

# Revisão taxonômica de *Galeocharax* Fowler, 1910 (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes)

## Taxonomic revision of *Galeocharax* Fowler, 1910 (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes)

### Resumo

*Galeocharax* Fowler é um gênero de peixes de água doce distribuído por todos os principais sistemas hídricos da América do Sul cisandina, com exceção da bacia do rio São Francisco, do rio Xingu e das drenagens litorâneas do leste. Conhecidos popularmente no território brasileiro como saicanga, peixe-cigarra, peixe-cadela, peixe-cachorro e dentudo e dentón e dientón alargado em países como Peru e Venezuela. Alcançam até 25 cm de comprimento, alimentam-se de peixes e invertebrados. Reproduzem-se durante todo o ano, não apresentam cuidado parental ou comportamento migratório.

Quatro espécies têm sido consideradas válidas no gênero: *Galeocharax humeralis* (Valenciennes, 1834) das bacias do rio Paraguai e baixo rio Paraná; *Galeocharax gulo* (Cope, 1870), das bacias dos rios Amazonas e Tocantins; *Galeocharax knerii* (Steindachner, 1878), da bacia do alto rio Paraná e *Galeocharax goeldii* (Fowler, 1913), da bacia do rio Madeira.

Um estudo prévio sugeriu a existência de uma possível espécie não descrita de *Galeocharax* da bacia do rio Orinoco. Além disso, o exame preliminar de exemplares recentemente depositados em coleções revelou que a distribuição geográfica do gênero é mais ampla que o registrado até agora e que há sobreposição de características consideradas diagnósticas para algumas espécies do gênero. O presente trabalho teve

como objetivo realizar um estudo taxonômico de *Galeocharax* para determinar quantas e quais espécies podem ser reconhecidas e estimar a distribuição geográfica das mesmas.

Foram examinados 1226 exemplares, dos quais 677 tiveram dados merísticos e morfométricos tomados. Detalhes osteológicos e morfológicos foram examinados por meio de radiografias, imagens de microscopia eletrônica de varredura e dissecções de exemplares diafanizados.

São reconhecidas três espécies: *Galeocharax humeralis*, *Galeocharax goeldii*, com registros de distribuição geográfica ampliados para as bacias dos rios Madre de Dios, Beni, Mamoré e Guaporé, e *Galeocharax gulo* amplamente distribuída pelas bacias dos rios Amazonas, Orinoco, Tocantins e alto Paraná.

O exame de material realizado no presente estudo, incluindo exemplares provenientes de localidades não amostradas em estudos prévios, mostrou que as duas características previamente propostas para diferenciar *Galeocharax gulo* de *Galeocharax knerii*: altura do corpo e número de dentes na fileira posterior do dentário apresentam sobreposição quase total de suas amplitudes de variação. Sendo assim *Galeocharax knerii* foi considerado sinônimo júnior de *Galeocharax gulo*.

A morfologia dos ganchos ósseos presentes nas nadadeiras anal e pélvica de machos e na nadadeira anal de algumas fêmeas, assim como a morfologia das escamas espinoides foram ilustradas e detalhadas por meio de microscopia eletrônica de varredura. Uma chave de identificação para as espécies de *Galeocharax* é apresentada.

## Abstract

*Galeocharax* Fowler is a genus of freshwater fishes distributed throughout most South American cis-Andean river systems, except the rio São Francisco and rio Xingu basins and the eastern drainages of Brazil. The species reach up to 25 cm in length, and feed on fishes and invertebrates. They reproduce throughout the year, and do not seem to show any parental care or migratory behaviour.

Four species have been considered as valid in the genus: *Galeocharax humeralis* (Valenciennes, 1834), from rio Paraguay and lower rio Paraná basins; *Galeocharax gulo* (Cope, 1870), from rio Amazonas and rio Tocantins basins; *Galeocharax knerii* (Steindachner, 1878), from upper rio Paraná basin and *Galeocharax goeldii* from rio Madeira basin.

A previous study suggested the existence of a possible non described species of *Galeocharax* from the rio Orinoco basin. In addition, a preliminary examination of recently collected specimens revealed that the genus is more widely distributed than previously registred. In addition the overlap of some diagnostic characteristic for some species was observed. The main objective of the current study was to undertake a taxonomic revision of *Galeocharax* in order to determine how many species can be considered as valid and to estimate their geographical distributions.

A total of 1226 specimens were examined from which 677 had meristic and morphometric data taken. Osteological and morphological features were examined by radiographs, scanning electron microscope images and in dissected cleared and stained specimens.

Three species are recognized as valid: *Galeocharax humeralis*, *Galeocharax goeldii*, with records of geographical distribution expanded to the rio Madre de Dios, rio Beni, rio Mamoré and rio Guaporé basins and *Galeocharax gulo*, which is widespread throughout rio Amazonas, rio Orinoco, rio Tocantins and upper rio Paraná basins.

The examination of specimens performed in the current study, including specimens from localities not sampled previously showed that both characteristics used to differentiate *Galeocharax gulo* from *Galeocharax knerii*, (i.e. body depth and number of teeth on the posterior row of the dentary) show almost total overlap of their range of variation. Therefore, *Galeocharax knerii* is herein considered as a junior synonym of *Galeocharax gulo*.

The morphology of the bony hooks present in the anal and pelvic fins of mature males and in the anal fin of some females and the morphology of the spinoid scales were illustrated and characterized. An identification key to the species of *Galeocharax* is presented.

