

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 01/12/2025



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

Douglas de Castro Ribeiro

**Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes):
descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a
evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em
Crenuchidae.**

São José do Rio Preto
2023

Douglas de Castro Ribeiro

**Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes):
descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a
evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em
Crenuchidae.**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do 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

São José do Rio Preto
2023

R484n	Ribeiro, Douglas de Castro Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes): descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em Crenuchidae / Douglas de Castro Ribeiro. -- São José do Rio Preto, 2024 296 p. Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto Orientador: Francisco Langeani 1. Análise Cladística. 2. Morfologia. 3. Evolução. 4. Zoologia Nomenclatura. 5. Ictiologia. 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.

Douglas de Castro Ribeiro

**Um novo crenuquídeo miniatura (Teleostei, Characiformes):
descrição, posicionamento filogenético e conjecturas sobre a
evolução do tamanho corporal e disparidade morfológica em
Crenuchidae.**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do 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

Prof. Dr. Francisco Langeani
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas - Câmpus
de São José do Rio Preto, Ibilce, UNESP. (Orientador)

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro
Faculdade de Engenharia - Câmpus de Ilha Solteira FEIS,
UNESP.

Prof. Dr. George Tagliaferro Mattox
Universidade Federal de São Carlos - Câmpus Sorocaba,
UFSCar.

Prof. Dr. Gabriel de Souza Ferreira
Senckenberg Centre for Human Evolution and
Palaeoenvironment (SHEP), Alemanha.

Prof. Dr. Mário Bronzati Filho
University of Tübingen, Alemanha.

São José do Rio Preto
01 de dezembro de 2023

DEDICO

Dedico esta tese a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para o meu desenvolvimento pessoal.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Francisco Langeani (Kiko), pelos valiosos ensinamentos e por acreditar no meu potencial em momentos difíceis.

Agradeço eternamente à minha família pelo apoio, em especial minha tia Nília (Tá), minha mãe Solange (Preta), meu pai Nilton (Banana) e meus irmãos Elisa, Cheyenne, Neto, Isabela e Mario Cesar (sim, os primos são irmãos também!).

Agradeço de coração à minha companheira de vida Jumma Chagas, que sofreu junto comigo nos momentos difíceis e estava ao meu lado quando colhemos alguns frutos bons dessa jornada.

Sou imensamente grato por algumas pessoas boas aparecerem na minha vida, Felipe Montefeltro, Cristiële Ribeiro, sem vocês meu caminho até aqui teria sido muito difícil. As minhas amigas Cris Bashiyo e as irmãs Cristiane e Simony. Ao amigo Mário, uma das pessoas que me incentivou a cursar ciências biológicas.

Às boas conversas com Pedro Godoy, Mario Bronzatti, Murilo Queiroz, Gabriel Ferreira, Nathália Cury, Melody Bomon, Wafa Alhalabi e Bianca Rangel.

Aos amigos do Ibilce Arturo, Ariele, Alaina, Ana Claudia, Breno, Mariana, Rose, Fernando, Fernanda, Wellington. Também a Paulinha, o Carlos e a Cibele Favoreto. Também às profas. Lilian Casatti e Eliana Freitas pelas valiosas considerações durante minha qualificação.

Ao Emanuel Neuhaus (gente finíssima), ao “nego véio” Luiz Tencatt e ao “cumpadi” Auro pelas boas prosas, sobre qualquer coisa, geralmente uma conversa sobre peixes ou heavy metal.

Aos colegas do Museu Nacional Paulo Buckup, Marcelo Britto, Cristiano Moreira, Cecilia Gomes, Evandro Malanski, Sergio Santos, Igor Santos e ao Victor Brito, que durante minha visita ao museu, por meio da boa convivência, fizeram com que eu esquecesse que andar pelo Rio de Janeiro é tão estressante.

Aos colegas do Museu de Zoologia da Usp, Aléssio Datovo, Osvaldo Oyakawa, Wilian Ohara, Manoela Marinho, Michel, Mario de Pinna, Naércio Menezes, Heraldo Britski, Murilo Pastana pela receptibilidade durante minha visita à coleção de peixes, com direito a um almoço de recepção.

À Cibele, a Mirian e o Renato, do IGc da Usp pela adorável (e cansativa) experiência proporcionada de coletar peixes fósseis (com a logística e o apoio do Montefeltro e do Anelli por trás).

Agradeço a Profa. Lucia Py-Daniel (INPA), Flavio Lima (Unicamp) pela gentileza em ceder o material para análise. Também agradeço ao George Mattox (UFSCar), Carla Pavanelli e Claudio Zawadzki (nupelia), Lucíola Lanes e Andreia (Feis-Unesp), Bruno Melo, Marcelo

Melo, André Netto-Ferreira juntamente a vários outros ictiólogos com quem eu tive ao menos uma breve conversa, porém com segurança contribuiu para meu crescimento intelectual.

Agradeço ao Prof. Luciano Anjos pelo uso do laboratório durante todo meu doutorado. Sou grato também ao prof. Alexandre Ninhaus com quem eu trabalhei durante o mestrado, também aos colegas que fiz durante essa pequena parte de minha vida acadêmica, Raphael Costa, Diógenes Silva, Amanda Silva, Geovanna Coelho, Fabrício Marçal, Patrícia Postingel, Laíza Silva, José Senhorini, George Yasui, Aline Zonatto. Não podendo esquecer da Meiri Nishida e do Junior Torrogrosa da secretaria do DBZ, também ao Thiago que mantém nosso ambiente de trabalho sempre limpo e a Luzinete, sem aquele café, seria difícil.

Peço desculpa se me esqueci de alguém. Porém, certamente essas pessoas que não foram citadas têm meus profundos agradecimentos.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento N° 88882.330418/2019-01.

"É junto dos bão que a gente fica mió."

Guimarães Rosa

RESUMO

Crenuchidae constitui um subgrupo bem estabelecido de Characiformes, amplamente distribuídos na região Neotropical, mas são taxonomicamente e morfológicamente mais diversos nas drenagens do norte da América do Sul. Um novo táxon morfológicamente relacionado à Crenuchidae foi recentemente coletado em um tributário do rio Grande, em Minas Gerais. Com base no novo material, um novo táxon é descrito e uma hipótese de posicionamento filogenético é fornecida. Durante a descrição do novo táxon, uma série de novas condições morfológicas foram reconhecidas. Esses novos atributos foram compilados em uma matriz de dados morfológicos com 225 caracteres, avaliados em 53 terminais, incorporando boa parte da diversidade morfológica reconhecida de Crenuchidae, além de vários táxons de grupos externos putativamente relacionados. Buscas heurísticas almejando as árvores mais parcimoniosas foram realizadas por meio do software TNT (RAS + TBR 5000 *random seed* 0, e *hold* 20). Abordagens complementares foram realizadas na quantificação da diversidade morfológica e questões associadas a miniaturização corporal para investigar a estabilidade dos clados recuperados. A análise de parcimônia recuperou quatro árvores mais parcimoniosas (1161 passos, IC= 0.21, IR= 0.57 e IH= 0.78), que foram sumarizadas em uma árvore de consenso estrito relativamente bem resolvida, apresentando somente duas politomias. Na topologia obtida, vários pontos congruentes com hipóteses anteriores foram recuperados. Entretanto, uma série de novas relações são propostas. *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. é proposto para a nova forma, sendo este recuperado como proximamente relacionado a *Characidium mirim*, por sua vez, relação fortemente sustentada como grupo irmão de *Odontocharacidium aphanes* + *Skiocharax meizon*, dentro de um grupo maior que circunscreve os gêneros *Microcharacidium*, *Elachocharax*, e nove espécies de *Characidium* com corpo mais curto e alto. A dicotomia basal de Crenuchidae sugerida previamente foi recuperada, juntamente com as duas principais linhagens conhecidas, Crenuchinae e Characidiinae. As inter-relações de Characidiinae, entretanto, são contrastantes com hipóteses anteriores, tendo recuperado pela primeira vez os gêneros *Microcharacidium*, *Elachocharax* como grupos parafiléticos, e *Characidium* polifilético. Vários pontos da topologia se mostraram instáveis após algumas análises exploratórias subsidiadas com informações com dados contínuos, que aparentemente apresentam um forte sinal filogenético na evolução do grupo. Modelos macroevolutivos foram avaliados e evidenciaram múltiplos picos evolutivos durante a evolução morfológica de Crenuchidae. Uma putativa relação entre o tamanho corporal e o formato do corpo foi analisada comparando diferentes hábitos de vida e a estrutura filogenética. As decisões nomenclaturais tomadas no trabalho são pontualmente associadas a aspectos filogenéticos da nova espécie e relações próximas. As implicações taxonômicas resultante da nova topologia são discutidas tanto sob o regimento do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica quanto na vertente mais atual da nomenclatura filogenética (*Phylocode*). Adicionalmente, alguns padrões de disparidade morfológica e aspectos da miniaturização corporal dos crenuquídeos são abordados. De forma complementar, uma definição filogenética é fornecida para a utilização dos nomes das linhagens Crenuchidae, Crenuchinae e Characidiinae.

Palavras-chave: Ostariophysi; Miniaturização; Alto rio Paraná; Disparidade morfológica e Nomenclatura filogenética

ABSTRACT

Crenuchidae is a well-established subgroup of Characiformes, with a broad distribution in the neotropical region, however the group is taxonomically and morphologically more diverse in the drainages of Northern South America. A new taxon morphologically related to Crenuchidae was recently collected in a tributary of the Rio Grande, in Minas Gerais State, Brazil. Based on this new material, a new taxon is described, and a phylogenetic hypothesis is provided. Along the description of the new taxon, several new morphological conditions were recognized. These new attributes were compiled in a morphological data matrix with 225 characters, scored for 53 terminals, encompassing much of the morphological diversity within Crenuchidae. In addition, several taxa putatively associated to the Crenuchidae were included as outgroups. Heuristic searches were performed to retrieve the most parsimonious trees (MPTs) with the TNT software (RAS + TBR 5000 random seed 0 and hold 20). Complementary approaches were employed in the quantification of morphological diversity, and issues associated with the miniaturization, to investigate the stability of the clades. The retrieved four MPTs (1161 steps, IC = 0.21, IR = 0.57 and IH = 0.78) were summarized in a strict consensus tree, which is relatively resolved, presenting only two polytomic relationships. Several points congruent with previous hypotheses were recovered in the MPTs. However, several new relationships are also proposed. *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., is proposed for the new taxon, and it is recovered as closely related to *Characidium mirim*, and both taxa are which strongly supported as a sister group of *Odontocharacidium aphanes* + *Skiotocharax meizon*, within a larger group that includes the genera *Microcharacidium*, *Elachocharax* and nine species of *Characidium* with shorter and taller bodies. The basal dichotomy of Crenuchidae previously suggested has been recovered, along with the two main known strains, Crenuchinae and Characidiinae. The interrelationships of Characidiinae, however, are contrasting with previous hypotheses, and recovered for the first time *Microcharacidium*, *Elachocharax* as paraphyletic groups, and *Characidium* polyphyletic. Several relationships in the MPTs proved to be unstable after some exploratory analysis including continuous data that apparently have strong phylogenetic signal in the evolution of the group. Macroevolutionary models were evaluated and showed multiple evolutionary peaks during the morphological evolution of Crenuchidae. A putative relationship between body size and body shape was analyzed by comparing different ecological habitats and the phylogenetic structure. The nomenclatural decisions taken in this work are majorly associated with the new species and its closer relationships. The taxonomic implications resulting from the new results are discussed both under the rules of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN), and under the current aspects of the phylogenetic nomenclature (*Phylocode*). In addition, some patterns of morphological disparity and aspects of body miniaturization of Crenuchidae are addressed. A phylogenetic definition is provided for the use of the names of the lineages Crenuchidae, Crenuchinae and Characidiinae.

Keywords: Ostariophysi; Miniaturization; upper Paraná River; Morphological Disparity e Phylogenetic Nomenclature.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Relações filogenéticas em Crenuchidae. Hipótese de inter-relações de Characidiinae, proposta por Buckup (1993) (A), relações filogenéticas em Crenuchinae proposta por Campanário (2000) (B), e posicionamento de *Skiotocharax meizon* dentro de Characidiinae proposto por Presswel et al. (2002) (C) 31

Figura 2. Mapa de distribuição das espécies de *Tijuichthys*, na América do Sul. Sistemas do Paraná-Paraguai (rosa), Araguaia-Tocantins (azul) e Amazonas (verde). Localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (triângulo). Distribuição de *Tijuichthys mirim* comb. nov. (círculos), localidade tipo (vermelho) e demais registros (amarelo). 80

Figura 3. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., holótipo, DZSJRP 15806, 21,24 mm CP, fêmea (presumidamente), cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, Minas Gerais, Brasil. Barra de escala 5 mm. 81

Figura 4. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., parátipos, recém fixados, (A) DZSJRP 21046, 21.56 mm CP, (B) DZSJRP 21046, 19.81 mm CP, (C) DZSJRP 21046, 14.84 mm CP, juvenil. Barra de escala 5 mm. 83

Figura 5. *Tijuichthys testaceus* sp. nov., parátipos, conservados em álcool, (A) DZSJRP 21046, 22.55 mm CP, (B) DZSJRP 15806, 20.87 mm CP, (C) DZSJRP 21046, 9.09 mm CP, jovem. Barra de escala 5 mm. 84

Figura 6. Morfologia das escamas da série lateromedial de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (A). Morfologia externa e campos de orientação (B), e atributos microestruturais (C, D e E). Abreviações: AC = campo anterior; Fc = focus circulus; On = ornamentos; LC = campo lateral; PC = campo posterior; Rd2 = radius secundário; Rd3 = radius terciário Escala 500 µm (A e B) e destaques microfotografias em aumento de 40x. 91

Figura 7. Canais laterosensorial cefálico de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. em vista lateral (A), dorsal (B) e ventral (C). Abreviações: ab = abertura branquial; IoSn = neuromastos superficiais infraorbitais; LCS = canal sensorial lateral (linha lateral); Max = maxilar; na =

narina anterior; NSn = neuromastos superficiais nasais; pn = narina posterior; PoC = canal sensorial preopercular; SocC = canal sensorial supraorbital. Escala 500 µm. 92

