



EVOLUÇÃO DA ICTIOFAUNA DE RIACHOS SUL-AMERICANOS (CASTRO, 1999) REVISITADO APÓS MAIS DE DUAS DÉCADAS

*Ricardo Macedo Corrêa e Castro¹**

¹ Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, Avenida dos Bandeirantes, nº 3900, CEP 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brasil.

E-mail: ricmccastro@gmail.com (*autor correspondente)

Resumo: Passados pouco mais de 20 anos desde a primeira publicação de Castro (1999), o conhecimento da ictiofauna de águas doces sul-americanas, em especial aquela do Brasil, aumentou espetacularmente. Tal aumento se deu, tanto no que diz respeito ao conhecimento de sua diversidade taxonômica – em 1999, com base em diversas fontes da literatura científica, foi estimado um total de 2.800 espécies de peixes de água doce sul-americanas e atualmente um total próximo de 3.500 espécies é seguramente conhecido somente do Brasil -, quanto ao conhecimento de sua evolução e, também, ecologia. Consequentemente, todas as hipóteses originalmente propostas em Castro (1999) são reexaminadas e discutidas criticamente aqui à luz de todo esse novo conhecimento acumulado nas últimas duas décadas. A hipótese original de 1999, de que o pequeno porte adulto das espécies seja um padrão geral evolutivo compartilhado pelas ictiofaunas de riachos sul-americanos, foi firmemente corroborada por diversos estudos realizados em muitas regiões do Brasil. Não obstante, os diversos padrões associados à maioria das espécies de peixes de riacho propostos originalmente são discutidos, neste artigo, à luz do novo conhecimento acumulado sobre as suas biologia e ecologia. Da mesma forma, o possível papel da heterocronia na evolução de peixes de riacho é analisado criticamente no contexto do grande avanço ocorrido na compreensão das relações filogenéticas dos táxons componentes da ictiofauna neotropical de água doce, utilizando principalmente a família Characidae como possível modelo. Finalmente, uma ideia intrigante e recente do papel da fisiologia respiratória na determinação, tanto do porte, quanto dos padrões de ocupação ambiental por parte dos peixes teleósteos, é examinada com relação ao seu possível papel na evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos.

Palavras-chave: Peixes de pequeno porte; evolução; pedomorfose; vicariância; cabeceiras fluviais.

EVOLUTION OF ICHTHYOFAUNAS (CASTRO, 1999) OF SOUTH AMERICAN STREAMS REVISITED AFTER MORE THAN TWO DECADES: GENERAL STANDARDS AND POSSIBLE CAUSAL PROCESSES:

A little more than 20 years after the first publication of Castro (1999), the knowledge of the South American freshwater ichthyofauna, especially that of Brazil, has increased dramatically. This increase occurred both in terms of knowledge of its taxonomic diversity - in 1999, based on various sources in the scientific literature, a total of 2,800 species of South American freshwater fish was estimated, and a total of near 3,500 species it is currently known from Brazil alone - as to the knowledge of its evolution and also ecology. Consequently, all the hypotheses originally proposed in that paper are reexamined and critically discussed here considering this new knowledge accumulated in the past nearly two decades. Although the original 1999 hypothesis that the small adult size of their respective species is a general

evolutionary pattern shared by the South American stream ichthyofauna has been firmly corroborated by several studies carried out in many regions of Brazil, the different patterns associated with most of the species of stream fish originally proposed are discussed in this chapter in the light of the new accumulated knowledge about their biology and ecology. Likewise, the possible role of heterochrony in their respective evolution is critically analyzed in the context of the great advance that has occurred in understanding the phylogenetic relationships of component taxa of freshwater neotropical ichthyofauna, using mainly the family Characidae as a possible model. Finally, a recent intriguing idea of the role of respiratory physiology in determining both the maximum size of teleost fish and their patterns of environmental occupation is examined in relation to its possible effect in the evolution of South American stream ichthyofauna.

Keywords: Small size fish; evolution; heterochrony; vicariance; headwater streams.

INTRODUÇÃO

Uma vez que este texto é destinado não somente aos profissionais da área, mas também aos estudantes de graduação e pós-graduação, achei pertinente compartilhar aqui com os leitores e leitoras como comecei a trilhar o caminho que me levou à autoria do mesmo. Por que dediquei a maior parte da minha vida ao estudo dos peixes, principalmente os que vivem em pequenos riachos? Talvez você, leitora ou leitor, se pergunte por que falar disso em um capítulo científico como esse? A razão é que daí vem minha motivação fundamental para escrevê-lo – o encantamento que esses ambientes e seus habitantes mais evidentes e notáveis – os seus peixes – são capazes de causar em alguém que saiba que eles existem e os conheça mais intimamente.

Tive a sorte de nascer e viver na cidade do Rio de Janeiro, Brasil, até a conclusão do meu curso superior de biologia na Universidade Federal do Rio de Janeiro, na maior parte do tempo morando a uma pequena distância do mar. Sorte porque, para alguém desde cedo curioso e interessado pelo mundo natural como eu, e em especial na época em que nasci, na década de 50 do século passado, o Rio de Janeiro oferecia oportunidades únicas de contato direto, e relativamente fácil, com aspectos esplendorosos da natureza – de um lado, o oceano Atlântico, sob a forma da Baía de Guanabara e as múltiplas e variadas praias do Rio de Janeiro e a adjacente Niterói, e do outro a Mata Atlântica que cobre as encostas das montanhas cariocas e fluminenses e, muito importante, seus múltiplos riachos e rios de pequenos porte, límpidos, correntosos, com águas frias e refrescantes.

Provavelmente devido a sua presença vasta e hegemônica no Rio, o mar foi minha primeira fonte de encantamento; primeiro atormentando pescadores profissionais no final dos muitos arrastões que ocorriam comumente nas praias cariocas para saber o nome dos peixes e outros bichos que vinham na rede; depois os pobres pescadores amadores de linha com o mesmo propósito; e finalmente fazendo mergulho livre e caça subaquática.

Durante a maior parte desses tempos iniciais do meu caminho para o estudo formal dos peixes – a ictiologia – muito pouca atenção dei aos ambientes de riachos de águas límpidas da Mata Atlântica por acreditar, como a maioria das pessoas, e talvez também você, leitor ou leitora, que em ambientes com dimensões tão modestas, e muitas vezes mais difíceis de atingir, em comparação com os do mar, que não deveria haver nada ali que valesse a pena enfrentar a água fria e correntosa desses riachos! Mas, ao iniciar meu curso de biologia, já dominava perfeitamente o mergulho livre, tendo inclusive todo o equipamento para isso.

