

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 25/11/2024.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de São José do Rio Preto

Wellington Junio Marques Frisoni

**Análise filogenética de Hypoptopomatinae com ênfase em
Microlepidogaster Eigenmann & Eigenmann, 1889 (Siluriformes:
Loricariidae)**

São José do Rio Preto

2022

Wellington Junio Marques Frisoni

**Análise filogenética de Hypoptopomatinae com ênfase em
Microlepidogaster Eigenmann & Eigenmann, 1889 (Loricariidae:
Hypoptopomatinae)**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, com ênfase na área de Sistemática e Evolução, no Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Francisco Langeani Neto

Coorientadora: Profa. Dra. Fernanda de Oliveira Martins

São José do Rio Preto

2022

F917a

Frisoni, Wellington Junio Marques

Análise filogenética de Hypoptopomatinae com ênfase em Microlepidogaster
Eigenmann & Eigenmann, 1889 (Siluriformes: Loricariidae) / Wellington Junio
Marques Frisoni. -- São José do Rio Preto, 2022

263 p. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto
de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto

Orientador: Francisco Langeani Neto

Coorientadora: Fernanda de Oliveira Martins

1. Filogenia. 2. Peixe de água doce. 3. Taxonomia. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e
Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Wellington Junio Marques Frisoni

**Análise filogenética de Hypoptopomatinae com ênfase em
Microlepidogaster Eigenmann & Eigenmann, 1889 (Loricariidae:
Hypoptopomatinae)**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, com ênfase na área de Sistemática e Evolução, no Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

COMISSÃO EXAMINADORA

Titulares

Prof. Dr. Francisco Langeani Neto

Universidade Estadual Paulista, campus de São José do Rio Preto

Orientador

Prof. Dr. Gabriel de Sousa da Costa e Silva

Universidade Estadual Paulista, campus de Botucatu

Profa. Dra. Lilian Casatti

Universidade Estadual Paulista, campus de São José do Rio Preto

Suplentes

Prof. Dr. Marcel Santos de Araújo

Universidade Federal de São Carlos (UFSCar)

Profa. Dra. Arieli Matheus Cherobim

Universidade Estadual Paulista, campus de São José do Rio Preto

São José do Rio Preto

25 de novembro de 2022

*Dedico esse trabalho a minha mãe e ao
nosso querido Ori.*

Agradecimentos

Primeiramente, gostaria de agradecer ao Prof. Dr. Francisco Langeani pela orientação e pela paciência.

A Profa. Dra. Fernanda de Oliveira Martins por compartilhar seu conhecimento sobre os hypoptopomatíneos e análise do material de *Microlepidogaster discontenta* e *M. roseae*.

A Profa. Dra. Lillian Casatti, aos professores Dr. Fernando Rogério de Carvalho, Dr. Fernando Barbosa Noll e Dr. Diego José Santana Silva por participarem da banca de qualificação e sua contribuição para o trabalho.

Ao Dr. Gabriel de Sousa da Costa e Silva, Dr. Marcel dos Santos Araújo por participarem da comissão examinadora da defesa, muito obrigado.

Aos colegas de laboratório, Ari, Laís, Rose, Isabel, Poliana, Nathalia, Vitor, e em especialmente a Ana Cláudia dos Santos, por sanar todas as minhas dúvidas sobre o processo seletivo e pela bibliografia compartilhada.

Aos colegas da ecologia, Bianca, Gabriel Brejão, sua esposa Bruna, Jaque, Bea, Gui, Victoria e Yullia, pelos churrascos e momentos de descontração.

Ao Arturo Angulo Sibaja, pelos momentos de descontração e incentivo.

Aos professores da Unirp, especialmente ao Prof. Dr. Thiago Scremin Pereira.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Deixo aqui meu muito obrigado ao pessoal da portaria e da limpeza da Unesp/Ibilce.

Por fim, agradeço aos profissionais da saúde no combate à Covid-19.

Aviso

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

Notice

This dissertation is part of the requirements for the master's degree in biodiversity and should not be taken as a scientific publication. Therefore, new information, opinions, and hypotheses, are not available in the scientific literature. Interested people ought to be aware of those public references to this study should be done only after previous acceptance of the author.

RESUMO

Microlepidogaster foi descrito originalmente por Eigenmann & Eigenmann 1889, considerado por um longo tempo como sinônimo-júnior de *Otocinclus*. Posteriormente, ocorreram diversos eventos envolvendo o gênero, desde inclusões de espécies a realocações. Com a descrição de novas espécies, as relações filogenéticas envolvendo o gênero mostram-se incertas. Portanto, com base nas evidências do problema taxonômico, o presente estudo teve como objetivo principal analisar filogeneticamente Hypoptopomatinae com ênfase em *Microlepidogaster*. Como objetivos específicos, buscou-se testar a monofilia do gênero e sua relação com os demais representantes da subfamília; construir diagnoses para suas espécies; avaliar e comentar os caracteres que têm sido utilizados para estabelecer relações entre os Hypoptopomatinae. Adicionalmente, foi elaborada uma chave para identificação das espécies pertencentes ao gênero. A análise filogenética foi realizada com base em 123 caracteres morfológicos, analisados em 105 táxons terminais, no qual o grupo interno é representado por todas as espécies de *Microlepidogaster* descritas até o momento, assim como os demais representantes de Hypoptopomatinae. Como grupo externo, foram incluídas representantes das outras seis subfamílias de Loricariidae (*sensu* Pereira & Reis, 2017): Delturinae, Lithogeninae, Loricariinae, Hypostominae e Neoplecostominae. As análises resultaram em 12 árvores igualmente parcimoniosas, com as quais foi construído um cladograma de consenso estrito, em que *Microlepidogaster* não resulta como um grupo natural, na qual a relação *strictu sensu* inclui apenas (*Microlepidogaster dimorpha* + *M. perforata*). Além do mais, *Microlepidogaster arachas* e *M. longicolla* mostram-se mais relacionadas a *Microlepidogaster dimorpha* e *M. perforata*. Em contrapartida, *Microlepidogaster discontenta*, *M. discus* e *M. negomata* caem em posições mais relacionadas a outros Hypoptopomatinae e longe de *Microlepidogaster sensu stricto*.

Palavras-chaves: Sistemática. Cascudinhos. Osteologia. Região Neotropical.

ABSTRACT

Microlepidogaster was originally described by Eigenmann & Eigenmann, 1889 and regarded for a long time as a junior synonym of *Otocinclus*. Subsequently, there were several events involving the genus, from inclusions of species to relocations. With the description of new species, phylogenetic relationships involving the genus are uncertain. Therefore, based on the evidence of the taxonomic problem, the present study had as its main objective to analyze hypoptopomatinae phylogenetically with an emphasis on *Microlepidogaster*. As specific objectives, we sought to test the monophyly of the genre and its relationship with the other representatives of the subfamily; build diagnoses for their species; evaluate and comment on the characters that have been used to establish relationships between Hypoptopomatinae. Additionally, a key was elaborated to identify the species belonging to the genus. Phylogenetic analysis was performed based on 123 morphological characters, analyzed in 105 terminal taxa, in which the internal group is represented by all *Microlepidogaster species* described so far, as well as the other representatives of Hypoptopomatinae. Representatives of the other six subfamilies of Loricariidae (*sensu* Pereira & Reis, 2017) were included: Delturinae, Lithogeninae, Loricariinae, Hypostominae, and Neoplecostominae. The analyses resulted in 12 equally parsimonious trees, with which a cladogram of strict consensus was constructed, in which *Microlepidogaster* does not result as a natural group, in which the *strictu sensu* relationship includes only (*Microlepidogaster dimorpha* + *M. perforata*). What's more, *Microlepidogaster arachas* and *M. longicolla* are more related to *Microlepidogaster dimorpha* and *M. perforata*. In contrast, *Microlepidogaster discontenta*, *M. discus*, and *M. negomata* fall into positions more related to other Hypoptopomatinae and away from *Microlepidogaster sensu strictu*.