Figura 8. Variação morfológica do pseudotimpano de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. Abreviações: h1-h3 = hiatos 1-3; LaSCN = nervo do canal sensorial lateral; LsEpaM = músculo epaxial *lateralis superficialis*; OiM = músculo *obliquus inferioris*; OsM = músculo *obliquus superioris*; V5R-V6R = costela pleural da vertebra 5-6. Escala 500 µm. 92

Figura 9. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Posição relativa e morfologia geral em vista lateral (A). Vista lateral em exemplar diafanizado (B), desenho esquemático correspondente (C), foraminas laterofrontais (E) e escleróticos (E). Abreviações: Boc = basioccipital; EpB = barra epifisial; Epo = epoccipital; Epob = barra horizontal do epoccipital; Exoc = exoccipital; Fron = frontal; LagC = cápsula lagenar; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Osph = órbitoesfenoide; Par = parietal; Pro = proótico; Psph = paresfenoide; Pto = pterótico; Sco = supraoccipital; SocC = canal sensorial supraorbital; Sph = esfenótico; Vom = vômer. Escala 500 µm. 99

Figura 10. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Vista dorsal em exemplar diafanizado (A), desenho esquemático correspondente (B) e ossos nasais (C). Abreviações: EpiB = barra epifisial; Epo = epoccipital; Fro = frontal; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Na = nasal; Par = parietal; PFon = fontanela parietal (fontanela posterior); Pto = pterótico; ScO = canal sensorial supraoccipital; Soci = supraoccipital. Escala 500 µm. 100

Figura 11. Neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Vista ventral em exemplar diafanizado (A) e desenho esquemático correspondente (B). Abreviações: Boc = basioccipital; ExocF = forame do exoccipital; Fro = frontal; LEt = etmoide lateral; Mes = mesetmoide; Osph = órbitoesfenoide; Pro = proótico; ProAF = forame do proótico; Psph = paresfenoide; Pto = pterótico; Ptsph = pteroesfenoide; PtsphF = forame do pteroesfenoide; Scl = escleróticos; Sph = esfenótico; Vom = vômer; Escala 500 µm. 101

Figura 12. Face caudal do neurocrânio de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Exemplar diafanizado (A) e desenho esquemático correspondente (B). Abreviações: Boc = basioccipital; CSI = *cavum sinus imparis*; Epo = epoccipital; Exo = exoccipital; LaC =

capsula lagenar; LOF = forame occipital lateral; MF = forame Magnum; PtF = fossa posttemporal; Pto = pterótico; Soc = supraoccipital; SocC = crista supraoccipital. Escala 500 μm . 102

Figura 13. Região ótica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. em vista lateral direita (A) e desenho esquemático (B). Abreviações: Epo = epoccipital; EpoB = barra horizontal do epoccipital; Par = parietal; Post = posttemporal; Pto = pterótico; Soc = supraoccipital; Suc = supracleito. Escala 500 μm . 103

Figura 14. Série orbital de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), DZSJRP 21046. Morfologia geral e posição relativa dos elementos da série orbital (A e B). Em destaque, elementos da série orbital em exemplar diafanizado (D) e desenho esquemático (C). Abreviações: Ant = antorbital; Io1-2 = infraorbital 1-2. Escala 500 μm . 112

Figura 15. Arco hiopalatino de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046. Morfologia geral e posição relativa dos elementos do hiopalatino (A e B), representação do hiopalatino isolado da série opercular (C). Em destaque, o ectopterigoide e dentes associados (D), quadro e simplético (E), e prémaxilar, em vista lateral e anterior (F). Abreviações: Anar = anguloarticular; Apal = autopalatino; Com = coronomeckeliano; Den = dentário; Ect = ectopterigoide; EctTh = dente do ectopterigoide; End = endopterigoide; Hyo = hiomandibular; HyoC = côndilo articular do hiomandibular; Max = maxilar; Mc = cartilagem de Meckel; Met = metapterigoide; Pre = prémaxilar; Qua = quadrado; Ret = retroarticular; Sym = simplético; Escala 500 μm (A, B, C, E e F) e 200 μm (D). 113

Figura 16. Morfologia do dentário, maxilar e inserção dos dentes de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046. Posição relativa do dentário dentre os elementos do arco hioide (A), dentário de exemplar diafanizado (C) e esquema correspondente (B), morfologia dos dentes do dentário (D), posição relativa do maxilar (E) e maxilar isolado (F). Abreviações: DEN = dentário; EC = camada enamelóide; Max = maxilar; Mc = cartilagem de Meckel; ReTH = dentes replascentes; Th = dente. Escala 500 μm (A, B e C) e 200 μm (D). 114

Figura 17. Esqueleto branquial e arco hioide de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046. Morfologia geral do cesto branquial (A) em vista mesial (direita) e ventral (esquerda),

urohial com destaque na bifurcação anterior (B) em vista ventral (direita) e lateral (esquerda), porção inferior do esqueleto branquial (C), arco hioide em vista dorsal (D), elementos dorsais do esqueleto branquial (E). Abreviações: AC = cópula anterior; ACh = ceratohial anterior; Bb1-3 = basibranquial 1-4; Bh = basial; BR1-3 = branquiostegais 1-3; Cb1-5 = ceratobranquial 1-5; DHh = hipial dorsal; Ep1-4 = epibranquial 1-4; Ep5C = cartilagem do epibranquial 5; “GhE” = “elemento glossial”; Hb1-4 = hipobranquial 1-4; Ih = interhial; Pb1-3 = faringobranquial 1-3; PbPc = cartilagem posterior ao faringobranquial; PC = cópula principal; PCh = ceratohial posterior; PChF = forame do ceratohial posterior; TPCb = placa dentígera do ceratobranquial 5; TPPb3 = placa dentígera do faringobranquial 3; VHh = hipial ventral; Escala 500 µm.

115

Figura 18. Série opercular de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado direito), DZSJRP 21046, desenho esquemático (A e C) e exemplar diafanizado (B). Abreviações: Iop = interopérculo; Op = opérculo; OpAf = fossa articular do opérculo; Pop = preopérculo; PoSc = canal sensorial do preopérculo; e Sop = subopérculo. Escala 500 µm.

116

Figura 19. Aparelho de Weber de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), de exemplar jovem (A), DZSJRP 21046, 9,57 mm CP e exemplar adulto, DZSJRP 21046, 16,00 mm CP, em vista (B) lateral, (C) ventral e (D) dorsal. Abreviações: Cl = claustrum; In = intercalarium; NA = arco neural; NSv4-5 = espinho neural da vértebra 4-5; Os = os suspensorium; PRv5 = costela pleural da vértebra 5; Sc = scaphium; Sn1-3 = supra neurais 1-3; V5-7 vértebras 5-7. Escala 500 µm.

121

Figura 20. Aparelho de Weber isolado de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), DZSJRP 21046, 20,94 mm CP. Abreviações: Cl = claustrum; In = intercalarium; NA4 = arco neural da vértebra 4; NP3 = processo neural da vértebra 3; OsIA = os suspensorium ramo interno; OsOA = os suspensorium ramo externo; Sc = scaphium; Sn2-4 = supra neurais 2-4; TPV2 = processo transversal da vértebra 2; Tr = tripus; VC1-4 centro vertebral 1-4; Escala 500 µm.

122

Figura 21. Desenho esquemático dos componentes vertebrais e elementos associados de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (A) vértebras de transição, (B) ossos intramusculares, (C) vértebras pré-caudais, e (D) vértebras caudais. Abreviações: HA = arco hemal; HepB = osso epipleural; HB = osso hemal; HypB = osso hipopleural; IP = processo laminar; NA = arco

neural; NS = espinho neural; PoZpH = pós-zigapófise hemal; Pp = parapófise; PR = costela pleural; PrZpN = pré-zigapófise neural; VC = centro vertebral; Escala 500 µm. 123

Figura 22. Supraneurais em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral, lado esquerdo), DZSJRP 21046. Exemplar diafanizado (A e B), reconstrução 3d de um exemplar microtomografado (C). Escala 500 µm. 124

Figura 23. Cintura peitoral de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., posição relativa e desenho esquemático em vista lateral (A e E), vista caudal (B), poscleitro 2 e 3 isolados (C), vista mesial (D), com destaque da morfologia do supracleitro em corte transversal. Abreviações: Cle = cleitro; CleLl = lamela lateral do cleitro; Cor = coracoide; Mec = mesocoracoide; Poc2-3 = poscleitro 2-3; Post = posttemporal; Ptg = pterigióforos; Radp = radiais proximais; Sca = escapular; ScaF = forame do escapular; Suc = supracleitro. Escala 500 µm. 130

Figura 24. Nadadeira dorsal de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP 21046. Vista lateral e posição relativa em exemplar diafanizado (A). Desenhos esquemáticos dos elementos da nadadeira dorsal (C) com destaque da articulação dos elementos radiais (B), morfologia do radial distal (E) e peça final (F). Abreviações: DfR = raios da nadadeira dorsal; Ep = peça final; Ptg = pterigióforos; Rd = distais radiais; RE = elementos radiais; Rm = mediais radiais; Rp = proximais radiais; SEP = elemento supranumerário. Escala 1 mm (A e C) e 500 µm (B, D e E). 131

Figura 25. Cintura pélvica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. DZSJRP 21046 em vista ventral (A), posição relativa da inserção da cintura pélvica em vista lateral (B), desenho esquemático em vista dorsal (C), e vista lateral (D). Abreviações: Bat = basipterigio; BatAdP = processo anterodistal do basipterigio; BatLP = processo lateral do basipterigio; BatPl = lâmina proximal do basipterigio; Esp = esquirola pélvica; Ptg = pterigióforos; Psq = processo isquiático; Seta indica a costela pleural 8 (vértebra 12). Escala 500 µm 132

Figura 26. Nadadeira anal de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. (vista lateral esquerda), DZSJRP-21046. Vista lateral e posição relativa em exemplar diafanizado (A). Desenhos esquemáticos dos elementos da nadadeira anal (B) com destaque da articulação dos elementos radiais (C), morfologia do radial distal (D), e peça final (E). Abreviações: AfR = raio anterior da nadadeira anal; Ep = peça final; Ptg = pterigióforos, seta indica a vertebra 21, que

corresponde a primeira vertebra caudal; RE = elementos radiais; Rd = distais radiais; Rm = mediais radiais; Rp = proximais radiais; Escala 1 mm (A e B) e 500 μ m (C, D e E). 133

Figura 27. Esqueleto caudal e elementos associados de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. DZSJRP 28733-C, 22,22 mm CP (A) e desenho esquemático (raios caudais procorrentes e principais suprimidos) (B). Abreviações: Ep = epural; Hd = diastema hipural; HS2-3 = espinho hemal 2-3; H1-4 = hipurais 1-4; IHc1-3 = cartilagem inter-hemal 1-3; INc2 = cartilagem inter-neural; NPU1-2 = processo neural do centro ural 1-2; NSU1-2 = espinho neural 1-2; OpC = cartilagem opistural; PH = parahipural; PL = pleuróstilo; PU1-5 = centro pré-ural 1-5; U1-3 = centro ural 1-3. Escala 500 μ m. 134

Figura 28. Mudanças ontogenéticas da nadadeira peitoral e elementos associados em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., DZSJRP 21046, 9.57 mm CP (A), 6.64 mm CP (B), 10.5 mm CP (C), 10.14 mm CP (D), 10.16 mm CP (E), 10.36 mm CP (F), 12.18 mm CP (G), e 13.18 mm CP (H). Abreviações: Cle = cleitro; Cor = coracoide; Ra = radiais; Sca = escapular. Escala 500 μ m. 137

Figura 29. Mudanças ontogenéticas no esqueleto caudal e elementos associados em *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. Exemplares DZSJRP21046-18, 10,07 mm CP (A) e DZSJRP21046-19, 12,50 mm CP (B). Abreviações: Ep = epural; Hd = diastema hipural; HS2-3 = espinho hemal 2-3; H1-4 = hipurais 1-4; IHc1-3 = cartilagem inter-hemal 1-3; INc2 = cartilagem inter-neural; NPU1-2 = processo neural do centro ural 1-2; NSU1-2 = espinho neural 1-2; OpC = cartilagem opistural; PH = parahipural; PL = pleuróstilo; PU1-5 = centro preural 1-5; U1-3 = centro ural 1-3. Escala 500 μ m. 138

Figura 30. Variação cromática em vida de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., observada em aquário, cerca de 60 dias após coletados. 142

Figura 31. Mapa com a localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., cabeceira do rio Uberaba, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Ponte Alta, Minas Gerais, Brasil. 143

Figura 32. Localidade tipo de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., cabeceira do rio Uberaba, drenagem do rio Grande, sistema do Alto rio Paraná, Ponte Alta, MG, Brasil. Visão geral do

campo hidromórfico (A). Fitofisionomia e aspecto hídrico do ambiente durante a estação chuvosa, entre dezembro e fevereiro (B, D e F) e durante o período mais seco, entre julho e setembro (C, E e G). 144

Figura 33. Espécies sintópicas com *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov. na localidade tipo, cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, MG, Brasil. *Hasemanian ubaraba* (A), *Hyphessobrycon uaiso* (B) e *Melanorivulus giarettai* (macho, C1 e fêmea C2). Escala 10 mm. 145

Figura 34. Distribuição vertical das espécies sintópicas (*Hasemanian ubaraba*, *Hyphessobrycon uaiso* e *Melanorivulus giarettai*) associadas a *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., na localidade tipo, cabeceira do rio Uberaba, Ponte Alta, MG, Brasil. 145

Figura 35. Árvore de consenso estrito resultante da análise de parcimônia. IC= 0.21, IR= 0.56 e IH= 0.78. Os índices utilizados como suporte de clados são fornecidos no Apêndice 2. 151

Figura 36. *Tijuichthys mirim* comb. nov., MZUSP 118683, macho, 17.18 mm CP, rio da Mortes, Paranatinga, Mato Grosso, Brasil. 152

Figura 37. Mapa de distribuição de *Tijuichthys mirim* comb. nov. na América do sul, localidade tipo (vermelho) e demais registros (amarelo). 154

Figura 38. Morfoespaço e filomorfoespaço reconstruídos com os eixos mais representativos resultante da PCoA. Combinações dos eixos 1 e 2 (A e B), 1 e 3 (C e D), e eixos 2 e 3 (E e F). Os morfogrupsos são representados por cores. 158

Figura 39. Morfoespaço 3d reconstruído com os eixos mais representativos resultante da PCoA. Os morfogrupsos são representados por cores e o tamanho da esfera é proporcional ao tamanho corporal das espécies. 159

Figura 40. Morfoespaço e filomorfoespaço utilizando elementos craniais (A e B) e atributos do esqueleto apendicular (C e D). Os morfogrupsos são representados por cores. 160

Figura 41. Morfoespaço e filomorfoespaço utilizando atributos do esqueleto axial (A e B) e atributos morfológicos das escamas (C e D). Os morfogrupos são representados por cores.

