

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 30/08/2023.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

**Evolução do aparato bucal em Characidae (Teleostei:
Characiformes): uma abordagem morfométrica**

Nathália Cristina Soares

Botucatu, 2021

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

**Evolução do aparato bucal em Characidae (Teleostei:
Characiformes): uma abordagem morfométrica**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia de Botucatu da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho” como parte dos
requisitos para a obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, Área: Zoologia.

Nathália Cristina Soares

Botucatu, 2021

S676e Soares, Nathália Cristina
Evolução do aparato bucal em Characidae
(Teleostei:Characiformes): uma abordagem morfométrica /
Nathália Cristina Soares. -- Botucatu, 2021
60 p. : tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
(Unesp), Instituto de Biociências, Botucatu
Orientador: Ricardo Cardoso Benine

1. Zoologia. 2. Peixes de água doce. 3. Análise de
componentes principais. 4. Morfometria. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do
Instituto de Biociências, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Ricardo Cardoso Benine

Prof. Dr. Oscar Akio Shibatta

Dr. Gabriel de Souza da Costa e Silva

*Dedico este trabalho à ciência brasileira e a todos
os meus colegas cientistas.*

Agradecimentos

Tenho muito a agradecer a todos que fizeram parte deste trabalho e estiveram comigo durante esta jornada. Escrevo essas palavras com muita alegria já com uma enorme saudade do que se passou. Nossas trajetórias são sempre marcadas por altos e baixos, e nesse tempo difícil pelo qual estamos passando fica mais fácil notar as coisas ruins do que as coisas boas. Por isso, meus agradecimentos são mais que especiais, pois, se não fossem pelas maravilhosas pessoas que se fizeram presentes no meu caminho, não sei o que seria deste trabalho, e muito menos de mim.

Definitivamente nada teria evoluído se não fosse pelo meu orientador, Ricardo. Não somente nesses dois anos (e meio) de mestrado como desde a graduação quando me recebeu como aluna de iniciação científica em 2017. Sua empolgação e curiosidade sempre foram contagiantes. A forma que o Ricardo conversa, em cada papo de laboratório ou de mesa de bar, você consegue sentir que ele não é simplesmente um pesquisador na biologia – ele vive aquilo. Uma postura realmente inspiradora. O laboratório cresceu e diversificou. É de se admirar um professor que se mostra tão apaixonado pela ciência.

Aos queridos amigos e colegas de laboratório, muito obrigada pelas nossas conversas, discussões, conselhos de vida e boas risadas. E vocês que lutem, mas a Lais é a minha preferida. Se tem uma pessoa que merece o mundo, é ela. Muitas vezes a senti como minha irmã mais velha. Que orienta, cuida, se mostra doce, paciente e inteligente. Agradeço também a todos os aluninhos de IC que em algum momento me pediram ajuda ou explicação; quando vocês entendiam o que eu falava, me sentia realizada por eu mesma ter entendido aquilo também a ponto de passar adiante. Uma coisa que eu realmente posso deixar de conhecimento para vocês, é o seguinte: Nunca se esqueçam de levar a licença de coleta para o campo. Muito obrigada, Mário, pela experiência realmente divertida, mas acho que podemos manter como aquelas experiências que só se faz uma vez na vida (quem viveu, viveu).

Agradeço também às minhas famílias, afinal tenho muitas, que sempre me apoiaram mesmo às vezes não entendendo nada do que eu falava sobre meus estudos e experimentos. Sorriram comigo, se entristeceram comigo, e agora sem saber o que vai acontecer a seguir ainda estão comigo. Para o meu melhor amigo, meu amorzinho, André, que sempre me apoiou e acreditou em mim mesmo quando

eu não acreditei, muito obrigada por estar ao meu lado a cada passo e por ser minha família em todos os momentos.

Para meus queridos amigos de Botucatu, dos quais eu já não me aguento de saudade. Não sei o que seria de mim sem vocês na minha vida, sem ter com quem compartilhar as crises, os medos, e principalmente as risadas, carinhos, e as ideias mais doidas que poderiam existir, como visitar a Base da Nuvem às dez da noite num mês de pleno inverno.

