

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 20/02/2022.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

**Revisão taxonômica e análise filogenética morfológica do
complexo de espécies *Moenkhausia collettii*
(Characiformes: Characidae)**

Isabel Matos Soares

Botucatu - SP

2020

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

**Revisão taxonômica e Análise filogenética morfológica do
complexo de espécies *Moenkhausia colletii*
(Characiformes: Characidae)**

Isabel Matos Soares

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Campus de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor.

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Cardoso Benine

Coorientadora: Dra. Rafaela Priscila Ota

Botucatu - SP

2020

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Soares, Isabel Matos.

Revisão taxonômica e análise filogenética morfológica do complexo de espécies *Moenkhausia collettii* (Characiformes: Characidae) / Isabel Matos Soares. - Botucatu, 2020

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Ricardo Cardoso Benine

Coorientador: Rafaela Priscila Ota

Capes: 20405006

1. Peixe de água doce. 2. Characídeo. 3. Biologia - Classificação. 4. Filogenia. 5. Análise cladística.

Palavras-chave: Linha lateral; Padrão de coloração; Peixes de água doce; Sistemática.

**À Maria Luisa, Thalita, família do INPA
e família “botucuda”**



AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, Dr. Ricardo Benine, pelo voto de confiança, apoio, disponibilidade, paciência e por me receber de braços abertos.

À minha coorientadora, Dra. Rafaela Ota que, muito mais que orientadora, é uma verdadeira amiga desde muito antes do meu ingresso no doutorado. Muito obrigada pelo voto de confiança, incentivo, pelas palavras amáveis e puxões de orelha, paciência, disponibilidade e presença! Você é o espelho de profissional que quero ser quando crescer! Desculpa pelo trabalho ao longo desses anos...

Aos Drs. Lúcia Rapp Py-Daniel e Jansen Zuanon, dois seres humanos maravilhosos e profissionais excepcionais, que estiveram sempre presentes durante essa jornada.

Ao Dr. Flávio Lima, cujas palavras e gestos serão sempre insuficientes pra agradecer tudo o que fez. Embora não tenha sido “no papel”, desempenhou a função de um orientador, compartilhou seu conhecimento e abriu meus olhos quando eu mesma não conseguia mais abrir sozinha!

Ao Dr. Claudio Oliveira, pela imensa generosidade, carinho e gentileza de sempre.

Ao professor Dr. Antônio Castilho, coordenador do programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), e ao secretário Davi Müller.

A CAPES pela tão *sonhada e esperada* bolsa concedida.

Aos meus amigos do INPA: Cárlinson Oliveira, Priscila Madoka Ito, Shizuka Hashimoto, Alany Pedrosa, Douglas Bastos, Alessandro Bifi, Andreza Batista, Marcelo Rocha, Ronayanna Rayla, Akemi Shibuya, Marina Carmona, Renildo Oliveira, Claudia de Deus, Sidinéia Amadio, Efrem Ferreira, e todos os pibics da coleção, por todo incentivo e aprendizado que puderam proporcionar, pelas conversas durante os vários cafezinhos ao longo do dia, pelas risadas, por conseguirem aguentar tanto choro, pelas mesas redondas, pelos puxões de orelha, e por tantas outras coisas que me ajudaram – além de finalizar a tese – a me tornar uma pessoa e uma profissional melhor... Sem vocês, com certeza eu ainda seria a “ictióloga de prateleira”. Com vocês eu cresci e tive a oportunidade de levantar vôo sabendo que sempre poderia voltar para o ninho!

Preciso fazer um agradecimento em especial ao Cárlison: obrigada por, mesmo estando na mesma agonia que eu, nunca ter deixado de ouvir meus gritos de socorro! Muito obrigada por toda ajuda, companheirismo e extrema generosidade!

Aos colegas de laboratório, em especial à Ana Vicenssoto, Valter Azevedo-Santos e Bárbara Martins, pela amizade, acolhimento e parceria.

Ao amigo Dr. Willian Ohara (MZUSP) por todas as acolhidas em São Paulo, pelas conversas, conselhos e risos.

Ao Dr. Marcos Mirande (Fundación Miguel Lillo) pela ajuda na tão desafiadora análise filogenética, pela amizade e por ter lembrado dos meus primórdios na ictiologia!

Aos curadores e técnicos de coleção, pelo empréstimo de material, envio de fotos e dados e, em alguns casos, por terem me recebido: Dr. Mark Sabaj e Dra. Mariangeles Arce (ANSP); Dr. Caleb McMahan (FMNH); Dra. Lúcia Rapp Py-Daniel e Dr. Renildo Oliveira (INPA); Dr. Cláudio Oliveira (LBP); Dr. Carlos Lucena (MCP); Dr. Karsten Hartel e Dr. Andrew Williston (MCZ); Dr. Wolmar Wosiacki (MPEG); Dr. Hernán Ortega (MUSM); Dr. José L. O. Birindelli (MZUEL); Dr. Alessio Datovo e MSc. Michel Gianeti (MZUSP); Dra. Carla Pavanelli (NUP); Dr. Ernst Mikschi e Bettina Riedel (NHM); Dra. Cristina Bührnheim (UFAM); MSc. André Canto (UFOPA); Dra. Carolina Doria (UFRO); e Dr. Flávio Lima (ZUEC).

À minha família “Os Pés do Arame”, agregados e suas respectivas famílias: Mariana Antunes, Aline Acosta, Isabela Moraes, Nadayca Mateussi, Jairon Moura, Maria Isabel Müller, Alexandre Arvigo e Lucas Galiotti. Muito obrigada por acolherem uma estranha na casa de vocês e por me incluírem na família de cada um; atitudes como essas exigem muito mais que coragem: grande generosidade e compaixão! Obrigada pelas risadas (e choros também), por toda ajuda e incentivo, ensinamentos, puxões de orelha, refeições compartilhadas, festinhas, e por estarem sempre presentes. Sem vocês, meus dias não teriam sido tão felizes, a caminhada teria sido muito mais difícil, e Botucatu muito mais fria.

Aos amigos que a UNESP me deu: Alexandre Ribeiro, Ana Maria Ruocco, Jéssica Colavite, Milena Wolf, Geslaine Gonçalves, Tássia Turini, Eduardo del Farra e Gabriela Mendes: apesar de não serem “Os Pés do Arame”, também os considero como parte da minha família “botucuda”. Muito obrigada pela amizade e todo carinho!

Aos membros da banca de qualificação e defesa: Drs. Flávio Lima (UNICAMP), George Mattox (UFSCAR), Manoela Marinho (UFPB), Marcos Mirande (FML), Nadayca Mateussi (UNESP-Botucatu) e Renata Ota (UEM). MUITÍSSIMO obrigada por terem dedicado um tempinho de vocês pra colaborar com este trabalho.

Agradeço à minha família, em especial minha tia-mãe Luisa e minha prima-irmã Thalita, que nunca mediram esforços pra me ajudar a seguir em frente. Muito obrigada pela paciência, principalmente nos momentos em que eu mesma estava sem...

Finalmente, quero agradecer a Deus, por ter colocado essas pessoas no meu caminho durante essa jornada, e por ter dado a mim forças pra nunca desistir. Infelizmente nunca poderei agradecer de forma mais apropriada e nem terei meios suficientes pra expressar minha gratidão. E, considerando que essa jornada foi longa, *uma vez que começou muito antes do começo*, talvez eu tenha esquecido alguns nomes (por favor, me desculpem) porque foram muitas as pessoas que me ajudaram a viver essa grande aventura chamada DOUTORADO.

RESUMO

Moenkhausia representa um dos gêneros mais diversos em Characidae, atualmente com mais de 90 espécies válidas amplamente distribuídas nas bacias hidrográficas da América do Sul. O gênero é caracterizado por uma combinação de caracteres não exclusivos: linha lateral completa, cinco dentes na série interna do pré-maxilar e escamas cobrindo a base da nadadeira caudal. Considerando o grande número de espécies de *Moenkhausia* e que a maioria delas possui descrições pouco detalhadas, em adição às incertezas sobre suas relações filogenéticas, salienta-se a necessidade de estudos que busquem resolver essas questões. Análises recentes de grupos menores dentro do gênero têm aumentado o entendimento das espécies de *Moenkhausia* e, conseqüentemente, suas relações com outros caracídeos. Um desses grupos, denominado aqui de *Moenkhausia collettii*, é caracterizado por espécies que compartilham a presença de uma faixa escura horizontal no olho e uma faixa escura na base da nadadeira anal. Esse colorido também é utilizado para diagnosticar um outro grupo de espécies não-congêneres “*Hemigrammus lunatus*”, composto por *H. barrigonae*, *H. changae*, *H. lunatus*, *H. machadoi* e *H. ulreyi*. Dessa forma, este estudo objetivou a revisão taxonômica das espécies do grupo *Moenkhausia collettii*, bem como propor uma hipótese filogenética compreensiva para o grupo. Para a revisão taxonômica, foi empregada a análise de morfometria linear, a partir de 21 dados morfométricos e 16 merísticos. Com o exame de extensivo material depositado em coleções ictiológicas brasileiras e estrangeiras, 15 espécies foram reconhecidas para o grupo, sendo seis atualmente válidas e nove propostas como novas: *M. collettii*, *M. conspicua*, *M. copei*, *M. flava*, *M. melogramma*, *M. veneri*, *Moenkhausia* sp. A, *Moenkhausia* sp. B, *Moenkhausia* sp. C, *Moenkhausia* sp. D, *Moenkhausia* sp. E, *Moenkhausia* sp. F, *Moenkhausia* sp. G, *Moenkhausia* sp. H e *Moenkhausia* sp. I. A hipótese de monofilia entre as espécies supracitadas foi testada e corroborada a partir da análise de 57 táxons terminais e emprego de 145 caracteres. O grupo *Moenkhausia collettii* foi recuperado como monofilético, incluindo também as espécies do grupo *Hemigrammus lunatus*. O relacionamento entre as espécies é sustentado por quatro sinapomorfias, nenhuma exclusiva: presença de uma faixa escura longitudinal na região mediana do olho; altura relativa da margem posterior do infra-orbital 1 maior que a margem anterior do infra-orbital 2; sobreposição do processo oblíquo ântero-dorsal com o processo horizontal do ângulo-articular; e ganchos ósseos da nadadeira anal de machos maduros desenvolvidos, com a base robusta e a ponta curvada.