Keywords: Systematics. Cascudinhos. Osteology. Neotropical Region.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Matriz de dados com 123 caracteres e 105 táxons incluídos na análise filogenética	78
--	----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Cladograma de consenso estrito com as relações filogenéticas de Neoplecostominae e Hypoptopomatinae segundo Rosa <i>et al.</i> (2020)	88
Figura 2. Cladograma de consenso estrito obtido por Schaefer (1991) e retirado de Schaefer (1998). LAH = táxon composto (Loricariinae, Ancistrinae, Hypostominae)	89
Figura 3. Resultado da análise filogenética de Hypoptopomatinae realizada por Schaefer (1998). Fonte: Schaefer (1998)	90
Figura 4. Cladograma de consenso estrito com as relações de Hypoptopomatinae segundo Lehmann (2006)	91
Figura 5. Cladograma de consenso estrito com as relações filogenéticas de Hypoptopomatinae segundo Calegari (2010).....	92
Figura 6. Cladograma de consenso estrito com as relações de Hypoptopomatinae segundo Martins <i>et al.</i> (2014).....	93
Figura 7. Cladograma de consenso estrito com as relações de Hypoptopomatinae segundo Martins (2016)	94
Figura 8. Cladograma de consenso estrito construído com a matriz original de Martins (2016) com adição de <i>Microlepidogaster discontenta</i> a partir das 36 árvores igualmente parcimoniosas encontradas (1747 passos, IC=0,09; IR=0,47)	95
Figura 9. Cladograma de consenso estrito construído a partir das 12 árvores igualmente parcimoniosas encontradas (1747 passos, IC=0,11; IR=0,58). Numerais superiores indicam o número do clado.....	96
Figura 10.1. Detalhe do cladograma de consenso estrito. Símbolos pretos indicam as sinapomorfias exclusivas e brancos as sinapomorfias não exclusivas. Números superiores e inferiores indicam o caráter e estado, respectivamente.....	97
Figura 10.2. Detalhe do cladograma de consenso estrito. Símbolos pretos indicam as sinapomorfias exclusivas e brancos as sinapomorfias não exclusivas. Números superiores e inferiores indicam o caráter e estado, respectivamente.....	98

Figura 10.3. Detalhe do cladograma de consenso estrito. Símbolos pretos indicam as sinapomorfias exclusivas e brancos as sinapomorfias não exclusivas. Números superiores e inferiores indicam o caráter e estado, respectivamente.....	99
Figura 10.4. Detalhe do cladograma de consenso estrito. Símbolos pretos indicam as sinapomorfias exclusivas e brancos as sinapomorfias não exclusivas. Números superiores e inferiores indicam o caráter e estado, respectivamente.....	100
Figura 10.5. Detalhe do cladograma de consenso estrito. Símbolos pretos indicam as sinapomorfias exclusivas e brancos as sinapomorfias não exclusivas. Números superiores e inferiores indicam o caráter e estado, respectivamente.....	101
Figura 10.6. Detalhe do cladograma de consenso estrito. Símbolos pretos indicam as sinapomorfias exclusivas e brancos as sinapomorfias não exclusivas. Números superiores e inferiores indicam o caráter e estado, respectivamente.....	102
Figura 10.7. Detalhe do cladograma de consenso estrito. Símbolos pretos indicam as sinapomorfias exclusivas e brancos as sinapomorfias não exclusivas. Números superiores e inferiores indicam o caráter e estado, respectivamente.....	103
Figura 11. Distribuição Geográfica das espécies de <i>Microlepidogaster</i>	104
Figura 12. Aba de sustentação do etmoide lateral em vista ventral. A) curta, contactando o infraorbital 3 próximo à borda da cápsula nasal, <i>Pseudotocinclus tietensis</i> , DZSJRP 18764, fêmea, 44,71 mm CP. B) longa, contactando o infraorbital 3 lateralmente, longe da borda da cápsula nasal, <i>Otocinclus hoppei</i> , DZSJRP 14685, fêmea, 29,48 mm CP. Seta preta: indicando a aba de sustentação do etmoide lateral. Círculo preto: borda da capsula nasal. Escala 0.8 mm.	105
Figura 13. Série infraorbital, em vista lateral. <i>Pseudotothyris janeirensis</i> , DZSJRP 12518, fêmea, 23,12 mm CP. Seta preta: indicando a ausência do canal no infraorbital 1. Escala 2 mm.....	106
Figura 14. Suspensório. Vista mesial, lado esquerdo. Forame no hiomandibular ausente, <i>Microlepidogaster negomata</i> , DZSJRP 021003, 38,10 mm CP, macho. Seta preta: porção dorsal do hiomandibular. Escala 1 mm	107
Figura 15. Crânio em vista ventral. A) Margem ventral do pré-opérculo não refletida medialmente, <i>Lithogenes wahari</i> , MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. B) Refletida medialmente, formando uma lâmina medial à placa com canal 1 (cp1),	

Microlepidogaster dimorpha, DZSJRP 12332, parátipo, 30,04 mm CP, macho. Seta preta: indicando a margem ventral do pré-opérculo. Escala 0.8 mm 108

Figura 16. Placa faríngea superior, vista dorsal. **A)** grande, igual ou maior que 50% do comprimento do ceratobranquial 5, *Hypostomus ancistroides*, DZSJRP 13311, 54,01 mm CP, sexo indeterminado. **B)** pequena, seu comprimento menor que 50% do comprimento do ceratobranquial 5, *Lithogenes wahari*, MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando a placa faríngea superior. Seta vermelha: ceratobranquial 5. Escala 1 mm 109

Figura 17. Processo acessório do ceratobranquial 1, vista dorsal. **A)** Larguras equivalente ou processo acessório mais delgado, *Pareiorhaphis hystrix*, DZSJRP 13714, 49,83 mm CP, sexo indeterminado, fêmea. **B)** Processo acessório consideravelmente mais largo em relação ao ceratobranquial, podendo ser até 2 vezes mais largo, *Otocinclus hoppei*, DZSJRP 14685, 29,48 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando o processo acessório do ceratobranquial 1. Escala 1mm 110

Figura 18. Aparelho branquial, vista dorsal. **A)** ausência do elemento acessório do ceratobranquial 4, *Otocinclus affinis*, DZSJRP 7610, 31,51mm CP, sexo indeterminado. **B)** presente com uma ou duas projeções laterais, em forma de L ou T invertido, *Microlepidogaster arachas*, DZSJRP 9078, 39,04 mm CP, fêmea. **C)** presente, em forma de bastão, sem projeções laterais, *Microlepidogaster dimorpha*, DZSJRP 12332, parátipo, 30,04 mm CP, macho. **D)** presente, ovóide, *Lithogenes wahari*, MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Círculo preto: evidenciando a ausência do elemento acessório do ceratobranquial 4. Seta preta: indicando o elemento acessório do ceratobranquial 4. Escala 0.8 mm 111