Aos meus amigos de fora do meio acadêmico que sempre torceram por mim e me fizeram companhia nos mais variados momentos de esparecimento (vulgo lolzinho e wakfu) com quem sempre pude contar para recarregar as energias.

A todos os professores que, de uma forma ou de outra, fizeram parte da construção desse trabalho, como o professor Francisco Assis de Mello que nos emprestou sua magnífica lupa para as fotos; o professor Cláudio Oliveira pelo material biológico emprestado através do LBP; os professores Felipe Amorim e Nicholas Ferreira de Camargo que juntos ofereceram uma espetacular disciplina sobre a técnica que aprendi e utilizei; professores Oscar Akio Shibatta e Gabriel de Souza da Costa e Silva que participaram das minhas bancas e me orientaram com firmeza e amizade.

Agradeço também a Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior) pelo financiamento e a UNESP, IBB e o antigo Departamento de Zoologia que permitiram que toda essa pesquisa pudesse ser desenvolvida.

Aviso

Este manuscrito faz parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, Área de Zoologia, e não deve ser tomado como uma publicação científica formalizada. 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 manuscript is part of the requirements for the Master Dissertation Degree in Biological Sciences, Zoology area, and should not be taken as a formalized scientific publication. Therefore, new information, opinions, and hypotheses, are not available in the scientific literature. Interested people ought to be aware that public references to this study should be done only after previous acceptance of the author.

Lista de Figuras

- Figura 1.** Modelo das morfologias dentárias identificadas, sendo cada dente o de número dois (2º) do osso dentário. Correspondem: **a.** *Ctenobrycon spilurus* (70.21mm CP), **b.** *Moenkhausia costae* (61.91mm CP), **c.** *Bryconamericus iheringii* (38.29mm CP), **d.** *Jupiaba acanthogaster* (47.46mm CP). Escala = 1µm17
- Figura 2.** Landmarks (LM) e curvas (CV) das peças **a.** maxilar, **b.** premaxilar e **c.** dentário pela vista lateral. Exemplar: *Astyanax rivularis*, CP = 46.13mm25
- Figura 3.** PCA do osso dentário, os dois eixos somam 86.22% da variação total. As grades de deformação expressam a variação da forma nas extremidades (-X), (+X), (-Y) e (+Y). *Astyanax lacustris* (20), *A. rivularis* (20) *Bryconamericus iheringii* (13), *Ctenobrycon spilurus* (20), *Deuterodon iguape* (18), *D. luetkenii* (15), *D. pedri* (20), *Gymnocorymbus ternetzi* (20), *Hemigrammus ora* (20), *Jupiaba acanthogaster* (20), *Moenkhausia costae* (20), *M. grandisquamis* (12), *M. intermedia* (20), *M. jamesi* (20), *Piabina argentea* (20), *Psalidodon fasciatus* (20), *Psellogrammus kennedyi* (20), *Tetragonopterus chalceus* (19), *T. denticulatus* (12)28
- Figura 4.** PCA do osso maxilar, os dois eixos somam 68.67% da variação total. As grades de deformação expressam a variação da forma nas extremidades (-X), (+X), (-Y) e (+Y). *Astyanax lacustris* (20), *A. rivularis* (20) *Bryconamericus iheringii* (14), *Ctenobrycon spilurus* (20), *Deuterodon iguape* (19), *D. luetkenii* (15), *D. pedri* (20), *Gymnocorymbus ternetzi* (20), *Hemigrammus ora* (20), *Jupiaba acanthogaster* (20), *Moenkhausia costae* (20), *M. grandisquamis* (12), *M. intermedia* (20), *M. jamesi* (20), *Piabina argentea* (20), *Psalidodon fasciatus* (20), *Psellogrammus kennedyi* (20), *Tetragonopterus chalceus* (20), *T. denticulatus* (12)30
- Figura 5.** PCA do osso premaxilar, os dois eixos somam 71.33% da variação total. As grades de deformação expressam a variação da forma nas extremidades (-X), (+X), (-Y) e (+Y). *Astyanax lacustris* (20), *A. rivularis* (20) *Bryconamericus iheringii* (14), *Ctenobrycon spilurus* (20), *Deuterodon iguape* (19), *D. luetkenii* (14), *D. pedri* (20), *Gymnocorymbus ternetzi* (20), *Hemigrammus ora* (20), *Jupiaba acanthogaster* (20), *Moenkhausia costae* (20), *M. grandisquamis* (12), *M. intermedia* (20), *M. jamesi* (20), *Piabina argentea* (20), *Psalidodon fasciatus* (20), *Psellogrammus kennedyi* (20), *Tetragonopterus chalceus* (20), *T. denticulatus* (12)32
- Figura 6.** Valores de centróide das peças ósseas analisadas. Dentário (349), Maxilar (352) e Premaxilar (351)34

