CP2. Apresenta boa separação no espaço morfométrico em relação aos demais grupos e um valor médio de silhueta intermediário ($S_i \approx 0,46$), indicando uma estrutura interna consistente. As amostras de k3 estão associadas principalmente às bacias do Pindaré-Mearim,

Turiaçu e Gurupi, mas em uma configuração distinta daquela observada em k1, sugerindo que essas mesmas bacias podem apresentar mais de um morfotipo (Figura 2).

Da mesma forma que k2, o grupo k3 é caracterizado por um corpo alto e pedúnculo caudal curto. No entanto, os deslocamentos dos landmarks envolvidos na definição dessas características são diferentes em relação a k2. Em k3, os deslocamentos posteriores dos pontos 9, 10, 14 e 15 sugerem um encurtamento da região posterior do corpo e um alongamento da porção anterior (Figura 5).

O k4 é o grupo mais numeroso e ocupa predominantemente o quadrante inferior esquerdo da ordenação (valores negativos de CP1 e CP2). Apresenta um valor médio de silhueta relativamente alto ($S_i \approx 0,41$), indicando boa coesão interna, apesar da maior dispersão no espaço morfométrico quando comparado a k1. Esse grupo é fortemente dominado por amostras das bacias Itapecuru e Pericumã, sugerindo que compartilham características comuns distintas daquelas observadas nos grupos anteriores.

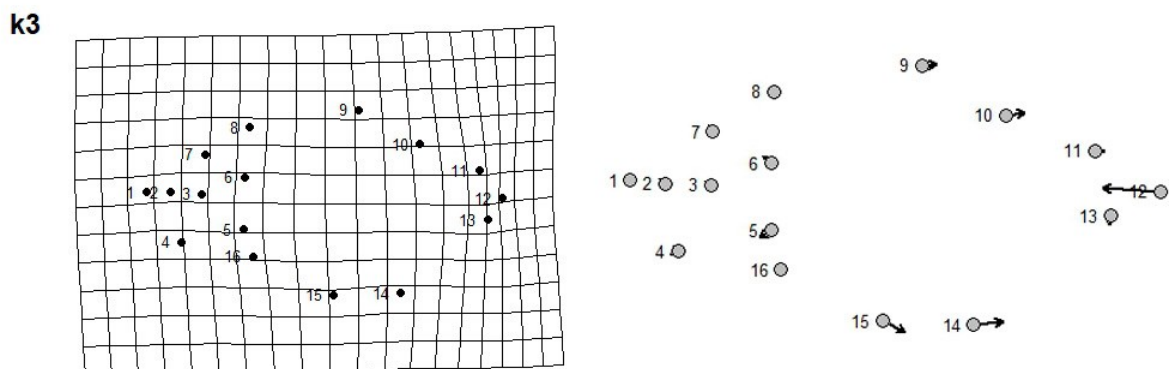


Figura 5: Grade de deformações e vetores de deslocamentos associados ao grupo k3.

As amostras de *Serrasalmus* incluídas no grupo k4, distribuído em todas as bacias, possuem corpo e cabeça baixos, como resultado dos deslocamentos em sentidos opostos dos pontos que definem essas áreas. Tal como em k1, o pedúnculo é mais longo do que nos demais grupos, mas esse alongamento ocorre pelo afastamento em conjunto dos pontos 11, 12 e 13 em relação aos pontos da região mediana do corpo (Figura 6).