Palavras-chave: Linha lateral, Padrão de coloração, Peixes de água doce, Sistemática

ABSTRACT

Moenkhausia represents one of the most diverse genus of Characidae, currently with more than 90 valid species widely distributed in the hydrographic basins of South America. This genus is characterized by a combination of non-exclusive characters: complete lateral line, five teeth in the internal series of the premaxillary, and scales covering the base of the caudal fin. Considering the large number of species of *Moenkhausia* and that most of them have poorly detailed descriptions, in addition to the uncertainties among its phylogenetic relationships of these genus highlight the necessity of this study. Recent analyses of smaller groups within the genus has increased the knowledge of the identity of *Moenkhausia* species and, consequently, their relationship with the other characids. One of these groups, called here as *Moenkhausia collettii*, is characterized by species with horizontal dark band in the eye and a dark band at the base of the anal fin. This color is also diagnostic of the non-congeneric group “*Hemigrammus lunatus*”, composed by *H. barrigonae*, *H. changae*, *H. lunatus*, *H. machadoi* and *H. ulreyi*. This study aimed the taxonomic revision of the species of *Moenkhausia collettii* group, as well to propose a comprehensive phylogenetic hypothesis for the group. For the taxonomic revision was used linear morphometry analysis, based on 21 morphometric and 16 meristic data. The examination of extensive material deposited in Brazilian and foreign ichthyological collections enable the recognition of 15 species six of which are currently valid and nine new proposals: *M. collettii*, *M. conspicua*, *M. copei*, *M. flava*, *M. melogramma*, *M. veneri*, *Moenkhausia* sp. A, *Moenkhausia* sp. B, *Moenkhausia* sp. C, *Moenkhausia* sp. D, *Moenkhausia* sp. E, *Moenkhausia* sp. F, *Moenkhausia* sp. G, *Moenkhausia* sp. H and *Moenkhausia* sp. I. The hypothesis of monophyly of the species aforementioned was tested and corroborated from the analysis of 57 terminal taxa and 145 characters. *Moenkhausia colletti* group was recovered as monophyletic, also including the species of the *Hemigrammus lunatus* group. The relationship between species are supported by four synapomorphies, none exclusive: presence of a longitudinal dark band in the median region of the eye; relative height of the posterior margin of infraorbital 1 greater than the anterior margin of infraorbital 2; overlapping of the process anterodorsal oblique with the

horizontal process of the anguloarticular; and bony hooks of the anal fin of mature males, with a robust base and curved tip.

Keywords: Color pattern, Freshwater fish, Lateral line, Systematics

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Hipóteses das relações de *Moenkhausia* com base em dados moleculares, segundo Mariguela *et al.* (2013). Em vermelho, espécie-tipo de *Moenkhausia*; em azul, espécies do complexo *M. collettii*.....20
- Figura 2.** Hipóteses das relações de *Moenkhausia* com base em dados moleculares, segundo Britzke *et al.* (2018). Em vermelho, espécie-tipo de *Moenkhausia*; em azul, espécies do complexo *M. collettii*.....22
- Figura 3.** Hipóteses das relações de *Moenkhausia* com base em dados morfológicos e moleculares, segundo Mirande (2019). Em vermelho, espécie-tipo de *Moenkhausia*; em verde, espécie tipo de *Hemigrammus*; em azul, espécies do complexo *M. collettii*.....25
- Figura 4.** Ilustração apontando as 21 medidas tomadas ponto-a-ponto para a análise de morfometria linear.28
- Figura 5.** *Moenkhausia collettii*. **a)** Ilustração de Steindachner, 1883 (prancha 7, figura 3). **b)** Ilustração de Eigenmann, 1917 (prancha 8, figura 1), IUM 11809, 66,0 mm CT, Guiana, Tumatumari. **c)** NMW 57381, sítipo, 46,9 mm CP, Amazonas, rio Javari, tributário do rio Solimões. **d)** ANSP 128697, macho, 45,0 mm CP, Colômbia, Meta, Cano Emma, fazenda El Viento.43
- Figura 6.** Dentição de *Moenkhausia collettii*, ANSP 128697, 43,3 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.46
- Figura 7.** Distribuição geográfica de *Moenkhausia collettii*. Estrela vermelha indica localidade-tipo de sítipos no rio Javari, alto rio Solimões; estrela amarela indica localidade-tipo em Óbidos, médio rio Amazonas; e círculos pretos representam lotes analisados.48
- Figura 8.** *Moenkhausia conspicua*. **a)** Holótipo, INPA 38782, macho, 33,9 mm CP, Brasil, Pará, Mojuí dos Campos, bacia do rio Curuá-Una. **b)** Parátipo, INPA 38781, fêmea, 34,1 mm CP, coletado junto com o holótipo. Foto: Soares & Bührnheim (2016).52
- Figura 9.** *Moenkhausia conspicua*, não sexado, imediatamente após fixação, Brasil, Pará, rio Moju, bacia do rio Curuá-Una basin.53
- Figura 10.** Distribuição geográfica de *Moenkhausia conspicua*. Estrela indica localidade-tipo na bacia do rio Curuá-Una; e círculos representam lotes analisados.54
- Figura 11.** *Moenkhausia copei*. **a)** Ilustração de Steindachner, 1883 (prancha 6, figura 6). **b)** Ilustração de Eigenmann, 1917 (prancha 9, figura 3), IUM 11820, 55,0 mm CT, Guiana, Rockstone. **c)** NMW 57383, sítipo, 29,4 mm CP, Pará, Santarém. **d)** UFRO 18919, fêmea, 443,5 mm CP, Amazonas, Humaitá, rio Marmelos, afluente do rio Madeira.58
- Figura 12.** Dentição de *Moenkhausia copei*, INPA 50129, 37,2 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm. ..62

Figura 13. Distribuição geográfica de <i>Moenkhausia copei</i> . Estrela indica localidade-tipo em Santarém, médio rio Amazonas; e círculos representam lotes analisados.	63
Figura 14. <i>Moenkhausia flava</i> , parátipo, LBP 18414, fêmea, 37,9 mm CP, Mato Grosso, Tangará da Serra, Córrego São Jorge, tributário do rio Sepotuba, bacia do rio Paraguaí.	69
Figura 15. Distribuição geográfica de <i>Moenkhausia flava</i> . Estrela indica localidade-tipo no rio Sepotuba, bacia do alto rio Paraguaí.	70
Figura 16. <i>Moenkhausia melogramma</i> . a) holotype, MCZ 20825, 38.3 mm SL, Brazil, Amazonas, Tabatinga; b) holotype, MCZ 20825, about 47 mm TL, plate 6, figure 1, illustration from “The American Characidae”, by C. H. Eigenmann, 1917.	73
Figura 17. Dentição de <i>Moenkhausia melogramma</i> , ZUEC 13213, 34,4 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	76
Figura 18. Color variation of <i>Moenkhausia melogramma</i>	78
Figura 19. <i>Moenkhausia melogramma</i> , immediately before preservation. a) ZUEC 15479, female, 37.6 mm SL, Brazil, Amazonas, Atalaia do Norte, rio Javari, igarapé do Adolfo. Photo: G. N. Salvador. b) ZUEC 13213, female, 41.5 mm SL, Brazil, Acre, Cruzeiro do Sul, igarapé Palera, affluent of rio Moa. Photo: T. Pessali.	79
Figura 20. Geographic distribution of <i>Moenkhausia melogramma</i> . Star represents type-locality in Brazil, upper rio Solimões basin, Tabatinga; and circles represent analyzed lots. ..	80
Figura 21. <i>Moenkhausia venerei</i> , holótipo, MZUSP 119006, fêmea, 35,7 mm CP, Mato Grosso, Barra do Garças, rio Araguaia, córrego Grande.	87
Figura 22. Distribuição geográfica de <i>Moenkhausia venerei</i> e <i>Moenkhausia</i> sp. D. Estrela indica localidade-tipo de <i>M. venerei</i> no alto rio Araguaia; círculos pretos representam lotes analisados de <i>M. venerei</i> ; e círculos vermelhos representam lotes analisados de <i>Moenkhausia</i> sp. D.	88
Figura 23. <i>Moenkhausia</i> sp. A, INPA 15779, macho, 45,9 mm CP, Amazonas, Presidente Figueiredo, igarapé Mutum, rio Urubuí.	91
Figura 24. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. A. Visão interna do lado direito do pré-maxilar, INPA 15447, 54,6 mm CP. Barra de escala = 1 mm.	94
Figura 25. Distribuição geográfica de <i>Moenkhausia</i> sp. A, <i>Moenkhausia</i> sp. B, <i>Moenkhausia</i> sp. E, <i>Moenkhausia</i> sp. F e <i>Moenkhausia</i> sp. G na bacia do rio Negro e afluentes.	95
Figura 26. <i>Moenkhausia</i> sp. B, MZUSP 113081, Roraima, Caracará, afluyente do rio Branco. a) fêmea, 56,0 mm CP. b) macho, 47,2 mm CP. c) macho, 44,3 mm CP.	97
Figura 27. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. B, MZUSP 113081, 43,0 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	100
Figura 28. <i>Moenkhausia</i> sp. C, MZUSP 106104, fêmea, 40,4 mm CP, Pará, Salvaterra, Ilha do Marajó.	104

Figura 29. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. C, LBP 9151, 36,2 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	107
Figura 30. Distribuição geográfica de <i>Moenkhausia</i> sp. C nas bacias costeiras da Amazônia Oriental. Círculos pretos representam lotes analisados.	109
Figura 31. <i>Moenkhausia</i> sp. D, ZUEC 7337, fêmea, 24,8 mm CP, Pará, Parauapebas, rio Itacaiunas, Serra dos Carajás.	111
Figura 32. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. D, ZUEC 7337, 25,1 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 0,5 mm.	113
Figura 33. Desenho esquemático do padrão de colorido. a) <i>Moenkhausia</i> sp. D. b) <i>Moenkhausia venerei</i> .	114
Figura 34. Gráficos de Regressão Linear Simples com amostras de fêmeas de <i>Moenkhausia</i> sp. D e <i>Moenkhausia venerei</i> . a) Altura do corpo em função do Comprimento padrão. b) Altura da cabeça em função do Comprimento padrão. c) Diâmetro da órbita em função do Comprimento da Cabeça.	117
Figura 35. <i>Moenkhausia</i> sp. E, INPA 54787, macho, 38,3 mm CP, Amazonas, Barcelos, Igarapé Puxurituba, afluente do rio Negro.	119
Figura 36. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. E, MZUSP 34652, 36,6 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	122
Figura 37. <i>Moenkhausia</i> sp. F, INPA 54784, fêmea, 39,5 mm CP, Amazonas, Barcelos, comunidade Caicubi, rio Jufari, afluente do rio Negro.	125
Figura 38. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. F, INPA 34586, 45,3 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	128
Figura 39. <i>Moenkhausia</i> sp. G. a) Ilustração de A. R. Wallace. b) INPA 34564, fêmea, 49,8 mm CP, Amazonas, Barcelos, comunidade Mazulú, rio Ereré, afluente do rio Negro. c) INPA 39464, fêmea, 40,8 mm CP, Amazonas, Manaus, praia do Alemão.	131
Figura 40. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. G, INPA 34564, 50,3 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	136
Figura 41. <i>Moenkhausia</i> sp. H, INPA 32659, fêmea, 43,4 mm CP, Pará, Jacareacanga, Igarapé Preto, afluente do rio Pacu, bacia do rio Tapajós.	138
Figura 42. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. H, LBP 14099, 34,0 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	143
Figura 43. Distribuição geográfica de <i>Moenkhausia</i> sp. H nas drenagens da bacia do rio Tapajós. Círculos pretos representam lotes analisados.	144
Figura 44. <i>Moenkhausia</i> sp. I, ZUEC 14981, Amazonas, Atalaia do Norte, bacia do rio Javari, Igarapé da aldeia. a) macho, 34,0 mm CP. b) fêmea, 39,4 mm CP.	146