Movido pelo desejo de explorar mais e mais a natureza, e confesso, já meio cansado dos ambientes marinhos costeiros, resolvi fazer mergulho livre em um trecho do rio Guapiaçu, um curso de água encantador, com águas límpidas e correntes, afluente do rio Macacu, que deságua na Baía de Guanabara, vindo das suas nascentes nas montanhas da Serra do Mar (Figura 1). Sem muitas expectativas, me equipei e entrei num dos seus trechos mais fundo e heterogêneo, contendo poços, corredeiras e pequenas praias. A sensação foi tão maravilhosa e estupefacente, que moldou a minha vida profissional desde então! O que fora



Figura 1. Rio Guapiaçu, em Cachoeiras de Macacu, RJ, sudeste do Brasil. Foto: SOS Mata Atlântica, domínio público.

Figure 1. River Guapiaçu, at Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. Photo: SOS Mata Atlântica, public domain.

d'água parecia ser um local com dimensões físicas relativamente acanhadas, com um ambiente simples e biologicamente pobre, dentro da água, equipado para enxergar como os peixes, revelou-se um mundo em si próprio, amplo e complexo, habitado por várias espécies de peixes, de diversas formas e tamanhos, embora nenhuma delas de porte médio ou grandes. Ali ocorriam diversas formas de lambaris caracídeos, a maioria de cor de fundo prateada (Figura 2), geralmente formando cardumes ágeis e rápidos, brilhantes nos feixes de luz do sol subaquáticos; ou vários tipos de cascudos loricarídeos, protegidos por suas armaduras lindamente ornamentadas e cripticamente coloridas, agarrados às rochas, galhadas ou capins marginais submersos por meio de suas bocas de ventosa, ou mesmo semienterrados e disfarçados na areia grossa das corredeiras; os lindíssimos cascudinhos limpa-fundos calicitídeos (Figura 3), fuçando o

fundo com seus focinhos dotados de barbilhões sensoriais em busca de larvas aquáticas de insetos, seu alimento principal. E muitas outras espécies, todas a seu modo fascinantes e encantadoras, sobre as quais não vou falar para não testar a paciência dos leitores e leitoras... É suficiente dizer que, o encantamento e beleza dessa experiência, mudou para sempre minha percepção sobre os pequenos rios e riachos, assim como espero que este artigo de alguma forma lhes instigue a olhá-los, se já não for o caso, com olhos curiosos e apaixonados como os meus!

Como fui convidado para redigir este artigo para a nova edição do Volume Especial de Ecologia de Peixes de Riacho da *Oecologia Australis*, achei apropriado intitulá-lo “Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos (Castro 1999) revisitado após mais de duas décadas”. Sendo assim, pelo menos *grosso modo*, seguirei a estrutura geral de Castro (1999).



Figura 2. Exemplar de *Mimagoniates microlepis* (Characiformes, Characidae) em aquário, no campo. Foto: Ricardo M. C. Castro.

Figure 2. A specimen of *Mimagoniates microlepis* (Characiformes, Characidae) in an aquarium field photograph. Photo: Ricardo M. C. Castro.

Em 1999, usei como exemplos da ictiofauna característica de riacho o conjunto de espécies de peixes coletados em quatro riachos brasileiros escolhidos como exemplos, dois deles pertencentes a drenagens costeiras

independentes (Costa 1987, Sabino & Castro 1990), e dois outros pertencentes à bacia de drenagem do alto rio Paraná (Uieda 1983, 1984, Castro & Casatti 1997), todos localizados na região sudeste do Brasil, cuja ictiofauna é a melhor conhecida



Figura 3. Exemplares de *Scleromystax barbatus* no seu ambiente natural. Foto: Ricardo M. C. Castro.

Figure 3. Specimens of *Scleromystax barbatus* (Siluriformes, Callichthyidae) in their natural environment. Photo: Ricardo M. C. Castro.

e estudada até os dias de hoje (ver Azevedo *et al.* 2010). Nos quatro casos, a metodologia empregada para coleta de exemplares e informações me levou a crer que os resultados obtidos para essas comunidades (expurgados os dados referentes às raras espécies introduzidas) refletiam a realidade biológica dos aspectos estudados. Foi a partir das informações contidas nos trabalhos citados anteriormente que inferi uma série de padrões evolutivos gerais encontrados, a partir dos quais postulei possíveis processos causais dos mesmos (Castro 1999).

Passo agora ao trabalho propriamente dito onde, após os Aspectos Metodológicos, apresento uma breve atualização descritiva da ictiofauna sul-americana quanto à sua composição e diversidade taxonômica/filética e grau geral de conhecimento sistemático e, em seguida, discuto os principais padrões e processos evolutivos propostos em 1999, à luz do progresso feito pela ictiologia nos últimos 21 anos. Termino com uma síntese geral das conclusões principais e de algumas sugestões de trabalhos e abordagens metodológicas potencialmente proveitosas.

ASPECTOS METODOLÓGICOS

A definição de riacho utilizada aqui será a mesma proposta em Castro (1999), reafirmada em Castro & Polaz (2020), e aceita em um importante trabalho recente sobre a diversificação dos peixes neotropicais de água doce (Albert, Tagliacollo & Dagosta 2020). Assim, o termo riacho, como utilizado aqui, deve ser visto no contexto dos quatro riachos inseridos na Mata Atlântica legal e supracitados e refere-se àquelas partes de um sistema fluvial qualquer, idealmente pouco ou não alterado pela ação antrópica deletéria. Pelo conceito de Continuidade de Rios (Vannote *et al.* 1980, Peres Neto *et al.* 1994), devido à presença de vegetação ripária bloqueando total ou parcialmente a incidência direta de luz solar, a produção primária autotrófica local é baixa, sendo a comunidade lótica predominantemente heterotrófica, dependendo maciçamente da importação de material orgânico alóctone para subsistir. Já nos corpos de água corrente de maior porte, de modo geral, uma maior insolação possibilita a existência de algas e macrófitas, levando a uma produção primária local

relativamente maior, tornando a comunidade lótica menos dependente da importação de matéria orgânica para sua subsistência. O ponto onde um riacho muda de heterotrófico para autotrófico depende primariamente do nível de sombreamento e, portanto, da presença, densidade e posição da vegetação ripária, que por sua vez dependem do tipo de vegetação dominante na área, latitude, altitude e estrutura física do riacho. Ainda no contexto dos quatro riachos de Mata Atlântica analisados, de tal ponto geralmente localiza-se em rios de ordem igual ou menor que quatro (*sensu* Strahler 1957), apresentando dimensões físicas relativamente reduzidas, vegetação ripária densa, correnteza relativamente forte, fundo irregular formado predominantemente por areia grossa, cascalho e rochas, água transparente e fria, alternância de poços e trechos de corredeira e boa quantidade de folhiço em decomposição acumulado no fundo dos poços e remansos.

