



FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**Varição da nadadeira adiposa e nova ocorrência de *Hasemanina nana*
(Lütken, 1875) (Characiformes, Characidae) no alto rio Paraná**

Mateus Rojas Franco de Souza

Dissertação apresentada à Fundação
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul,
como requisito parcial à obtenção do título de
Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Zoologia.

Orientador: Erich Fischer

Coorientador: Fernando Rogério de Carvalho

Campo Grande, MS

Maio, 2021

Agradecimentos

Gostaria de deixar aqui os meus agradecimentos para as pessoas que estiveram comigo durante esta etapa muito importante da minha vida.

Eu agradeço ao meu pai Gláucio Mendes de Souza (*in memoriam*), que foi a minha principal inspiração para escolher a biologia como área de trabalho.

À minha mãe Ivone Rojas Franco de Souza, que sempre esteve ao meu lado e sempre me apoiou nas minhas decisões, além de me aconselhar e guiar para eu seguir firme. Aos meus irmãos Jonas e Tobias, sempre ao meu lado não só como irmãos, mas também como amigos. À minha tia Ruth Rojas, que também esteve sempre comigo (mesmo que de longe), me dando conselhos e demonstrando interesse pelo meu estudo.

À minha namorada Nathália Rebello Vilas por me dar todo o suporte que fosse necessário durante esta caminhada, mas principalmente por ser compreensiva e por me motivar nos momentos difíceis e decisivos.

Aos meus orientadores, Fernando Rogério Carvalho e Erich Arnold Fischer, por me acolherem em um momento muito difícil do meu mestrado, além de todo o conhecimento que foi transmitido para mim. Meus profundos agradecimentos por fazer com que esse trabalho pudesse ser concluído. A gratidão e admiração que eu tenho pelos dois nunca será esquecida.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), o Instituto de Biociências (INBIO), o setor de Zoologia e o Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, por proporcionar o curso de mestrado e a infraestrutura necessária.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida.

Às seguintes coleções, museus: coleção de peixes do Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto (LIRP); coleção de peixes da Universidade Federal de Rio Grande do Sul (UFRGS), coleção de peixes do museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC) e à coleção de peixes da Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS), pelo material disponibilizado.

À turma de 2019, muito obrigado por compartilhar a experiência do mestrado, foram muitos bons momentos durante as disciplinas e nas “tombadas” no corredor da Zoologia.

Aos meus amigos Adriano, Adriana, Douglas, Maxwell (Bzão), Maiara, Murilo, Thais e Tai, que na verdade, já são parte da minha família. Eu gostaria de agradecer por estarem sempre por perto, me ajudando com assuntos do mestrado ou da vida. Eu aprendi e continuo aprendendo muito com todos vocês.

Sumário

1.	Resumo	5
2.	Introdução	6
3.	Material e Métodos	7
4.	Resultados	8
	4.1. Diagnose	8
	4.2. Descrição	8
	4.3. Coloração em álcool	13
	4.4. Coloração em vida	15
	4.5. Dimorfismo sexual	16
	4.6. Distribuição	16
	4.7. Notas ecológicas	17
	4.8. Considerações sobre a nadadeira adiposa e a análise do componente principal	19
	4.9. Material analisado	21
5.	Discussão	22
6.	Referências	24

O texto da dissertação está nas normas do periódico Journal of Applied Ichthyology - <https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/14390426/homepage/forauthors.html>

Resumo

Hasemania Ellis é um gênero de Characidae diagnosticado pela ausência de nadadeira adiposa, dentre outros caracteres combinados. Todas as nove espécies válidas do gênero não apresentam nadadeira adiposa, exceto alguns exemplares da piabinha-vermelha, *Hasemania nana*, descrita da bacia do rio São Francisco. O encontro de populações de um caracídeo com nadadeira adiposa na bacia do alto rio Paraná, mas com caracteres muito próximos de *Hasemania nana*, despertou o interesse pela análise comparativa entre os indivíduos recém encontrados e aqueles de *H. nana* da bacia do rio São Francisco. Os resultados mostraram grande sobreposição de caracteres morfológicos entre as populações encontradas na bacia do alto rio Paraná com *Hasemania nana* da bacia do rio São Francisco, confirmando o primeiro registro da espécie para a bacia do alto rio Paraná. O polimorfismo da nadadeira adiposa encontrado em ambas as populações é discutido.

Palavras-chaves: nadadeira adiposa, polimorfismo, ictiofauna compartilhada, bacia do rio São Francisco

Abstract

Hasemania Ellis is one of the genera of Characidae diagnosed by the absence of an adipose fin, besides other combined characters. In the nine valid species, all them do not have an adipose fin, except for the "piabinha-vermelha" *Hasemania nana* described from the rio São Francisco basin. The record of populations of one characid with an adipose fin in the upper rio Paraná River basin, but with characters very close to *Hasemania nana*, were analyzed. The results showed great overlapping among the morphological characters of the populations from the upper Paraná River basin with *Hasemania nana* from the rio São Francisco basin, recording the first time the species for the upper rio Paraná basin. The polymorphism of the adipose fin found in both populations is discussed.

Keywords: adipose fin, polymorphism, shared ichthyofauna, São Francisco River basin

Introdução

A diversidade de peixes dulcícolas na região Neotropical é uma das maiores do mundo (Birindelli & Sidlauskas, 2018; Albert et al., 2020). O Brasil, com vasta área na região Neotropical, é o país com maior número de espécies em águas doces (Reis et al., 2016; Albert et al., 2020). Characidae, família que inclui os lambaris, piabas e tetras, é a mais diversa dos Characiformes da região neotropical, com mais de 1200 espécies válidas, muitas espécies descritas recentemente, cerca de 208 espécies só nos últimos 10 anos (Fricke et al., 2021). *Hasemanía* Ellis é um gênero de Characidae restrito ao Brasil Central, majoritariamente com ocorrência em áreas do Cerrado. O gênero foi proposto por Ellis (1911) para incluir três espécies – *Hasemanía melanura* Ellis (1911), *Hasemanía maxillaris* Ellis (1911) e *Hasemanía bilineata* Ellis (1911) – que se diferenciavam dos demais caracídeos principalmente pela ausência da nadadeira adiposa. O gênero ainda foi definido pela presença de duas séries de dentes no pré-maxilar, maxilar com poucos ou nenhum dente ao longo de sua margem anterior, além da linha lateral interrompida e da nadadeira caudal nua (escamas não se estendendo nos lobos superior e inferior). Segundo Ellis (1911), as espécies de *Hasemanía* são “como *Hyphessobrycon*, mas sem nadadeira adiposa”.

Eigenmann (1921), na revisão dos Characidae, redescreveu as espécies de Ellis (1911) incluindo mais caracteres morfológicos. Eigenmann (1927) redescreveu *Hemigrammus nanus* (Lütken, 1858) (= *Hasemanía nana*) baseado em quatro síntipos (USNM 44958) e mencionou "caudal provavelmente com escama", sem mencionar a presença/ausência de nadadeira adiposa nos exemplares. Fowler (1949) descreveu *Pristicharax hansení* Fowler, 1949, posteriormente transferida para *Hasemanía hansení* por Böhlke (1958). Géry (1972), ao analisar os topótipos de *Tetragonopterus nanus* (= *Hasemanía nana*) (CAS-SU 16462, 50 exs.), transferiu a espécie para *Hasemanía*, além de propor *Hasemanía marginata* Meinken, 1938, descrita a partir de exemplares de aquários, como sinônimo júnior de *Hasemanía nana*. Espécies novas em *Hasemanía* descritas a partir de 1999 foram: *Hasemanía crenuchoides* Zarske & Géry, 1999 (Zarske & Géry, 1999); *Hasemanía nambiquara* Bertaco & Malabarba, 2007 (Bertaco & Malabarba, 2007); *Hasemanía kalunga* Bertaco & Carvalho, 2010 (Bertaco & Carvalho, 2010); *Hasemanía piatan* Zanata & Serra, 2010 (Zanata & Serra, 2010); *Hasemanía uberaba* Serra & Langeani, 2015 (Serra & Langeani, 2015). Serra (2003), em sua dissertação, fez a mais recente revisão do gênero.