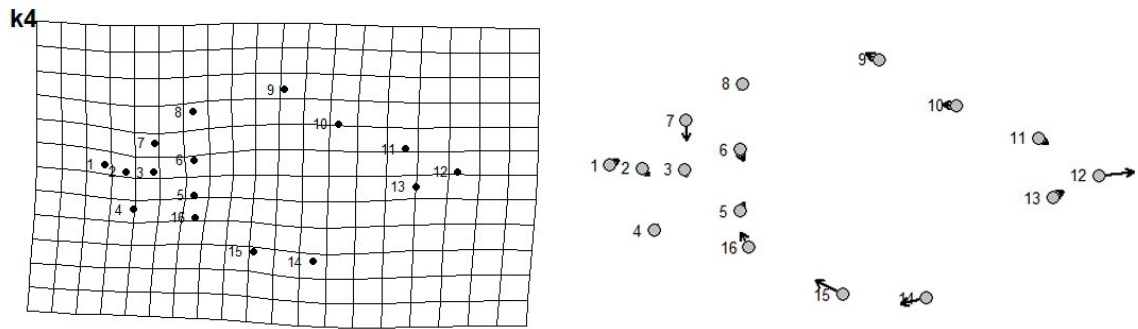


Figura 6: Grade de deformações e vetores de deslocamentos associados ao grupo k4.

Análise de Componentes Principais: PCA 1x3

O espaço morfométrico definido pelo primeiro e terceiro componentes principais acumulou uma variação similar à combinação formada pelos componentes um e dois (cerca de 35% da variação total, CP1 = 20,81% e CP3 = 13,86%), evidenciando uma separação consistente entre três grupos morfométricos (PERMANOVA, $R^2 = 0,43$; $F = 49,81$; $p = 0,0001$) (Figura 6).

Nesse espaço, o primeiro agrupamento morfométrico é composto pelos membros dos grupos k1 e k4, apresentando boa coesão interna, corroborada pelo maior valor médio de silhueta ($S_i \approx 0,49$). O segundo agrupamento, por sua vez, possui integrantes dos grupos k2 e k3, com um valor médio de silhueta ($S_i \approx 0,31$), indicando maior heterogeneidade interna.