Em 1999, usei como exemplos da ictiofauna característica de riacho o conjunto de espécies de peixes coletados naqueles quatro riachos brasileiros escolhidos como exemplos. A partir das informações contidas nos trabalhos citados anteriormente e dentro dos possíveis padrões evolutivos gerais examinados que permitissem identificar uma dada ictiofauna como sendo de riacho por outros critérios que não simplesmente ter sido coletada neste tipo de ambiente, no caso fidelidade ambiental (residentes *vs* não residentes), composição e estrutura taxonômica, porte médio dos peixes adultos, inferi que somente a dominância absoluta de espécies de pequeno porte revelou-se um padrão comum aos quatro riachos estudados, com os consequentes padrões evolutivos associados ao pequeno porte das espécies componentes de suas ictiofaunas enumerados na Tabela 1.

Quanto aos possíveis processos evolutivos causais, propus que, a) os ambientes de riacho tenham exercido uma série de pressões seletivas favorecendo o porte pequeno das espécies componentes de suas ictiofaunas e que, b) por sua vez, estas espécies, provavelmente por uma combinação de uma longa história geológica das bacias hidrográficas sul-americanas, com vicariância seguida de especiação alopátrica, multiplicaram-se e diferenciaram-se, gerando

Tabela 1. Padrões evolutivos associados ao pequeno porte das espécies componentes das ictiofaunas de quatro riachos escolhidos como caso de estudo na primeira versão desse artigo (Castro 1999).

Table 1. *Evolutionary patterns associated with the small size of the species composing the ichthyofaunas of four streams chosen as a case study in the first version of this article (Castro 1999).*

a	número elevado de caracteres morfológicos “reduativos”, aparentemente pedomórficos, geralmente presentes.
b	elevado grau de endemismo, provavelmente associado a uma baixa capacidade de dispersão geográfica.
c	ciclos de vida curtos e estratégias reprodutivas (tendendo ao tipo r) adequadas à rápida ocupação ou reocupação de ambientes ecologicamente muito instáveis como os riachos.
d	utilização, permanente ou esporádica, dos muitos microambientes existentes nos riachos como abrigo contra predadores de porte maior.
e	predominância de insetos terrestres e aquáticos de porte reduzido na sua alimentação.

a fração maior da diversidade ictiofaunística continental sul-americana: os peixes teleósteos de pequeno porte.

CONCLUSÕES

A ictiofauna sul-americana

Em 1999, por falta de trabalhos como a última listagem de peixes de água doce das Américas do Sul e Central (CLOFFSCA) (Reis *et al.* 2003), ou o Catálogo de Peixes de Eschmeyer, da California Academy of Sciences (Fricke, Eschmeyer & van der Laan 2020), fiz uma estimativa conservadora da diversidade taxonômica da ictiofauna de águas doces sul-americanas com base em Fowler (1954), Goldstein (1973), Gèry (1977), Burgess (1989) e Nelson (1994), e cheguei a um total de aproximadamente 2.800 espécies descritas. Em um dos trabalhos mais recentes sobre a diversificação dos peixes neotropicais de água doce (Albert, Tagliacollo & Dagosta 2020), os autores afirmam que esta fauna, com mais de 6.200 espécies descritas, é a mais diversa fauna continental de vertebrados viventes no planeta, sendo que estes cinco clados (ordens) Siluriformes (bagres e cascudos), Characiformes (piabas, lambaris, piaus, pacus, dourados etc.), Cyprinodontiformes (guarus, barrigudinhos, peixes anuais etc.), Cichliformes (carás, joaninhas, tucunarés etc.) e Gymnotiformes (tuviras, ituí, poraquê etc.), reúnem 87% das espécies. As 783 espécies restantes estão contidas em 34 ordens, 24 delas com menos de 10 espécies cada, representando principalmente clados de origem marinha que se adaptaram às águas doces neotropicais durante o

Neogeno (~23-2,6 Ma) e Quaternário (~2,6-0 Ma). É enorme a diversidade e complexidade da ictiofauna de águas continentais neotropicais, em especial as sul-americanas - é tão grande que contém uma em cada cinco espécies de peixes do planeta e aproximadamente 10% de todas as espécies de vertebrados viventes (Vari & Malabarba 1998)! É uma ictiofauna cuja idade mínima da maioria das principais linhagens (ordens Characiformes, Siluriformes e Gymnotiformes) situa-se no período Cretáceo, entre 90 e 112 milhões de anos no passado (Lundberg *et al.* 1998). Por ser composta principalmente por peixes Otophysi primariamente de água doce, é uma ictiofauna que possui sua história evolutiva ligada estreitamente à história geológica dos cursos d'água sul-americanos e centro-americanos (Castro & Polaz 2020).

No caso especial do Brasil, país cujos 8,5 milhões de km² de área correspondem a quase metade da região Neotropical como um todo, a riqueza em espécies descritas da ictiofauna de águas continentais, 3.148 espécies (ICMBio 2018) é enorme, com certeza a maior do planeta (Machado, Drummond & Paglia 2008, Albert & Reis 2011, Castro & Polaz 2020).

Segundo Castro & Polaz (2020), com base em Reis *et al.* (2003) e Froese & Pauly (2019), a maioria absoluta - em torno de 70% - de suas espécies componentes é de pequeno porte, não atingindo mais do que 15 cm de comprimento padrão quando adultas e essa dominância, de enorme significância para a ictiofauna de riachos, já vem sendo apontada há algum tempo (ver Castro 1999, Castro *et al.*, 2005, Albert, Bart & Reis, 2011).

A ictiofauna de riacho

1. Padrões evolutivos principais

Dentro dos possíveis padrões evolutivos gerais examinados, somente a dominância absoluta de espécies de pequeno porte revelou-se um padrão comum aos quatro riachos analisados na primeira versão deste artigo (Castro 1999): a maioria absoluta das espécies de peixes dos quatro riachos (Uieda 1983, 1984, Costa 1987, Sabino & Castro 1990, Castro & Casatti 1997) é de pequeno porte, compondo desde aproximadamente 80% até 100% das espécies de suas respectivas ictiofaunas. Esse padrão de dominância absoluta de espécies de pequeno porte foi posteriormente corroborado por vários autores em estudos envolvendo riachos pertencentes a distintos biomas e regiões geográficas (por exemplo: Castro *et al.* 2003, Shibata & Cheida 2003, Castro *et al.* 2004, Castro *et al.* 2005, Langeani *et al.* 2007, Apone *et al.* 2008, Esguícero & Arcifa 2011, Abilhoa *et al.* 2011, Casatti *et al.* 2013, Fagundes *et al.* 2015). Em adição, cito aqui o fato de que em Castro *et al.* (2003), Castro *et al.* (2004), Castro *et al.* (2005), ao analisarmos a estrutura e composição da ictiofauna de 59 trechos com 100 metros de comprimento de riachos distintos (a vasta maioria de ordem igual ou menor a três), coletamos 14.942 exemplares de peixes, pertencentes a 92 espécies. Desse total, 66 (72%) possuem menos que 15 cm de comprimento padrão quando adultas, segundo Reis *et al.* (2003); além disso, somente em treze (14%) casos foram capturados exemplares com mais do que 15 cm de comprimento padrão (ver Castro & Polaz 2020).