Figura 19. Dentes do ceratobranquial 5, vista laterodorsal. **A)** Alinhados em uma única série próxima a borda, *Otocinclus hoppei*, DZSJRP 14685, 29,48 mm CP, fêmea. **B)** Ausentes, *Otocinclus mura*, DZSJRP 19751, 27,56 mm CP, macho. Seta preta: indicando a localização dos dentes. Escala 5 mm 112

Figura 20. Aparelho branquial, vista ventral. *Lithogenes wahari*, MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando o infrafarinobranquial 3 sem o processo dorsomesial. Escala 1 mm 113

Figura 21. Porção remanescente das parapófises das vértebras 4 e 5, vista lateral. Não exposta lateralmente, *Lithogenes wahari*, MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Escala 1 mm 114

Figura 22. Local de articulação entre a costela e espinho neural da vértebra 6, vista dorsal. **A)** Anterior, próxima a borda, *Lithogenes wahari*, MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. **B)** Mesial, região mediana do espinho neural, *Gymnotocinclus anosteos*, UFRGS 11296, 43,66 mm CP, vista ventral. Seta preta: indicando o local da articulação. Escala 1 mm115

Figura 23. Número de costelas posteriores a costela da 6 vértebra, vista ventral, extremidade anterior do lado esquerdo. **A)** Dez ou mais, *Astroblepus* sp. MZUEL 13511, sem CP, sexo indeterminado. **B)** De duas a três, *Microlepidogaster longicolla*, DZSJRP 12453, parátipo, 39,67 mm CP, sexo indeterminado. **C)** De seis a oito, *Gymnotocinclus anosteos*, UFRGS 11296, 43,66 mm CP, macho maduro. **D)** De três a cinco, *Otocinclus hoppei*, DZSJRP 14685, 29,48 mm CP, fêmea. **E)** nove, *Kronichthys heylandi*, DZSJRP 12498, 49,43 mm CP, macho. **F)** Zero, *Otothyropsis* aff. *marapoama*, DZSJRP 7517, 31,37 mm CP, fêmea. Escala 1mm116

Figura 24. Articulação das costelas posteriores à costela da sexta vértebra, vista ventral. **A)** direta, *Kronichthys heylandi*, DZSJRP 12498, 49,43 mm CP, macho. **B)** por tecido conectivo, *Microlepidogaster dimorpha*, DZSJRP 12332, parátipo, 30,04 mm CP, macho. Seta preta: indicando a conexão com as vértebras. Escala 1.25 mm117

Figura 25. Contado do supraneural-primeiro radial proximal da nadadeira dorsal, vista lateral, lado esquerdo. *Acestridium martini*, LBP 4873, 53,00 mm CP, sexo indeterminado. Seta branca: indicando o local de contato. Escala 5 mm118

Figura 26. Placa nugal, em vista dorsal. *Microlepidogaster longicolla*, DZSJRP 12453, parátipo, 39,67 mm CP, sexo indeterminado. Seta preta: indicando a placa nugal. Seta branca: spinelet. Escala 2mm119

Figura 27. Processos transversais posteriores ao segundo pterigióforo da nadadeira dorsal, vista lateral. **A)** Zero, *Gymnotocinclus anosteos*, UFRGS 11296, 43,66 mm CP, macho. **B)** Um ou dois, *Eurycheilichthys pantherinus*, DZSJRP 11429, 37,03 mm CP, sexo indeterminado. **C)** Três ou quatro, *Pareiorhina carrancas*, DZSJRP 20995, CP e sexo indeterminado. **D)** Cinco ou seis, *Hirtella carinata*, MCP 45770, CP e sexo indeterminado. Seta preta: indicando o segundo pterigióforo. Seta branca: processos transversais. Escala 1 mm120

Figura 28. Tamanho dos processos transversais, vista dorsal. **A)** curtos, distantes das extremidades dos espinhos bífidos, *Epactionotus bilineatus*, DZSJRP 11358, 32,89

mm CP, fêmea. **B)** longos, alcançando ou ultrapassando as extremidades dos espinhos bífidos. *Microlepidogaster dimorpha*, DZSJRP 12332, parátipo, 30,04 mm CP, macho. Seta preta indicando os processos transversais. Escala 1 mm 121

Figura 29. Nadadeira adiposa, em vista lateral, lado esquerdo. **A)** presente, *Pareiorhaphis hystrix*, DZSJRP 13714, 49,83 mm CP, sexo indeterminado. **B)** ausente, *Microlepidogaster arachas*, DZSJRP 9078, 39,04 mm CP, fêmea. Escala 2.0 mm 122

Figura 30. Primeiro pterigióforo da nadadeira anal, em vista lateral, lado esquerdo. **A)** Contactando a 18^a vértebra ou posterior, *Lithogenes wahari*, MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. **B)** contactando a 15^a vértebra, *Microlepidogaster discus*, DZSJRP 19112, parátipo, 37,48 mm CP, fêmea. **C)** contactando a 12^a vértebra, *Oxyropsis acutirostra*, LBP 200881202, 28,44 mm CP, sexo indeterminado. Números romanos indicam o número da vértebra. Seta preta: indicando o local de contato do primeiro pterigióforo da nadadeira anal com a vértebra. Escala 0.8 mm 123

Figura 31. Número de raios ramificados da nadadeira caudal, em vista lateral, lado esquerdo. **A)** 11, *Astroblepus* sp., MZUEL 13511, sem CP e sexo. **B)** 14, *Microlepidogaster arachas*, DZSJRP 9078, 39,04 mm CP, fêmea. **C)** 12, *Otothyris lophophanes*, MNRJ 2985, 20,00 mm CP, sexo indeterminado. Figuras, a, b, c, escala 1mm. **D)** 10, *Acestridium martini*, LBP 4873, 53,03 mm CP, sexo indeterminado. Escala 5 mm 124

Figura 32. Cintura peitoral, vista ventral. *Microlepidogaster negomata*, DZSJRP 021003, 38,10 mm CP, macho. Seta preta: indicando a *arrector fossae* parcialmente fechada, abertura representada apenas por uma pequena fenestra na porção mediana. Escala 1mm 125

Figura 33. Largura do cleitro e coracoide na sínfise, vista ventral. *Acestridium martini*, LBP 4873, 53,00 mm CP, sexo indeterminado. Seta preta: indicando o coracoide. Seta branca: o cleitro. Seta azul: sínfise. Escala 1mm 126

Figura 34. Cintura peitoral, vista lateral direita. *Lithogenes wahari*, MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando o processo umeral do cleitro. Escala 1.6 mm 127

