

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 28/05/2026.

Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”
Instituto de Biociências de Botucatu
Mestrado em Zoologia

BRUNO ALVES SOUSA COELHO

**Integração e modularidade como mecanismos de
diversificação em gêneros de Acestrorhamphidae (Teleostei:
Characiformes).**

Botucatu-SP
2025

BRUNO ALVES SOUSA COELHO

**Integração e modularidade como mecanismos de
diversificação em gêneros de Acestrorhamphidae (Teleostei:
Characiformes).**

Dissertação apresentada ao curso de pós-graduação em Ciências Biológicas: Zoologia, do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Campus de Botucatu, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Área de concentração: Zoologia.

Orientador: Prof. Dr.
Ricardo Cardoso Benine

Coorientadora: Dra. Lais Reia

Botucatu-SP
2025

C672i Coelho, Bruno

 Integração e modularidade como mecanismos de diversificação em
gêneros de Acestorhamphidae (Teleostei: Characiformes). / Bruno
Coelho. -- Botucatu, 2025

 48 p. : il., tabs., fotos

 Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, Botucatu

 Orientador: Ricardo Cardoso Benine

 Coorientadora: Laís Reia

 1. Morfometria. 2. Characiformes. 3. Integração. 4. Modularidade.

 I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Integração e modularidade como mecanismos de diversificação em gêneros de Acestorhamphidae (Teleostei: Characiformes).

AUTOR: BRUNO ALVES SOUSA COELHO

ORIENTADOR: RICARDO CARDOSO BENINE

COORDINADORA: LAIS REIA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. RICARDO CARDOSO BENINE (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade e Bioestatística / Instituto de Biociências de Botucatu Unesp

Prof. Dr. GABRIEL DE SOUZA DA COSTA E SILVA (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Estrutural e Funcional / Instituto de Biociências de Botucatu

Prof. Dr. BRUNO FERREZIM MORALES (Participação Virtual)
Ciências Biológicas e Ambientais / Universidade Federal da Grande Dourados - UFGD

Botucatu, 28 de maio de 2025



Documento assinado digitalmente

WILLIAN GABRIEL MIRANDA

Data: 02/05/2025 16:12:52 -0300

Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Willian Gabriel Miranda
Assistente Administrativo II da Seção Técnica de Pós-Graduação
Instituto de Biociências de Botucatu

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço ao meu orientador Dr. Ricardo Cardoso Benine, sem o qual a ideia deste trabalho não existiria, pelo constante incentivo, todos os ensinamentos, a confiança depositada em mim e pelas longas conversas e boas risadas.

Agradeço muito a minha co-orientadora Dra. Lais Reia pela enorme ajuda, atenção e paciência, não apenas no trabalho, mas com todas as dificuldades no caminho.

Agradeço aos meus grandes amigos de faculdade, que tive a sorte de conhecer no primeiro dia de graduação e com quem mesmo depois de oito longos anos e através de grandes distâncias, sempre encontro o apoio necessário. Sem vocês eu não teria chegado até aqui.

Aos meus pais, assim como à minha namorada, é claro, minha eterna gratidão, não só pelo constante apoio, mas pela companhia nos momentos bons e ruins e por sempre me incentivarem a seguir meu próprio caminho.

Ao resto de minha família, em especial aqueles com quem cresci e aqueles que já se foram, que me ajudam a esquecer dos problemas e escapar para lugares novos sempre que possível. Sem a vida que compartilhamos até agora, é bem possível que meu caminho fosse outro.

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

**“You have power over your mind, not outside events, realize this and you will find strength.”
- Marcus Aurelius, Meditations.**

RESUMO

A evolução de grupos hiperdiversos é marcada por altas taxas de especiação e diferenciação, geralmente impulsionadas por fatores externos, como mudanças ambientais. No entanto, a diversificação também depende de fatores internos, como a capacidade adaptativa e a integração morfológica. Alta integração significa que as estruturas evoluem de forma coordenada ao longo de um eixo principal, enquanto estruturas menos integradas evoluem como módulos independentes. A recém-proposta família Acestrorhamphidae (Teleostei: Characiformes) e suas subfamílias Acestrorhamphinae, Grundulinae e Rhoadsiinae formam um dos maiores clados de peixes neotropicais. Apesar de sua alta diversidade, a variação morfológica é surpreendentemente limitada. Este estudo utilizou Morfometria Geométrica e análises de modularidade e integralidade para investigar os fatores que influenciam a diversificação desse grupo. Foi observado um forte efeito integrativo na forma de corpo deste grupo, que aparenta configurar-se em um módulo cranial, pós-cranial e caudal. A PCA revelou um número limitado de morfotipos, corroborando a ideia de um clado hiperdiverso, mas com morfologia conservada. Esses resultados reforçam estudos anteriores que mostram como a integração morfológica pode acelerar a especiação, concentrando a adaptação ao longo de um eixo evolutivo, enquanto mantém a estabilidade morfológica do grupo.