As espécies de *Hasemanía* apresentam tamanho pequeno, menores que 30 mm CP, exceto *H. uberaba*, com 70 mm CP. Caracteres redutivos como ausência de nadadeira adiposa, linha lateral interrompida, poucos raios na nadadeira anal, infraorbitais incompletos, fontanelas amplas, estão presentes na maioria das espécies do gênero. O uso desses caracteres isoladamente na definição de gêneros, como *Hasemanía*, pode levar à formação de agrupamentos não monofiléticos (cf. Weitzman & Vari, 1987, 1988; Schaefer et al., 1989; Buckup, 1993; Weitzman & Malabarba, 1998; Costa & Le Bail, 1999; Mirande, 2010, 2019).

Tetragonopterus nanus (= *Hasemanía nana*) foi descrito por Lütken (1875) a partir de exemplares de Lagoa Santa, Minas Gerais, bacia do rio São Francisco. Os maiores exemplares, segundo a descrição original, não ultrapassam 26 mm (provavelmente de CP). Os exemplares foram encontrados, além do Lago da Lagoa Santa, também em um riacho perto da Lagoa “Olhos D’Água” e no “Açude de Contendas”, sempre em grande abundância. A presença da nadadeira adiposa em *Hasemanía nana*, vestigial ou completamente desenvolvida, foi reportada para alguns exemplares examinados por Lütken (1875), Géry (1972), Géry (1977) e Serra (2003). A maioria dos exemplares, no entanto, não apresenta nadadeira adiposa, por isso a manutenção, ao longo do tempo, do táxon em *Hasemanía*.

Em análise de material proveniente da bacia do alto rio Paraná, de drenagens próximas à bacia do rio São Francisco, foram encontrados indivíduos de um caracídeo, que apresentaram semelhanças com os de *Hasemanía nana*, porém, a nadadeira adiposa estava presente na maioria dos exemplares. Dessa forma, este trabalho teve como objetivo analisar essas populações de Characidae da bacia do alto rio Paraná, bem como comparar a variação da nadadeira adiposa nestas populações e nas populações de *Hasemanía nana* da bacia do rio São Francisco.

Material e Métodos

Medidas e contagens seguiram Fink & Weitzman (1974), com adições apresentadas por Carvalho et al. (2010). Todas as medidas foram feitas ponto a ponto com um paquímetro eletrônico no lado esquerdo dos exemplares, sempre que possível e com aproximação de décimos de milímetros. O comprimento padrão (CP) é apresentado em mm e as demais medidas são expressas como porcentagens do CP, exceto para as subunidades da cabeça que são apresentadas como porcentagens do comprimento da cabeça. Os dados merísticos são apresentados na descrição e são seguidos pela frequência das contagens

entre parênteses. Contagem das vértebras, supra-neurais, rastros branquiais do primeiro arco branquial, raios braquiostégios, raios procurrentes da nadadeira caudal e os dentes menores do dentário foram observados em material diafanizado e corado, preparados de acordo com a técnica apresentada por Taylor & Van Dyke (1985). Contagens das vértebras incluem as quatro vértebras do Aparelho de Weber e as fusionadas PU1+U1 da região caudal contadas como uma única vértebra. Padrão de *circuli* e radii foram definidas em escamas da região entre a linha lateral e a inserção da nadadeira pélvica. Dados comparativos entre as espécies foram retirados da literatura. A análise de PCA foi realizada no programa Past 4.06 (Hammer et al., 2001). As acrônias das coleções seguem Fricke & Eschmeyer (2021).

Resultados

As análises a seguir evidenciaram que as populações do caracádeo da bacia do alto rio Paraná são *Hasemania nana*. Abaixo, segue uma breve descrição da população de *H. nana* da bacia do alto rio Paraná.

Diagnose: *Hasemania nana* distingue-se da maioria das congêneres, exceto de *H. hanseni*, *H. maxillaris*, *H. melanura*, pela ausência de mácula umeral (vs. mácula umeral presente em *H. kalunga*, *H. nambiquara*, *H. piatan* e *H. uberaba*); 5 séries de escamas transversais acima da linha lateral até a origem da nadadeira dorsal (vs. 6-7 em *H. maxillaris* e *H. melanura*). Difere de *H. crenuchoides* por apresentar listra longitudinal negra e conspícua no flanco (vs. listra longitudinal inconspícua), 14-16 (moda 15) raios ramificados na nadadeira anal (vs. 11-14 (moda 12) raios) e ii, 8-10 (moda 9) raios na nadadeira dorsal [, (vs. ii, 8 raios); de *H. hanseni* por i, 6-7 (moda i, 6-7) raios na nadadeira pélvica (vs. i, 7 raios na nadadeira pélvica), 14-16 (moda 15) raios ramificados na nadadeira anal (vs. 16-19 (moda 18) raios) e ganchos ósseos ausentes em machos maduros, (vs. ganchos ósseos presentes). *Hasemania nana* difere ainda de todas as espécies congêneres por apresentar polimorfismo na nadadeira adiposa, às vezes presente.

Descrição: Dados morfométricos de *Hasemania nana* da bacia do alto rio Paraná, da bacia do rio São Francisco e síntipos de *Tetragonopterus nanus* são apresentados na Tabela 1. Dados merísticos dos tipos de *Tetragonopterus nanus* e de *Hasemania nana* da bacia do rio São Francisco na Tabela 2. Corpo comprimido, moderadamente curto, maior altura na

vertical que passa pela origem da nadadeira dorsal. Perfil dorsal da cabeça convexa da ponta da maxila superior até a narina anterior; levemente retilínea ou convexa a partir desse ponto até a extremidade do pedúnculo caudal. Perfil dorsal do corpo levemente convexo da região posterior da extremidade do supraoccipital até a base do último raio da nadadeira dorsal e relativamente retilíneo até à origem da nadadeira adiposa.

TABELA 1. Dados morfométricos de *Hasemanina nana*. N = número de indivíduos; DP = desvio padrão; M = média, seguida pelo número entre parênteses quando diferente do total analisado. Síntipos de *Tetragonopterus nanus*, N = 4 exemplares; Bacia do alto rio Paraná, N = 85 exemplares; bacia do rio São Francisco, N = 11 exemplares.

	Síntipos			Alto Paraná			São Francisco		
	Variação	M	DP	Variação	M	DP	Variação	M	DP
Comprimento Padrão (mm)	14,3-18,2	16,9	-	17,5-29,4	22,8	-	20,2-27,3	23,6	-
Porcentagens do comprimento padrão									
Altura do corpo	30,2-32,8	31,2	1,2	26,0-35,5	30,4	2,0	25,6-30,5	28,1	1,4
Comprimento da cabeça	24,6-26,4	25,7	0,9	22,8-27,6	25,1	1,1	24,5-26,2	25,4	0,6
Altura da cabeça	25,4-27,3	26,3	0,9	20,9-26,6	23,4	1,3	22,9-26,8	24,7	1,0
Distância pré-dorsal	53,5-57,2	55,1	1,6	49,5-58,4	53,0	1,7	50,7-56,7	53,6	1,5
Distância pré-ventral	45,9-51,7	49,3	2,6	44,7-56,4	49,8	2,4	46,1-49,2	47,8	1,0
Distância entre as nadadeiras pélvica e anal	14,0-16,9	15,2	1,4	13,5-19,9	15,8	1,1	14,2-17,4	16,0	0,9
Altura do pedúnculo caudal	11,5-12,5	12,0	0,4	10,1-15,1	12,1	1,0	10,5-12,7	11,7	0,7
Comprimento da base da nadadeira dorsal	11,7-12,6	12,2	0,4	7,1-15,0	12,7	1,2	10,9-14,8	12,6	1,2
Comprimento da base da nadadeira anal	21,0-22,5	21,5	0,7	20,3-27,2	23,9	1,5	19,7-23,9	22,5	1,2
Comprimento da nadadeira peitoral	17,6	-(1)	-	15,6-21,7	18,6	1,1	18,9-21,1	20,2	0,8
Comprimento da nadadeira pélvica	14,0	-(1)	-	11,4-16,1	13,6	1,0	14,2-16,4	15,1	0,7
Comprimento da nadadeira dorsal	-	-	-	20,5-28,0	24,6	1,4	25,1-29,7	26,6	1,3
Comprimento da nadadeira anal	19,0	-	-	11,2-21,4	18,6 (84)	1,4	19,6-22,1	20,5	0,8

