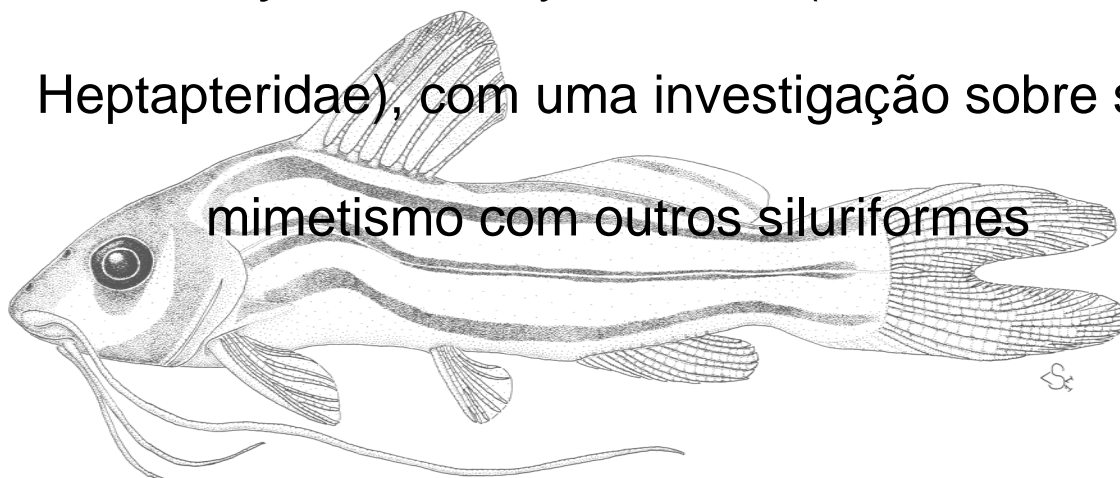


UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Taxonomia, sistemática e biogeografia de  
*Brachyrhamdia* Myers, 1927 (Siluriformes:

Heptapteridae), com uma investigação sobre seu  
mimetismo com outros siluriformes



VOLUME I (TEXTOS)

Veronica Slobodian

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como  
parte das exigências para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

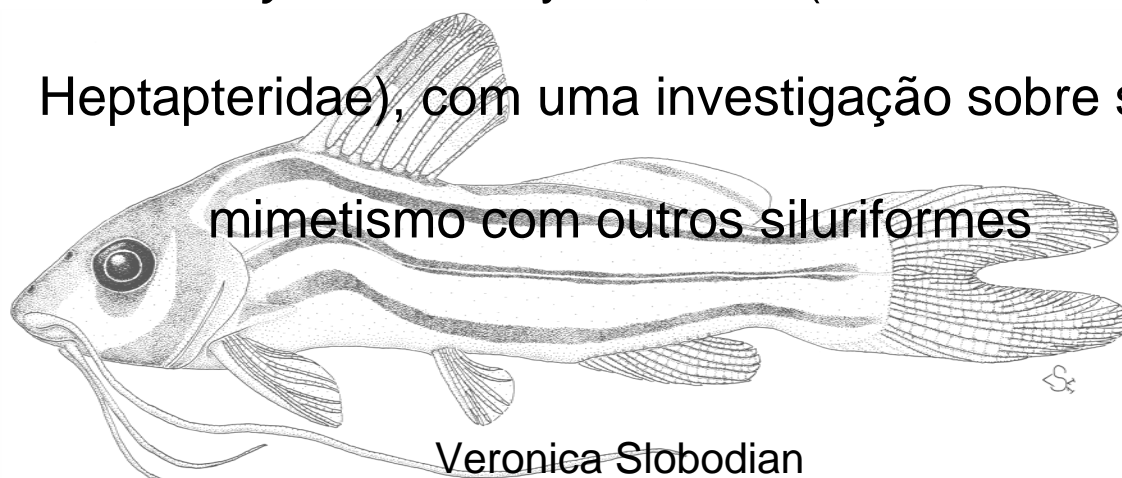
Ribeirão Preto-SP

2013

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Taxonomia, sistemática e biogeografia de  
*Brachyrhamdia* Myers, 1927 (Siluriformes:

Heptapteridae), com uma investigação sobre seu  
mimetismo com outros siluriformes



Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como  
parte das exigências para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

Orientador: Prof. Dr. Flávio A. Bockmann

Ribeirão Preto-SP

2013

Slobodian, Veronica

Taxonomia, sistemática e biogeografia de *Brachyrhamdia* Myers, 1927 (Siluriformes: Heptapteridae), com uma investigação sobre seu mimetismo com outros siluriformes. Ribeirão Preto, 2013.

316 p.; 68 il.; 30 cm

Dissertação de Mestrado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Departamento de Biologia.

Orientador: Bockmann, Flávio Alicino.

1. Gênero *Brachyrhamdia*. 2. Taxonomia. 3. Sistemática. 4. Biogeografia. 5. Anatomia.



## Resumo

*Brachyrhamdia* é um gênero de bagres da família Heptapteridae do norte da América do Sul, ocorrendo nas bacias Amazônica (incluindo o Tocantins), do Orinoco e das Guianas. O presente trabalho compreende uma revisão taxonômica do gênero, com sua análise filogenética e inferências biogeográficas decorrentes. Atualmente, *Brachyrhamdia* é considerado ser constituído por cinco espécies, às quais este trabalho inclui a descrição de duas espécies novas, além do reconhecimento de uma possível terceira espécie. A análise filogenética confirmou o monofiletismo do gênero, apesar de colocá-lo como um agrupamento apical dentro de um grupo de *Pimelodella*, enquanto *Pimelodella* se demonstrou parafilético. *Brachyrhamdia marthae* e *B. meesi* são espécies-irmãs, basais a *B. heteropleura*, *Brachyrhamdia* sp. nova “Araguaia-Tocantins” e um grupo monofilético composto por *B. imitator*, *B. rambarrani* e *Brachyrhamdia* sp. nova “Amanã”. As áreas de distribuição das espécies de *Brachyrhamdia* encerram localidades de terras baixas Amazônicas, em rios tipicamente de terras baixas ou de natureza mista, com uma porção de escudo. Fora isso, as espécies de *Brachyrhamdia* possuem possíveis associações miméticas com outras espécies de siluriformes, especialmente com o gênero *Corydoras*. Apesar da ausência de registros ecológicos do compartilhamento do mesmo nicho, em todas as localidades onde é encontrada uma espécie de *Brachyrhamdia* em particular também é encontrada outra espécie de siluriforme com grandes semelhanças no padrão de coloração, da qual se infere uma associação mimética.



## Abstract

*Brachyrhamdia* is a catfish genus of Heptapteridae family from northern South America, occurring in Amazonic (including Tocantins), Orinoco and Guyana basins. This work encompasses a taxonomic revision of the genus, as its phylogenetic analysis and derived biogeography's inferences. Nowadays, *Brachyrhamdia* is known to be constituted by five species, and this work includes the description of two new species, and recognizes a possible third species. The phylogenetic analysis confirmed the genus' monophyletism, in spite of being an apical grouping within *Pimelodella*, which is established as paraphyletic. *Brachyrhamdia marthae* and *B. meesi* are sister-species, basal to *B. heteropleura*, *Brachyrhamdia* new species "Araguaia-Tocantins" and a monophyletic group compound by *B. imitator*, *B. rambarrani* and *Brachyrhamdia* new species "Amanã". The areas of distribution of *Brachyrhamdia* species are delimited within Amazonic lowlands, in typically lowlands rivers or composite systems, which drains shield areas as well. Furthermore, *Brachyrhamdia* species have possible mimetic associations with other siluriforms, especially *Corydoras*. Despite the lack of ecological records about shared niche, in all *Brachyrhamdia* species localities is also found another siluriform species regarding huge coloration similarities, which the mimetic association is inferred.



# Introdução

## 1. Considerações gerais sobre a família Heptapteridae

Os Siluriformes apresentam mais de 3000 espécies reconhecidas como válidas, distribuídas em 477 gêneros e 36 famílias (Ferraris, 2007). Como ocorre com a maioria dos outros grupos de organismos, a maior parte da diversidade dos Siluriformes encontra-se na região tropical, apesar de seus representantes ocorrerem em todos os continentes (na Antártida apenas como fósseis) e a maior parte de seus representantes ser de água doce (de Pinna, 1998).

Dentre as famílias de Siluriformes, Heptapteridae é atualmente composta por 205 espécies descritas válidas, alocadas em 18 gêneros (Eschmeyer & Fong, 2012). A existência de uma unidade natural dentro de Pimelodidae, que viria futuramente a ser reconhecida como a atual família Heptapteridae, foi primeiramente aventada em uma abordagem cladística por Howes (1983) que, com base na morfologia da bexiga natatória e do aparelho de Weber, dividiu Pimelodidae, na sua concepção antiga (*sensu* Regan, 1911), em cinco grupos não-denominados, um deles formado por *Rhamdia*, *Pimelodella* e *Heptapterus*. Entretanto, o primeiro trabalho que reconheceu a família em questão como um grupo monofilético dentro de Pimelodidae com a composição genérica similar à atual foi o de Lundberg & McDade (1986). Estes autores trataram Heptapteridae como um clado não-nomeado de “pimelodídeos” composto pelos gêneros *Brachyglanis*, *Brachyrhamdia*, *Cetopsorhamdia*, *Goeldiella*, *Heptapterus*, *Imparfinis*, *Myoglanis*, *Nannorhamdia*, *Pariolius*, *Pimelodella*, *Pimelodus heteropleura*, *Rhamdella*, *Rhamdia* e



*Typhlobagrus*. Apesar de não-nomeado por seus autores originais, Stewart (1986) faz referência ao clado como “*Heptapterus group*”.

Ferraris (1988) nomeou de “*Brachyrhamdia clade*” o grupo reconhecido como monofilético por Lundberg & McDade (1986), correspondente a Heptapteridae, tendo também reconhecido o “*Nemuroglanis sub-clade*”, cujos integrantes compreenderiam espécies sem a borda orbital livre e com o primeiro raio das nadadeiras peitoral e dorsal (indiviso) mole (inclusive transferindo alguns dos membros apontados por Lundberg & McDade (1986) ao seu subclado *Nemuroglanis*). Ferraris (*op. cit.*) também comenta sobre a necessidade de uma revisão de Pimelodidae, para identificar grupos naturais, evitando aqueles que são reunidos por diferenças superficiais que confundem a delimitação dos gêneros e não ajudam no estabelecimento de relações evolutivas e biogeográficas.