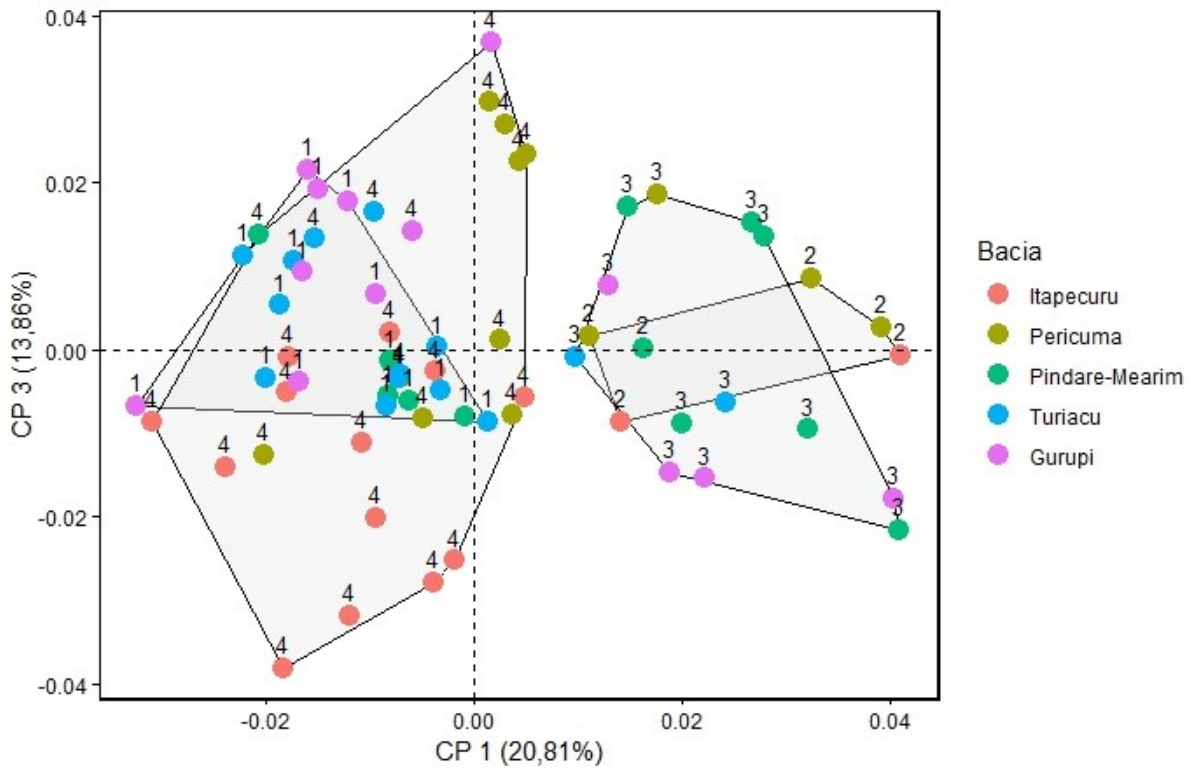


Figura 7. Distribuição dos escores individuais de *Serrasalmus* no espaço morfométrico definido pelo primeiro e terceiro componentes principais. Cada indivíduo incluído em um morfotipo é representado por um número, correspondendo no texto aos grupos k1, k2, k3 e k4.

Os deslocamentos dos pontos anatômicos ao longo dos componentes principais um e três reforçam as similaridades e diferenças destacadas na análise dos dois primeiros eixos. O primeiro agrupamento (k1 + k4) é caracterizado por um corpo mais baixo e pedúnculo caudal longo, ao passo que os indivíduos alocados no segundo agrupamento (k2 + k3) apresentam corpo discóide e pedúnculo caudal curto (Figura 8).