Figura 45. Dentição de <i>Moenkhausia</i> sp. I, INPA 56067, 36,2 mm CP: visão interna do lado direito do pré-maxilar (topo), maxilar (meio) e dentário (abaixo). Barra de escala = 1 mm.	149
Figura 46. <i>Moenkhausia</i> sp. I, Brasil, Amazonas, bacia do rio Javari, imediatamente após fixação.	150
Figura 47. Distribuição geográfica de <i>Moenkhausia</i> sp. I nas bacias dos rios Javari e Juruá, alto rio Solimões. Círculos representam lotes analisados.....	151
Figura 48. Árvore filogenética obtida como resultado da análise de 145 caracteres e 57 táxons terminais	206
Figura 49. Árvore filogenética mostrando as relações das espécies do grupo <i>Moenkhausia colletii</i>	208

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Caracteres morfométricos e merísticos, como proposto por Fink & Weitzman (1974) e Menezes & Weitzman (1990).	30
Tabela 2. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia colletii</i> (Síntipo MCZ 20843). N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	45
Tabela 3. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia copei</i> (Síntipo MCZ 89960). N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	61
Tabela 4. Morphometric data of <i>Moenkhausia melogramma</i> . Values for the holotype (MCZ 20825), range (including holotype and non-types), and mean \pm SD (standard deviation).	75
Tabela 5. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. A. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	93
Tabela 6. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. B. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	99
Tabela 7. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. C. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	106
Tabela 8. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. D. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	115
Tabela 9. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. E. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	121
Tabela 10. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. F. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	127
Tabela 11. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. G. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	134
Tabela 12. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. H. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	141
Tabela 13. Dados morfométricos de <i>Moenkhausia</i> sp. I. N = número de exemplares analisados e DP = desvio padrão.	148

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	16
MATERIAL E MÉTODOS	27
Revisão Taxonômica	27
Análises estatísticas	29
Análise Filogenética	31
Análise computacional	31
Seleção dos táxons	32
Material utilizado na análise filogenética.....	32
Figuras	37
Abreviações Institucionais	38
RESULTADOS E DISCUSSÃO	39
Revisão taxonômica do complexo de espécies <i>Moenkhausia collettii</i>.....	39
Chave artificial para a identificação das espécies do complexo <i>Moenkhausia collettii</i>	39
<i>Moenkhausia collettii</i> (Steindachner, 1882).....	41
<i>Moenkhausia conspicua</i> Soares & Bührnheim, 2016	52
<i>Moenkhausia copei</i> (Steindachner, 1882)	56
<i>Moenkhausia flava</i> Britzke, Troy, Oliveira & Benine, 2018	68
<i>Moenkhausia melogramma</i> Eigenmann, 1908	71
<i>Moenkhausia venerei</i> Petrolli, Azevedo-Santos & Benine, 2016	87
<i>Moenkhausia</i> sp. A	90
<i>Moenkhausia</i> sp. B	96
<i>Moenkhausia</i> sp. C	102
<i>Moenkhausia</i> sp. D	110
<i>Moenkhausia</i> sp. E	118
<i>Moenkhausia</i> sp. F.....	124
<i>Moenkhausia</i> sp. G.....	130
<i>Moenkhausia</i> sp. H.....	137
<i>Moenkhausia</i> sp. I	144

Análise Filogenética	152
Padrão de Coloração em Álcool.....	152
Escamas	162
Sistema Látero-Sensorial.....	165
Antorbital e Infra-orbitais.....	166
Dentição	170
Arco Hiomandibular.....	177
Arco Hióide	180
Aparelho Branquial	181
Neurocrânio	184
Vértebras	188
Supraneurais	191
Nadadeira Dorsal.....	193
Nadadeira Adiposa	195
Cintura Peitoral	195
Cintura Pélvica	196
Nadadeira Anal.....	198
Nadadeira Caudal	200
Dimorfismo sexual (caracteres sexuais secundários).....	201
Reconstrução Filogenética	205
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	221
REFERÊNCIAS	225
APÊNDICE 1.	234
APÊNDICE 2.	239
APÊNDICE 3.	250



INTRODUÇÃO

Characiformes compreende um grupo de peixes ecológica e morfologicamente diversificado (Ortí, 1997) que apresenta grande variação de hábitos de vida, com representantes amplamente distribuídos nos mais diferentes ecossistemas aquáticos dulcícolas da região Neotropical e continente africano (Calcagnotto *et al.*, 2005; Zanata & Vari, 2005), embora registros fósseis apontam a ocorrência de representantes da ordem também no continente europeu e península Arábica (Malabarba & Malabarba, 2010). Entretanto, a ordem atingiu maior diversificação no neotrópico (Albert, Petry & Reis, 2011; Dagosta & de Pinna, 2019), representando a terceira maior ordem de peixes de água doce, ficando atrás somente de Siluriformes e Perciformes (Lévêque *et al.*, 2008), e a mais diversificada morfologicamente dentre todos os Ostariophysi (Vari, 1998).

Atualmente, Characiformes possui aproximadamente 2.230 espécies válidas, distribuídas em 24 famílias (Fricke *et al.*, 2020). Entre estas famílias, destaca-se Characidae, a mais representativa em número de espécies dentro da ordem e na região Neotropical, com 1.188 espécies válidas (Fricke *et al.*, 2020) distribuídas desde o sul dos Estados Unidos da América até o norte da Patagônia, com maior diversidade na América do Sul (Mirande, 2019). São peixes conhecidos popularmente como piabas e lambaris, e muito apreciados no mercado ornamental.

As relações de parentesco de Characidae têm sido interesse de estudo há algum tempo (Lucena, 1993; Mirande, 2009, 2010, 2018; Javonillo *et al.*, 2010; Oliveira *et al.*, 2011). Destes, apenas Javonillo *et al.* (2010) não encontraram evidências que suportem a monofilia da família. Recentemente, Mirande (2019) propôs uma hipótese de relações evolutivas de Characidae, a mais inclusiva até o momento, onde o autor analisou 859 táxons terminais, empregando 520 caracteres morfológicos e informação molecular de oito genes (quatro genes mitocondriais e quatro nucleares). A análise de Mirande (2019) encontrou Characidae monofilética, tendo como grupo irmão o clado composto por Gasteropelecidae + Triportheidae e, por sua vez, esse agrupamento mais proximamente relacionado à Bryconidae.

Entre os gêneros de Characidae, *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 é um dos mais ricos, compreendendo 93 espécies válidas (Fricke *et al.*, 2020), atrás somente de *Astyanax* Baird & Girard, 1854 e *Hyphessobrycon* Durbin, 1908, com 177 e 159 espécies, respectivamente (Fricke *et al.*, 2020). O gênero é representado por espécies de pequeno porte, com indivíduos adultos alcançando de 25 a 80 mm CP (Lima & Birindelli, 2006) e que exibem diferentes

formatos e colorido. Essas espécies estão amplamente distribuídas nas bacias cis-andinas da América do Sul, exceto aquelas da Patagônia, com maior diversidade na bacia Amazônica e Guiana (Géry, 1977; Lima *et al.*, 2003) e podem ser encontradas em diversos tipos de habitats (como igarapés, praias, áreas alagadas e lagos).

Inicialmente, as espécies foram descritas em *Tetragonopterus* Cuvier, 1816, e alocadas na subfamília Tetragonopterina (=Tetragonopterinae; Günther, 1864). *Moenkhausia* foi descrita para abrigar *Tetragonopterus xinguensis* Steindachner, 1882. Eigenmann (1903) na designação do gênero apontou que *Moenkhausia* é muito similar à *Markiana* Eigenmann, 1903, mas com nadadeira anal nua (*i.e.*, sem escamas) e nadadeira caudal coberta parcialmente por escamas. Posteriormente, Eigenmann (1917) afirmou que o gênero é proximamente relacionado à *Tetragonopterus*, mas difere deste último principalmente pelo formato do curso da porção anterior da linha lateral, que em *Moenkhausia* é reta ou levemente curvada e paralela às séries longitudinais de escamas, enquanto que em *Tetragonopterus* é muito curvada ventralmente.

Adicionalmente, Eigenmann (1917) redefiniu a diagnose de *Moenkhausia*, que foi caracterizado pela combinação dos seguintes caracteres: presença de duas fileiras de dentes no pré-maxilar, com cinco dentes multicuspidados na série interna; presença de uma bainha de pequenas escamas que cobrem a base da nadadeira anal; presença de pequenas escamas cobrindo parcialmente o terço basal da nadadeira caudal; e linha lateral completa. Eigenmann (1917) já apontava algumas exceções para o último caráter, como populações de *M. sanctaefilomenae* (Steindachner, 1907), *M. australis* Eigenmann, 1908 e *M. cotinho* Eigenmann, 1908, as quais podem ter linha lateral incompleta em diferentes lugares, ou apresentar as duas condições em uma mesma população.

Embora os caracteres supracitados ainda sejam utilizados em combinação na definição de espécies para o gênero, nenhum deles é exclusivo de *Moenkhausia* e novas espécies têm sido descritas desconsiderando, por exemplo, o grau de perfuração do sistema sensorial da linha lateral (*M. pyrophthalma* Costa, 1994; *M. diktyota* Lima & Toledo-Piza, 2001; *M. cosmops* Lima, Britski & Machado, 2007; *M. forestii* Benine, Mariguela & Oliveira 2009; e *M. uirapuru* Ohara & Lima, 2015). Além disso, já foi observado que este caráter é bastante variável, mesmo intraespecificamente (*e.g.*, *M. celibela* Marinho & Langeani, 2010).