Somente no trabalho de Lundberg *et al.* (1991a) o grupo foi formalmente denominado como subfamília Rhamdiinae Bleeker (1862) de Pimelodidae, composta pelos gêneros acima citados, com a adição de *Acentronichthys*, *Caecorhamdella*, *Caecorhamdia*, *Chasmocranus*, *Gladioglanis*, *Horiomyzon*, *Imparales*, *Leptorhamdia*, *Medemichthys*, *Nemuroglanis*, *Phenacorhamdia*, *Phreatobius* e *Rhamdiopsis*.

A subfamília Rhamdiinae foi elevada ao nível de família por de Pinna, na sua Tese de doutorado não publicada (1993) e a denominação da subfamília foi retificada por Silfvergrip (1996) ao demonstrar a prioridade do nome Heptapterinae Gill (1861) sobre Rhamdiinae Bleeker (1862). Sob o nome Heptapteridae, Bockmann (1998) realizou a análise filogenética da família e redefinição dos seus gêneros, em uma Tese de Doutorado não publicada. Nesta, a maioria dos gêneros atribuídos a Heptapteridae até o momento (que compreende os gêneros listados por Lundberg *et*



al.(1991) e a adição de *Nannoglanis* e *Rhamdioglanis*, ambos validados por de Pinna em 1998) foram demonstrado válidos, com exceção de *Pimelenotus*, *Caecorhamdia* (ambos sinônimos juniores de *Rhamdia*), *Brachyrhamdia*, *Caecorhamdella*, *Typhlobagrus* (sinônimos juniores de *Pimelodella*), *Nannorhamdia* (sinônimo júnior de *Imparfinis*), *Imparales* e *Medemichthys* (sinônimos juniores de *Nemuroglanis*). Para adequar a nomenclatura genérica de Heptapteridae de modo a refletir os resultados da análise filogenética, Bockmann (1998) propõe onze novos gêneros: *Callimorhamdia*, *Dolichorhamdia*, *Maculirhamdia*, *Microrhamdia*, *Pseudepterus*, *Pseudocetopsorhamdia*, *Pseudochasmocranus*, *Pseudoleptorhamdia*, *Pseudoimparales*, *Pseudorhamdioglanis* e *Stewartglanis*. Entretanto, de tais resultados, nenhum dos gêneros novos foi publicado, apesar de alguns serem usados em inventários biológicos (e.g. Pitman *et al.*, 2011) ou por aquaristas. Quanto à sinonímia, apenas *Brachyrhamdia* continua como um gênero válido (e.g. Ferraris, 2007; Eschmeyer & Fong, 2012), o restante apresentando sinonímia em trabalhos anteriores e posteriores à Tese de Bockmann (1998) (e.g. Bockmann & Castro, 2010; Bockmann & Ferraris, 2005; Bockmann & Guazzelli, 2003; de Pinna, 1998; Ferraris, 2007; Mees, 1974).

Atualmente, à família são alocados 24 gêneros (Ferraris, 2007; Eschmeyer & Fong, 2012), a saber: *Acentronichthys* Eigenmann & Eigenmann (1889), *Brachyglanis* Eigenmann (1912a), *Brachyrhamdia* Myers (1927), *Cetopsorhamdia* Eigenmann & Fischer (1916), *Chasmocranus* Eigenmann (1912a), *Gladioglanis* (Ferraris & Mago-Leccia (1989), *Goeldiela* Eigenmann & Norris (1900), *Heptapterus* Bleeker (1858), *Horiomyzon* Stewart (1986), *Imparfinis* Eigenmann & Norris (1900), *Leptorhamdia* Eigenmann (1918), *Mastiglanis* Bockmann (1994), *Myoglanis*





Eigenmann (1912a), *Nannoglanis* Boulenger (1887), *Nemuroglanis* Eigenmann & Eigenmann (1889), *Pariolius* Cope (1872), *Phenacorhamdia* Dahl (1961), *Phreatobius* Goeldi (1905), *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann (1888), *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann (1888), *Rhamdia* Bleeker (1858), *Rhamdioglanis* Ihering (1907), *Rhamdiopsis* Haseman (1911) e *Taunayia* Miranda Ribeiro (1918).

Portanto, o nome usado para a família é Heptapteridae, que pode ser diagnosticada por quatro sinapomorfias (Lundberg & McDade, 1986; Ferraris, 1988; Lundberg *et al.*, 1991a; Bockmann, 1998), entre as quais membro posterior do quarto processo transversal lateralmente expandido acima da bexiga natatória e entalhado uma ou várias vezes; processo para inserção do músculo *levator operculi* na borda póstero-dorsal da hiomandíbula grandemente expandido; quadrado com margem dorsal livre e forma bífida, com seus membros anterior e posterior articulando separadamente com a hiomandíbula e o metapterigóide, respectivamente; presença de um processo anteriormente recurvado (gancho do mesetmóide) prolongado da borda ventro-lateral do mesetmóide.

Os membros dessa família podem ser identificados dentre os siluriformes sul-americanos por uma combinação de características (Bockmann & Guazzelli, 2003), a saber: pele nua (algumas espécies apresentam ossículos da linha lateral ligeiramente aumentados); canal látero-sensorial cutâneo simples (poucas espécies apresentam canais ramificados na cabeça e região anterior do tronco); tamanho pequeno, geralmente 20 cm ou menos de comprimento padrão (espécies de *Goeldiella*, *Pimelodella*, *Rhamdia* e *Rhamdioglanis* podem exceder esse tamanho); narinas bem separadas e não portando barbilhões; três pares de barbilhões: maxilar e mentonianos interior e exterior; nadadeira adiposa bem desenvolvida; nadadeira



caudal extremamente bifurcada, recortada, arredondada ou lanceolada; membranas branquiais livres, com as aberturas branquiais não-restritas; margem orbital livre ou não; e primeiro raio das nadadeiras dorsal e peitoral variando entre possuindo espinhos agudos até completamente flexíveis ou na maior parte segmentados.

A sistemática de Heptapteridae, tanto sua relação com outras famílias de Siluriformes quanto entre seus gêneros e espécies, ainda carece de estudo (Bockmann & Guazzelli, 2003). Dentre os gêneros de Heptapteridae, apenas *Gladioglanis* (Lundberg *et al.*, 1991a), *Mastiglanis* (Bockmann, 1994), *Nemuroglanis* (Bockmann & Ferraris, 2005) e *Rhamdella* (Bockmann & Miquelarena, 2008) foram diagnosticados seguindo metodologia de análise filogenética, enquanto todos os outros gêneros são diagnosticados com base em uma combinação de caracteres ou por traços imprecisos, mas não por características unicamente derivadas (Bockmann & Guazzelli, 2003). Mesmo estudos sobre a taxonomia dos gêneros são bem escassos, o que é um problema quando se trata de animais que ocupam os mais variados nichos e apresentam grande diversidade. Para Heptapteridae, além dos gêneros citados acima, apenas *Rhamdia* (Silfvergrip, 1996) e *Taunayia* (Oliveira & Britski, 2000) foram estudados em detalhes (sendo que *Rhamdia* ainda carece de uma maior revisão (*e.g.* Anza, 2006) e *Taunayia* é monoespecífico). Os demais gêneros apresentam diagnose por meio de combinação de caracteres, imprecisas, e limites cada vez mais vagos com o reconhecimento e adição de novas espécies (Bockmann, 1998). Resultando disso, diversas espécies da família tiveram, ao longo do tempo, quase que trânsito livre pelas fronteiras permeáveis de seus gêneros (Bockmann, *op. cit.*), sendo abrigadas quase que fortuitamente e produzindo classificações que clamam por uma revisão taxonômica e sistemática.



Algumas teses e dissertações abordam a sistemática de Heptapteridae ou alguns de seus gêneros, a saber: Bockmann (1998) abordou as relações dos gêneros de Heptapteridae filogeneticamente em sua Tese de doutorado; Guazzelli (2003) versou sobre as relações entre as espécies de *Pimelodella* em sua Tese de doutorado; Masson (2007) discutiu a relação entre as espécies de *Myoglanis* em sua Dissertação de mestrado; Muriel-Cunha (2008) trabalhou na revisão taxonômica e relações filogenéticas do gênero *Phreatobius* em sua Tese de doutorado; Garcia (2009) elaborou estudos cromossômicos e moleculares com o objetivo de delimitar as espécies de *Rhamdia* e estudar suas relações filogenéticas em sua Tese de doutorado; e Peixoto (2011) trabalhou uma análise filogenética molecular das espécies de *Pimelodella* da bacia do Alto Paraná em sua Tese de doutorado. Entretanto, tais trabalhos não foram publicados, e problemas na sistemática da família persistem, assim como na taxonomia no nível de espécie (Bockmann & Guazzelli, 2003). Dessa forma, o estudo das relações das espécies de um gênero controverso como *Brachyrhamdia* demonstra o valor deste trabalho ao auxiliar na elucidação da sistemática e taxonomia de mais um gênero de Heptapteridae.

O primeiro trabalho a delimitar filogeneticamente o que originaria a atual família Heptapteridae foi de Lundberg *et al.* (1991a). A então nomeada subfamília Rhamdiinae Bleeker *sensu* Lundberg *et al.* (1991a) apresenta os gêneros *Rhamdia*, *Pimelodella*, *Rhamdella*, *Brachyrhamdia*, *Goeldiella*, *Typhlobagrus*, *Caecorhamdia* e *Caecorhamdella* compartilhando uma miríade de caracteres plesiomórficos, o que resulta em uma topologia politômica não-resolvida na base da subfamília, além de um clado não-nomeado de pimelodídeos sem margem orbital livre (Figura 01).



Posteriormente, de Pinna (1993) propõe uma topologia para a ordem Siluriformes, elevando o clado denominado de Rhamdiinae para o nível de família.

O trabalho de Bockmann (1998) postula uma relação entre os gêneros da família, dividindo-a em um grado basal e duas tribos. O grado basal apresenta *Goeldiella* como o gênero mais basal de Heptapteridae, seguido por *Rhamdia*, *Pimelodella+Brachyrhamdia* como um grupo monofilético e *Rhamdella* como grupo-irmão do restante dos heptapterídeos (subfamília Heptapterinae, clado 129 da Tese, compreendendo os heptapterídeos sem margem orbital livre) dividido, por sua vez, nas tribos Phreatobiini e Heptapterini (Figura 02). A subfamília Heptapterinae é destacada também em outros trabalhos, equivalendo ao grupo não-denominado da subfamília Rhamdiinae (Figura 01) de Lundberg e colaboradores (1991) e ao grupo “Rhamdiinae I” (Figura 03) de Pinna (1991), com a inclusão de *Phreatobius* (Bockmann, 1998).