161

Figura 42. Reconstrução do estado ancestral do tamanho corporal (logaritmizado) em Crenuchidae. Reconstrução baseada na topologia de consenso estrito e máxima verossimilhança, por meio da função *fastAnc* do pacote *phytools*, (Revell, 2012). Correlação entre valores simulados vs. observados gerados por simulação sob regime de movimento browniano (Revell, 2012).

162

Figura 43. Otimização do comprimento padrão sobre a topologia de consenso estrito (grupos externos suprimidos), utilizando otimização de parcimônia não ponderada. Acompanhe texto para mais detalhes.

163

Figura 44. Reconstrução dos eventos de miniaturização em Crenuchidae com base na árvore de consenso estrito (grupos externos suprimidos). As espécies miniaturas (*sensu* Weitzman e Vari, 1988) são representadas em preto, não miniaturizadas em vermelho.

164

Figura 45. Relação entre o número de perdas ósseas e tamanho corporal em Crenuchidae, com porcentagem de acumulação por compartimento. Abreviações: (1) *Mi. weitzmani*, (2) *E. mitopterus*, (3) *O. aphanes*, (4) *A. minutus*, (5) *T. mirim*, (6) *Mi. eleotrioides*, (7) *T. testaceus*, (8) *Ch. nana*, (9) *Microcharacidium* sp. nov.2, (10) *E. pulcher*, (11) *Microcharacidium* sp. nov. 1, (12) *Ch. laterale*, (13) *Ch. bahiense*, (14) *E. junki*, (15) *G. sterbai*, (16) *Ch. bimaculatum*, (17) *S. meizon*, (18) *P. weitzmani*, (19) *Ch. lagosantense*, (20) *Ch. lanei*, (21) *Ch. stigmosum*, (22) *Me. auroradiatum*, (23) *Ch. rachovii*, (24) *Me. pectorale*, (25) *P. bovalliorum*, (26) *Ch. xanthopterus*, (27) *Ch. zebra*, (28) *Me. dispilomma*, (29) *Ch. schubarti*, (30) *A. elegans*, (31) *Cr. spilurus*, (32) *Me. nigrum*, (33) *Ch. crandellii*, (34) *Ch. gomesi*, (35) *Ch. fasciatum*, (36) *Ch. oiticicai*, (37) *L. omospilus*, (38) *Ch. pterostictum*, (39) *Ch. declivirostre*. Estados de caráter correspondentes no Apêndice 3. Acompanhe texto para mais detalhes.

165

Figura 46. Relação entre o número de simplificações estruturais e tamanho corporal em Crenuchidae, com porcentagem de acumulação por compartimento. Abreviações: (1) *Mi. weitzmani*, (2) *E. mitopterus*, (3) *O. aphanes*, (4) *A. minutus*, (5) *T. mirim*, (6) *Mi. eleotrioides*, (7) *T. testaceus*, (8) *Ch. nana*, (9) *Microcharacidium* sp. nov.2, (10) *E. pulcher*, (11)

Microcharacidium sp. nov. 1, (12) *Ch. laterale*, (13) *Ch. bahiense*, (14) *E. junki*, (15) *G. sterbai*, (16) *Ch. bimaculatum*, (17) *S. meizon*, (18) *P. weitzmani*, (19) *Ch. lagosantense*, (20) *Ch. lanei*, (21) *Ch. stigmosum*, (22) *Me. auroradiatum*, (23) *Ch. rachovii*, (24) *Me. pectorale*, (25) *P. bovalliorum*, (26) *Ch. xanthopterum*, (27) *Ch. zebra*, (28) *Me. dispilomma*, (29) *Ch. schubarti*, (30) *A. elegans*, (31) *Cr. spilurus*, (32) *Me. nigrum*, (33) *Ch. crandellii*, (34) *Ch. gomesi*, (35) *Ch. fasciatum*, (36) *Ch. oiticicai*, (37) *L. omospilus*, (38) *Ch. pterostictum*, (39) *Ch. declivirostre*. Estados de caráter correspondentes no Apêndice 3. Acompanhe texto para mais detalhes.

166

Figura 47. Acumulação quantitativa do número de simplificações estruturais e perdas ósseas disponíveis nas Figuras 45 e 46. Diâmetro do círculo corresponde proporcionalmente ao tamanho corporal das espécies analisadas.

167

Figura 48. Otimização do hábito de vida (pelágico e bentopelágico) sobre a topologia de consenso estrito (grupos externos suprimidos) em Crenuchidae. Reconstrução dos filomorfoespaços utilizando os dados empíricos do fenótipo, compostos pelos três primeiros eixos da PcoA. Clados mais relevantes são enumerados.

170

Figura 49. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre os valores simulados e ajustados (White Noise – WN) e dados empíricos (EP) em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-C) em Crenuchidae (clado 55) (A), espécies bentopelágicas (clado 71) (B), espécies bentônicas (clado 77) (C); e fenótipo (D-F) em Crenuchidae (clado 55) (D), espécies bentopelágicas (clado 71) (E), e espécies bentônicas (clado 77) (F).

171

Figura 50. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre os valores dos atributos simulados sob o regime de Movimento Browniano (*Simulated*), simulados com valores restritos observados sob o regime de Movimento Browniano (*Constraint*) e dados empíricos (EP) em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-C) em Crenuchidae (clado 55) (A), espécies bentopelágicas (clado 71) (B), espécies bentônicas (clado 77) (C); e fenótipo (D-F) em Crenuchidae (clado 55) (D), espécies bentopelágicas (clado 71) (E), e espécies bentônicas (clado 77) (F).

172

Figura 51. *Boxplots* com os valores simulados e ajustados de AICc à filogenia (utilizando 13 árvores subótimas) de Crenuchidae e os dados de tamanho corporal e fenótipo. Os resultados mostram a comparação entre diferentes modelos macroevolutivos em diferentes clados, sendo: tamanho corporal (A-B) em Crenuchidae (clado 55) (A) e espécies bentônicas (clado 77) (B); e fenótipo (C-E) em Crenuchidae (clado 55) (C), espécies bentopelágicas (clado 71) (D), e espécies bentônicas (clado 77) (E). Abreviações: BM = Movimento Browniano, OU = Ornstein-Uhlenbeck, EB = “early burst” e DF = Drift.

173

Figura 52. Reconstrução das taxas de disparidade morfológica (PcoA) ao longo do tempo relativo em Crenuchidae. Reconstrução baseada na topologia de consenso estrito e máxima verossimilhança, por meio da função *fastAnc* do pacote *phytools*, (Revell, 2012). Disparidade ao longo do tempo relativo (i. e. da raiz aos terminais) foi realizada com a função *dtl* do pacote *geiger* (Harmon et al., 2008).

174

Figura 53. Árvore de consenso estrito obtida conjuntamente entre dados discretos e contínuos. As linhagens recuperadas e congruentes com a topologia principal são destacadas em vermelho, grupos externos suprimidos. Parâmetros utilizados e lista de caracteres utilizados disponíveis na secção “Metodologia” e Apêndice 6 respectivamente.

199

Figura 54. Morfoespaço com os presumidos morfogrupos do gênero “*Characidium*”. A deflexão evidenciada pelos eixos 1 e 2 (A) e 1, 2 e 3 (B) da PCoA, juntamente com a variação entre grupos da ANOSIN (C). Morfogrupos representados por cores. Tamanho da esfera é proporcional ao tamanho da espécie. Valores do ANOSIM e *scores* estão nos Apêndice 5.

200

Figura 55. Esquemas de classificação de Crenuchidae baseado na topologia da Figura 35. À esquerda, classificação dispondo de categorias taxonômicas contidas no ICZN. À direita, modelo de classificação livre de *ranks* taxonômicos baseado no *Phylocode*, com a designação de clados hipotéticos para melhor contextualização. Acompanhe o texto para mais detalhes.

216

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	21
1.1 HISTÓRICO TAXONÔMICO E SISTEMÁTICA DE CRENUCHIDAE	24
1.2 INTER-RELAÇÕES DE CRENUCHINAE	26
1.3 INTER-RELAÇÕES DE CHARACIDIINAE.....	27
1.4 MINIATURIZAÇÃO EM CRENUCHIDAE	29
2 OBJETIVO	32
3 METODOLOGIA.....	33
3.1 AQUISIÇÃO E PREPARAÇÃO DO MATERIAL COMPARATIVO	33
3.2 CARACTERES MORFOMÉTRICOS E MERÍSTICOS	36
3.3 NOMENCLATURA TAXONÔMICA.....	37
3.4 TERMINOLOGIA ANATÔMICA	38
3.5 ESCOLHA DAS UNIDADES TAXONÔMICAS OPERACIONAIS	39
3.6 LEVANTAMENTO DOS CARACTERES E CONSTRUÇÃO DA MATRIZ DE DADOS MORFOLÓGICOS	46
3.7 LISTA DE CARACTERES ANALISADOS	47
3.8 ANÁLISE CLADÍSTICA.....	70
3.9 DISPARIDADE MORFOLÓGICA E RECONSTRUÇÃO DO MORFOESPAÇO	71
3.10 EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL	72
3.11 CORRELAÇÃO ENTRE HABITAT ECOLÓGICO E EVOLUÇÃO FENOTÍPICA	73
3.12 MODELOS MACROEVOLUTIVOS	74
4 RESULTADOS	77
4.1 <i>TIJUICHTHYS</i> , NOVO GÊNERO	77
4.2 <i>TIJUICHTHYS TESTACEUS</i> SP. NOV.	81
4.3 DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA.....	86
4.3.1 Generalidades morfológicas	86
4.3.2 Elementos craniais	93
4.3.3 Pós-crânio	117
4.4 PADRÕES DE COLORAÇÃO	139
4.5 BIOLOGIA E ECOLOGIA	140
4.6 ANÁLISE CLADÍSTICA.....	145
4.6.1 Monofiletismo de Crenuchidae e topologia dos grupos externos	146
4.6.2 Monofiletismo de Crenuchinae e Characidiinae.....	146
4.6.3 Inter-relações de Characidiinae.....	147

4.6.4 Relações filogenéticas de <i>Tijuichthys testaceus</i>	149
4.7 <i>TIJUICHTHYS MIRIM</i> , NOVA COMBINAÇÃO PARA “ <i>CHARACIDIUM</i> ” <i>MIRIM</i>	152
4.8 DISPARIDADE MORFOLÓGICA EM CRENUCHIDAE	154
4.9 EVOLUÇÃO DO TAMANHO CORPORAL E MINIATURIZAÇÃO	155
4.10 RELAÇÃO ENTRE HABITAT ECOLÓGICO E EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA	168
4.11 MODELOS MACROEVOLUTIVOS	168
5 DISCUSSÃO	175
5.1 MONOFLETISMO DE CRENUCHIDAE	175
5.2 MONOFLETISMO DE CRENUCHINAE E CHARACIDIINAE	178
5.3 MONOFLETISMO DE <i>TIJUICHTHYS</i>	183
5.4 RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE <i>TIJUICHTHYS</i> E DEMAIS CHARACIDIINAE	189
5.5 DISPARIDADE MORFOLÓGICA EM <i>TIJUICHTHYS</i> E OUTROS PADRÕES EM CRENUCHIDAE..	195
5.6 MINIATURIZAÇÃO EM CRENUCHIDAE	201
5.7 CENÁRIOS MACROEVOLUTIVOS E A RELAÇÃO ENTRE TAMANHO, HABITAT ECOLÓGICO E EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA	206
5.8 TOPOLOGIA DE CRENUCHIDAE, CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS E A UTILIZAÇÃO DE NOMES NO CONTEXTO FILOGENÉTICO	207
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS	217
REFERÊNCIAS	219
ANEXO I	237
ANEXO II	244
ANEXO III	259
ANEXO IV	262
ANEXO V	271
ANEXO VI	288
ANEXO VII	290

1 INTRODUÇÃO

Characiformes é um dos mais diversos grupos de peixes de água doce do mundo. Membros viventes desse grupo são registrados na América do Norte, América Central, América do Sul e África subsaariana (NELSON, 2006). Sua maior diversidade está alocada na região Neotropical, sendo estimada em mais de 2.200 espécies (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023). Alguns fósseis encontrados no Oriente médio e Europa são atribuídos ao grupo, entretanto a inclusão desses táxons em Characiformes é contestada por alguns autores (e.g. FINK; GREENWOOD; FINK, 1984). Adicionalmente, as relações filogenéticas dentro de Characiformes são instáveis, principalmente quanto ao número de famílias elegidas, bem como a delimitação desses grupos taxonômicos. Como exemplo disso, 14 famílias são propostas em Gèry (1977), 16 em Greenwood et al. (1966), 18 em Buckup (1998) e 24 são reconhecidas em Eschmeyer (2018). Isso se deve, em primeira instância, aos vários trabalhos realizados nos últimos anos, alterando a posição filogenética de alguns grupos consensuais (i. e., unidades monofiléticas *sensu* Hennig, 1966), principalmente da família Characidae, para famílias a parte, por exemplo Alestidae (ZANATA; VARI, 2005), Cynodontidae (LUCENA; MENEZES, 1998) e Crenuchidae (GÉRY, 1963), que compreende o grupo alvo da presente tese.

