



PÉRICLES VINÍCIUS GENTILE

---

**Relações filogenéticas em *Xenurobrycon*  
Myers & Miranda-Ribeiro e discussão sobre  
miniaturização no gênero (Characiformes:  
Characidae: Stevardiinae)**

Phylogenetic relationships of *Xenurobrycon* Myers &  
Miranda-Ribeiro with discussions of miniaturization  
within the genus (Characiformes: Characidae:  
Stevardiinae)

---

V. único

SÃO PAULO

2022

PÉRICLES VINÍCIUS GENTILE

**Relações filogenéticas em *Xenurobrycon* Myers & Miranda-Ribeiro e discussão sobre miniaturização no gênero (Characiformes: Characidae: Stevardiinae)**

**Phylogenetic relationships of *Xenurobrycon* Myers & Miranda-Ribeiro with discussions of miniaturization within the genus (Characiformes: Characidae: Stevardiinae)**

V. único

Versão original

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo em cumprimento parcial aos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Orientador: Prof. Dr. Naercio Aquino Menezes

Coorientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Manoela Maria Ferreira Marinho

SÃO PAULO

2022

Dedico esta dissertação aos meus pais.

## RESUMO

As espécies de *Xenobrycon* possuem notáveis novidades evolutivas ligadas a caracteres sexuais secundários e importantes características redutivas decorrentes do processo de miniaturização. Quatro hipóteses sobre as relações filogenéticas das espécies de *Xenobrycon* são apresentadas com base na análise de parcimônia de 128 caracteres morfológicos obtidos através do estudo de todas as espécies válidas do gênero e 3 morfotipos adicionais, possivelmente novas espécies. O grupo externo é composto por 9 táxons, a maioria membros de Xenobryconini e todos integrantes da subfamília Stevardiinae. *Xenobrycon* é recuperado como grupo monofilético, suportado por 23 sinapomorfias, das quais 18 são exclusivas e 05 são homoplásticas. O monofiletismo da tribo Xenobryconini é recuperado na análise filogenética, onde *Scopaeocharax* aparece como grupo irmão de (*Xenobrycon* + *Tyttocharax*). Dos 128 caracteres utilizados, 45 são relacionados ao processo de truncamento ontogenético, avaliado por meio do estudo comparativo entre as espécies miniaturas e a sequência de desenvolvimento de espécies filogeneticamente próximas (*Moenkhausia pittieri* e *Salminus brasiliensis*). Foi observado dois principais eventos de truncamento ontogenético na evolução de Xenobryconini, um na base do clado composto por *Xenobrycon* e *Tyttocharax*, outro em *Xenobrycon coracoralinae*. *Tyttocharax* revelou-se o gênero com as espécies mais truncadas da tribo. A análise filogenética das espécies de *Xenobrycon* indicou que o clado que inclui *Xenobrycon macropus* e *Xenobrycon* sp. **C** é irmão das demais espécies do gênero, apresentando um padrão único de escama caudal hipertrofiada na tribo. *Xenobrycon pteropus*, *Xenobrycon* sp. **A** e *Xenobrycon* sp. **B** formam um grupo monofilético. *Xenobrycon coracoralinae* é espécie irmã deste clado em todas as árvores mais parcimoniosas. A posição de *Xenobrycon varii*, *Xenobrycon polyancistrus*, e, sobretudo, de *Xenobrycon heterodon* variam entre os cladogramas propostos. De acordo com esta análise, fica evidente que a evolução de *Xenobrycon* está intimamente relacionada a novidades evolutivas relacionadas a caracteres sexuais secundários.

Palavras-chave: Sistemática. Desenvolvimento truncado. Heterocronia. Dimorfismo sexual. *Tyttocharax* sp.

## ABSTRACT

Species of *Xenobrycon* hold remarkable evolutionary novelties related to secondary sexual characters and important pedomorphic features resultant of the miniaturization process. Four equally parsimonious hypotheses on the phylogenetic relationships of *Xenobrycon* species are presented based on the analysis of 128 morphological characters obtained through the study of all valid species of the genus and 3 additional morphotypes, possibly new species. The outgroup is composed of 9 taxa, mostly members of Xenobryconini and all members of the Stevardiinae. *Xenobrycon* is recovered as a monophyletic group, supported by 23 synapomorphies, of which 18 are exclusive and five are homoplastic. The monophyly of the tribe Xenobryconini, where *Scopaeocharax* appears as a sister group of (*Xenobrycon* + *Tyttocharax*). Of the 128 characters used, 45 are related to the ontogenetic truncation process, evaluated by a comparative study between the miniature species and the developmental sequence of closely related species (*Moenkhausia pittieri* and *Salminus brasiliensis*). Two main ontogenetic truncation events were observed in the evolution of Xenobryconini, one in the base of the clade composed by *Xenobrycon* and *Tyttocharax*, another in *Xenobrycon coracoralinae*. *Tyttocharax* as revealed as the genus having the most truncated species in the tribe. Phylogenetic analysis indicated that the clade that includes *Xenobrycon macropus* and *Xenobrycon* sp. **C** is the sister group of the remaining species of the genus, exhibiting a unique pattern of hypertrophied caudal scale in the tribe. *Xenobrycon pteropus*, *Xenobrycon* sp. **A** and *Xenobrycon* sp. **B** form a monophyletic group. *Xenobrycon coracoralinae* is the sister specie of this clade in all trees. The position of *Xenobrycon varii*, *Xenobrycon polyancistrus*, and, mainly, of *Xenobrycon heterodon* vary among the cladograms, possibly due to missing entries of *X. heterodon*. According to this analysis, it is evident that the evolution of *Xenobrycon* is intimately related to evolutionary novelties associated to secondary sexual characters.

