

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 03/07/2020



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de São José do Rio Preto

Manoela Maria Ferreira Marinho

Relações filogenéticas e revisão taxonômica das espécies do
gênero *Copella* Myers, 1956 (Characiformes: Lebiasinidae)

São José do Rio Preto
2014

Manoela Maria Ferreira Marinho

Relações filogenéticas e revisão taxonômica das espécies do gênero *Copella* Myers, 1956 (Characiformes: Lebiasinidae)

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração - Sistemática e Evolução, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Orientador: Prof. Dr. Naércio Aquino Menezes

Co-orientador: Prof. Dr. Francisco Langeani

São José do Rio Preto
2014

Marinho, Manoela Maria Ferreira.

Relações filogenéticas e revisão taxonômica das espécies do gênero *Copella* Myers, 1956 (Characiformes: Lebiasinidae) / Manoela Maria Ferreira Marinho. -- São José do Rio Preto, 2014
284 f. : il., gráfs., tabs.

Orientador: Naércio Aquino Menezes

Coorientador: Francisco Langeani

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia animal. 2. Peixe - Filogenia. 3. Biologia - Classificação. 4. Heterocronia (Biologia) 5. Lebiasinidae.
I. Menezes, Naércio Aquino. II. Langeani, Francisco.
III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho".
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. IV. Título.
CDU – 576.1

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

Manoela Maria Ferreira Marinho

Relações filogenéticas e revisão taxonômica das espécies do gênero *Copella* Myers, 1956 (Characiformes: Lebiasinidae)

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração - Sistemática e Evolução, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Comissão Examinadora

Prof^a. Dr^a. Naércio Aquino Menezes
USP – São Paulo
Orientador

Prof^a. Dr^a. Mônica Toledo Piza
USP – São Paulo

Prof. Dr. George Mendes Taliaferro Mattox
UFSCAR – Sorocaba

Prof. Dr. Cristiano Luis Rangel Moreira
UNIFESP – Diadema

Prof. Dr. Heraldo Antônio Britski
USP – São Paulo

São José do Rio Preto
27 de fevereiro de 2014

AVISO

Esta tese é parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutor em Biologia Animal e não deve ser tomado como uma publicação científica. Portanto, informações inéditas, opiniões e hipóteses não estão disponíveis na literatura científica. Os leitores devem estar cientes de que referências públicas ao conteúdo deste estudo devem ser feitas somente com aprovação prévia do autor.

NOTICE

This manuscript is part of the requirements for the Ph.D. degree in Animal Biology, and should not be taken as a scientific publication. Therefore, new information, opinions, and hypotheses, are not available in the scientific literature. Readers are advised that public references to this study should only be done after previous acceptance of the author.

ACKNOWLEDGEMENT

Eu gostaria de expressar minha sincera gratidão a cada pessoa aqui mencionada, por me ajudar a construir cada pequeno pedaço desta tese. Obrigada:

-Naércio Menezes, meu orientador, por ter sido muito presente durante estes quatro anos, atendendo prontamente cada vez que eu apresentei alguma questão. Por outro lado, também me deu liberdade e apoio para desenvolver outros projetos no museu. Eu admiro sua perseverança e profissionalismo.

-Francisco Langeani, meu co-orientador, por me apoiar na carreira ictiológica desde os tempos de graduação.

-Ralf Britz, meu orientador do doutorado sanduíche, por me receber em seu laboratório, e pelas discussões enriquecedoras sobre anatomia e desenvolvimento de peixes.

-Amigos da seção de peixes do Museu de Zoologia da USP, e os que por lá estudaram, pelo enorme carinho, companheirismo, pitacos na construção da tese e muitas, muitas e muitas risadas: Osvaldo Oyakawa, Flávio Lima, Ilana Fichberg, Marcelo Melo, Cristiano Moreira, Fábio Di Dario, Leandro Sousa, José Birindelli, Michel Gianeti, André Netto-Ferreira, Carine Chamon, Marina Loeb, Priscila Camelier, Fernando Dagosta, Henrique Varella, Túlio Teixeira, Verônica Slobodian e Caio Santos. Também Murilo Pastana, pelas discussões sobre canal sensorial.

-Professores da seção de peixe, pelas discussões enriquecedoras nos corredores do porão: Heraldo Britski, Mario de Pinna e José Lima.

-Amigos do laboratório de ictiologia da UNESP de São José do Rio Preto, Fernando Carvalho e Fernanda Martins, com quem sempre poderei contar.