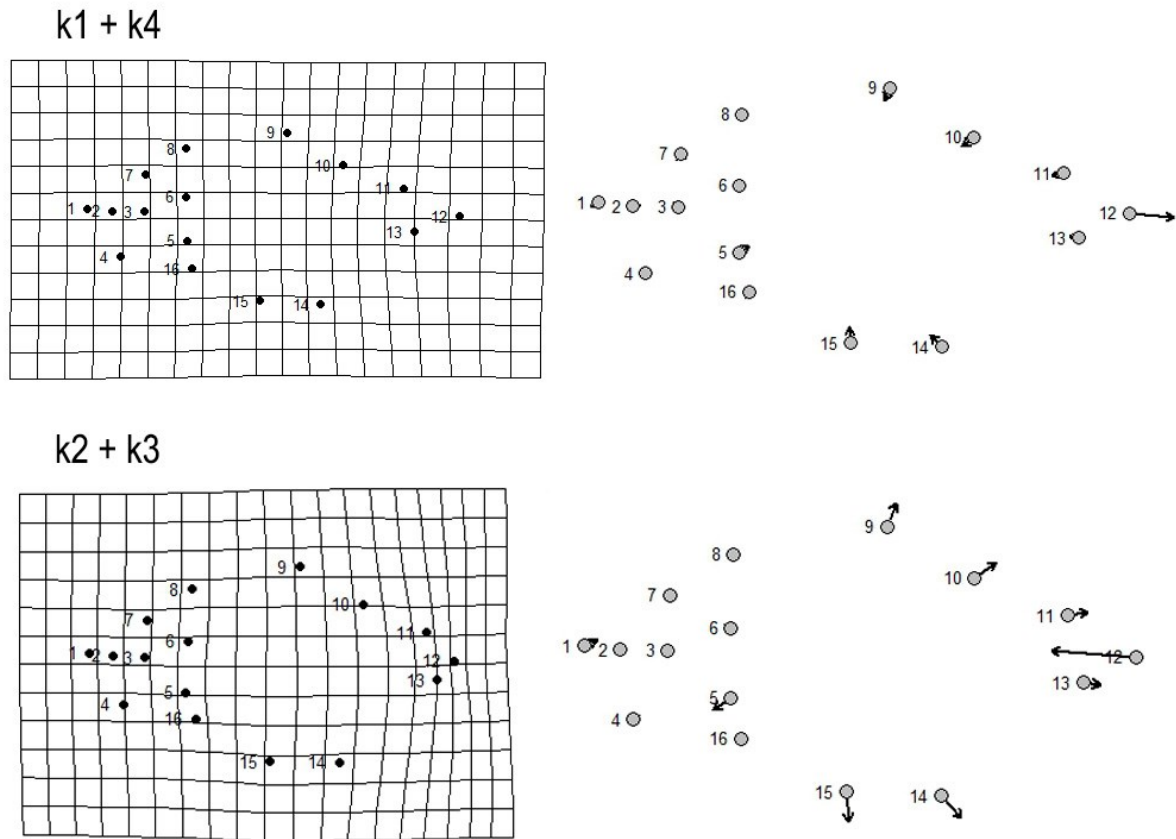


Figura 8: Grade de deformações e vetores de deslocamentos associados aos agrupamentos identificados no espaço morfométrico formado pelo primeiro e terceiro componentes principais.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos evidenciam uma expressiva variação morfológica no gênero *Serrasalmus* nas principais bacias hidrográficas do Maranhão, indicando que a diversidade do grupo na região é estruturada tanto por diferenças morfométricas consistentes quanto por padrões geográficos bem definidos. A separação clara entre os grupos k1, k2, k3 e k4 no espaço morfométrico demonstra que a variação observada não é aleatória, mas reflete conjuntos distintos e recorrentes de atributos corporais.

Estudos morfométricos baseados em técnicas de morfometria geométrica têm demonstrado, de forma recorrente, a existência de diversidade críptica e de múltiplos morfotipos dentro de uma mesma bacia hidrográfica, permitindo quantificar diferenças sutis de forma frequentemente associadas à divergência genética ou ecológica. Por exemplo, investigações envolvendo espécies de *Sinibotia* nos rios Tuo e Li/Lipu permitiram discriminar espécies morfológicamente semelhantes e simpátricas, identificando diferenças significativas

no comprimento do focinho, na profundidade da cabeça e no comprimento das nadadeiras (Wang et al., 2025). A integração dessas abordagens com análises genéticas tem se mostrado particularmente eficaz na identificação de complexos de espécies crípticas, nos quais a variação morfológica acompanha a estrutura genética associada às bacias hidrográficas (Helms et al., 2015).

A recorrência de dois grandes padrões corporais — indivíduos mais alongados e estreitos versus indivíduos mais altos e compactos — em diferentes combinações sugere a existência de uma transição morfológica interna no grupo. Esse padrão é compatível tanto com elevada variação intraespecífica quanto com a coexistência de espécies proximamente relacionadas, como *S. rhombeus*, *S. eigenmanni* e *S. spilopleura*. Além disso, a reorganização dos morfotipos em diferentes análises de componentes principais (PCAs) indica a ausência de um isolamento morfológico estrito entre bacias, revelando, em vez disso, uma estrutura dinâmica influenciada por processos biogeográficos históricos e por fatores ecológicos locais.

A divergência de morfotipos dentro das bacias hidrográficas pode estar associada a gradientes ambientais ou a diferenças de habitat, e não apenas à distância geográfica. Em *Ochetobius elongatus* do rio Yangtze, por exemplo, populações de ambientes lóticos e lênticos foram diferenciadas morfometricamente com mais de 90% de precisão de classificação, com variações de forma refletindo adaptações à heterogeneidade ambiental (Cai et al., 2025). De modo semelhante, diferenciações morfológicas significativas foram detectadas entre populações de peixes arco-íris, provavelmente em resposta a processos de adaptação local (Lostrom et al., 2015).

Nesse contexto, os resultados demonstram que a diversidade morfológica de *Serrasalmus* no Maranhão é mais complexa do que aquela esperada a partir de uma correspondência simples entre bacia hidrográfica e morfotipo. A ocorrência de múltiplos grupos morfológicos dentro de uma mesma bacia, bem como a presença de padrões corporais semelhantes em bacias distintas, sugere uma interação multifatorial envolvendo componentes ambientais, históricos e possivelmente ecológicos na estruturação dessa variação.