Palavras Chave: Characiformes; Integração; Modularidade; Morfometria Geométrica.

ABSTRACT

The evolution of hyperdiverse groups is marked by high rates of speciation and differentiation, often driven by external factors, such as environmental changes. However, diversification also depends on internal factors, such as adaptive capacity and morphological integration. High integration means that structures evolve in a coordinated manner along a main axis, while less integrated structures evolve as independent modules. The newly proposed family Acestrorhamphidae (Teleostei: Characiformes) and its subfamilies Acestrorhamphinae, Grundulinae, and Rhoadsiinae form one of the largest clades of Neotropical fishes. Despite its high diversity, morphological variation is surprisingly limited. This study used Geometric Morphometrics, and analyses of modularity and integration to investigate the factors influencing the diversification of this group. A strong integrative effect on the body shape of the group was observed, which seems to be organized into a cranial, pre-caudal, and caudal modules. PCA revealed a limited number of morphotypes, supporting the idea of a hyperdiverse clade with conserved morphology. These results reinforce previous studies showing how morphological integration can accelerate speciation, focusing adaptation along a single evolutionary axis, while maintaining the group's morphological stability.

Keywords: Characiformes; Integration; Modularity; Geometric Morphometrics.

SUMÁRIO

1.0 INTRODUÇÃO.	7
2.0 OBJETIVOS	15
3.0 METODOLOGIA.	16
3.1 Amostragem e documentação fotográfica	16
3.2 Análises morfométricas.	17
3.3 Análise de Componentes Principais (PCA).	20
3.4 Análise de Modularidade.	20
3.5 Análise de Integração.	21
4.0 RESULTADOS .	22
4.1 Outliers, GPA e PCA	22
4.2 Modularidade	31
4.3 Integração	33
5.0 DISCUSSÃO.	35
6.0 CONCLUSÃO	40
REFERÊNCIAS	42

1 - INTRODUÇÃO

A região Neotropical corresponde às zonas tropicais do continente americano que se estendem desde o norte da patagônia argentina até as regiões tropicais do sul do México, englobando a maior parte da América do Sul, América Central e as ilhas do Caribe (Morrone, 2017). Reconhecida como a área mais biodiversa do planeta, abriga cerca de um terço de toda a biodiversidade global, distribuída pelos mais diversos ecossistemas (Raven et al., 2020). Entre eles, destacam-se a Floresta Amazônica, o maior remanescente de floresta tropical do mundo, e oito das 34 regiões consideradas hotspots globais de biodiversidade. Os Andes Tropicais são frequentemente apontados como a região com a maior riqueza de espécies de anfíbios, aves e plantas (Myers et al., 2000), enquanto a América Central e as ilhas do Caribe possuem a maior diversidade conhecida de répteis escamados. A Amazônia, com sua enorme extensão, é frequentemente apontada como a principal fonte da biodiversidade neotropical, funcionando como centro de origem e dispersão das linhagens (Antonelli et al., 2018). Essa exuberância já despertava o interesse de naturalistas do século XIX, como Alexander von Humboldt, que estabeleceu os fundamentos da biogeografia documentando os gradientes florísticos nos Andes (Humboldt e Bonpland, 1805), Henry Walter Bates, pioneiro na proposta do mimetismo após mais de uma década estudando as borboletas da amazônia (Bates, 1863) e Alfred Wallace, cuja proposta de que os grandes rios amazônicos atuam como barreiras naturais à dispersão animal, foi crucial para a formulação da teoria evolutiva (Wallace, 1852).

A região abriga também a mais rica e diversa ictiofauna dulcícola do planeta, com mais de 6.000 espécies descritas e uma média de aproximadamente 100 novas espécies formalmente descritas todos os anos (Reis et al., 2016; Albert et al. 2020). Poucas regiões do mundo se comparam em termos de diversidade ictiológica, tanto em riqueza quanto em complexidade ecológica e endemismo. Essa impressionante variedade é dominada por três principais linhagens da superordem Ostariophysi, a segunda mais diversa entre os peixes ósseos, que juntas representam cerca de 80% dessa riqueza específica: os Siluriformes (bagres), Gymnotiformes (sarapós) e Characiformes (tetras, piranhas, entre outros) (Melo et al., 2022).

