

## RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 16/01/2028.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP**  
**Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - Campus de São José do Rio Preto**

**José Vitor Duarte da Costa**

**UMA ESPÉCIE NOVA DE *HOPLIAS* GILL (CHARACIFORMES: ERYTHRINIDAE)  
DA BACIA DO ALTO RIO PARANÁ**

São José do Rio Preto, SP  
Janeiro 2026



**José Vitor Duarte da Costa**

**UMA ESPÉCIE NOVA DE *HOPLIAS* GILL (CHARACIFORMES: ERYTHRINIDAE)  
DA BACIA DO ALTO RIO PARANÁ**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto (IBILCE), para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade.

Área de Concentração: Biodiversidade

Orientador: Prof. Dr. Fernando Rogério de Carvalho

São José do Rio Preto, SP

Janeiro 2026

C837e Costa, José Vitor Duarte da  
Uma espécie nova de Hoplias Gill (Characiformes:  
Erythrinidae) da bacia do alto rio Paraná / José Vitor Duarte da  
Costa. -- São José do Rio Preto, 2026  
64 p. : tabs., fotos, mapas

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

Orientador: Fernando Rogério de Carvalho

1. Peixes. 2. Taxonomia (Zoologia). 3. DNA Análise. 4.  
Análise morfológica. I. Título.

## **IMPACTO POTENCIAL DESTA PESQUISA**

Este trabalho contribui para o conhecimento taxonômico da ictiofauna neotropical ao documentar a biodiversidade e reforçar o entendimento sobre a composição e a importância das espécies. *Hoplias*, um gênero que representa as traíras/lobós neotropicais, apresenta, além do valor científico decorrente das indefinições taxonômicas que o cercam, relevância econômica para a pesca comercial artesanal e esportiva. O conhecimento gerado evidencia a necessidade de conservação dos habitats, pois abrigam linhagens biológicas ainda não catalogadas formalmente pela ciência, com muitas delas dependentes da integridade dos rios. Além disso, o trabalho evidencia o potencial da taxonomia integrativa para a identificação de espécies e o avanço dos estudos taxonômicos.

## **POTENTIAL IMPACT OF THIS RESEARCH**

This study advances the taxonomic knowledge of the Neotropical ichthyofauna by documenting biodiversity and strengthening our understanding of species composition and significance. *Hoplias*, a genus representing the Neotropical trahiras/lobós fishes, holds not only scientific value due to the longstanding taxonomic uncertainties surrounding it but also economic relevance for both artisanal commercial and recreational fisheries. The knowledge generated here underscores the need for habitat conservation, as these environments harbor biological lineages not yet formally catalogued by science, many of which depend on the integrity of river systems. Furthermore, the study highlights the potential of integrative taxonomy for species identification and for advancing taxonomic research.

**José Vitor Duarte da Costa**

**UMA ESPÉCIE NOVA DE *HOPLIAS* GILL (CHARACIFORMES: ERYTHRINIDAE)  
DA BACIA DO ALTO RIO PARANÁ**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto (IBILCE), como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade.

Data da defesa: 16/01/2026

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. Fernando Rogério de Carvalho  
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Câmpus de Três Lagoas, UFMS/CPTL  
Orientador

---

Profa. Dra. Carla Simone Pavanelli  
Universidade Estadual de Maringá, UEM

---

Dra. Karen Larissa Auzier Guimarães  
Universidade Federal do Oeste do Pará, UFOPA

---

Prof. Dr. Francisco Langeani Neto  
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho, Câmpus de São José do Rio Preto, UNESP/IBILCE

---

Prof. Dr. Douglas Alves Lopes  
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Câmpus de Mundo Novo, UEMS

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família, meus pais, Rita e Valdir, meu irmão, Pedro Henrique, e minha noiva, Marilaine, pelo apoio incondicional ao longo de toda esta jornada. Sem o carinho, a compreensão e o incentivo recebidos, este trabalho não teria sido possível.

Agradeço aos amigos João, Martha, Isadora, Eduardo, Danilo, Felipe e Vinicius, companheiros que fiz ao longo da vida. Agradeço especialmente aos amigos de laboratório Letícia, Gabriela, Pedro e Wellington, pelas conversas, pelos momentos de descontração e pelos ensinamentos compartilhados, amizades que desejo cultivar por toda a vida.

Manifesto minha profunda admiração e gratidão ao meu orientador, Prof. Dr. Fernando Carvalho, por me guiar, compartilhar sua experiência e servir de referência profissional. Agradeço também à Profa. Dra. Maria José Alencar Vilela, que despertou em mim a paixão pelos peixes e forneceu o conhecimento fundamental para estar onde estou hoje.

Agradeço à Ma. Laura Modesti Donin pela realização da extração de mtDNA COI utilizada neste trabalho. À Dra. Edda Assel pelo envio das fotos e radiografias do lectótipo e paralectótipo depositados no *Museum für Naturkunde*, Berlin, Germany (ZMB).

Sou grato aos responsáveis pelas coleções ictiológicas visitadas, Profa. Dra. Carla Pavanelli (NUP), Prof. Dr. Francisco Langeani (DZSJRP) e Prof. Dr. Murilo Nogueira Pastana (MZUSP), pela atenção dispensada e pelo acesso às coleções.

Agradeço também aos pesquisadores Dr. Cristhian Conde-Saldaña e Dra. Karen Guimarães pelo fornecimento de dados e pelos esclarecimentos sobre questões relativas ao gênero *Hoplías*.