Keywords: Systematic. Developmental truncation. Heterochony. Sexual dimorphism. *Tyttocharax* sp.

## INTRODUÇÃO

A família Characidae é a mais diversa da região neotropical e a quarta com o maior número de espécies descritas no mundo (Reis, 2003; Nelson, 2006; Mirande, 2010, 2018, 2019). Inclui mais de 1200 espécies (Fricke *et al.*, 2022). A morfologia da família é bem conservada, consistindo em adaptações ecológicas ou eventos de miniaturização as variações observadas (Mirande, 2010). O processo de miniaturização consiste na extrema redução do tamanho corporal dentro de uma linhagem e possui implicações não apenas na diminuição corporal dos indivíduos, mas também, consequências na fisiológicas, ecológicas e comportamentais nos grupos que o desenvolvem (Hanken & Wake, 1993).

Weitzman & Vari (1988) reuniu, pela primeira vez, informações sobre espécies-miniatura de peixes que ocorrem exclusivamente em águas doces da região neotropical. 85 espécies que, segundo os autores, enquadravam-se na definição de peixes-miniatura por eles proposta, foram incluídas. Estas são, espécies sexualmente maduras com comprimento padrão (CP) menor que 20 mm ou que não excedam 26 mm. Posteriormente, Costa & Le Bail (1999) adicionaram outras 24 espécies-miniatura. Atualmente, o estudo que apresenta a lista mais completa é o de Toledo-Piza *et al.* (2014), onde 213 espécies são incluídas, sendo Characiformes a ordem com o maior número de indivíduos (87 espécies) e, Characidae, a família desta ordem, mais diversa (67 espécies). Em Characidae, as espécies de *Xenobrycon*, possuem o menor CP conhecido e um conjunto de características redutivas em decorrência do tamanho diminuto (Weitzman & Fink, 1985; Weitzman, 1987; Moreira, 2005; Mendonça *et al.*, 2015).

A tribo Xenobryconini Myers & Böhlke (1956) foi inicialmente definida incluindo os gêneros *Xenobrycon* Myers & Miranda-Ribeiro (1945) e *Tytocharax* Fowler (1913) (Böhlke, 1959a). A inclusão de *Argopleura* Eigenmann (1913), *Iotabrycon* Roberts (1973) e *Scopaeocharax* (Böhlke, 1958) foi resultado do estudo filogenético realizado por Weitzman & Fink (1985). Posteriormente, a tribo foi expandida com a inclusão de *Chrysobrycon* Weitzman & Menezes (1998) e *Ptychocharax* Weitzman *et al.* (1994). Com o objetivo de compreender as relações filogenéticas de Glandulocaudinae, Weitzman & Menezes (1998) empreenderam um estudo filogenético com representantes de todos os gêneros de Xenobryconini, utilizando caracteres morfológicos. A tribo foi incluída em Stevardiinae com a seguintes relações: (*Chrysobrycon*

(*Argopleura* (*Ptychocharax* (*Iotabrycon* (*Xenurobrycon* (*Scopaeocharax* + *Tyttocharax*)). Thomaz *et al.* (2015), propuseram um esquema filogenético diferente, baseado principalmente em dados moleculares, sugerindo *Scopaeocharax* como grupo irmão de *Xenurobrycon* + *Tyttocharax*. *Argopleura* e *Chrysobrycon* foram removidos da tribo, e *Argopleura* alocado como grupo irmão de *Stevardiini* + *Glandulocaudini*, enquanto, *Chrysobrycon* foi posto dentro de *Stevardiini*. *Ptychocharax* e *Iotabrycon* não foram analisados. Posteriormente, em uma análise filogenética de Characidae, baseada em uma combinação de dados morfológicos e moleculares, Mirande (2018) recuperou o parentesco próximo entre *Tyttocharax* e *Xenurobrycon*. *Argopleura* e *Chrysobrycon* são incluídos em *Stevardiini*. *Scopaeocharax*, *Ptychocharax* e *Iotabrycon* não foram analisados neste estudo. No trabalho mais recente analisando as relações filogenéticas de *Stevardiinae* (Ferreira *et al.* 2021), os autores mantiveram *Chrysobrycon* em *Stevardiini*, mas *Argopleura* foi considerado *incertae sedis*. *Ptychocharax* e *Iotabrycon* foram analisados e recuperados em *Xenurobryconini*. Desta forma, *Xenurobryconini*, atualmente, é constituída por (*Ptychocharax* (*Iotabrycon* (*Tyttocharax* (*Scopaeocharax* + *Xenurobrycon*)).