## Introdução

*Galeocharax* Fowler é um gênero de peixes de água doce de pequeno a médio porte, que alcançam até 25 cm de comprimento. São conhecidos popularmente no território brasileiro como saicanga, peixe-cigarra, peixe-cadela, peixe-cachorro e dentudo (Langeani & Rêgo, 2014; Graça & Pavanelli, 2007) e dentón e dientón alargado em países como Peru e Venezuela (Taphorn, 1992; Ortega *et al*, 2012). Os representantes do gênero estão distribuídos por todos os principais sistemas hídricos da América do Sul cisandina, com exceção da bacia do rio São Francisco, do rio Xingu e das drenagens litorâneas do leste e são geralmente encontrados em rios e corpos d'água artificiais.

São peixes carnívoros, alimentam-se de pequenos peixes e invertebrados (Gandini *et al*, 2012; Ribeiro Neto *et al*, 1998). Reproduzem-se durante todo o ano, não apresentam cuidado parental ou comportamento migratório (Magalhães *et al*, 2004). É comum a presença de um crustáceo isopoda parasita (*Braga cigarra*, Cymothoidae), popularmente conhecido como cigarrinha, na cavidade oral dos representantes do gênero que ocorrem na bacia do alto rio Paraná (Brandão *et al*, 2013), daí o nome comum peixe-cigarra.

O gênero *Galeocharax* está inserido na família Characidae, que é a família mais rica em espécies da ordem Characiformes com aproximadamente 165 gêneros e mais de 1000 espécies (Eschmeyer, 2014), das quais mais de 600 ocorrem no território brasileiro (Buckup *et al*, 2007). É também nessa família que se concentram os principais problemas taxonômicos da ordem, sendo que o aumento do conhecimento da diversidade de espécies da família e de suas distribuições geográficas depende ainda de estudos de revisão taxonômica de muitos gêneros. Dentro da família Characidae, *Galeocharax* tem sido tradicionalmente incluído na subfamília Characinae, (Lucena & Menezes, 2003; Mirande, 2010; Mattox & Toledo-Piza, 2012).

A última revisão do gênero *Galeocharax* foi realizada por Menezes (1976) que considerou três espécies válidas: *Galeocharax humeralis* (Valenciennes, 1834) das

bacias do rio Paraguai e baixo rio Paraná; *Galeocharax gulo* (Cope, 1870), das bacias do rio Amazonas, Araguaia e Tocantins e *Galeocharax knerii* (Steindachner, 1878), da bacia do alto rio Paraná. No mesmo estudo, *Galeocharax goeldii* (Fowler, 1913), descrita da bacia do rio Madeira, foi considerada sinônimo de *G. gulo* (Menezes, 1976, Lucena & Menezes, 2003), porém, mais recentemente, foi reconhecida como válida por Menezes (2007a), após exame de mais exemplares daquela drenagem.

As espécies nominais de *Galeocharax* foram todas descritas entre 1834 e 1913, e o gênero só foi proposto em 1910 (Fowler, 1910: 790). Antes da descrição do gênero as espécies foram alocadas em diversos gêneros distintos como *Charax* Scopoli, *Hydrocyon* Cuvier (= *Hydrocynus* Cuvier), *Cynopotamus* Valenciennes, *Xiphorhamphus* Müller & Troschel (= *Acestrorhynchus* Eigenmann & Kennedy), *Anacyrtus* Günther (= *Charax*), *Eucynopotamus* Fowler (= *Roeboides*) e *Cyrtocharax* Fowler (= *Cynopotamus*).

O nome *Galeocharax* foi proposto a fim de sanar uma confusão nomenclatural protagonizada por Fowler (1901, 1904, 1910) e Eigenmann (1903, 1907, 1910), e que foi posteriormente detalhada por Géry & Vu-Tân-Tuê (1963a). Eigenmann (1903: 146) propôs o gênero *Evermannella* para incluir *Cynopotamus biserialis* Garman (= *Roeboides biserialis*), porém Fowler (1904: 119) salientou que já havia proposto esse mesmo nome como substituto para o nome *Odontostomus* (Aulopiformes: Evermannellidae), pré-ocupado em Mollusca (Fowler, 1901: 211) e propôs então o nome *Eucynopotamus* para substituir o nome proposto por Eigenmann. Eigenmann & Ogle (1907: 2, 3) propuseram o nome *Evermannolus* para substituir *Evermannella*, ignorando o trabalho de Fowler (1904), que já havia resolvido a questão. Posteriormente Eigenmann (1910: 445) fez uso equivocado do nome *Eucynopotamus*, agrupando *Cynopotamus humeralis* (= *Galeocharax humeralis*), *C. magdalenae* (Steindachner), *C. gulo* (*Galeocharax gulo*) e *C. knerii* (*Galeocharax knerii*), indicando, erroneamente, *C. gulo* como espécie-tipo do gênero. Fowler (1910), em resposta a Eigenmann & Ogle (1907) e Eigenmann (1910), salienta que *Evermannolus* é sinônimo objetivo de *Eucynopotamus* e que o grupo erroneamente delimitado como *Eucynopotamus* por Eigenmann (1910) passaria a ser reconhecido como *Galeocharax*, tendo *Cynopotamus gulo* Cope como espécie tipo. Cabe ressaltar que a proposta de Fowler não foi acompanhada de uma discussão sobre as espécies incluídas nem por uma diagnose de *Galeocharax*, o que só ocorreu posteriormente.