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

“Todo começo é difícil em qualquer ciência”

(Karl Marx)



## RESUMO

Neste trabalho é descrita uma espécie nova do complexo *Hoplias malabaricus*, da bacia do alto rio Paraná, com base em evidências morfológicas, osteológicas e moleculares, em uma abordagem integrativa. A linhagem nova distingue-se pela convergência abrupta dos dentários em direção à sínfise mandibular, pela presença de placas dentárias no basihial e nos basibranquiais, pela coloração enegrecida das nadadeiras pares e dados merísticos: 36–37 escamas perfuradas na linha lateral, 13–15 escamas pré-dorsais, 19–20 escamas ao redor do pedúnculo caudal e 36–37 vértebras. As análises de *DNA barcode* e os métodos de delimitação molecular (ASAP, GMYC e bPTP) recuperaram a linhagem como agrupamento exclusivo com alto suporte, apresentando distâncias K2P compatíveis com autonomia específica e BIN dedicado. A concordância entre abordagens independentes sustenta a proposição taxonômica e evidencia a eficácia da taxonomia integrativa para resolver complexos de espécies com sobreposição morfológica. Os resultados ampliam o conhecimento sobre a diversidade do gênero no alto rio Paraná e reforçam a necessidade de estudos integrativos adicionais para esclarecer a distribuição e as relações filogenéticas das linhagens do complexo.

**Palavras-chave:** Taxonomia integrativa; DNA barcode; ictiofauna neotropical; rio Sucuriú.

## ABSTRACT

This study proposes a new species within the *Hoplias malabaricus* species complex from the upper Paraná River basin, based on morphological, osteological, and molecular evidence obtained through an integrative approach. The new lineage is distinguished by the abrupt convergence of the dentaries toward the mandibular symphysis, the presence of tooth plates on the basihyal and basibranchials, dark pigmentation of the paired fins, and meristic data: 36–37 perforated lateral-line scales, 13–15 predorsal scales, 19–20 scales around the caudal peduncle, and 36–37 vertebrae. DNA-barcoding analyses and molecular delimitation methods (ASAP, GMYC, and bPTP) recovered the lineage as a distinct, well-supported cluster, exhibiting K2P distances consistent with species-level divergence and a dedicated BIN. Concordance among these independent approaches supports the taxonomic proposal and demonstrates the effectiveness of integrative taxonomy for resolving species complexes with overlapping morphology. The results expand knowledge of the genus's diversity in the upper Paraná River and underscore the need for additional integrative studies to clarify the distribution and phylogenetic relationships of the complex's lineages.

**Keywords:** Integrative taxonomy; DNA barcoding; Neotropical ichthyofauna; Sucuriú River.

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                  |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1. INTRODUÇÃO .....                                                                                                                              | 15 |
| 2. MATERIAL E MÉTODOS .....                                                                                                                      | 20 |
| 3. RESULTADOS .....                                                                                                                              | 30 |
| 4. DISCUSSÃO .....                                                                                                                               | 44 |
| 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....                                                                                                                    | 53 |
| 6. CHAVE PARA IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DO COMPLEXO <i>HOPLIAS MALABARICUS</i> DA BACIA DO RIO DA PRATA (RIOS PARANÁ, PARAGUAI E URUGUAI) ..... | 54 |
| 7. MATERIAL COMPARATIVO .....                                                                                                                    | 56 |
| REFERÊNCIAS .....                                                                                                                                | 59 |

## 1. INTRODUÇÃO

Erythrinidae (Characiformes), inclui 20 espécies válidas distribuídas em três gêneros: *Hoplerythrinus* Gill, 1896, com três espécies reconhecidas; *Erythrinus* Scopoli, 1777, monoespecífico; e *Hoplias* Gill, 1903, o mais diversificado, com 16 espécies válidas (Toledo-Piza *et al.*, 2024; Fricke *et al.*, 2025). *Hoplias* ocupa ambientes dulcícolas heterogêneos, incluindo rios, lagos e áreas alagáveis, onde desempenha funções ecológicas fundamentais como predador de emboscada nos ecossistemas de água doce neotropicais (Guimarães *et al.*, 2025a; Novaes e Carvalho, 2011). Estas espécies associam-se tipicamente a habitats estruturalmente complexos, tais como margens com vegetação ripária, bancos de macrófitas submersas e acúmulos de detritos lenhosos, que fornecem abrigo e suporte à sua estratégia predatória (Guimarães *et al.*, 2025a). O gênero apresenta notável resiliência ecológica e tolera amplas variações nas condições hidrológicas e concentrações reduzidas de oxigênio dissolvido (Faria *et al.*, 2019).

Além da relevância ecológica, *Hoplias* possui importância socioeconômica, especialmente para a pesca artesanal em diversos países neotropicais (Graça e Pavanelli, 2007; Faria *et al.*, 2019). A exploração pesqueira deste gênero constitui alternativa sustentável para pescadores que habitam margens de rios represados e contrapõe-se à prática ecologicamente preocupante de introdução de espécies alóctones e exóticas (Novaes e Carvalho, 2011).

Historicamente a identificação das espécies de *Hoplias* apresenta complexidade em razão da morfologia semelhante ou convergente entre congêneres. Estudos pioneiros de Oyakawa (1990) e revisões subsequentes (Mattox *et al.*, 2006; Oyakawa e Mattox, 2009) dividiram o gênero em três grupos morfológicos distintos: **1.** grupo *Hoplias malabaricus*, com 10 espécies: *Hoplias argentinensis* Rosso, González-Castro, Bogan, Cardoso, Mabragaña, Delpiani & Díaz de Astarloa, 2018, *Hoplias auri* Guimarães, Rosso, González-Castro, Souza, Díaz de Astarloa & Rodrigues, 2021, *Hoplias cazumba* Abreu, Pedroza, Oyakawa, Melo, Tchaicka & Piorski, 2025, *Hoplias guri* Bogan, Cardoso, Rosso & Díaz de Astarloa, 2025, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794), *Hoplias maranhensis* Guimarães, Rosso, González-Castro, do Nascimento Andrade, Brito, Guimarães, Díaz de Astarloa & Rodrigues, 2025, *Hoplias mbigua* Azpelicueta, Benítez, Aichino & Mendez, 2015, *Hoplias microlepis* (Günther, 1864),

*Hoplias misionera* Rosso, Mabragaña, González-Castro, Delpiani, Avigliano, Schenone & Díaz de Astarloa, 2016 e *Hoplias teres* (Valenciennes, 1847). Este grupo caracteriza-se pela presença de placas dentárias aderidas ao basiial e aos basibranquiais (língua áspera), quatro poros do sistema laterossensorial cefálico em cada dentário e margens mediais dos dentários convergentes em direção à sínfise mandibular, que formam padrão em "V" ou "Y" (Oyakawa, 1990; Mattox *et al.*, 2006; Oyakawa e Mattox, 2009; Fricke *et al.*, 2025).