Figura 7. Sequência consenso do osso dentário, cada cor representa uma morfologia dentária: azul – M1; verde – M2, vermelho – M3; cinza – M4	35
Figura 8. Sequência consenso do osso maxilar, cada cor representa uma morfologia dentária: azul – M1; verde – M2, vermelho – M3; cinza – M4	35
Figura 9. Sequência consenso do osso premaxilar, cada cor representa uma morfologia dentária: azul – M1; verde – M2, vermelho – M3; cinza – M4	36
Figura 10. CVA do osso dentário, os dois eixos somam 91.16% da variação total. Wilk's lambda = 0.02133. As grades de deformação expressam a variação da forma nas extremidades (-X), (+X), (-Y) e (+Y). Legenda: azul – M1 (100), verde – M2 (72), vermelho – M3 (104), cinza – M4 (73)	38
Figura 11. CVA do osso maxilar, os dois eixos somam 81.51% da variação total. Wilk's lambda = 0.01184. As grades de deformação expressam a variação da forma nas extremidades (-X), (+X), (-Y) e (+Y). Legenda: azul – M1 (100), verde – M2 (72), vermelho – M3 (106), cinza – M4 (74)	40
Figura 12. CVA do osso premaxilar, os dois eixos somam 82.82% da variação total. Wilk's lambda = 0.01056. As grades de deformação expressam a variação da forma nas extremidades (-X), (+X), (-Y) e (+Y). Legenda: azul – M1 (100), verde – M2 (72), vermelho – M3 (106), cinza – M4 (73)	42

Lista de Tabelas

Tabela 1. Relação entre posição filogenética e morfologia dentária das espécies....	18
Tabela 2. Relação de espécies com registros de hábitos alimentares presentes na literatura	20

Sumário

Resumo.....	12
Abstract	13
1. Introdução	14
2. Objetivos	17
3. Material e Métodos.....	17
3.1 Delimitação dos táxons e morfologia dentária	17
3.2 Dieta	19
3.3 Dissecção e preparação osteológica	23
3.4 Obtenção das imagens.....	24
3.5 Morfometria geométrica.....	24
3.6 Análise dos resultados	26
4. Resultados	26
4.1 Análise de componentes principais	26
4.1.1 Descrição dos eixos	26
4.1.2 Centróide	33
4.1.3 Consenso.....	34
4.2 Análise de variáveis canônicas	36
4.2.1 Descrição dos eixos	36
5. Discussão.....	43
5.1 Morfologia dos dentes, variação das peças ósseas e a dieta	43
5.2 Possíveis relações evolutivas dessas adaptações	46
6. Conclusões	47
7. Referências bibliográficas	48
8. Anexos.....	55
8.1 Anexo 1. Material examinado.....	55
8.2 Anexo 2. Especificações dos <i>landmarks</i>.	58