Figura 35. Cintura peitoral, vista posterior. *Microlepidogaster perforata*, DZSJRP 16171, 30,06 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando a parede dorsal do cleitro. Seta

branca: o contato do arco do mesocoracoide com a parede dorsal do cleitro. Escala 0.8 mm	128
Figura 36. Cintura peitoral, vista dorsal. <i>Microlepidogaster perforata</i> , DZSJRP 16171, 30,06 mm CP, fêmea. Forame extra na margem dorsal do cleitro, próximo a sínfise ausente. Seta preta: indicando a sínfise. Seta branca: forame dorsal do cleitro. Escala 0.8 mm	129
Figura 37. Basiptérigio, vista dorsal. <i>Lithogenes wahari</i> , MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando a porção posterior, totalmente aberta. Seta vermelha: processos anterolaterais não contactando-se na linha mediana e o processo anteromesial ausente. Escala 1mm	130
Figura 38. Odontódeos no raio simples da nadadeira pélvica, vista dorsal. A) espatulados, <i>Astroblepus</i> sp., MZUEL 13511, CP e sexo indeterminados. B) pontiagudos, <i>Microlepidogaster negomata</i> , DZSJRP 021003, 38,10 mm CP, macho. C) voltados mesialmente e externamente, <i>Lithogenes wahari</i> , MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Escala 0.8 mm. Figuras a, b, c , escala 4 mm.....	131
Figura 39. Série médio-dorsal de placas, vista lateral. A) truncada no meio da série, aproximadamente 7-10 placas faltantes, <i>Parotocinclus maculicauda</i> , DZSJRP 3137, 35,69 mm CP, macho. B) ausentes, <i>Acestridium martini</i> , LBP 4873, 53,00 mm CP, sexo indeterminado. Escala 0.8 mm. Seta preta: indicando a série dorsal. Seta branca: série mediana. Seta azul: série médio-ventral. Seta vermelha: série ventral. Seta laranja: série médio-dorsal. Escala 2.5 mm.....	132
Figura 40. Odontódeos das placas laterais, vista lateral, lado esquerdo, distribuídos aleatoriamente nas placas laterais, não formando séries alinhadas, <i>Parotocinclus maculicauda</i> , DZSJRP 3137, 35,69 mm CP, macho. Escala 0.8 mm	133
Figura 41. Placa pré-nasal única, vista dorsal. <i>Eurycheilichthys pantherinus</i> , DZSJRP 11429, 37,03 mm CP, sexo indeterminado. Retângulo indicando a ausência da placa pré-nasal. Escala 1 mm.....	134
Figura 42. Placas internasais, vista dorsal. <i>Otocinclus affinis</i> , DZSJRP 7610, 31,52 mm CP, sexo indeterminado. Seta preta: indicando a placa nasal. Retângulo indicando a ausência das placas internasais. Escala 1.25 mm	135

Figura 43. Crânio em vista lateral, lado direito, placa lateronasal ausente. <i>Microlepidogaster longicolla</i> , DZSJRP 12453, parátipo, 39,67 mm CP, sexo indeterminado. Escala 1 mm	136
Figura 44. Contato entre a placa pós-rostral 4 ou posterior, e a série infraorbital, vista lateral. A) presente, com os infraorbitais 2 e 3, <i>Hypoptopoma inexpectata</i> , DZSJRP 15807, 64,04 mm CP, macho. C) ausente, <i>Lithogenes wahari</i> , MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando a área nua. Escala 1 mm	137
Figura 45. Odontódeos da margem anterior ao focinho. <i>Epactionotus bilineatus</i> , DZSJRP 11358, 32,89 mm CP, fêmea. Seta preta: indicando os odontódeos dorsais. Seta branca: odontódeos ventrais. Escala 1.6 mm	138
Figura 46. Odontódeos na margem posterior do parieto-supraocipital, vista lateral. A) pouco desenvolvidos, semelhantes aos do restante da cabeça e corpo, <i>Otothyropsis</i> aff. <i>marapoama</i> , DZSJRP 7517, 31,37 mm CP, fêmea. B) bem desenvolvidos, maiores que a maioria do restante da cabeça e corpo, <i>Otothyris lophophanes</i> , MNRJ 22985, 20,00 mm CP, sexo indeterminado. Seta preta: indicando os odontódeos. Escala 2.5 mm	139
Figura 47. Barbilhão maxilar, vista ventral. <i>Lithogenes wahari</i> , MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, macho. Seta branca: indicando o barbilhão livre distalmente. Escala 2.5 mm.....	140
Figura 48. Cabeça, vista lateral. <i>Lithogenes wahari</i> , MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, macho. Seta indicando: ausência do opérculo da íris. Escala 2mm.....	141
Figura 49. Dimorfismo sexual, vista lateral. <i>Lithogenes wahari</i> , MZUSP 103074, parátipo, 53,10 mm CP, macho. Seta preta: indicando a ausência da aba de pele sobre o primeiro raio da nadadeira pélvica. Escala 2 mm.....	142
Figura 50. Dimorfismo sexual, no comprimento da nadadeira pélvica, vista ventral. A) <i>Neoplecostomus microps</i> , DZSJRP 20417, 87,00 mm CP, fêmea. B) DZSJRP 20417, 83,47 mm CP, macho. Seta branca: indicando o primeiro da nadadeira pélvica. Seta preta: papila urogenital. Escala 2 mm	143

LISTA DE ABREVIações

AA = ângulo articular

C = costela

CP1 = placa com canal 1

D = dentário

HM = hiomandibular

IO 1-5 = infraorbitais 1-5

MTP = metapterigoide

N = nasal

OP = opérculo

PAL = palatino

POP = pré-opérculo

PN = placa nasal

PR1-4 = placas pós-rostrais 1-4

Q = quadrado

RV6 = costela da 6 vértebra

SÚMARIO

1. Introdução Geral sobre Loricariidae e Hypoptopomatinae	11
1.1. Sistemática de <i>Microlepidogaster</i>	11
1.2. Objetivos	18
2. Material e Métodos	20
2.1. Análise Filogenética	20
2.2. Material para examinado para a Análise Filogenética	21
3. Resultados	28
3.1. Análise das relações filogenéticas	28
4. Discussão	40
4.1. Considerações gerais sobre Hypoptopomatinae	40
4.2. Considerações gerais sobre Hypoptopomatini	44
4.3. Relações filogenéticas para os gêneros de Hypoptopomatinae.....	47
4.4. Relações filogenéticas das espécies de <i>Microlepidogaster</i>	61
5. Conclusão	65
6. Chave de identificação para as espécies de <i>Microlepidogaster</i>	66
6.1. Diagnose para as espécies de <i>Microlepidogaster</i>	67
Referências	71
TABELAS	78
FIGURAS	88
APÊNDICE I- DESCRIÇÃO DOS CARACTERES E COMENTÁRIOS	144

1. Introdução Geral sobre Loricariidae e Hypoptopomatinae

Loricariidae é a família de Siluriformes com a maior diversidade de espécies, com aproximadamente 1038 espécies válidas e cerca de 20% delas descritas nos últimos 10 anos (Fricke *et al.*, 2022). A família é dividida em seis subfamílias: Lithogeninae, Delturinae, Rhinelepininae, Loricarinae, Hypoptopomatinae e Hypostominae (Fricke *et al.*, 2022).

Hypoptopomatinae possui 261 espécies válidas, agrupadas em 32 gêneros, sendo 87 delas descritas nos últimos 10 anos (Fricke *et al.*, 2022). Conhecidos popularmente como “cascudinhos” por possuírem tamanhos entre 20-35 mm de comprimento padrão (Schaefer, 1991, 2003), são geralmente encontrados associados à vegetação marginal (Schaefer, 2003a). São primariamente herbívoros, como os outros membros da família, e normalmente encontrados associados a galhos de árvores submersos e macrófitas aquáticas (Schaefer, 1998). Apresentam uma distribuição cis-andina, desde a Venezuela até o norte da Argentina (Schaefer, 1998, 2003) e possuem baixa capacidade de dispersão (Schaefer, 1997).

O primeiro estudo filogenético baseado em caracteres morfológicos para Hypoptopomatinae foi realizado por Schaefer (1991). Posteriormente, surgiram outros estudos como Schaefer (1998), Gauger & Buckup (2005), Ribeiro *et al.* (2005), Lehmann (2006), Calegari (2010) e Martins *et al.* (2014).