Comprimento do pedúnculo caudal	18,1-20,7	19,4	1,1	10,0-19,2	14,3	1,9	15,0-20,6	17,3	1,5
Distância entre as nadadeiras dorsal e adiposa	36,7	-(1)	-	31,3-39,2	34,6	1,4	31,9-36,2	33,5(5)	1,6
Distância da órbita à origem da nadadeira dorsal	39,6-41,3	40,6	0,8	35,8-48,9	39,8	1,9	36,8-41,5	39,5	1,3
Distância da nadadeira dorsal ao pedúnculo caudal	47,5-49,9	49,0	1,1	44,6-54,8	49,9 (83)	1,9	47,7-52,5	49,9	1,5
Porcentagens do comprimento da cabeça									
Diâmetro da órbita	43,7-44,3	44,0	0,2	37,3-47,8	42,9 (84)	1,9	42,4-46,9	44,6	1,5
Comprimento do focinho	20,3-23,3	21,4 (3)	1,6	15,4-29,2	20,2	2,4	21,3-23,5	22,2	0,7
Distância interorbital	29,4-32,4	30,8	1,6	28,5-40,1	34,2 (82)	2,3	30,4-34,3	32,0	1,1
Comprimento do maxilar superior	38,1-38,8	38,4 (2)	0,5	37,0-44,7	41,2	2,0	36,5-41,4	39,0	1,6

Tabela 2. Dados merísticos dos síntipos (S) de *Tetragonopterus nanus* e exemplares da bacia do rio São Francisco (SF) de *Hasemania nana*. N = número de exemplares.

	S	Moda	N	SF	Moda	N
Dentes na série externa do pré-maxilar	3-4	3	3	3-4	3	11
Dentes na série interna do pré-maxilar	4	4	3	4-5	5	11
Dentes no maxilar	1	1	3	1-2	1	11
Dentes no dentário	4	4	4	4	4	11
Escamas perfuradas da linha lateral	5-7	7	4	5-7	6	11
Escamas em série longitudinal	29-32	31	4	30-31	30	11
Série de escamas transversais acima da linha lateral	4-5	4	4	5	5	11
Série de escamas transversais abaixo da linha lateral	3-4	3	4	4	4	11
Escamas em série pré-dorsal	8-11	8	4	10-11	11	11
Escamas cobrindo a base da nadadeira anal	4-5	5	3	4-5	5	10
Escamas circumpedunculares	12	12	4	12-13	12	11
Raios da nadadeira dorsal	ii,9	ii,9	2	ii,8-9	ii,9	11
Raios da nadadeira peitoral	i,8-11	-	4	i,9-10	i,10	11
Raios da nadadeira pélvica	i,6-7	i,7	4	i,6	i,6	11
Raios da nadadeira anal	iii,14	iii,14	2	iii,14-15	iii,14	11
Raios da nadadeira caudal	-	-	-	i,9/8,i	i,9/8,i	11

Olhos grandes, sem pálpebra adiposa. Boca terminal. Maxilar ultrapassando a vertical que passa pela margem anterior do olho. Narinas próximas umas das outras. Fontanela fronto-parietal ampla, estendendo-se do mesetmoide até o processo supraoccipital; fontanela frontal ampla, ossos frontais não se unindo anteriormente. Série infraorbital geralmente completa, com seis (6) infraorbitais, às vezes com quinto (5°) e sexto (6°) fusionados. Canal laterossensorial do terceiro infraorbital próximo da margem orbital, estendendo-se até o sexto infraorbital. Terceiro infraorbital o dobro que os demais, em tamanho e altura, contactando o canal laterossensorial do pré-opérculo ventralmente e posteriormente.

Dentes pré-maxilares em duas séries: externa com 2 (2), 3 (83) tricuspídeos; série interna com 5 (85) dentes tri a pentacuspídeos; dentário com 4 (83) ou 5 (2) grandes dentes tri a pentacuspídeos, seguidos por 5(4), 6(3) ou 7(2) dentes pequenos, uni ou tricuspídeos, diminuindo gradativamente de tamanho. Maxilar com 0 (11), 1 (47) ou 2 (27) dentes tri a pentacuspídeos ao longo da margem do osso. Dentes com cúspides medianas maiores que o restante das cúspides laterais (Figura 1).

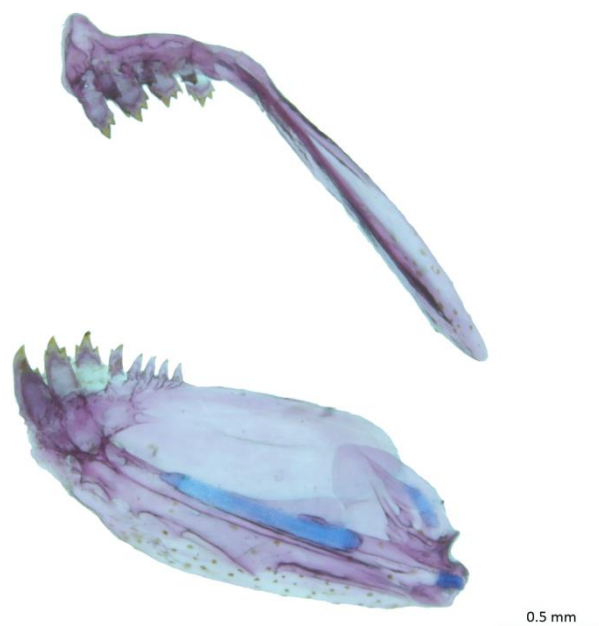


FIGURA 1. Maxilas inferior e superior de *Hasemanina nana*, lado esquerdo, vista lateral, ZUFMS não catalogado, açude na cabeceira do córrego Cachorro, próximo ao Parque Estadual de Paracatu, Paracatu, MG.

Escamas cicloides, com poucos raios ii (3-5), relativamente longos. Linha lateral interrompida, ligeiramente curvada posteriormente, com 5 (33), 6 (44), 7 (5) ou 8 (1)

escamas perfuradas; série longitudinal com 30 (22), 31 (16), 32 (30), 33 (7), 34 (6) ou 35 (2) escamas, incluindo as com poros; escamas transversais superiores, entre a linha lateral e a origem da nadadeira dorsal, 5 (85); escamas transversais inferiores, entre a linha lateral e a origem da nadadeira pélvica 3 (1) ou 4 (84); escamas pré-dorsais 10 (43) ou 11 (42); escamas ao longo da base da nadadeira anal 4 (48), 5 (30) ou 6 (4). Escamas circumpedunculares 12 (68), 13 (6) ou 14 (11). Escama axilar presente, pequena (metade do tamanho das escamas acima da origem da nadadeira pélvica) e relativamente afilada.

Nadadeira dorsal com ii,8(9), ii,9(72) ou ii,10(3); primeiro raio não ramificado aproximadamente metade do segundo. Origem da nadadeira dorsal aproximadamente no meio do corpo, na vertical que passa pela metade da nadadeira pélvica. Raio mais longo da nadadeira dorsal na vertical que passa pelo oitavo ao décimo raio ramificado da nadadeira anal. Primeiro pterigióforo da nadadeira dorsal entre a décima e décima-primeira vértebra pré-caudal. Nadadeira adiposa ausente em 26 exemplares, presente e vestigial em 31 ou presente e bem desenvolvida em 779 espécimes (Figura 2). Nadadeira peitoral com i,9 (32), i,10 (46) ou i,11 (7) raios. Nadadeira pélvica i,6 (73) ou 7 (12) raios; origem da nadadeira pélvica localizada anterior na vertical da origem da nadadeira dorsal; raios mais longos da nadadeira pélvica não atingindo a origem da nadadeira anal. Nadadeira anal com iv, 14 (13), 15 (68) ou 16 (4) raios, primeiro raio não-ramificado visível mais claramente em material diafanizado; ganchos ósseos ausentes em machos e fêmeas maduros. Nadadeira caudal bifurcada, lobos similares e sem escamas, com i, 9/8, i (85) raios. Raios procurrentes dorsais da nadadeira caudal 8(3) ou 9(6); raios procurrentes ventrais da nadadeira caudal 7 (2) ou 8 (7).