A família Crenuchidae como a conhecemos hoje, foi estabelecida em uma série de trabalhos (GÉRY, 1963; BUCKUP, 1993a, 1993b, 1998, ZARSKE, 1997). Dentro de Crenuchidae, dois clados (subfamílias) são propostos, são eles: Crenuchinae e Characidiinae. As mais significativas proposições filogenéticas de Crenuchinae foram abordadas em tempos pré-cladísticos por Géry (1977), Weitzman & Géry (1980), dentre outros autores. Após o desenvolvimento da sistemática filogenética (HENNIG, 1966) que culminou na concepção atual de reconhecimento de agrupamentos monofiléticos como base na delimitação de grupos válidos e a redução de critérios tipológicos utilizados na taxonomia, eis que começam a surgir os primeiros trabalhos que contemplam as grandes relações de Characiformes, e os primeiros acerca das inter-relações de crenuquídeos. Buckup (1998) discorre sobre as relações evolutivas dos Crenuchidae juntamente com algumas características morfológicas que sustentam seu monofiletismo. Mais recentemente, Campanário (2002) em sua dissertação não publicada e Ohara, Pastana e Camelier (2022) fornecem uma posição filogenética para as cinco únicas espécies do grupo (i. e., *Crenuchus spilurus* Günther 1863, *Poecilocharax bovaliorum* Eigenmann,

1909, *Poecilocharax weitzmani* Géry, 1965, *Poecilocharax rhizophilus* Ohara, Pastana e Camelier, 2022 e *Poecilocharax callipterus* Ohara, Pastana e Camelier, 2022) e corroboram a hipótese pré-estabelecida de Crenuchinae como grupo monofilético. O monofiletismo dos Characidiinae e suas inter-relações foi proposta e discutida por Paulo Buckup em uma série de trabalhos (BUCKUP, 1993a, 1993b; BUCKUP, 1998). Até o recente trabalho de Ohara; Pastana; Camelier (2022) mais de cinco décadas se passaram e nenhuma espécie de Crenuchinae havia sido descrita. Em contraste, a diversidade dentro do grupo Characidiinae ainda é pouco conhecida, com diversas espécies apresentando um *status* taxonômico incerto, principalmente em espécies alocadas no gênero *Characidium* Reinhardt 1867 (BUCKUP, 2003, 2018; BUCKUP; HAHN, 2000; GRAÇA; PAVANELLI, 2008; MELO; BUCKUP, 2002; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b).

Crenuchidae engloba peixes relativamente pequenos, a maioria não ultrapassando 10 cm de comprimento total (BUCKUP, 2003, 2018), com uma parcela significativa de espécies miniaturizadas (BUCKUP, 2003, 1993c, 2018; TOLEDO-PIZA; MATTOX; BRITZ, 2014; WEITZMAN; VARI, 1988), que não ultrapassam os 26 mm de comprimento padrão quando adultos (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). Morfologicamente, a maioria das espécies possuem corpo alongado quase cilíndrico, ligeiramente comprimido lateralmente, boca pequena subterminal (ou mais raramente terminal), com dentes cônicos ou tricúspides, presença de dentes no ectopterigoide (ausentes em alguns táxons) e a presença de forames emparelhados nos ossos frontais, localizados posterodorsalmente às órbitas (BUCKUP, 1993a, 1993c, 2018; GÉRY, 1963). Adicionalmente, os membros de Crenuchidae podem ser diferenciados dos demais Characiformes por apresentarem um conjunto de características não exclusivas, como: menos de 14 raios da nadadeira anal (caráter considerado primitivo dentro de Characidae), uma única fileira de dentes na região lateral da maxila superior e geralmente duas fileiras no dentário, podendo estar ausentes em algumas espécies (BUCKUP, 1998).

A distribuição da família é ampla dentro da região Neotropical, podendo ser encontrados desde o leste do Panamá até o sul da Argentina. A maior diversidade está nas drenagens do norte da América do Sul, principalmente nas cabeceiras andinas que drenam para os rios Amazonas e Orinoco (BUCKUP, 2003, 2018; GRAÇA; PAVANELLI, 2008). Em geral, os crenuquídeos possuem uma distribuição cisandina, com exceção de algumas espécies do gênero *Characidium*, que habitam cursos d'água que drenam para o Pacífico, na Colômbia e Panamá (BUCKUP, 2003, 2018). De um modo geral, os

crenuquídeos são animais onívoros, com tendência a insetivoria (BUCKUP, 2003, 2018; ZUANON; CARVALHO; SAZIMA, 2006), que habitam, em sua maioria, ambientes com ligeira correnteza em pequenos corpos d'água, geralmente associados ao fundo, entre as rochas, sedimento, troncos e plantas aquáticas (BUCKUP, 2018; ZUANON; CARVALHO; SAZIMA, 2006). Adicionalmente, algumas espécies apresentam adaptações morfológicas para a vida em ambientes com correnteza mais acentuada, geralmente ambientes torrenciais (BUCKUP, 1993c, 2018; LUJAN et al., 2013), sendo capazes de até mesmo realizar subidas verticais de rochas em pequenas quedas d'água (BUCKUP et al., 2000).

Coletas recentes (2006 e 2011) realizadas em cabeceiras de rios da drenagem do rio Grande, revelaram um novo táxon morfológicamente relacionado com Crenuchidae, devido a sua morfologia geral, ao número reduzido de raios na nadadeira dorsal (i. e., menos 14 raios) e a presença de um *cluster* de foraminas posterolaterais nos ossos frontais, características tipicamente encontradas neste grupo. Contudo, apesar de claramente representar uma nova espécie, não pode ser alocado satisfatoriamente em nenhum grupo previamente descrito dentro de Crenuchidae. Adicionalmente, a nova espécie apresenta uma série de atributos morfológicos que são observados em espécies de crenuquídeos não diretamente relacionadas. A primeiro momento, essas condições morfológicas foram hipotetizadas como uma mescla de condições plesiomórficas e apomórficas que sugerem uma possível evolução morfológica em mosaico (BRONZATI, 2015; FELICE; GOSWAMI, 2018). O novo táxon também apresenta algumas características redutivas, geralmente associadas ao processo de miniaturização (MYERS, 1958; WEITZMAN; VARI, 1988), como a redução dos canais sensoriais cefálico e lateral e a totalidade de raios indivisos na nadadeira peitoral, além de algumas perdas de elementos ósseos. Tais características associadas ao tamanho corporal reduzido do novo táxon, sugerem que tais modificações possam ser de origem pedomórfica. Com base na descoberta dessa nova espécie e de uma profunda revisão da literatura disponível para Characiformes, principalmente sobre os trabalhos que tange a família Crenuchidae, algumas questões foram levantadas: (1) qual seria a afinidade taxonômica do novo táxon? (2) As particularidades morfológicas observadas no novo táxon correspondem a uma morfologia mais conservada ou representam estados morfológicos mais modificados dentre os crenuquídeos? (3) Qual o impacto da injeção das novas condições que são observadas no novo táxon sobre as relações filogenéticas de Crenuchidae? Diante disso, este trabalho consiste em uma análise cladística de cunho morfológico, que por meio da

descrição do novo morfótipo e levantamento de novos atributos morfológicos, juntamente com outros caracteres previamente descritos na literatura, foram contextualizados e discutidos à luz dos preceitos da sistemática filogenética. Como coproduto das análises, foi testado a hipótese inicial do monofiletismo da família Crenuchidae e seus clados internos, visando contribuir para o avanço dos estudos sobre a sistemática de Characiformes Neotropicais em especial para os Crenuchidae e na compreensão da evolução de atributos morfológicos e tamanho corporal do grupo.

1.1 Histórico taxonômico e sistemática de Crenuchidae

A família Crenuchidae foi criada por Géry (1963) para acomodar *Crenuchus spilurus* descrito por Günther em dois trabalhos subsequentes (GÜNTHER, 1863, 1864). O nome do grupo foi baseado em *Cr. spilurus* Günther 1863, primeira espécie descrita do clado, que foi previamente inserida no grupo Crenuchina, dentro da família Characinidae, atualmente ordem Characiformes. Posteriormente à descrição de *Cr. spilurus*, Eigenmann descreve *Poecilocharax bovalii* (atualmente *Poecilocharax bovaliorum* Eigenmann 1909) (EIGENMANN, 1909) e propõe a inclusão dos Crenuchinae em Characidae, baseado em similaridades superficiais e abstratas com alguns Aphyocharacinae. Mais tarde, junto com a descrição de *Elachocharax pulcher* Myers 1927, Myers sugere que, apesar da inclusão do gênero *Elachocharax* em Crenuchinae, este gênero provavelmente estaria mais relacionado a algumas espécies de *Characidium* do que com os demais Crenuchinae (MYERS, 1927). A primeira tentativa de circunscrição formal de um grupo de crenuquídeo foi feita por Géry em 1963. Apesar dos critérios de circunscrição de grupos corresponderem à realidade ortodoxa da época, ainda durante os primórdios da sistemática filogenética, Géry (1963) sugere a retirada de *Elachocharax* de Crenuchidae e propõe que os gêneros *Crenuchus* e *Poecilocharax* formariam um grupo distinto, sustentado pela presença do peculiar e exclusivo órgão sensorial frontal, posteriormente descrito em detalhes por Bossy et al. (1965), elevando, naquele momento, Crenuchinae ao *status* de família.

Subsequentemente, *Poecilocharax weitzmani* Géry 1965 é descrito e corresponde a uma das últimas espécies de crenuquídeo a ser descrita. Mais recentemente, Ohara; Pastana; Camelier (2022) descrevem mais duas espécies de crenuquídeos para a drenagem amazônica, *Poecilocharax callipterus* e *Poecilocharax rhizophilus*. Estas espécies são aparentemente endêmicas do rio Juma, drenagem do rio Madeira no estado do Amazonas.

Characidiinae Fowler 1932 foi tradicionalmente utilizado para abrigar algumas espécies nominais do gênero *Characidium*, incluindo espécies dos gêneros *Chorimycterus* Cope 1909, *Nanognathus* Boulenger 1895 e *Poecilosomatops* Fowler 1906, atualmente sinônimos de *Characidium* Reinhardt 1867. Entretanto, até o começo da década de 1990, nenhum tipo de delimitação do grupo tinha sido apresentado além de algumas poucas características morfológicas acrescidas de decisões arbitrárias que geraram uma série de sinonímias e mudanças nomenclaturais (BUCKUP, 1993b). Buckup (1993a) apresenta o primeiro trabalho utilizando explicitamente preceitos cladísticos na delimitação de uma série de grupos nominais de Characidiinae, concomitantemente fornecendo a primeira hipótese de relações filogenéticas internas de Crenuchidae (Figura 1-A). O clado Characidiinae, como já mencionado anteriormente, teve sua consolidação em uma série de trabalhos que resultaram no arranjo evolutivo e taxonômico visto atualmente (BUCKUP, 1993a, 1993b, 1993c). Characidiinae engloba os gêneros *Ammocryptocharax* Weitzman & Kanazawa 1976, *Characidium* Reinhardt 1867, *Elachocharax* Myers 1927: *Geryichthys* Zarske 1997 (sugerido como sinônimo de *Characidium* Reinhardt 1867, por FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023), *Klausewitzia* Géry 1965, *Leptocharacidium* Buckup 1993, *Melanocharacidium* Buckup 1993, *Microcharacidium* Buckup 1993, *Odontocharacidium* Buckup 1993 e *Skiocharax* Presswell, Weitzman & Bergquist 2000. Em Characidiinae são registradas cerca de 116 espécies válidas, sendo 31 descritas nos últimos 10 anos (FRICKE; ESCHMEYER; FONG, 2023). Curiosamente, com exceção de *Melanocharacidium auroradiatum* Costa & Vicente 1994 e *Microcharacidium bombioides* Vieira & Netto-Ferreira 2021, todas alocadas no gênero *Characidium*.

A posição relativa de Crenuchidae dentro de Characiformes foi bastante discutida ao longo dos anos. Topologias morfológicas e moleculares foram realizadas para investigar a posição filogenética da família Crenuchidae. Contudo, várias incongruências foram observadas. Géry (1963) discursa sobre a posição incerta de Crenuchidae dentro de Characiformes, e baseado na semelhança de algumas estruturas, (e.g. forma do *tripus*) sugere uma proximidade entre Crenuchidae e Erythrinidae. Ortí e Meyer (1997) recuperam Crenuchidae como clado mais relacionado aos Chilodontidae como produto de uma topologia proposta com genes mitocondriais. Buckup (1998) apresenta uma hipótese filogenética que abrange as principais linhagens de Characiformes Neotropicais e alguns grupos africanos. Neste trabalho, o autor rejeita as hipóteses anteriores e propõe Crenuchidae como grupo irmão dos demais Characiformes, com exceção de

Parodontidae, Anostomoidea (*sensu* BUCKUP, 1998) e clados africanos. A relação próxima entre Characidiinae e Crenuchinae também é recuperada no trabalho de Buckup (1998). Algum tempo depois, outra topologia molecular foi apresentada por Calcagnotto et al. (2005) baseada desta vez em genes nucleares e mitocondriais. A topologia de Calcagnotto et al. (2005) recupera Crenuchidae como grupo irmão de Erythrinidae, ambos relacionados com um grupo formado por (Ctenolucidae + Lebiasinidae), juntamente com as famílias africanas Alestidae e Hepsetidae.

Moreira (2007) em sua tese não publicada, recupera Crenuchidae como grupo irmão de um clado composto por (“Distichodontidae” (Citharinidae (Parodontidae (Hemiodontidae (Prochilodontidae Curimatidae (Anostomidae + Chilodontidae)))))). O grupo descrito acima foi chamado temporariamente de clado A e é sustentado por nove sinapomorfias não ambíguas. A topologia de Moreira (2007) apresenta certa similaridade com a proposta de Buckup (1998), recuperando a proximidade entre Crenuchidae, Parodontidae e Anostomoidea (*sensu* BUCKUP, 1998). Arcila et al. (2017) e Betancur et al. (2019) também recuperam Crenuchidae como grupo irmão dos demais Characiformes com exceção de Citharinoidei. Melo et al., 2021 também recupera Crenuchidae como clado irmão dos demais Characiformes, com exceção de Distichodontidae. Em suma, apesar das diferentes perspectivas, a recorrente posição de Crenuchidae como grupo irmão dos demais Characiformes neotropicais em diferentes topologias, pode indicar que o clado representa de fato uma linhagem que surgiu no começo da irradiação de Characiformes neotropicais.