As origens e a trajetória dessa exuberante biodiversidade ainda são alvo de amplo debate, sobretudo devido às dificuldades para uma reconstrução do passado da região (Hoorn et al., 2010; Meseguer et al. 2021). Nos Neotrópicos as condições ambientais pouco favoráveis à fossilização, como a alta umidade e a acidez dos solos, a limitada exposição de afloramentos e a dificuldade de acesso a muitas áreas da Amazônia e de outras bacias tropicais levam à um registro fóssil esparsa e fragmentado (Wing, 2009; Albert e Reis, 2011). Além disso, evidências recentes apontam que a biodiversidade neotropical não se originou a partir de poucos eventos isolados, mas emergiu como resultado de um conjunto extenso e contínuo de processos ecológicos e geológicos, iniciados por reorganizações paleogeográficas e eventos tectônicos durante o Neógeno, e modulados ao longo do tempo por variações climáticas ao longo do Pleistoceno (Antonelli e Sanmartín, 2011; Rull, 2011; Antonelli, 2021). Como resultado, possuímos apenas vislumbres pontuais sobre a cronologia e os padrões de diversificação da região, tornando difícil um bom entendimento dos principais fatores.

Embora não mutuamente excludentes, dois modelos macroevolutivos distintos são amplamente propostos para explicar a expansão da diversidade nos trópicos: o modelo de "museu" e o modelo de "berço" (do inglês, *cradle*). Vale destacar que, além desses, cenários alternativos vêm sendo propostos com base em descobertas recentes e incorporando fenômenos antes ignorados (McKenna e Farrel 2006; Meseguer et al. 2021), mas ainda assim os modelos de museu e berço permanecem como marcos teóricos centrais sobre o tema. O modelo de museu propõe que a diversidade atual resulta do acúmulo gradual e constante de linhagens ao longo de dezenas de milhões de anos, com taxas de especiação e extinção relativamente baixas e estáveis. Nesse contexto, a região Neotropical teria funcionado como um repositório de linhagens ancestrais preservadas ao longo do tempo, explicando a coexistência de grupos profundamente divergentes na história evolutiva (Wallace, 1895; Simpson, 1980). Por outro lado, o modelo de berço sugere que os trópicos atuam como centros ativos de diversificação, onde taxas elevadas de especiação geram surtos evolutivos mais recentes e rápidos, frequentemente impulsionados por eventos ambientais como o soerguimento dos Andes ou as reorganizações hidrográficas da Bacia Amazônica (Götschen, 1908; Bews, 1927).

Compreender se a grande radiação de um grupo ocorreu cedo ou tarde em sua história evolutiva é fundamental para uma boa compreensão dos mecanismos que atuaram e ainda

atuam na sua expansão. Durante muito tempo, estudos baseados nos registros fósseis disponíveis sustentaram a ideia de que a diversificação dos peixes neotropicais seguia o modelo de museu, atribuindo a origem das principais famílias a mais de 60 milhões de anos atrás (Lundberg, 1997; Hoorn et al., 2010). Contudo, abordagens mais recentes utilizando filogenias moleculares calibradas no tempo indicam uma realidade mais próxima do modelo de berço. Trabalhos como os de Melo et al. (2016), Ochoa et al. (2017), Roxo et al. (2019) e Fontenelle et al. (2021) sugerem que, embora as raízes taxonômicas dessa ictiofauna remontem ao Paleógeno e ao final do Cretáceo (Lundberg et al. 1998), os principais eventos de diversificação responsáveis pela riqueza atual teriam ocorrido em janelas geológicas muito mais recentes, refletindo a dinâmica do modelo de berço.

Os mecanismos que levam à grande variabilidade observada em grupos hiper-diversos, são complexos e ainda não bem compreendidos. Diversos fatores extrínsecos, como alterações ambientais abruptas ou eventos de extinção em massa, podem criar ou transformar oportunidades ecológicas, criando condições propícias para a diversificação das linhagens remanescentes (Stroud e Losos, 2016), pressões competitivas podem incentivar alterações de nicho ou ainda a ausência de fatores de extinção pode favorecer a persistência de linhagens por longos períodos, permitindo o acúmulo gradual de diversidade.

Fatores intrínsecos aos organismos também desempenham um papel crucial na promoção ou limitação dessa diversificação. A maior plasticidade fenotípica de alguns grupos, por exemplo, possibilita que ajustem mais facilmente sua morfologia ou fisiologia frente a novas pressões ambientais (Pfennig, 2010; Draghi e Whitlock, 2012). Da mesma forma, o surgimento de adaptações-chave, como modificações em estruturas sensoriais, locomotoras ou reprodutivas, pode expandir o número de oportunidades ecológicas disponíveis, facilitando a especiação (Wellborn e Langerhans, 2015). Ainda outro importante aspecto intrínseco destacado em estudos recentes é a covariação entre traços anatômicos, que pode se refletir em restrições ou flexibilidades impostas por fatores genéticos, de desenvolvimento ou funcionais. Essa covariação, por sua vez, está diretamente relacionada a dois conceitos fundamentais no estudo da evolução morfológica: a modularidade e a integração.