A grande maioria dos trabalhos subsequentes à proposição de *Galeocharax* constituem apenas listagens de espécies e não discutiram ou caracterizaram os agrupamentos que incluíam as espécies de *Galeocharax*. Uma discussão um pouco mais ampla foi feita por Schultz (1944: 295), que ressaltou a existência de problemas no que se dizia respeito à nomenclatura e hipóteses de relações feitas para gêneros relacionados à *Charax*, especialmente os gêneros *Cynopotamus*, *Cyrtocharax* (= *Cynopotamus*), *Gilbertolus* e *Eucynopotamus* (= *Roeboides*). Naquele trabalho o autor reconheceu um agrupamento que continha três das quatro espécies hoje incluídas em *Galeocharax* (*G. humeralis*, *G. gulo* e *G. knerii*), porém incluiu todas sob o gênero *Cynopotamus* (juntamente com *C. argenteus*, espécie tipo do gênero). A diagnose desse gênero foi apresentada em uma chave de identificação e incluía, entre diversas outras, as seguintes características: duas séries de dentes na maxila inferior, dentes caninos nas maxilas superior e inferior e “escudo” peitoral não entalhado (i.e. ausência de uma reentrância na margem posterior do cleitro na região anterior à base do primeiro raio da nadadeira peitoral). Estas características são empregadas ainda hoje para diferenciar *Galeocharax* dos gêneros citados acima.

Mesmo reconhecendo um grupo com espécies hoje incluídas em *Galeocharax* e baseando-se em características usadas até hoje como diagnósticas para o gênero, Schultz (1944, 1950) não fez menção ao nome *Galeocharax*, que só foi retomado na literatura por Géry & Vu-Tân-Tuê (1963 a, b) que o consideram como sinônimo de *Acestrocephalus*, um sub-gênero de *Cynopotamus* segundo os autores. Naquele trabalho os autores consideraram como válidas as espécies *Galeocharax humeralis*, *G. gulo* e *G. goeldii* referidas respectivamente como: *Cynopotamus (Acestrocephalus) humeralis*, *Cynopotamus (Acestrocephalus) gulo* e *Cynopotamus (Acestrocephalus) goeldii*. Os autores consideraram *Galeocharax knerii* como sinônimo de *Cynopotamus (Acestrocephalus) humeralis* e propuseram que o nome *Charax goeldii* fosse empregado para uma forma amazônica de com número de escamas na linha lateral intermediário entre *C. humeralis* e *C. gulo*.

Menezes (1976) reconheceu um agrupamento natural que inclui *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* e *Galeocharax* baseando-se na combinação das seguintes características: 1) presença de uma série de ossos circum-orbitais incompleta; 2) número e arranjo dos dentes do pré-maxilar; 3) ausência de rinoesfenóide; 4) estrutura dos rastros branquiais; 5) o tipo de contato entre orbitoesfenóide e paraesfenóide; 6) presença de suprapreopérculo; e 7) presença de escamas ctenóides (i.e. espinóides). O

autor diferenciou *Galeocharax* de *Acestrocephalus* e *Cynopotamus* com base em três características exclusivas: 1) a ausência de uma crista óssea no ectopterigóide, em contraste com *Acestrocephalus* e *Cynopotamus*, que apresentam uma crista com aspecto de lâmina ao longo da face médio-ventral estendendo-se da margem anterior até dois terços do seu comprimento; 2) formato do osso nasal, que em *Galeocharax*, apresenta uma projeção laminar óssea que se estende lateralmente à porção tubular do osso, em contraste com a ausência dessa projeção laminar em *Acestrocephalus* e *Cynopotamus*; e 3) infraorbital 1 mais largo em sua região mediana e consideravelmente mais longo do que a ossificação em *Acestrocephalus* e *Cynopotamus*. Como resultado do maior tamanho, a porção anterior do infraorbital 1 cobre parcialmente a porção posterior do pré-maxilar e a porção ventral do antorbital.

O monofiletismo de *Galeocharax* foi recentemente corroborado por Mattox & Toledo-Piza (2012), em um estudo que incluiu as quatro espécies então consideradas válidas do gênero: *G. knerii*, *G. humeralis*, *G. gulo* e *G. goeldii*. Este táxon formado por estas espécies é suportado, além da presença de uma projeção antero-ventral do infraorbital 1 e da presença da expansão lateral do nasal, que já haviam sido propostas por Menezes (1976), pelas seguintes sinapomorfias: 1) presença de escamas cobrindo os lobos da nadadeira caudal, ao menos parcialmente, na parte mediana da nadadeira; e 2) limite da porção ventral do músculo *levator arcus palatini* estendendo-se até a margem anterior do metapterigóide; e 3) margem anteroventral do cleitro com uma projeção bem desenvolvida direcionada anteriormente. Na análise de Mattox & Toledo-Piza (2012), a ausência de uma crista óssea na superfície ventral do ectopterigóide em *Galeocharax* (vs. presença da crista em *Cynopotamus* e *Acestrocephalus*), resultou como uma sinapomorfia para o gênero, porém com otimização ambígua. Não obstante, esta característica continua sendo útil para diferenciar *Galeocharax* de *Acestrocephalus* e *Cynopotamus*.

Os gêneros *Galeocharax*, *Acestrocephalus* e *Cynopotamus* têm sido considerados filogeneticamente relacionados, porém o arranjo dos três gêneros dentro deste clado difere entre alguns autores. Dos trabalhos mais recentes o de Lucena (1998), que incluiu apenas *G. humeralis* e *G. knerii*, e o de Mattox & Toledo-Piza (2012), propuseram a relação (*Cynopotamus* (*Galeocharax* + *Acestrocephalus*)). Por outro lado, Mirande (2010), que incluiu apenas *G. humeralis* em sua análise propôs a relação (*Acestrocephalus* (*Cynopotamus* + *Galeocharax*)). Oliveira *et al* (2011), em uma análise filogenética de Characidae com base em dados moleculares propuseram que

*Galeocharax* e *Acestrocephalus* formariam um grupo monofilético e que *Cynopotamus* não seria um grupo natural, com pelo menos uma espécie mais relacionada a outros gêneros de Characinae. Dentre os trabalhos citados apenas Mattox e Toledo-Piza (2012) incluíram as quatro espécies de *Galeocharax* então consideradas válidas. Os quatro trabalhos citados também variam no que diz respeito às espécies de *Cynopotamus* e *Acestrocephalus* que foram utilizadas.