Eigenmann (1917) organizou as espécies de *Moenkhausia* em dois grupos, com base no formato e altura do corpo. O primeiro deles continha as espécies comprimidas e altas, cuja altura do corpo correspondia a mais da metade do comprimento padrão; o segundo grupo

continha as espécies mais alongadas, fusiformes, cuja altura do corpo correspondia a apenas $\frac{1}{4}$ do comprimento padrão da espécie. Seis décadas mais tarde, Géry (1977) as classificou em três grupos: *M. lepidura*, *M. grandisquamis* e *M. chrysargyrea*. Tal classificação foi realizada com base nas proporções do corpo e número de séries longitudinais de escamas (*M. lepidura* com altura do corpo maior que 2,75 no comprimento padrão, *M. grandisquamis* abaixo de 2,66 e *M. chrysargyrea* com 7 séries de escamas abaixo da linha lateral) e, ainda que artificial, sem a realização de uma análise filogenética do grupo, a proposta de Géry (1977) foi aceita e amplamente empregada por muitos anos, servindo como um ponto inicial para investigações das relações em *Moenkhausia*.

Reis (2003) restringiu Tetragonopterinae (*sensu* Géry, 1977) ao gênero-tipo *Tetragonopterus*, em virtude da falta de evidências que suportassem a monofilia de Tetragonopterinae mais inclusiva (incluindo *Moenkhausia*, *Astyanax*, *Hemigrammus* Gill, 1858, *Hyphessobrycon* e outros gêneros parafiléticos de morfologia generalizada), que foram alocados como *incertae sedis* em Characidae (Lima *et al.*, 2003).

Embora estudos recentes tenham apontado grupos monofiléticos dentro do gênero (Benine, 2004; Mariguela *et al.*, 2013; Petrolli, 2017; Britzke *et al.*, 2018; Mirande, 2019), *Moenkhausia* é parafilético (Costa, 1994; Malabarba & Weitzman, 2003). Recentemente, estudos morfológicos e moleculares realizados com o objetivo de elucidar as relações de parentesco em Characidae, não encontraram suporte que recuperassem *Moenkhausia* monofilético (Mirande, 2009; Mirande, 2010; Javonillo *et al.*, 2010; Oliveira *et al.*, 2011; Mirande, 2019). Embora tenham chegado à mesma conclusão a respeito da não-monofilia de *Moenkhausia*, os autores supracitados não foram congruentes com relação à posição do gênero em Characidae.

Benine (2004) foi pioneiro ao tentar elucidar as relações de parentesco das espécies do gênero. Por meio da análise de 57 táxons terminais (sendo 32 espécies de *Moenkhausia*) e empregando 104 caracteres morfológicos, o autor encontrou *M. xinguensis* mais proximamente relacionada à *Tetragonopterus*, *Ctenobrycon* Eigenmann, 1908, *Poptella* Eigenmann, 1907 e *Gymnocorymbus*, Eigenmann, 1908. Adicionalmente, a maioria das espécies analisadas foram encontradas agrupadas (clado 16), enquanto apenas *M. criskejas* foi encontrada mais relacionada à *Knodus* Eigenmann, 1911, *Creagrutus* Günther, 1864 e *Piabina* Reinhardt, 1867 – gêneros atualmente alocados em Stevardiinae. Ainda, as espécies agrupadas do clado 17 (*M. diamantina*, *M. diktyota*, *M. pyrophthalma*, *M. oligolepis* e *M. sanctaefilomenae*) mostraram-se muito mais relacionadas à *Bario steindachneri* do que às

demais espécies de *Moenkhausia*. Embora Benine (2004) sugira que adequações taxonômicas devam ser empregadas para estes grupos, até hoje são todas consideradas espécies válidas em *Moenkhausia*.

Posteriormente, Mariguela *et al.* (2013) propuseram hipóteses de relações de parentesco das espécies do gênero, baseadas em dados moleculares, através da análise de 27 espécies de *Moenkhausia* e emprego de cinco genes. Apesar do baixo número de táxons, os autores reconheceram cinco clados monofiléticos dentro do gênero (Figura 1), dentre eles um agrupamento composto por *M. colletti* (Steindachner, 1882), *M. copei* (Steindachner, 1882) e *M. lepidura* (Kner, 1858). Apesar da proposição desses agrupamentos, o trabalho é pouco inclusivo, o número de espécies analisadas é muito baixo quando comparado ao número de espécies descritas; e a inclusão de mais táxons é necessária para a confirmação de que esses clados são devidamente sustentados.

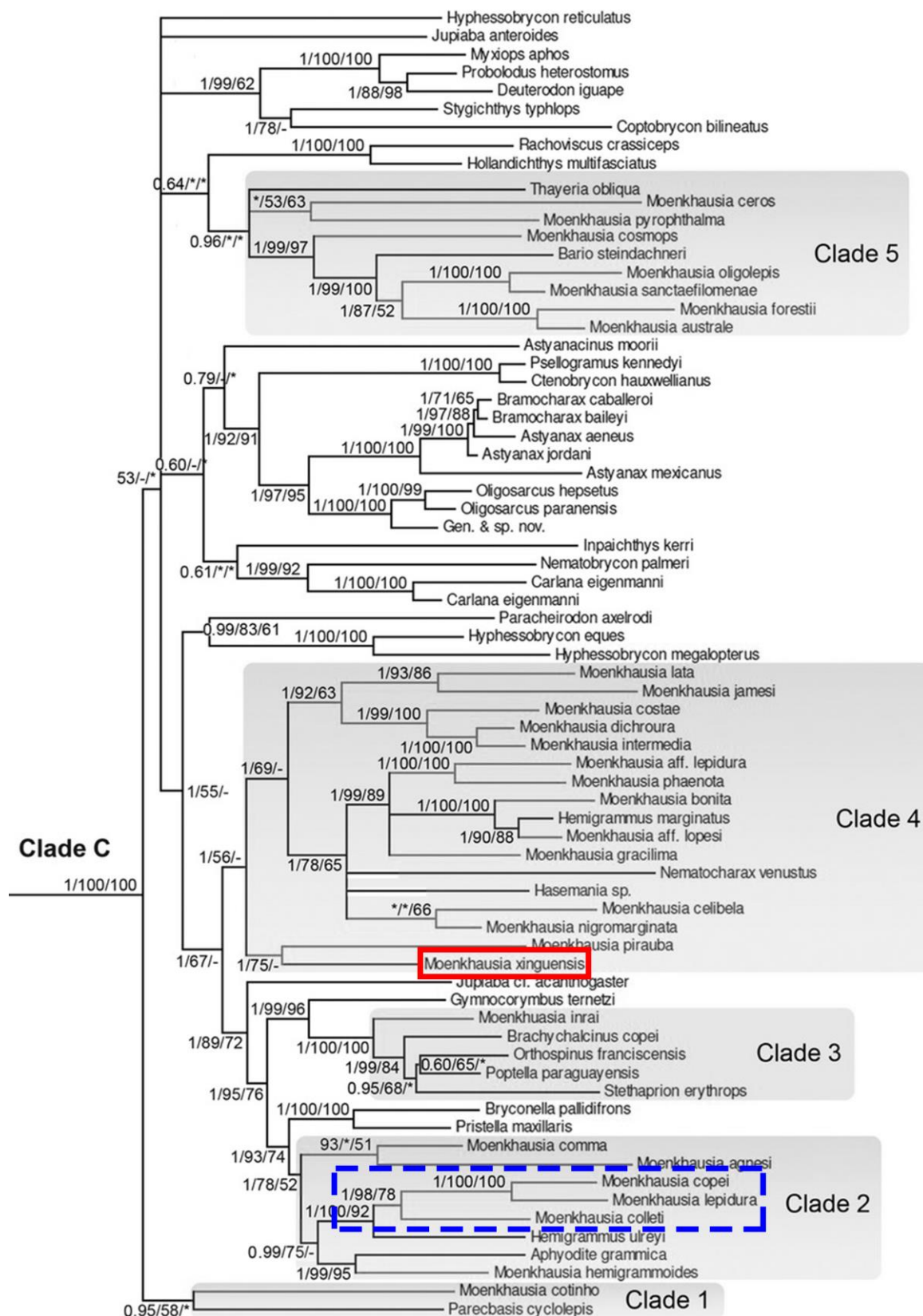


Figura 1. Hipóteses das relações de *Moenkhausia* com base em dados moleculares, segundo Mariguela *et al.* (2013). Em vermelho, espécie-tipo de *Moenkhausia*; em azul, espécies do complexo *M. colletti*.

Ao propor uma nova espécie para o gênero (*M. flava* Britzke, Troy, Oliveira & Benine, 2018), Britzke *et al.* (2018) apresentaram um arranjo filogenético molecular por meio

da análise de cinco genes e inclusão de 30 representantes do gênero. Assim como o trabalho de Mariguela *et al.* (2013), este possui baixa representatividade, mas ainda assim apontou *Moenkhausia* parafilética (Figura 2). Entretanto, Britzke *et al.* (2018) obtiveram resultados interessantes, recuperando *M. flava* mais proximamente relacionada à *M. copei*, *Hemigrammus barrigonae* Eigenmann & Henn, 1914, *M. colletti* e *Hemigrammus ulreyi* (Boulenger, 1895). Esses resultados corroboram parcialmente a hipótese levantada por Ota *et al.* (2014), que propuseram o grupo *Hemigrammus lunatus*, composto por espécies que compartilhavam uma faixa longitudinal escura no olho e uma faixa escura na base da nadadeira anal (*H. barrigonae*, *H. lunatus* Durbin, 1918, *H. machadoi* Ota, Lima & Pavanelli, 2014, *H. ulreyi*) e que esse grupo estaria proximamente relacionado à *M. colletti* e *M. copei*. Recentemente, *H. changae* Ota, Lima & Hidalgo, 2019 foi incluída no grupo *H. lunatus* (Ota *et al.* 2019). No entanto, os autores ressaltaram a necessidade da realização de uma análise filogenética para testar esse relacionamento.

Embora não tenha objetivado elucidar o parentesco de *Moenkhausia*, Mirande (2019) incluiu 28 táxons do gênero na mais recente proposta filogenética de Characidae. Nesse trabalho, o autor apontou as espécies divididas em três clados não relacionados: “*Moenkhausia* clade”, “*Hemigrammus* clade” e “*Bario* clade” (Figura 3). As espécies do primeiro grupo são aquelas mais proximamente relacionadas à *M. xinguensis*, enquanto as espécies do segundo clado estão mais relacionadas à *Hemigrammus unilineatus*, espécie-tipo de *Hemigrammus*; o terceiro clado, por fim, corrobora o que já havia sido proposto por Benine (2004), que algumas espécies de *Moenkhausia* são mais proximamente relacionadas à *Bario* (clado 17 *sensu* Benine, 2004).