*Xenurobryconini* (*sensu* Weitzman & Fink, 1985) foi proposta com base em caracteres majoritariamente restritos a machos sexualmente maduros. Destes, quatro são localizados na nadadeira caudal (*i.e.*, fusão do paripural e hipural 1; distância entre as bases articulares dos raios caudais 10 e 11 maior que o comprimento vertical da margem posterior do hipural 3; última escama da linha lateral em machos muito maior do que a mesma escama em fêmeas maduras ou jovens imaturos; forte ligamento que conecta a porção posterior da glândula caudal com o raio principal 11 da nadadeira caudal, ou então, com os raios 10 e 11) e, um caráter na nadadeira pélvica (*i.e.*, extremidades proximais dos raios médios 2 ou 3 projetando-se muito mais anteriormente que as extremidades laterais de seus raios paralelos). *Xenurobryconini* (*sensu* Ferreira *et al.*, 2021) é suportada por quatro sinapomorfias, predominantemente localizadas na região anterior do corpo, todas morfológicas, e nenhuma relacionada a caracteres sexuais secundários (processo ventroposterior do órbita-esfenóide ausente; presença de dentes cônicos; margem lateral do ectopterigóide reta ao longo de todo seu comprimento; ornamentações presentes nas pré e pós-zigapófises).

*Xenurobrycon* possui como espécie tipo *Xenurobrycon macropus* Myers & Miranda-Ribeiro 1945, tendo como localidade tipo o rio Bodoquena, bacia do rio Paraguai. A posteriori, outras cinco espécies foram descritas: *Xenurobrycon pteropus* Weitzman & Fink 1985, localidade

registrada para Fonte Boa, bacia do rio Solimões; *Xenurobrycon heterodon* Weitzman & Fink 1985, única espécie ocorrendo exclusivamente fora das bacias Amazônica e do Paraguai, com localidade no rio Bobonaza (Equador) e Rio Pastaza (Equador e Peru); *Xenurobrycon polyancistrus* Weitzman 1987, tendo como localidades os rios Mamoré e Isiboro, bacia do rio Mamoré; *Xenurobrycon coracoralinae* Moreira 2005, ocorre na bacia do rio Araguaia e *Xenurobrycon varii* Mendonça, Peixoto, Dutra & Netto-Ferreira 2016, em tributários da bacia rio Tapajós.

As espécies de *Xenurobrycon* apresentam notáveis diferenças em relação a qualquer outro Characidae, especialmente pela peculiar dentição e pelos numerosos e caracteres sexuais secundários exclusivos. Weitzman & Fink (1985) discorrem sobre essas características e definem sete sinapomorfias que diagnosticam o grupo desde então, todas descritas em machos sexualmente maduros: 1. Ossificação interrompida dos raios caudais 11, 12 e às vezes 13 em sua porção proximal. 2. Processo em forma de “gancho” no raio principal 11 da nadadeira caudal alongado. 3. Ligamentos da glândula caudal pouco desenvolvidos e organizados, conectados com a glândula caudal, divididas em duas áreas na região dorsal da borda posterior da escama. 4. Basipterígios separados posteriormente, de tal forma que o espaço entre eles é de três a cinco vezes o comprimento da porção medial posterior. Como resultado, as bases da nadadeira pélvica de machos são drasticamente separadas e encontram-se posicionadas nas laterais do corpo. 5. Superfície ventral do basipterígio com uma grande lamela que se estende da porção lateral até o meio da borda medial do osso. De acordo com os autores, este processo serve como uma superfície adicional de fixação dos músculos arrector dorsalis pelvici e adductor profundus pelvici. 6. Extremidade anterior do basipterígio próxima ao cleitro e extremidade posterior próximo à segunda costela. 7. Machos sexualmente maduros com a nadadeira pélvica correspondendo a aproximadamente, 1/3 do comprimento total dos indivíduos e membranas interradiais extremamente expandidas em sua região medial.