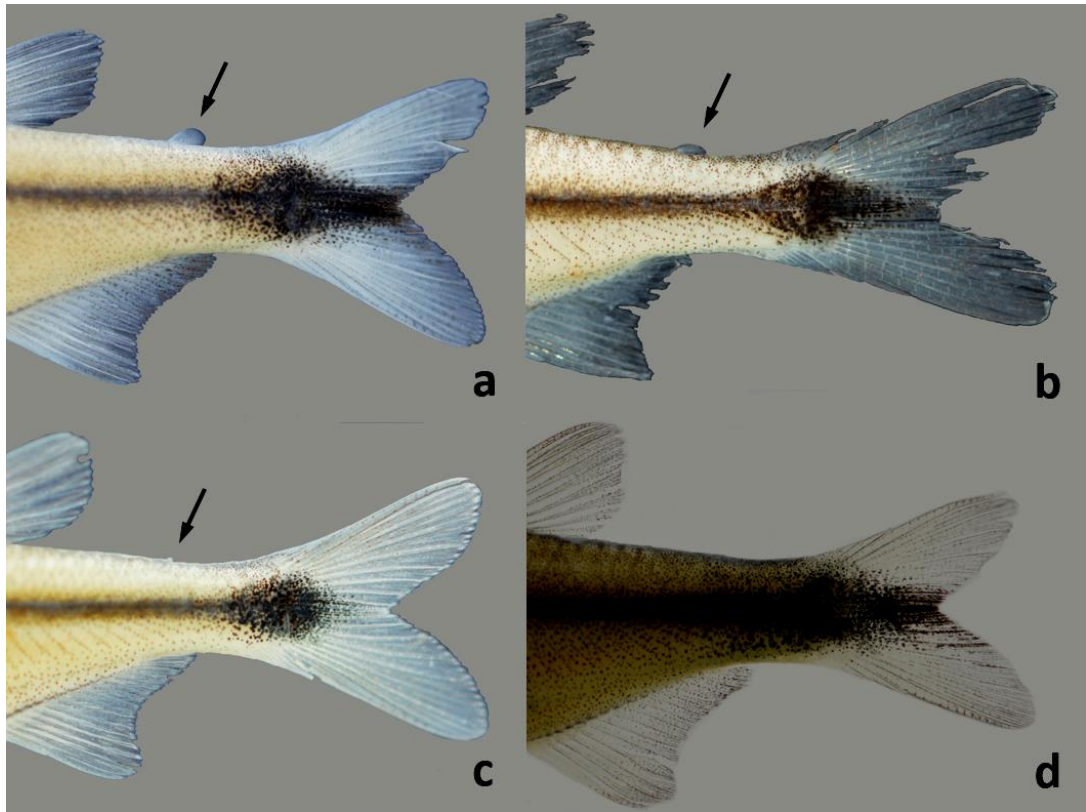


FIGURA 2. Variação da nadadeira adiposa em indivíduos de *Hasemanina nana* da bacia do alto rio paran, ZUFMS no catalogado; Brasil, Paracatu, MG, aude na cabeceira do corrego Cachorro, proximo ao Parque Estadual de Paracatu: **a.** nadadeira adiposa completamente desenvolvida (exemplar de 16,8 mm CP); **b.** nadadeira adiposa vestigial (exemplar de 19,2 mm CP); **c.** nadadeira adiposa resquicial (exemplar de 20,0 mm CP); **d.** nadadeira adiposa ausente (exemplar de 22,0 mm CP).

Raios braquiostegais 4 (9). Primeiro arco branquial com 5 (7) ou 6 (2) rastros no epibranchial, 1 entre o epibranchial e o ceratobranchial, 8 (9) no ceratobranchial e 2 (7) ou 3 (2) no hipobranchial; rastros branquiais sem dentculos. Vertebbras pre-caudais 14 (4) ou 15 (5), vertebbras caudais 32 (4) ou 33 (5). Supra-neurais 4 (2) ou 5 (7), estreitos, sem ramificaes.

Colorao em lcool

Colorao geral do corpo variando de esbranquiado a amarelo palido. Regio superior da cabea, proxima ao osso supra-occipital, escurecida, com cromatoforos concentrados; cabea com cromatoforos punctiformes distribudos uniformemente, ausentes na regio do terceiro infraorbital, que  hialina. Macula umeral ausente. Listra longitudinal negra conspicua estendendo-se da vertical que passa aproximadamente pela origem da nadadeira dorsal, abrangendo uma serie de escama e estendendo-se ate os raios medianos da nadadeira caudal. Macula no pedunculo caudal das femeras estreita, com duas ou tres

séries de escamas de altura, nos machos a mácula cobre todo o pedúnculo caudal. Nadadeiras hialinas ou levemente enegrecidas, com cromatóforos esparsamente distribuídos nas membranas inter-radiais. Região abdominal hialina (Figuras 3 e 4).



FIGURA 3. *Hasemanianana* *nana*, ZUFMS não catalogado; Brasil, Paracatu, MG, açude na cabeceira do córrego Cachorro, Bacia do alto rio Paraná próximo ao Parque Estadual de Paracatu: **a.** macho, 22,0 mm CP; **b.** fêmea, 20,4 mm CP.



FIGURA 4. *Hasemanianana* *nana*, ZUEC 7288; Brasil, Lagoa Santa, MG, córrego Samambaia, jusante da Gruta das Pacas, Bacia do rio São Francisco: **a.** 26,3 mm CP, **b.** 26,0 mm CP.

Coloração em vida

De maneira geral, corpo prateado-amarelado nas fêmeas (Figura 5a) e alaranjado-avermelhado nos machos maduros (Figura 5b-c). Padrão de distribuição dos melanóforos no corpo semelhantes ao descrito no colorido em vida. Fêmeas com colorido prateado a levemente alaranjado no corpo, com nadadeiras levemente amareladas, com a caudal amarelada; faixa longitudinal prateada, estendendo-se desde o final do opérculo até o pedúnculo caudal; mácula negra no pedúnculo caudal restrita a sua porção mediana, estendendo-se aos raios medianos da nadadeira caudal; melanóforos punctiformes distribuídos por todo o corpo, com maior concentração nas margens das escamas, nos raios das nadadeiras e na base de inserção da nadadeira anal, formando uma listra negra, além das extremidades dos lobos superior e inferior da nadadeira caudal. Machos com colorido amarelado, alaranjado ou avermelhado, incluindo as nadadeiras; extremidades distais dos primeiros raios das nadadeiras dorsal, caudal, anal e pélvica esbranquiçadas; faixa longitudinal prateada inconspícua; mácula negra no pedúnculo caudal ampla, estendendo-se por todo o pedúnculo caudal e prolongando-se sobre os raios medianos da nadadeira caudal.



FIGURA 5. *Hasemanina nana*, ZUFMS não catalogado, *in vivo*; Brasil, Paracatu, MG, açude na cabeceira do córrego Cachorro, próximo ao Parque Estadual de Paracatu. **a.** fêmea; **b-c.** machos.



FIGURA 6. *Hasemanina nana*, ZUFMS não catalogado, *in vivo*; Brasil, Paracatu, MG, açude na cabeceira do córrego Cachorro, próximo ao Parque Estadual de Paracatu.

Dimorfismo sexual

Não foram encontradas estruturas de dimorfismo sexual secundário, como ganchos nas nadadeiras de exemplares maduros, como comumente presente em Characidae pequenos e em outras espécies de *Hasemanina*. No entanto, machos maduros apresentam o perfil da nadadeira anal relativamente retilínea e nas fêmeas, levemente falcada. Em vida, machos com colorido alaranjado/avermelhado intenso e fêmeas amareladas/prateadas (Figuras 5-6).

Distribuição

Hasemanina nana ocorre na bacia do rio São Francisco, com localidade-tipo em Lagoa Santa, MG, com registro também para a bacia do rio Parnaíba (Silva et al., 2015). Os novos

registros na bacia do alto rio Paraná são em afluentes do rio São Marcos, drenagem do rio Paranaíba (Figura 7).