Posteriormente à última revisão taxonômica dos três gêneros (Menezes, 1976) somente *Galeocharax* ainda não foi objeto de um estudo taxonômico mais recente. Como resultado de revisões recentes quatro espécies foram adicionadas a *Cynopotamus* e seis a *Acestrocephalus* (Menezes, 1987, 2006, 2007 b).

Taphorn (1992:185) sugeriu a ocorrência de uma possível espécie não descrita de *Galeocharax* na drenagem do rio Apure, bacia do rio Orinoco, Venezuela, contudo devido à sobreposição de alguns caracteres com *G. gulo* e *G. knerii* o autor ressaltou a necessidade de uma comparação mais cuidadosa com exemplares da bacia amazônica para confirmar se esses exemplares representariam mesmo uma espécie não descrita. O número de exemplares de *Galeocharax* depositados em coleções ictiológicas aumentou consideravelmente nas últimas décadas, revelando que a distribuição do gênero é bem mais ampla que a registrada até o momento. Um estudo taxonômico que conte com o exame detalhado do maior número possível de exemplares se faz necessário para determinar quantas e quais espécies podem ser reconhecidas em *Galeocharax*, rever suas características diagnósticas e estimar suas distribuições geográficas.

## Conclusões

- Foram reconhecidas como válidas as espécies: *Galeocharax humeralis* (Valenciennes, 1834); *Galeocharax gulo* (Cope, 1870) e *Galeocharax goeldii* (Fowler, 1913).
- *Galeocharax knerii* é considerado sinônimo júnior de *Galeocharax gulo*
- *Galeocharax humeralis* ocorre nas bacias dos rios Paraguai, baixo rio Paraná e rio Uruguai; *Galeocharax gulo* ocorre nas bacias do rio Amazonas, exceto rio Negro e rio Xingu, bacia do rio Orinoco, dos rios Tocantins e Araguaia e do alto rio Paraná e *Galeocharax goeldii* mostrou distribuição geográfica mais ampla



que o registrado, pelas bacias dos rios Madeira, Madre de Dios, Beni, Guaporé e Mamoré.

- O padrão geográfico da variação morfológica observado neste trabalho difere em parte daquele proposto por Menezes (1976 e 2007a), que reconheceu uma forma para a bacia do alto rio Paraná e outra forma para as bacias do rio Amazonas e do rio Tocantins. O presente trabalho revelou que os exemplares da bacia do rio Tocantins são mais semelhantes aos exemplares da bacia do alto rio Paraná.
- Exemplares da bacia do rio Orinoco são mais semelhantes aos exemplares da bacia do rio Amazonas.

## Referências bibliográficas

- Alcaraz, H. S., Pavanelli, C. S. & Bertaco, V. A. 2009. *Astyanax jordanensis* (Ostariophysi: Characidae), a new species from the rio Iguaçu basin, Paraná, Brasil. *Neotropica Ichthyology*. 7 (2): 185-190.
- Andrade, D. R., Menin, E. & Ribeiro, S. P. 1984. Periodicidade da característica sexual secundária em *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) Pisces, Characidae. *Revista Seiva*. 44: 9–12.
- Apone, F., Oliveira, A. K. & Garavello, J. C. 2008. Composição da ictiofauna do rio Quilombo, tributário do rio Mogi-Guaçu, bacia do alto rio Paraná, sudeste do Brasil. *Biota Neotrop*. 8 (1): 93-107.
- Aramburu, A. S. A. 1953. Contribución a la sistemática de los peces characidos llamados “dientudos”. *Not. Mus. Cienc. Nat. Eva Perón*. 16 (145): 307-320.
- Azpelicueta, M. M. & Garcia, J. O. 2000. A new species of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) from Uruguay river basin in Argentina, with remarks on hook presence in Characidae. *Revue Suisse de Zoologie* 107 (2): 245-257.
- Barthem, R., Goulding, M., Forsberg, B., Cañas, C. & Ortega, H. Aquatic ecology of the rio Madre de Dios. Scientific bases for Andes-Amazon headwaters conservation. Gráfica Bilbos. Lima. 117pp.
- Bogotá-Gregory, J. D. & Maldonado-Ocampo, J. A. 2006. Peces de la zona hidrogeográfica de la Amazonia, Colombia. *Biota Colombiana*. 7 (1): 55-94.
- Boulenger, G. A. 1887. An account of the fishes collected by Mr. C. Buckley in eastern Ecuador. *Proc. Zool. Soc. London*. 8: 274-283.
- Boulenger, G. A. 1898. On a collection of fishes from the Rio Juruá, Brazil. *Trans. Zool. Soc. London*. 14: 421-428.
- Brandão, H.; Toledo, G. M.; Wunderlich, A. C.; Ramos, I. P.; Carvalho, E. D. & Silva, R. J. 2013. Occurrence of *Braga cigarra* (Cymothoidae) parasitizing *Galeocharax knerii* (Characidae) from affluents of Jurumirim reservoir, Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.* 22 (2): 292-296.
- Brandão, H., Vidotto-Magnoni, A. P., Ramos, I. P. & Carvalho E. D. 2009. Assessment of the ichthyofauna in stretches under the influence of Salto Grande Reservoir (Middle Paranapanema River, SP/PR, Brazil). *Acta Limnol. Bras.* 21 (4): 452-463.
- Britski, H.A., de Silimon, K. Z. S. & Lopes, B.S. 1999. Peixes do Pantanal. Manual de identificação. Embrapa-SPI, Corumbá, 184 pp.
- Buckup, P. A.; Menezes, N. A. & Ghazzi M. S. 2007. Catálogo de Peixes de Água Doce do Brasil. Museu Nacional. Rio de Janeiro. 195pp.
- Camelier, P. & Zanata, A. M. 2014. A new species of *Astyanax* Baird & Girard (Characiformes: Characidae) from rio Paraguaçu basin, Chapada Diamantina, Bahia, Brazil, with comments on bony hooks on all fins. *Journal of Fish Biology*. 84: 475-490.