Resumo

Characidae é a mais diversificada família de peixes neotropicais e com grande potencial para estudos filogenéticos e evolutivos. Tradicionalmente, as características do aparato bucal de suas espécies são utilizadas em sua diagnose de forma qualitativa. Neste estudo, realizou-se a análise quantitativa das peças do aparato bucal, aliada a caracteres qualitativos dos dentes e registros ecológicos a respeito dos hábitos alimentares das espécies, a fim de compreender a evolução das variações morfológicas das estruturas envolvidas na captura alimentar, de modo comparativo, entre dezenove espécies da família. Foi observado que diferentes categorias dentárias associam-se com diferentes perfis morfológicos das peças dentário, maxilar e premaxilar, e que diferentes subfamílias de Characidae apresentam diferentes fatores principais que predominam no estabelecimento de suas adaptações, de modo que, para Tetragonopterinae o principal fator regente corresponde à ancestralidade comum, enquanto que para Stethaprioninae e Stevardiinae o fator ambiental se mostrou predominante. Além disso, verificou-se que as peças ósseas dentário e maxilar apresentam as maiores taxas de variação morfológica dentre as amostras.

Palavras-chave: análise multivariada; hábitos alimentares; morfometria geométrica; mandíbula; série *tps*.

Abstract

Characidae is the most diverse family of neotropical fishes and has great potential for phylogenetic and evolutionary studies. Traditionally, the characteristics of the oral apparatus of their species are used in their diagnosis in a qualitative way. In this study, a quantitative analysis of the pieces of the oral apparatus was carried out, combined with qualitative characters of the teeth and ecological records regarding the eating habits of the species, in order to understand the evolution of the morphological variations of the structures involved in food capture, comparatively, among nineteen species of the family. It was observed that different dental categories are associated with different morphological profiles of the dentary, maxillary and premaxillary bones, and also that different subfamilies of Characidae have different main factors that prevail in the establishment of their adaptations, so that, for Tetragonopterinae, the main ruling factor corresponds to common ancestry, while for Stethaprioninae and Stevardiinae the environmental factor was predominant. Furthermore, it was found that the dentary and maxillary bones present the highest rates of morphological variation among the samples.

Key words: feeding habits; geometric morphometrics; jaw; multivariate analysis; *tps* series.

1. Introdução

A família Characidae, pertencente à ordem Characiformes, corresponde atualmente a mais diversa família neotropical, ultrapassando a contagem de 1200 espécies válidas (Fricke, Eschmeyer & van der Lann, 2021). A região neotropical detém a maior diversidade de ictiofauna de todo o globo, tanto marinha como dulcícola, com uma representatividade superior a 9000 espécies, sendo que a diversidade de peixes continentais ocupa mais da metade desse valor, com cerca de 5100 espécies (Reis *et al.* 2016). Graças aos avanços científicos, por meio de técnicas moleculares para o estudo de filogenias, novas classificações são propostas continuamente. Filogenias com base em dados moleculares em conjunto com análises morfológicas tradicionais têm impactado de forma importante o entendimento da evolução de caracteres, além da identificação de novas espécies e reavaliação de hipóteses filogenéticas (Betancur *et al.* 2017). Tais estudos são responsáveis pelo aumento do número de espécies catalogadas e, por consequência, pelo aumento da biodiversidade conhecida.

Dada uma grande diversidade ao nível de espécies e sua vasta gama de estilos de vida, os teleósteos exibem uma diversidade surpreendente de planos corporais gerais e uma miríade de especializações morfológicas em todos os sistemas (Datovo & Vari, 2014). Em Characidae, as variações morfológicas observadas são relacionadas especialmente aos hábitos alimentares e reprodutivos das espécies (Mirande 2010, 2018), e podem ser associadas aos prováveis nichos ecológicos que elas ocupam. Frente a essas condições, diferentes caracteres de Characidae foram alvo de investigação em diversos estudos, como por exemplo, estudos anatômicos e histológicos de musculatura, ultraestrutura de espermatozóides e de órgãos do sistema digestivo (*e.g.* Ferreira *et al.*, 2011; Baicere-Silva *et al.* 2011; Datovo & Castro, 2012; Alonso *et al.*, 2015).