Se, por um lado, as relações de *Moenkhausia* com os demais grupos em Characidae ainda não estão próximas de serem compreendidas, há indícios de que algumas espécies, hoje em *Moenkhausia*, formem clados naturais. Os trabalhos de Benine (2004), Mariguela *et al.* (2013), Britzke *et al.* (2018) e Mirande (2019), embora não tenham elucidado as relações de parentesco entre as espécies de *Moenkhausia*, contribuíram com o levantamento de novos agrupamentos monofiléticos menores dentro de *Moenkhausia*. Entre eles, o grupo de espécies *Moenkhausia colletti*, alvo deste estudo, composto por espécies que possuem faixa longitudinal escura na região mediana do olho, mancha umeral, e uma faixa escura na base da nadadeira anal. Ele será discutido mais detalhadamente abaixo.

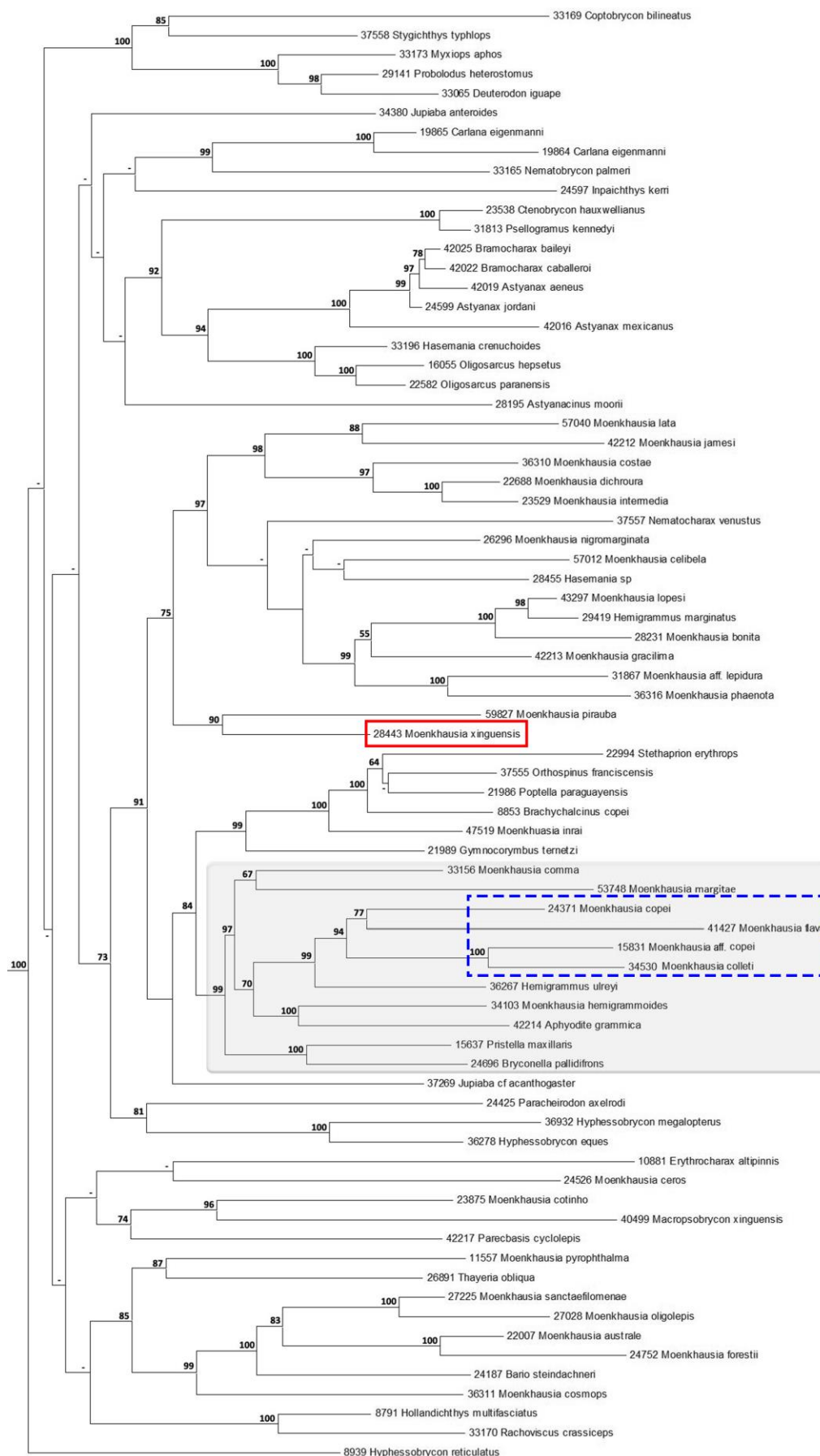


Figura 2. Hipóteses das relações de *Moenkhausia* com base em dados moleculares, segundo Britzke *et al.* (2018). Em vermelho, espécie-tipo de *Moenkhausia*; em azul, espécies do complexo *M. colletti*.

- Complexo de espécies *Moenkhausia collettii*

Moenkhausia collettii foi descrita originalmente em *Tetragonopterus*, de Óbidos (médio rio Amazonas, Pará) e rio Javari (alto rio Solimões, Amazonas) (Steindachner, 1882), muito embora a espécie seja frequentemente identificada para outras drenagens da bacia Amazônica (Planquette *et al.*, 1996; Jarduli *et al.*, 2014). No mesmo trabalho, Steindachner (1882) também descreveu *M. copei*, de Santarém (rio Tapajós, Pará), que a diferiu de *M. collettii* principalmente por apresentar menor número de raios na nadadeira anal (21-22 vs. 24-25).

Por muito tempo, essas duas espécies foram abrigadas no grupo *M. lepidura* (*sensu* Géry, 1977), que compreendia espécies alongadas, cuja altura do corpo está contida mais que 2,75 vezes no comprimento padrão. Esse grupo, entretanto, foi redefinido por Géry (1992) e Marinho & Langeani (2016), que o restringiram apenas às espécies que possuíam o lobo superior da nadadeira caudal escurecido.

Recentemente, três novas espécies similares à *M. collettii* e *M. copei* foram descritas: *M. conspicua* Soares & Bührnheim, 2016, *M. venerei* Petrollii, Azevedo-Santos & Benine, 2016 e *M. flava* Britzke, Troy, Oliveira & Benine, 2018. Estas cinco espécies compartilham padrão de colorido similar, que é caracterizado pela presença de uma faixa longitudinal escura que atravessa a região mediana do olho, uma mancha umeral, e uma faixa longitudinal na base da nadadeira anal. Entretanto, o formato e a intensidade da coloração da mancha umeral e faixa na base da anal variam entre as espécies.

Dentre as demais espécies de Characidae não congêneres, como já mencionado anteriormente, esse padrão de coloração é observado em *Hemigrammus barrigonae* Eigenmann & Henn, 1914, *H. changae*, *H. lunatus* Durbin, 1918, *H. machadoi* Ota *et al.*, 2014 e *H. ulreyi* (Boulenger, 1895). Ota *et al.* (2014) chegaram a propor um possível relacionamento entre *M. collettii* e *M. copei* e as espécies de *Hemigrammus* acima citadas, em virtude do colorido por elas compartilhado, embora deixaram claro que estudos filogenéticos são necessários para a comprovação dessa hipótese.

Além da coloração das espécies, a distribuição geográfica das mesmas também deixa dúvidas se de fato estamos lidando com apenas duas espécies amplamente distribuídas ou com um complexo de espécies. O material analisado por Steindachner (1882) é procedente apenas das localidades-tipo das espécies, anteriormente mencionadas. Por outro lado, Eigenmann (1917) analisou exemplares provenientes de diferentes localidades, incluindo suas

localidades-tipo. Para algumas dessas localidades é possível notar a ocorrência simpátrica das duas espécies, como por exemplo Wismar (rio Demerara), Rockstone (ilha Gluck), Rockstone (rio Essequibo) e Maciel (rio Guaporé).

Petrolli *et al.* (2016) descreveram *M. venerei*, restrita à bacia do rio Araguaia, comumente identificada como *M. collettii* em coleções científicas. Soares & Bührnheim (2016) descreveram *M. conspicua*, restrita às drenagens do rio Curuá-Una; mais recente, Britzke *et al.* (2018) descreveram *M. flava*, restrita ao rio Sepotuba (tributário do alto rio Paraguai). A descoberta dessas espécies, comumente e erroneamente identificadas sob os nomes *M. collettii* e *M. copei* mostrou que a diversidade de *Moenkhausia* é subestimada e, o que atualmente é inferido como uma única espécie amplamente distribuída pode tratar-se, na realidade, de um complexo de espécies com distribuições bem definidas.

Enquanto a taxonomia do grupo tem mostrado que há grande possibilidade de diferentes táxons estarem escondidos sob os nomes *M. collettii* e *M. copei*, da mesma maneira as relações filogenéticas do mesmo permanecem obscuras, com pouca informação e nenhuma proposta inclusiva de relacionamento envolvendo esse grupo. Benine (2004) e Mariguela *et al.* (2013) e Britzke *et al.* (2018) utilizaram exemplares de *M. collettii* e *M. copei* em suas análises. Benine (2004) encontrou essas duas espécies mais proximamente relacionadas entre si, e formando o grupo irmão de *M. ceros*.

Mariguela *et al.* (2013), por sua vez, encontraram *M. collettii* e *M. copei* mais relacionadas à *Hemigrammus ulreyi* (Figura 1), uma espécie muito similar às duas primeiras com relação ao padrão de colorido, mas que se distingue delas principalmente por apresentar linha lateral incompleta (*vs.* completa). Esta possível relação com *H. ulreyi* também foi sugerida por Ota *et al.* (2014), embora os autores não tenham realizado nenhum tipo de análise para confirmar esta hipótese.

Britzke *et al.* (2018) analisaram as relações filogenéticas de *M. flava*, por meio de marcadores moleculares. Os resultados do estudo mostraram o relacionamento próximo entre *M. flava*, *M. collettii* e *M. copei* entre si, e com as espécies do grupo *H. lunatus sensu* Ota *et al.* (2014) (Figura 2). Adicionalmente, a análise filogenética do grupo apontou maior relacionamento dessas espécies com *Hemigrammus unilineatus*, do que com *Moenkhausia xinguensis*.