1.2 Inter-relações de Crenuchinae

Crenuchinae é a menos diversa linhagem de Crenuchidae, possuindo somente dois gêneros e cinco espécies. O gênero *Crenuchus* Günther 1863, possui apenas a espécie tipo *Cr. spilurus*, descrito para o rio Essequibo na Guiana. O segundo gênero, *Poecilocharax* Eigenmann 1909, possui quatro espécies válidas, *Poecilocharax weitzmani* Géry 1965, amplamente distribuída no alto rio Amazonas, principalmente nos rios Solimões, Negro e porção alta do rio Orinoco e *Poecilocharax bovaliorum* Eigenmann 1909, descrita para as quedas Kaieteur no rio Potaro na Guiana, *Poecilocharax callipterus* Ohara, Pastana & Camelier, 2022 e *Poecilocharax rhizophilus* Ohara, Pastana & Camelier, 2022, ambas da porção alta do rio Madeira.

As relações de parentesco dentro de Crenuchinae foram abordadas primeiramente por Campanário (2002) juntamente com uma descrição detalhada da osteologia de *Cr. spilurus* (dados não publicados). A autora corrobora o monofiletismo do clado (Figura 1-B), sustentado por 14 sinapomorfias, além de propor seis sinapomorfias para *Poecilocharax*. Mais recentemente, Ohara; Pastana; Camelier (2022) corroboram a hipótese do monofiletismo de Crenuchinae com evidências moleculares e sugerindo alguns dados morfológicos que também podem corroborar o monofiletismo do grupo. Atualmente existe um consenso sobre a posição filogenética de Crenuchinae ser grupo irmão de todas as demais espécies de crenuquídeos (ARCILA et al., 2017; BETANCUR et al., 2019; BUCKUP, 1998, 1993c; CAMPANÁRIO, 2002).

1.3 Inter-relações de Characidiinae

Hoedeman (1974) foi o primeiro a sugerir uma proximidade filogenética entre Characidiinae e Crenuchinae. As relações filogenéticas e algumas questões taxonômicas de Characidiinae foram abordadas de forma mais ampla por Buckup (1993a, 1993b, 1993c, 1998) e com interesses mais pontuais por outros autores (e.g. (MENDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015; NETTO-FERREIRA; BIRINDELLI; BUCKUP, 2013b; PRESSWELL; WEITZMAN; BERGQUIST, 2000). O monofiletismo do grupo nunca foi contestado sendo relativamente bem suportado por pelo menos 13 sinapomorfias morfológicas propostas por Buckup (1993a, 1993b, 1993c). De acordo com Buckup (1993b, 1993c), as características que suportam o monofiletismo de Characidiinae são: lâmina dorsal do mesetmoide muito fina; mesetmoide separado do vômer por uma grande cartilagem; aberturas nasais (anterior e posterior) bem separadas entre si; porção dorsal do infraorbital 1 verticalmente expandida; espaço entre o ângulo-articular e o dentário; porção lamelar dos infraorbitais 3-6 reduzida ou ausente; conexão entre o paresfenoide e o pteroesfenoide; canal látero-sensorial adentrando o esfenoide; forame auditivo do proótico reduzido; processo medial do pós-temporal ausente; três ou mais raios indivisos na nadadeira peitoral; processo medial presente na quinta vértebra e; *circuli* na região apical das escamas ausente (mais detalhes ver BUCKUP, 1993b, 1993c).

As inter-relações em Characidiinae foram apresentadas formalmente pela primeira vez por Buckup (1993c) após o advento da sistemática filogenética de Hennig. Buckup (1993c) apresenta uma hipótese filogenética que incluía todos os gêneros descritos até aquele momento (Figura 1-A). Neste mesmo trabalho, concomitantemente à

proposta das relações filogenéticas, quatro novos gêneros são propostos: *Melanocharacidium*, *Leptocharacidium*, *Odontocharacidium* e *Microcharacidium*, descritos com mais detalhes em Buckup (1993a). *Melanocharacidium* é recuperado como grupo irmão de um clado formado por (*Leptocharacidium* + *Ammocryptocharax*) dentro do clado 3 daquele autor. *Klausewitzia*, *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax* são aninhados em um grupo chamado de clado 5, tendo *Klausewitzia ritae* como táxon irmão dos demais membros do clado. As relações entre os gêneros *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax* se mostraram mal resolvidas. O gênero *Characidium* foi recuperado como grupo irmão dos demais caracidiíneos. Internamente, três clados principais foram reconhecidos para *Characidium*. O primeiro, chamado C1, engloba a espécie tipo do gênero, *Characidium fasciatum* Reinhardt 1867, juntamente com outras espécies morfologicamente similares. Esse clado (i. e., clado C1) é sustentado pela perda das escamas na região do istmo e pela redução ou ausência do pós-cleito 1. O segundo clado, chamado de C4, é o mais icônico dentre os demais grupos, abrangendo somente espécies miniaturas em senso estrito (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). O clado C4 é sustentado pela ausência do ramo parietal do canal sensorial supraorbital. Por fim, o clado C5 engloba algumas espécies exclusivas de drenagens amazônicas, incluindo *Characidium pteroides* Eigenmann 1909, a única espécie miniatura do gênero *Characidium* fora do clado C4. *Characidium hasemani* Steindachner 1915 e *Characidium zebra* Eigenmann 1909 foram recobrados em posição incerta.

Posteriormente ao trabalho de Buckup (1993c), Zarske (1997) descreve duas novas espécies de caracidiíneos para drenagens peruanas, *Microcharacidium geryi* Zarske 1997 e *Geryichthys sterbai* Zarske 1997, sendo este o último descrito em um novo gênero. Zarske (1997) sugere *G. sterbai* proximalmente relacionado ao gênero *Microcharacidium*, porém o autor não deixa claro se sua hipótese é justificada por uma análise cladística ou simplesmente especulativa. Presswell e colaboradores (2000) descrevem *Skiocharax meizon* Presswell, Weitzman & Bergquist 2000, coletado em quatro localidades diferentes em drenagens da Guiana. O novo táxon foi examinado e sua posição filogenética foi apresentada utilizando como base a matriz morfológica proposta por Buckup (1993c), reavaliada e com adição de quatro novos caracteres, naquela ocasião tidos como apomórficos e compartilhados pelos gêneros *Skiocharax* e *Odontocharacidium*. Os autores sugerem *S. meizon* como táxon irmão de *Odontocharacidium* (Figura 1-C), contudo os autores não comentam sobre a tricotomia recuperada no clado 5 de Buckup (1993c) entre *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax*, ou qualquer outra

implicação resultante da inclusão do novo táxon nas relações filogenéticas de Characidiinae.

1.4 Miniaturização em Crenuchidae

Ao longo dos mais de 25 anos do trabalho de Weitzman e Vari (1988), tido como o primeiro grande trabalho sobre a miniaturização de peixes neotropicais, várias novas espécies dentro de Characiformes foram descritas e incorporadas ao leque de espécies miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988). Recentemente, Toledo-Piza; Mattox; Britz (2014) apresentam uma lista atualizada das espécies miniaturas registradas para a região Neotropical. De acordo com Toledo-Piza; Mattox; Britz (2014) um total de 213 espécies podem ser consideradas como miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988), onde cerca de 40% são Characiformes, sendo que 15 espécies pertencem à família Crenuchidae.

Buckup (1993a) descreve 3 novas espécies com características pedomórficas e reavalia o *status* taxonômico de várias outras entidades de Characidiinae. Ainda no mesmo ano, Buckup (1993c) reavalia os eventos de miniaturização com base em sua nova topologia, com a adição dos novos táxons descritos anteriormente. *Jobertina* (subgênero) Pellegrin 1909 é considerado sinônimo de *Characidium* Reinhardt 1867. Adicionalmente *Jobertina eleotrioides* Géry 1960 e *Klausewitzia aphanes* Weitzman & Kanazawa 1977 são transferidas para os gêneros *Microcharacidium* e *Odontocharacidium* respectivamente. A luz das novas evidências, a interpretação dos eventos de miniaturização corporal sugerida por Weitzman e Vari (1988) não seria mais suportada. Com base na topologia apresentada por Buckup (1993c), somente um evento de miniaturização seria necessário para o clado que inclui os gêneros *Klausewitzia*, *Odontocharacidium*, *Microcharacidium* e *Elachocharax*, ocorrendo no ancestral comum mais recente entre esses táxons. Um evento secundário não relacionado é registrado em *Ammocryptocharax minutus* Buckup 1993. Um terceiro evento de miniaturização também teria ocorrido no gênero *Characidium*. O gênero *Characidium* apresenta várias espécies miniaturas (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988), são elas: *Characidium mirim* Netto-Ferreira, et al., 2013, *Characidium nana* Mendonça et al., 2015, *Characidium heinianum* Zarske & Géry, 2001, *Characidium pteroides* Eigenmann, 1909, *Characidium chicoi* Graça, Ota & Domingues, 2019 e *Characidium bahiense* Almeida, 1971. *Characidium mirim* e *Ch. bahiense* são incluídos em um grupo sugerido como monofilético, que inclui

ainda outras espécies não miniaturas (em senso estrito) como *Characidium interruptum* Pellegrin 1909, *Characidium lagosantense* Travassos 1947, *Characidium nupelia* da Graça, Pavanelli & Buckup 2008, *Characidium lanei* Travassos 1967, *Characidium laterale* (Boulenger 1895), *Characidium occidentale* Buckup & Reis 1997, *Characidium orientale* Buckup & Reis 1997, *Characidium rachovii* Regan 1913, *Characidium stigmosum* Melo & Buckup 2002, *Characidium vestigipinne* Buckup & Hahn 2000, *Ch. nana* e *Characidium xavante* da Graça, Pavanelli & Buckup 2008 (MENDONÇA; NETTO-FERREIRA, 2015).

Buckup (1993c) discute a importância dos caracteres redutivos na evolução dos Characidiinae. Grande parte dos caracteres diagnósticos dentro de Characidiinae em nível supra genérico são atributos redutivos, geralmente relacionados a eventos de miniaturização (*sensu* WEITZMAN; VARI, 1988) (e.g. redução dos sistemas látero-sensoriais cefálico e lateral, redução do número de escamas e raios nas nadadeiras), sendo observadas em praticamente todas as 11 espécies miniaturas avaliadas pelo autor. Nesse sentido, a inclusão de novos táxons (miniaturas ou não) em um contexto mais amplo pode auxiliar na dissolução de inconsistências filogenéticas. Outra vertente a ser considerada para a resolução destas inconsistências é a revisão dos caracteres já propostos na literatura juntamente com a proposição de novos estados de caráter, oriundos do estudo morfológico detalhado das espécies não abordadas nos trabalhos anteriores.

Figura 1. Relações filogenéticas em Crenuchidae. Hipótese de inter-relações de Characidiinae, proposta por Buckup (1993) (A), relações filogenéticas em Crenuchinae proposta por Campanário (2000) (B), e posicionamento de *Skiocharax meizon* dentro de Characidiinae proposto por Presswel et al. (2002) (C).



Fonte: Compilado de Buckup (1993); Campanário (2000) e Presswel et al. (2002)

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A descrição morfológica de *Tijuichthys testaceus* gen. et sp. nov., juntamente com os resultados das diferentes análises realizadas, permitiu a elaboração de uma hipótese filogenética para a nova espécie, concomitantemente testando algumas hipóteses previamente levantadas na literatura e a elaboração de novas conjecturas. Com base nos resultados obtidos, algumas conclusões podem ser inferidas:

- 1) a descrição morfológica de *T. testaceus* resultou no reconhecimento de novas variações morfológicas até então desconhecidas, gerando novas putativas sinapomorfias;
- 2) o resultado da análise filogenética sustenta a criação de um novo clado, *Tijuichthys*, para agrupar *T. testaceus* gen. et sp. nov. e *T. mirim* em nova combinação;
- 3) a monofilia de *Tijuichthys* é suportada por um número razoável de sinapomorfias, sendo estável a alterações na composição dos grupos externos (i. e., polarização dos caracteres) e *constraints* no grupo interno;
- 4) todas as hipóteses filogenéticas obtidas (i. e., topologia principal e análises exploratórias) recupera *Tijuichthys* proximamente relacionado ao clado que engloba *Odontocharacidium aphanes* e *Skiocharax meizon*;
- 5) a nova topologia apresenta certa discrepância quando comparada a propostas anteriores, recuperando *Elachocharax* e *Microcharacidium* como grupos parafiléticos e “*Characidium*” com grupo polifilético;
- 6) três eventos independentes de miniaturização foram observados tendo como base de investigação a definição de espécies miniaturas de Weitzman & Vari (1988);
- 7) as evidências sugerem que *Tijuichthys* não deriva de um evento independente de miniaturização, mas de uma linhagem com tendência a miniaturização;
- 8) *Tijuichthys testaceus* e *T. mirim* ocupam uma região no morfoespaço distinta dos demais crenuquídeos na análise *in toto*, porém são discrepantes entre si no contexto de compartimentalização;
- 9) diferenças na ocupação do morfoespaço entre as diferentes linhagens de Crenuchidae mostra uma discrepante deflexão morfológica, estatisticamente significativa em alguns casos, sugerindo a hipótese de compartimentalização;
- 10) a monofilia de Crenuchidae foi corroborada, mas as evidências morfológicas que sustentam o clado foram reconsideradas;

- 11) a monofilia de Crenuchinae e Characidiinae foram corroboradas apesar da instabilidade na diagnose desses clados em diferentes bancos de dados;
- 12) foram encontradas evidências de múltiplos regimes evolutivos durante a evolução morfológica de Crenuchidae;
- 13) os modelos macroevolutivos ajustados apontam uma tendência na disparidade morfológica do clado relacionado à nova espécie (clado 71), onde também se encontram a maioria das espécies bentopelágicas;
- 14) evidências não sugerem uma forte relação entre o tamanho corporal e os diferentes habitats ecológicos;
- 15) a disparidade morfológica acumulada parece aumentar em espécies com maior tamanho corporal;
- 16) não foram encontradas evidências fortes mostrando que a evolução do tamanho corporal na linhagem do clado 77, majoritariamente com espécies bentônicas, tenha relação com a estrutura filogenética;
- 17) as análises de disparidade sugerem uma distinção morfológica clara de três morfogrupos dos táxons atualmente inseridos no gênero “*Characidium*”;
- 18) em Crenuchidae a maioria das sinapomorfias em níveis menos inclusivos correspondem a estados de caráter de perda ou simplificação estrutural;
- 19) não há evidência forte da correlação entre tamanho corporal e presença de atributos redutivos, porém a acumulação desses atributos é observada de forma mais frequente em espécies menores que 30 mm de comprimento padrão;
- 20) os dados sugerem de forma especulativa que somente *Ammocryptocharax minutus* pode ser considerado como uma espécie miniatura proporcional;
- 21) a utilização de diferentes fontes de informação (dados discretos e contínuos) geraram instabilidade em alguns pontos da topologia de Crenuchidae;
- 22) a posição filogenética de várias espécies do gênero “*Characidium*” precisa ser mais bem avaliada;
- 23) uma maior amostragem taxonômica é necessária para resolver algumas incongruências filogenéticas e uma possível existência de atração de grandes ramos pelo grande número de espécies miniaturizadas, também uma maior amostragem fornece mais elementos para eventuais mudanças nomenclaturais.