Quanto aos hábitos alimentares, as adaptações do aparato bucal se relacionam diretamente, dado que correspondem às estruturas utilizadas na captura do alimento (Helfman *et al.* 2009), e ainda, estudos demonstram que a forma da mandíbula pode não somente inferir informações sobre as preferências alimentares mas também discriminar os principais agrupamentos ecomorfológicos em diversos vertebrados (*e.g.* Kammerer *et al.* 2006; Anderson *et al.* 2011; Stubbs *et al.* 2013).

Em relação ao aparato bucal de Characidae, a análise morfológica dos ossos dentário, maxilar, premaxilar e dentes se mostra relevante desde os primórdios da taxonomia do grupo, sendo utilizada na diagnose para a distinção de espécies intragenéricas e também entre gêneros (e.g. *Astyanax* e *Deuterodon*), como tradicionalmente aplicado por Eigenmann em suas obras (1908, 1917, 1918). Embora a descrição desses caracteres seja bem detalhada em estudos taxonômicos, as relações dos hábitos alimentares com as variações morfológicas dessas estruturas ainda aparecem apenas ocasionalmente na literatura dentre os diversos gêneros de Characidae. Géry (1977) fez essa associação para *Deuterodon iguape*, cujos dentes achatados e multicuspidados do premaxilar poderiam auxiliar em sua dieta herbívora. Mais recentemente, Zanata *et al.* (2017) discutiram essa relação ecomorfológica para *Astyanax brucutu*, cuja morfologia do aparato bucal (dentes mamiliformes e maxilas encurtadas) pode ser associada ao hábito de durofagia.

A morfologia óssea do aparato bucal dos teleósteos é caracterizada pelas maxilas superiores (premaxilar, maxilar e supramaxilar) e inferiores (mandíbula), suspensório e palatino, além do conjunto de músculos, tendões e articulações que promovem a movimentação da boca (Weitzman 1962, Cailliet 1986, Castro e Vari 2004). Neste estudo morfológico, o foco se dá para as peças específicas da mandíbula, maxilar e premaxilar, que correspondem às peças descritas na maioria dos estudos taxonômicos de Characidae, sendo que dentre os representantes o premaxilar geralmente apresenta duas fileiras de dentes (e.g. *Odontostoechus lethostigmus*, *Oligosarcus jenynsii* apresentam somente uma fileira), o maxilar pode ou não apresentar dentes (*Hemigrammus ora* não possui dentes), e o dentário (componente da mandíbula) apresenta uma única fileira de dentes. Cada uma dessas peças é pareada, e no caso do premaxilar e dentário, há a união dos pares por meio de uma sínfise.

A mandíbula é a estrutura óssea que realiza o movimento de alavanca para a abertura oral em conjunto com a cinética do complexo de músculos que realizam a contração (Grubich *et al.* 2008), sistema qual foi utilizado como modelo por Westneat (1990, 1994) para predizer a transmissão de força e de movimento durante a alimentação em Perciformes. Quanto aos dentes, tratam-se de peças

cilíndricas inseridas nas referidas peças ósseas em questão, variando em número e na quantidade de cúspides, sendo que usualmente se apresentam de forma tri ou multicuspidada nos Characiformes em geral (Charcansky, 2006). Além disso, os dentes estão sujeitos a um ciclo de substituição ao longo da vida dos peixes (Roberts 1967; Berkovitz & Shellis 1978; Trapani 2001), e segundo com Roberts (1967), podem sofrer mudanças morfológicas durante o ciclo de vida, o que se reflete na relação entre os hábitos alimentares e o tipo de dentição.