2. grupo *H. lacerdae*, com cinco espécies: *Hoplias australis* Oyakawa & Mattox, 2009, *Hoplias brasiliensis* (Spix & Agassiz 1829), *Hoplias curupira* Oyakawa & Mattox, 2009, *Hoplias intermedius* (Günther, 1864) e *Hoplias lacerdae* Miranda Ribeiro, 1908. Este grupo define-se pela ausência de placas dentárias no basiial e nos basibranquiais (língua lisa), cinco ou mais poros laterossensoriais por dentário e margens dentárias inferiores paralelas, que resultam em formato de "U" em vista ventral (Oyakawa, 1990; Mattox *et al.*, 2006; Oyakawa e Mattox, 2009; Fricke *et al.*, 2025).

3. grupo *H. macrophthalmus*, monoespecífico, representado por *Hoplias aimara* (Valenciennes 1847) (revisado por Mattox *et al.* 2006), distingue-se pela ausência de ectopterigoide acessório e pela presença de mancha opercular oval escura (Oyakawa 1990; Mattox *et al.* 2006; Oyakawa & Mattox 2009; Fricke *et al.*, 2025).

Entre os grupos taxonômicos neotropicais, *Hoplias malabaricus* destaca-se pela complexidade críptica, identificada amplamente em quase todas as drenagens neotropicais. No entanto, evidências citogenéticas e moleculares revelaram tratar-se de um complexo de espécies (Bertollo *et al.*, 2000; Rosso *et al.*, 2016). Abordagens integrativas, isto é, análises genéticas, morfológicas e citogenéticas, revelaram diversidade biológica subestimada no grupo, com múltiplas linhagens mitocondriais ainda não descritas formalmente (Marques, 2013; Utsunomia, 2014). A diversificação intra-complexo observada indica a existência de novos táxons sob o epíteto *H. malabaricus*, cuja delimitação exige investigações taxonômicas aprofundadas além da taxonomia clássica (Bertollo *et al.*, 2000; Born e Bertollo, 2000; Rosso *et al.*, 2012).

Bloch (1794) descreveu *Esox malabaricus* (atualmente *Hoplias malabaricus*) com base em exemplares coletados pelo missionário Christoph Samuel John. A diagnose original registra nadadeiras peitoral com 11 raios, pélvica com 8,

anal com 10, caudal com 15 e dorsal com 14, além de “palato” e “língua” dentados e ásperos. Bloch (1794), contudo, atribuiu erroneamente a localidade-tipo à costa de Malabar, no sul da Índia, incompatível com a distribuição neotropical de Erythrinidae. Evidências históricas indicam que os espécimes analisados se originaram provavelmente do Suriname, e a imprecisão na catalogação do material-tipo constitui a provável causa principal das inconsistências geográficas observada.

Bloch e Schneider (1801) transferiram *Esox malabaricus* para *Synodus* com base em similaridades morfológicas superficiais com espécies marinhas e descreveram *Synodus tareira* e *S. palustris*, posteriormente sinonimizadas a *H. malabaricus*. Em estudo sobre a ictiofauna brasileira, Spix e Agassiz (1829) descreveram *Erythrinus macrodon* (= *H. malabaricus*) com diagnóstico de 40 escamas perfuradas na linha lateral, nadadeiras peitorais com 14 raios, pélvica com 8, anal com 9, caudal com 15 e dorsal com 13, além de “língua” áspera com dentículos. O material-tipo foi designado para o rio Almada, Bahia, e o rio São Francisco, Brasil.

Müller (1842) estabeleceu o gênero *Macrodon* e designou *Macrodon trahira* (= *H. malabaricus*) como espécie-tipo. A descrição enfatiza dentes palatinos cônicos de base alargada, dispostos em série anterior a dentes menores, e bexiga natatória não subdividida em câmaras císticas, característica distinta de *Erythrinus*. Müller (1842) também corrigiu a localidade-tipo proposta por Bloch (1794) e atribuiu o equívoco a falhas de procedência nos registros históricos.

Eigenmann e Eigenmann (1889), em revisão taxonômica de Erythrinidae, mantiveram *Macrodon* como gênero válido. Os autores registraram variação morfológica no complexo, com 39–43 escamas na linha lateral, 12–15 raios dorsais e 10–11 raios anais.

Gill (1903) reclassificou o gênero como *Hoplías* com base em morfologia crânio-dentária distintiva, especialmente nos dentes caniniformes recurvados. A mudança nomenclatural tornou-se necessária pela homonímia com *Macrodon* Schinz, 1822 (Sciaenidae). Contudo, Gill (1903) não forneceu diagnose emendada, designação de material-tipo ou ilustrações, lacuna que dificulta os estudos taxonômicos atuais.