Com a publicação do trabalho de Weitzman & Fink (1985) e a inclusão de *Scopaeocharax* na tribo, o monofiletismo de *Xenurobrycon*, *Tyttocharax* e *Scopaeocharax* é reiteradamente recuperado nas análises publicadas. Em Ferreira *et al.* (2021) *Scopaeocharax* é proposto, pela primeira vez, como grupo irmão de *Xenurobrycon*. Antes, *Tyttocharax* e *Xenurobrycon* eram tradicionalmente reconhecidos como proximamente mais relacionados entre si (Ladiges, 1950; Myers & Böhlke, 1956; Böhlke, 1958b; Mahnert & Géry, 1984; Thomaz *et al.*, 2015; Mirande, 2010, 2018) e nas demais publicações, *Xenurobrycon* aparecia como grupo irmão de



(*Scopaeocharax* + *Tyttocharax*) (Weitzman & Fink, 1985; Weitzman & Menezes, 1988). A análise filogenética de *Xenurobrycon* perpassa por uma investigação conjunta de *Tyttocharax* e *Scopaeocharax*. *Tyttocharax* foi descrito por Fowler, 1913. Possui como espécie tipo *Tyttocharax madeirae*. Atualmente, quatro espécies válidas são reconhecidas neste gênero: *Tyttocharax madeirae* Fowler (1913), *Tyttocharax cochui* Ladiges (1950), *Tyttocharax tambopatensis* Weitzman & Ortega 1995 e *Tyttocharax metae* Róman-Valencia *et al.* 2012. *Scopaeocharax* possui como espécie tipo *Scopaeocharax rhinodus* (Böhlke, 1958b). Duas espécies são incluídas no gênero: *Scopaeocharax rhinodus* (Böhlke, 1958b) e *Scopaeocharax atopodus* (Böhlke, 1958b).

O trabalho de Weitzman & Fink (1985) teve como objetivo a análise das relações de Xenurobryconini. Neste estudo, as três espécies até então descritas de *Xenurobrycon* (*Xenurobrycon macropus*, *Xenurobrycon pteropus* e *Xenurobrycon heterodon*) aparecem em uma politomia. Weitzman (1987), na descrição de *X. polyancistrus*, propõe a possível relação entre *X. polyancistrus* e *X. pteropus*, com base na ocorrência de ganchos longos na porção posterior da nadadeira anal. Posteriormente, Moreira (2005) também apresenta uma possível relação entre *Xenurobrycon coracoralinae* e *X. polyancistrus*. Segundo o autor, ambas espécies compartilham escamas modificadas na base da nadadeira pélvica de machos sexualmente maduros. Mendonça *et al.* (2015) não apresenta nenhuma hipótese de relação entre as espécies do gênero, apenas indica uma provável proximidade entre *Xenurobrycon varii* e *X. coracoralinae*, corroborada pela ausência dos infraorbitais 4 e 5. Nunca houve um estudo filogenético focado em compreender as relações entre as espécies de *Xenurobrycon*. Weitzman & Fink (1985), Thomaz *et al.* (2015) e Mirande (2018) incluem o maior número de espécies de *Xenurobrycon* já estudadas em uma análise filogenética, todos analisam três espécies. Contudo, as espécies incluídas divergem e apenas *X. heterodon* está presente em todas as análises.

Como mencionado, as espécies de *Xenurobrycon* apresentam acentuado dimorfismo sexual e também uma série de características relacionadas ao tamanho do corpo. Os efeitos da diminuição do tamanho do corpo na morfologia de peixes neotropicais foram durante anos gradualmente explorados e, especialmente, na última década, importantes trabalhos impulsionaram e desenvolveram pesquisas sobre o tema (Mattox, *et al.*, 2013; 2016; 2020; Toledo-Piza *et al.*, 2014; Marinho, 2017; Camelier *et al.*, 2018; Abrahão *et al.*, 2019; Marinho *et al.*, 2021; Mattox & Conway, 2021). No estudo publicado por Mattox *et al.* (2016), os autores comparam o desenvolvimento ósseo de um Bryconidae, táxon proximalmente relacionado à

Characidae, (*Salminus brasiliensis*) com uma espécie miniatura de Characidae (*Priocharax* sp.). Esta espécie possui o desenvolvimento da nadadeira peitoral truncado e uma série de perdas ósseas relacionadas a diminuição do tamanho corporal. Os resultados deste estudo revelaram que os ossos ausentes ou com desenvolvimento interrompido da espécie miniatura são os mesmos que surgem tardiamente no desenvolvimento de *Salminus brasiliensis*, caracterizando *Priocharax* sp. como um táxon de desenvolvimento truncado.