Dentro desse padrão geral da dominância de espécies de pequeno porte na ictiofauna de riachos, existe um outro: a dominância dos peixes da família Characidae (Characiformes). Os Characidae, como compreendidos atualmente (Oliveira *et al.* 2011, Mirande 2018), compreendem um enorme grupo de peixes exclusivamente de água doce, ocorrendo na região Neotropical, praticamente todos de pequeno porte, ocupando, de modo hegemônico, os ambientes de riachos (ver Castro *et al.* 2005), que em termos de comprimento das malhas fluviais das bacias hidrográficas neotropicais ou sul-americanas, representam aproximadamente 98% das mesmas (Albert & Reis 2011). Os Characidae (*sensu* Oliveira *et al.* 2011, Mirande 2018) contém, pelo menos, 1.200 espécies

(*cf.* Fricke, Eschmeyer & van der Laan 2020) e são popularmente conhecidos como lambaris, piabas, piquiras, matupiris, patacas, neons, etc. Em Castro *et al.* (2005), em 24 trechos de riacho distintos, com 100 m de extensão cada, todos tendo tido suas respectivas ictiofaunas quase completamente coletadas, 50% do número total de indivíduos e da biomassa coletados pertenciam à família Characidae.

Sendo assim, os Characidae, daqui para frente, serão o foco do que será apresentado e discutido, mas sempre lembrando que em uma ictiofauna de riachos hiperdiversa como a nossa, os seus muitos outros clados podem possuir, e geralmente possuem, outras estratégias adaptativas.

A seguir apresento e discuto os principais padrões evolutivos associados à dominância absoluta de espécies de pequeno porte na ictiofauna de riacho propostos em Castro (1999), sempre usando a família Characidae como estudo de caso.

1a. Número elevado de caracteres morfológicos “reduativos”, aparentemente pedomórficos, geralmente presentes.

Quando da primeira versão deste artigo, em 1999, a família Characidae continha clados compreendendo espécies de porte maior, tais como piranhas e pacus, dourados e tabaranas, matrinchãs, piabanhas e pircanjubas, taguaras e arauíri e peixes-cachorro (Buckup 1999). Porém, Oliveira *et al.* (2011), seguidos por Mirande (2018), excluíram todos esses clados de porte médio a grande de Characidae que, conseqüentemente, passou a formar um enorme e filogeneticamente robusto grupo de espécies de peixes de pequeno porte, mais de 90% delas apresentando essa condição que, segundo Marinho (2017) é diagnosticável morfológicamente, entre outros atributos, pela perda compartilhada do osso supra-orbital da série de ossos que circunda cada órbita. Como o grupo maior onde Characidae atualmente se inclui contém todos esses clados que outrora faziam parte de Characidae e dele foram excluídos, que são, pelo menos ancestralmente, peixes de porte médio a grande, habitantes principalmente de canais principais de maior ordem fluvial, fica claro que a maior fração da diversidade de peixes de riachos sul americanos, a família Characidae, parece ser produto de pelo menos um ou dois

eventos evolutivos principais iniciais de redução de tamanho (Azevedo 2010, Marinho 2017), seguido de muitos outros ao longo dos seus milhões de anos de diversificação evolutiva (Marinho 2017). Esse evento seria certamente ligado à heterocronia, um processo que consiste na alteração, geneticamente transmitida, do período de duração relativa dos eventos ao longo do desenvolvimento ontogenético de um indivíduo (ver Mattox, Britz & Toledo-Piza, 2014, Toledo-Piza, Mattox & Britz 2014, Mattox, Toledo-Piza & Britz 2016, Marinho 2017). Uma das formas de heterocronia, a progênese, consiste na antecipação da maturação gonadal, truncando o processo ontogenético e produzindo um adulto que se assemelha em aspecto geral e dimensões ao estágio larval ou juvenil de seu ancestral filogenético (ver Gould 1977). Consequentemente, espécies de peixes de pequeno porte, tais como aquelas da família Characidae, possuem um número elevado de caracteres “reduzidos”, tais como menor grau de desenvolvimento do sistema látero-sensorial cefálico e corporal (linha lateral de escamas perfuradas incompleta), número menor de escamas corporais e de raios das nadadeiras, menor grau de esculptura superficial dos ossos cranianos e perda de ossos infra-orbitais, acompanhados muitas vezes, porém não sempre, pela presença de olhos relativamente grandes (ver Myers 1958, Fink 1981, Weitzman & Fink 1983, Weitzman & Vari 1988, Mattox, Toledo-Pizza & Britz 2016, Marinho 2017, Mirande 2018). Tais caracteres são geralmente considerados pedomórficos; ou seja, representam a presença de caracteres primitivamente (no sentido evolutivo/filogenético) juvenis, larvais ou embrionários em um adulto (ver Castro 1999 para citações adicionais).

1b. Elevado grau de endemismo, provavelmente associado a uma baixa capacidade de dispersão geográfica.

Novamente utilizando os Characidae como caso de estudo, e dentro do contexto dos quatro riachos analisados por Castro (1999), fica claro que, para uma espécie de porte pequeno, adaptada a ambientes de riachos de até terceira ou quarta ordens fluviais, originalmente correndo sob um dossel bastante fechado de vegetação ripária que impede a insolação direta e consequentes flutuações de temperatura e oxigênio dissolvidos,

deslocamentos maiores, em especial aqueles atravessando canais principais de cursos de água de maior porte e ordem fluvial, são muito improváveis. O fato de, pelo menos 70% dos peixes, a vasta maioria de pequeno porte, da Mata Atlântica, serem endêmicos desse bioma, deve-se, ao menos parcialmente, ao grau elevado de endemismo e baixa capacidade de dispersão geográfica dos mesmos (ver Menezes *et al.* 2007, Abilhoa *et al.* 2011).

1c. Ciclos de vida curtos e estratégias reprodutivas (tendendo ao tipo r) adequadas à rápida ocupação ou reocupação de ambientes ecologicamente muito instáveis como os riachos.