Paepke (1999) designou formalmente o lectótipo (ZMB 3515) e o paralectótipo (ZMB 33059) de *Esox malabaricus* (= *H. malabaricus*). Esses espécimes correspondem aos sítipos utilizados por Bloch e Schneider (1801) na descrição

original de *Synodus malabaricus*. Paepke (1999) corrigiu a localidade-tipo para o Suriname, com base na procedência predominante dos lotes recebidos por Bloch (1794) de colaboradores neotropicais e apresentou a diagnose comparativa do lectótipo (ZMB 3515), que incluiu 37 escamas na linha lateral e fórmula de raios: dorsal 14, anal 10, caudal 17, peitoral 13 e pélvica 8, e o paralectótipo (ZMB 33059) apresentou 38 escamas perfuradas na linha lateral, com fórmula de raios idêntica à do lectótipo.

Bifi (2013), em revisão taxonômica do complexo *H. malabaricus* da bacia Platina, propôs cinco espécies novas, das quais duas foram posteriormente descritas: *Hoplias* sp. A como *Hoplias mbigua* Azpelicueta, Benítez, Aichino & Mendez, 2015 (Azpelicueta *et al.*, 2015) e *Hoplias* sp. D como *Hoplias misionera* Rosso, Mabragaña, González-Castro, Delpiani, Avigliano, Schenone & Díaz de Astarloa, 2016 (Rosso *et al.*, 2016). As duas espécies restantes (*Hoplias* sp. B, *Hoplias* sp. C.) e *Hoplias* cf. *malabaricus* carecem de descrições e revisões formais.

Ota *et al.* (2018), em levantamento da biodiversidade de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, registraram quatro espécies do complexo na bacia: *Hoplias mbigua*, *Hoplias misionera*, *Hoplias* sp. 2 (ainda não descrita formalmente) e *Hoplias* sp. 3, posteriormente descrita como *Hoplias argentinensis*.

A complexidade taxonômica em *Hoplias malabaricus* resulta do agrupamento indevido de linhagens evolutivamente independentes sob uma única denominação específica, o que reforça a hipótese de um complexo de espécies crípticas que requer novas abordagens para sua compreensão (Guimarães *et al.*, 2021, Guimarães *et al.* 2022). A sobreposição de características morfológicas entre populações, aliada à escassez de material histórico de referência, compromete a distinção precisa dessas linhagens (Guimarães *et al.*, 2021; Pires *et al.*, 2021).

Análises filogenéticas baseadas em marcadores mitocondriais indicam que a diversidade taxonômica de *Hoplias* permanece substancialmente subestimada. Embora 16 espécies sejam reconhecidas atualmente como válidas, dados moleculares mitocondriais sustentam a existência de pelo menos 22 unidades taxonômicas operacionais (OTUs) no gênero (Cardoso *et al.* 2018). A taxonomia integrativa, que incorpora métodos moleculares como *DNA barcoding* e marcadores genômicos complementares aos dados morfológicos tradicionais, aumenta a precisão na delimitação taxonômica entre espécies (Dayrat, 2005). Esta abordagem demonstra

elevada eficácia na elucidação de espécies crípticas em complexos taxonômicos. Em *Hoplias*, a integração destas técnicas sustentou avanços recentes e viabilizou a descrição de novas espécies, como *H. misionera*, *H. argentinensis*, *H. auri*, *H. maranhensis* e *H. guri* (Rosso *et al.*, 2016, Rosso *et al.*, 2018; Guimarães *et al.*, 2021, 2025; Bogan *et al.*, 2025). No entanto, a resolução completa deste complexo taxonômico permanece parcial e exige investigações adicionais.

A bacia do alto rio Paraná, um dos principais sistemas hidrográficos da América do Sul, abrange aproximadamente 879.873 km<sup>2</sup> (equivalente a 10% do território brasileiro) e registra cinco espécies válidas de *Hoplias*: *H. misionera*, *H. argentinensis*, *H. mbigua*, *H. guri* e *H. aff. malabaricus* (Dagosta *et al.*, 2024; Agostinho *et al.*, 2008; ANA, 2015). A ictiofauna da bacia apresenta elevada diversidade, com 341 espécies nativas distribuídas em seis ordens, 30 famílias e 125 gêneros, resultado de processos geológicos, climáticos e ecológicos acumulados ao longo de milhões de anos (Dagosta *et al.*, 2024). A bacia enfrenta, no entanto, pressões antrópicas significativas. A introdução de 128 espécies não nativas, incluindo três híbridos, alterou processos ecológicos, intensificou a competição por recursos e promoveu a homogeneização biótica (Vitule *et al.* 2009; Gubiani *et al.* 2018). Adicionalmente, a construção de mais de 145 grandes represas, como a Usina Hidrelétrica de Itaipu, transformou radicalmente a paisagem hidrológica, modificou padrões de fluxo e eliminou barreiras naturais, como as Sete Quedas. Estas intervenções facilitaram a dispersão de linhagens de peixes e a mistura de biotas historicamente distintas, o que ampliou os impactos sobre os ecossistemas aquáticos (Agostinho *et al.*, 2007; Dagosta e de Pinna, 2017).

Em expedições na bacia, exemplares de *Hoplias* com padrão de coloração e morfologia distintos de suas congêneres foram coletados inicialmente no reservatório da PCH Alto Sucuriú, rio Sucuriú, e posteriormente reconhecidos em outras drenagens da bacia. As incongruências morfológicas e cromáticas observadas sugerem tratar-se de um táxon não descrito no complexo *H. malabaricus*. Neste contexto, esse trabalho propõe a hipótese de táxon novo do complexo *Hoplias malabaricus* da bacia do alto rio Paraná e aplica métodos integrativos para sua descrição.



## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A abordagem integrativa aplicada sustenta o reconhecimento de uma espécie nova do complexo *Hoplias malabaricus* na bacia do alto rio Paraná. A convergência entre dados morfológicos, osteológicos e moleculares estabelece delimitação taxonômica robusta e confirma a eficácia dessa metodologia na resolução de complexos de espécies com sobreposição morfológica acentuada. O novo táxon difere das demais espécies do complexo por apresentar contagens reduzidas que constituem os menores intervalos registrados, nadadeiras pares enegrecidas e caracteres osteológicos diagnósticos. As distâncias genéticas calculadas pelo modelo Kimura 2-parâmetros e os métodos de delimitação molecular aplicados recuperam a linhagem como agrupamento exclusivo. Os resultados elevam o número de espécies válidas reconhecidas na bacia do alto rio Paraná para seis.

A diversidade do complexo *Hoplias malabaricus* permanece subestimada e demanda investigações taxonômicas adicionais. A delimitação morfológica apresenta desafios recorrentes decorrentes da sobreposição em contagens, plasticidade fenotípica e inconsistências em caracteres diagnósticos estabelecidos previamente. A integração de análises, conforme demonstrado neste trabalho, fornece caracteres complementares essenciais para a distinção entre táxons morfológicamente similares. Revisões morfológicas abrangentes e padronização de protocolos descritivos são necessárias para estabilizar as circunscrições taxonômicas e reduzir ambiguidades na identificação das espécies.

## REFERÊNCIAS

- AZPELICUETA, M. M.; BENÍTEZ, M.; AICHINO, D.; MENDEZ, C. M. D. A new species of the genus *Hoplias* (Characiformes, Erythrinidae), a tararira from the lower Paraná River, in Misiones, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, v. 59, n. 1–2, p. 71–82, 2015.
- BEMIS, W. E.; HILTON, E. J.; BROWN, B.; ARRINDELL, R.; RICHMOND, A. M.; LITTLE, C. D.; GRANDE, L.; FOREY, P. L.; NELSON, G. J. Methods for preparing dry, partially articulated skeletons of osteichthyans, with notes on making Ridewood dissections of the cranial skeleton. *Copeia*, 2004, n. 3, p. 603–609, 2004. DOI: 10.1643/CI-03-054R1.
- BERTOLLO, L. A. C.; BORN, G. G.; DERGAM, J. A.; FENOCCHIO, A. S.; MOREIRA-FILHO, O. A biodiversity approach in the Neotropical fish *Hoplias malabaricus*: karyotypic survey, geographic distribution of cytotypes and cytotaxonomic considerations. *Chromosome Research*, v. 8, n. 7, p. 603–613, 2000.
- BIFI, A. G. Revisão taxonômica das espécies do grupo *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes: Erythrinidae) da bacia do rio da Prata. 2013. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) — Universidade Estadual de Maringá, Departamento de Biologia, Maringá, 2013. 51 f.: il. Disponível em: <http://repositorio.uem.br:8080/jspui/handle/1/5100>. Acesso em: 26 set. 2025.
- BLOCH, M. E. *Naturgeschichte der ausländischen Fische: Mit sechs und dreissig ausgemalten Kupfern nach Originalen*. Berlin: [s.n.], 1794.
- BLOCH, M. E.; SCHNEIDER, J. G. M. *M.E. Blochii, Systema Ichthyologiae iconibus cx illustratum*. Berlin: Sumtibus Auctoris Impressum et Bibliopolio Sanderiano, 1801.
- BOGAN, S.; CARDOSO, Y.; ROSSO, J.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M. New species of the highly diversified *Hoplias malabaricus* group (Characiformes, Erythrinidae) from La Plata Basin: another brick in the wall. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, v. 27, p. 229–243, 2025. DOI: 10.22179/REVMACN.27.915.

BORN, G. G.; BERTOLLO, L. A. C. An XX/XY sex chromosome system in a fish species, *Hoplias malabaricus*, with a polymorphic NOR-bearing X chromosome. *Chromosome Research*, v. 8, n. 2, p. 111–118, 2000. DOI: 10.1023/A:1009238402051.

BOUCKAERT, R.; VAUGHAN, T. G.; BARIDO-SOTTANI, J.; DUCHÊNE, S.; FOURMENT, M.; GAVRYUSHKINA, A.; HELED, J.; JONES, G.; KÜHNERT, D.; DE MAIO, N.; MATSCHINER, M.; MENDES, F. K.; MÜLLER, N. F.; OGILVIE, H. A.; DU PLESSIS, L.; POPINGA, A.; RAMBAUT, A.; RASMUSSEN, D.; SIVERONI, I.; SUCHARD, M. A.; WU, C.-H.; XIE, D.; ZHANG, C.; STADLER, T.; DRUMMOND, A. J. BEAST 2.5: an advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, v. 15, n. 4, e1006650, 2019.

CARDOSO FERREIRA, C.; LUIS PIROLI, E. Zoneamento ambiental das paisagens: estudo de caso do alto curso da bacia hidrográfica do rio Sucuriú, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Boletim Goiano de Geografia*, v. 36, n. 2, p. 358, 2016. DOI: 10.5216/bgg.v36i2.42799.

CARDOSO, Y. P.; ROSSO, J. J.; MABRAGAÑA, E.; GONZÁLEZ-CASTRO, M.; DELPIANI, M.; AVIGLIANO, E.; BOGAN, S.; COVAIN, R.; SCHENONE, N. F.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M. A continental-wide molecular approach unraveling mtDNA diversity and geographic distribution of the Neotropical genus *Hoplias*. *PLoS ONE*, v. 13, n. 8, e0202024, 2018. DOI: 10.1371/journal.pone.0202024.

CONDE-SALDAÑA, C. C.; MELO, B. F.; ROXO, F. F.; TAGLIACOLLO, V. A.; OLIVEIRA, C.; ALBERT, J. S. Landscape evolution drives continental diversification in Neotropical freshwater fishes of the family Erythrinidae (Teleostei, Characiformes). *Journal of Biogeography*, v. 52, e15129, 2025. DOI: 10.1111/jbi.15129.