A estrutura da bacia hidrográfica — incluindo aspectos de geomorfologia, conectividade e heterogeneidade de habitat — exerce papel central na formação da variação morfológica de peixes de água doce. Em characiformes neotropicais, evidências provenientes de estudos filogeográficos, morfométricos e ecológicos indicam que tanto eventos históricos,

como capturas fluviais e rearranjos de drenagem, quanto gradientes ambientais contemporâneos, como regime de fluxo e complexidade do habitat, contribuem para a divergência morfológica intra- e interpopulacional (Oliveira-Silva et al., 2023; Barreto et al., 2022; Lazzarotto et al., 2017).

Padrões semelhantes de divergência morfológica têm sido documentados em outros grupos de peixes neotropicais, como ciclídeos e siluriformes, bem como em diferentes contextos biogeográficos globais, nos quais a organização das bacias hidrográficas emerge consistentemente como um fator-chave da diversidade fenotípica e funcional (Berbel-Filho et al., 2016; González-Martínez et al., 2021; Carvajal-Quintero et al., 2019).

Por outro lado, a presença de morfotipos compartilhados entre bacias hidrográficas distintas pode refletir efeitos históricos associados a sucessivos eventos de conexão e isolamento ocorridos ao longo do Mioceno, Plioceno e Pleistoceno. Abreu et al. (2019) propuseram que as drenagens atualmente reconhecidas no Maranhão estiveram conectadas no passado, formando três grandes paleodrenagens: (1) Gurupi, Turiaçu e Maraçumé; (2) Itapecuru, Mearim e Munim; e (3) Preguiças e Peria. Esses períodos de conectividade teriam possibilitado intercâmbio faunístico entre as bacias, contribuindo para a distribuição atual dos morfotipos observados.

Dessa forma, este estudo contribui de maneira significativa para a compreensão da diversidade do gênero *Serrasalmus* na região, reforçando que abordagens integrativas, que considerem simultaneamente a variação morfológica e a distribuição geográfica, são essenciais para revelar a real complexidade evolutiva do grupo nas drenagens maranhenses.

CONCLUSÃO

Os quatro morfotipos identificados indicam que a variação morfológica de *Serrasalmus* nas bacias costeiras do Maranhão ocorre de forma contínua e sobreposta, influenciada tanto pela história biogeográfica das drenagens quanto por pressões ambientais semelhantes. A recorrência de padrões de forma entre bacias atualmente isoladas reforça o papel de paleoconexões, capturas de cabeceiras e oscilações antigas do nível do mar na manutenção de morfologias compartilhadas. Embora os resultados revelem tendências claras, a presença de transições entre morfotipos sugere alta variação intraespecífica e possível sobreposição entre espécies próximas. Estudos futuros integrando genética, filogenia e

abordagens morfométricas ampliadas são essenciais para esclarecer a origem dessa variabilidade e compreender com maior precisão a dinâmica evolutiva e ecológica do grupo.

REFERÊNCIA

ABREU, João Marcelo S.; CRAIG, Jack M.; ALBERT, James S.; PIORSKI, Nivaldo M. *Historical biogeography of fishes from coastal basins of Maranhão State, northeastern Brazil*. *Neotropical Ichthyology*, v. 17, n. 2, e180156, 2019.

ABREU, João Marcelo da Silva. *Explorando o desconhecido: influências paleogeográficas na distribuição dos peixes de água doce do maranhão*. Disponível em: <<https://tedebc.ufma.br/jspui/handle/tede/4394>>.

ADAMS, Dean C.; OTÁROLA-CASTILLO, Erik. *Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data*. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 4, n. 4, p. 393–399, 2013.

ANDERSON, Marti J. *A new method for non-parametric multivariate analysis of variance*. *Austral Ecology*, v. 26, n. 1, p. 32–46, 2001.

BARRETO, Silvia Britto; KNOWLES, L. Lacey; MASCARENHAS, Rilquer; AFFONSO, Paulo Roberto Antunes de Mello; BATALHA-FILHO, Henrique. *Drainage rearrangements and in situ diversification of an endemic freshwater fish genus from north-eastern Brazilian rivers*. *Freshwater Biology*, v. 67, n. 5, p. 759–773, 2022.