Collette, B. B. 1977. Epidermal breeding tubercles and bony contact organs in fishes. IN Spearman, R. I. C. (Ed). Comparative Biology of the Skin. *Symposia of the Zoological Society of London* 39. p. 225-268.

Cope, E. D. 1870. Contribution to the ichthyology of the Marañon. *Proc. Amer. Philos. Soc. Philadelphia*. 11: 559-570.

Copatti, C. E., Zanini, L. G. & Valente, A. 2009. Ictiofauna da microbiologia do rio Jaguari, Jaguari/RS, Brasil. *Biota Neotrop.* 9 (2).

Eigenmann, C. H. 1903. New genera of South American fresh-water fishes, and new names for some old genera. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 45: 144-148.

Eigenmann, C. H. 1907. Fowler's "Heterognathous Fishes" with a note on the Stethaprioninae. *Amer. Nat.* 41 (492): 767-772.

Eigenmann, C. H. 1910. Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. IN Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia 1896-1899. *Zoology*. 3 (4) 375-511.

Eigenmann, C. H. & Allen, W. R. 1942. Fishes of Western South America. Univ. of Kentucky. Lexington. 494pp.

Egenmann, C. H. & Eigenmann, R. S. 1891. A catalogue of the fresh-water fishes of South America. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 14: 1-81.

Eigenmann, C. H., McAtee, W. L. & Ward, D. P. 1907. On further collections of fishes from Paraguay. *Ann. Carnegie. Mus.* 4 (7): 110-157.

Eigenmann, C. H. & Norris, A. A. 1900. Sobre alguns peixes de S. Paulo, Brasil. *Rev. Mus. Paulista*. 4: 349-362.

Eigenmann, C. H. & Ogle, F. 1907. An annotated list of characin fishes in the United States National Museum and the Museum of Indiana University, with descriptions of new species. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 33 (1556): 1-36.

**Eschmeyer, W. N. & Fong, J. D. Species by Family/Subfamily.** (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>). **Electronic version.**

Fink, W. L. & Weitzman, S. H. 1974. The so-called cheirodontin fishes of Central America with description of two new species (Pisces, Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 172: 1-46.

Fowler, H. W. 1901. Note on the Odontostomidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 53: 211-212.

Fowler, H. W. 1904. Note on the Characinidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 56: 119.

Fowler, H. W. 1907. Further knowledge of some heterognathous fishes. Part II. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 58: 431-483.

Fowler, H. W. 1910. The proper restriction of *Eucynopotamus*. *Science* 31 (803): 790.

- Fowler, H. W. 1913. Fishes of the Madeira River, Brasil. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 65 (3): 517-579.
- Fowler, H. W. 1940. A collection of fishes obtained by Mr. William C. Morrow in the Ucayali River Basin, Peru. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. v. 91 (for 1939): 219-289.
- Fowler, H. W. 1945. Los peces del Peru. Catalogo sistematico de los peces que habitan em aguas peruanas. Mus. Hist. Nat. Javier Prado. Univ. Mayor de San Marcos. Lima. 298pp.
- Fowler, H. W. 1950. Os peixes de água doce do Brasil. *Arq. Zool. São Paulo*. 6: 205-404.
- Freitas, I. S., Lucinda P. H. F., Soares, A. B., Pelicice, F. M. & Akama, A. 2009. Variações espaciais na estrutura da ictiofauna entre os ambientes do reservatório de Peixe angical. IN Agostinho, C. S., Pelicica, F. M. & Marques, E. E. (Orgs.) Reservatório de Peixe Angical. Bases ecológicas para o manejo da ictiofauna. Rima Editora. São Carlos. p 41-49.
- Garutti, V. 1990. Caráter sexual secundário em *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae), relacionado às nadadeiras anal e pélvicas. *Naturalia*. 15: 109–119.
- Gandini, C. V., Boratto, I. A., Fagundes, D. C. & Pompeu, P.S.; 2012; Estudo da alimentação dos peixes no rio Grande à jusante da usina hidrelétrica de Itutinga, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia, Sér. Zool*. 102 (1): 56-61.
- Galvis, G., Mojica, J. I., Duque, S. R., Castellanos, C., Sánchez-Duarte, P., Arce, M., Gutiérrez, A., Jiménez, L. F., Santos, M., Vejarano, S. Arbeláez, F., Prieto, E. & Leiva, M. 2006. Peces del medio Amazonas: Region de Leticia. Conservación Internacional. Editorial Panamericana formas e Impresos. Bogotá. 548pp.
- Garman, S. W. 1890. On the species of the genus *Chalcinus* in the Museum of Comparative Zoology at Cambridge, Mass. USA. On the species of *Gasteropelecus*. On the species of *Cynopotamus*. On the species of the genus *Anostomus*. *Bull Essex Inst., Salem*. 22 (1-3): 1-23.
- Gealh, A. M. 2007. Ictiofauna dos rios Fortaleza, Iapó, alto e médio Tibagi. IN Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná. Melo, M. S., Moro, R. S. & Guimarães (orgs.) Ponta Grossa. Editora UEPG, 230pp.
- Géry, J. 1972. Corrected and suplemented descriptions of certain characoid fishes described by Henry W. Fowler, with revisions of several of their genera. *Studies on the Neotropical Fauna*. 7: 1-35.
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. T.F.H. Publications, Neptune City, 672 pp.
- Géry, J. & Vu-Tân-Tuê, 1963a. Définitions de *Cynopotamus* Val. et genres voisins (Pisces, Characoidei). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*. (2) 35 (2): 143-150.
- Géry, J. & Vu-Tân-Tuê, 1963b. Définitions de *Cynopotamus* Val. et genres voisins (Pisces, Characoidei). Suite. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*. (2) 35 (3): 238-246.