DAGOSTA, F. C. P.; MONÇÃO, M. S.; NAGAMATSU, B. A.; PAVANELLI, C. S.; CARVALHO, F. R.; LIMA, F. C. T.; LANGEANI, F.; DUTRA, G. M.; OTA, R. R.; SEREN, T. J.; TAGLIACOLLO, V.; MENEZES, N. A.; BRITSKI, H. A.; DE PINNA, M. F. Fishes of the upper Rio Paraná basin: diversity, biogeography and conservation. *Neotropical Ichthyology*, v. 22, n. 1, e230066, 2024. DOI: 10.1590/1982-0224-2023-0066.

DAYRAT, B. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 85, n. 3, p. 407–415, 2005.

DRUMMOND, A. J.; SUCHARD, M. A.; XIE, D.; RAMBAUT, A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, v. 29, n. 8, p. 1969–1973, 2012.

EDGAR, R. C. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics*, v. 5, n. 113, p. 1–19, 2004. DOI: 10.1186/1471-2105-5-113.

EIGENMANN, C. H.; EIGENMANN, R. S. Notes from the San Diego Biological Laboratory. The fishes of Cortez Banks. *West American Scientist*, v. 6, n. 10–13, p. 363–430, 1889.

EZARD, T.; FUJISAWA, T.; BARRACLOUGH, T. Splits: Species limits by threshold statistics (R package version 1.0-19/r52) [software]. Disponível em: <https://RForge.R-project.org/projects/splits/>. Acesso em: 26 set. 2025.

FARIA, M. D. R.; CAVALCANTE-NETO, A.; ALLAMAN, I. B.; GOMES, A. D. O.; MOREIRA, R. G.; HALLERMAN, E. M.; HILSDORF, A. W. S. The potential of *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae), a Neotropical carnivore, for aquaculture. *Aquaculture and Fisheries*, v. 4, n. 3, p. 89–97, 2019. DOI: 10.1016/j.aaf.2019.01.002.

FINK, W.; WEITZMAN, S. The so-called cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, n. 172, p. 1–45, 1974.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. (Eds.). Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references [Electronic version]. 2025. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 01 out. 2025.

FUJISAWA, T.; BARRACLOUGH, T. G. Delimiting species using single-locus data and the generalized mixed Yule coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. *Systematic Biology*, v. 62, n. 5, p. 707–714, 2013.

GILL, T. N. A new name (*Hoplias*) for the genus *Macrodon* of Müller. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 16, p. 49–52, 1903.

GILL, T. N. Synopsis of the freshwater fishes of the western portion of the island of Trinidad, W. I. *Annals of the Lyceum of Natural History of New York*, v. 6, n. 10–13, p. 363–430, 1858.

GOTO, S. G.; KIMURA, M. T. Phylogenetic utility of mitochondrial COI and nuclear Gpdh genes in *Drosophila*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 18, n. 3, p. 404–422, 2001. DOI: 10.1006/mpev.2000.0893.

GRAÇA, W. J. D.; PAVANELLI, C. S. *Peixes da planície de inundação do alto do rio Paraná e áreas adjacentes*. Maringá: EDUEM, 2007.

GUIMARÃES, K. L. A.; ANDRADE, S. J. N.; RODRIGUES, L. R. R. Ecological niche modeling of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) under climate change scenarios. *Ecology and Evolution*, v. 15, e7236, 2025a. DOI: 10.1002/ece3.72361.

GUIMARÃES, K. L. A.; LIMA, M. P.; SANTANA, D. J.; BELÉM DE SOUZA, M. F.; BARBOSA, R. S.; RODRIGUES, L. R. R. DNA barcoding and phylogeography of the *Hoplias malabaricus* species complex. *Scientific Reports*, v. 12, p. 5288, 2022. DOI: 10.1038/s41598-022-09121-z.

GUIMARÃES, K. L. A.; ROSSO, J. J.; GONZÁLEZ-CASTRO, M.; DO NASCIMENTO ANDRADE, S. J.; BRITO, P. S.; GUIMARÃES, E. C.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M.; RODRIGUES, L. R. R. A new species of *Hoplias* (Characiformes, Erythrinidae) from the Maranhão State, western Northeast Atlantic basin, Brazil. *Zoosystematics and Evolution*, v. 101, n. 4, p. 1471–1493, 2025b. DOI: 10.3897/zse.101.155287.

GUIMARÃES, K. L. A.; ROSSO, J. J.; SOUZA, M. F. B.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M.; RODRIGUES, L. R. R. A new species of *Hoplias malabaricus* species complex

(Characiformes: Erythrinidae) from the Crepori River, Amazon basin, Brazil. *Journal of Fish Biology*, v. 100, n. 2, p. 425–443, 2021a. DOI: 10.1111/jfb.14953.

GUIMARÃES, K. L. A.; ROSSO, J. J.; SOUZA, M. F. B.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M.; RODRIGUES, L. R. R. Integrative taxonomy reveals disjunct distribution and first record of *Hoplias misionera* (Characiformes: Erythrinidae) in the Amazon River basin: morphological, DNA barcoding and cytogenetic considerations. *Neotropical Ichthyology*, v. 19, n. 2, e200110, 2021b. DOI: 10.1590/1982-0224-2020-0110.

HOANG, D. T.; CHERNOMOR, O.; VON HAESSELER, A.; BUI QUANG MINH, S.; LE, S. V. UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, v. 35, p. 518–522, 2018. DOI: 10.1093/molbev/msx281.

HURST, G. D. D.; JIGGINS, F. M. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 272, p. 1525–1534, 2005. DOI: 10.1098/rspb.2005.3056.

KALYAANAMOORTHY, S.; MINH, B. Q.; WONG, T. K. F.; VON HAESSELER, A.; JERMANN, T. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, v. 14, p. 587–589, 2017. DOI: 10.1038/nmeth.4285.