Entretanto, o trabalho de Bockmann e Miquelarena (2008) postula uma relação ligeiramente diferente para o grado basal de heptapterídeos: a posição do gênero *Rhamdia* como grupo-irmão de todos os heptapterídeos exceto *Goeldiella* e *Pimelodella+Brachyrhamdia* (Figura 04). A resolução pouco estável neste nível do cladograma já havia sido aventada por Bockmann (1998), pelo fato de existirem algumas características apomórficas unicamente compartilhadas por *Goeldiella*, *Pimelodella*, *Brachyrhamdia*, *Rhamdia* e *Rhamdella*, de maneira que pequenas modificações na codificação de alguns estados de caráter seriam suficientes para alterar a topologia do cladograma essa região.

Os heptapterídeos, como atualmente definidos, são endêmicos da região Neotropical, sendo um dos principais componentes da ordem Siluriformes da fauna



de pequenos corpos d'água dessa região, ocorrendo em rios que deságuam no oceano Atlântico do norte do México ao sul da Argentina e na encosta do Pacífico, do norte do México ao sul do Peru (Bockmann & Guazzelli, 2003). São vulgarmente referenciados por diversos nomes dependendo do país ou região. No Brasil recebem os nomes de bagre (e.g. Fowler, 1951), jundiá (e.g. Severi & Cordeiro, 1994), mandi (e.g. Britski, 1972a); mandi-chorão (e.g. Britski, *op. cit.*) e mandizinho (e.g. Britski, *op. cit.*) (*vide* Bockmann, 1998; Bockmann & Guazzelli, 2003).

Armbruster (2011) acertadamente comenta que os heptapterídeos estão entre os Siluriformes que apresentam mais modificações da morfologia geral. Inseridas na família estão espécies miniaturas, como é o caso dos membros dos gêneros *Gladioglanis* e *Horiomyzon*, com menos de 3 cm de comprimento padrão (Bockmann & Slobodian, 2013); espécies consideradas “bizarras” e de difícil atribuição filogenética, como as pertencentes ao gênero *Phreatobius*, encontradas em lençóis freáticos ou no folhiço (Muriel-Cunha & de Pinna, 2005); e catorze espécies de hábito subterrâneo, troglófilas e troglóbias, a saber: *Phreatobius cisternarum* Göldi, *P. dracunculus* Shibatta, Muriel-Cunha & de Pinna, *P. sanguijuela* Fernandez, Saucedo, Carvajal-Vallejos & Schaefer, *Pimelodella kronei* (Miranda-Ribeiro), *P. spelaea* Trajano, Reis & Bichuette, *Rhamdia enfunada* Bichuette & Trajano, *R. guasarensis* DoNascimento, Provenzano & Lundberg, *R. laluchensis* Weber, Allegrucci & Sbordoni, *R. macuspanensis* Weber & Wilkens, *R. reddelli* Miller, *R. typhla* Greenfield, Greenfield & Woods, *R. urichi* (Norman), *R. zongolicensis* Wilkens e *Rhamdiopsis krugi* Bockmann & Castro (Bockmann & Castro, 2010) além de outras espécies cuja descrição está em andamento (*cf.* Trajano & Bichuette, 2010).



A biologia dos heptapterídeos não difere muito do comumente encontrado em outros Siluriformes, com a maioria sendo adaptada à vida bentônica, com apenas algumas espécies exploradoras da coluna d'água, como é o caso de *Brachyrhamdia* e *Pimelodella* (Bockmann & Guazzelli, 2003). Os membros desta família podem ocorrer em rios de água clara ou negra, fria, e de correnteza moderada a rápida, em baixas ou médias profundidades (Bockmann & Guazzelli, *op. cit.*). Na sua maioria possuem hábitos crípticos e o período de maior atividade durante o crepúsculo e a noite, enquanto durante o dia geralmente procuram refúgio em espaços confinados entre pedras, na folhagem e na vegetação marginal, ou mesmo escondendo-se sob a areia (Bockmann, 1998).

A diversidade de espécies de Heptapteridae também é difícil de ser calculada, devido ao pouco conhecimento de sua taxonomia. Apesar de atualmente serem alocados à família 24 gêneros (Ferraris, 2007; Eschmeyer & Fong, 2012), há estimativas de que existam, pelo menos, mais 12 gêneros a serem descritos (Bockmann, 1998), por volta de 150-200 espécies válidas e no mínimo 73 espécies por serem descritas (Bockmann, *op. cit.*; Bockmann & Guazzelli, 2003; F. A. Bockmann, com. pess.).

## **2. O gênero *Brachyrhamdia* Myers (1927)**

Dentre os gêneros tradicionalmente considerados como mais basais em Heptapteridae está *Brachyrhamdia* Myers (1927), com cinco espécies descritas válidas (Bockmann & Guazzelli, 2003; Ferraris, 2007; Eschmeyer & Fong, 2012). O gênero possui distribuição restrita à porção norte da América do Sul, abrangendo as bacias amazônicas (incluindo o Rio Tocantins), o Rio Orinoco, e as bacias costeiras



guianas (cf. Bockmann & Guazzelli, 2003). Espécies de *Brachyrhamdia* são de pequeno porte, atingindo até 7,6 cm de comprimento padrão (cf. Bockmann & Guazzelli, 2003), e são muito populares na aquarioria mundial, sendo frequentemente exportadas para países estrangeiros como Alemanha, Inglaterra, Estados Unidos da América e Japão (F. A. Bockmann e S. Grant, com. pess.).

Segundo a hipótese filogenética de Bockmann (1998), *Brachyrhamdia* talvez seja um subgrupo especializado de *Pimelodella*, grupos-irmãos segundo Bockmann & Miquelarena (2008), com as espécies atribuídas a estes gêneros possuindo o comportamento de se agregar em pequenos grupos e explorar a coluna d'água (Bockmann & Guazzelli, 2003), diferentemente da maioria dos heptapterídeos, que são solitários e bentônicos (Bockmann, 1998). *Brachyrhamdia* apresentaria um comportamento gregário, mas em uma condição mais extrema, se incorporando a cardumes de *Corydoras*, junto com as quais são usualmente coletadas (Sands, 1985a; Sands & Black, 1985; Lundberg & McDade, 1986). Os espécimes de *Brachyrhamdia* costumam ser menos abundantes e se encontram juntamente a espécimes de *Corydoras* com coloração semelhante, os quais sempre se apresentam em maior número (cf. Lundberg & McDade, 1986; F. A. Bockmann, com. pess.).

O gênero *Brachyrhamdia* Myers (1927) foi estabelecido com base em um material coletado por Dr. Carl Ternetz para a Universidade da Indiana, entre Setembro de 1923 e Maio de 1925. *Brachyrhamdia* foi considerada estar associada a *Pimelodella*. Foram destacadas as características de corpo compacto e comprimido; processo occipital [sic] formando uma ponte com a placa dorsal [sic, supraneural]; primeiro raio (indiviso) dorsal e peitorais pungentes, o último



apresentando espinhos na metade basal da margem posterior; processo umeral afilado; fontanela ausente posteriormente aos olhos; olhos com margem orbital livre; barbilhões normais; nadadeira caudal muito forçada; e cabeça completamente coberta por pele. A espécie-tipo do gênero, *Brachyrhamdia imitator*, foi descrita também por Myers na mesma publicação (1927: p. 123-124), com seguinte localidade-tipo: “Venezuela: Caño de Quiribana, near Caicara” (bacia do Rio Orinoco). O gênero foi originalmente assinalado à família Pimelodidae Eigenmann & Eigenmann, 1918 (Myers, 1927), e sempre referenciado ao subgrupo de Pimelodidae que veio a constituir a família Heptapteridae (e.g. Lundberg & McDade, 1986; Ferraris, 1988; Lundberg *et. al.*, 1991a, de Pinna, 1993; Bockmann, 1998; Bockmann & Miquelarena, 2008).

Atualmente *Brachyrhamdia* apresenta cinco espécies reconhecidas como válidas: *Brachyrhamdia imitator*, *B. heteropleura* (Eigenmann, 1912), *B. marthae* Sands & Black (1985), *B. meesi* Sands & Black (1985) e *B. rambarrani* Axelrod & Burgess (1987) (*cf.* Bockmann & Guazzelli, 2003; Ferraris, 2007, Eschmeyer & Fong, 2012). Além das cinco espécies descritas e válidas de *Brachyrhamdia*, cinco outras são conhecidas existir. Uma delas foi registrada por Bockmann (1998) como “*Pimelodella* sp. n.”, sendo procedente do Rio Araguaia, bacia do Rio Tocantins. Durante uma visita de F. A. Bockmann ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) foi encontrada uma segunda nova espécie, similar à *B. rambarrani* e *B. imitator*, proveniente da bacia do Rio Japurá. Uma terceira espécie foi encontrada por V. Slobodian durante uma visita ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), identificada como *B. cf. marthae*, mas proveniente da bacia do Rio Tapajós (*B. marthae* é conhecida das bacias do Juruá e





Mamoré/Madeira). O aquarista Steve Grant (com. pess. a F. A. Bockmann) informou que existem duas outras espécies não descritas de *Brachyrhamdia*, uma delas importada da Colômbia, identificadas como *Brachyrhamdia* sp. 2 e sp. 3, no site <http://www.planetcatfish.com>.

A validade do gênero foi discutida na literatura, embora ainda não haja consenso sobre a questão. Após a descrição do gênero por Myers (1927: v 123), Schultz (1944) questionou sua validade, considerando que este não seria distinguível de *Pimelodella*. Na parte referente ao gênero *Pimelodella*, Schultz argumenta que, por não ter acesso ao material de *Brachyrhamdia imitator* (descrito com base em um exemplar apenas, proveniente do Rio Caura na Venezuela), ele seria forçado a deixá-la de fora do trabalho e não conseguiria, com base apenas na descrição, diferenciá-la de *Pimelodella*.