Enquanto os Characiformes de porte maior, inclusive aqueles dos clados mais próximos de Characidae, tendem a ter desovas únicas anuais, geralmente acompanhadas de migrações reprodutivas longas (piracemas), isso não acontece com os Characidae (*sensu* Oliveira *et al.* 2011, Mirande 2018) que praticam desovas parceladas, muitas vezes durante todo o ano (Azevedo 2010). Além disso, várias linhagens são inseminadoras, com as fêmeas adultas mantendo pacotes de espermatozoides viáveis em seus tratos reprodutivos, o que tem sido associado à reposição populacional após cabeças de água (*flash floods*), bastante comuns em riachos de cabeceiras (Abilhoa *et al.* 2011, Thomaz *et al.* 2015)

1d. Utilização, permanente ou esporádica, dos muitos microambientes existentes nos riachos como abrigo contra predadores de porte maior.

Este é um padrão resultante do pequeno porte que é relativamente pouco aplicável aos Characidae, que são majoritariamente nectônicos, ocupando e utilizando basicamente a coluna d'água, geralmente utilizando agilidade e rapidez natatórias para escapar de predadores. Entretanto, para Characidae de porte bem pequeno, a vegetação ripária (inclusive suas raízes) submersa pode servir de abrigo contra predadores e até mesmo contra cabeças d'água, cujos possíveis efeitos nas ictiofaunas de riachos da Mata Atlântica são detalhadamente discutidos por Abilhoa *et al.* (2011). Nesse caso, as espécies de Siluriformes das famílias Loricariidae (cascudos e cascudinhos), Heptapteridae (bagrinhos e mandizinhos),

Trichomycteridae (mirissubas, bagrinhos), Callichthyidae (coridoras, tamboatás) e de peixes elétricos Gymnotiformes (tuviras e sarapós), de modo geral bentônicas ou necto-bentônicas, são as que mais se utilizam de abrigos em riachos, tais como galhadas, vegetação marginal, raízes e folhíço submersos, assim como espaços entre grãos de areia ou cascalho, fendas em rochas ou espaços sob elas. Muitas espécies de peixes de riachos, tais como *Cambeva* spp. e *Imparfinis* spp. (ambos Siluriformes, Trichomycteridae e Heptapteridae, respectivamente), que ocorrem em alguns dos riachos em questão, auxiliados pelo seu pequeno porte, adotam hábitos criptobióticos nestes micro-ambientes. Mesmo espécies não criptobióticas podem se beneficiar do uso esporádico e emergencial desses tipos de abrigos em riachos, desde que possuam pequeno porte (Casatti & Castro 1998).

1e. Predominância de insetos terrestres e aquáticos de porte reduzido na sua alimentação.

Como os riachos neotropicais de até terceira ou quarta ordens tais como os quatro riachos estudados por mim (Castro 1999), devido aos seus dosséis de vegetação ripária permitindo a incidência direta do sol por não mais que uma ou duas horas por dia, se tanto, não apresentam praticamente produção primária *in situ* (embora podendo ser localmente elevada em trechos abertos e ensolarados, segundo Buck & Sazima, 1995), os membros de suas ictiofaunas dependem forte e diretamente da importação de material orgânico – folhas, flores, frutos, ramos e galhos, artrópodes em geral – que caem da vegetação ripária na água, e indiretamente das larvas aquáticas de insetos que se alimentam desse material, para sua alimentação (Castro 1999). A alimentação das comunidades de peixes dos quatro riachos (Uieda 1983, 1984, Costa 1987, Sabino & Castro 1990, Castro & Casatti 1997), analisada como um todo, revela que os pequenos artrópodes - direta e indiretamente dependentes da existência de vegetação ripária para sua sobrevivência - são realmente o item alimentar mais importante, uma vez que aproximadamente 50% das espécies são insetívoras, 30% são onívoras, 15% são herbívoras, 5% são insetívoras-piscívoras e 3% detritívoras. Os Characidae, com sua excelente visão, agilidade natatória, bocas

muitas vezes voltadas para cima, e sua dentição quase que invariavelmente multicúspide (Figura 4), são especialmente adaptados para fazer uso desses recursos alimentares. Sua dentição multicúspide permite romper tanto o exoesqueleto dos artrópodes presa, como a tensão superficial, quando capturam itens alimentares na superfície da água, assim como abrir pequenas sementes e cortar pedaços de folhas, flores e frutos (Castro *et al.* 2005, Abilhoa *et al.* 2011).

2. Possíveis processos evolutivos causais.

2a. Ambientes de riachos realmente tropicais provavelmente favoreceram evolutivamente o porte pequeno das espécies componentes de suas ictiofaunas.

Além de todas as vantagens adaptativas para vida em riachos associadas ao porte pequeno adulto (até 15 cm de comprimento padrão) discutidas na primeira versão deste artigo (Castro 1999) e revisitadas, reavaliadas e reafirmadas aqui à luz de um pouco mais de duas décadas de progresso ictiológico, gostaria de propor uma possível, e potencialmente formidável, pressão seletiva no sentido de favorecer o porte pequeno de peixes de água doce não só na Região Neotropical, como também em todas as águas continentais realmente tropicais do planeta – a chamada “Gill-Oxygen Limitation Theory (GOLT)” (Teoria da Limitação Brânquia-Oxigênio), proposta por Daniel Pauly (Pauly 2010, Pauly & Cheung 2017, Pauly 2019). Em linhas gerais, a GOLT diz que os peixes (e invertebrados aquáticos), por serem de sangue frio não precisam gastar energia para manter a temperatura corporal constante e elevada como nós mamíferos, de sangue quente. Por esse motivo, e diferentemente dos mamíferos e aves, de sangue quente, não necessitam, comparativamente, de tanto alimento assim. Mas quando se trata de obter oxigênio suficiente dissolvido na água para respiração, as coisas se complicam para os peixes. Isso porque, de modo geral, o ar atmosférico contém de 20 a 30 vezes mais oxigênio (O₂) que o mesmo volume de água, sendo que sua difusão por membranas semipermeáveis, tais como as que revestem os pulmões e brânquias, é de 300.000 a 350.000 vezes mais rápida no ar do que na água. Somando-se a isso o fato que as lamelas branquiais, na superfície das quais se processam as trocas de gases dissolvidos na água com sangue dos peixes