- Godoy, M.P. 1975. Peixes do Brasil: subordem Characoidei. v. II, Franciscana, Piracicaba. 397 pp.
- Goeldi, E. A. 1898. Primeira contribuição para o conhecimento dos peixes do vale do Amazonas e das Guianas. Estudos ichthyológicos dos anos 1894-1898. *Bol. Mus. Paraense*. 2: 443-488.
- Goulding, M., Cañas, C., Barthem, R., Forsberg, B. & Ortega, H. 2003. Amazon Headwaters. Rivers, wildlife and conservation in Southeastern Peru. Gráfica Bilbos, Lima 198 pp.
- Gomiero, L. M. & Braga, F. M. S. 2006. List of species. Fish, Corumbataí and Jacaré-Pepira river basins, São Paulo state, Brazil. *Check List*. 2 (1): 57-67.
- Gonçalves, T. K., Azevedo, M. A., Malabarba, L. R. & Fialho, C. B. 2005. Reproductive biology and development of sexually dimorphic structures in *Aphyocharax anisitsi* (Ostariophysi: Characidae). *Neotropical Ichthyology* 3: 433-438.
- Graça, W. J. & Pavanelli, C. S. 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá. EDUEM. 241 pp.
- Günther, A. 1864. Catalogue of fishes in the British Museum. 5: XXII + 455pp.
- Júlio Jr., H. F., Cunico, A. M., Gubiani, E. A., Fernandes, R., Dias, R. M., Graça, W. J. & Gomes, L. C. 2003. Ictiofauna. 77-99. IN Agostinho, A. A., Thomaz, S. M., Rodrigues, L. & Gomes, L. C. A Planície de Inundação do alto rio Paraná. Relatório 2003. Nupelia. UEM.
- Kner, R. 1860. Zur Familie Characinen. II. Folge der ichthyologischen Beiträge. *Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*. 18: 9-62.
- La Monte, F. 1935. Fishes from the Rio Juruá and Rio Purus, Brazilian Amazonas. *Amer. Mus. Novit.* 784: 1-8.
- Langeani, F., Castro, R. M. C., Oyakawa, O. T., Shibatta, O. A., Pavanelli, C. S. & Casatti, L. 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotrop.* 7 (3): 181-197.
- Langeani, F. & Rêgo, A. C. L. 2014. Guia ilustrado dos peixes da bacia do rio Araguari. Uberlândia. Grupo de Mídia Brasil Central. 195pp.
- Lasso, C. A., Mojica, J. I., Usma, J. S., Maldonado-Ocampo, J. A., DoNascimento, C., Taphorn, D. C., Provenzano, F., Lasso-Alcalá, O. M., Galvis, G., Vásquez, L., Lugo, M., Machado-Allison, A., Royero, R., Suárez, C. & Ortega-Lara, A. 2004. Peces de la cuenca del río Orinoco. Parte I: lista de especies y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana*. 5 (2): 95-158.
- Le Bail, P. Y., Covain, R., Jégu, M., Fisch-Muller, S., Vigouroux, R. & Keith, P. 2012. Updated checklist of the freshwater and estuarine fishes of French Guyana. *Cybium*. 36 (1): 239-319.
- Lima, F.C.T. 2001. Revisão taxonômica do gênero *Brycon* Müller & Troschel, 1844, dos rios da América do Sul cisandina (Pisces, Ostariophysi, Characiformes,

Characidae). Dissertação de mestrado, não publicada. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 312 pp.

Lima, F. C. T., Pires, T. H. S., Ohara, W. M., Jerep, F. C., Carvalho, F. R., Marinho, M. M. F. & Zuanon, J. 2013 Characidae. IN Queiroz, L. J., Torrente-Vilara, G., Ohara, W. M., Pires, T. H. S., Zuanon, J. & Doria, C. R.C. Peixes do rio Madeira v I. Dialeto Latin American Documentary. São Paulo 399pp.

López, H. L., Menni R. C. & Miquelarena, A. M. 1987. Lista de los peces de agua Dulce de la Argentina. *Biología Acuática* n° 12. Instituto de Limnología “Dr. Raúl A. Ringuelet”. 36pp.

López, H. L., Miquelarena, A. M. & Menni, R. C. 2003. Lista comentada de los peces continentales. *ProBiota, Série Técnica y Didáctica*. 5: 1-85.