Montoya-Burgos *et al.* (1998) foram os primeiros a utilizar dados moleculares para o grupo, usando sequências de rRNA. Posteriormente, Cramer *et al.* (2007), Chiachio *et al.* (2008), Cramer *et al.* (2011), Roxo *et al.* (2014) e Roxo *et al.* (2019) basearam-se em dados moleculares em suas análises filogenéticas. Recentemente, caracteres da anatomia do sistema nervoso central vêm sendo incluídos em análises filogenéticas (e.g. Angulo, 2019, Rosa, 2015; Rosa *et al.*, 2020 (Fig. 1).

1.1 Sistemática de *Microlepidogaster*

Eigenmann & Eigenmann (1889) descrevem *Microlepidogaster* com base em três características diagnósticas: **1)** abdômen coberto com minúsculas placas granulosas; **2)** nadadeira dorsal inserida posteriormente às nadadeiras pélvicas; **3)** placa humeral (=pterótico composto) perfurada. Além disso, Eigenmann & Eigenmann

(1889) também utilizaram a ausência da nadadeira adiposa (vs. presença da nadadeira adiposa em *Hypoptopoma* e *Parotocinclus*, um subgênero de *Hisonotus*), a presença de fenestras no pterótico composto (vs. ausência de fenestras no pterótico composto em *Otocinclus*) e odontódeos pequenos na margem ventral do focinho (vs. odontódeos desenvolvidos na margem ventral do focinho em *Hisonotus*).

Regan (1904) não reconhece a validade de *Microlepidogaster*, *Hisonotus* e *Parotocinclus* propostos por Eigenmann & Eigenmann (1889), sinonimizando os três gêneros sob *Otocinclus* Cope (1871), que diferiria de *Hypoptopoma* por apresentar a placa temporal (=pterótico composto) perfurado como uma peneira.

Miranda-Ribeiro (1911) retira *Microlepidogaster* da sinonímia de *Otocinclus* e descreve *Microlepidogaster bourguyi*. Posteriormente, Miranda-Ribeiro (1918) descreve ainda *Microlepidogaster depressionotus*, *M. bahiensis*, *M. doceanus*, *M. guntheri* e duas espécies de *Otocinclus*: *Otocinclus cephalacanthus* e *Otocinclus obtusus*.

Gosline (1945), em catálogo dos Siluriformes de água doce da América do Sul e Central, mantém as decisões anteriores de Miranda-Ribeiro (1911 e 1918), sobre a validade de *Microlepidogaster* e as espécies anteriormente consideradas para o gênero, e inclui ainda *M. nigricauda*, *M. maculipinnis* e *M. lophophanes*.

Isbrücker (1980), em catálogo dos Loricariidae, volta a considerar *Microlepidogaster* como sinônimo de *Otocinclus*, por entender que as espécies atribuídas a *Otocinclus*, *Hisonotus* e *Microlepidogaster* necessitavam de revisão. Assim, seria melhor referi-las todas em *Otocinclus* "até que caracteres distintivos confiáveis permitam o reconhecimento de mais gêneros".

Microlepidogaster guntheri Miranda-Ribeiro, 1918 é referida por Isbrücker (1980) a um novo gênero, sendo trabalhado por H. A. Britski, posteriormente designada como a espécie-tipo por monotipia de *Schizolecis* Britski & Garavello, 1984.

Britski (1972), em revisão sobre os peixes do Estado de São Paulo, considera válidos os gêneros *Microlepidogaster* e *Otocinclus*. *Microlepidogaster* seria diferenciado de *Otocinclus* com base na presença de olho pequeno, súpero-lateral e menor do que a porção infraorbital, e cintura escapular não totalmente exposta, com uma área mediana coberta por pele. No contexto de Britski (1972), *Hisonotus* ainda estaria dentro de *Microlepidogaster*.

Buckup (1981), ao descrever *Microlepidogaster taimensis*, mantém a definição de Britski (1972) para *Microlepidogaster*: olho dorso-lateral, menor que a porção infraorbital da cabeça, e cintura escapular com um forame coberto por pele.

Posteriormente, Nijssen & Isbrücker (1987), com base em uma comunicação pessoal de H. A. Britski e J. C. Garavello, também aceitam a validade de *Microlepidogaster*.

Em uma análise filogenética de Hypoptopomatinae, Schaefer (1991) propõe sua divisão em duas tribos: Hypoptopomatini, composta por *Acestridium* Haseman, 1911, *Hypoptopoma* Günther, 1868, um novo gênero (= *Niobichthys* Schaefer & Provenzano, 1998), *Microlepidogaster*, *Otocinclus*, *Hisonotus* e *Oxyropsis* Eigenmann & Eigenmann, 1889, sendo *Microlepidogaster* o gênero mais basal; e Otothyirini, incluindo *Pseudotocinclus* Nichols, 1919, *Otothyris* Myers, 1927, *Pseudotothyris* Britski & Garavello, 1984, *Schizolecis* Britski & Garavello, 1984 e *Parotocinclus*. *Microlepidogaster* foi diagnosticado pelas sinapomorfias: presença de processo uncinado na porção ventral do mesetmoide (3:1) e estreitamento médio-posterior da haste do paraesfenóide (7:1). Além disso, o gênero seria caracterizado pelo tronco arredondado, corpo delgado; nadadeira adiposa ausente; olhos pequenos, localizados lateralmente, distância suborbital igual ou maior que o diâmetro da órbita; *arrector fossae* abertas; porção anterior do focinho sem placas (Fig. 2).

Em seguida, Schaefer (1997), em seu trabalho de revisão de *Otocinclus*, transfere *Otocinclus cephalacanthus*, *O. depressicauda*, *O. francirochai*, *O. laevior*, *O. leptochilus*, *O. maculipinnis*, *O. nigricauda* e *O. paulinus* para *Microlepidogaster*. Além disso, transfere *O. obtusus* para *Pseudotothyris* e *O. spectabilis* representando um gênero não descrito da tribo Hypoptopomatini. Ademais, *O. gibbosus* é removido de *Otocinclus*, mantendo-se seu status genérico indeterminado. Entretanto, Schaefer (1997) chama atenção pela dificuldade em diferenciar os gêneros da subfamília com base nas características disponíveis na época, principalmente por apresentarem semelhança entre os táxons e.g.: olhos pequenos e trava não funcional em *Microlepidogaster*; *Parotocinclus* com olhos pequenos; nadadeira adiposa presente; porém, com grande variação quanto ao tamanho e forma, onde alguns táxons apresentam uma característica intermediária. Ainda, *Microlepidogaster* é incluído em Otothyirini por compartilhar a condição plesiomórfica do caráter: presença do pré-opérculo refletido medialmente, o canal laterossensorial presente e, posteriormente,

perdido em *Otothyris*. Diferentemente de Hypoptopomatini, que apresenta o pré-opérculo reduzido e não refletido medialmente (com exceção de *Hypoptopoma*, *Nannoptopoma*, e *Niobichthys*), os quais perderam o canal do pré-opérculo.