BARROS, M. C.; FRAGA, E. C.; BIRINDELLI, J. L. O. *Peixes da bacia do Rio Itapecuru, Estado do Maranhão, nordeste do Brasil*. *Brazilian Journal of Biology*, v. 71, p. 375–380, 2011.

BERBEL-FILHO, Waldir M.; MARTINEZ, Pablo A.; RAMOS, Telton P. A.; TORRES, Rodrigo A.; LIMA, Sergio M. Q. *Inter- and intra-basin phenotypic variation in two riverine cichlids from northeastern Brazil: potential eco-evolutionary damages of Sao Francisco interbasin water transfer*. *Hydrobiologia*, v. 766, n. 1, p. 43–56, 2016.

BOOKSTEIN, Fred L. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

BRITO, Pâmella Silva de; GUIMARÃES, Erick Cristofore; FERREIRA, Beldo Rywllon Abreu; OTTONI, Felipe Polivanov; PIORSKI, Nivaldo Magalhães. *Freshwater fishes*

of the Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses and adjacent areas. *Biota Neotropica*, v. 19, e20180660, 2019.

BRITSKI, Heraldo A.; SATO, Yoshimi; ROSA, Albert. *Manual de identificação de peixes da região de Três Marias: (com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco)*. Brasília: Câmara dos Deputados; CODEVASF, 1984.

CAI, Fangtao; QI, Zhiyuan; HU, Ziheng; ZHAI, Dongdong; CHEN, Yuanyuan; XIONG, Fei; LIU, Hongyan. *Revealing phenotypic differentiation in *Ochetobius elongatus* from the Middle Yangtze River through geometric morphometrics*. *Animals*, v. 15, n. 19, p. 2870, 2025.

CARVAJAL-QUINTERO, Juan; VILLALOBOS, Fabricio; OBERDORFF, Thierry; GRENOUILLET, Gaël; BROSSE, Sébastien; HUGUENY, Bernard; JÉZÉQUEL, Céline; TEDESCO, Pablo A. *Drainage network position and historical connectivity explain global patterns in freshwater fishes' range size*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 116, n. 27, p. 13434–13439, 2019.

CHRISTOFOLETTI, Antônio. *Capturas fluviais*. Enciclopédia Mirador Internacional, São Paulo, v. 5, p. 2049–2051, 1975.

EIGENMANN, Carl H. *The Serrasalminae and Mylinae*. *Annals of Carnegie Museum*, v. 9, n. 3–4, p. 226–272, 1915.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. *Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references*. Electronic version, California Academy of Sciences, 2025. Disponível em: <https://www.calacademy.org/scientists/projects/eschmeyers-catalog-of-fishes>.

FOWLER, Henry Weed. *Os peixes de água doce do Brasil*. *Arquivos de Zoologia*, v. 6, p. 1–204, 1948.

GATZ, A. J. *Ecological morphology of freshwater stream fishes*. 1979.

GONZALEZ-MARTINEZ, Ana; DE-PABLOS-HEREDERO, Carmen; GONZÁLEZ, Martín; RODRIGUEZ, Jorge; BARBA, Cecilio; GARCÍA, Antón. *Morphological variations of wild populations of *Brycon dentex* (Characidae, Teleostei) in the Guayas hydrographic basin (Ecuador): the impact of fishing policies and environmental conditions*. *Animals*, v. 11, n. 7, p. 1901, 2021.

GOULDING, Michael. *Ecology and management of migratory food fishes of the Amazon Basin*. In: *Tropical rainforests: diversity and conservation*. San Francisco: California

Academy of Sciences; Pacific Division of the American Association for the Advancement of Science, 1988. p. 71–85.

GUIMARÃES, Erick C.; BRITO, Pâmella S. de; GONÇALVES, Cléverson S.; OTTONI, Felipe P. *An inventory of ichthyofauna of the Pindaré River drainage, Mearim River basin, northeastern Brazil*. *Biota Neotropica*, v. 20, n. 4, e20201023, 2020.