Integração morfológica refere-se a covariação entre diferentes partes de um organismo que estão funcional, genética ou ontogeneticamente interligadas, de forma que mudanças em

uma estrutura produzem alterações coordenadas nas demais (Klingenberg, 2008). Essa forte covariação é comum em regiões anatômicas envolvidas em funções complexas e interdependentes, por exemplo, o aparato locomotor ou estruturas sensoriais, em que o desempenho funcional depende da atuação conjunta de todas as partes (Sansalone, 2022). Quando essas estruturas estão altamente integradas, o organismo tende a apresentar uma coerência morfológica que pode ser vantajosa para determinadas funções, mas que, por outro lado, restringe a liberdade evolutiva do sistema. Isso ocorre porque a variação de um traço específico ou estrutura inevitavelmente gera consequências para a funcionalidade da parte ou do sistema como um todo. Altos níveis de integração são frequentemente interpretados como uma força conservadora na evolução morfológica, limitando os caminhos adaptativos possíveis e desacelerando as taxas de diversificação (Olson e Miller, 1958; Klingenberg 2014).

Modularidade, por sua vez, é a organização da estrutura corporal em unidades semi-independentes, chamados módulos, que apresentam uma maior covariação interna e relativa independência em relação às outras regiões do corpo (Simon, 1962; Zelditch e Goswami, 2021). Esse arranjo modular permite que diferentes partes do organismo respondam de formas distintas e simultâneas às diferentes pressões seletivas atuando sobre cada bloco, facilitando e acelerando mudanças adaptativas sem comprometer a integridade funcional do todo (Larouche, Zelditch e Cloutier, 2018). Por exemplo, em um peixe, a cabeça pode formar um módulo distinto do tronco ou da região caudal, permitindo que adaptações relacionadas à alimentação ocorram de forma independente daquelas associadas à natação. Por esta razão, a modularidade é tipicamente vista como um fator promotor da evolvabilidade, a capacidade de um organismo gerar variação com valor adaptativo (Bolker, 2000; Mitteroecker, 2009).

Dessa forma, espera-se que grupos com alto grau de modularidade apresentem uma distribuição no morfoespaço dispersa em múltiplas direções, refletindo a atuação relativamente independente dos diferentes módulos anatômicos. Essa dispersão indicaria a presença de vários eixos adaptativos simultâneos, a partir dos quais diferentes regiões do corpo podem responder de maneira autônoma a pressões seletivas distintas (Yang 2001; Larouche et al. 2018). Por outro lado, em grupos com forte integração morfológica, a tendência é de que as variações se concentrem ao longo de um único eixo principal de

covariação, com menor liberdade para explorar formas alternativas (Schluter 1996; Goswami et al. 2014).

Todavia, diversos estudos também demonstraram a capacidade de um alto sinal integrativo de agir como um fator acelerador para a variabilidade morfológica e a diversificação (Klingenberg, 2008; Hu et al. 2016; Felice et al., 2018; Hedrick et al 2019), facilitando a adaptação de traços ao longo desse eixo único no morfoespaço, onde a forte covariação de caracteres ao longo dele acelera modificações e permite que formas ou variações mais extremas sejam alcançadas mais rapidamente. Algo descrito de maneira impecável em Felice et al. (2018) como uma mosca em um tubo, a qual quando removida da capacidade de se movimentar em qualquer direção, se move mais rapidamente ao longo do eixo do tubo.

Associado a isso, trabalhos recentes têm revelado que muitos clados apresentam padrões de variabilidade morfológica que combinam elementos de modularidade e integração. Esses resultados sugerem que tais grupos podem estar explorando simultaneamente a flexibilidade conferida pela modularidade e a coerência estrutural imposta pela integração. Essa interação é bem ilustrada por Burns et al. (2023), que utilizam a metáfora de um poste com diversas placas apontando em direções distintas (Fig. 1). Nesse modelo, o poste central representa o eixo principal de integração, a estrutura coordenada e compartilhada entre módulos, enquanto as placas sinalizam os diferentes eixos secundários de variação associados à modularidade. Essa configuração permite que mudanças estruturais ocorram de forma coordenada ao longo de um eixo predominante, ao mesmo tempo em que há liberdade para variações localizadas e independentes entre os módulos.