KIMURA, M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, v. 16, n. 2, p. 111–120, 1980.

KUMAR, S.; STECHER, G.; SULESKI, M.; SANDERFORD, M.; SHARMA, S.; TAMURA, K. MEGA12: Molecular Evolutionary Genetic Analysis Version 12 for adaptive and green computing. *Molecular Biology and Evolution*, v. 41, n. 12, msae263, 2024. DOI: 10.1093/molbev/msae263.

LI, C.; ORTÍ, G.; ZHANG, G.; LU, G. A practical approach to phylogenomics: the phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii) as a case study. *BMC Evolutionary Biology*, v. 7, 44, 2007. DOI: 10.1186/1471-2148-7-44.

MARQUES, D. F.; SANTOS, F. A.; SILVA, S. S.; SAMPAIO, I.; RODRIGUES, L. R. R. Cytogenetic and DNA barcoding reveals high divergence within the trahira, *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) from the lower Amazon River. *Neotropical Ichthyology*, v. 11, n. 2, p. 459–466, 2013.

MATTOX, G. M. T.; TOLEDO-PIZA, M.; OYAKAWA, O. T. Taxonomic study of *Hoplias aimara* Valenciennes, 1846 and *Hoplias macrophthalmus* (Pellegrin, 1907) (Ostariophysi, Characiformes, Erythrinidae). *Copeia*, 2006, n. 3, p. 516–528, 2006.

MELO, B. F.; BENINE, R. C.; MARIGUELA, T. C.; OLIVEIRA, C. A new species of *Tetragonopterus* Cuvier, 1816 (Characiformes: Characidae: Tetragonopterinae) from the rio Jari, Amapá, northern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, v. 9, p. 49–56, 2011. DOI: 10.1590/S1679-62252011000100002.

MÜLLER, J. W. von. Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische, mit Bezug auf einige neue Fischgattungen. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*, 1842, p. 307–329.

NOVAES, J. L. C.; CARVALHO, E. D. Population structure and stock assessment of *Hoplias malabaricus* (Characiformes: Erythrinidae) caught by artisanal fishermen in river–reservoir transition area in Brazil. *Revista de Biología Tropical*, v. 59, n. 1, p. 71–83, 2011.

OTA, R. R.; DEPRÁ, G. C.; GRAÇA, W. J.; PAVANELLI, C. S. *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated*. *Neotropical Ichthyology*, v. 16, n. 2, e170094, 2018. DOI: 10.1590/1982-0224-20170094.

OYAKAWA, O. T. Revisão sistemática das espécies do gênero *Hoplias* (grupo lacerdae) da Amazônia brasileira e região leste do Brasil (Teleostei: Erythrinidae). 1990. Dissertação (Mestrado) — Universidade de São Paulo, 1990.

OYAKAWA, O. T.; MATTOX, G. M. T. Revision of the Neotropical trahiras of the *Hoplias lacerdae* species group (Ostariophysi: Characiformes: Erythrinidae) with descriptions of two new species. *Neotropical Ichthyology*, v. 7, n. 1, p. 117–140, 2009.

PAEPKE, H. J. Bloch's fish collection in the Museum für Naturkunde der Humboldt Universität zu Berlin – an illustrated catalog and historical account. Czech Republic: A. R. G. Gantner Verlag KG, 1999.

PARADIS, E.; SCHLIEP, K. *ape* 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, v. 35, n. 3, p. 526–528, 2018.

PIRES, W. M. M.; BARROS, M. C.; FRAGA, E. C. DNA barcoding unveils cryptic lineages of *Hoplias malabaricus* from Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 81, n. 4, p. 917–927, 2021. DOI: 10.1590/1519-6984.231598.

PONS, J.; BARRACLOUGH, T. G.; GÓMEZ-ZURITA, J.; CARDOSO, A.; DURAN, D. P.; HAZELL, S.; ... VOGLER, A. P. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology*, v. 55, n. 4, p. 595–609, 2006.

POSADA, D. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, v. 25, n. 7, p. 1253–1256, 2008.

PULLANDRE, N.; BROUILLET, S.; ACHAZ, G. ASAP: Assemble species by automatic partitioning. *Molecular Ecology Resources*, v. 21, n. 2, p. 609–620, 2021.

PULLANDRE, N.; LAMBERT, A.; BROUILLET, S.; ACHAZ, G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, v. 21, n. 8, p. 1864–1877, 2012.

R CORE TEAM. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2025. Disponível em: <https://www.R-project.org/>. Acesso em: 26 set. 2025.

RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J.; XIE, D.; BAELE, G.; SUCHARD, M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, v. 67, n. 5, p. 901–904, 2018. DOI: 10.1093/sysbio/syy032.

RATNASINGHAM, S.; HEBERT, P. D. N. BOLD: the Barcode of Life Data System (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes*, v. 7, n. 3, p. 355–364, 2007.



RATNASINGHAM, S.; HEBERT, P. D. N. DNA-based registry for all animal species: the Barcode Index Number (BIN) system. *PLoS ONE*, v. 8, n. 7, e66213, 2013.

ROBERTS, T. Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius*, and *Acestrorhynchus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, v. 35, n. 15, p. 391–500, 1969.

ROSSO, J. J.; GONZÁLEZ-CASTRO, M.; BOGAN, S.; CARDOSO, Y.; MABRAGAÑA, E.; DELPIANI, M.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M. Integrative taxonomy reveals a new species of the *Hoplias malabaricus* species complex (Teleostei: Erythrinidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, v. 28, p. 235–252, 2018.