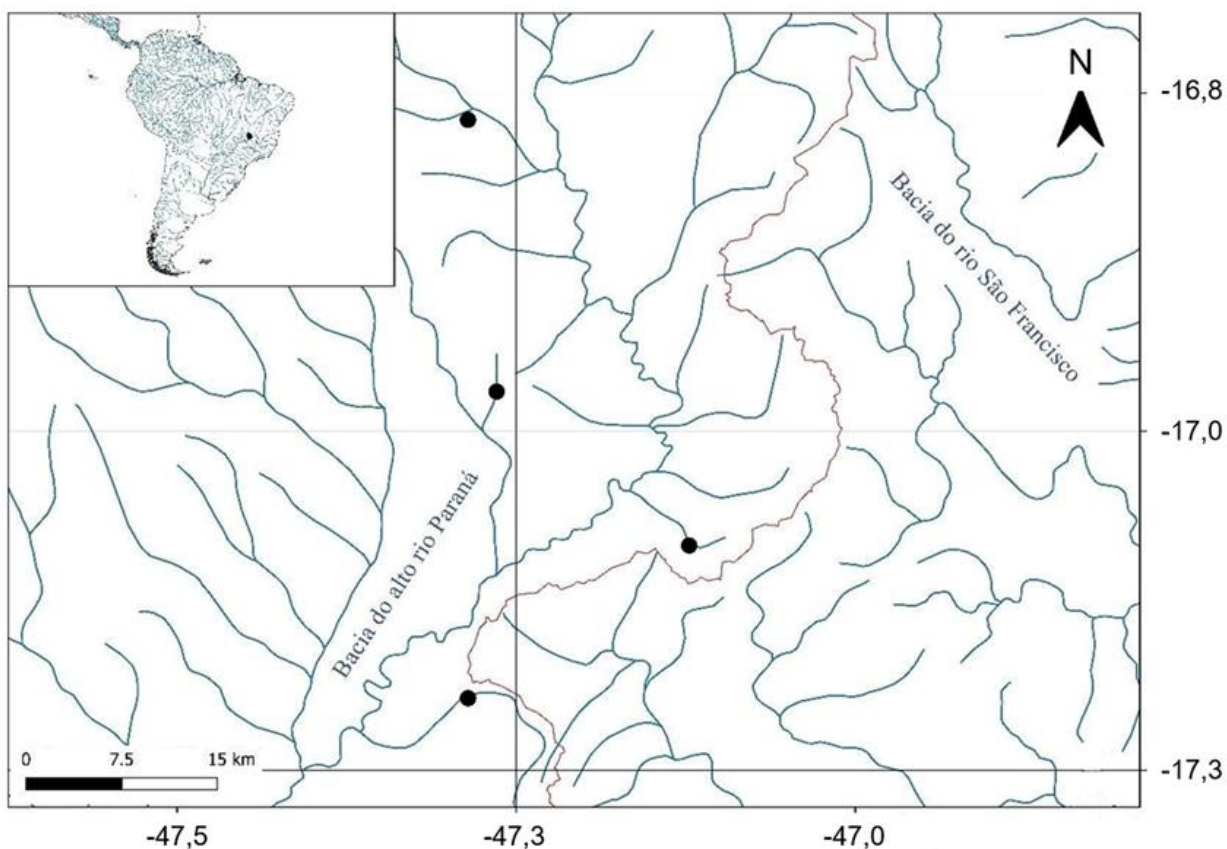


FIGURA 7. Distribuição de *Hasemania nana* em tributários do rio São Marcos, afluentes do rio Paranaíba, bacia do alto rio Paraná. A linha Marrom representa o divisor entre as bacias do alto rio Paraná e do rio São Francisco.

Notas ecológicas

Hasemania nana na bacia do alto rio Paraná (tributários do rio São Marcos, afluentes do rio Paranaíba) foi encontrada em riachos (Figura 8) e açude (Figura 9). Nos riachos, são encontrados nos poções, aproximadamente 70 cm de profundidade, cardumes com poucos indivíduos (cerca de 20). Nos ambientes lânticos, como os açudes, são encontrados nas margens, sempre em cardumes grandes (mais de 200 exemplares) e com vegetação aquática (submersa, flutuante e marginal) associada. Nos açudes, os machos apresentaram colorido mais intenso (Figura 5b). É uma espécie nectônica (Vieira et al., 2015).



FIGURA 8. Brasil, Paracatu, Mg, córrego Cachorro, junto à ponte de concreto e madeira em estrada de terra (acima); Brasil, Cristalina, GO. ribeirão Casa Branca, próximo à ponte na BR-040 (abaixo).



FIGURA 9. Açude na cabeceira do córrego Cachorro, próximo ao Parque Estadual de Paracatu, Paracatu, MG.

Considerações sobre a nadadeira adiposa e análise do componente principal (PCA)

Hasemania nana é a única espécie do gênero e um dos poucos Characidae que apresentam variação da nadadeira adiposa, que pode estar presente, ser vestigial ou estar ausente. Na descrição original da espécie, 4,5% (5 de 111) dos exemplares do lago de Lagoa Santa e 6,3% (8 de 128) dos exemplares do riacho próximo à lagoa Olhos D'Água apresentaram nadadeira adiposa (provavelmente vestigial) (Lütken, 1875). Segundo Lütken (1875), traduzido por Britski (2001), “de 11 e 7 exemplares, respectivamente de cada uma das duas outras localidades mencionadas acima, somente um de cada localidade possuía a nadadeira adiposa. Eigenmann (1927), ao redescrever *Hemigrammus nanus* (= *Hasemania nana*) não mencionou a presença/ausência de nadadeira adiposa nos exemplares. Géry (1972), ao analisar alguns exemplares de *Hasemania marginata* concluiu tratarem-se de *Hasemania nana* com nadadeira adiposa pouco desenvolvida (vestigial). Géry (1977) mencionou a presença de nadadeira adiposa, mas reduzida, em *H. nana*. Serra (2003), na revisão taxonômica e análise filogenética de *Hasemania*, analisou diversos lotes

de *Hasemanina nana* da bacia do rio São Francisco e em 16,7% dos exemplares examinados, a nadadeira adiposa estava presente.

Os exemplares de *Hasemanina nana* analisados aqui mostram que, a grande maioria dos exemplares da bacia do alto rio Paraná apresentam nadadeira adiposa; na bacia do rio São Francisco, a nadadeira adiposa está ausente na maioria dos exemplares, exceto pelos 11 espécimes do lote ZUEC 7288(Tabela 2).

TABELA 2. Proporção de indivíduos (porcentagem) com nadadeira adiposa presente, ausente, ou vestigial em lotes de *Hasemanina nana* das bacias do alto rio Paraná e São Francisco. N = número de exemplares.

Lote	N	Nadadeira adiposa ausente	Nadadeira adiposa vestigial	Nadadeira adiposa presente	Bacia
USNM 44958	4	75%	25%	-	São Francisco
ZUEC 7288	11	45,5	-	54,5%	São Francisco
UFRGS 9916	37	97,3%	-	2,7%	São Francisco
UFRGS 9932	95	86,3%	6,3%	7,4%	São Francisco
UFRGS 10016	14	78,6%	-	21,4%	São Francisco
LIRP 9901	2	-	-	100%	Alto Paraná
LIRP 9914	2	-	-	100%	Alto Paraná
LIRP 9919	4	-	-	100%	Alto Paraná
LIRP 9926	7	-	-	100%	Alto Paraná
ZUFMS não catalogado	836	3,1%	3,7%	93,2%	Alto Paraná
ZUFMS não catalogado	5	-	-	100%	Alto Paraná

A análise de PCA mostrou que, apesar de leve tendência de separação entre as populações das duas bacias - alto rio Paraná e São Francisco -, houve grande sobreposição dos dados merísticos entre as duas populações e dos síntipos. Dessa forma, consideramos uma única espécie nas duas bacias hidrográficas (Figura 10).