HELMS, Brian S.; VAUGHT, Rebecca C.; SUCIU, Sarah K.; SANTOS, Scott R. *Cryptic diversity within two endemic crayfish species of the Southeastern US revealed by molecular genetics and geometric morphometrics*. *Hydrobiologia*, v. 755, n. 1, p. 283–298, 2015.

HOORN, Carina; WESSELINGH, Frank P.; TER STEEGE, Hans; BERMUDEZ, Mauricio A.; MORA, Andres; SEVINK, Jan; SANMARTÍN, Isabel; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C. L.; FIGUEIREDO, J. P. *et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity*. *Science*, v. 330, n. 6006, p. 927–931, 2010.

HUBERT, Lawrence; ARABIE, Phipps. *Comparing partitions*. *Journal of Classification*, v. 2, n. 1, p. 193–218, 1985.

HUBERT, Nicolas; DUPONCHELLE, Fabrice; NUÑEZ, Jesus; GARCIA-DÁVILA, Carmen; PAUGY, Didier; RENNO, Jean-François. *Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the Neotropical ichthyofauna*. *Molecular Ecology*, v. 16, n. 10, p. 2115–2136, 2007.

JÉGU, M. *Serrasalmidae (Pacus e Piranhas)*. In: REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS JR., C. J. (Eds.). *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003.

KOERBER, Stefan; GUIMARÃES, Erick Cristofore; BRITO, P. S.; BRAGANÇA, P. H. N.; OTTONI, F. P. *Checklist of the freshwater fishes of Maranhão, Brazil (CLOFFBR-MA)*. *Ichthyological Contributions of PecesCriollos*, v. 79, p. 1–94, 2022.

LANGERHANS, R. Brian. *Predictability of phenotypic differentiation across flow regimes in fishes*. *Integrative and Comparative Biology*, v. 48, n. 6, p. 750–768, 2008.

LAZZAROTTO, Henrique; BARROS, Thiago; LOUVISE, José; CARAMASCHI, Érica Pellegrini. *Morphological variation among populations of *Hemigrammus coeruleus**

(*Characiformes: Characidae*) in a Negro River tributary, Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, v. 15, e160152, 2017.

LEVÊQUE, Christian; OBERDORFF, Thierry; PAUGY, Didier; STIASSNY, M. L. J.; TEDESCO, Pablo A. *Global diversity of fish (Pisces) in freshwater*. *Hydrobiologia*, v. 595, n. 1, p. 545–567, 2008.

LIMEIRA-FILHO, D.; MORAES, P. S. S.; ALMEIDA, M. S.; SILVA, A. C. C.; SILVA, J. L. N.; FARIAS-RODRIGUES, L.; TEIXEIRA, B. R. S.; ANJOS, J. V. X.; BIRINDELLI, J. L. O.; BARROS, M. C. *et al. Diversidade de peixes dos rios que drenam a Baixada Maranhense e bacia do Mearim no Nordeste do Brasil*. *Brazilian Journal of Biology*, v. 83, e273525, 2023.

LOSTROM, Samantha; EVANS, Jonathan P.; GRIERSON, Pauline F.; COLLIN, Shaun P.; DAVIES, Peter M.; KELLEY, Jennifer L. *Linking stream ecology with morphological variability in a native freshwater fish from semi-arid Australia*. *Ecology and Evolution*, v. 5, n. 16, p. 3272–3287, 2015.

LUNDBERG, John G.; MARSHALL, Larry G.; GUERRERO, Javier; HORTON, Brian; MALABARBA, M. C. S. L.; WESSELINGH, Frank. *The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers*. In: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 1998. p. 13–48.

MACHADO-ALLISON, A. *Estudios sobre la sistemática de la subfamilia Serrasalminae (Teleostei, Characidae). Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la subfamilia*. *Acta Biologica Venezuelana*, v. 11, p. 145–195, 1983.

NICO, Leo G.; TAPHORN, Donald C. *Food habits of piranhas in the low llanos of Venezuela*. *Biotropica*, p. 311–321, 1988.