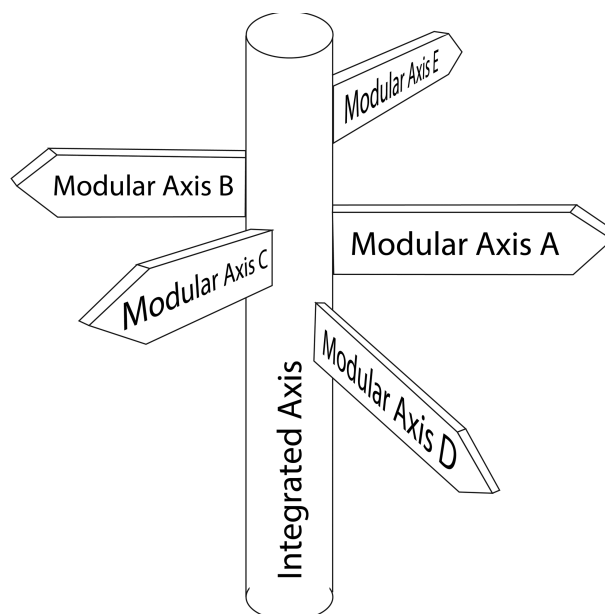


Figura 01 - Representação esquemática dos eixos de variação, contendo o eixo central e os diferentes eixos esperados da modularidade.

Fonte: Adaptado de Burns et al. (2023).

Essa ação conjunta entre integração e modularidade foi observada na ordem Characiformes, uma das ordens mais hiperdiversas de peixes ósseos de água doce, e cujos padrões morfológicos parecem sugerir que essa combinação pode ter desempenhado um papel bastante importante na diversificação do grupo (Burns e Sidlauskas, 2023). Predominantemente distribuídos na região Neotropical, e em menor grau no continente africano, os Characiformes englobam atualmente mais de 2.000 espécies descritas, apresentando uma impressionante variedade de formas corporais, adaptações ecológicas e trajetórias evolutivas (Malabarba e Malabarba, 2010). Há muito já se reconhece a impressionante diversidade das linhagens do clado (Eigenmann, 1903; Regan, 1911) cuja diversidade morfológica é tamanha que algumas de suas espécies não tem paralelos entre outros Actinopterygii, enquanto outras convergem com membros de clados completamente distintos (Burns e Sidlauskas, 2019). Essa variabilidade inclui desde grandes piscívoros de água doce, como o peixe-tigre africano (*Hydrocynus*), até pequenos tetras ornamentais amplamente comercializados no aquarismo.

Dentre a ordem, uma família que merece destaque é Characidae, recentemente reestruturada por Melo et al. (2024) que, com base em um compreensivo trabalho de filogenia molecular, reorganizou a antiga família, até então uma das maiores de peixes neotropicais

com mais de 1.200 espécies descritas, em quatro famílias: Spintherobolidae, Characidae sensu stricto, Stervadiidae e Acestrorhamphidae. Juntas, essas famílias abrangem um amplo espectro morfológico e ecológico e representam a espinha dorsal da diversidade de Characiformes na América do Sul. A distribuição geográfica do grupo é igualmente ampla, cobrindo toda a extensão da região neotropical, desde os rios subtropicais do norte da Patagônia argentina até bacias de água doce do sul dos Estados Unidos, com o principal centro de sua diversidade localizado nas drenagens sul-americanas, especialmente na bacia Amazônica e no escudo brasileiro.

A família Acestrorhamphidae, parcialmente representada na figura 02, permanece hiperdiversa, com 808 espécies (Fricke, Eschmeyer e Van Der Laan, 2025), representando mais da metade do número anteriormente incluído em Characidae. Incluídos no grupo estão alguns táxons bastante distintos, desde peixes predadores de maior tamanho como as espécies do gênero *Oligosarcus*, com significativas adaptações para a predação (Abelha et al., 2012), até espécies diminutas do gênero *Nematobrycon*, comumente encontradas em lojas de aquarismo. Ainda assim, ao contrário da enorme variedade morfológica observada dentro da ordem Characiformes como um todo, os membros dessas novas subfamílias são muito menos diversos, sendo em sua maioria peixes de pequeno porte, algumas das menores espécies atingindo menos de 3cm e as maiores raramente passando de 30 cm. São clados de morfologia altamente conservada, cuja variação limitada está geralmente associada a convergências adaptativas induzidas por eventos de miniaturização e fatores ecológicos como hábitos alimentares e natação (Mirande, 2010; Mirande et al., 2018). Com a melhor compreensão das relações filogenéticas do grupo, abre-se uma oportunidade valiosa para investigarmos mais a fundo como e quais mecanismos subjacentes estão atuando para promover e orientar a diversificação do grupo.