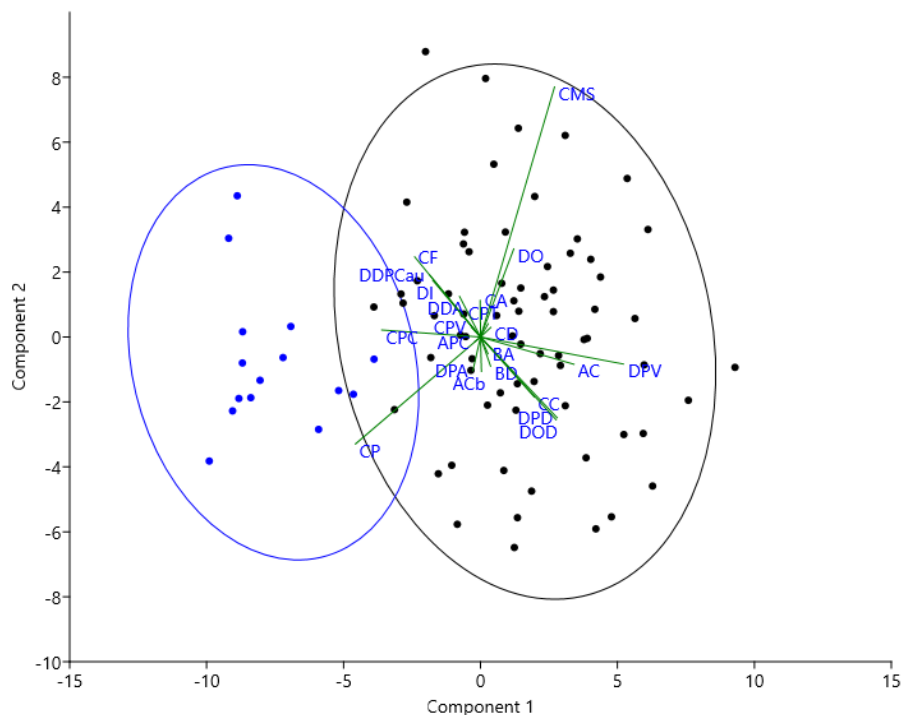


FIGURA 10. Análise de Componentes Principais e 95% elipses para 22 medidas morfométricas de indivíduos de *Hasemanina nana* (Characidae) nas bacias do alto rio Paraná (em preto) e do alto rio São Francisco (em azul). **CP** = Comprimento Padrão, **AC** = Altura do Corpo, **CC** = Comprimento do Corpo, **ACb** = Altura da Cabeça, **DO** = Diâmetro da Órbita, **CF** = Comprimento do Focinho, **DI** = Diâmetro Interorbital, **DPD** = Distância Pré-Dorsal, **DPV** = Distância Pré-Ventral, **DPA** = Distância Pré-Anal, **APC** = Altura do Pedúnculo Caudal, **BD** = Comprimento da base da nadadeira dorsal, **BA** = Comprimento da base da nadadeira anal, **CPT** = Comprimento da Nadadeira Peitoral, **CPV** = Comprimento da Nadadeira Pélvica, **CD** = Comprimento da Nadadeira Dorsal, **CA** = Comprimento da Nadadeira Anal, **CPC** = Comprimento do Pedúnculo Caudal, **CMS** = Comprimento do Maxilar, **DDA** = Distância da nadadeira dorsal à nadadeira adiposa, **DOD** = Distância da Órbita à nadadeira dorsal, **DDPCau** = Distância da nadadeira dorsal ao pedúnculo caudal.

Material analisado: *Tetragonopterus nanus*, síntipos, USNM 44958, 4, 14,3-18,2 mm CP, Brazil, Minas Gerais, Lagoa Santa. *Hasemanina nana*, não-tipos: Todos do Brasil. LIRP 9901, 2, 25,9-27,7 mm CP, Goiás, Cristalina, ribeirão Arrojado (afluente da margem direita do rio São Marcos, a montante da confluência com ribeirão Embira, -16.77 -47.3069444, 01/11/2012, Laboratório Água e Terra. LIRP 9914, 2, 26.0-27,7 mm CP, Minas Gerais, Paracatu, Ribeirão dos Teixeiras, -17.1969444 -47.2855556, 01/11/2012, Laboratório Água e Terra. LIRP 9919, 4, 23,2-29,4 mm CP, Goiás, Cristalina, córrego Casa Branca, afluente do ribeirão do Cristal, junto à ponte na rodovia BR-040, -16.9705556 -47.2644444, 01/11/2012, Laboratório Água e Terra. LIRP 9926, 7, 23,8-29,1 mm CP, Minas Gerais, Paracatu, córrego Cachorro, junto à ponte de concreto e madeira em estrada de terra, -

17.0841667 -47.1225, 01/11/2012, Laboratório Água e Terra. UFRGS 10016, 15, 14,6-18,4 mm CP, Minas Gerais, Pirapora, -17.3666666667 -44.9394444444, 21/05/2008, T. Carvalho & F. Jerep. UFRGS 9916, 37, 17,9-24,4 mm CP, Minas Gerais, Pirapora, -17.2763888889 -44.8930555556, 23/05/2008, T. Carvalho & F. Jerep. UFRGS 9932, 97, 12,3-19,4 mm CP, Minas Gerais, Pirapora, -17.3655555556 -44.9330555556, 24/05/2008, T. Carvalho & F. Jerep. ZUEC 7288, 11, 20,2-27,3 mm CP, Minas Gerais, Lagoa Santa, córrego Samambaia, jusante da Gruta das Pacas, -19.562500 -43.965556, B.P. Maia, L.E. Faria, M.A. Moreira, T. F. Ferreira & B.A.A. Souza, 26/05/2012. ZUFMS não catalogado, 836, 17,5-29,4 mm CP, Brasil, Minas Gerais, Paracatu, açude na cabeceira do córrego Cachorro, próximo ao Parque Estadual de Paracatu, -17.080194 -47.092583, 26/11/2020, F.R. Carvalho, M.R.F. Souza & D.A. Lopes. ZUFMS não catalogado, 5, 24.5-26.1 mm CP, Brasil, Goiás, Cristalina, ribeirão Casa Branca, próximo à ponte na BR-040, -16.969328 -47.264229, 25/11/2020, F.R. Carvalho, M.R.F. Souza & D.A. Lopes.

Discussão

Hasemania nana é um dos Characidae que apresenta variação na expressão da nadadeira adiposa. Mirande (2010) recobrou que a nadadeira adiposa apresenta alto grau de homoplasia em Characidae. O polimorfismo intraespecífico da nadadeira adiposa, especialmente nos Characidae miniatura (*sensu* Weitzman & Vari, 1988) pode ser consequência do truncamento no desenvolvimento associado a processos heterocrônicos durante a evolução desses pequenos caracídeos (Marinho, 2017; Mattox et al., 2020).

A nadadeira adiposa está presente em pelo menos 6000 espécies de Teleostei, reconhecida primeiramente nos Otophysi (Stewart et al., 2014). É formada por cadeias de colágeno orientadas entre as nadadeiras dorsal e caudal, formando a actinotriquia (Buckland-Nicks et al., 2012; Stewart et al., 2014). Em Characiformes, a nadadeira adiposa parece desenvolver de novo no final do período larval (Fuiman, 1984). Sua função ainda é incerta, mas sugere-se auxiliar no direcionamento do fluxo pré-caudal ou servir como sensor de fluxo durante a natação (Buckland-Nicks et al., 2012).

A presença ou ausência de nadadeira adiposa tem sido usada na definição de alguns grupos de Characidae desde Eigenmann (1917), que utilizou o caráter como diagnóstico em sua chave para identificação dos Characidae do mundo (e.g., adiposa ausente em *Hasemania* e *Nematocharax*). De fato, *N. venustus* Weitzman, Menezes & Britski, 1986 e *N. varii* Barreto, Silva, Batalha-Filho, Affonso & Zanata, 2018 carecem de nadadeira

adiposa; nas espécies de *Hasemania* somente *H. nana* apresenta polimorfismo na nadadeira adiposa. Outros Characidae que também apresentam polimorfismo intraespecífico nesta nadadeira incluem *Hyphessobrycon negodagua* Lima & Gerhard, 2001 (cf. Lima & Gerhard, 2001), *H. diastatos* Dagosta, Marinho & Camelier, 2014 (cf. Dagosta et al., 2014), *H. boulengeri* (Eigenmann, 1907) (cf. Carvalho, 2006); *H. uaiso* Carvalho & Langeani, 2013 (cf. Carvalho & Langeani, 2013), *H. eilyos* Lima & Moreira, 2003 (cf. Lima & Moreira, 2003), *H. langeanii* (cf. Lima & Moreira, 2003), *H. moniliger* Moreira, Lima & Costa, 2002 (F.R. Carvalho, comunicação pessoal), *H. parvulus* Ellis, 1911 (cf. Zanata & Camelier, 2010) e *Pristella crinogi* Lima, Caires, Conde-Saldaña, Mirande & Carvalho, 2021 (cf. Lima et al., 2021).