Logo depois, Schaefer (1998) reavalia a filogenia e a classificação de Hypoptopomatinae proposta por Schaefer (1991), mantendo sua divisão nas duas tribos: Hypoptopomatini, que agora inclui *Nannoptopoma* Schaefer, 1996) e Otothyirini, que agora inclui *Microlepidogaster*, além de *Eurycheilichthys* Reis & Schaefer, 1996, *Hisonotus*, *Otothyris*, *Parotocinclus*, *Pseudotocinclus*, *Pseudotothyris*, *Schizolecis*, e mais três táxons ainda não descritos (figura 4). Além disso, segundo Schaefer (1998), *Microlepidogaster perforata*, a única espécie considerada para o gênero, cai como irmã do clado composto por *Schizolecis*, *Otothyris* e *Pseudotothyris*, sendo suportada por cinco autapomorfias: **1)** 14:1, ausência da crista para inserção do *levator arcus palatini* no hiomandibular; **2)** 26:1, supraneural-primeiro radial proximal da nadadeira dorsal em contato com a 9ª vértebra, ao invés da 7ª vértebra; **3)** 28:1, supraneural com processo anterior pareado; **4)** 33:1, série mediana de placas laterais terminando antes da base da nadadeira caudal; **5)** 34:1, presença de uma placa rostral mediana (Fig. 3).

Lehmann (2006) recupera *Microlepidogaster* como grupo irmão de (*Otothyropsis* + *Pseudotocinclus*), em sua tese sobre as relações filogenéticas sobre a família Loricariidae com ênfase em Hypoptopomatinae (Fig. 4), onde recupera-se *Microlepidogaster* como um grupo monofilético, representado por *Microlepidogaster* sp. n. “AP” (= *M. longicolla*) e *Microlepidogaster perforata*, suportado por duas sinapomorfias: **1)** (69:0) processo anteroventral do ceratobranquial 3 ausente; **2)** (113:3) local da articulação das costelas posteriores a 6 costela, com a décima vértebra ou posterior.

Calegari (2010), em sua dissertação de mestrado (Fig. 5), comenta que a falta de clareza na definição do gênero fez com que diversas espécies descritas originalmente em *Microlepidogaster* fossem posteriormente transferidas para outros gêneros (e.g. *Pseudotocinclus tietensis*, *Parotocinclus doceanus*, *Parotocinclus bahiensis*, *Hisonotus depressionotus*, *Schizolecis guntheri* e *Hisonotus taimensis*).

Calegari & Reis (2010) descrevem *Microlepidogaster longicolla* e concluem que a única sinapomorfia compartilhada entre ela e a espécie-tipo, *M. perforata*, dentre aquelas propostas por Schaefer (1998), seria o deslocamento posterior da nadadeira

dorsal com o primeiro radial proximal da nadadeira dorsal em contato com o oitavo centro vertebral ou posteriores, as demais, supraneural com processo anterior pareado; série mediana de placas laterais terminando antes da base da nadadeira caudal e presença de uma placa rostral mediana, seriam autapomorfias de *M. perforata*. Enquanto que a crista do hiomandibular para inserção do *levator arcus palatini* estaria presente, e não ausente, em *M. perforata* e, em consequência, não serviria para caracterizar o gênero por representar o estado plesiomórfico entre os Hypoptopomatinae.

Posteriormente, Martins & Langeani (2011) descrevem *Microlepidogaster dimorpha*, com base em duas apomorfias: crista para inserção do *levator arcus palatini* no hiomandibular reduzida e placa rostral pareada. Além disso, *M. dimorpha* compartilha uma sinapomorfia com *M. perforata*: presença de odontódeos foliáceos na margem anterior do focinho.

Martins, Calegari & Langeani (2013), dois anos depois, descrevem *Microlepidogaster arachas*, com base em quatro apomorfias: contato do primeiro radial proximal da nadadeira dorsal com a nona vértebra; 18-29 dentes no dentário; série mediana de placas laterais completa, atingindo o final do pedúnculo caudal, linha lateral completa; 20-24 placas médio-dorsais; além de apresentar como caráter polimórfico a presença de pequenas placas ou com uma pequena área nua na porção anterior do focinho. Além disso, *Microlepidogaster arachas* compartilha o deslocamento da nadadeira dorsal posteriormente ao supraoccipital com *Rhinolekos* Martins & Langeani, 2011 e *Epactionotus* Reis & Schaefer, 1998 Utilizando como caráter diferencial entre *M. arachas* e *Rhinolekos* a ausência da placa lateronasal, e *M. arachas* por apresentar a porção anterior do focinho com pequenas placas, portando pequenos odontódeos (vs. uma única placa rostral, portando odontódeos bem desenvolvidos em *Epactionotus*).

No ano seguinte, Calegari, Silva & Reis (2014), descrevem *Microlepidogaster discontenta*, com base em três características: um par de processos anterolaterais no supraneural; contato do primeiro radial proximal da nadadeira dorsal com a décima primeira vértebra; odontódeos no pedúnculo caudal conspicuamente arranjados em linhas longitudinais.

No mesmo ano, Martins, Rosa & Langeani (2014), descrevem *Microlepidogaster discus*, com base em quatro características: expansões laminares

do cleitro e coracóide portando entre 1-30 odontódeos, restritos à área próxima à inserção da nadadeira peitoral; primeira ou segunda placa da série médio-ventral redondas; raio não ramificado da nadadeira peitoral dividido distalmente, com 7-15 segmentos ossificados, distribuindo-se até a metade do comprimento; contato do primeiro radial proximal da nadadeira dorsal com a 7ª vértebra.

Martins *et al.* (2014) não recuperam *Microlepidogaster* como um grupo natural. Além disso, *Microlepidogaster arachas*, *M. longicolla* e *M. sp. n.* (= *M. negomata*) formam um grupo irmão com *Rhinolekos* (Fig. 6).

Martins (2016), dois anos depois, em sua tese sobre a filogenia de *Hisonotus*, os resultados não indicam o monofiletismo de *Microlepidogaster*, onde a relação *sensu strictu* abriga apenas *Microlepidogaster dimorpha* + *M. perforata*, clado 39 suportado por 4 sinapomorfias não exclusivas: **1)** 11:1, parieto-supraoccipital, contribuindo para formação da parede dorsal da cápsula da bexiga natatória; **2)** 12:1, cápsula da bexiga natatória aumentada, sua margem posterior alcançando ou ultrapassando levemente a 6 costela; **3)** 51:1, porção remanescente das parapófises das vértebras 4 e 5 largas, sua largura maior em relação a largura da porção distal da costela da 6ª vértebra; **4)** 102:2, porção anterodorsal do focinho com duas placas, *Microlepidogaster discus* forma um clado irmão com *Parotocinclus jequi* e *P. prata*, e *Microlepidogaster sp. n.* “Três Marias” (= *M. negomata*) forma um grupo irmão com *Chauliocheilos saxatilis* Martins, Rosa, Andrade & Langeani, 2014 e *Rhinolekos* Martins & Langeani, 2011, além disso, *Microlepidogaster sp. n.* “Pardo” (= *M. roseae*) resulta como irmã dos demais Hypoptopomatinae (Fig. 7).

Martins, Cherobim, Andrade & Langeani (2017) descrevem *Microlepidogaster negomata*, com base em três características diagnósticas: região da bexiga natatória com 2-5 pequenas placas não perfuradas; expansão laminar ventral do coracóide fechando totalmente ou quase totalmente a *arrector fossae*; primeiro pterigióforo da nadadeira anal coberto por pele. Roxo *et al.* 2019 transferiram duas espécies de *Microlepidogaster* para *Rhinolekos*: *Rhinolekos arachas* (Martins, Calegari & Langeani, 2013) e *Rhinolekos longicollum* (Calegari & Reis, 2010).