A análise morfométrica do mecanismo de alimentação, ou seja, do aparato bucal, é uma maneira de examinar o significado funcional da variação estrutural (Westneat, 1995). Dada a composição do aparato bucal descrita acima, verifica-se que os caracteres morfológicos e ecológicos possuem uma relação recíproca, permitindo, dessa forma, uma análise ecomorfológica integrada capaz de apontar possíveis direções da adaptação evolutiva que os organismos percorrem (Klingenberg & Ekau 1996; Ríncon 1999). E ainda, a avaliação dos caracteres, tanto discretos quanto quantitativos, corrobora para o entendimento de como as mudanças evolutivas dos caracteres se correlacionam ao longo da história evolutiva dentro de uma árvore filogenética (Westneat, 1995). Tais análises são de grande importância para a compreensão de incógnitas da biologia evolutiva envolvendo inovações fenotípicas, ocupação e segregação de nichos, gerando extensas discussões sobre a origem e desenvolvimento de traços das populações sob aspectos de contingência histórica das espécies ou mesmo por determinismo evolutivo (Burns & Sidlauskas 2019; Foote 1997; Ricklefs 2010).

Neste estudo realizamos a comparação dos caracteres morfológicos do aparato bucal associados a observações ecológicas para buscar compreender a evolução dos referidos caracteres ao longo da filogenia de Characidae, sob as hipóteses de que essas adaptações podem ter surgido pela própria história evolutiva e relação filogenética das espécies, logo, pela ancestralidade comum; ou como resultado de uma semelhante seleção das características morfológicas a partir das condições oferecidas pelo ambiente, ou seja, por meio de convergência adaptativa.

7. Referências bibliográficas

Aguirre W, Jiménez-Prado P. 2018. Guía práctica de Morfometría Geométrica Aplicaciones en la Ictiología. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede Esmeralda (PUCESE). Esmeraldas, Ecuador, 104 pp.

Alonso F, Mirande JM, Pandolfi M. 2015. Gross anatomy and histology of the alimentary system of Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) and potential phylogenetic information. *Neotropical Ichthyology*, vol. 13(2), 273–286.

Anderson PS, Friedman M, Brazeau MD, Rayfield EJ. 2011. Initial radiation of jaws demonstrated stability despite faunal and environmental change. *Nature*, 476, 206–209.

Arcifa MS, Northcote TG, Froehlich O. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 257–268.

Baicere-Silva CM, Ferreira KM, Malabarba LR, Benine RC, Quagio-Grassiotto I. 2011. Spermatic characteristics and sperm evolution on the subfamily Stevardiinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, vol. 9(2), 377–392.

Bemvenuti MA, Fischer LG. 2010. Peixes: Morfologia e Adaptações. *Cadernos de Ecologia Aquática*, vol. 5(2), 31–54.

Berkovitz BK, Shellis RP. 1978. A longitudinal study of tooth succession in piranhas (Pisces: Characidae) with an analysis of the tooth replacement cycle. *Journal of Zoology*, 184, 545–561.

Betancur-R R, Wiley E, Arratia G, Acero A, Bailly N, Miya M, Lecointre G, Ortí G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 17–162.

Burns MD, Sidlauskas BL. 2019. Ancient and contingent bod shape diversification in a hyperdiverse continental fish radiation. *Evolution*, 73, 569–587.

Cailliet, GM, Love, MS, Ebeling, AW. 1986. *Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history*. Waveland Press Inc, 1^oedition, 202 pp.

Cassati L, Castro RM. 1998. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, vol. 9(3), 229–242.

Castro RMC, Vari RP. 2004. Detritivores of the South American Fish Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic and Revisionary Study. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1–189.

Charcansky A. 2006. *Estudo Comparado da Dentição em Representantes da Ordem Characiformes (Teleostei, Ostariophysi, Otophysi)*. Dissertação de Mestrado, Porto Alegre, PUCRS, 198 pp.

Dary EP, Ferreira E, Zuanon J, Ropke CP. 2017. Diet and trophic structure of the fish assemblage in the mid-course of the Teles Pires River, Tapajós River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, vol. 15(4), el60173.

da Silva, Pessoa EK, da Costa SA, Chellappa NT, Chellappa S. 2012. Ecologia alimentar de *Astyanax lacustris* (Osteichthyes: Characidae) na Lagoa do Piató, Assu, Rio Grande do Norte, Brasil. *Biota Amazônia*, vol. 2(1), 74–82.