Gosline (1945) tratou *Brachyrhamdia* como um gênero válido no seu catálogo de bagres de água doce da América do Sul e Central, sem discutir em profundidade a validade ou não do gênero. Innes & Myers (1950) mencionaram que *Brachyrhamdia* poderia ser sinônimo júnior de *Pimelodella*, não existindo uma indubitável separação entre os gêneros.

O primeiro artigo após a descrição do gênero que trabalhou com mais detalhes sua definição e composição foi de Sands & Black *in* Sands (1985). Neste artigo, os autores descrevem outras duas espécies de *Brachyrhamdia* (*B. marthae* e *B. meesi*) e confirmam o gênero como válido. No trabalho, há um pequeno acréscimo de caracteres diagnósticos do gênero, acrescentando as informações de menos raios anais (10-11 *versus* 11-14 para *Pimelodella cristata*), corpo mais alto, base da



adiposa mais curta e comprimento padrão menor que os encontrados em *Pimelodella*.

Lundberg & McDade (1986) efetuaram uma análise filogenética, comparando *Brachyramdia*, *Pimelodella*, *Rhamdia* e *Rhamdella*, além de analisarem as diagnoses de Myers (1927) e Sands & Black *in* Sands (1985) e re-descreverem a espécie-tipo do gênero, *Brachyrhamdia imitator* Myers (1927), com base em um abundante material encontrado na Academy of Natural Sciences, Philadelphia. Neste trabalho, houve a primeira abordagem ao gênero com base filogenética, afirmando que na diagnose para o gênero feita por Myers (1927) nenhuma característica utilizada é unicamente derivada em pimelodídeos, e que a maioria delas deve ser primitiva dentro do clado. Os autores acrescentam à diagnose a presença da fontanela posterior reduzida a dois pequenos forâmens (um atrás da barra epifiseal e o segundo posteriormente no supraoccipital) e que esta é uma característica derivada, ainda que compartilhada com *Rhamdia* e outros siluriformes.

Quanto à análise das diagnoses de Sands & Black (1985) para *B. marthae* e *B. meesi*, Lundberg & McDade (1986) comentam que souberam das duas novas descrições após o aceite do manuscrito, além de não terem acesso ao material em tempo hábil, de maneira que impossibilitou uma análise mais crítica e inclusão destas no trabalho efetivamente. Quanto às informações que puderam extrair de Sands & Black (1985), entretanto, Lundberg & McDade (1986) comentam que a contagem de raios que diferenciariam *Brachyrhamdia* de *Pimelodella* se sobrepõe nos dados que eles indicam, além de que as métricas relacionadas à altura do corpo e tamanhos deste e da nadadeira adiposa variam muito entre os gêneros



historicamente relacionados (*Rhamdia* e *Rhamdella*) ou apresentam escassa documentação.

Quanto ao posicionamento filogenético, Lundberg & McDade (1986) declaram que *Brachyrhamdia* pertenceria a um clado de pimelodídeos determinado pela presença de uma expansão lateral entalhada do processo transversal da quarta vértebra, além de outras sinapomorfias. *Brachyrhamdia* também foi assinalada como fazendo parte de um sub-clado deste, que abrigaria juntamente as espécies de *Cetopsorhamdia*, *Goeldiella*, *Pimelodella*, *Rhamdella*, *Rhamdia*, *Typhlobagrus*, "*Pimelodus*" *heteropleura* [sic] e uma "*Nannorhamdia*" venezuelana. Este sub-clado seria determinado por espécies que apresentam o quinto processo transversal menor que o quarto, mas também expandido e entalhado, além de outras sinapomorfias. Devido à possibilidade de outros pimelodídeos serem incluídos nos clados supracitados, Lundberg & McDade (1986) não propuseram nenhuma nomeação formal (a nomeação para o clado maior foi feita apenas em 1991, por Lundberg *et al.*, conforme trabalhado na seção anterior).

Em 2003, Zarske aborda a problemática da descrição de espécies com base em materiais sem localidade exata e argumenta que o material usado na descrição de *B. marthae* por Sands & Black (1985) é uma única fêmea, aberrante por apresentar abdômen distendido devido provavelmente à desova. Juntando este argumento ao da espécie não ter sido reportada em subseqüentes inventários de peixes peruanos (e.g. Ortega & Vari, 1986; Ortega 1991; Chang & Ortega, 1995), Zarske (2003) afirmou que houve uma designação errônea do gênero ao qual *B. marthae* havia sido posicionada. Com base em diversos exemplares coletados do Peru e Bolívia, Zarske (2003) redescreveu *B. marthae* como *Rhamdia marthae*,



entretanto, afirmou que a sinonimização de *Brachyrhamdia* com *Rhamdia* seria temporária, devido ao pouco conhecimento na família de taxonomia no nível de gênero em Pimelodidae.

Apesar da validade do gênero ser discutida na literatura, o monofilétismo do grupo formado pelas espécies de *Brachyrhamdia* (cf. Bockmann & Guazzelli, 2003; Ferraris, 2007) é uma hipótese muito bem corroborada (Bockmann, 1998). No entanto, Bockmann (1998) questionou a validade do gênero devido ao fato que este grupo seria uma linhagem apical na filogenia das espécies de *Pimelodella*. No trabalho de Lundberg & McDade (1986), os autores não encontraram nenhuma característica exclusivamente derivada do gênero, mas mantiveram-no como válido, além de o assinalarem a um clado monofilético que foi denominado posteriormente por Ferraris (1988) como clado *Brachyrhamdia* e tratado por Lundberg *et al.* (1991a) como subfamília Rhamdiinae (=Heptapteridae).

Na sua Tese de doutorado, Bockmann (1998) propôs que *Brachyrhamdia*, juntamente com *Caecorhamdella* e *Typhlobagrus*, seria sinônimo júnior de *Pimelodella*. Entretanto, em sua análise filogenética, Bockmann (*op. cit.*) constatou que as espécies de *Brachyrhamdia* comporiam um clado bem suportado por três sinapomorfias: ossos do teto do crânio liso; fontanela posterior ossificada; mancha sub-ocular presente. Deve ser ressaltado Bockmann (*op. cit.*) analisou apenas oito espécies pertencentes a *Pimelodella*, das quais somente uma está descrita e é considerada como válida e pertencente a *Pimelodella*, duas são provavelmente espécies novas de *Pimelodella* e o restante compõe cinco espécies descritas válidas e uma espécie nova de *Brachyrhamdia*.



Em 2003, Guazzelli ratificou a condição de *Brachyrhamdia* como sinônimo júnior de *Pimelodella* na sua Tese de doutorado, cujo objetivo era efetuar um estudo das relações filogenéticas de *Pimelodella*. Entretanto, neste trabalho foi observada apenas uma espécie de *Brachyrhamdia*, *B. meesi*, a qual se apresentou juntamente com uma politomia basal que compreendia a maior parte das espécies de *Pimelodella* analisadas (Figura 05).

No que tange às relações filogenéticas entre as espécies de *Brachyrhamdia*, apenas o trabalho de Bockmann (1998) traz alguma aborgadem. Neste, *B. marthae* e *B. meesi* aparecem como espécies-irmãs, próximas de um clado composto por *B. heteropleura*, *B. imitator* e *Brachyrhamdia* n. sp. (Tocantins). Todo o grupo de espécies de *Brachyrhamdia* se apresentou como monofilético, compartilhado em uma politomia basal com o restante das espécies de *Pimelodella* analisadas (Figura 02).

### **3. Biologia de *Brachyrhamdia* e especulações sobre seu mimetismo com outros siluriformes**

Além da problemática sobre a validade do gênero, a ecologia de *Brachyrhamdia* também apresenta tópicos que necessitam de elucidação. Diferentemente da maioria dos heptapterídeos, que tendem a viver de maneira solitária, as espécies de *Brachyrhamdia* tendem a se organizar em grupos de até dez indivíduos (Bockmann, 1998; Bockmann & Guazzelli, 2003). Um fato já abordado diversas vezes na literatura do gênero é a presença de indivíduos do gênero *Corydoras* coletados na mesma localidade que os indivíduos de *Brachyrhamdia* (e.g. Myers, 1927; Innes & Myers, 1950; Sands & Black, 1985; W.



Ohara, com. pess.). Apesar de não haver registro na literatura de observações em campo do comportamento gregário entre as espécies dos dois gêneros, a proporção de indivíduos encontrados de cada um dos gêneros nos leva a acreditar que, caso haja realmente tal comportamento gregário, poucos espécimes de *Brachyrhamdia* devem se camuflar em cardumes de aproximadamente dez indivíduos de *Corydoras* (e.g. Sands, 1985). A sugestão de que os indivíduos de *Brachyrhamdia* se apresentam em menor número do que os de *Corydoras* também é especulativa, baseada apenas no fato de que são importados menos indivíduos da primeira do que da segunda (Sands, *op. cit.*). Um contra-argumento ao comportamento gregário entre espécies dos dois gêneros foi dado em um comentário pessoal feito por William Ohara, que coletou espécimes de *B. marthae* em um projeto de inventário da ictiofauna da bacia do Rio Madeira. Durante uma coleta no município de Corumbiara (RO), em um igarapé afluente do Rio Corumbiara, foram coletados mais de cem exemplares de *B. marthae*. Tais exemplares foram coletados em uma porção mais estreita do igarapé, sob o capim marginal, enquanto exemplares de três espécies de *Corydoras* (*C. trilineatus*, *C. spectabilis* e *C. cf. aeneus*) foram encontrados em uma porção mais larga do igarapé, em fundo de seixo. A semelhança de tais espécies de *Corydoras* com *B. marthae* não é tão marcante quanto àquela existente entre outras espécies de *Brachyrhamdia* e de *Corydoras* [e.g. *B. imitator* e *Corydoras melanistius* Regan (1912)]. De qualquer forma, *C. trilineatus* compartilha com *B. marthae* a presença de uma faixa lateral escura bem evidente enquanto *C. caudimaculatus* possui uma mácula escura no pedúnculo caudal similar àquela de *B. marthae*.

Quando da descrição do novo gênero e espécie com base em *B. imitator*, Myers (1927) apontou a semelhança de formato corporal e coloração desta espécie



com *Corydoras melanistius*, coletadas sintopicamente, por isso o nome específico “imitator”.