Nesse contexto, realizamos uma análise abrangente de morfometria geométrica com representantes de três subfamílias da recém-definida família Acestrorhamphidae: Grundulinae, Rhoadsiinae e Acestrorhamphinae, com o objetivo de caracterizar a distribuição dessas linhagens no morfoespaço e identificar a atuação de padrões de integração e modularidade. Embora a influência desses fatores já tenha sido demonstrada em estudos mais amplos envolvendo a ordem Characiformes como um todo (Burns et al, 2023), os Acestrorhamphidae oferecem um cenário particularmente interessante: trata-se de uma linhagem que, apesar de ocupar uma diversidade notável de nichos ecológicos ao

longo da região Neotropical, exibe uma variação morfológica comparativamente restrita. Essa aparente contradição sugere que a evolução do grupo pode estar sendo guiada por um eixo de integração dominante que impõe maior coerência estrutural às adaptações, enquanto módulos mais flexíveis permitem respostas localizadas a diferentes pressões seletivas, uma combinação que potencialmente sustenta a versatilidade ecológica do grupo ao mesmo tempo que mantém sua morfologia estável.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELHA, M.C.F. et al. Population structure, condition and diet of *Oligosarcus paranensis* (Menezes & Géry, 1983) (Osteichthyes: Characidae) at two reservoirs in South Brazil. *Biota Neotropica*, v. 12, n. 1, 2012.
- ADAMS, D.C.; COLLYER, M.L. Comparing the strength of modular signal, and evaluating alternative modular hypotheses, using covariance ratio effect sizes with morphometric data. *Evolution*, v. 73, n. 12, páginas 2352–2367, 2019.
- ADAMS, D.C.; COLLYER, M.L. On the comparison of the strength of morphological integration across morphometric datasets. *Evolution*, v. 70, páginas 2623–2631, 2016.
- ADAMS, D.C.; OTÁROLA-CASTILLO, E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Ecology and Evolution*, v. 4, n. 4, páginas 393–399, 2013.
- ADAMS, D.; ROHLF, F.J.; SLICE, D.E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, v. 24, n. 1, páginas 7–14, 2013.
- ALBERT, J.S.; REIS, R.E. Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. *Systematic Biology*, v. 61, n. 3, páginas 543–545, 2012.
- ANTONELLI, A. The rise and fall of Neotropical biodiversity. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 199, n. 1, páginas 8–24, 2022.
- BAKEN, E.K. et al. Geomorph v4.0 and gmShiny: enhanced analytics and a new graphical interface for a comprehensive morphometric experience. *Ecology and Evolution*, v. 12, n. 12, páginas 2355–2363, 2021.
- BATES, H.W. *The naturalist on the River Amazons*. London: Murray, 1863.
- BLAKE, R.W. Fish functional design and swimming performance. *Journal of Fish Biology*, v. 65, páginas 1193–1222, 2004.
- BOLKER, J.A. Modularity in development and why it matters to Evo-Devo. *American Zoologist*, v. 40, páginas 770–776, 2000.
- BOOKSTEIN, F.L. et al. Cranial integration in *Homo*: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *Journal of Human Evolution*, v. 44, páginas 167–187, 2003.
- BURNS, M.D. et al. Simultaneous integration and modularity underlie the exceptional body shape diversification of characiform fishes. *Evolution*, v. 77, n. 3, páginas 746–762, 2023.
- BURNS, M.D.; SIDLAUSKAS, B.L. Ancient and contingent body shape diversification in a hyperdiverse continental fish radiation. *Evolution*, v. 73, n. 3, páginas 569–587, 2019.

MCKENNA, D.D. e FARRELL, B.D. Tropical forests are both evolutionary cradles and museums of leaf beetle diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103 (29) páginas 10947-10951, 2006.

DOMENICI, P.; HALE, M.E. Escape responses of fish: a review of the diversity in motor control, kinematics and behaviour. *Journal of Experimental Biology*, v. 222, n. 18, p. jeb166009, 2019.

DRAGHI, J.A.; WHITLOCK, M.C. Phenotypic plasticity facilitates mutational variance, genetic variance, and evolvability along the major axis of environmental variation. *Evolution*, v. 66, n. 9, páginas 2891–2902, 2012.

FELICE, R.N. et al. A fly in a tube: macroevolutionary expectations for integrated phenotypes. *Evolution*, v. 72, n. 12, páginas 2580–2594, 2018.

FONTENELLE, J.P. et al. Biogeography of the Neotropical freshwater stingrays (Myliobatiformes: Potamotrygoninae) reveals effects of continent-scale paleogeographic change and drainage evolution. *Journal of Biogeography*, v. 48, n. 6, páginas 1406–1419, 2021.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W.N.; VAN DER LAAN, R. (eds.). *Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references*. San Francisco: California Academy of Sciences, 2024.