Lowe-McConnell, R. H. 1991. Natural history of fishes in Araguaia and Zingu Amazonian tributaries, Serra do Roncador, Mato Grosso, Brazil. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*. 2 (1): 67-82.

Lucena, C. A. S. 1998. Relações filogenéticas e definição do gênero *Roeboides*, Günther (Ostariophysi; Characiformes; Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Sér. Zoologia*. 11: 19-59.

Lucena, C. A. S. & Menezes, N. A. 2003. Subfamily Characinae. IN: Reis, R. E.; Kullander, S. O. & Ferraris Jr., C. J. (orgs). Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Edipucrs. p.200-208.

Magalhães, A. L. B.; Bazzoli, N.; Santos, G. B. & Rizzo, E. 2004. Reproduction of the South American dog fish characid, *Galeocharax knerii*, in two reservoirs from upper Paraná River basin, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 70: 415-425.

Malabarba, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). IN Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena Z. M. S. & Lucena C. A. S. (Eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre. EDIPUCRS. p. 193-233.

Malabarba, L. R. & Weitzman, S. H. 2003. Description of a new genus with six new species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*. 16: 67–151.

Maldonado-Ocampo, J. A., Vari, R. P. & Usma, J. S. 2008. Checklist of the Freshwater Fishes of Colombia. *Biota Colombiana*. 9 (2): 143-237.

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.

Menezes, N. A. 1976. On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characidae). *Arquivos de Zoologia, São Paulo*. 28 (2): 1-91.

- Menezes, N.A. 1987. Three new species of the characid genus *Cynopotamus* Valenciennes, 1849, with remarks on the remaining species (pisces, Characiformes). *Beaufortia*, 37, 1–9.
- Menezes, N. A. 2006. Description of Five new species of *Acestrocephalus* Eigenmann and redescription of *A. sardina* and *A. boehlkei* (Characiformes, Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 4 (4): 385-300.
- Menezes, N. A. 2007a. *Charax goeldii* Fowler, 1913 a valid species of *Galeocharax* Fowler (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* 5 (1): 21-24.
- Menezes, N. A. 2007b. A new species of *Cynopotamus* Valenciennes, 1849 (Characiformes, Characidae) with a key to the species of the genus. *Zootaxa*. 1635: 55-61.
- Mérona, B., Juras, A. A., Santos, G. M. & Cintra, I. H. A. 2010. Os peixes e a pesca no baixo rio Tocantins: vinte anos depois da UHE Tucuruí. Eletronorte. 208 pp.
- Milko, P. Peixes do rio Paranapanema. Horizonte Geográfico, São Paulo. 112 pp.
- Mirande, J. M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*. 8 (3): 385-568.
- Mojica, J. I., Galvis, G., Arbeláez, F., Santos, M., Vejarano, S., Prieto-Piraquive, E., Arce, M., Sánchez-Duarte, P., Castellanos, C., Gutiérrez, A., Duque, S. R., Lobón-Cerviá, J. & Granado-Lorencio, C. 2005. Peces de la Cuenca Del Río Amazonas em Colombia: Región de Leticia. *Biota Colombiana*. 6 (2): 191-210.
- Monteiro, A. S., Oliveira, A. H. M., Pelicice, F. M. & Oliveira, R. J. 2009. Alterações na disponibilidade de recursos alimentares e na dieta das principais espécies de peixes. IN Agostinho, C. S., Pelicica, F. M. & Marques, E. E. (Orgs.) Reservatório de Peixe Angical. Bases ecológicas para o manejo da ictiofauna. Rima Editora. São Carlos. p 77-86.
- Müller, J. & Troschel, F. H. 1844. Synopsis generum et specierum familiae Characinorum. *Arch. Naturgesch.* 10 (1): 81-99.
- Müller, J. & Troschel, F. H. 1845. Horae Ichthyologicae. Beschreibung und Abbildung neuer Fische. Die Familie der Characinen, Erstes und Zweites Heft. Viet & Comp. Berlin 40pp.
- Neuberger, A. L., Marques, E. E., Agostinho, C. S. & Pelicice, F. M. 2009. Variações espaciais na atividade reprodutiva de peixes na área de influência do reservatório de Peixe Angical. IN Agostinho, C. S., Pelicica, F. M. & Marques, E. E. (Orgs.) Reservatório de Peixe Angical. Bases ecológicas para o manejo da ictiofauna. Rima Editora. São Carlos. p 59-68.
- Oliveira, C.; Avelino, G. S.; Abe, K. T.; Mariguela, T. C.; Benine, R. C.; Ortí, G.; Vari, R. P. & Castro, R. M. C. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology*. 11: 275.
- Ortega, H.; Hidalgo, M.; Trevejo, G.; Correa, E.; Cortijo, A. M.; Meza, V. & Espino, J. 2012. Lista anotada de lós peces de águas continentales de Perú. Estado actual Del

conocimiento, distribución y aspectos de conservación. Lima. Ministerio Del Ambiente. 56pp.

Ortega, H., Mojica, J. I., Alonso, J. C. & Hidalgo, M. 2006. Listado de los peces de la cuenca del río Putumayo em su sector colombo-peruano. *Biota Colombiana*. 7 (1): 95-112.

Ortega, H & Vari, R. P. 1986. Annotated Checklist of th Freshwater Fishes of Peru. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 437. 25pp.

Pearson, N. E. 1937. The fishes of the Atlantic and Pacific slopes near Cajamarca, Peru. *Proc. California Acad. Sci.* (4) 23 (7): 87-98.