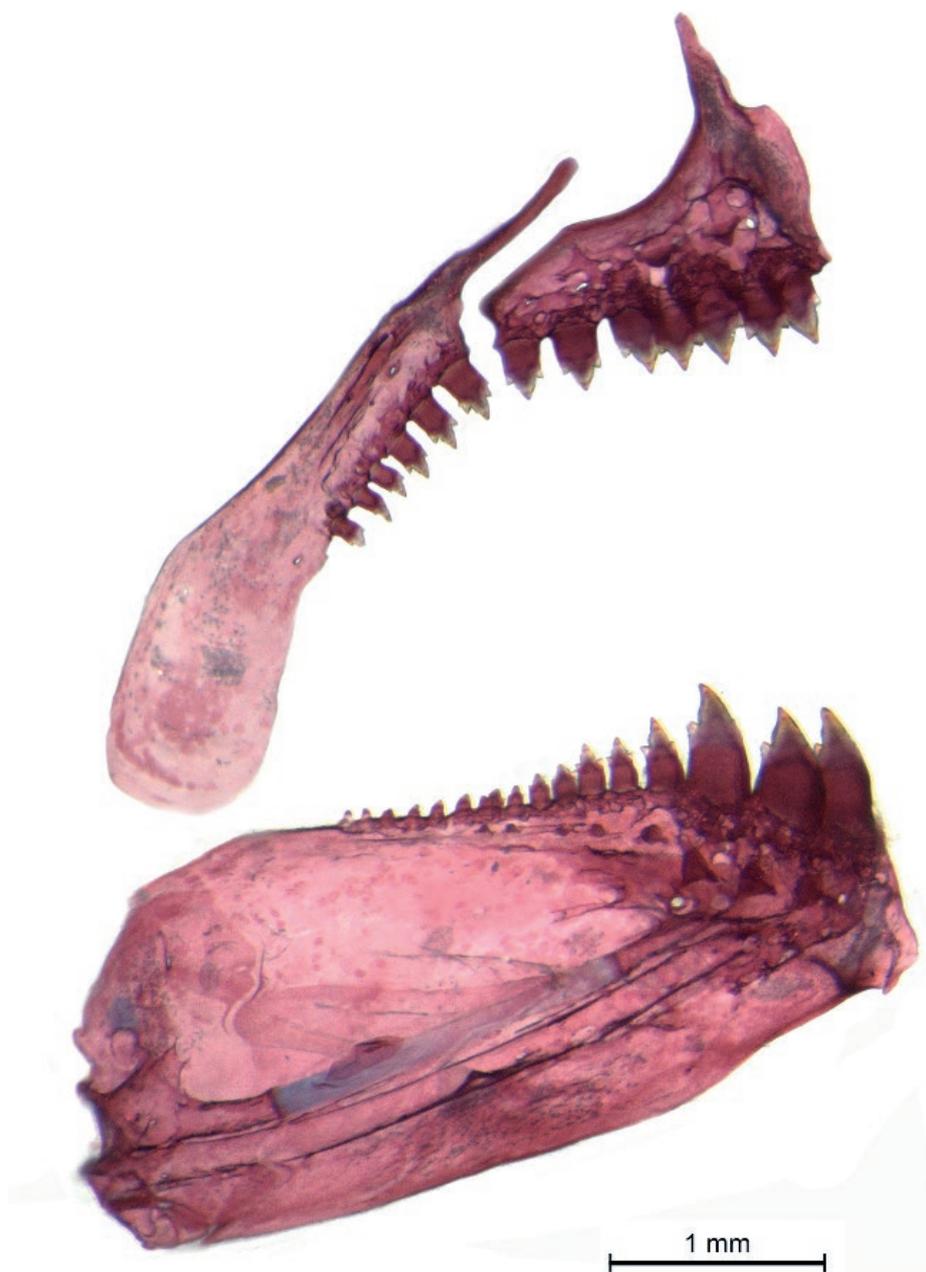


Figura 4. Exemplo de dentição multicúspide em Characidae (Characiformes). *Lophiobrycon* sp. n., LIRP11902, 37 mm CP, vista lateral esquerda. Foto: Ricardo M. C. Castro.

Figure 4. An example of multicuspitate dentition in Characidae (Characiformes). *Lophiobrycon* sp. n., LIRP11902, 37 mm SL, lateral view, left side. Photo: Ricardo M. C. Castro.

são estruturas funcionalmente bidimensionais, não conseguindo, portanto, acompanhar o aumento dos corpos tridimensionais e sua consequente demanda crescente de oxigênio. O resultado é que, tudo mais sendo igual, peixes de pequeno porte terão uma enorme vantagem em águas mais quentes em relação aos peixes de porte

maior, por serem capazes de tolerar quantidades menores de oxigênio dissolvido na água, uma vez que, quanto mais quente é a água, menos oxigênio dissolvido consegue conter, em razão da maior movimentação das moléculas de H₂O. Os riachos, por suas dimensões especialmente reduzidas, frequentemente sofrem flutuações bruscas e

amplas na temperatura da sua água e, no caso das temperaturas elevadas, o porte pequeno pode ser a salvação respiratória dos seus peixes. É interessante que o maior peixe ósseo vivo, o pirarucu (*Arapaima gigas*), das águas realmente tropicais e quentes da América do Sul, tais como as da bacia amazônica, pratica, por meio de uma bexiga natatória que funciona como um pulmão, respiração acessória obrigatória— ou seja, se não for até a superfície a aproximadamente cada 10 minutos para aspirar ar, literalmente morre asfixiado (Val & Almeida-Val 1995)!

2b. Provavelmente por uma combinação de uma longa história geológica das bacias hidrográficas sul-americanas, com vicariância seguida de especiação alopátrica, as espécies de peixes de água doce, inclusive as de riacho, multiplicaram-se e diferenciaram-se, gerando a fração maior da diversidade ictiofaunística continental sul-americana: os peixes teleosteos de pequeno porte.

De acordo com Albert *et al.* (2017), os dados sobre a diversidade de peixes de água doce sul-americanos são mais consistentes com um modelo de irradiação continental, e não adaptativa. No modelo de irradiação continental, a diversificação ocorre por meio de uma série de passos distintos, dispersos por um espaço biogeográfico e pelo tempo evolutivo, incluindo a divergência alopátrica de linhagens devida à deriva genética e/ou seleção, expansão das distribuições geográficas, e divergências genéticas e fenotípicas, neutras ou adaptativas, de linhagens em simpatria secundária. Finalmente, Albert, Tagliacollo & Dagosta (2020), afirmam inequivocamente que a maior parte da especiação dos peixes neotropicais de água doce ocorreu em alopatria, com os eventos vicariantes atribuíveis a soerguimentos tectônicos, capturas fluviais, transgressões marinhas e mudanças de habitat associadas a mudanças climáticas globais e locais. Além disso, segundo esses autores, todos os conjuntos de espécies das bacias hidrográficas são polifiléticos (não compartilhando ancestral comum recente), inclusive em nível de gêneros individuais, sugerindo diversificação por meio de múltiplas rodadas de divergência alopátrica, seguidas de dispersão e subsequente coexistência em simpatria. Particularmente no caso dos peixes

de riachos, em sua vasta maioria de pequeno porte, o isolamento geográfico populacional certamente é muito mais frequente do que no caso dos peixes de porte médio a grande, habitantes de rios maiores e geralmente excelentes nadadores, capazes, portanto, de ultrapassar quase todo tipo de obstáculo fluvial.