-Amigos Mônica Toledo-Piza, George Mattox, Ralf Britz, Osvaldo Oyakawa, Fernando Dagosta, Priscila Camelier, Douglas Bastos, pela excelente companhia durante as coletas.

-Amigo George Mattox pela companhia em Londres durante o doutorado sanduíche, pelas discussões, e pelo apoio nas semanas finais.

-Marilyn Weitzman por ter fornecido as traduções de diversos artigos em Alemão, raio-X e fotos de inúmeros exemplares de *Copella*.

-Amigo Eduardo Baena pela grande gentileza de tirar as fotos dos ossos nos momentos finais, e com rapidez.

-Amigos Ilana Fichberg e Kiko Langeani por ter lido a tese e dado sugestões.

-Tom Christoffersen, Oliver Lucanus e Hans-Georg Evers por gentilmente me fornecerem fotos de exemplares vivos, e pelas agradáveis conversas sobre os peixes ornamentais. Também ao Aloísio Cabalzar e Flávio Lima pelas fotos de exemplares vivos.

-Martin e Peter Hoffmann por providenciarem a série ontogenética de *Nannostomus beckfordi* e Luiz Wada por providenciar larvas de *Copella arnoldi*, e por compartilhar sua paixão e entusiasmo pelos os peixinhos de aquário.

-Curadores, técnicos e estudantes das coleções que visitei, por terem me recebido e proporcionado excelente condições para trabalhar em seus laboratórios: Scott Schaefer (AMNH), John Lundberg e Mark Sabaj-Pérez (ANSP), James Maclaine, Oliver Crimmen e Ralf Britz (BMNH), Francisco Langeani e Roselene Ferreira (DZSJRP), David Catania (CAS), Francisco Navarro (CZUT-IC), Diana Espitia e Armando Ortega (IavH), José Mojica e Gustavo Ballen (ICNMHN), Lúcia Rapp Py-Daniel, Jansen Zuanon, Douglas Bastos, Renildo de Oliveira e Marcelo Rocha (INPA), Francisco Provenzano (MBUCV), Otto Castillo (MCNG), padre José Espítia (MLS), Sonia Fisch-Muller e Rafael Covain (MHNG), Romain Cause (MNHN), Oscar Lasso (MHNLS), Wolmar Wosiack, (MPEG), Axel Zarske (MTD F), Helmut Wellendorf (NMW), Horst Zetzsche (SMF), Luiz Queiroz e William Ohara (UNIR), Richard Vari, Sandra Raredon e Jeff Willians (USNM), Peter Bartsch (ZMB), Ralf Thiel e Irina Eidus (ZMH).

-Curadores e técnicos por providenciar informações importantes ou por ter me enviado material para análise: Mary Anne Rogers (FMNH), Karsten Hartel (MCZ), Giuliano Doria (MSNG) e Jørgen Nielsen (ZMUC).

-Amigos por terem me recebido em suas casas durante minhas visitas às coleções: Mariangeles Arce, Natália Castro, Marcelo Rocha, Douglas Bastos, Robert Schelly, Fernanda Martins, Aramiz Gonzàles, Indiara e Wayne Moore, Elaine e Paulo Scheicher, Elias e Neide, dona Isbélia.

Sou infinitamente grata às pessoas que mais amo, meu marido Omar, e meus pais, Sidenham e Irani, pelo apoio em cada decisão, paciência com relação à insanidade mental adquirida nestes últimos dois meses, e pelo amor, muito, muito amor.

A tese e o doutorado sanduíche contou com o auxílio financeiro da FAPESP (proc. 2009/15075-0) e FAPESP (2012/00063-0), respectivamente. Figuras foram confeccionadas com o apoio do projeto South American Characiformes Inventory (FAPESP 2011/50282-7). Böhlke Travel Award", Academy of Natural Sciences of Philadelphia, e "Short term visitor", Smithsonian Institution, Washington, financiaram visitas às coleções.