Por fim, as análises de Mirande (2019) sustentam as hipóteses sugeridas por Mariguela *et al.* (2013) e Britzke *et al.* (2018). *Moenkhausia collettii* e *M. copei* estão proximamente relacionadas a *H. ulreyi* e, como já apontando na análise de Britzke *et al.*

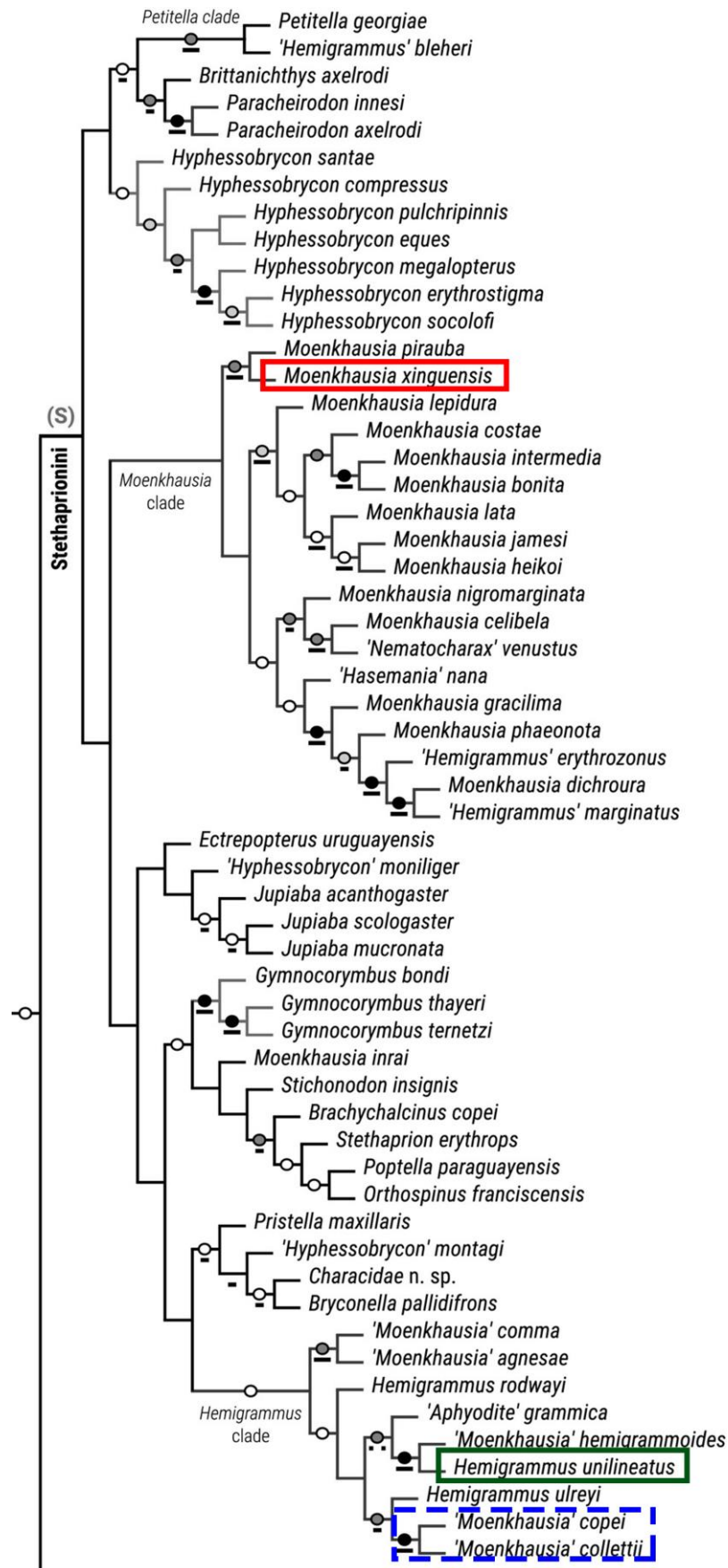
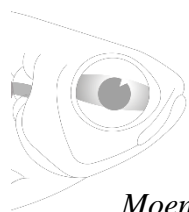


Figura 3. Hipóteses das relações de *Moenkhausia* com base em dados morfológicos e moleculares, segundo Mirande (2019). Em vermelho, espécie-tipo de *Moenkhausia*; em verde, espécie tipo de *Hemigrammus*; em azul, espécies do complexo *M. collettii*.

(2018), estas três espécies estão mais relacionadas a *H. unilineatus*. Adicionalmente, estas espécies compõem um grupo denominado pelo autor como “*Hemigrammus* clade” (Figura 3). Portanto, diante do exposto, o presente estudo tentou de modo geral investigar quais espécies compõem o que chamamos de complexo de espécies *Moenkhausia collettii*, composto por *M. collettii*, *M. copei*, *M. flava*, *M. melogramma* e *M. venerei*, bem como se relacionam evolutivamente.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Moenkhausia foi descrita há 116 anos, e desde então mais de 90 espécies foram propostas para o gênero; somente na última década, 28 foram descritas (Fricke *et al.*, 2020). Não surpreendente, há muitas confusões taxonômicas envolvendo grande parte destas espécies, além da falta de evidências que sustentem o monofiletismo do grupo. Embora as filogenias já propostas não tenham recuperado *Moenkhausia* como um grupo monofilético, elas suportam pequenos grupos naturais dentro do gênero (Mariguela *et al.*, 2013; Britzke *et al.*, 2019; Mirande, 2019).

Para facilitar a análise da taxonomia e relacionamento das espécies, esses pequenos grupos têm sido estudados separadamente, selecionados a partir de uma hipótese de monofilia pré-estabelecida ou por compartilhamento de colorido similar. Em *Moenkhausia*, dois estudos já foram realizados para analisar a monofilia de espécies que compartilham similaridades no padrão de colorido. O primeiro deles, realizado por Marinho (2009), buscou compreender tanto a taxonomia como as relações de parentesco do grupo *Moenkhausia lepidura* (*sensu* Géry, 1992), cujas espécies possuem o lobo superior da nadadeira caudal escuro e, embora não o tenha encontrado monofilético, a autora revisou a taxonomia de oito espécies do grupo e reconheceu mais oito como novas. O segundo, realizado por Petrolli (2017), analisou a identidade específica de *Moenkhausia jamesi*, e encontrou três espécies escondidas sob esse nome e que são caracterizados principalmente pela presença de uma mancha umeral e uma mancha oval na base da nadadeira caudal, e concluiu que as quatro formam um clado monofilético dentro de *Moenkhausia*.

Neste sentido, o complexo de espécies *Moenkhausia collettii* é aqui proposto, considerando as espécies que possuem uma faixa longitudinal escura que atravessa a região mediana do olho e uma faixa longitudinal escura na base da nadadeira anal. Este grupo tem sido sustentado nas recentes propostas filogenéticas (Mariguela *et al.*, 2013; Britzke *et al.*, 2018; Mirande, 2019), e todas as espécies analisadas do grupo estão mais relacionadas à *Hemigrammus unilineatus* – espécie-tipo de *Hemigrammus* – do que a *Moenkhausia xinguensis* – espécie-tipo de *Moenkhausia*.

Após extensiva análise de material provenientes de diversas bacias da América do Sul, e depositados em coleções ictiológicas do Brasil e do exterior, 15 espécies são aqui consideradas como parte do complexo *Moenkhausia collettii*, sendo seis espécies válidas

(*Moenkhausia collettii*, *M. conspicua*, *M. copei*, *M. flava*, *M. melogramma* e *M. venerei*) e nove propostas como novas.

Moenkhausia collettii e *M. copei*, as mais antigas do grupo, foram revisadas e o estabelecimento da identidade específica de cada uma foi feito a partir da análise de imagens de exemplares da série de sítipos depositadas no Naturhistorisches Museum Wien permitindo-a.

Moenkhausia melogramma havia sido descrita apenas do holótipo (Eigenmann, 1908), e devido ao seu tamanho e número de séries longitudinais de escamas, por muito tempo ela foi considerada como pertencente ao grupo *M. grandisquamis* (*sensu* Géry, 1977). A análise de material proveniente da localidade-tipo, além de outras localidades e mesmo a análise do holótipo, revelou muitos caracteres ainda não mencionados para a espécie, como presença da faixa longitudinal escura na região mediana do olho, presença de duas manchas umerais, número de cúspides dos dentes e dimorfismo sexual secundário.

Moenkhausia venerei e *M. conspicua* foram descritas recentemente por Petrolli & Benine (2016) e Soares & Bührnheim (2016), respectivamente, e suas diagnoses foram bem definidas nos trabalhos originais. *Moenkhausia flava* é a espécie descrita mais recente para o grupo e, diferente das duas anteriores, teve parte de sua diagnose atualizada. Britzke *et al.* (2019) afirmaram que a espécie possui dentes pentacuspídeos; entretanto, a análise de toda a série-tipo da espécie, incluindo os sete exemplares diafanizados e material adicional mostrou que *M. flava* possui dentes penta- (raramente) a heptacuspídeos.

A maioria das espécies do complexo *Moenkhausia collettii* é diagnosticada por combinação de caracteres. Apenas *Moenkhausia* sp. A, *Moenkhausia* sp. B e *Moenkhausia* sp. E possuem caracteres exclusivos. *Moenkhausia* sp. A é facilmente distinguida de todas as espécies do grupo pela ausência de mancha umeral e presença de dentes pentacuspídeos na série externa do pré-maxilar; *Moenkhausia* sp. B possui mancha escura na região basal dos primeiros raios e membrana inter-radial da nadadeira dorsal; e *Moenkhausia* sp. E, por sua vez, possui uma faixa longitudinal escura na região ântero-ventral, que inicia na origem da nadadeira peitoral e termina no início da faixa longitudinal da base da nadadeira anal.

A análise de extenso material permitiu também a delimitação da distribuição geográfica das espécies. *Moenkhausia collettii*, *M. copei* e *M. melogramma* são as espécies mais amplamente distribuídas, que inclui além do Brasil, países como Colômbia, Equador, Guiana, Peru e Venezuela. *Moenkhausia conspicua* é restrita à bacia do rio Curuá; *Moenkhausia flava* é restrita à bacia do rio Sepotuba; *Moenkhausia* sp. A é conhecida apenas

à bacia do rio Urubuí; *Moenkhausia* sp. C tem registros apenas para as bacias costeiras do Amapá e Pará; *Moenkhausia* sp. D é conhecida apenas da bacia do rio Araguaia-Tocantins; *Moenkhausia* sp. B, *Moenkhausia* sp. E, *Moenkhausia* sp. F e *Moenkhausia* sp. G são conhecidas têm distribuição no alto rio Negro; *Moenkhausia* sp. H tem registro apenas para a bacia do rio Tapajós e médio Amazonas (Óbidos); e por fim, *Moenkhausia* sp. I tem ocorrência apenas para afluentes do alto rio Amazonas. Ainda no que diz respeito à distribuição das espécies, *M. collettii* é simpátrica e sintópica com *M. copei* e *M. melogramma*; *Moenkhausia* sp. B é simpátrica com *Moenkhausia* sp. E, *Moenkhausia* sp. F e *Moenkhausia* sp. G; estas três últimas são simpátricas e sintópicas; finalmente, *Moenkhausia* sp. D é simpátrica com *M. venerei*.