A combinação da abordagem de Mattox *et al.* (2016) em conjunto com análises filogenéticas permite que ausências ou reduções morfológicas, supostamente plesiomórficas, sejam reinterpretadas como truncamento ontogenético derivado, resultando em uma hipótese de homologia mais precisa e devidamente embasada (Fink, 1982; Reilly *et al.*, 1997; Britz *et al.*, 2014). A mesma lógica foi empregada por Mattox & Conway (2021) em *Tucanoichthys tucano* e os resultados convergiram e corroboraram o método de análise. Deste modo, a escolha de *Xenurobrycon* neste trabalho decorreu de 1) preenchimento de uma lacuna no conhecimento das relações filogenéticas entre as espécies do gênero e 2) presença nas espécies do gênero de características redutivas previamente descritas na literatura, como, linha lateral interrompida, poucos raios na nadadeira anal e pélvica, ausência de nadadeira adiposa em *Xenurobrycon pteropus*, redução do canal lateral cefálico, ausência dos ossos infraorbitais 1, 4, 5 e 6 de *Xenurobrycon coracoralinae* (Weitzman & Fink, 1985; Moreira, 2005). Com isso, os objetivos desta dissertação foi 1. Realizar uma análise filogenética das espécies de *Xenurobrycon* e 2. Avaliar, por meio de estudo comparativo de série ontogenética de táxon basal, se a morfologia das espécies de *Xenurobrycon* foi alterada pela evolução da redução do tamanho corpóreo.

## CONCLUSÕES

As quatro hipóteses expressas através do cladograma indicam que a posição de *Xenurobrycon heterodon* é incerta. O levantamento dos caracteres desta espécie foi obtido através de dados da literatura, o que resultou na inserção de diversos estados desconhecidos na matriz. A análise de exemplares desta espécie é crucial para uma proposta final mais robusta, isto porque, as espécies de *Xenurobrycon* apresentam polimorfismo em relação a diversos caracteres, devido a miniaturização do gênero. Porém, as demais espécies mostram estabilidade em suas relações (com exceção de *X. polyancistrus*). *Xenurobrycon macropus* foi recuperada como espécie irmã de todas as outras espécies do gênero. *Xenurobrycon pteropus*, *Xenurobrycon* sp. **A** e *Xenurobrycon* sp. **B** formam um clado monofilético, caracterizado pela presença de nadadeira adiposa. *Xenurobrycon coracoralinae* é espécie irmã deste clado. *Xenurobrycon polyancistrus* mostra parentesco próximo com *X. coracoralinae* e *Xenurobrycon varii*. *Xenurobrycon varii* está na base das relações deste grande grupo. A análise filogenética destas espécies indicou a presença de novos caracteres diagnósticos úteis para definição do grupo e representantes da tribo Xenurobryconini. Novos caracteres sexuais secundários associados com modificações na cintura peitoral de machos sexualmente maduros, modificações na cintura pélvica em machos e fêmeas e adaptações únicas encontradas na nadadeira e órgãos acessórios da região caudal nas espécies de *Xenurobrycon* foram propostos para caracterizar o gênero. O estudo do processo de miniaturização nas espécies do gênero também revelou novas estruturas com o desenvolvimento interrompido (primeiro raio branquiostégio truncado e os raios não-ramificados da nadadeira pélvica de fêmeas), estados ainda não descritos no gênero. Além disso, foi constatado que as espécies de *Xenurobrycon* e *Tyttocharax* compartilham diversas sinapomorfias provenientes de eventos heterocrônicos. Ademais, a inclusão de *Tyttocharax tambopatensis* e dos morfotipos *Tyttocharax* sp. **D**, *Tyttocharax* sp. **E** e *Tyttocharax* sp. **F** entre os representantes do grupo externo mostrou-se uma decisão apropriada, visto que, todos os morfotipos revelaram caracteres únicos, possivelmente representando novas espécies. Os morfotipos propostos para *Xenurobrycon* não apresentaram distinção evidente das espécies já descritas, contudo, não se descarta a possibilidade de novas espécies, visto que todos apresentam autapomorfias que os diferenciam das demais espécies do gênero. Especialmente, *Xenurobrycon* sp. **A**, que detém diferenças melhor delimitadas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adriaens, D & Verraes, W. **1998**. Ontogeny of the osteocranium in the African catfish, *Clarias gariepinus* Burchell (1822) (Siluriformes: Clariidae): ossification sequence as a response to functional demands. *Journal of Morphology* 235: 183–237.
- Agnarsson, I. & Miller, J.A. **2008**. Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics*, 24: 1 – 7.
- Bird, N. C. & Webb, J. **2014**. Heterochrony, modularity, and the functional evolution of the mechanosensory lateral-line canal system of fishes. *EvoDevo* 5: 21.
- Bohlke, J.E. **1958b**. Results of the Catherwood Foundation Peruvian Amazonian Expedition: The Descriptions of Two New Xenobryconine Characids. *Copeia*, (4): 318 – 325.
- Britz, R. & Conway, K. M., **2009**. Osteology of *Paedocypris*, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). *Journal of Morphology* 270: 389 – 412.
- Britz, R. & Conway, K. M., & Rüber, L. **2014**. Miniatures, morphology and molecules: *Paedocypris* and its phylogenetic position (Teleostei, Cypriniformes). *Zool J Linn Soc* 172: 556 – 615.
- Britz, R. & Conway, K. M. **2016**. *Danionella dracula*, an escape from the Cypriniform Bauplan via Developmental Truncation. *Journal of Morphology* 277: 147 – 166.
- Burns, J. R., Pecio, A. & Weitzman, S. H. **2008**. Sperm and Spermatozeugma Structure in *Xenobrycon* (Teleostei: Characidae: Stevardiinae: Xenobryconini). *Copeia* 2008, No. 3, 656–660.
- Camelier, P., Dagosta, F.C.P. & Marinho, M.M.F. **2018**. New remarkable sexually dimorphic miniature species of *Hyphessobrycon* (Characiformes: Characidae) from the upper Rio Tapajós basin. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/jfb.13579.
- Conway, K. W., Kubicek, K. M. & Britz, R. **2017**. Morphological novelty and modest developmental truncation in *Barboides*, Africa's smallest vertebrates (Teleostei: Cyprinidae). *Journal of Morphology*. 278: 750 – 767.