REFERÊNCIAS

- AKAIKE, H. A new look at the statistical model identification. **IEEE Transactions on Automatic Control**, v. 19, n. 6, p. 716–723, dez. 1974.
- ALBERT, J. S.; REIS, R. E. **Historical biogeography of neotropical freshwater fishes**. [s.l.] University of California Press, 2011.
- ALEIXO, A. Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 15, n. 2, p. 297–310, 2007.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32–46, fev. 2001.
- ANDERSON, P. S. L.; FRIEDMAN, M. Using cladistic characters to predict functional variety: experiments using early gnathostomes. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 6, p. 1254–1270, nov. 2012.
- ANKER, G. The morphology of the head-muscles of a generalized Haplochromis species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). **Neth J Zool**, v. 28, p. 234–271, 1978.
- ARCILA, D. et al. Genome-wide interrogation advances resolution of recalcitrant groups in the tree of life. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 2, p. 0020, 13 fev. 2017.
- ARMBRUSTER, J. W.; LUJAN, N. K.; BLOOM, D. D. Redescription of the Guiana Shield Darter Species *Characidium crandellii* and *C. declivirostre* (Crenuchidae) with Descriptions of Two New Species. **Ichthyology & Herpetology**, v. 109, n. 1, 29 mar. 2021.
- ARRATIA, G. The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P. (Eds.). **Mesozoic Fishes 2**. Munchen: [s.n.]. p. 265–334.
- ARRATIA, G.; HUAQUIN, L. Morphology of the lateral line system and of the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. **Bonn Zool Monogr**, v. 36, n. 1–110, 1995.
- ARRATIA, G.; QUEZADA-ROMEGIALLI, C. Understanding morphological variability in a taxonomic context in Chilean diplomystids (Teleostei: Siluriformes), including the description of a new species. **PeerJ**, v. 5, p. e2991, 16 fev. 2017.
- ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P. Reevaluation of the Caudal Skeleton of Certain Actinopterygian Fishes: 111. Salmonidae. Homologization of Caudal Skeletal Structures. **Journal of Morphology**, v. 214, p. 187–249, 1992.

- ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; CASSIOTTA, J. Vertebral Column and Associated Elements in Dipnoans and Comparison With Other Fishes: Development and Homology. **Journal of Morphology**, v. 250, p. 101–172, 2001.
- ASSINE, M. L. A bacia sedimentar do Pantanal MatoGrossense. In: MANTESSO NETO, V.; BARTORELLI, A.; CARNEIRO, M. A. (Eds.). **Geologia do Continente sul-americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida**. São Paulo, SP: Beca, 2004. p. 61–74.
- BARDUA, C. et al. Morphological evolution and modularity of the caecilian skull. **BMC Evolutionary Biology**, v. 19, n. 1, p. 30, 22 dez. 2019.
- BARRIEL, V.; TASSY, P. Forum. Rooting with Multiple Outgroups: Consensus Versus Parsimony. **Cladistics**, v. 14, n. 2, p. 193–200, jun. 1998.
- BENSIMON-BRITO, A. et al. **Distinct patterns of notochord mineralization in zebrafish coincide with the localization of Osteocalcin isoform 1 during early vertebral centra formation** **BMC Developmental Biology**, 2012.
- BENTON, M. J. Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? **Biological Reviews**, v. 75, n. 4, p. 633–648, 11 jan. 2007.
- BERGSTEN, J. A review of long-branch attraction. **Cladistics**, v. 21, p. 163–193, 2005.
- BERRY, P. E. Biological inventories and the PhyloCode. **TAXON**, v. 51, n. 1, p. 27–29, fev. 2002.
- BETANCUR, R. et al. Phylogenomic incongruence, hypothesis testing, and taxonomic sampling: The monophyly of characiform fishes. **Evolution**, v. 73, n. 2, p. 329–345, 4 fev. 2019.
- BIRD, N. C.; MABEE, P. M. **Developmental Morphology of the Axial Skeleton of the Zebrafish, Danio rerio (Ostariophysi: Cyprinidae)** **Developmental Dynamics**, 2003.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T.; IVES, A. R. TESTING FOR PHYLOGENETIC SIGNAL IN COMPARATIVE DATA: BEHAVIORAL TRAITS ARE MORE LABILE. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, abr. 2003.
- BONETT, R. M.; STEFFEN, M. A.; ROBISON, G. A. Heterochrony repolarized: a phylogenetic analysis of developmental timing in plethodontid salamanders. **EvoDevo**, v. 5, n. 1, p. 27, 2014.
- BOSSY, J.; DELAGE, J.; GÉRY, J. Interprétation histo-morphologique de l'organe frontal des Crenuchidae. **Compt. Rend. l'Acad. Sci.**, v. 261, p. 4837–4840, 1965.
- BRÄGER, Z.; MORITZ, T. A scale atlas for common Mediterranean teleost fishes. **Vertebrate zoology**, v. 66, n. 3, p. 275 – 386, 2016.

- BRAZEAU, M. D. Problematic character coding methods in morphology and their effects. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 104, n. 3, p. 489–498, nov. 2011.
- BREMER, K. BRANCH SUPPORT AND TREE STABILITY. **Cladistics**, v. 10, n. 3, p. 295–304, set. 1994.
- BRITTO, M. **Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase nas relações da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysi)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2003.
- BRITZ, R.; CONWAY, K. W. Osteology of Paedocypris, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). **Journal of Morphology**, v. 270, n. 4, p. 389–412, abr. 2009.
- BRITZ, R.; CONWAY, K. W.; RÜBER, L. Miniatures, morphology and molecules: Paedocypris and its phylogenetic position (Teleostei, Cypriniformes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 172, n. 3, p. 556–615, nov. 2014.
- BRONZATI, M. Should the terms “basal taxon” and “transitional taxon” be extinguished from cladistic studies with extinct organisms? **Palaeontologia Electronica**, 2015.
- BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. A species-level supertree of Crocodyliformes. **Historical Biology**, v. 24, n. 6, p. 598–606, dez. 2012.
- BRYANT, H. N. Comments on the Phylogenetic Definition of Taxon Names and Conventions Regarding the Naming of Crown Clades. **Systematic Biology**, v. 43, n. 1, p. 124, mar. 1994.
- BUCKUP, P. A. Review of the characidiin fishes (Teleostei: Characiformes), with descriptions of four new genera and ten new species. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 4, n. 2, p. 97–154, 1993a.
- BUCKUP, P. A. The monophyly of the Characidiinae, a Neotropical groups of characiforms fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 108, p. 225–245, 1993b.
- BUCKUP, P. A. Relationships of the Characidiinae and Phylogeny of Characiform Fishes (Teleostei: Ostariophysi). An overview. In: MALABARBA, L. R. et al. (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre: EDIPUCRS, 1998. p. 603.
- BUCKUP, P. A. et al. Waterfall climbing in Characidium (Crenuchidae: Characidiinae) from eastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 11, n. 3, p. 273–278, 2000.
- BUCKUP, P. A. Family Crenuchidae. In: REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.;

- FERRARIS, C. J. J. (Eds.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS, 2003. p. 603.
- BUCKUP, P. A. Phylogenetic interrelationships and reductive evolution in neotropical characidiin fishes (Characiformes: Ostariophysi). **Cladistics**, v. 9, p. 305–341, 1993c.
- BUCKUP, P. A. Family Crenuchidae - South American Darters. In: **Field Guide to the fishes of the Amazon, Orinoco and guianas**. New Jersey: Princeton University Press, 2018. p. 464.
- BUCKUP, P. A.; HAHN, L. Characidium vestigipinne: A New Species of Characidiinae (Teleostei, Characiformes) from Southern Brazil. **Copeia**, v. 2000, n. 1, p. 150–155, jan. 2000.
- BUCKUP, P. A.; REIS, R. E. Characidiin Genus Characidium (Teleostei, Characiformes) in Southern Brazil, with Description of Three New Species. **Copeia**, v. 1997, n. 3, p. 531–548, 1997.
- BUTLER, M. A.; KING, A. A. Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. **The American Naturalist**, v. 164, n. 6, p. 683–695, dez. 2004.
- BUTLER, R. J.; UPCHURCH, P.; NORMAN, D. B. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 6, n. 1, p. 1–40, jan. 2008.
- CALCAGNOTTO, D.; SCHAEFER, S. A.; DESALLE, R. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 36, n. 1, p. 135–153, jul. 2005.
- CAMPANARIO, C. M. **Revisão taxonômica do gênero Crenuchus Günther (1863), com uma hipótese sobre a filogenia de Crenuchinae. (Characiformes - Ostariophysi)**. [s.l.: s.n.].
- CANTINO, P. D.; DE QUEIROZ, K. **international code of phylogenetic nomenclature**, 2010.
- CANTINO, P. D.; OLMSTEAD, R. G.; WAGSTAFF, S. J. A Comparison of Phylogenetic Nomenclature with the Current System: A Botanical Case Study. **Systematic Biology**, v. 46, n. 2, p. 313, jun. 1997.
- CANTINO, P. D.; QUEIROZ, K. DE. **International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode)**. Version 6. | Boca Raton: CRC Press, 2020. | Ratified on January 20, 2019, by the Committee on Phylogenetic Nomenclature, of the International Society for Phylogenetic Nomenclature: CRC Press, 2020.
- CASTRO, R. M. C.; CASTRO, M. C. Proposta de uma nomenclatura osteológica para

- Characiformes (Pisces, Ostariophysi). **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Zoologia**, v. 3, n. 1, p. 25–32, 1987.
- CELLINESE, N.; BAUM, D. A.; MISHLER, B. D. Species and Phylogenetic Nomenclature. **Systematic Biology**, v. 61, n. 5, p. 885–891, 1 out. 2012.
- CHRANILOV, N. Beiträge zur Kenntnis des Weber'schen Apparates der Ostariophysi. 1. Vergleichend-anatomische € Übersicht der Knochenelemente des Weber'schen Apparates bei Cypriniformes. **Zool Jahrb Anat**, v. 49, p. 501–597, 1972.
- CHURCHILL, M.; CLEMENTZ, M. T.; KOHNO, N. Cope's rule and the evolution of body size in Pinnipedimorpha (Mammalia: Carnivora). **Evolution**, v. 69, n. 1, p. 201–215, jan. 2015.
- CLARKE, K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Austral Ecology**, v. 18, n. 1, p. 117–143, mar. 1993.
- CLAVERIE, T.; WAINWRIGHT, P. C. A Morphospace for Reef Fishes: Elongation Is the Dominant Axis of Body Shape Evolution. **PLoS ONE**, v. 9, n. 11, p. e112732, 19 nov. 2014.
- CONWAY, K. W.; BRITZ, R. Sexual dimorphism of the Weberian apparatus and pectoral girdle in *Sundadanio axelrodi* (Ostariophysi: Cyprinidae). **Journal of Fish Biology**, v. 71, n. 5, p. 1562–1570, nov. 2007.
- COPE, E. D. **The primary factors of organic evolution**. [s.l.] Open Court Publishing Company, 1896.
- COSTA, W. J. E. M.; LE BAIL, P.-Y. Fluviphylax palikur: A New Poeciliid from the Rio Oiapoque Basin, Northern Brazil (Cyprinodontiformes: Cyprinodontoidei), with Comments on Miniaturization in Fluviphylax and Other Neotropical Freshwater Fishes. **Copeia**, v. 4, p. 1027–1034, 1999.
- DAGOSTA, F. C. P.; PINNA, M. DE. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. **Neotropical Ichthyology**, v. 15, n. 3, 28 set. 2017.
- DAHDUL, W. M. et al. The Teleost Anatomy Ontology: Anatomical Representation for the Genomics Age. **Systematic Biology**, v. 59, n. 4, p. 369–383, 1 jul. 2010.
- DARLIM, G.; MARINHO, M. M. F. *Moenkhausia lepidura* (Kner, 1858) (Characiformes, Characidae): osteology and relationships. **Biota Neotropica**, v. 18, n. 4, 9 ago. 2018.
- DAVIS, J. I.; NIXON, K. C. Populations, Genetic variation, and the delimitation of Phylogenetic Species. **Sysf. Biol.**, v. 41, n. 4, p. 421–435, 1992.