Perspectivas

Examinados à luz dos últimos 21 anos de acúmulo de conhecimentos sobre a ictiofauna sul-americana, e em especial aquela do Brasil, a meu ver, *grosso modo*, nenhum dos padrões e processos envolvendo a evolução de peixes de riachos sul-americanos anteriormente propostos em 1999 foi inequivocamente falseado. Entretanto, é necessário ter em mente que quaisquer generalizações feitas sobre uma ictiofauna tão megadiversa, amplamente distribuída e antiga como a que foi analisada aqui, são passíveis de a elas serem apontadas numerosas exceções. Não obstante, de modo geral, continuo a acreditar que o teste das realidades biológicas dos padrões e processos apresentados novamente aqui são projetos promissores de pesquisas futuras.

Finalmente, acredito também que a GOLT (Pauly 2010, Pauly & Cheung 2017, Pauly 2019), talvez porque tenha sido concebida originalmente e se desenvolvido em um contexto de manejo pesqueiro marinho e piscicultura, espantosa e lamentavelmente, a meu ver, nunca foi seriamente examinada como um possível fator pivotal na evolução de peixes de águas continentais tropicais quentes!

AGRADECIMENTOS

Sou grato a Carla Natacha Marcolino Polaz pela leitura crítica do manuscrito, sugestões apresentadas e pelo auxílio na confecção da tabela, e a Flavio A. Bockmann, pelas sugestões e discussões sobre a evolução e relações filogenéticas dos Siluriformes neotropicais, em especial aqueles pertencentes aos Pseudopimelodidae. Sou grato também ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada, no qual sou credenciado como Orientador, e ao Departamento de Biologia, do qual sou Professor Titular, ambos da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto

(FFCLRP) – Universidade de São Paulo, por todo o infalível apoio – inclusive financeiro – recebido nas minhas atividades de conservação e pesquisa das ictiofaunas de riachos.

REFERÊNCIAS

- Abilhoa, V., Braga, R. R., Bornatowski, H. & Vitule, J. R. S. 2011. Fishes of the Atlantic rain forest Streams: ecological patterns and conservation. Changing Diversity in Changing Environment, PhD. Oscar Grillo (Ed.), ISBN: 978-953-307-796-3, InTech, disponível em: <http://www.intechopen.com/books/changing-diversity-in-changing-environment/fishes-of-the-atlantic-rain-forest-streams-ecological-patterns-and-conservation>.
- Albert, J. S., Tagliacollo, V. A. & Dagosta, F. 2020. Diversification of neotropical freshwater fishes. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 12. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 51:27–53, DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-011620-031032.
- Albert, J. S. & Antonelli, A. 2017. Society for the study of systematic biology symposium: frontiers in parametric biogeography. Syst. Biol., 66(2):125–27.
- Apone, F., Oliveira, A.K. De & Garavello, J.C. 2008. Composição da ictiofauna do rio Quilombo, tributário do rio Mogi-Guaçu, bacia do alto rio Paraná, sudeste do Brasil. Biota Neotropica, 8(1):93–107.
- Azevedo, P. G., Mesquita, F. O. & Young, R. J. 2010. Fishing for gaps in science: a bibliographic analysis of Brazilian freshwater ichthyology from 1986 to 2005. Journal of Fish Biology, 76: 2177–2193. DOI:10.1111/j.1095-649.2010.02668.x.
- Azevedo, M. A. 2010. Reproductive characteristics of characid fish species (Teleostei, Characiformes) and their relationship with body size and phylogeny. Iheringia, Série Zoologia, 100:469–482.
- Buck, S. & I. Sazima 1995. An assemblage of mailed catfishes (Loricariidae) in southeastern Brazil: distribution, activity and feeding. Ichthyological Explorations of Freshwaters, 6(4): 325–332.
- Buckup, P. A. 1999. Sistemática e biogeografia de peixes de riachos. Oecologia Brasiliensis, 6(1):91–138.
- Burgess, W. E. 1989. An Atlas of Freshwater and Marine Catfishes. Neptune City, T.F.H. Publications: p. 784.
- Casatti, L. & Castro, R. M. C. 1998. A fish community of the São Francisco River headwaters riffles, southeastern Brazil. Ichthyological Exploration of Freshwaters, 9(3): 229–242.
- Casatti, L., Pérez-Mayorga, M. A., Rogério Carvalho, F., Lourenço Brejão, G. & Da Costa, I. D. 2013. The stream fish fauna from the rio Machado basin, Rondônia State, Brazil. Check List, 9(6):1496–1504.
- Castro, R. M. C., & Polaz, C. N. M. 2020. Small-sized fish: the largest and most threatened portion of the megadiverse neotropical freshwater fish fauna. Biota Neotropica, 20(1), e20180683. DOI: 10.1080/0141192042000195227
- Castro, R. M. C. & Casatti, L. 1997. The fish fauna from a small forest stream of the upper Paraná River Basin, southeastern Brazil. Ichthyological Explorations of Freshwaters, 7(4): 337–352.
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. In Caramaschi, E. P., Mazzoni, R. & P. Peres-Neto: Ecologia de Peixes de Riacho. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VI. PPGE-UFRJ p.139–155.
- Castro, R. M. C., Casatti, L., Santos, H. F., Ferreira, K. M., Ribeiro, A. C., Benine, R. C., Dardis, G. Z. P., Melo, A. L. A., Stopiglia, R., Abreu, T. X., Bockmann, F. A., Carvalho, M., Gibran, F. Z. & Lima, F. C. T. 2003. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos do rio Paranapanema, Sudeste e Sul do Brasil. Biota Neotropica, 3(1):1–31. http://www.biotaneotropica.org.br/v3n1/pt/fullpaper?bn01703012003_1+pt.
- Castro, R. M. C., Casatti, L., Santos, H. F., Melo, A. L. A., Martins, L. S. F., Ferreira, K. M., Gibran, F. Z., Benine, R. C., Carvalho, M., Ribeiro, A. C., Abreu, T. X., Bockmann, F. A., Pelição, G. Z., Stopiglia, R. & Langeani, F. 2004. Estrutura e composição da ictiofauna de riachos da bacia do Rio Grande no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Biota Neotropica, 4(1): 01–39. http://www.biotaneotropica.org.br/v4n1/pt/fullpaper?bn01704012004_1+pt.
- Castro, R. M. C., Casatti, L., Santos, H. F., Vari,