- 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*, 1999: 1027 – 1034.
- Cubbage, C. C. & Mabee, P. M. **1996**. Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae). *Journal of Morphology*, 229: 121 – 160.
- Datovo, A. & Bockmann, F. A. **2010**. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. *Neotropical Ichthyology* 8: 193 – 246.
- Ferreira, K. M. & Netto-Ferreira. **2010**. *Knodus dorsomaculatus* (Characiformes: Characidae), a new species from Teles Pires River, Tapajós River basin, Brazil. *Journal of Fish Biology* 77: 468 – 478
- Ferreira, K. M., Menezes, N. A. & Quagio-Grassiotto. **2011**. A new genus and two new species of Stevardiinae (Characiformes: Characidae) with a hypothesis on their relationships based on morphological and histological data. *Neotropical Ichthyology*, 9, 281 – 298.
- Ferreira, K. M., Mirande, J. M., Quagio-Grassiotto, I., Santana, J.C.O., Baicere-Silva, C.M. & Menezes, N. A. 2021. Testing the phylogenetic hypotheses of Stevardiinae Gill, 1858 in light of new phenotypic data (Teleostei: Characidae). *J Zool Syst Evol Res*. 1 – 26.
- Fink, S. V. & Fink, W. L. **1981**. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 72: 297 – 353.
- Fink, W. L. **1982**. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 8 (3), 1982, pp. 254 – 264.
- Fink, S. V. & Fink, W. L. **1996**. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). Pp. 209-249 in: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti, G. D. Johnson (eds.), *Interrelationships of fishes*. San Diego: Academic Press.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & van der Laan, R. **2022**. Eschmeyer's catalog of fishes. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em 08 de maio de 2022 às 12h05min.

- Fowler, W. H. **1913**. Fishes from the Madeira River, Brazil. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 65: 517 – 579.
- Géry, J. **1977**. Characoids of the World. T. F. H. Publications, Neptune City, New Jersey, 672p.
- Goloboff, P.A., Farris, J. S.& Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics, 24: 774 – 786.
- Goloboff, P.A. & Catalano, S. A. **2016**. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. Cladistics, 32: 221 – 238.
- Hanken, J. & Wake, D. B. **1993**. MINIATURIZATION OF BODY SIZE: Organismal Consequences and Evolutionary Significance. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 24: 501 – 519.
- Hanken, J. **1993**. Adaptation of Bone Growth to Miniaturization of Body Size. In B. K. Hall, ed. Bone, Volume 7: Bone Growth - B. Boca Raton. Boca Raton: CRC Press, pp. 79 – 104.
- Hennig, W. **1966**. Phylogenetic Systematics. University of Illinois. 262p.
- Johnson, G. D. & Brothers, E. B. **1993**. *Schindleria*: a paedomorphic goby (Teleostei: Gobioidi). Bulletin of Marine Science, 52, 441 – 471.
- Johnson, G. D. & Britz, R. **2005**. Leis' conundrum: Homology of the Clavus of the Ocean Sunfishes. 2. Ontogeny of the Median Fins and Axial Skeleton of *Ranzania laevis* (Teleostei, Tetraodontiformes, Molidae). 266: 11 – 21.
- Johnson, G. D. & Britz, R. **2005**. A description of the smallest *Triodon* on record (Teleostei: Tetraodontiformes: Triodontidae). Ichthyol. Res. 52: 176 – 181.
- Kottelat, M. Britz, R. Hui T. H. Witte, K-E. **2006**. *Paedocypris*, a new genus of Southeast Asian cyprinid fish with a remarkable sexual dimorphism, comprises the world's smallest vertebrate. Proceedings of the Royal Society, 273, 895 – 899.
- Ladiges, W. **1950**. *Microbrycon cochui* spec. nov. eine neu Art der südamerikanischen Glandulocaudinae. Zoologischer Anzeiger, 145: 305 – 309.