GOODALL, C. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, v. 53, n. 2, páginas 285–321, 1991.

GOSWAMI, A. et al. The macroevolutionary consequences of phenotypic integration: from development to deep time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 369, n. 1649, p. 20130254, 2014.

HALLGRÍMSSON, B. et al. Integration and the developmental genetics of allometry. *Integrative and Comparative Biology*, v. 59, n. 5, páginas 1369–1381, 2019.

HEDRICK, B.P. et al. Morphological diversification under high integration in a hyper diverse mammal clade. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 27, páginas 563–575, 2020.

HELFMAN, G. Fish. In: LEVIN, S. A. (Ed.). *Encyclopedia of biodiversity*. 2. ed. San Diego: Academic Press, 2013. v. 3, p. 456–476.

HOORN, C. et al. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, Edição 330, páginas 927-931, 2010.

HU, Y. et al. Evolution in an extreme environment: developmental biases and phenotypic integration in the adaptive radiation of antarctic notothenioids. *BMC Evolutionary biology*, volume 16, artigo 142, junho de 2016.

KLINGENBERG, C.; MONTEIRO, L. Distances and Directions in Multidimensional Shape Spaces: Implications for Morphometric Applications. *Systematic Biology*, volume 54, páginas 678-688, setembro de 2005.

KLINGENBERG, C.P. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. *Symmetry*, v. 7, n. 2, páginas 843–934, 2015.

KLINGENBERG, C.P. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 374, n. 1774, 2019.

KLINGENBERG, C.P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Genes and Evolution*, volume 226, 2016, páginas 113-137.

LUNDBERG, J.G. Fishes of the La Venta fauna: additional taxa, biotic and paleoenvironmental implications. In: KAY, R. F. et al. (Eds.). *Vertebrate paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta Colombia*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, páginas 67–91, 1997.

LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H. e WINEMILLER, K.O. Systematic resolution and ecological diversification in Neotropical cichlids: implications for the evolution of the Neotropical ichthyofauna. *Copeia*, páginas 623–639, 2007(3).MALABARBA, L.R.; MALABARBA, M.C. *Biology and physiology of freshwater Neotropical fish*. [S.l.]: Elsevier, 2020.

MALABARBA, M.C.; MALABARBA, L.R. Biogeography of Characiformes: an evaluation of the available information of fossil and extant taxa. In: NELSON, J. S.; SCHULTZE, H.-P.; WILSON, M.V. H. (Eds.). *Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts*. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, páginas 317–336, 2010.

MELO, B. et al. Accelerated Diversification Explains the Exceptional Species Richness of Tropical Characoid Fishes. *Systematic Biology*, volume 71, páginas 78–92, Janeiro de 2022.

MELO, B. et al. Cryptic species in the Neotropical fish genus *Curimatopsis* (Teleostei, Characiformes). *Zoologica Scripta*, volume 45, 2016, páginas 650-658.

MELO, B. et al. Phylogenomics of Characidae, a hyper-diverse Neotropical freshwater fish lineage, with a phylogenetic classification including four families (Teleostei: Characiformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, Volume 202, edição 1, Setembro 2024.

MESEGUER, A.S. et al. The Origins and Drivers of Neotropical Diversity. *bioRxiv*, outubro de 2021.

MIRANDE, J.M. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). *Cladistics*, volume 35, junho de 2019, páginas 282-300.

MIRANDE, J.M. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, páginas 385-568, janeiro de 2010.