ROSSO, J. J.; MABRAGAÑA, E.; GONZÁLEZ-CASTRO, M.; DELPIANI, M. S.; AVIGLIANO, E.; SCHENONE, N.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M. A new species of the *Hoplias malabaricus* species complex (Characiformes: Erythrinidae) from the La Plata River basin. *Cybium*, v. 40, n. 3, p. 199–208, 2016.

ROSSO, J. J.; MABRAGAÑA, E.; GONZÁLEZ-CASTRO, M.; DÍAZ DE ASTARLOA, J. M. DNA barcoding neotropical fishes: recent advances from the Pampa Plain, Argentina. *Molecular Ecology Resources*, v. 12, n. 6, p. 999–1011, 2012.

ROZAS, J.; FERRER-MATA, A.; SÁNCHEZ-DELBARRIO, J. C.; GUIRAO-RICO, S.; LIBRADO, P.; RAMOS-ONSINS, S. E.; SÁNCHEZ-GRACIA, A. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Molecular Biology and Evolution*, v. 34, p. 3299–3302, 2017. DOI: 10.1093/molbev/msx248.

SPIX, J. B. von; AGASSIZ, L. *Selecta genera et species piscium quos in itinere per Brasilam annos MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I... colleget et pingendso curavit Dr J. B. de Spix...* Monachii: [s.n.], 1829–1831.

STELBRINK, B.; VON RINTELEN, T.; MARWOTO, R. M.; SALZBURGER, W. Mitogenomes do not substantially improve phylogenetic resolution in a young non model adaptive radiation of freshwater gastropods. *BMC Ecology and Evolution*, v. 24, 42, 2024. DOI: 10.1186/s12862-024-02235-0.

TANG, C. Q.; HUMPHREYS, A. M.; FONTANETO, D.; BARRACLOUGH, T. G. Effects of phylogenetic reconstruction method on the robustness of species delimitation using single-locus data. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 5, p. 1086–1094, 2014. DOI: 10.1111/2041-210X.12246.

THERMO FISHER SCIENTIFIC. *PureLink™ Genomic DNA Mini Kit User Guide*. Carlsbad, CA: Thermo Fisher Scientific Inc. (Invitrogen™), 2022.

TOLEDO-PIZA, M.; BAENA, E. G.; DAGOSTA, F. C. P.; MENEZES, N. A.; ÂNDRADE, M.; BENINE, R. C.; BERTACO, V. A.; BIRINDELLI, J. L. O.; BODEN, G.; BUCKUP, P. A.; CAMELIER, P.; CARVALHO, F. R.; CASTRO, R. M. C.; CHUCTAYA, J.; DECRU, E.; DERIJST, E.; DILLMAN, C. B.; FERREIRA, K. M.; MERXEM, D. G.; GIOVANNETTI, V.; HIRSCHMANN, A.; JÉGU, M.; JEREP, F. C.; LANGEANI, F.; LIMA, F. C. T.; LUCENA, C. A. S.; LUCENA, Z. M. S.; MALABARBA, L. R.; MALABARBA, M. C. S. L.; MARINHO, M. M. F.; MATHUBARA, K.; MATTOX, G. M. T.; MELO, B. F.; MOELANTS, T.; MOREIRA, C. R.; MUSSCHOOT, T.; NETTO-FERREIRA, A. L.; OTA, R. P.; OYAKAWA, O. T.; PAVANELLI, C. S.; REIS, R. E.; SANTOS, O.; SERRA, J. P.; SILVA, G. S. C.; SILVA-OLIVEIRA, C.; SOUZA-LIMA, R.; VARI, R. P.; ZANATA, A. M. Checklist of the species of the Order Characiformes (Teleostei: Ostariophysi). *Neotropical Ichthyology*, v. 22, n. 1, 2024. DOI: 10.1590/1982-0224-2023-0086.

UTSUNOMIA, R.; ALVES, J. C.; PAIVA, L. R.; SILVA, G. J.; OLIVEIRA, C.; BERTOLLO, L. A. C.; FORESTI, F. Genetic differentiation among distinct karyomorphs of the wolf fish *Hoplias malabaricus* species complex (Characiformes, Erythrinidae) and report of unusual hybridization with natural triploidy. *Journal of Fish Biology*, v. 85, n. 5, p. 1682–1692, 2014. DOI: 10.1111/jfb.12526.

VENCES, M.; MIRALLES, A.; BROUILLET, S.; DUCASSE, J.; FEDOSOV, A.; KHARCHEV, V.; KUMARI, S.; PATMANIDIS, S.; PUILLANDRE, N.; SCHERZ, M. D.; KOSTADINOV, I.; RENNER, S. S. iTaxoTools 0.1: kickstarting a specimen-based software toolkit for taxonomists. *Megataxa*, v. 6, p. 77–92, 2021. Disponível em: <https://www.mapress.com/mt/article/view/megataxa.6.2.1>. Acesso em: 01 out. 2025.

WARD, R. D. DNA barcode divergence among species and genera of birds and fishes. *Molecular Ecology Resources*, v. 9, n. 6, p. 1077–1085, 2009. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2009.02541.x.

WEITZMAN, S. H. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin*, v. 8, n. 1, p. 1–75, 1962.

WONG, T. K. F.; LY-TRONG, N.; REN, H.; BANOS, H.; ROGER, A. J.; SUSKO, E.; BIELOW, C.; DE MAIO, N.; GOLDMAN, N.; HAHN, M. W.; HUTTLEY, G.; LANFEAR, R.; MINH, B. Q. IQ-TREE 3: phylogenomic inference software using complex evolutionary models. Submitted (2025). Disponível em: <https://ecoevorxiv.org/repository/view/8916/>. Acesso em: 01 out. 2025.

ZHANG, J.; KAPLI, P.; PAVLIDIS, P.; STAMATAKIS, A. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, v. 29, n. 22, p. 2869–2876, nov. 2013. DOI: 10.1093/bioinformatics/btt499.