- Mahnert, V. & Géry, J. **1984**. Poissons Characoides (Characoidea) du Paraguay I: *Xenrobrycon macropus* Myers et Miranda Ribeiro. 497 – 513. Revue Suisse de Zoologie. Genève – Imprimerie Kundig. 1984.
- 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* (2017) doi:10.1111/jfb.13384
- Marinho, M.M.F., Ohara, W.M. & Dagosta, F.C.P. **2021**. A new species of *Moenkhausia* (Characiformes: Characidae) from the rio Madeira basin, Brazil, with comments on the evolution and development of the trunk lateral line system in characids. *Neotropical Ichthyology*, 19(2): e200118.
- Marinho, M.M.F. **No prelo**. Ontogeny of the skeleton in *Moenkhausia pittieri* (Ostariophysi: Characiformes) with discussion on functional demands and ossification patterns in Characidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Mattox, G. M. T. & Toledo-Piza, M. **2012**. Phylogenetic study of the Characinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 165: 809 – 915.
- Mattox, G. M. T., Britz, R., Toledo-Piza, M. & Marinho, M. N. F. **2013**. *Cyanogaster noctivaga*, a remarkable new genus and species of miniature fish from the Rio Negro, Amazon basin (Ostariophysi, Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 23: 297 – 318.
- Mattox, G. M. T., Britz, R. & Toledo-Piza, M. **2014**. Skeletal Development and Ossification Sequence of the Characiform *Salminus Brasiliensis* (Ostariophysi: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, vol. 25, No. 2, pp. 103 – 158.
- Mattox, G. M. T., Britz, R. & Toledo-Piza, M. **2016**. Osteology of *Priocharax* and remarkable developmental truncation in a miniature Amazonian fish (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Journal of Morphology*, 277: 65 – 85.
- Mattox, G. M. T., Souza, A. 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(3): 417 – 433

- Mattox G. M. T. & Conway K. W. **2021**. Osteology of *Tucanoichthys tucano* Géry and Römer, an enigmatic miniature fish from the Amazon basin, Brazil (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Vertebrate Zoology* 71 645–667.
- Mendonça, M. B., Peixoto, L. A. W., Dutra, G. M. & Netto-Ferreira, A. L, **2016**. A New Miniature of Xenurobryconini (Characiformes: Characidae) From the Rio Tapajós basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 14 (1): e150057.
- Mirande, J. M. **2010**. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology* 8: 385 – 568.
- Mirande, J. M. **2018**. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). *Cladistics* (2018) 1 – 19.
- Mirande, J. M. **2019**. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). *Cladistics* (2019) 282 – 300.
- Moreira, R. M., **2005**. *Xenurobrycon coracoralinae*, a New Glandulocaudine Fish (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) From Central Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118 (4): 855 – 862.
- Myers, G. S. & Miranda-Ribeiro, P. **1945**. A Remarkable New Genus of Sexually Dimorphic Characid Fishes from the Rio Paraguay Basin in Matto Grosso. *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Nova Serie Zoologia*, 32: 1 – 8.
- Myers, G.S. & Bohlke, J.E. **1956**. The Xenurobryconini, a Group of Minute South American Characid Fishes with Teeth Outside the Mouth. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 7 (2): 6 – 12.
- Nelson, G. & Platnick, N. **1981**. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York, 567p.
- Nelson, J. S. **2006**. *Fishes of the World*. 4ª edição, Wiley, Hoboken, 601 pp.
- Netto-Ferreira, A. F. 2006. *Relações filogenéticas dos gêneros de Lebiasinidae (Ostariophysi: Characiformes)*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 374p.



- Oyakawa, O. T. **1998**. Relações filogenéticas das famílias Pyrrhulinidae, Lebiasinidae e Erythrinidae (Osteichthyes: Characiformes). Dissertação de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Pastana, M. N. L., Bockman, F. A. & Datovo, A. **2019**. The cephalic lateral-line system of Characiformes (Teleostei: Ostariophysi): anatomy and phylogenetic implications. The Linnean Society of London, Zoological Journal of the Linnean Society, 1–46.
- Patterson, C. & Johnson, G. D. **1995**. The intermuscular bones and ligaments of teleostean fishes. Smithsonian Contrib. Zool: No.559 1 – 83.
- Pecio, A., Burns, J. R. & Weitzman, S. H. **2005**. Sperm and spermatozeugma ultrastructure in the inseminating species *Tyttocharax cochui*, *T. tambopatensis*, and *Scopaeocharax rhinodus* (Pisces: Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae: Xenurobryconini). Journal of Morphology, 263: 216 – 226.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & Ferraris, C. J. **2003**. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, 729 pp.
- Reilly, S. M., Wiley, E.O. & Meinhardt, D. J. **1997**. An integrative approach to heterochrony: The distinction between interspecific and intraspecific phenomena. Biol J Linn Soc 60: 119 – 143.
- Roberts, T. 1969. Osteology and relationships of Characoid Fishes, particular the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucws*, and *Acestrorhynchus*. Proceedings of the California Academy of Sciences. Vol. XXXVI, n°15: 391 – 500.
- Rüber, L., Kottelat, M. H. H., Tan, P. K. L. Ng & Britz, R. **2007**. Evolution of miniaturization and the phylogenetic position of *Paedocypris*, comprising the world's smallest vertebrate. BMC Evolutionary Biology 7:38.
- Starks, E. C. **1926**. Bones of the ethmoid region of the fish skull. Stanford: Stanford 1966 University Publications.