Pelicice, F. M., Akama, A., Oliveira, R. J. & Silva, D. S. 2009 Padrões espaciais e temporais na distribuição d ictiofauna, antes e após a formação do reservatório de Peixe Angical. IN Agostinho, C. S., Pelicica, F. M. & Marques, E. E. (Orgs.) Reservatório de Peixe Angical. Bases ecológicas para o manejo da ictiofauna. Rima Editora. São Carlos. p 29-39.

Pellegrin, J. 1899. Note sur les poissons recueillis oar M. F. Geay dans l'Apuré et ses affluentes. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*. 5: 156-159.

Pellegrin, J. 1909. Characinidés américains nouveaux de la collection du Muséum d'Histoire Naturelle. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*. 15 (1): 12-14.

Perugia, A. 1891. Appunti sopra alcuni sud-americani conservati nel Museo Civico di Storia Naturale di Genova. *Ann. Mus. Civ. Storia Nat. Genova. serie 2*. 10: 605-657.

Perugia, A. 1897. Di alcuni pesci raccolti in Bolivia dal Prof. Luigi Balzan. *Ann. Mus. Civ. Storia Nat. Genova*. 18: 16-27.

Petry, A. C., Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. 2003. Spatial variation of the fish assemblage structure from the upper rio Paraná floodplain, Brazil, in a dry year. *Acta Limnol. Bras*. 15 (1): 1-13.

Planquette, P., P. Keith & P.-Y. Le Bail. 1996. Atlas des poissons d'eau douce de Guyane. (tome 1). Collection du Patrimoine Naturel, vol. 22. IEGB – M.N.H.N., INRA, CSP, Min.Env., Paris, 429 pp.

Rapp Py-Daniel, L., Deus, C. P. Ribeiro, O. & Sousa, L. M., Capítulo 8 Peixes. IN Rapp Py-Daniel, L., Deus, C. P., Henriques, A. L., Pimpão, D. M. & Ribeiro O.M. (Orgs.). Biodiversidade do médio Madeira: bases científicas para propostas de conservação. INPA. Manaus. 89-125.

Ribeiro Neto, F. B.; Höfling, J. C.; Ferreira, L.I. & Romano, C.E. A. 1998. Distribuição e alimentação de *Galeocharax knerii* no reeservatório de Salto Grande, macro-regiões de Campinas, SP. *Bioikos*. 12 (2): 19-25.

Schultz, L. P. 1944. The fishes of the family Characinidae from Venezuela, with descriptions of seventeen new forms. *Proc. U. S. Natl. Mus.* 95 (3181): 235-367

Schultz, L. P. 1950. Review of thirteen genera of South America fishes in the subfamilies Cynodontinae, Hepsetinae and Characinae, with description of a new *Cyrthocharax*. *Stud. Honoring T. Kincaid*, University of Washington, 43-73 pp.



- Shibatta, O. A. & Dias, J. H. P. 2006. 40 peixes do Brasil: CESP 40 anos. Doiis. Rio de Janeiro. 208 pp.
- Steindachner, F. 1878. Zur Fisch-Fauna des Magdalenen Stromes. *Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien.* 39: 19-78.
- Sverlij, S. B., Schenke, R. L. D., López, H. L. & Ros A. E. 1998. Peces del rio Uruguay. Guia ilustrada de las especies mas comunes del río Uruguay inferior y El embalse de Salto Grande. Publicaciones de la Comission Administradora del río Uruguay. 89pp.
- Taphorn, D. C. 1992. The characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. Biollania, Edición Especial n° 4. Monografias Cientificas Del Museo de Ciencias Naturales. 537 pp.
- Taylor, W. R. & van Dyke, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bony and cartilage study. *Cybium* 9 (2): 107-119.
- Teixeira, T. F. 2010. Revisão taxonômica das espécies de *Hyphessobrycon* Durbin do grupo rosáceo (Ostariophysi; Characiformes; Characidae): comentários sobre a biologia reprodutiva do grupo. Dissertação de mestrado, não publicada. Intituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 144pp.
- Santos, G. M., Mérona, B., Juras, A. A. & Jégu, M. 2004. Peixes do baixo rio Tocantins: 20 anos depois da Usina Hidrelétrica de Tucuruí. Eletronorte. Brasília 216 pp.
- Seindachner, F. 1878. Zur Fisch-Fauna des Magdalen Stromes. *Denkschr.k. Akad.Wiss.Wien* 39: 19-78.
- Silvano, R. A. M., Oyakawa, O. T., Amaral, D. B. & Begossi, A. 2001. Peixes do Alto rio Juruá. Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 301 pp.
- Valenciennes, A. 1834. IN D'Orbigny, Voyage dans l'Amérique Méridionale, Poissons, prancha 11, figura 2.
- Valenciennes, A. 1849. IN Cuvier & Valenciennes, Histoire Naturelle des Poissons. 22: XX + 92 + 322 pp.
- Vaz, M. M., Torquato, V. C & Barbosa, N. D. C. 2000. Guia ilustrado de peixes da bacia do rio Grande. CEMIG/CETEC. Belo Horizonte. 144 pp.
- Zaniboni-Filho, E. Z., Meurer, S., Shibatta, O. A. & Nuñez, A. P. O. 2004. Catálogo Ilustrado de peixes do alto rio Uruguai. Editora da Universidade federal de Santa Catarina. Florianópolis. 128 pp.
- Zayas, M. A. & Cordiviola, E. 2007. The conservation state of Characidae fish (Pisces: Characiformes) in área of the Plata basin, Argentina. *Gayana.* 71(2): 178-186.
- Zeinad, A. K. & Prado, R. A. 2012. Peixes fluviais do Brasil: espécies esportivas. Pescaventura. São Paulo 360 pp.