A posição filogenética de *Hasemania nana* ainda é instável nas diferentes propostas: Serra (2003), em sua dissertação sobre *Hasemania* (taxonomia e filogenia), apresenta *H. nana* como grupo-irmão de *H. hansenii*; Javonillo et al. (2010), na primeira proposta molecular mais inclusiva para Characidae, apresentou *Hasemania nana* como grupo-irmão de *Hemigrammus erythrozonus* Durbin, 1909; Mirande (2010), na primeira proposta morfológica mais inclusiva de Characidae, apresenta *H. nana* como membro de Tetragonopterinae, em um clado com politomia incluindo *Paracheirodon axelrodi* (Schultz, 1956), *Hyphessobrycon elachys* Weitzman, 1985, *H. herbertaxelrodi* Géry, 1961, *Hemigrammus erythrozonus* Durbin, 1909. Carvalho (2011), por sua vez, apresenta *Hasemania nana* como grupo-irmão de *Hyphessobrycon elachys* Weitzman, 1984; Ohara et al. (2017) apresenta *Hasemania nana* como grupo-irmão de *Bryconella pallidifrons* (Fowler, 1946); Duarte et al. (2018), a partir de dados citogenéticos, sugere o clado *Hasemania nana* + *H. hansenii* como grupo basal em *Hasemania* e grupo-irmão do clado *Hemigrammus marginatus* Ellis, 1911 + *Hemigrammus erythrozonus* Durbin, 1909; a última proposta publicada, de Mirande (2018), apresenta '*Hasemania*' *nana* como membro de '*Moenkhausia* clade', em um clado fracamente suportado (*H. nana*, (*M. gracilima* Eigenmann, 1908, (*M. phaeonota* Fink, 1979 (*Hemigrammus erythrozonus*, (*M. dichroua* (Kner, 1858), '*Hemigrammus*' *marginatus*))))). Mirande (2018) sugere que '*Hasemania*' *nana* não seja membro de *Hasemania*, por isso a notação com aspas simples. Apesar de Eigenmann (1927) mencionar a provável presença de escamas nos lobos da nadadeira caudal em *Hemigrammus nanus* (= *Hasemania nana*), elas estão presentes somente na base da nadadeira caudal, diferente do padrão típico das espécies de *Hemigrammus* (cf. fig. 3b de Carvalho et al., 2010). Todas essas propostas que definem posições filogenéticas em táxons com caracteres conservados e polimórficos, como é o caso de *Hasemania nana*,

são instáveis ainda na megadiversa família Characidae, além de reforçar o não-monofiletismo de *Hasemanía*. Diante dessa instabilidade, é mais parcimonioso que mudanças taxonômicas só sejam feitas quando houver uma razoável proposta em Characidae, com a inclusão da maioria dos táxons da família.

O compartilhamento de espécies entre as bacias do alto rio Paraná e São Francisco é bem documentado na literatura (Lima & Caires, 2011; Aquino & Colli, 2016). Os registros de *Hasemanía nana* para o alto rio Paraná estão em áreas limítrofes à bacia do rio São Francisco. De maneira geral, cabeceiras de drenagens limítrofes possuem maior semelhança ictiofaunística entre si que entre as cabeceiras e o restante da bacia (Costa, 2001; Serra et al., 2007). Os dados apresentados sobre a distribuição de *Hasemanía nana* reforçam essa hipótese.

A distribuição de *Hasemanía nana* está agora registrada para três bacias hidrográficas: São Francisco, Parnaíba e alto rio Paraná. Uma revisão taxonômica associada com uma análise genética de todas essas populações se faz necessária. Xu et al. (2015) fizeram o genoma mitocondrial completo de *Hasemanía nana*, mas não informaram a origem do material, tampouco os exemplares-testemunhos em coleção científica. Uma análise integrada com dados morfológicos e moleculares, de ampla amostragem nas bacias de ocorrência, se faz necessária para elucidar questões taxonômicas, biogeográficas e da história evolutiva das linhagens da piabinha-vermelha, *Hasemanía nana*

Referências

- Albert, J. S., Tagliacollo, V. A., & Dagosta, F. (2020). Diversification of neotropical freshwater fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 27-53. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032>
- Aquino, P. P.U, & Colli, G. R. (2017). Headwater captures and the phylogenetic structure of freshwater fish assemblages: a case study in central Brazil. *Journal of Biogeography*, 44, 207-216. <https://doi.org/10.1111/jbi.12870>
- Bertaco, V. A., & Carvalho, F. R. (2010). New species of *Hasemanía* (Characiformes: Characidae) from Central Brazil, with comments on the endemism of upper rio

Tocantins basin, Goiás State. *Neotropical Ichthyology*, 8, 27-32.

<https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000100004>

Bertaco, V. A., & Malabarba, L. R. (2007). A new species of *Hasemanina* from the upper rio Tapajós drainage, Brazil (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Copeia*, 2, 350-354. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)7\[350:ANSOHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2007)7[350:ANSOHF]2.0.CO;2)

Birindelli, J. L., & Sidlauskas, B. L. (2018). Preface: How far has Neotropical Ichthyology progressed in twenty years? *Neotropical Ichthyology*, 16, e180128.

<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20180128>

Böhlke, J. E. (1958). Studies on fishes of the family Characidae. Nº 14. A report on several extensive recent collections from Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 110, 1-121. <https://www.jstor.org/stable/4064529>

Britski, H. A. (2001). Sobre a obra Velhas-Flodens Fiske [Peixes do Rio das Velhas]. *Peixes do Rio das Velhas: passado e presente (CBM Alves & PS Pompeu, eds.)*. SEGRAC, Belo Horizonte, 15-22.

Buckland-Nicks, J. A., Gillis, M., & Reimchen, T. E. (2012). Neural network detected in a presumed vestigial trait: ultrastructure of the salmonid adipose fin. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 553-563.

<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1009>

Buckup, P. A. (1993). Phylogenetic interrelationships and reductive evolution in neotropical Characidiin fishes (Characiformes, Ostariophysi). *Cladistics*, 9, 305- 341.

<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00227.x>

Carvalho, F. R. (2006). *Taxonomia das populações de Hyphessobrycon boulengeri (Eigenmann, 1907) e Hyphessobrycon reticulatus Ellis, 1911 (Characiformes: Characidae)*. Dissertação. Universidade Estadual Paulista. Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/87601>

- Carvalho, F. R. (2011). *Sistemática de Hyphessobrycon Durbin, 1908 (Ostariophysi: Characidae)*. Tese. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
<https://lume.ufrgs.br/handle/10183/33265>
- Carvalho, F. R., Bertaco, V. A., & Jerep, F. C. (2010). *Hemigrammus tocantinsi*: a new species from the upper rio Tocantins basin, Central Brazil (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 8, 247-254. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000200002>
- Carvalho, F. R., & Langeani, F. (2013). *Hyphessobrycon uaiso*: new characid fish from the rio Grande, upper rio Paraná basin, Minas Gerais State (Ostariophysi: Characidae), with a brief comment about some types of *Hyphessobrycon*. *Neotropical Ichthyology*, 11, 525-536. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252013000300006>
- Costa, W. J. E. M. (2001). The Neotropical annual fish genus *Cynolebias* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, taxonomic revision and biogeography. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 12, 333-383.
- Costa, W. J. E. M., & Le Bail, P. Y. (1999). *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*, 4, 1027-1034. <https://doi.org/10.2307/1447977>
- Dagosta, F. C., Marinho, M. M., & Camelier, P. (2014). A new species of *Hyphessobrycon* Durbin (Characiformes: Characidae) from the middle rio São Francisco and upper and middle rio Tocantins basins, Brazil, with comments on its biogeographic history. *Neotropical Ichthyology*, 12, 365-375. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20130179>
- Duarte, M. A., Giugliano, L. G., de Aquino, P. D. P. U., Grisolia, C. K., & Milhomem-Paixão, S. S. R. (2018). Cytogenetic studies in *Hasemanina crenuchoides* (Characiformes: Characidae) and molecular investigations into kinship relationships of the genus. *Caryologia*, 71, 446-452.
<https://doi.org/10.1080/00087114.2018.1503495>