Datovo A, Castro RMC. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zoology*, vol. 115(2), 84–116.

Datovo A, Vari RP. 2014. The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): Comparative anatomy synonymy, and phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171, 554–622.

Deus CP, Pettere-Junior M. 2003. Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic Rainforest stream in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 63(4), 579–588.

Dryden IL, Mardia KV. 1998. *Statistical shape analysis*. Wiley. Chichester, UK.

Eigenmann CH. 1908. Preliminary descriptions of new genera and species of tetragonopterid characids. (Zoological Results of Thayer Expedition). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 52, 91–106.

Eigenmann CH. 1917. The American Characidae [Part 1]. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43, 1–102.

Eigenmann CH. 1918. The American Characidae [Part 2]. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43, 103–208.

Escalante HA. 1987. Alimentación de *Bryconamericus Ihering* y *Jenynsia Lineata* (Osteichthyes) en Sierra de La Ventana (Argentina). *Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 18, 101–108.

Esteves KE, Junior PG. 1994. Feeding ecology of *Moenkhausia intermedia* (Pisces, Characidae) in a small oxbow lake of Mogi-Guaçu river, São Paulo, Brazil. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 25, 2198–2204.

Ferreira KM, Menezes NA, Quagio-Grassiotto I. 2011. A new genus and two new species of Stevardiinae (Characiformes: Characidae) with a hypothesis on their relationships based on morphology and histological data. *Neotropical Ichthyology*, vol. 9(2), 281–298.

Ferreira MP, Santos AC. 2006. Variação sazonal, recrutamento e hábitos alimentares de *Tetragonopterus chalceus* Spix & Agassiz, 1829 (Characiformes: Characidae), no Rio Santo Antônio, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*, vol. 8(2), 117–123.

Fiori LF, Alves GH, Hahn NS, Benedito E. 2016. Influence of feeding plasticity on the fitness of small Neotropic characids. *Iheringia, Série Zoologia*, 106, e2016006.

Fink WL, Weitzman SH. 1974. The so-called Cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 172, 1–46.

Foote M. 1997. The evolution of morphological diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 28, 129–152.

Fricke R, Eschmeyer WN, van der Lann R. 2021. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 25 jun 2021.

Géry J. 1977. *Characoids of the world*. TFH Publications, Neptune City, 672 pp.

Gonçalves CS, Cestari C. 2018. Grazing on the lambari fish *Deuterodon iguape* is associated with mouth morphology. *Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology*, 274, 127–130.

Grubich JR, Rice AN, Westneat MW. 2008. Functional morphology of bite mechanics in the great barracuda (*Sphyraena barracuda*). *Zoology*, vol. 11(1), 16–29.

Hammer O, Harper DA, Ryan PD. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4(1), 1–9.

Helfman GS, Collette BB, Facey DE, Bowen W. 2009. *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution and Ecology*. Wiley-Blackwell, 2^o edition, 720 pp.

Kammerer CF, Grande L, Westneat MW. 2006. Comparative and developmental functional morphology of the jaws of living and fossil gars (*Actinopterygii: Lepisosteidae*). *Journal of Morphology*, 267, 1017–1031.

Klingenberg C, Duttke S, Whelan S, Kim M. 2012. Development plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric

integration in the shape of compound leaves. *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 25(1), 115–129.

Klingenberg C, Ekau W. 1996. A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 143–177.

Mazzoni R, Rezende CF. 2002. Seasonal diet shift in a Tetragonopterinae (Osteichthyes, Characidae) from Ubatiba River, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 63(1), 69–74.

Mills D, Vevers G. 1989. The tetra encyclopedia of freshwater tropical aquarium fishes. Tetra Press, New Jersey, pp. 208. **In:** Fishbase (<https://www.fishbase.in/search.php>)

Mirande JM. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, vol. 8(3), 385–568.