- DAYRAT, B. Advantages of naming species under the PhyloCode: An example of how a new species of Discodorididae (Mollusca, Gastropoda , Euthyneura , Nudibranchia , Doridina) may be named. **Marine Biology Research**, v. 1, n. 3, p. 216–232, jul. 2005.
- DAYRAT, B. et al. Species Names in the PhyloCode: The Approach Adopted by the International Society for Phylogenetic Nomenclature. **Systematic Biology**, v. 57, n. 3, p. 507–514, 1 jun. 2008.
- DAYRAT, B.; GOSLINER, T. M. Species names and metaphyly: a case study in Discodorididae (Mollusca, Gastropoda, Euthyneura, Nudibranchia, Doridina). **Zoologica Scripta**, v. 34, n. 2, p. 199–224, mar. 2005.
- DAYRAT, B.; SCHANDER, C.; ANGIELCZYK, K. D. Suggestions for a new species nomenclature. **TAXON**, v. 53, n. 2, p. 485–491, maio 2004.
- DE PINNA, M. et al. A new family of neotropical freshwater fishes from deep fossorial Amazonian habitat, with a reappraisal of morphological characiform phylogeny (Teleostei: Ostariophysi). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 182, n. 1, p. 76–106, 1 jan. 2018.
- DE PINNA, M. C. C.; ZUANON, J. The Genus Typhlobelus: Monophyly and Taxonomy, with Description of a New Species with a Unique Pseudotympanic Structure (Teleostei: Trichomycteridae). **Copeia**, v. 2013, n. 3, p. 441–453, 27 set. 2013.
- DE PINNA, M. G. G. Concepts and test of Homolgy in the Cladistic paradigm. **Cladistics**, v. 7, p. 367–394, 1991.
- DE QUEIROZ, K. Phylogenetic definition and taxonomic philosophy. **Biology and Philosophy**, v. 7, p. 295–313, 1992.
- DE QUEIROZ, K. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In: D. J. HOWARD, S. H. B. (Ed.). **Endless forms: Species and speciation**. New York: Oxford University Press, 1998. p. 57–75.
- DE QUEIROZ, K. A Unified Concept of Species and Its Consequences for the Future of Taxonomy. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, v. 56, n. 18, p. 196–215, 2005.
- DE QUEIROZ, K. Species Concepts and Species Delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 879–886, 1 dez. 2007.
- DE QUEIROZ, K. Nodes, Branches, and Phylogenetic Definitions. **Systematic Biology**, v. 62, n. 4, p. 625–632, 1 jul. 2013.
- DE QUEIROZ, K.; DONOGHUE, M. J. Phylogenetic Nomenclature, Hierarchical

- Information, and Testability. **Systematic Biology**, v. 62, n. 1, p. 167–174, 1 jan. 2013.
- DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogeny as a central principal in taxonomy. **Systematic Zoology**, v. 39, n. 4, p. 307–322, 1990.
- DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogenetic taxonomy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 23, p. 449–480, 1992.
- DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 9, n. 1, p. 27–31, 1994.
- DOMINGUEZ, E. Forum – Taxonomic Stability is Ignorance. **Cladistics**, v. 13, n. 4, p. 367–372, dez. 1997.
- DOMINGUEZ, E.; WHEELER, Q. D. Forum - Taxonomic Stability is Ignorance. **Cladistics**, v. 13, n. 4, p. 367–372, dez. 1997.
- DUBOIS, A. Naming taxa from cladograms: A cautionary tale. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 42, n. 2, p. 317–330, fev. 2007.
- DUTRA, G. M. et al. The pseudotympanum in the Gymnotiformes (Teleostei, Ostariophysi, Otophysi): homology and evolution of a previously unexplored system in Neotropical electric fishes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 174, n. 1, p. 114–129, maio 2015.
- EIGENMANN, C. H. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908. Report no. 1. Some new genera and species of fishes from British Guiana. **Annals of the Carnegie Museum**, v. 6, n. 1, p. 4–54, 1909.
- ESCHMEYER, W. N. **The catalog of fishes**. Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org>>. Acesso em: 3 ago. 2016.
- FARRIS, J. Phylogenetic classification of fossils with recent species. **Systematic Biology**, 1976.
- FARRIS, J. S. The logical basis of phylogenetic analysis. In: PLATNICK, N. I.; FUNK, V. A. (Eds.). **Advances in Cladistics**. New York: Columbia University Press, 1983. p. 1–36.
- FAUL, F. et al. G*Power 3: A flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. **Behavior Research Methods**, v. 39, n. 2, p. 175–191, maio 2007.
- FAUL, F. et al. Statistical power analyses using G*Power 3.1: Tests for correlation and regression analyses. **Behavior Research Methods**, v. 41, n. 4, p. 1149–1160, nov. 2009.
- FELICE, R. N.; GOSWAMI, A. Developmental origins of mosaic evolution in the avian cranium. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 3, p. 555–560,

16 jan. 2018.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1–15, 1985a.

FELSENSTEIN, J. Confidence Limits on Phylogenies: An Approach Using the Bootstrap. **Evolution**, v. 39, n. 4, p. 783, jul. 1985b.

FERREIRA, G. S. et al. Phylogeny, biogeography and diversification patterns of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). **Royal Society Open Science**, v. 5, n. 3, p. 171773, 28 mar. 2018.

FINK, S. V.; FINK, W. L. Interrelationships of the Ostariophysan fishes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 72, p. 297–353, 1981.

FINK, S. V.; GREENWOOD, P. H.; FINK, W. L. A Critique of Recent Work on Fossil Ostariophysan Fishes. **Copeia**, v. 1984, n. 4, p. 1033, 18 dez. 1984.

FINK, W. L.; WEITZMAN, S. The so-called cheirodontin fishes of Central America with a description of two new species (Pisces: Characidae). **Smithson. Contr. Zool.**, v. 172, p. 1–46, 1974.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; FONG, J. D. **ESCHMEYER'S CATALOG OF FISHES: SPECIES BY FAMILY/SUBFAMILY**. Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>>.

FUGITA, K. **The caudal skeleton of teleostean fishes**. Tokyo: Tokai University Press, 1990.

GAO, K.; SUN, Y. Is the PhyloCode better than Linnaean system? **Chinese Science Bulletin**, v. 48, n. 3, p. 308–312, fev. 2003.

GÉRY, J. **Characoids of the world**. [s.l.] Neptune City, N.J. (USA) T.F.H. Publications, 1977.

GÉRY, J. R.. Paired Frontal Foramina in Living Teleosts: Definition of a New Family of Characoid Fishes, the Crenuchidae. **Nature**, v. 198, n. 4879, p. 502–503, 4 maio 1963.

GODOY, P. L. et al. The multi-peak adaptive landscape of crocodylomorph body size evolution. **BMC Evolutionary Biology**, v. 19, n. 1, p. 167, 7 dez. 2019.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774–786, out. 2008.

GOLOBOFF, P. A.; MATTONI, C. I.; QUINTEROS, A. S. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, v. 22, n. 6, p. 589–601, dez. 2006.

GOLOBOFF, P.; FARRIS, J.; NIXON, K. C. **T.N.T.: Tree Analysis Using New**

Technology, 2003.

GOSWAMI, A.; POLLY, P. D. The Influence of Modularity on Cranial Morphological Disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). **PLoS ONE**, v. 5, n. 3, p. e9517, 3 mar. 2010.

GOULD. **Ontogeny and Phylogeny**. Cambridge: Harvard University Press, 1977.

GRAÇA, W. J.; PAVANELLI, C. S. Characidium heirmostigmata, a new characidiin fish (Characiformes: Crenuchidae) from the upper rio Paraná basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 6, n. 1, p. 53–56, 2008.

GREENWOOD, P. H. et al. Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. **Bull Am Mus Nat Hist**, v. 131, p. 339–456, 1966.

GÜNTHER, A. On new species of fishes from the Essequibo. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 12, n. 72, p. 441–443, 1863.

GÜNTHER, A. Catalogue of the fishes in the British Museum. **London, British Museum**, v. 5, n. 365, 1864.

HALLIDAY, T. J. D.; GOSWAMI, A. Eutherian morphological disparity across the end-Cretaceous mass extinction. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 118, n. 1, p. 152–168, maio 2016.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 9p., 2001.

HANKEN, J.; WAKE, D. B. Miniaturization of Body Size: Organismal Consequences and Evolutionary Significance. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 24, p. 501–519, 1993.

HANSEN, T. F. STABILIZING SELECTION AND THE COMPARATIVE ANALYSIS OF ADAPTATION. **Evolution**, v. 51, n. 5, p. 1341–1351, 31 out. 1997.

HARMON, L. J. et al. GEIGER: investigating evolutionary radiations. **Bioinformatics**, v. 24, n. 1, p. 129–131, 1 jan. 2008.

HEIM, N. A. et al. Cope's rule in the evolution of marine animals. **Science**, v. 347, n. 6224, p. 867–870, 20 fev. 2015.

HENNIG, W. **Phylogenetics Systematics**. [s.l.] Urbana, 1966.

HENNIG, W. Cladistic Analysis or Cladistic Classification? A Reply to Ernst Mayr. **Systematic Zoology**, 1975.

HESSE, M.; POPPER, K. R. Conjectures and Refutations: The Growth of Scientific Knowledge. **The Philosophical Quarterly**, v. 15, n. 61, p. 372, out. 1965.

HOEDEMAN, J. J. **Naturalist' guide to fresh-water aquarium fish**. New York:

Sterling Publishing Co, 1974.

HONE, D. W. E.; BENTON, M. J. Cope's Rule in the Pterosauria, and differing perceptions of Cope's Rule at different taxonomic levels. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 20, n. 3, p. 1164–1170, maio 2007.

HULL, D. L. The role of theories in biological systematics. **Studies in History and Philosophy of Biomedical Sciences**, v. 32, n. 2, p. 221–238, 2001.

ICZN. **International Code of Zoological Nomenclature** London, UK International Code Trust for Zoological Nomenclature, 1999.

IUCN. **IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1**. Second ed. Gland, UK: Switzerland and Cambridge, 2012.

JOYCE, W. G.; PARHAM, J. F.; GAUTHIER, J. A. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxons names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. **Journal of Paleontology**, v. 78, n. 5, p. 989–1013, 2004.

KLUGE, A. Testability and the Refutation and Corroboration of Cladistic Hypotheses. **Cladistics**, v. 13, n. 1–2, p. 81–96, mar. 1997.

LANGEANI, F. Phylogenetic Study of the Hemiodontidae (Ostariophysi: Characiformes). In: MALABARBA, L. R. et al. (Eds.). **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Porto Alegre, PR: EDIPUCRS, 1998. p. 145–160.

LANGER, M. C. Linnaeus and the Phylocode: where are the differences? **Taxon**, v. 50, p. 1091–1096, 2001.

LANGER, M. C. et al. The origin and early evolution of dinosaurs. **Biological Reviews**, v. 85, n. 1, p. 55–110, fev. 2010.

LAROUCHE, O.; ZELDITCH, M. L.; CLOUTIER, R. Modularity promotes morphological divergence in ray-finned fishes. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 7278, 8 dez. 2018.

LAUTENSCHLAGER, S. et al. The role of miniaturization in the evolution of the mammalian jaw and middle ear. **Nature**, v. 561, n. 7724, p. 533–537, 17 set. 2018.

LIEM, K. et al. **Functional Anatomy of Vertebrates - An Evolutionary Perspective**. 3 ed. ed. [s.l.] Cengage Learning, 2012.

LIPPITSCH, E. Phylogenetic study of cichlid fishes in Lake Tanganyika: a lepidological approach. **Journal of Fish Biology**, v. 53, p. 752–766, 1998.

LUCENA, C. A.. CAS. 1993. **Estudo filogenético da família Characidae, com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 1993.

- LUCENA, C. A.; MENEZES, N. A. A phylogenetic analysis of Roestes Günther and Gilbertulus Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**, p. 261–278, 1998.
- LUJAN, N. K. et al. Description of a New, Narrowly Endemic South American Darter (Characiformes: Crenuchidae) from the Central Guiana Shield Highlands of Guyana. **Copeia**, v. 2013, n. 3, p. 454–463, 27 set. 2013.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**.
- MALABARBA, L. R. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). In: MALABARBA, L. R. et al. (Eds.). **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Edipucrs ed. Porto Alegre, PR: [s.n.]. p. 193–234.
- MATTOX, G. M.; BRITZ, R.; TOLEDO-PIZA, M. Skeletal development and ossification sequence of the characiform *Salminus brasiliensis* (Ostariophysi: Characidae). **CHTHYOLOGICAL EXPLORATION OF FRESHWATERS**, v. 25, n. 2, p. 103–158, 2014.
- MYERS, G.S. Descriptions of new South American fresh-water fishes collected by Dr. Carl Ternetz. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 68, n. 3, p. 107–135, 1927.
- MYERS, G.S. Trends in the evolution of teleostean fishes. **Stanford Ichthyol. Bull.**, n. 7, p. 27–30, 1958.
- MCSHEA, D. W. Complexity and homoplasy. In: SANDERSON, J. M.; HUFFORD, L. (Eds.). **Homoplasy: the recurrence of similarity in evolution**. New York: Academic Press, 1996. p. 207–225.
- MEDONÇA, M.; NETTO-FERREIRA, A. New species of *Characidium* (Characiformes: Crenuchidae) from the Rio Tapajós and Rio Xingu drainages, Pará, Brazil. **Zootaxa**, v. 4021, n. 1, p. 187, 24 set. 2015.
- MELO, B. F. et al. Accelerated Diversification Explains the Exceptional Species Richness of Tropical Characoid Fishes. **Systematic Biology**, 7 jun. 2021.
- MELO, M. R. S.; BUCKUP, P. A. *Characidium stigmatosum* (Characiformes: Crenuchidae): A New Species of Characidiin Fish from Central Brazil. **Copeia**, v. 2002, n. 4, p. 988–993, dez. 2002.
- MELO, M. R. S.; BUCKUP, P. A.; OYAKAWA, O. T. A new species of *Characidium* Reinhardt, 1867 (Characiformes: Crenuchidae) endemic to the Atlantic Forest in Paraná

- State, southern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 3, 2016.
- MELO, M. R. S.; OYAKAWA, O. T. A New Species of *Characidium* Reinhardt (Characiformes, Crenuchidae) with a Distinctively Dimorphic Male. **Copeia**, v. 103, n. 2, p. 281–289, jul. 2015.
- MENEZES, N. A. et al. Biogeography of Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae) revisited: Phylogenetic patterns, historical geology and genetic connectivity. **Zootaxa**, v. 1726, p. 33–48, 2008.
- MINELLI, A. Species diversity vs. morphological disparity in the light of evolutionary developmental biology: Table 1. **Annals of Botany**, v. 117, n. 5, p. 781–794, abr. 2016.
- MIQUELARENA, A.; ARAMBURU, R. Osteología y lepidología de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae). **Limnobiós**, v. 2, n. 7, p. 491–512, 1983.
- MIRANDE, J. M. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. **Neotropical Ichthyology**, v. 8, n. 3, p. 385–568, 2010.
- MIRANDE, J. M. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). **Cladistics**, v. 35, n. 3, p. 282–300, 29 jun. 2019.
- MORAN, D.; SOFTLEY, R.; WARRANT, E. J. The energetic cost of vision and the evolution of eyeless Mexican cavefish. **Science Advances**, v. 1, n. 8, p. e1500363, 11 set. 2015.
- MOREIRA, C. R. **Relações filogenéticas em Iguanodectinae (Characidae: Characiformes: Teleostei)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2002.
- MOREIRA, C. R. **Relações filogenéticas na ordem Characiformes (Teleostei: Ostariophysi)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2007.
- MÜLLER, R. T. et al. Early evolution of sauropodomorphs: anatomy and phylogenetic relationships of a remarkably well-preserved dinosaur from the Upper Triassic of southern Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 15 maio 2018.
- NELSON, G.; PLATNICK, N. I. **Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance**. New York: Columbia University Press, 1981.
- NELSON, J. S. **Fishes of the World**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2006.
- NETTO-FERREIRA, A. **Relações filogenéticas dos gêneros de Lebiasinidae (Ostariophysi, Characiformes)**. [s.l.] Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2006.
- NETTO-FERREIRA, A. **Osteología y lepidología de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2010a.
- NETTO-FERREIRA, A.; BIRINDELLI, J.; BUCKUP, P. A new miniature species of *Characidium* Reinhardt (Ostariophysi: Characiformes: Crenuchidae) from the headwaters

of the rio Araguaia, Brazil. **Zootaxa**, v. 3664, n. 3, p. 361, 27 maio 2013a.