Comentários mais refinados sobre o mimetismo entre essas duas espécies foram feitos posteriormente por Innes & Myers (1950), explorando com mais detalhes notas sobre a ecologia da espécie. No artigo, o primeiro autor comenta que possuía em seu aquário uma suposta “*Corydoras translúcida*”, que nadava de maneira semelhante a *C. hastatus*, devagar em maneira geral, mas capaz de corridas rápidas quando perseguida por uma rede. Quando o segundo autor viu uma foto do espécime, reconheceu-o como similar a *B. imitator*. Os autores comentam que a espécie ali reportada geralmente se esconde durante o dia, tendo maior atividade noturna, e geralmente se mantém na coluna d’água. Innes & Myers (1950) também comentam que o espécime de *Brachyrhamdia* foi coletado sintopicamente e apresenta grande semelhança com *C. melanistius*, o que poderia ser um caso de mimetismo que favorecesse *B. imitator* na evitação da predação, já que esta não apresenta defesas marcantes, enquanto seu modelo seria coberto por placas ósseas e com espinhos rígidos e pungentes. Entretanto, observando a foto apresentada no artigo e o comentário de que o espécime do aquário apresenta diferenças na coloração (“a fairly distinct área at the tip of dorsal fin”, além de coloração escura na faixa mediana lateral, base da nadadeira adiposa e uma barra vertical no pedúnculo caudal), há uma probabilidade que o espécime reportado pertença à *B. meesi* ou *B. marthae*, e não à *B. imitator*. Infelizmente, tal afirmação não pode ser provada, já que o material não foi tombado em coleção científica, nem a localidade de coleta foi fornecida.



Sands (1984) faz um breve comentário sobre *B. imitator*, dizendo que exemplares desta espécie foram importados para a Inglaterra juntamente com exemplares de *C. delphax*, da bacia do Orinoco, fato não comentado nos artigos anteriores. O autor também retifica brevemente que a semelhança na coloração deve evitar a predação, e informa que *Brachyrhamdia* não apresenta comportamento agressivo contra *Corydoras*, mas aparentemente ambas são territorialistas entre elas.

Uma análise mais aprofundada do mimetismo em *Brachyrhamdia* foi dada por Sands (1985b) e Sands & Black (1985). No artigo de descrição de *B. marthae* Sands & Black e *B. meesi* Sands & Black (*op. cit.*) comentam que *B. imitator* teria a mesma coloração que *C. melanistius* e *C. delphax*. Os autores também estabelecem o paralelo das duas espécies novas com siluriformes simpátridos (geralmente importados concomitantemente), argumentando que os juvenis de *B. meesi* se assemelham com *Pimelodella cristata* e *B. marthae* com *C. pygmaeus* e *Otocinclus* spp. (Sands & Black, *op. cit.*).

Sands (1985b) comenta sobre qual a provável vantagem e que tipo de mimetismo existiria entre as espécies de *Brachyrhamdia* e outros siluriformes. O autor afirma que não há observações de campo que possam dizer com certeza que, na natureza, os espécimes de *Brachyrhamdia* se encontram em menor número que de outros siluriformes com os quais se associam, apenas que os registros de importação no mesmo container demonstram tal diferença no número de espécimes. Sands (*op. cit.*) também argumenta que não há informações suficientes para se dizer que o mimetismo de *Brachyrhamdia* seja defensivo, se aproveitando dos aspectos defensivos das espécies modelo, já que ela mesma apresenta o mecanismo de trava





nas nadadeiras, com espinhos pungentes. Dessa forma, o autor aventava outras possíveis explicações para a congruência nos padrões de coloração: “zoomimesis” e camuflagem por coloração críptica. Segundo Sands (*op. cit.*), a “zoomimesis” ocorre quando o mímico tem vantagem em remanescer não notado com o modelo, o que poderia ser vantajoso já que o autor observou, em aquário, um espécime maior de *P. lateristriga* (*sic*) oprimindo individualmente uma *B. meesi* (apesar de ressaltar que não há provas de que tal comportamento ocorreria no ambiente natural). A camuflagem por coloração críptica demanda que diferentes espécies apresentariam a mesma coloração para camuflagem no ambiente (Sands, *op. cit.*), mas não há também nenhuma observação de campo que confirme quaisquer hipóteses para a vantagem do mimetismo.

Lundberg & McDade (1986) forneceram em seu trabalho as informações mais completas até agora sobre a biologia de *Brachyrhamdia*, com base em informações sobre a espécie-tipo *B. imitator*. Foram medidos 497 indivíduos coletados entre 20 de janeiro e 4 de fevereiro de 1977 em locais com distância máxima de 30km uns dos outros. Tais indivíduos apresentam frequência de distribuição dos comprimentos padrões polimodal, o que sugeriria picos reprodutivos discretos, talvez estações de reprodução (Lundberg & McDade, *op. cit.*). A dissecação de dez indivíduos entre 29 e 46 mm CP demonstrou que todos apresentavam gônadas bem desenvolvidas, mas imaturas (não se sabe pela distância da estação reprodutiva), e que a diferenciação de tamanho não era relacionada ao sexo. Os autores também afirmam, com o exame do conteúdo estomacal, que *B. imitator* é bêntica e onívora, já que apresentava areia, larvas de inseto e ostracódios parcialmente digeridos (Lundberg & McDade, *op. cit.*). Lundberg & McDade (*op. cit.*) também informaram que no



material proveniente das coletas em quais foram coletados os espécimes de *B. imitator* também foram coletadas quatro espécies de *Corydoras* (incluindo *C. melanistius*) e aventaram que a evolução de um tamanho corporal, formato geral do corpo e coloração semelhantes ao encontrado em *Corydoras* poderia ser uma adaptação de escape à predação, mas que informações em campo ainda seriam necessárias para confirmação.

Apesar de não fazer nenhuma referência à semelhança na coloração, Axelrod (1987) descreveu *B. rambarrani* (descrita no trabalho sob o gênero *Pimelodella*) juntamente com *C. burgessi*, ambas coletadas conjuntamente no Rio Unini, em “Brown water” (o que explicaram como sendo uma água mais clara que aquela do Rio Negro), duas espécies que apresentam exatamente o mesmo padrão de coloração. Sobre o mimetismo de *B. rambarrani* com outros siluriformes não há registros na literatura. Entretanto, F. A. Bockmann, em comentário pessoal, me informou que *Corydoras adolfoi* Burgess, 1982, *Corydoras duplicareus* Sands, 1995 e *Corydoras serratus* Sands, 1995 apresentam um colorido muito semelhante ao encontrado em *B. rambarrani*, e todas as espécies acima mencionadas também são endêmicas do Rio Negro (Reis, 2003).

No seu trabalho sobre competição e filogenia de mímicos mullerianos em *Corydoras*, Alexandrou *et. al.* (2011) comentam brevemente que os padrões de coloração encontrados em *Corydoras*, tanto crípticos como disruptivos e aposemáticos, também são apresentados também em *Brachyramdia* (além de *Otocinclus* e *Serrapinus*), mas não discorrem em maiores detalhes sobre o assunto.



## Conclusões

Todas as informações anteriormente explicitadas nos fazem concluir que *Brachyrhamdia* é um gênero monofilético, o qual deve ser mantido como válido devido ao comprovado parafiletismo do gênero *Pimelodella*.

As sete espécies aqui reconhecidas como pertencentes ao gênero apresentam uma taxonomia bem definida e são facilmente distinguíveis entre si e dos demais heptapterídeos tanto pelo padrão de coloração como por características morfológicas.

A análise filogenética retorna, além do monofiletismo do grupo, uma relação mais próxima entre as espécies de *Brachyrhamdia* que apresentam o corpo mais curto e robusto e não portam faixa escura de coloração lateral. Outras informações também extraídas da análise filogenética são a corroboração do monofiletismo de *Rhamdella*, do parafiletismo de *Pimelodella* e da existência de um clado de espécies de *Pimelodella* provenientes de localidades das Guianas, que comporiam o grupo mais relacionado à espécie-tipo do gênero, *Pimelodella cristata*.

A história biogeográfica do gênero *Brachyrhamdia* pode ser explicada por meio dos eventos geomorfológicos os quais levaram ao cenário atual das bacias Amazônica, do Orinoco e das Guianas. O padrão encontrado de distribuição em terras baixas demonstra que restrições ecológicas provavelmente têm participação fundamental na delimitação dos corpos d'água nos quais as espécies podem ser encontradas, que geralmente corresponde a rios de água branca, com médio a alto teor de sedimentos.



Há registros na literatura de que provavelmente as espécies de *Brachyrhamdia* são miméticas de espécies de *Corydoras*, as quais vivem no mesmo ambiente, inclusive sendo provável que as espécies de *Brachyrhamdia* se mesquem aos cardumes de *Corydoras*. Apesar da impossibilidade de se examinar em campo se tais hipóteses procedem, um levantamento bibliográfico das espécies de *Corydoras* que ocorrem em simpatria com as de *Brachyrhamdia* denotam a existência de ao menos uma espécie de *Corydoras* no mesmo ambiente e com coloração semelhante à *Brachyrhamdia*.



## Referências bibliográficas

Abell, R.; Thieme, M. L.; Revenga, C.; Bryer, M.; Kottelat, M.; Bogutskaya, B.; Coad, B.; Mandrak, N.; Balderas, S. C.; Bussing, W.; Stiassny, M. L. J.; Skelton, P.; Allen, G. R.; Unmack, P.; Naseka, A.; Ng, R.; Sindorf, N.; Robertson, J.; Armijo, E.; Higgins, J. V.; Heibel, T. J.; Wikramanayake, E.; Olson, D.; López, H. L.; Reis, R. E.; Lundberg, J. G.; Sabaj Pérez, M. H. & P. Petry. 2008. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. **BioScience** **58** (5):403-414.

Adriaens, D. & W. Verraes. 1996. Ontogeny of cranial musculature in *Clarias gariepinus* (Siluroidei: Clariidae): the adductor mandibulae complex. **Journal of Morphology**, **229**(3): 255-259.

Adriaens, D. & W. Verraes. 1997. Ontogeny of the maxillary barbell muscles in *Clarias gariepinus* (Siluroidei: Clariidae), with some notes on the palatine-maxillary mechanism. **Journal of Zoology, London**, **241**(1): 117-133.

Albert, J. S. & T. P. Carvalho. 2011. Neogene Assembly of Modern Faunas. pp. 119-136. *In*: Albert, J. & R. E. Reis (Eds). **Historical of Neotropical Freshwater Fishes**. University of California Press, Los Angeles. 385p.