OLIVEIRA-SILVA, Leonardo; BATALHA-FILHO, Henrique; CAMELIER, Priscila; ZANATA, Angela M. *Past riverine connectivity effects in population structure and distribution of an endemic freshwater fish from northeastern Brazilian rivers: phylogeographic, taxonomic, and conservation implications*. *Freshwater Biology*, v. 68, n. 10, p. 1685–1702, 2023.

PIORSKI, Nivaldo Magalhães. *Diversidade genética e filogeografia das espécies *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) e *Prochilodus lacustris* Steindachner, 1907 no Nordeste do Brasil*. 2010.

PIORSKI, Nivaldo Magalhães; ALVES, José de Ribamar Lima; MACHADO, Monica Rejany Barros; CORREIA, Maria Marlucia Ferreira. *Alimentação e ecomorfologia de duas espécies de piranhas (Characiformes: Characidae) do lago de Viana, estado do Maranhão, Brasil*. Acta Amazonica, v. 35, p. 63–70, 2005.

PIORSKI, N. M.; FERREIRA, B. R. A.; GUIMARÃES, E. C.; OTTONI, F. P.; NUNES, J. L. S.; BRITO, P. S. *Peixes do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses*. São Luís: EDUFMA, 2017.

RAMOS, Telton Pedro Anselmo; RAMOS, Robson Tamar da Costa; RAMOS, Stéfane Almeida Q. A. *Ichthyofauna of the Parnaíba River basin, northeastern Brazil*. Biota Neotropica, v. 14, n. 1, e20130039, 2014.

REIS, Roberto E. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003.

REIS, Roberto E.; ALBERT, James S.; DI DARIO, F.; MINCARONE, M. M.; PETRY, Paulo; ROCHA, L. A. *Fish biodiversity and conservation in South America*. Journal of Fish Biology, v. 89, n. 1, p. 12–47, 2016.

ROHLF, F. James; SLICE, Dennis. *Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks*. Systematic Zoology, v. 39, n. 1, p. 40–59, 1990.

ROSSETTI, Dilce F.; COHEN, Marcelo C. L.; TATUMI, Sonia H.; SAWAKUCHI, André O.; CREMON, Édipo H.; MITTANI, Juan C. R.; BERTANI, Thiago C.; MUNITA, Casimiro J. A. S.; TUDELA, Diego R. G.; YEE, Márcio *et al.* *Mid-Late Pleistocene OSL chronology in western Amazonia and implications for the transcontinental Amazon pathway*. Sedimentary Geology, v. 330, p. 1–15, 2015.

ROUSSEEUW, Peter J. *Silhouettes: a graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis*. Journal of Computational and Applied Mathematics, v. 20, p. 53–65, 1987.

SAZIMA, Ivan; MACHADO, Francisco A. *Underwater observations of piranhas in western Brazil*. Environmental Biology of Fishes, v. 28, n. 1, p. 17–31, 1990.

THOMPSON, Andrew W.; BETANCUR-R., Ricardo; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, Hernán; ORTÍ, Guillermo. *A time-calibrated, multi-locus phylogeny of piranhas and pacus (Characiformes: Serrasalminidae) and a comparison of species tree methods*. Molecular Phylogenetics and Evolution, v. 81, p. 242–257, 2014.

VAN DER SLEEN, Peter; ALBERT, James S. *Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas*. Princeton: Princeton University Press, 2017.

WANG, Yongming; XIE, Yong; LI, Yanping; PENG, Fei; LI, Jinping; JIANG, Wei; XIE, Biwen; FU, Peng; PENG, Zuogang. *Multivariate and geometric morphometrics reveal morphological variation among Sinibotia fish*. *Biology*, v. 14, n. 9, p. 1177, 2025.

WATSON, D. J.; BALON, E. K. *Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo*. *Journal of Fish Biology*, v. 25, n. 3, p. 371–384, 1984.

WINEMILLER, Kirk O. *Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions*. *Ecological Monographs*, v. 61, n. 4, p. 343–365, 1991.

WINEMILLER, K. O. *Seasonal dynamics and ecomorphology of Neotropical fish assemblages*. *Environmental Biology of Fishes*, 1993.