Todas as espécies válidas e as propostas como novas possuem dimorfismo sexual, caracterizado principalmente pela presença de ganchos ósseos nas nadadeiras dos machos maduros. *Moenkhausia collettii*, *M. conspicua*, *M. flava*, *Moenkhausia melogramma*, *M. venerei*, *Moenkhausia* sp. A, *Moenkhausia* sp. B, *Moenkhausia* sp. C, *Moenkhausia* sp. D, *Moenkhausia* sp. F e *Moenkhausia* sp. H possuem ganchos ósseos nas nadadeiras pélvicas e anal; *Moenkhausia* sp. E e *Moenkhausia* sp. G possuem ganchos ósseos em todas as nadadeiras, exceto a nadadeira adiposa.

No que diz respeito às relações de parentesco, o estudo corrobora as hipóteses de relacionamento entre as espécies do grupo *Moenkhausia collettii* e grupo *Hemigrammus lunatus* (*sensu* Ota, 2014). Aqui esse grande agrupamento foi denominado grupo *Moenkhausia collettii*, composto por 20 espécies, e sustentado por quatro caracteres, nenhum exclusivo para o grupo. Apesar da presença da faixa longitudinal escura na base da nadadeira anal ter sido apontada como um dos caracteres diagnósticos para essas espécies, ela não foi recuperada como sinapomorfia para o grupo.

Hemigrammus cylindricus, redescrito e hipotetizado neste trabalho como membro do grupo *M. collettii* devido ao padrão de colorido semelhante, não foi encontrado relacionado às espécies desse grupo. Contrariamente, ele foi recuperado como grupo-irmão de *Aphyodite grammica*.

As 20 espécies do grupo *M. collettii* distribuem-se em dois grandes clados (1 e 2) e pela primeira vez, uma hipótese contendo todos representantes foi realizada. Como já havia sido abordado por Britzke *et al.* (2018), a extensão da linha lateral não sustentou relacionamentos, e várias espécies de *Moenkhausia* e *Hemigrammus* estavam mais intimamente relacionadas com não-congêneres do que com espécies do mesmo gênero (*e.g.*,

H. changae e *M. flava* - Nó 73, *H. machadoi* e *M. melogramma* - Nó 77, e *H. barrigonae* e *Moenkhausia* sp. A - Nó 78).

Hipóteses de filogenia molecular apontavam as espécies do grupo *M. colletii* proximamente relacionadas à *H. unilineatus* (Mirande, 2019), mas o presente estudo não corroborou essa hipótese. Entretanto, apesar da monofilia do grupo ter sido sustentada, ressalta-se a importância de análises de mais caracteres e táxons terminais para que o relacionamento desse grupo com os demais caracídeos seja estabelecido. Apenas assim rearranjos taxonômicos poderão ser realizados.

REFERÊNCIAS

- Aiello, B. R., T. A. Stewart & M. E. Hale. 2016. Mechanosensation in an adipose fin. *Proceedings of the Royal Society B*; 283: 20152794.
- Albert, J., P. Petry & R. Reis. 2011. Major biogeographic and phylogenetic patterns. In J. Alberts and R. Reis (editores). *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*: 21–57. Berkeley: University of California Press.
- Amorim, D. S. 1997. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. São Paulo: Sociedade Brasileira de Entomologia. 276p.
- Arbeláez, F., G. Galvis, J. I. Mojica & S. Duque. 2004. Composition and richness of the ichthyofauna in a terra firme forest stream of the Colombian Amazon. *Amazoniana*, 17(1/2): 95-107.
- Axelrod, H. R., W. E. Burgess, N. Pronek & J. G. Walls. 1995. *Dr. Axelrod's atlas of freshwater aquarium fishes*. 8th ed. Neptune City: T. F. H. Publications.
- Azevedo-Santos, V. M. & R. C. Benine. 2016. A new species of *Moenkhausia* (Characiformes, Characidae) from the Içá River, Amazon Basin, northern Brazil. *Zoosystematics and Evolution*, 92(2): 203-209.
- Benine, R. C. 2004. Análise filogenética do gênero *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 (Characiformes: Characidae) com uma revisão dos táxons do alto Rio Paraná. Botucatu: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. (Tese de Doutorado, não publicada). 317p.
- Bertaco, V. A. 2008. Taxonomy and Phylogeny of the Neotropical Fish Genus *Hemibrycon* Günther, 1864 (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). Porto Alegre: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. (Tese de Doutorado, não publicada). 296p.
- Britzke, R., W. P. Troy, C. Oliveira & R. Benine. 2018. Description of a new species of *Moenkhausia* (Characiformes: Characidae) from the upper Paraguay basin, Central Brazil, with comments on its phylogenetic relationships. *Neotropical Ichthyology*, 16(2): e170086.
- Buckup, P. A., N. A. Menezes & M. A. S. Ghazzi. 2007. *Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil*, editors. Rio de Janeiro: Museu Nacional (Série Livros; 23).
- Bührnheim C. M. 2006. Sistemática de *Odontostilbe* Cope, 1870 com a Proposição de uma Nova Tribo Odontostilbini e Redefinição dos Gêneros *Incertae Sedis* de Cheirodontinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). Porto Alegre: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. (Tese de Doutorado, não publicada). 315p.

- Cabalzar, A. (Org.). Peixe e Gente no alto rio Tiquié: conhecimentos tukano e tuyuka, ictiologia, etnologia. São Paulo: Instituto Socioambiental, 2005.
- Calcagnotto, D., S. A. Schaefer & R. de Salle. 2005. Relationships among Characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36: 135-153.
- Carvalho, F. R., V. A. Bertaco & F. C. Jerep. 2010. *Hemigrammus tocantinsi*: a new species from the upper rio Tocantins basin, Central Brazil (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 8(2): 247-254.
- Castro, R. M. C. & M. M. C. Castro. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysii). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia*, 3(1): 25-32.
- Costa, W. J. E. M. 1994. Description of two new species of the genus *Moenkhausia* (Characiformes: Characidae) from the Central Brazil. *Zoologischer Anzeiger*, 232 (1-2): 21-29.
- Dagosta, F. C. P. & M. de Pinna. 2019. The fishes of the Amazon: distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, n.431, 163 pp.
- Darlim, G. & M. M. F. Marinho. 2018. *Moenkhausia lepidura* (Kner, 1858) Characiformes, Characidae): osteology and relationships. *Biota Neotropica*, 18(4): e20180546.
- Durbin, M. L. 1909. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908. Report n°. 2. A new genus and twelve new species of tetragonopterid characins. *Annals of the Carnegie Museum*, 6(1): 55-72.
- Eigenmann, C. H. 1903. New genera of South American fresh-water fishes, and new names for old genera. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 45: 144-148.
- Eigenmann, C. H. 1908. Preliminary descriptions of new genera and species of tetragonopterid characins (Zoölogical Results of the Thayer Brazilian expedition). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 52:91-106.
- Eigenmann, C. H. 1910. Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. In: Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia 1896-1899. *Zoology*, 3(4): 375-511.
- Eigenmann, C. H. 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 5: 1-578, pranchas I-CIII.

- Eigenmann, C. H. 1917. The American Characidae. Part I. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, 43(1): 1-102, 16pls.
- Eigenmann, C. H. & R. S. Eigenmann. 1891. A catalogue of the freshwater fishes of South America. Proceedings of the United States National Museum, 14 (842): 1-82.
- Ferreira, K. M. 2007. Análise filogenética e revisão taxonômica do gênero *Knodus* Eigenmann, 1911 (Characiformes: Characidae). Ribeirão Preto: Universidade de São Paulo. (Tese de Doutorado, não publicada). 577p.
- Fink, W. L. & S. H. Weitzman. 1974. The so-called Cheirodontin fishes of Central America with description of two new species (Pisces, Characidae). Smithsonian Contribution to Zoology, 172: 1-46.
- Fowler, H. W. 1948. Os peixes de água doce do Brasil. São Paulo (SP): Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo, vol. 6, No. 1.
- Fricke, R., W. N. Eschmeyer & R. Van der Laan (eds). 2019. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 22 jun 2019.
- Fricke, R., W. N. Eschmeyer & J. D. Fong. 2019. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Species by Family/Subfamily. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>) . Electronic version accessed 22 jun 2019.
- Galacatos, K., R. Barriga-Salazar & D. J. Stewart. 2004. Seasonal and habitat influences on fish communities within the lower Yasuni River basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fishes*, 71:33-51.
- Galacatos, K., D. J. Stewart & M. Ibarra. 1996. Fish community patterns of lagoons and associated tributaries in the Ecuadorian Amazon. *Copeia*, 1996(4):875-94.
- Galvis, G., J. I. Mojica, S. R. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-Duarte, M. Arce, A. Gutiérrez, L. F. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano, F. Arbeláez, E. Prieto & M. Leiva. 2006. Peces del alto Amazonas – Región de Leticia. Bogotá (DC): Conservación Internacional. (Serie de guías tropicales de campo 5).
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. T.F.H. Publications, Neptune City, New Jersey. 672p.
- Géry, J. 1992. Description de deux nouvelles espèces proches de *Moenkhausia lepidura* (Kner) (Poissons, Characiformes, Tetragonopterinae), avec une revue du groupe. *Revue Française d'Aquariologie*, 19 (3): 69-78.

- Goloboff, P. A. & S. A. Catalano. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3): 221-238.
- Gotelli, N. J. & A. M. Ellison. 2011. *Princípios de Estatística em Ecologia*. Porto Alegre, Artmed. 528p.
- Günther, A. 1864. *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiidae in the collection of the British Museum*. London. v. 5.
- Helfman, G. S., B. B. Collette, D. E. Facey & B. W. Bowen. 2009. *The diversity of fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. 2nd ed. Wiley-Blackwell.
- Ibarra, M. & D. J. Stewart. 1987. Catalogue of type specimens of Recent fishes in Field Museum of Natural History. *Fieldiana Zoology (New Series)*, 35: 1-112.
- Ibarra, M. & D. J. Stewart. 1989. Longitudinal zonation of sandy beaches fishes in the Napo River basin, eastern Ecuador. *Copeia*, 1989(2):364-81.
- Jarduli, L. R., A. Claro-García & O. A. Shibatta. 2014. Ichthyofauna of the rio Araguaia basin, states of Mato Grosso and Goiás, Brazil. *Check List*, 10(3): 483–515.
- Javonillo, R., L. R. Malabarba, S. H. Weitzman & J. R. Burns. 2010. Relationships among major lineages of characid fishes (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), based on molecular sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54: 498-511.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries & D. M. Williams. 1998. *Cladistics – The theory and practice of parcimony analysis*. Oxford: Oxford University Press. 228 p.
- Lasso, C. A., J. I. Mojica, J. S. Usma, J. A. Maldonado-Ocampo, C. DoNascimento, D. C. Taphorn, F. Provenzano, O. M. Lasso-Alcalá, G. Galvis, L. Vásquez, M. Lugo, A. Machado-Allison, R. Royero, C. Suárez, C. & A. Ortega-Lara. 2004. Peces de la cuenca del rio Orinoco. Parte I: lista de especies y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana*, 5(2):95-158.
- Lévêque, C., T. Oberdorff, D. Paugy, M. L. J. Stiassny & P. A. Tedesco. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 545-567.
- Lima, F. C. T. & J. L. O. Birindelli. 2006. *Moenkhausia petymbuaba*, a new species of characid from the Serra do Cachimbo, Rio Xingu basin, Brazil (Characiformes: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17 (1): 53-58.
- Lima, F. C. T., L. R. Malabarba, P. A. Buckup, J. F. P., R. P. Vari, A. Harold, R. Benine, O. Oyakawa, C. S. Pavanelli, N. A. Menezes, C. A. S. Lucena, M. C. S. L. Malabarba, Z. M.