RESUMO

Uma hipótese de relações filogenéticas do gênero *Copella* é proposta com base na análise de parcimônia de 120 caracteres morfológicos de todas as espécies do gênero reconhecidas como válidas na revisão taxonômica, e de 17 táxons do grupo externo, a maioria membros da família Lebiasinidae. O gênero é corroborado como monofilético com base em 38 sinapomorfias, das quais 13 são exclusivas, 19 homoplásticas, e seis dependentes de otimização. *Copella arnoldi* é o taxon basal, espécie irmã do clado composto por todas as demais espécies do gênero. O clado que inclui *Copella nattereri* e *C. stigmatemion* é grupo irmão do clado (*C. eigenmanni* (*Copella compta* and *C. vilmae*)). *Copella* é grupo irmão de *Pyrrhulina*, e ambos são membros da subfamília Pyrrhulinae, caracterizados por apresentarem várias perdas ósseas e reduções relacionadas à complexidade da escultura dos seus esqueletos, principalmente em *Copella* e *Pyrrhulina*, quando comparados às espécies de Lebiasininae. Com base na análise filogenética e na observação da série ontogenética de vários representantes de Lebiasinidae, supõe-se que muitos traços morfológicos existentes em Pyrrhulinae tenham evoluído por meio do truncamento no desenvolvimento de caracteres. A análise do material tipo de todas as espécies nominais e de uma grande quantidade de exemplares de *Copella* de diversas drenagens da América do Sul, indicou que seis de dez espécies nominais devem ser reconhecidas como válidas: *Copella arnoldi*, *C. compta*, *C. eigenmanni*, *C. nattereri*, *C. stigmatemion*, e *C. vilmae*. *Copella arnoldi* é sinônimo sênior de *C. carsevennensis*, *C. eigenmanni arnoldi* é sinônimo sênior de *C. metae*, *C. nattereri* é sinônimo sênior de *C. callolepis* e *C. meinkenii*, e *C. stigmatemion*, nova combinação, é sinônimo sênior de *C. nigrofasciata*. Espécies de *Copella* ocorrem nas bacias dos rios Amazonas e Orinoco, e drenagens costeiras da Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

Palavras-chave: Taxonomia. Filogenia. Peixes Neotropicais. Desenvolvimento truncado. Heterocronia. Lebiasinidae.

ABSTRACT

A hypothesis of the phylogenetic relationships of the genus Copella is proposed on the basis of the parsimony analysis of 120 morphological characters found in all the species of the genus recognized as valid in the taxonomic review, and 17 outgroup taxa, most of them members of the family Lebiasinidae. The genus is corroborated as monophyletic based on 38 synapomorphies, of which 13 are exclusive, 19 homoplastic, and six dependent of optimization. Copella arnoldi is the basal taxa, sister of a clade including the remaining species of the genus. The clade represented by Copella nattereri and C. stigmatsemion is sister group of the clade (C. eigenmanni (Copella compta and C. vilmae)). Copella is sister of Pyrrhulina, and both are members of the subfamily Pyrrhulininae characterized by having several bony losses and reductions related to the complexity of the sculpturing of their skeleton, especially in Copella and Pyrrhulina, when compared to species of Lebiasininae. Based on the results of the phylogenetic analysis and on the observation of the ontogenetic series of several representatives of Lebiasinidae, it is supposed that many morphological traits present in the Pyrrhulininae have evolved through developmental truncation of characters. Based on the analysis of the type material of all nominal species and of a large number of specimens of Copella from several drainages in South America, six out of ten nominal species are recognized as valid: Copella arnoldi, C. compta, C. eigenmanni, C. nattereri, C. stigmatsemion, and C. vilmae. Copella arnoldi is considered senior synonym of C. carsevennensis, C. eigenmanni is a senior synonym of C. metae, C. nattereri is a senior synonym of C. callolepis and C. meinkenii, and C. stigmatsemion, new combination, is a senior synonym of C. nigrofasciata. The species Copella occur in the rio Amazonas and Orinoco basins, and coastal drainages of Guyana, French Guiana, Surinam, and Venezuela.

Keywords: Taxonomy. Phylogeny. Neotropical fishes. Developmental truncation. Heterochrony. Lebiasinidae.

INTRODUCTION

Fishes of the Neotropical family Lebiasinidae occur in Central America (Costa Rica and Panama), and in all South American countries, except Chile (Weitzman & Weitzman, 2003). The family includes about 70 valid species (Eschmeyer & Fricke, 2013) distributed in two subfamilies, Lebiasininae and Pyrrhulininae, and seven genera: *Copeina* Fowler, *Copella* Myers, *Derhamia* Géry & Zarske, *Lebiasina* Valenciennes, *in* Cuvier & Valenciennes, *Nannostomus* Günther, *Piabucina* Valenciennes, and *Pyrrhulina* Valenciennes (Weitzman & Weitzman, 2003). Members of the family are recognizable by having a rather elongate, cylindrical body, large scales, laterosensory canal of head and body reduced, anal fin short-based, no frontal or parietal fontanel (Weitzman & Weitzman, 2003), and absence of the metapterygoid-quadrate fenestra (Weitzman, 1964).