Albert, J. S.; Petry, P. & R. E. Reis. 2011. Major biogeographic and phylogenetic patterns. pp. 21-57. *In*: Albert, J. & R. E. Reis (Eds). **Historical of neotropical freshwater fishes**. University of California Press, Los Angeles. 385p.

Albert, J. S. & R. E. Reis. 2011. Introduction to Neotropical freshwaters. Pp. 3-19. *In*: Albert, J. & R. E. Reis (Eds). **Historical of neotropical freshwater fishes**. University of California Press, Los Angeles. 385p.



Alexandrou, M. A.; Oliveira, C.; Maillard, M; McGill, R. A. R.; Newton, J.; Creer, S. & M. I. Taylor. 2011. Competition and phylogeny determine community structure in Müllerian co-mimics. **Nature** **469**: 84–88.

Anza, J. A. 2006. **Revisão das espécies do gênero *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) de drenagens costeiras do Sul e Sudeste do Brasil, um exemplo de diversidade subestimada do gênero**. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. Tese de Doutorado não publicada. 135pp.

Arias, J. S.; Szumik, C. A. & P. A. Goloboff. 2011. Spatial analysis of vicariance: a method for using direct geographical information in historical biogeography. **Cladistics**, **27**: 617-628.

Armbruster, J. W. 2011. Global catfish biodiversity. **American Fisheries Society Symposium**, **77**:15-37.

Arratia, G. 2003a. Catfish Head Skeleton-An Overview. Pp. 3-46. *In*: Arratia, G.; Kapoor, B. G.; Chardon, M. & R. Diogo (Eds.), 2003. **Catfishes**. Science Publishers Inc., Enfield, USA. V 1. 750p

Arratia, G. 2003b. The Siluriform Postcranial Skeleton-An Overview. pp. 121-158 *In*: Arratia, G.; Kapoor, B. G.; Chardon, M. & R. Diogo (Eds.), 2003. **Catfishes**. Science Publishers Inc., Enfield, USA. V 1. 750p.

Axelrod, H. R. 1987. Two new species of catfishes (Siluriformes, Callichthyidae and Pimelodidae) from the Rio Unini, Amazonas, Brazil. **Tropical Fish Hobbyist**, **35** (12): 22-25.

Bleeker, P. 1858. De visschen van den Indischen Archipel. Beschreven en toegelicht. Siluri. **Acta Societatis Regiae Scientiarum Indo-Neêrlandicae**, **4**: i-xii + 1-370.



Bleeker, P. P. 1862. Atlas Ichthyologique des Indes Orientales Néerlandais. **Publié sous les Auspices du Gouvernement Colonial Néerlandais**, J. Smith and Gide, Amsterdam. 170p.

Bockmann, F. A. 1994. Description of *Mastiglanis asopos*, a new pimelodid catfish from northern Brazil, with comments on phylogenetic relationships inside the subfamily Rhamdiinae (Siluriformes, Pimelodidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington, Washington, 107** (4): 760-777.

Bockmann, F. A. 1998. **Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros**. Universidade de São Paulo, São Paulo. Tese de Doutorado não publicada. 599p.

Bockmann, F. A. 2007. pp. 104-109 *In*: Backup, P. A., N. A. Menezes & M. S. Ghazzi (Eds.), 2007. **Catálogo das Espécies de Peixes de Água Doce do Brasil**. Museu Nacional (Série Livros 23), Rio de Janeiro. 195p.

Bockmann, F. A. & R. M. C. Castro. 2010. The blind catfish from the caves of Chapada Diamantina, Bahia, Brazil (Siluriformes: Heptapteridae): description, anatomy, phylogenetic relationships, natural history, and biogeography. **Neotropical Ichthyology, 8**(4): 673-706.

Bockmann, F. A. & W. J. E. M. Costa. 1995. Revisão do gênero *Brachurhamdia* [*sic*] Myers, 1927 (Siluriformes, Pimelodidae). **XI Encontro Brasileiro de Ictiologia/Resumos**. Campinas: Pontifícia Universidade Católica de Campinas-ICB/Sociedade Brasileira de Ictiologia. p. B3-B3.

Bockmann, F. A. & C. J. Ferraris Jr. 2005. Systematics of the Neotropical catfish genera *Nemuroglanis* Eigenmann and Eigenmann 1889, *Imparales* Schultz



1944, and *Medemichthys* Dahl 1961 (Siluriformes: Heptapteridae). **Copeia**, **2005** (1): 124-137.

Bockmann, F. A. & G. M. Guazzelli. 2003. Family Heptapteridae (Heptapterids). pp. 406-431. *In*: Roberto Esser dos Reis; Sven O. Kullander; Carl J. Ferraris Jr.. (Org.). **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America**. EDIPUCRS. Porto Alegre. v. 1. 729p.

Bockmann, F. A. & A. M. Miquelarena. 2008. Anatomy and phylogenetic relationships of a new catfish species from northeastern Argentina with comments on the phylogenetic relationships of the genus *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann 1888 (Siluriformes, Heptapteridae). **Zootaxa**, **1780**: 1-54.

Bockmann, F. A. & M. C. C. de Pinna. 2004. *Heptapterus collettii* Steindachner, 1881: A member of the Asian bagrid genus *Olyra* erroneously assigned to the Neotropical Fauna (Siluriformes: Ostariophysii). **Copeia**, **2004** (3): 665–675.

Bockmann, F. A. & V. Slobodian. 2013. Heptapteridae. *In*: Queiroz, L. J; Torrente-Vilara. G.; Ohara, W. M.; Silva, T. H. P; Zuanon, J & C. R. C. Doria. (Eds.) **Peixes do Rio Madeira**. São Paulo: Dialetto, 2013 (no prelo), v. 3, p. 12-71.

Bogotá-Gregory, J. D. & J. A. Maldonado-Ocampo. 2006. Peces de la zona hidrogeográfica de La Amazonia, Colombia. **Biota Colombiana**, **7** (1): 55-94.

Britski, H. A. 1972a. Peixes de água doce do Estado de São Paulo. Sistemática: 79-108. *In*: Comissão Interestadual da Bacia Paraná- Uruguai. **Poluição e Piscicultura. Notas sobre poluição, ictiologia e piscicultura**. São Paulo, Faculdade de Saúde Pública USP/Instituto de Pesca. 216 p.





Britto, M. R. 2003. Phylogeny of the subfamily Corydoradinae Hoedeman, 1952 (Siluriformes: Callichthyidae), with a definition of its genera. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, **153** (1): 119-154.

Buckup, P. A., N. A. Menezes & M. S. Ghazzi (Eds.), 2007. **Catálogo das Espécies de Peixes de Água Doce do Brasil**. Museu Nacional (Série Livros 23), Rio de Janeiro. 195 p.

Burgess, W. E. 1989. **An Atlas of Freshwater and Marine Catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes**. Tropical Fish Hobbyist Publications, Neptune. 783p.

Butler, A. & W. Hodos. 2005. Cap. 9: Segmental Organization of the head, brain, and cranial nerves. pp. 157-172. *In* **Comparative Vertebrate Neuroanatomy Evolution and Adaptation**. John Wiley & Sons, Hoboken. 716p.

Carvalho, T. P. & Albert, J. 2011. The Amazon-Paraguay divide. pp. 193-202. *In*: Albert, J. & R. E. Reis (Eds). **Historical of Neotropical Freshwater Fishes**. University of California Press, Los Angeles. 385p.

Castro, R. M. C., & M. M. C. Castro. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia**, **3**,:25-32.

Chang, F. & H. Ortega. 1995. Additions and corrections to the list of freshwater fishes of Peru. **Publicaciones del Museo Historia Natural 'Javier Prado', Ser. A**, **50**: 1-11.

Chen, X. & J. G. Lundberg. 1995. *Xiurenbagrus*, a new genus of amblycipitid catfishes (Teleostei: Siluriformes), and phylogenetic relationships among the genera of Amblycipitidae. **Copeia**, **1995** (4): 780-800.



Chernoff, B & P. W. Willink. 1999. **A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Upper Río Orthon Basin, Pando, Bolivia**. Bulletin of Biological Assessment 15. Conservation International, Washington DC. 146p.

Chernoff, B.; Willink, P. W.; Sarmiento, J. ; Barrera, S.; Machado-Allison, A.; Menezes, N. & H. Ortega. 1999. Fishes of the Ríos Tahuamanu, Manuripi and Nareuda, Depto. Pando, Bolivia: Diversity, Distribution, Critical Habitats and Economic Value, 39-46. *In*: Chernoff, B & P. W. Willink (eds.). **A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Upper Río Orthon Basin, Pando, Bolivia**. Bulletin of Biological Assessment 15. Conservation International, Washington, DC. 146p.

Chernoff, B; Machado-Allison, A.; Willink, P. W.; Sarmiento, J.; Barrera, S.; Menezes, N. & H. Ortega. 2000. Fishes of three Bolivian Rivers: diversity, distribution and conservation. **Interciencia**, 15 (6): 273-283.

Cione, A. L.; Azpelicueta, M. M.; Casciotta, J. R. & M. T Dozo. 2005. Tropical freshwater teleosts from Miocene beds of eastern Patagonia, southern Argentina. **Geobios**, 38: 29–42.

Cope, E. D. 1872. On the fishes of the Ambyiacu River. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 23: 250-294, Pls. 3-16.

Costa, J. B. S., Hasui, Y., Borges, M. S. & R. L. Bemerguy. 1995. Arcabouço tectônico regional do meso-cenozóico da região da calha do Rio Amazonas. **Geociências**, 14: 77–103.

Costa, J. B. S.; Bemerguy, R. L.; Hasui, Y.; Borges, M. S.; Ferreira, C. R. P., Jr.; Bezerra, P. E. L.; Costa, M. L. & J. M. G. Fernandes. 1996. Neotectônica da



Região Amazônica: Aspectos Tectônicos, Geomorfológicos e Depositionais. **Geonomos**, 4 (2): 23-43.

Costa, J. B. S.; Bemerguy, R. L.; Hasui, Y. & M. S. Borges. 2001. Tectonics and Paleogeography along the Amazon river. **Journal of South America Earth Sciences**, 14: 335-347.

Croizat, L. 1952. **Manual of Phytogeography**. W. Junk, The Hague. 696p.

Croizat, L. 1958. **Panbiogeography**. Volumes 1, 2a e 2b. Publicado pelo autor, Caracas. 2755p.

Croizat, L. 1964. **Space, Time, Form: the Biological Synthesis**. Publicado pelo autor, Caracas. 881p.