Recentemente, Martins (2022) descreve *Microlepidogaster roseae*, com base em três características diagnósticas: porção anterior do focinho com uma grande área livre de odontódeos, estendendo-se lateralmente da ponta anterior do focinho até a placa pós-rostral 2; processo transversal do segundo pterigióforo da nadadeira dorsal

exposto e portando odontódeos; área exposta da cintura peitoral estendida até a sínfise mesial, com odontódeos distribuídos principalmente na expansão ventral do coracoide.

Embora as espécies de *Microlepidogaster* representadas por trabalhos anteriores sejam consideradas pertencentes ao gênero, não é possível determinar com clareza sua composição, da mesma maneira que a relação entre suas espécies e os demais gêneros de Hypoptopomatinae.

Por fim, dada a proximidade de *Microlepidogaster arachas*, *M. longicolla* e *M. roseae* com o clado formado por *M. dimorpha* e *M. perforata* (*Microlepidogaster sensu stricto*), a descoberta de novos caracteres poderia resultar em um novo grupo monofilético incluindo aquelas três espécies. O mesmo não se pode aventar para *Microlepidogaster discontenta*, *M. discus* e *M. negomata*, que caem em posições mais relacionadas a outros Hypoptopomatinae e longe de *Microlepidogaster sensu stricto*.

5. REFERÊNCIAS

- ARRATIA G. & M. GAYET. Sensory canals and related bones of tertiary siluriform crania from Bolivia and North America and comparison with recent forms. **Journal of Vertebrates Paleontology**, 15(3): 482-505, 1995.
- ARMBRUSTER, J. W. Phylogenetic relationships of the suckermouth armored catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 141: 1-80, 2004.
- ANGULO, ARTURO. **Gross brain morphology of the Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): Comparative anatomy, ecological implications, and phylogenetic analysis**. Tese (doutorado) 227. Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto, 2019.
- BAILEY, R. M. & J. N. BASKIN. *Scoloplax dicra*, a new armored catfish from the Bolivian Amazon. **Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan**, 674: 1-14, 1976.
- BUCKUP, P. A. *Microlepidogaster taimensis* sp. n., novo Hypoptopomatinae da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil (Ostariophysi, Loricariidae). **Iheringia Serie Zoologia**, 60: 19-31, 1981.
- BRITSKI, H. A. Descrição de um novo gênero de Hypoptopomatinae, com duas espécies novas (Siluriformes: Loricariidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 40(15): 231-255, 1997.
- BRITSKI, H. A, GARAVELLO, J. C. Two new southeastern Brazilian genera of Hypoptopomatinae and a redescription of *Pseudotocinclus* Nichols, 1919 (Ostariophysi, Loricariidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 35 (no. 21): 225-241, 1985.
- BIRINDELLI, J., ZANATA, A. & LIMA, F. C. *Hypostomus chrysostiktos*, a new species of armored catfish (Siluriformes: Loricariidae) from rio Paraguaçu, Bahia State, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 5 (3), 271–278, 2007.
- CRAMER, C.A., A. M. R. LIEDKE; S. L. BONATTO & R. E. Reis. The phylogenetic relationships of the Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae) as inferred from mitochondrial cytochrome c oxidase I sequences. **Bulletin of Fish Biology**, 1/2 (9): 51-59, 2007.
- CHIACHIO, M. C., OLIVEIRA, C; MONTOYA-BURGOS, J. I. Montoya-Burgos. Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 49(2): 606-617, 2008.

- CARVALHO, T. P.; P. LEHMANN & R. E. REIS. *Corumbataia anosteos*, a new uniquelyplated genus and species of loricariid catfish (Teleostei: Siluriformes) from the upper rio Tocantins basin, central Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 6(3): 329-338, 2008.
- CALEGARI, B. 2010. **Filogenia de Hypoptopomatinae com ênfase em *Microlepidogaster*, *Pseudotocinclus* e *Otothyropsis* (Siluriformes: Loricariidae), e descrições de novas espécies**. 103 p. Dissertação (Mestrado). Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.
- CALEGARI, B. B. & REIS, R. E. A new species of *Microlepidogaster* (Siluriformes: Loricariidae: Hypoptopomatinae) from the upper Rio Paraná basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 8(3), 625-630, 2010.
- CALEGARI, B. B., SILVA, E. V. & REIS, R. E. *Microlepidogaster discontenta*, a new species of hypoptopomatine catfish (Teleostei: Loricariidae) from the rio São Francisco basin, Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, 25 (3), 213–221, 2014.
- CRAMER, C. A., S. L. BONATTO & R. E. REIS. Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 59 (2011): 43-52, 2011.
- DOUGLAS, R. H., S. P. COLLIN & J. CORRIGAN. The eyes of suckermouth armored catfish (Loricariidae: Hypostominae): pupil response, lenticular longitudinal spherical aberration, and retinal topography. **The Journal of Experimental Biology**, 205: 3425-3433, 2002.
- DELAPIEVE, M. L. S. **Filogenia de Hypoptopomatini (Loricariidae: Hypoptopomatinae)**. 100 p. Dissertação (Mestrado). Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.
- DELAPIEVE, M. L. S, P. LEHMANN & R. E. REIS. An appraisal of the phylogenetic relationships of Hypoptopomatini cascudinhos with description of two new genera and three new species (Siluriformes: Loricariidae). **Neotropical Ichthyology**. 15(4): e170079, 2017.
- EIGENMANN, C. H. & R. S. EIGENMANN. Preliminary notes on South American Nematognathi, II. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, 2: 28-56, 1889.
- ESCHMEYER, W. N.; FONG, J. D. (Eds). **Catalog of Fishes electronic version**: (23 July 2014). San Francisco, 2021. Disponível em: .

- (<http://researcharchive.calademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Acesso em: 1 nov. 2022.
- GOSLINE, W. A. Catálogo dos Nematognatos de água-doce da América do Sul e Central. **Boletim do Museu Nacional**, 33: 1-138, 1945.
- GAUGER, M. F. W; BUCKUP, P. A. Two new species of Hypoptopomatinae from the Rio Paraíba do Sul basin, with comments on the monophyly of *Parotocinclus* and the Otothyriini (Siluriformes: Loricariidae). **Neotropical Ichthyology**, 3(4): 509-518, 2005.
- GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, Westport, v. 32, p. 221–238, 2016.
- HENNIG, W. **Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 pp, 1950.
- HENNIG, W. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, Ill. University of Illinois Press. 263 p, 1966.
- HENNIG, W. **Elementos de una Sistemática Filogenética**. Eudeba Editorial Universitaria de Buenos Aires. 353 p, 1968.
- von IHERING, R. Diversas espécies novas de peixes nematognathas do Brasil. **Notas Preliminares do Museu Paulista** 1:13-39, 1907.
- KIEHL, E., C. RIEGER & H. GREVEN. Axillary gland secretions contribute to the stressinduced discharge of a bactericidal substance in *Corydoras sterbai* (Callichthyidae, Siluriformes). **Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie Band**, 5: 111-115, 2006.
- LEHMANN, P. A. **Anatomia e relações filogenéticas da família Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) com ênfase na subfamília Hypoptopomatinae**. 419 p. Tese (Doutorado). Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. Fauna Brasiliense. Peixes. Eleutherobranchios Aspirophoros. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 16: 1-504, 1911.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. Três gêneros e dezessete espécies novas de peixes Brasileiros determinados nas coleções do Museu Paulista. **Revista do Museu Paulista**, 10: 631- 646, 1918.
- MONTOYA-BURGOS, J. I., S. MULLER, C. WEBER & J. PAWLOWKI. Phylogenetic relationships of the Loricariidae (Siluriformes) based on mitochondrial rRNA gene sequences. Pp: 363-374. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena

- & C. A. S. Lucena (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 603p, 1998.
- MARTINS, F. O. **Análise filogenética e revisão taxonômica de *Pseudotothyris* Britski & Garavello, 1984 (Loricariidae: Hypoptopomatinae)**. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto, 188 pp, 2012.
- MARTINS, F. O. **Filogenia de *Hisonotus* Eigenmann & Eigenmann, 1889 (Loricariidae: Hypoptopomatinae)**. Tese (Doutorado) Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto, 244 pp, 2016.
- MARTINS, F. O. A new species of *Microlepidogaster* (Loricariidae: Hypoptopomatinae) from rio Pardo, a coastal drainage in eastern Brazil. **Zootaxa**, 5150 (2): 269–281, 2022.
- MARTINS, F.O. & LANGEANI, F. *Rhinolekos*, a new genus with three new species of Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) from upper rio Paraná. **Neotropical Ichthyology**, 9 (1): 65–78, 2011.
- MARTINS, F.O. & LANGEANI, F. *Microlepidogaster dimorpha*, a new species of Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) from the upper rio Paraná system. **Neotropical Ichthyology**, 9(1):79-86, 2011b.
- MARTINS, F. O., B. B. CALEGARI & F. LANGEANI. *Microlepidogaster arachas*, a new species of hypoptopomatine catfish (Siluriformes: Loricariidae) from the upper rio Paraná basin, Brazil. **Zootaxa**, 3608(5): 379-388, 2013.
- MARTINS, F. O, ANDRADE, B. N., ROSA, A. C & LANGEANI, F. *Chauliocheilos saxatilis*, a new genus and species of Hypoptopomatinae from Rio Jequitinhonha basin, with a unique labial appendix (Teleostei: Loricariidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters** 23 (1):29-36, 2014.
- MARTINS, F. O.; BRITSKI, H. A. & LANGEANI, F. 2014. Systematics of *Pseudotothyris* (Loricariidae: Hypoptopomatinae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 170: 822-874, 2014.
- MARTINS, F. O., A. C. ROSA & F. LANGEANI. 2014. *Microlepidogaster discus*, a new species of Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) from the rio Jequitinhonha basin, southeastern Brazil. **Zootaxa**, 3873(5): 560-570, 2014.
- MARTINS, F. O., CHEROBIM, A. M., ANDRADE, B. N. & LANGEANI, F. *Microlepidogaster negomata*, a new hypoptopomatine catfish (Loricariidae: Hypoptopomatinae) from Rio São Francisco basin, southeastern Brazil. **Zootaxa**, 4276 (2): 233–244, 2017.

- PEREIRA, E. H. L. **Relações Filogenéticas de Neoplecostominae Regan, 1904 (Siluriformes: Loricariidae)**. 260 p. Tese (Doutorado). Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2008.
- RIBEIRO, A. C.; CARVALHO, M.; MELO, A. L. A. Description and relationship of *Otothyropsis marapoama*, a new genus and species of Hypoptopomatinae catfish (Siluriformes: Loricariidae) from Rio Tiete basin, southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 3(4): 489-498, 2005.
- REIS, R. E., PEREIRA, E. H. & ARMBRUSTER, J. W. Delturinae, una nueva subfamilia de pez Loricariidae (Teleostei, Siluriformes), con revisiones de *Delturus* y *Hemipsilichthys*, **Journal Zoological of the Linnean Society**, 147, 277–299, 2006.
- REIS, R. E., BRITSKI, H. A., BRITTO, M. R., BUCKUP, P. A., CALEGARI, B.B., CAMELIER, P., DELAPIEVE, M. L. S., LANGEANI, F., LEHMANN, P. A., LUCINDA, P. H. F., MARINHO, M., Martins, F. O., MENEZE, N. A., MOREIRA, C. R., De Pinna, M. C. C., PAVANELLI, C. S., PY DANIEL, L. H. R. & SOUSA, L. M. Poor taxonomic sampling undermines nomenclatural stability: A reply to Roxo *et al.*, **Zootaxa**, 4701 (5), 497–500, 2019.
- ROXO, F. F., J. S. ALBERT, G. S. C. SILVA, C. H. ZAWADZKI, F. FORESTI & C. OLIVEIRA. Molecular phylogeny and biogeographic history of the armored neotropical catfish subfamilies Hypoptopomatinae, Neoplecostominae and Otothyrinae (Siluriformes: Loricariidae). **Plos One**, San Francisco, 8, 1-17, 2014.
- ROSA, A. C. **Sistema nervoso central de Hypoptopomatinae e Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae): implicações filogenéticas**. 171p. Dissertação (Mestrado). Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto, 2015.
- ROXO, F. F., L. E. OCHOA, M. H. SABAJ PÉREZ, N. K. LUJAN, R. COVAIN, G. S. C. SILVA, B. F. MELO, J. S. ALBERTI, J. CHANG, F. FORESTI, M. E. ALFARO and C. OLIEIRA. Phylogenomic reappraisal of the Neotropical catfish family Loricariidae (Teleostei: Siluriformes) using ultraconserved elements. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 135: 148-165, 2019.
- ROSA, A. C., MARTINS, F. O. & F. LANGEANI. 2020. Gross brain morphology of Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae): Comparative anatomy and phylogenetic implications. **Journal of Morphology**, 10.1111/jzs.12424, 2020.

- SCHAEFER, S. A. Phylogenetic analysis of the loricariid subfamily Hypoptopomatinae (Pisces: Siluroidei: Loricariidae), with comments on generic diagnoses and geographic distribution. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 102: 1-41, 1991.
- SCHAEFER, S. A. The Neotropical cascudinhos: Systematics and biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 148: 1-120, 1997.
- SCHAEFER, S. A. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). Pp. 375-400. In: MALABARBA, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M.S.; Lucena, C.A.S. (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Edipucrs, Porto Alegre. 603p, 1998.
- SCHAEFER, S. A. 2003a. Subfamily Hypoptopomatinae (Armored catfishes). Pp. 321-329. In: Reis, R. E., S. O. KULLANDER, C. J. FERRARIS JR. (Eds.). **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America**. Porto Alegre, Edipucrs, 742p, 2003a.
- SCHAEFER, S. A. 2003b. Relationships of *Lithogenes villosus* (Siluriformes, Loricariidae): Evidence from high-resolution computed microtomography. **American Museum Novitates**, 3401: 1-55, 2003b.
- SCHAEFER, S. A. & G. V. LAUDER. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes. **Systematic Zoology**, 35: 489-508, 1986.
- TAYLOR, W. R. & VAN DIKE, G. C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, Paris, v. 9, n. 2, p. 107- 119, 1985.
- VANSCOY, T., J. G. LUNDBERG & K. R. LUCKENBILL. Bony ornamentation of the catfish pectoral-fin spine: comparative and developmental anatomy, with an example of fin spine diversity using the Tribe Brachyplatystomini (Siluriformes, Pimelodidae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 164(1): 177-212, 2015.
- WILEY, E. O. **Phylogenetics the-theory and practice of phylogenetic systematics**. New York, John Wiley & Sons, 456 p, 1981.
- WILEY, E. O. & LIEBERMAN, B. S. **Phylogenetics the theory and practice of phylogenetic systematics**. (2 ed). New York, John Wiley & Sons, 432 p, 2011.