- Silva, J. P. C. B., Datovo, A. & Johnson, G. D. **2019**. Phylogenetic interrelationships of the eel families Derichthyidae and Colocongridae (Elopomorpha: Anguilliformes) based on the pectoral skeleton. *Journal of Morphology*, v. EV, p. 1, 2019.
- Sleen, P. V. D, Netto-Ferreira, N. L. & Malabarba, L. R. **2018**. Subfamily Stevardiinae – Stevardiine Tetras. In: Sleen, P. V. D & J. S. Albert, 2018. *Field Guide to the Fishes of the Amazon, Orinoco & Guianas*. Princeton University Press. p. 92 – 127.
- Springer, V. G. & Johnson G. D. **2004**. Study of the dorsal gill-arch musculature of teleostome fishes, with special reference to the Actinopterygii. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 11: 1 – 260.
- Springer, V. G. & Johnson G. D. **2015**. The Gill arch musculature of *Protanguilla*, the morphologically most primitive eel (Teleostei: Anguilliformes), compared with that of other putatively primitive extant eels and other elopomorphs. *Copeia*. 2015. 103 (30): 595-620.
- Tarby M. L. & Webb, J. **2003**. Development of the supraorbital and mandibular lateral-line canals in the cichlid, *Archocentrus nigrofasciatus*. *Journal of Morphology* 255: 44 – 57.
- Taylor, R. & Van Dyke, C. C. **1985**. Revised Procedures for Staining and Clearing Small Fishes and Other Vertebrates for Bone and Cartilage Study. *Cybium*, 9 (2): 107 – -119.
- Thomaz, A. T., Arcila, D., Ortí, G. & L. R. Malabarba L. R. **2015**. Molecular phylogeny of the subfamily Stevardiinae Gill, 1858 (Characiformes: Characidae): classification and the evolution of reproductive traits. *BMC Evolutionary Biology*, 15: 1 – 25.
- Toledo-Piza, M., Mattox, G. M. T. & Britz, R. **2014**. *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* 12(2): 229 – 246.
- Vari, R. P. **1979**. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 36: 261 – 344.

- Vari, R. P. **1995**. The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 564: 1 – 97.
- Walter, B. E. **2013**. Cranial skeletogenesis and osteology of the redeye tetra *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Journal of Fish Biology*, 82: 69 – 95.
- Webb J. F. **1989**. Gross morphology and evolution of the mechanosensory lateral line system in teleost fishes. *Brain Behavior and Evolution* 33: 34 – 53.
- Webb J. F. & Shirey J.H. **2003**. Postembryonic development of the cranial lateral-line canals and neuromasts in zebrafish. *Developmental Dynamics* 228: 370 – 385.
- Weitzman, S. H. **1962**. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *California: Stanford Ichthyological Bulletin*, 08: 01 – 77.
- Weitzman, S. H. **1974**. Osteology and Evolutionary relationships of the Sternptychidae with a new classification of Stomiatoidei families. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Volume 153, Article 3. 327 – 478.
- Weitzman, S. H. & Fink, S. V. **1985**. Xenobryconin Phylogeny and Putative Pheromone Pumps in Glandulocaudine Fishes (Teleostei: Characidae). *Smithsonian contributions to zoology*, no. 421.
- Weitzman, S. H., **1987**. A New Species of *Xenobrycon* (Teleostei: Characidae) from the Río Mamoré basin of Bolivia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 100: 112 – 120.
- 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. 11
- Weitzman, S. H. & Menezes, N. A. **1998**. Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus *Chrysobrycon*. p. 171- 192. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena

& C. A. S. Lucena (Eds.). Phylogeny and classification of neotropical fishes. EdiPucrs, Porto Alegre. 603 p.

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. 11

Weitzman, S. H., Fink, S. V., Machado-Allison, A. & Royero R. L. **1994**. A new genus and species of Glandulocaudinae (Teleostei: Characidae) from southern Venezuela. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 5:45–64.

Weitzman, S. H. & Ortega. H. **1995**. A new species to *Tyttocharax* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae: Xenobryconini) from the Madre de Dios basin of Peru. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 6: 129 – 148.

Winterbottom, R. **1974**. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 125: 225 – 317.

Zanata, A. M. & Vari, R. P. **2005**. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145: 1 – 144.