- Eigenmann, C. H. (1917). The American Characidae - Part I. *Memories of the Museum of Comparative Zoölogy*, 43, 1-102.
- Eigenmann, C. H. (1921). The American Characidae - Part III. *Memories of the Museum of Comparative Zoölogy*, 43, 209-310.
- Eigenmann, C. H. (1927). The American Characidae - Part IV. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43, 311-428.
- Ellis, M. D. (1911). On the species of *Hasemania*, *Hyphessobrycon*, and *Hemigrammus* collected by J. D. Haseman for the Carnegie Museum. *Annals of the Carnegie Museum*, 8, 148-163.
- Marinho, M. M. F. (2017). Comparative development in *Moenkhausia pittieri* and *Paracheirodon innesi* (Ostariophysi: Characiformes) with comments on heterochrony and miniaturization in the Characidae. *Journal of Fish Biology*, 91, 851-865. <https://doi.org/10.1111/jfb.13384>
- Fink, W. L., & Weitzman, S. H. (1974). The so-called cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 1-46. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.172>
- Fowler, H. W. (1949). Description of a new genus and species of characin (*Pristicharax henseni*) from Goiaz, Brazil. *Academy of Natural Sciences*.
- Fricke, R. & Eschmeyer, W. N. (2021). Eschmeyer's Catalog of Fishes: Guide To Fish Collections. Retrieved from <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/collections.asp>.
- Fricke, R. Eschmeyer, W. N., & Fong, J. D., (2021). Eschmeyer's catalog of fishes: Genera/Species by family/subfamily. Retrieved from <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.as>.

- Fuiman, L. A. (1984). Ostariophysii: development and relationships. *Ontogeny and systematics of fishes*, 126-137 in: Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall Jr., A. W., & Richardson, S. L. (eds.). *Ontogeny and Systematics of Fishes*. Lawrence, KS: Allen Press.
- Géry, J. (1972). Corrected and supplemented descriptions of certain characoid fishes described by Henry W. Fowler, with revisions of several of their genera. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 7, 1-35.
<https://doi.org/10.1080/01650527209360432>
- Géry, J. (1977). *Characoids of the World*. TFH Publications, Neptune City, 672 p.
- Javonillo, R., Malabarba, L. R., Weitzman, S. H., & Burns, J. R. (2010). Relationships among major lineages of characid fishes (Teleostei: Ostariophysii: Characiformes), based on molecular sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54, 498-511. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.026>
- Lima, F. C. T. (2001). A new *Hyphessobrycon* (Characiformes, Characidae) from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil, with notes on its natural history. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 12, 105-114.
- Lima, F. C. T. D., & Caires, R. A. (2011). Peixes da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins, bacias dos rios Tocantins e São Francisco, com observações sobre as implicações biogeográficas das "águas emendadas" dos rios Sapão e Galheiros. *Biota Neotropica*, 11, 231-250. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000100024>
- Lima, F. C., & Moreira, C. R. (2003). Three new species of *Hyphessobrycon* (Characiformes: Characidae) from the upper rio Araguaia basin in Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1, 21-33. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252003000100003>
- Lima, F. C. T., Caires, R. A., Conde-Saldaña, C. C., Mirande, J. M., & Carvalho, F. R. (2021). A new miniature *Pristella* (Actinopterygii: Characiformes: Characidae) with reversed sexual dimorphism from the rio Tocantins and rio São Francisco basins,

Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 99, 339-348. <https://doi.org/10.1139/cjz-2020-0241>

Lütken, C. F. (1875). Characinae novae Brasiliae centralis a clarissimo J. Reinhardt in provincia Minas-Geraes circa oppidulum Lagoa Santa in lacu ejusdem nominis, flumine Rio das Velhas et rivulis affluentibus collectae, secundum characteres essentialia breviter descriptae. *Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling*, 3, 127-143.

Mattox, G. M., Souza, C. S., Toledo-Piza, M., Britz, R., & Oliveira, C. (2020). A new miniature species of *Priocharax* (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the Rio Madeira drainage, Brazil, with comments on the adipose fin in characiforms. *Vertebrate Zoology*, 70, 417-433. <https://doi.org/10.26049/VZ70-3-2020-11>

Mirande, J. M. (2010). Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, 8, 385-568. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000300001>

Mirande, J. M. (2019). Morphology, molecules, and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). *Cladistics*, 35, 282-300. <https://doi.org/10.1111/cla.12345>

Ohara, W. M., Mirande, J. M., & de Lima, F. C. T. (2017). *Phycocharax rasbora*, a new genus and species of Brazilian tetra (Characiformes: Characidae) from Serra do Cachimbo, Rio Tapajós basin. *PloS One*, 12, e0170648. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170648>

Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P., & Rocha, L. A. (2016). Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology*, 89, 12-47. <https://doi.org/10.1111/jfb.13016>

Schaefer, S. A., Weitzman, S. H., & Britski, H. A. (1989). Review of the neotropical catfish genus *Scoloplax* (Pisces: Loricarioidea: Scoloplacidae) with comments on reductive

characters in phylogenetic analysis. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 181-211. <https://www.jstor.org/stable/4064956>

Serra, J. P. (2003). *Análise filogenética e revisão taxonômica de Hasemanina Ellis, 1911 (Characiformes, Characidae)*. Dissertação. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. <http://hdl.handle.net/11449/87640>

Serra, J. P., Carvalho, F. R., & Langeani, F. (2007). Ichthyofauna of the rio Itatinga in the Parque das Neblinas, Bertioga, São Paulo State: composition and biogeography. *Biota Neotropica*, 7. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000100011>

Serra, J. P., & Langeani, F. (2015). A new *Hasemanina* Ellis from the upper rio Paraná basin, with the redescription of *Hasemanina crenuchoides* Zarske & Géry (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 13, 479-486. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140107>

Silva, M. J. D., Costa, B. G., Ramos, T. P. A., Auricchio, P. & Lima, S. M. Q. (2015). Ichthyofauna of the Gurgueia river, Parnaíba river basin, northeastern Brazil. *Check List*, 11, 1765. <https://doi.org/10.15560/11.5.1765>

Stewart, T. A., Smith, W. L., & Coates, M. I. (2014). The origins of adipose fins: an analysis of homoplasy and the serial homology of vertebrate appendages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20133120. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3120>

Taylor, W. R., & Van Dyke, G. C. (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9, 107-119.

Vieira, F., Gomes, J. P. G., Maia, B. P. & Martins, L. G. (2015). *Peixes do Quadrilátero Ferrífero – Guia de Identificação*. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, 208 p.

Weitzman, S. H., & Malabarba, L. R. (1998). Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, 161-170.

- Weitzman, S. H., & Vari, R. P. (1987). Two new species and a new genus of miniature characid fishes (Teleostei: Characiformes) from northern South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 100, 640-652.
- Weitzman, S. H. & Vari, R. P. (1988). Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 101, 444-465.
- Xu, R., Zhao, Z. X., Xu, P., & Sun, X. W. (2015). The complete mitochondrial genome of the silvertip tetra, *Hasemanianana nana* (Characiformes: Characidae). *Mitochondrial DNA*, 26, 889-890. <https://doi.org/10.3109/19401736.2013.861445>
- Zanata, A. M., & Camelier, P. (2010). *Hyphessobrycon brumado*: a new characid fish (Ostariophysi: Characiformes) from the upper rio de Contas drainage, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8, 771-777. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000400006>
- Zanata, A. M., & Serra, J. P. (2010). *Hasemanianana piatan*, a new characid species (Characiformes: Characidae) from headwaters of rio de Contas, Bahia, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 8, 21-26. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000100003>
- Zarske, A. & J. Géry. (1999). *Hasemanianana crenuroides*, spec. nov. - ein neuer Salmier aus dem Bundesstaat Goias, Brasilien. *Spixiana*, 22, 91-96.