A historical review of the relationships of members of the Lebiasinidae with other Characiformes is complex and was summarized by Weitzman (1964). Eigenmann (1910) was the first to propose groups of species now belonging to the Lebiasinidae, as Nannostomatinae, Pyrrhulininae, Piabucinae, and Lebiasininae, subfamilies of the Characidae. Lebiasinidae was included among the families recognized by Greenwood, *et al.* (1966) within the Characoidei (= Characiformes), further formally considered as a family by Weitzman & Cobb (1975). The most recent morphological based phylogenetic studies including members of the family recovered Lebiasinidae as monophyletic (Lucena, 1993; Vari, 1995; Buckup, 1998; Netto-Ferreira, 2006, 2010), but not those of Oyakawa (1998) and Moreira (2007), in which Lebiasinidae includes also the Erythrinidae. Molecular based phylogenies also indicated Lebiasinidae either as a monophyletic group (Calcagnotto *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2011), or two of three weakly supported hypotheses considering Lebiasinidae non-monophyletic (Ortí &

Meyer, 1997). Such studies (except for the tree in Ortí & Meyer, 1997) indicated members of the Lebiasinidae more closely related to members of the Erythrinoidea (*sensu* Buckup, 1998), a group including Erythrinidae, Ctenoluciidae, Hepsetidae e Lebiasinidae.

Since Weitzman (1964), *Copeina*, *Copella*, *Pyrrhulina*, and *Nannostomus* are treated as belonging to the same group (his tribe Pyrrhulinini). The genera *Copeina*, *Copella*, and *Pyrrhulina* have been long considered as closely related (*e.g.* Eigenmann, 1910; Regan, 1912). Some *Copella* species have been even considered to belong either in *Pyrrhulina* or *Copeina*. On the other hand, the position of *Nannostomus* is more complex (see Weitzman, 1964 for a historical review of the classification of the genus). After the results expressed in Greenwood, *et al.* (1966), Weitzman & Cobb (1975) elevated Lebiasininae to the family level, suprageneric categories were modified, but the basic classification of Weitzman (1964) as indicated below is still in use:

Family Lebiasinidae

Subfamily Lebiasininae

Lebiasina

Piabucina

Subfamily Pyrrhulininae

Tribe Nannostomini

Nannostomus

Tribe Pyrrhulinini

Copeina

Copella

Pyrrhulina

Derhamia, a new genus described by Géry & Zarske (2002) was included in the Lebiasininae, but the phylogenetic analysis of Netto-Ferreira (2006, 2010) suggested the genus is basal taxa within Pyrrhulininae.

The genus *Copella* was created by Myers (1956) based on the presence of a maxilla triply curved (“S” shaped), more pronounced on males. In the same paper, he transferred *Copeina compta* Myers, *Pyrrhulina nattereri* Steindachner, and *Copeina callolepis* Regan, to *Copella* and designated *Copella compta* as the type species. Although Myers (1956) stated that no other species of the “*Pyrrhulina-Copeina*” group could be identified as *Copella*, Géry (1977) found that all the species previously recognized as *Copeina* (*C. arnoldi* Regan, *C. carsevennensis* Regan, *C. eigenmanni* Regan, *C. metae* Eigenmann and *C. nigrofasciata* Meinken) should be transferred to *Copella*, except *Copeina guttata* (Steindachner) and *Copeina osgoodi* Eigenmann. Later on, Géry (1963) and Zarske & Géry (2006) described *Copella vilmae* and *C. meinkeni*, respectively.

The taxonomic problems related to the species of *Copella* range from unclear diagnoses (see Géry, 1977), type material not represented by the same species (Weitzman & Weitzman, 2003), and literature misidentifications (e.g. Zarske & Géry, 2006). Currently, the genus includes ten nominal species: *Copella arnoldi*, *C. carsevennensis*, *C. callolepis*, *C. compta*, *C. eigenmanni*, *C. metae*, *C. nattereri*, *C. nigrofasciata*, *C. vilmae*, and *C. meinkeni*, all, except *C. metae* valid.

Examination of a large amount of material of *Copella* from the Amazon and Orinoco basins and coastal drainages of Brazil, Guyana, French Guiana, Suriname, and Venezuela, and of type material of all nominal species made possible a comprehensive taxonomic revision of the species of *Copella*. A dichotomous identification key and distribution maps are also presented. The phylogenetic relationships of species were studied and a hypothesis of their evolutionary history is included based on morphological characters.