- R. P., Melo, A. L. A., Martins, L. S. F., Abreu, T. X., Benine, R. C., Gibran, F. Z., Ribeiro, A. C., Bockmann, F. A., Carvalho, M., Pelição, G. Z. P., Ferreira, K. M., Stopiglia, R. & Akama, A. 2005. Structure and composition of the stream ichthyofauna of four tributary rivers of the upper Rio Paraná basin, Brazil. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 16(3): 193–214.
- Costa, W. J. E. M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, Rio Mato Grosso, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 22(3): 145–153. DOI: [org/10.12681/](https://doi.org/10.12681/)
- Esguícero, A. L. H., & Arcifa, M.S. 2011. The fish fauna of the Jacaré-Guaçu River basin, Upper Paraná River basin. *Biota Neotropica*, 11(1):1–13.
- Fagundes, D. C., Leal, C. G., Carvalho, D. R. de, Junqueira, N. T., Langeani, F. & Pompeu, P. S. 2015. The stream fish fauna from three regions of the Upper Paraná River basin. *Biota Neotropica*, 15(2). DOI: [org/10.1590/1676-06032015018714](https://doi.org/10.1590/1676-06032015018714)
- 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.
- Fink, W. L. 1981. Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in Actinopterygian fishes. *Journal of Morphology*, 167: 167–184.
- Fowler, H. W. 1954. Os peixes de água doce do Brasil (4ª entrega). *Arquivos de Zoologia*, p. 400.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Van der Laan, R. 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 05 august 2020.
- Froese, R. & D. Pauly. 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. Disponível em: www.fishbase.org, version (12/2019).
- Géry, J. 1977. *Characoids of the World*. Neptune City, T.F.H. Publications: p. 672.
- Goldstein, R. J. 1973. *Cichlids of the World*. Neptune City, T.F.H. Publications: p. 382.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, Harvard University Press: p. 501.
- Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). 2018. Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção: Volume VI – Peixes. 1 ed. Brasília, DF. p. 1232. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/portal/component/content/article/10187>
- 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 Neotropica*, 7(3), 181–197. DOI: [org/10.1590/S1676-06032007000300020](https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000300020)
- Lundberg, J. G., Marshall, L. G., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. C. S. L. & Wesselingh, F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. In Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. & Lucena, C. A (Eds.) *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. pp. 13–48. Porto Alegre: Edipucrs.
- Machado, A. B. M., Drummond, G. M. & Paglia, A. P. 2008. Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. 1. ed. Brasília, DF: MMA; Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas: 2v. p. 1420.
- Mattox, G. M. T., Britz, R. & Toledo-Piza, M. 2014. Skeletal development and ossification sequence of the characiform *Salminus brasiliensis* (Ostariophysi: Characidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 25(2): 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. DOI: [org/10.1002/jmor.20477](https://doi.org/10.1002/jmor.20477).
- Menezes, N. A., Weitzman, S. H., Oyakawa, O. T., Lima, F. C. T., Castro, R. M. C., & Weitzman, M. J. 2007. Peixes de água doce da Mata Atlântica: lista preliminar das espécies e comentários sobre conservação de peixes de água doce neotropicais. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo: 407p.
- Mirande, J. M. 2018. Morphology, molecules and the phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). *Cladistics* [serial on the Internet]: 0:1-19. DOI: [org/10.1111/cla.12345](https://doi.org/10.1111/cla.12345).
- Myers, G. S. 1958. Trends in the evolution of

- teleostean fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 7(3): 27–30.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the World*. 3rd ed. New York, John Wiley & Sons Inc. p. 600.
- Oliveira, C., Avelino, G. S., Abe, K. T., Mariguela, T. C., Benine, R. C., Orti, 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: 1–25. DOI: org/10.1186/1471-2148-11-275
- Pauly, D. 2010. *Gasping Fish and Panting Squids: Oxygen, Temperature and the Growth of Water-Breathing Animals*. Excellence in Ecology (22), Germany, International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe. p. 216.
- Pauly, D. 2019. A précis of gill-oxygen limitation theory (GOLT), with some emphasis on the eastern mediterranean. *Mediterranean Marine Science*, 20 (4): 660–668.
- Pauly, D., & Cheung, W. W. L., 2017. Sound physiological knowledge and principles in modelling shrinking of fishes under climate change. *Global change biology*, 24, (1), e15-e26.
- Peres Neto, P. R., C. R. S. F. Bizerril & Iglesias, R. 1994. An overview of some aspects of river ecology: a case study on fish assemblages distribution in a eastern Brazilian coastal river. In: Esteves, F. A. (Ed.). *Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas Brasileiros*. pp.265–279. *Oecologia Brasiliensis*, Vol I. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, C. J. 2003. *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Edipucrs. p. 729.
- Sabino, J., & R. M. C. Castro. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Revista Brasileira de Biologia*, 50(1): 23-36.
- Shibatta, O. A., & Cheida, C. C. 2003. Composição em tamanho dos peixes (Actinopterygii, Teleostei) de ribeirões da bacia do rio Tibagi, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20 (3): 469–473.
- Strahler, A. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions, American Geophysical Union*, 38: 913–920.
- Thomaz, A. T., Arcila, D., Ortí, G. & 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. DOI: 10.1186/s12862-015-0403-4
- 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: 229–246. DOI: org/10.1590/1982-0224-20130171
- Uieda, V. S. 1983. Regime alimentar, distribuição espacial e temporal de peixes (Teleostei) em um riacho na região de Limeira. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Estadual de Campinas. p. 151.
- Uieda, V. S. 1984. Ocorrência e distribuição dos peixes em um riacho de água doce. *Revista Brasileira de Biologia*, 44(2): 203-213.
- Val, A. L. & Almeida-Val, V. M. F. 1995. *Fishes of the Amazon and their environment: physiological and biochemical aspects*. Berlin, Springer-Verlag. p. 224.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37:130–137.
- Vari, R. P. & Malabarba, L. R. 1998. Neotropical Ichthyology: an overview, 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*. pp. 1–11, Porto Alegre: Edipucrs.
- Vari, R. P. & Weitzman, S. H. 1990. A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of the South America. In: G. Peters & R. Hutterer (Eds.). *Vertebrates in the Tropics*. p. 381-393. *Proceedings of the International Symposium on Vertebrate Biogeography and Systematics in the Tropics*, Bonn, June 1989. Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum.
- 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(2): 444–465.

Weitzman, S. H., & Fink, W. L. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world Characiforms. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 150(6): 339–395.

Submitted: 01 November 2020

Accepted: 02 May 2021

*Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,
Rosana Mazzoni e
Rafael Pereira Leitão*