Dahl, G. 1961. Nematognathous fishes collected during the Macarena Expedition 1959. Dedicated to the memory of the Colombian ichthyologist, Dr. Ricardo Lozano. Decd May 23rd, 1959. Part II: Pimelodidae, Callophysidae. **Novedades Colombianas**, 1 ( 6): 483-514.

Datovo, A. & F. A. Bockmann. 2010. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. **Neotropical Ichthyology**, 8 (2): 193-246.

Edmunds, M. 1974. **Defence in Animals: A Survey of Anti-predator Defences**. Harlow: Longman. 357p.

Eigenmann, C. H. 1912a. The freshwater fishes of the British Guiana, including a study of the ecological grouping of species and relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. **Memoirs of the Carnegie Museum**, 5: 1-578.



Eigenmann, C. H. 1918. The Pygidiidae, a family of South American catfishes. **Memoirs of the Carnegie Museum**, 7 (5): 259-398, Pls. 36-56.

Eigenmann, C. H. & R. S. Eigenmann. Preliminary notes on South American Nematognathi. I. **Proceedings of the California Academy of Sciences (Series 2)**, 1 (pt 2): 119-172.

Eigenmann, C. H. & R. S. Eigenmann. 1889. Preliminary notes on South American Nematognathi. II. **Proceedings of the California Academy of Sciences (Series 2)**, 2: 28-56.

Eigenmann, C. H. & C. H. Fischer. 1916. *In*: Eigenmann, C. H. New and rare fishes from South American rivers. **Annals of the Carnegie Museum**, 10 (1-2): 77-86, Pls. 13-16.

Eigenmann, C. H. & A. A. Norris. 1900. Sobre alguns peixes de S. Paulo, Brazil. **Revista do Museu Paulista**, 4: 349-362.

Elias, M.; Gompert, Z.; Jiggins, C. & K. Willmott. 2008. Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. **PLoS Biology**, 6 (12): e300.

Eschmeyer, W. N. 1998. **Catalog of fishes**. Special Publication, California Academy of Sciences, San Francisco. 3 vols. 2905 p.

Eschmeyer, W. N. & J. D. Fong. 2012. **Species of Fishes by Family/Subfamily**. Versão on-line datada de 23 de junho de 2012. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>

Fausch, K. D.; Torgersen, C. E.; Baxter, C. V. & H. W. Li. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. **BioScience**, 52: 483–498.



Ferraris, C. J., Jr. 1988. Relationships of the Neotropical catfish genus *Nemuroglanis*, with a description of a new species (Osteichthyes: Siluriformes: Pimelodidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, **101** (3): 509-516.

Ferraris, C. J., Jr. 1991. **Catfish in the Aquarium**. Tetra Press, Morris Plains, 199p.

Ferraris, C. J., Jr. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. **Zootaxa**, **1418**: 1-628.

Ferraris, C. J., Jr. & F. Mago-Leccia. 1989. A new genus and species of pimelodid catfish from the Río Negro and Río Orinoco drainages of Venezuela (Siluriformes: Pimelodidae). **Copeia**, **1989** (1): 166-171.

Ferraris, C. J., Jr. & R. P. Vari. 1992. Catalog of type specimens of Recent fishes in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, 4: Gonorynchiformes, Gymnotiformes, and Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi). **Smithsonian Contributions to Zoology** 535: 1-52.

Ferreira, E.; Zuanon, J.; Forsberg, B.; Goulding, M. & R. Briglia-Ferreira. 2007. Rio Branco: Peixes, Ecologia e Conservação de Roraima. Gráfica Biblos, Roraima. 201p.

Galacatos, K.; Barriga-Salazar, R. & D. J. Stewart. 2004. Seasonal and habitat influences on fish communities within the lower Yasuni River basin of the Ecuadorian Amazon. **Environmental Biology of Fishes**, **71**: 33–51.

Garcia, C. **Estudos cromossômicos e moleculares em *Rhamdia* (Pisces, Siluriformes, Heptapteridae): análise de relações evolutivas**. Universidade de São Paulo, São Paulo. Tese de Doutorado não publicada. 147p.



Goeldi, E. A. 1905. Nova zoologica aus der Amazonas-Region. Neue Wirbeltiere. **Proceedings International Congress of Zoology 1905**: 542-549.

Goloboff, P. A.; Farris, J. S. & K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, **24**: 774–786.

Gosline, W.A. 1945. Catálogo dos Nematognatos de água doce da América do Sul. **Boletim do Museu Nacional, Zoologia**, **33**: 1-138.

Guazzelli, G. M. 2003. **Relações filogenéticas do gênero *Pimelodella* Eigenmann & Eigenmann 1888 (Siluriformes, Pimelodidae)**. Universidade de São Paulo, São Paulo. Tese de Doutorado não publicada. 232p.

Hardman, M. 2005. The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Otophysi: Siluriformes). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **37**: 700–720.

Haseman, J. D. 1911. Some new species of fishes from the Rio Iguassú. **Annals of the Carnegie Museum**, **7 (3-4)** (19): 374-387, pr. 50, 58, 73-83.

Henn, A. W. 1928. List of types of fishes in the collection of the Carnegie Museum. **Annals of the Carnegie Museum**, **19** (4): 51-99.

Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. 244p.

Herrick, C. J. 1901. The Cranial Nerves and Cutaneous Sense Organs of the North American Siluroid Fishes. **Journal of Comparative Neurology**, **11** (3): 177-248+Plates XIV-XVI.

Hovenkamp, P. 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. **Cladistics**, **13**: 67-79.



Hovenkamp, P. 2001. A direct method for the analysis of vicariance patterns. **Cladistics**, **17**: 260-265.

Hoorn, C; Wesselingh, F P; ter Steege, H; Bermudez, M; Mora, A; Sevink, J; Sanmartín, I; Sanchez-Meseguer, A; Anderson, C L; Figueiredo, J P; Jaramillo, C; Riff, D; Negri, F R; Hooghiemstra, H; Lundberg, J; Stadler, T; Särkinen, T & A. Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science**, **330**: 927-931.

Howes, G. J. 1983. Problems in catfish anatomy and phylogeny exemplified by the Neotropical Hypophthalmidae (Teleostei: Siluroidei). **Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology**, **45**:1-39.

Ibarra, M & J. D. Stewart. 1987. Catalogue of type specimens of Recent fishes in Field Museum of Natural History. **Fieldiana, Zoology (New Series)**, **35**: 1-112.

Ihering, R. von. 1907. Diversas espécies novas de peixes nemathognathas do Brazil. **Notas preliminares. Revista do Museu Paulista (N. S.)**, **1** (1): 13-39.

Innes, W.T. & G. S. Myers. 1950. The "Imitator catfish," which mimics a *Corydoras*. **The Aquarium**, **19** (9): 222-223.

Jeffery, W. R. & A. G. Strickler. 2010. Development as an evolutionary process in *Astyanax* Cavefish. pp 141-168. *In* Trajano, E.; Bichuette, M. E. & B. G. Kapoor (Eds) **Biology of subterranean fishes**. Science Publishers, Enfield. v. 1, 478p.

Kobayagawa, M. 1991. **The World of Catfishes**. Tropical Fish Hobbyist Publications, Neptune, 192p.

Lima, F. C. T & A. C. Ribeiro. 2011. Continental-scale tectonic controls of biogeography and ecology. pp. 145-164. *In*. Albert, J. S & R. E. Reis (Eds) **Historical**



**Biogeography of Neotropical Fishes.** University of California Press, Los Angeles. 385p.

Lizarazu, C. G. M. 2006. **Estudio de Factibilidad de la Acuicultura en Pando.** Fundación José Manuel Pando. Publicação em comparação com “Proyecto Bosque y VIDA. Santa Cruz, Bolivia”. 54p.

López-Fernandez, H. & J. S. Albert. 2011. Paleogene radiations. Pp. 105-117. *In:* Albert, J. & R. E. Reis (Eds). **Historical of Neotropical Freshwater fishes.** University of California Press, Los Angeles. 385p.

Lundberg, J. G. & J. N. Baskin. 1969. The caudal skeleton of the catfishes, Order Siluriformes. **American Museum Novitates**, **2398**: 1-50.

Lundberg, J. G. & L. A. McDade 1986. On the south american catfish *Brachyramdia imitator* Myers (Siluriformes, Pimelodidae), with a phylogenetic evidence for a large intrafamilial lineage. **Notulae Naturae (Philadelphia)**, **463**: 1-24.

Lundberg, J. G., A. H. Bornbusch & Mago-Leccia, F. 1991. *Gladioglanis conquistador* N. Sp. from Ecuador with diagnosis of the subfamilies Rhamdiinae Blekker and Pseudopmelodinae N. Subf. (Siluriformes, Pimelodidae). **Copeia**, **1991** (1): 190-209.

Lundberg, J. G.; Marshal, L. G.; Guerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M. C. S. L. & F. Wesselingh. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers, 13-48. *In:* Malabarba, L. R., Reis, R. E, Vari, R. P., Lucena, Z. M., & C. A. S. Lucena (eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes.** EDPUCRS, Porto Alegre, 603 p.

Machado-Allison, A.; Sarmiento, J.; Willink, P. W.; Chernoff, B.; Menezes, N.; Ortega, H.; Barrera, S. & T. Bert. 1999a. Diversity and Abundance of Fishes and





Habitats in the Rio Tahuamanu and Rio Manuripi Basins (Bolivia). **Acta Biologica Venezuelana**, **19** (1): 17-50.

Machado-Allison, A.; Sarmiento, J.; Willink, P. W.; Chernoff, B.; Menezes, N. & H. Ortega. 1999b. Diversity and Abundance of Fishes and Habitats in the Rio Tahuamanu and Rio Manuripi Basins, 47-50. *In*: Chernoff, B & P. W. Willink (eds.). **A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Upper Río Orthon Basin, Pando, Bolivia**. Bulletin of Biological Assessment 15. Conservation International, Washington, DC. 146p.

Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 2011. **Mesquite: a Modular System for Evolutionary Analysis**. Versão 2.75 <http://mesquiteproject.org>.

Maisey, J. G. 1996. **Discovering Fossil Fishes**. Henry Holt and Company, New York. 223p.

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

Mallet, J. & M. Joron. 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance, and speciation. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **30**: 201–233.

Masson, V. L. 2007. **Taxonomia do gênero *Myoglanis* Eigenmann, 1912 (Siluriformes: Heptapteridae) com um estudo comparativo de sua musculatura cefálica superficial**. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. Dissertação de mestrado não publicada. 88p.