- S. Lucena, R. E. Reis, F. Langeani, L. Casatti, V. A. Bertaco, C. Moreira, & P. H. F. Lucinda. 2003. Genera *Incertae Sedis* in Characidae, p. 106-169. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris-Jr. (Orgs.). Check list of freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 729p.
- Lima, F. C. T., P. A. Backup, N. A. Menezes, C. A. S. Lucena, Z. M. S. Lucena, M. Toledo-Pizza & A. Zanata. 2007. Família Characidae: gêneros *incertae sedis*. Pp. 44-62. In: Backup, P. A., N. A. Menezes & M. S. Ghazzi (orgs). Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Rio de Janeiro, Museu Nacional, 195p.
- Lima, F. C. T., T. H. S. Pires, W. M. Ohara, F. C. Jerep, F. R. Carvalho, M. M. F. Marinho & J. A. S. Zuanon. 2013. Characidae. Pp. 213-395. In: L. J. de Queiroz, G. Torrente-Vilara, W. M. Ohara, T. H. S. Pires, J. A. S. Zuanon, C. Dória (Orgs.). Peixes do rio Madeira, volume I, a ictiofauna do rio Madeira, São Paulo: Dialeto Latin American Documentary.
- Lucena, C. A. S. 1993. Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). Tese de doutorado não publicada, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. 158p.
- Machado-Allison, A. 1983. Estudios sobre la subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la subfamilia. Acta Biológica Venezuéllica, 11(4): 145-196.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 2019. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61.
- Malabarba, M. C. S. L. & L. R. Malabarba. 2010. Biogeography of Characiforms: an evaluation of the available information of fóssil and extant taxa. P.p. 317-336. In: Nelson, J. S., H. P. Schultze, & M. V. Wilson. (Orgs.). Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 480p.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia, 16(1): 67-151.
- Maldonado-Ocampo, J. A., R. P. Vari & J. S. Usma. 2008. Checklist of the freshwater fishes of Colombia. Biota Colombiana, 9(2): 143-237.
- Mariguela, T. C., R. C. Benine, K. T. Abe, G. S. Avelino & C. Oliveira. 2013. Molecular phylogeny of *Moenkhausia* (Characidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA evidence. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 51: 327–332.

- Marinho, M. M. F. 2009. Análise filogenética e revisão taxonômica das espécies de *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 do grupo *M. lepidura* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). São José do Rio Preto: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, 2009. (Dissertação de Mestrado, não publicada). 252p.
- Marinho, M. M. F. & F. Langeani. 2016. Reconciling more than 150 years of taxonomic confusion: the true identity of *Moenkhausia lepidura*, with a key to the species of the *M. lepidura* group (Characiformes: Characidae). *Zootaxa*, 4107(3): 338–352.
- Marinho, M. M. F. & J. L. O. Birindelli. 2013. Redescription of *Astyanax multidentis* Eigenmann, 1908 (Characiformes: Characidae), a small characid of the Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology*, 11(1):45-54.
- Mattox, G. M. T & M. Toledo-Piza. 2012. Phylogenetic study of the Characinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165: 809-915.
- Menezes, N. A. & S. H. Weitzman. 1990. Two new species of *Mimagoniates* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae), their phylogeny and biogeography and a key to the glandulocaudin fishes of Brazil and Paraguay. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103(2): 380-426.
- Mirande, J. M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25: 1-40.
- Mirande, J. M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, 8(3): 385-568.
- Mirande, J. M. 2019. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). *Cladistics*, 35:282-300.
- Nelson, G. & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press, 567p.
- Oliveira, C., G. S. Avelino, K. T. Abe, T. C. Mariguela, R. C. Benine, G. Orti, R. P. Vari & R. M. C. Castro. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 1–25.
- Ortega, H., J. I. Mojica, J. C. Alonso & M. Hidalgo. 2006. Listado de los peces de la Cuenca del río Putamayo en su sector colombo – peruano. *Biota Colombiana*, 7(1): 95-112.
- Ortí, G. 1997. The radiation of Characiform fishes: evidence from mitochondrial and nuclear DNA sequences, p. 215-239. In: *Molecular systematics of fishes*, Kocher, T. D & C. Stepien (Eds.). Academic Press, San Diego, California.

- Ota, R. P. 2015. Revisão taxonômica e Filogenia morfológica de *Metynnis* Cope, 1878 (Characiformes: Serrasalminidae). Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. (Tese de Doutorado, não publicada). 479p.
- Ota, R. P., F. C. T. Lima & C. S. Pavanelli. 2014. A new species of *Hemigrammus* Gill, 1858 (Characiformes: Characidae) from the rio Madeira and rio Paraguay basins, with redescription of *H. lunatus*. *Neotropical Ichthyology*, 12(2): 265-279.
- Ota, R. P., F. C. T. Lima & M. H. Hidalgo. 2019. Description of a new *Hemigrammus* Gill (Characiformes: Characidae) from the rio Madeira basin in Peru and Bolivia. *Zootaxa*, 4577(2): 335-347.
- Petrolli, M. G. 2017. Análise filogenética do complexo de espécies *Moenkhausia jamesi* (*sensu* Petrolli & Benine) (Characiformes, Characidae). Dissertação não publicada. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, SP. 112p.
- Petrolli, M. G., V. M. Azevedo-Santos & R. C. Benine. 2016. *Moenkhausia venerei* (Characiformes: Characidae), a new species from the rio Araguaia, Central Brazil. *Zootaxa*, 4105(2): 159-170.
- Peres-Neto, P. R., D. A. Jackson & K. M. Somers. 2003. Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology*, 84(9): 2347-2363.
- Planquette, P., P. Keith, P-Y. Le Bail. 1996. Atlas des poissons d'eau douce de Guyane, tome 1. Muséum National d'Histoire Naturelle, Ministère de l'Environnement, Paris.
- Reis, R. E. 1989. Systematic revision of the Neotropical characid subfamily Stethaprioninae (Pisces, Characiformes). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, 2(6): 3-86.
- Reis, R. E. 2003. Subfamily Tetragonopterinae, p. 215. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris-Jr. (Orgs.). Check list of freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 729p.
- Serra, J. P. 2010. Análise Filogenética das Espécies de *Hemigrammus* Gill, 1858 (Characiformes, Characidae). São José do Rio Preto: Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. (Tese de Doutorado, não publicada). 335p.
- Soares, I. M. & C. M. Bührnheim. 2016. A new species of *Moenkhausia* Eigenmann 1903 (Characiformes: Characidae) from Amazon basin, Brazil. *Zootaxa*, 4208(4): 392-400.
- Steindachner, F. 1882. *Anzeiger der Kaiserlichen akademie de Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche classe. Wien.*

- Steindachner, F. 1883. Beiträge zur Kenntniss der Flussfische Südamerika's. IV. I. Bericht über eine seine Sammlung von Fischen aus dem Huallaga in dem Besitze des kgl. zoologischen Museums in Dresden. – Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Wien, 46: 1-16.
- Stewart, T. A., W. L. Smith & M. I. Coates. 2014. The origins of adipose fins: an analysis of homoplasy and the serial homology of vertebrate appendages. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20133120.
- Swofford, D. L. & J. Sullivan. 2009. Phylogeny inference based on parsimony and other methods using PAUP*, p. 267-312. In: *The Phylogenetic Handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. 2nd ed. Lemey, P., M. Salemi & A-M. Vandamme (Eds.). Cambridge University Press, New York.
- Taphorn B., D. C. 2003. Manual de identificación y biología de los peces Characiformes de la Cuenca del rio Apure en Venezuela. BioCentro. Guanare, estado Portuguesa, Venezuela. 446p.
- Taylor, W. R. & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage. *Cybiurn*, 9(2): 107-119.
- Ulrey, A. B. 1895. The South American Characinidae collected by Charles Frederick Hartt. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 8: 257-300.
- Vari, R. P. 1998. Higher level phylogenetic concepts within Characiformes (Ostariophysi), a historical review, p. 111-122. In: *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds). EDIPUCRS, Porto Alegre, 603p.
- Vari, R. P. & J. C. Howe. 1991. Catalog of type specimens of Recent fishes in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. 1. Characiformes (Teleostei, Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 517: 1-52.
- Venere, P. C. & V. Garutti. 2011. Peixes do Cerrado, Parque Estadual da Serra Azul, Rio Araguaia, MT. Rima Editora, São Carlos, 220 pp.
- Vieira, C. S., R. Bartolette & M. F. G. Brito. 2016. Comparative morphology of bony hooks of the anal and pelvic fin in six neotropical characid fishes (Ostariophysi: Characiformes). *Zoologischer Anzeiger* 260: 57-62.
- Wallace, A. R. Peixes do Rio Negro – Fishes of the Rio Negro. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, Imprensa Oficial do Estado, 2002.

- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: John Wiley & Sons. 439p.
- Wiley E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks & V. A. Funk. 1991. *The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures*. Lawrence: The University of Kansas. 158p.
- Weitzman, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 8(1): 3-77.
- Weitzman, S. H. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae, with a new classification of stomiatooid families. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 153: 327-478.
- Weitzman, S. H. & L. Palmer. 1997. A new species of *Hyphessobrycon* (Teleostei: Characidae) from the Neblina region of Venezuela and Brazil, with comments on the putative 'rosy tetra clade'. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 7(3): 209-242.
- Weitzman, S. H. & W. L. Fink. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of New World characiforms. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 150: 339-95.
- Zanata, A. & R. Vari. 2005. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2005, 145: 1-144.