NETTO-FERREIRA, A. L. **Revisão taxonômica e relações interspecíficas de Lebiasininae (Ostariophysi: Characiformes: Lebiasinidae)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2010b.

NETTO-FERREIRA, A. L.; BIRINDELLI, J. L. O.; BUCKUP, A. P. A new miniature species of Characidium Reinhardt (Ostariophysi: Characiformes: Crenuchidae) from the headwaters of the rio Araguaia, Brazil. **Zootaxa**, v. 3664, n. 3, p. 361, 27 maio 2013b.

NIXON, K. On the Other “Phylogenetic Systematics”. **Cladistics**, v. 16, n. 3, p. 298–318, set. 2000.

NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On Outgroups. **Cladistics**, v. 9, n. 4, p. 413–426, dez. 1993.

NORTHCUTT, G. The phylogenetic distribution and innervation of craniata mechanoreceptive lateral lines. In: SP, C.; P., G.; H, M. (Eds.). **The mechanosensory lateral line**. [s.l: s.n.]. p. 17–78.

OHARA, W. M.; PASTANA, M.; CAMELIER, P. The monophyly of Crenuchinae and description of two new species of Poecilocharax (Teleostei: Crenuchidae) based on phenotypic and genotypic evidence. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 16 maio 2022.

OLIVEIRA, C. et al. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. **BMC Evolutionary Biology**, v. 11, n. 1, p. 275, 26 dez. 2011.

ORTÍ, G.; MEYER, A. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. **Systematic Biology**, 1997.

OYAKAWA, O. T. **Relações filogenéticas das famílias Pyrrhulinidae, Lebiasinidae e Erythrinidae (Osteichthyes: Characiformes)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 1998.

PATTERSON, C. Chanoides, a marine Eocene otophysan fish (Teleostei: Ostariophysi). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 4, n. 3, p. 430–456, 1984.

POE, S. et al. A Phylogenetic, Biogeographic, and Taxonomic study of all Extant Species of Anolis (Squamata; Iguanidae). **Systematic Biology**, v. 66, n. 5, p. 663–697, set. 2017.

PRESSWELL, B.; WEITZMAN, S. H.; BERGQUIST, T. Skiocharax meizon, a new genus and species of fish from Guyana with a discussion of its relationships (Characiformes: Crenuchidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 11, n. 2, p. 175–192, 2000.

PREVOSTI, F. J.; CHEMISQUY, M. A. The impact of missing data on real

- morphological phylogenies: influence of the number and distribution of missing entries. **Cladistics**, v. 26, n. 3, p. 326–339, 19 out. 2009.
- PRUM, R. O. et al. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. **Nature**, v. 526, n. 7574, p. 569–573, 7 out. 2015.
- QUEIROZ, DE K.; CANTINO, P. D.; GAUTHIER, J. A. **Phylonyms: A Companion to the PhyloCode**. [s.l.] CRC Press, 2020.
- R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. ViennaR Foundation for Statistical Computing, 2022.
- RENCH, B. Histological change with evolutionary changes of body size. **Evolution**, v. 2, p. 218–230, 1948.
- REVELL, L. J. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223, abr. 2012.
- REVELL, L. J.; COLLAR, D. C. PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE EVOLUTIONARY CORRELATION USING LIKELIHOOD. **Evolution**, v. 63, n. 4, p. 1090–1100, abr. 2009.
- RIEPPPEL, O. Monophyly, Paraphyly, and Natural Kinds. **Biology & Philosophy**, v. 20, n. 2–3, p. 465–487, mar. 2005.
- RIEPPPEL, O. The PhyloCode: a critical discussion of its theoretical foundation. **Cladistics**, v. 22, n. 2, p. 186–197, abr. 2006.
- ROSA, A. C.; MARTINS, F. D. O.; LANGEANI, F. Miniaturization in Otothyris Myers, 1927 (Loricariidae : Hypoptopomatinae). v. 12, n. 1, p. 53–60, 2014.
- RUEDEN, C. T. et al. ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data. **BMC Bioinformatics**, v. 18, n. 1, p. 529, 29 dez. 2017.
- RUTA, M. et al. Decoupling of morphological disparity and taxic diversity during the adaptive radiation of anomodont therapsids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1768, p. 20131071–20131071, 14 ago. 2013.
- SCHANDER, C.; THOLLESSON, M. Phylogenetic taxonomy-some comments. **Zoologica Scripta**, v. 24, n. 3, p. 263–268, jul. 1995.
- SCHULTZE, H. P.; ARRATIA, G. The composition of the caudal skeleton of Teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). **Zoo. J.Linn. Soc.**, v. 97, p. 189–231, 1989.
- SCHULTZE, H. P.; ARRATIA, G. The caudal skeleton of basal teleosts, its conventions, and some of its major evolutionary novelties in a temporal dimension. In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H. P.; WILSON, M. V. H. (Eds.). **Mesozoic Fishes 5 - Global Diversity and Evolution**. [s.l.: s.n.]. p. 187–246.

- SCOTT, J.. Alcian blue. Now you see it, now you don't. **Eur. J. Oral Sci.**, v. 104, p. 2–9, 1996.
- SERENO, P. C. The Logical Basis of Phylogenetic Taxonomy. **Systematic Biology**, v. 54, n. 4, p. 595–619, 2005.
- SERENO, P. C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, p. 070907095847001-???, 4 set. 2007.
- SHIBATTA, O. A.; MURIEL-CUNHA, J.; PINNA, M. C. C. DE. A new subterranean species of Phreatobius Goeldi, 1905 (Siluriformes, Incertae sedis) from the Southwestern Amazon basin. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 47, n. 17, p. 191–201, 2007.
- SIDLAUSKAS, B. CONTINUOUS AND ARRESTED MORPHOLOGICAL DIVERSIFICATION IN SISTER CLADES OF CHARACIFORM FISHES: A PHYLOMORPHOSPACE APPROACH. **Evolution**, v. 62, n. 12, p. 3135–3156, dez. 2008.
- SIDOR, C. A. SIMPLIFICATION AS A TREND IN SYNAPSID CRANIAL EVOLUTION. **Evolution**, v. 55, n. 7, p. 1419–1442, jul. 2001.
- SIMÕES, T. R. et al. Giant taxon-character matrices: quality of character constructions remains critical regardless of size. **Cladistics**, v. 33, n. 2, p. 198–219, abr. 2017.
- SONG, J.; PARENTI, L. R. Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage, and Nerves. **Copeia**, v. 1995, n. 1, p. 114, 15 fev. 1995.
- SPRINGER, V. G.; JOHNSON, G. D. Use and advantages of ethanol solution of alizarin red S dye for staining bone in fishes. **Copeia**, p. 300–301, 2000.
- STARKS, E. C. **The primary shoulder girdle of the bony fishes**. University ed. [s.l.: s.n.].
- STOCKDALE, M. T.; BENTON, M. J. Environmental drivers of body size evolution in crocodile-line archosaurs. **Communications Biology**, v. 4, n. 1, p. 38, 7 jan. 2021.
- SUNDBERG, P.; PLEIJEL, F. Phylogenetic classification and the definition of taxon names. **Zoologica Scripta**, v. 23, n. 1, p. 19–25, jan. 1994.
- TAYLOR, W.; VAN DYKE, G. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, n. 9, p. 107–119, 1985.
- TOLEDO-PIZA, M. The Neotropical Fish Subfamily Cynodontinae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic Study and a Revision of Cynodon and Rhaphiodon. **American Museum Novitates**, n. 3286, p. 1–88, 2000.
- TOLEDO-PIZA, M.; MATTOX, G. M. T.; BRITZ, R. Priocharax nanus, a new miniature

- characid from the rio Negro, Amazon basin (Ostariophysi: Characiformes), with an updated list of miniature Neotropical freshwater fishes. **Neotropical Ichthyology**, v. 12, n. 2, p. 229–246, abr. 2014.
- UIEDA, V. et al. Rede alimentar em duas comunidades de um riacho de água doce. **An. Semin. Fiube**, v. 1, p. 97–113, 1987.
- VAN DER LAAN, R.; ESCHMEYER, W. N.; FRICKE, R. Family-group names of Recent fishes. **Zootaxa**, v. 3882, n. 1, p. 1, 11 nov. 2014.
- VAN DER WOUDE, E. et al. Breaking Haller's Rule: Brain-Body Size Isometry in a Minute Parasitic Wasp. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 81, n. 2, p. 86–92, 2013.
- VAN DER WOUDE, E.; SMID, H. M. How to escape from haller's rule: Olfactory system complexity in small and large *Trichogramma evanescens* parasitic wasps. **Journal of Comparative Neurology**, v. 524, n. 9, p. 1876–1891, 15 jun. 2016.
- VARI, R. P. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pices, Characoidea). **Bull Brit Mus**, v. 36, p. 261–344, 1979.
- VARI, R. P. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). **Smithson. Contr. Zool.**, v. 378, p. 1–60, 1983.
- VARI, R. P. A phylogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). **Smithson. Contr. Zool.**, v. 471, p. 1–71, 1989.
- WAGNER, G. P. Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity. **American Zoologist**, v. 36, n. 1, p. 36–43, 1 fev. 1996.
- WALKER, M. B.; KIMMEL, C. B. A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae. **Biotechnic & histochemistry: official publication of the Biological Stain Commission**, v. 82, n. 1, p. 23–28, 2007.
- WEITZMAN, S.. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. **Stanford Ichthyol.**, v. 8, n. 1, p. 1–77, 1962.
- WEITZMAN, S.. Osteology and relationships of South American characid fishes of subfamilies Lebiasinidae and Erythrinidae with special reference to subtribe Nannostomina. **Proceedings of the United States National Museum**, v. 116, p. 127–170, 1964.
- WEITZMAN, S.; MALABARBA, L. R. Systematics of *Spintherobolus* (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) from eastern Brazil. **Ichthyol. Explor. Freshw.**, v. 10, n. 1, p. 1–43, 1999.
- WEITZMAN, S. H.; GÉRY, J. The relationships of the South American pygmy Characoid

fishes of the genus *Elachocharax*, with a redescription of *Elachocharax junki* (Teleostei: Characidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 93, n. 4, p. 887–913, 1980.

WEITZMAN, S. H.; VARI, R. P. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 10, n. 12, p. 444–465, 1988.

WIENS, J. J. et al. Ontogeny Discombobulates Phylogeny: Paedomorphosis and Higher-Level Salamander Relationships. **Systematic Biology**, v. 54, n. 1, p. 91–110, 1 fev. 2005.

WIENS, J. J. Can Incomplete Taxa Rescue Phylogenetic Analyses from Long-Branch Attraction? **Systematic Biology**, v. 54, n. 5, p. 731–742, 1 out. 2005.

WIENS, J. J.; TIU, J. Highly Incomplete Taxa Can Rescue Phylogenetic Analyses from the Negative Impacts of Limited Taxon Sampling. **PLoS ONE**, v. 7, n. 8, p. e42925, 10 ago. 2012.

WILBERG, E. W. What's in an Outgroup? The Impact of Outgroup Choice on the Phylogenetic Position of *Thalattosuchia* (Crocodylomorpha) and the Origin of Crocodyliformes. **Systematic Biology**, v. 64, n. 4, p. 621–637, 1 jul. 2015.

WILEY, E. O. **Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics** John Wiley & Sons, Inc., 1981.

WILEY, E. O. et al. **The Compleat Cladist. A primer of phylogenetic procedures**. Lawrence: University of Kansas, 1991.

WILKINSON, M. Coping with Abundant Missing Entries in Phylogenetic Inference Using Parsimony. **Systematic Biology**, v. 44, n. 4, p. 501–514, 1995.

WINTERBOTTOM, R. A Descriptive Synonymy of the Striated Muscles of the Teleostei. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 125, p. 225–317, 1973.

WINTHER, R. G. Varieties of modules: Kinds, levels, origins, and behaviors. **Journal of Experimental Zoology**, v. 291, n. 2, p. 116–129, 15 ago. 2001.

ZANATA, A. M. et al. A new rheophilic South American darter (Crenuchidae: Characium) from the rio Juruena basin, Brazil, with comments on morphological adaptations to life in fast-flowing waters. **Journal of Fish Biology**, v. 97, n. 5, p. 1343–1353, 28 nov. 2020.

ZANATA, A. M. **Estudo das relações filogenéticas do gênero *Brycon* Müller and Troschel, 1844 (Characidae; Characiformes)**. [s.l.] Universidade de São Paulo, 2000.

ZANATA, A. M.; VARI, R. P. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a

phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 145, n. 1, p. 1–144, set. 2005.

ZARSKÉ, A. *Geryichthys sterbai* gen. et spec. nov. und *Microcharacidium geryi* spec. nov.: Beschreibung einer neuen Gattung und zweier neuer Arten von Bodensalmlern aus dem Einzugsgebiet des Rio Ucayali in Peru (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes: Characidiidae). **Zoologische Abhandlungen**, v. 9, n. 49, 1997.

ZUANON, J.; CARVALHO, L. N. .; SAZIMA, I. A chamaleon Characiin. The plnt-clinging and colours-chaging ammocryptocharax elegans (Characidiinae: Crenuchidae). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 17, n. 3, p. 225–232, 2006.