- MITTEROECKER, P. The Developmental Basis of Variational Modularity: Insights from Quantitative Genetics, Morphometrics, and Developmental Biology. *Evolutionary Biology*, volume 36, páginas 377–385, 2009.
- MORRONE, J.J. Neotropical Biogeography: Regionalization and Evolution. Primeira edição, *CRC press*, 2017.
- MULLIN e TAYLOR. The effects of parallax on geometric morphometric data. *Computers in Biology and Medicine*, volume 32, Edição 6, novembro de 2002.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, volume 403, páginas 853–858, 2000.
- OCHOA, L.E. et al. Multilocus analysis of the catfish family Trichomycteridae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) supporting a monophyletic Trichomycterinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, volume 115, páginas 71-91, Outubro 2017.
- ORNELAS-GARCÍA, C.P. et al. Trophic specialization and morphological divergence between two sympatric species in Lake Catemaco, Mexico. *Ecology and Evolution*, páginas 4867–4875, abril de 2018.
- PALMA-SILVA, C. et al. Drivers of exceptional Neotropical biodiversity: an updated view. *Botanical Journal of the Linnean Society*, volume 199, edição 1, páginas 1–7, maio de 2022.
- PARK, P. et al. Landmark-Based Geometric Morphometrics: What Fish Shapes Can Tell Us about Fish Evolution. *Proceedings of the Association for Biology Laboratory Education*, volume 34, páginas 361-371, 2013.
- PFENNIG, D.W. et al. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, volume 25, edição 8, páginas 459 - 467, 2010.
- PIRAS, P. et al. Morphological integration and functional modularity in the crocodilian skull. *Integrative Zoology*, Julho de 2013.
- PRICE, S.A. et al. Building a body shape morphospace of teleostean fishes. *Integrative and Comparative Biology*, volume 59, edição 3, páginas 716–730, Ano 2019.
- QUINTO-SÁNCHEZ, M. et al. Developmental pathways inferred from modularity, morphological integration and fluctuating asymmetry patterns in the human face. *Scientific Reports* 8, página 963, 2018.
- RICHARDSON, J.E. et al. Rapid Diversification of a Species-Rich Genus of Neotropical Rain Forest Trees. *Science*, edição 293, páginas 2242-2245, 2001.
- ROHLE, F.J. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, novembro de 2015.

ROXO, F. et al. Phylogenomic reappraisal of the Neotropical catfish family Loricariidae (Teleostei: Siluriformes) using ultraconserved elements. *Molecular Phylogenetics and evolution*, volume 135, Páginas 148-165, Ano 2019.

SANSALONE, A. et al. Trapped in the morphospace: The relationship between morphological integration and functional performance. *Evolution*, Volume 76, edição 9, páginas 2020–2031, 1 de setembro de 2022.

SANTOS, A., BERTACO, V. e LUCENA, C. Revisão taxonômica de *Psalidodon eigenmanniorum* (Cope) com base em análises morfométrica, merística e padrão de colorido (Characiformes: Characidae). *Iheringia, Série Zoológica*, volume 112, 2022.

SCHLUTER, D. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*, volume 50, páginas 1766–1774, 1996.

SIDLAUSKAS, B. Testing For Unequal Rates Of Morphological Diversification In The Absence Of A Detailed Phylogeny: A Case Study From Characiform Fishes. *Evolution*, volume 61, edição 2, páginas 299-316, fevereiro de 2007.

SIDLAUSKAS, B. et al. Dealing with allometry in linear and geometric morphometrics: a taxonomic case study in the *Leporinus cylindricus* group (Characiformes: Anostomidae) with description of a new species from Suriname. *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 162, maio de 2011, páginas 103–130.

SIMON, H. The architecture of complexity: hierarchic systems. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, páginas 467–482, 1962.

STROUD, J.T. e LOSOS, J.B. Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, volume 47, páginas 507–532, 2016.

TERÁN, G., BENITEZ, M. e MIRANDE, J.M. Opening the Trojan horse: phylogeny of *Astyanax*, two new genera and resurrection of *Psalidodon* (Teleostei: Characidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, volume 190, dezembro de 2020, páginas 1217–1234.

TROYER, E.M. et al. Evolutionary innovation accelerates morphological diversification in pufferfishes and their relatives. *Evolution*, volume 78, edição 11, novembro de 2024, páginas 1869–1882.

VARI, R.P. Neotropical Ichthyology: An Overview. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, páginas 1-12, editora EDIPUCRS, janeiro de 1998.

WAGNER, G., ALTENBERG, L. Perspective: Complex Adaptations And The Evolution Of Evolvability. *Evolution*, volume 57, edição 5, páginas 1076-1085, Maio de 2003.

WAGNER, G.P., PAVLICEV, M. e CHEVERUD, J.M. The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, páginas 921-31, dezembro de 2007.

WAKELING, J. Biomechanics of fast-start swimming in fish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, volume 131(1), páginas 31–40, 2001.

WALLACE, A.R. Tropical nature, and other essays. *Macmillan & Co*, 1868.

WEBB, P.W. Form and Function in Fish Swimming. *Scientific American*, volume 251(1), páginas 72-83, 1984.

WELLBORN, G.A. e LANGERHANS, R. B. Ecological opportunity and the adaptive diversification of lineages. *Ecology and Evolution*, páginas 176–195, 2015.

YANG, A.S. Modularity, evolvability, and adaptive radiations: a comparison of the hemi- and holometabolous insects. *Evolution and Development*, páginas 59–72, 2001.

ZELDITCH, M.L. e GOSWAMI, A. What does modularity mean? *Evolution and Development*, edição 23, páginas 377–403, 2021.