Mirande JM. 2018. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). *Cladistics*, 35, 282–300.

Monteiro LR, dos Reis SF. 1999. Princípios de morfometria geométrica. Ribeirão Preto. Editora Holos, capítulo 5.

Pereira PR. 2010. Estrutura trófica de assembleias de peixes em praias do trecho médio dos rios Araguaia e Tocantins, Estado do Tocantins, Brasil. Dissertação de Mestrado, Manaus, INPA, 65 pp.

Reis RE, Albert JS, Di Dario F, Mincarone MM, Petry P, Rocha LA. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*, 89, 12–47.

Rezende EK, Pereira RA. 2002. Peixes insetívoros e zooplancatófagos da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul. Corumbá: Embrapa Pantanal, Boletim de Pesquisa, 17, 40 pp.

Ricklefs RE, 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 1265–1272.

Ríncon PA. 1999. Uso do micro-habitat em peixes de riachos: métodos e perspectivas. **In:** Caramaschi EP, Mazzoni R, Peres-Neto PR. 1999. *Ecologia de Peixes de Riachos*. Série Oecologia Brasiliensis, PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil, vol. VI.

Roberts TR. 1967. Tooth formation and replacement in Characoid fishes. *Stanford Ichthyology Bulletin*, vol. 8(4), 231–247.

Rohlf, FJ. 2006. Tps Dig2. Version 2.10. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. Disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

Rohlf, FJ. 2008. Tps Util. Version 1.40. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. Disponível em: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

Rotta MA. 2003. Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura. Corumbá: Embrapa Pantanal, 1º edição, 48 pp.

Sazima I. 1986. Similarities in feeding behavior between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *Journal of Fish Biology*, vol. 29(1), 53–65.

Stubbs TL, Pierce SE, Rayfield EJ, Anderson PS. 2013. Morphological and biomechanical disparity of crocodile-line archosaurs following the end-Triassic extinction. *Proceedings of The Royal Society B*, 280, 20131940.

Taylor WR. Van Dyke GC. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage. *Cybiurn*, 9, 107–119.

Trapani J. 2001. Position of Developing Replacement Teeth in Teleosts. *Copeia*, 1, 35–51.

Vari RP, Harold AS. 2001. Phylogenetic study of the Neotropical fish genera *Creagrutus* and *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with revision of the Cis-Andean species. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 1–239.

Weitzman SH. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin*, vol. 8 (1), 1–77.

Weitzman SH. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychidae, with a new classification of stomiatoid families. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, vol. 153(3), 327–478.

Westneat MW. 1990. Feeding Mechanics of Teleost Fishes (Labridae; Perciformes): A Test of Four-Bar Linkage Models. *Journal of Morphology*, vol. 205 (3), 269–295.

Westneat MW. 1995. Feeding, Function, and Phylogeny: Analysis of Historical Biomechanics in Labrid Fishes Using Comparative Methods. *Systematic Biology*, vol. 44(3), 361–383.

Westneat MW. 1994. Transmission of force and velocity in the feeding mechanisms of labrid fishes (Teleostei: Perciformes). *Zoomorphology*, vol. 114 (2), 103–118.

Ximenes LQ, Mateus LA, Penha JM. 2011. Variação temporal e espacial na composição de guildas alimentares da ictiofauna em lagoas marginais do Rio Cuiabá, Pantanal Norte. *Biota Neotropica*, vol. 11 (1), 205–215.

Zahorcsak P, Silvano RAM, Sazima I. 2000. Feeding biology of a guild of benthivorous fishes in a sandy shore on south-eastern Brazilian coast. *Revista Brasileira de Biologia*, vol. 60(3), 511–518.

Zanata AM, Lima FCT, di Dario F, Gerhard P. 2017. A new remarkable and Critically Endangered species of *Astyanax* Baird & Girard (Characiformes: Characidae) from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil, with a discussion on durophagy in the Characiformes. *Zootaxa*, vol. 4232 (4), 491–510.