Mees, G. F. 1974. The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pisces, Nematognathi). **Zoologische Verhandelingen (Leiden)**, **132**: 1-256, Pls. 1-15.



Mees, G. F. 1985. Further records of Auchenipteridae and Pimelodidae from Suriname (Pisces: Nematognathi). **Zoologische mededelingen uitgegeven door het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden**, **59** (21): 239-249.

Milani, E. J. & A. Thomaz-Filho. 2000. Sedimentary basins of South America. Pp. 3989-449. *In*: Cordani, U. G.; Milani, E. J.; Thomaz-Filho, A. & D. A. Campos (Eds.). **Tectonic Evolution of South America**. Publicações da Academia Brasileira de Ciências/ Departamento Nacional de Produção Mineral. Rio de Janeiro.

Mojica, J. I.; Galvis, G; Arbeláez, F.; Santos, M.; Vejarano, S.; Prieto-Piraquive, E.; Arce, M.; Sanchez-Duarte, P.; Castellanos, C.; Gutiérrez, A.; Duque, S. R.; Lobón-Cerviá, J. & C. Granado-Lorencio. 2005. Peces de la cuenca del Río Amazonas em Colombia: Región de Leticia. **Biota Colombiana**, **6** (2): 191-210.

Mora, A.; Baby, P; Roddaz, M.; Parra, M.; Brusset, S.; Hermoza, W. & N. Espurt. 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. pp. 38-60. *In* Hoorn, C. & F. P. Wesselingh (Eds.) **Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past**. 464p.

Müller, F. 1878. Über die vorthteile der mimicry bei schmetterlingen. **Zoologischer Anzeiger** 1: 54–55.

Muriel-Cunha, J. **Biodiversidade e sistemática molecular de Phreatobiidae (Ostariophysi, Siluriformes) - com uma proposta sobre sua posição filogenética em Siluriformes e uma discussão sobre a evolução do hábito subterrâneo**. Universidade de São Paulo, São Paulo. Tese de Doutorado não publicada. 144p.



Muriel-Cunha, J. & M. C. C. de Pinna. 2005. New data on cistern catfish, *Phreatobius cisternarum*, from subterranean waters at the mouth of the Amazon River (Siluriformes, Incertae Sedis). **Papéis Avulsos de Zoologia**, **45** (26): 327-339.

Myers, G. S. 1927. Descriptions of new south american freshwater fishes collected by Dr. Carl Ternetz. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, **68** (3): 116-135.

Nelson, G. & N. Platnick. 1981. **Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance**. New York, Columbia University Press, xiv+567p.

Nixon, C. K. & J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. **Cladistics**, **9**: 413-426.

Oliveira, J. C. & H. A. Britski. 2000. Redescrção de *Taunayia bifasciata* (Eigenmann & Norris, 1900), um bagre enigmático do Estado de São Paulo (Siluriformes, Pimelodidae, Heptapterinae). **Papéis avulsos de Zoologia**, **41**: 119-133.

Olden, J. D.; Kennard, M. J.; Leprieur, F.; Tedesco, A.; Winemiller, K. O. & E. J. Berthou. 2010. Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. **Diversity and Distributions**, **16**: 496–513.

Ortega, H. 1991. Adiciones y correcciones a la lista anotada de los peces continentales del Peru. **Publicaciones del Museo Historia Natural 'Javier Prado'**, **Ser. A.**, **39**: 1-6.

Ortega, H & R. Vari. 1986. Annotated checklist of freshwater fishes of Peru. **Smithsonian contributions to Zoology**, **437**: 1-25.

Ouboter P. E. & J. H. A. Mol. 1993. The fish fauna of Suriname. *In*. Ouboter, P. E. (Ed) **The freshwater Ecosystems of Suriname**, Monographiae Biologicae, Volume 70, Part I: 133-154.



Pearson, N. E. 1937. *Rhamdia guasarensis* (Siluriformes: Heptapteridae), a new species of cave catfish from the Sierra Perijá, northwestern Venezuela. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 117 (4): 564-574.

Peixoto, M. S. **Estudos sobre as relações filogenéticas e biogeográficas das espécies do gênero *Pimelodella* (Siluriformes, Heptapteridae) Eigenmann & Eigenmann, 1888 do Alto Paraná**. Universidade de São Paulo, São Paulo. Tese de Doutorado não publicada. 144p.

de Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7: 367–394.

de Pinna, M. C. C. 1993. **Higher-level phylogeny of Siluriformes, with a new classification of the order (Teleostei, Ostariophysi)**. The City University of New York, New York. Tese de doutorado não publicada, 482 p.

de Pinna, M. C. C. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses, 279-330. *In*: Malabarba, L. R., Reis, R. E, Vari, R. P., Lucena, Z. M., & C. A. S. Lucena (eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. EDPUCRS, Porto Alegre, 603 p.

de Pinna, M. C. C. & R. P. Vari. 1995. Monophyly and phylogenetic diagnosis of the Cetopsidae, with synonymization of the Helogenidae (Teleostei, Siluriformes). **Smithsonian Contributions to Zoology**, 571: 1-26.

de Pinna, M. C. C.; Ferraris, C. & R. P. Vari. 2007. A phylogenetic study of the neotropical catfish family Cetopsidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Siluriformes), with a new classification. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 150: 755-813.



Platinick, N. I. & G. Nelson. 1978. A method analysis for historical biogeography. **Systematic Zoology**, **27**: 1-16.

Pitman, N., C. Vriesendorp, D. K. Moskovits, R. von May, D. Alvira, T. Wachter, D. F. Stotz, & Á. del Campo (eds). 2011. **Perú: Yaguas-Cotuhé**. Rapid Biological and Social Inventories Report 23. The Field Museum, Chicago.

Potter, P. E. 1997. The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. **Journal of South America Earth Sciences**, **10** (5-6): 331-344.

Pouson, T. L. 2010. Cavefish: Retrospective and Prospective. 1-39. *In* Trajano, E.; Bichuette, M. E. & B. G. Kapoor (Eds) **Biology of subterranean fishes**. Science Publishers, Enfield. v. 1. 478p.

Reis, 2003. Family Callichthyidae. pp 291-309. *In*: Reis, R. E., Kullander, S. O. & C. J. Ferraris Jr. (Eds.). **Check List of Freshwater Fishes of South and Central America**. EDIPUCRS, Porto Alegre. 729p.

Reis, R. E.; Kullander, S. O. & C. J. Ferraris Jr. 2003. Introduction. Pp. 1-9. *In*: Reis, R. E., Kullander, S. O. & C. J. Ferraris Jr. (Eds.). **Check List of Freshwater Fishes of South and Central America**. EDIPUCRS, Porto Alegre. 729p.

Remington, C. L. 1963. Historical backgrounds of mimicry. **Proceedings of the International Congress of Zoology**, **16**(4):145-149.

Rosen, D. E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. **Systematic Zoology**, **24**: 431-464.

Rowland, H. M.; Ihalainen, E.; Lindström, L.; Mappes, J. & M. P. Speed. 2007. Co-mimics have a mutualistic relationship despite unequal defences. **Nature**, **448**: 64–67.



Sands, D. D. 1984. **Catfishes of the World. Volume three: Pimelodidae and Auchenipteridae.** Dunure Enterprises, Dunure, 145p.

Sands, D. D. 1985a. Family Pimelodidae. 58a-58b *In*: D. Sands, **Catfishes of the World. Volume three: Supplements (First Set).** Dunure Enterprises, Dunure.

Sands, D. D. 1985b. *Brachyrhamdia*, criptic or mimetic catfishes from South America. Zoomimesis, camouflage or mimicry. 58(9)-58(11) *In*: D. Sands, **Catfishes of the World. Volume three: Supplements (First Set).** Dunure Enterprises, Dunure.

Sands, D. D. & B. K. Black. 1985. Two new species of *Brachyrhamdia*, Myers, 1927, from Brazil and Peru, together with a redefinition of the genus, 58(1)-58(8) *In*: D. D. Sands. **Catfishes of the World.** Volume Three: Supplements (first set). Dunure Enterprises, Dunure.

Santos, C. M. D. & D. S. Amorim. 2007. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 47 (4): 63-73.

Schaefer, S. A. & G. V. Lauder. 1996. Testing historical hypotheses of morphological change: biomechanical decoupling in loricarioid catfishes. **Evolution** 50 (4): 1661-1675.

Schultz, L. P. 1944. The catfishes of Venezuela, with description of thirty-eight new forms. **Proceedings of the United States National Museum**, 94 (3172): 173-338.

Sereno, P. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23: 565–587.



Severi, W. & A. A. M. Cordeiro. 1994. **Catálogo de Peixes da Bacia do Rio Iguaçu**. IAP/GTZ, Curitiba, 128p.

Silfvergrip, A. M. C. 1996. **A systematic revision of the Neotropical catfish genus *Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae)**. Swedish Museum of Natural History, Stockholm. 156p., 8 pl.

Slobodian, V. & F. A. Bockmann. 2011. The catfish genus *Brachyrhamdia* Myers, 1927 (Pisces: Siluriformes: Heptapteridae): a study case of the shield distribution pattern in northern South America. 2011. **Abstracts from XXX Willi Hennig Society Meeting**, São José do Rio Preto, Brazil: 192.

Slobodian, V.; Bockmann, F. A. & L. M. Sousa. 2011. Uma nova espécie do gênero *Brachyrhamdia* Myers, 1927 (Siluriformes: Heptapteridae) do Rio Japurá, Estado do Amazonas. **Resumos do XIX Encontro Brasileiro de Ictiologia**, Manaus, Brasil: 970.

Souza, L. S.; Armbruster J. W. & W. C. Werneke. 2012. The influence of the Rupununi portal on distribution of freshwater fish in the Rupununi district, Guyana. **Cybium**, **36** (1): 31-43.

Speed, M. P. 1993. Muellerian mimicry and the psychology of predation. **Animal Behaviour**, **45**: 571–580.

Stewart, D. J. 1986. A new pimelodid catfish from the deep-river channel of the Río Napo, eastern Ecuador (Pisces: Pimelodidae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, **138**: 46-52.

Taylor, W. R. & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, **9** (2): 107-119.



Trajano, E. 1997. Synopsis of Brazilian troglomorphic fishes. **Mémoires de Biospéologie**, **24**: 119-126.

Trajano, E & M. E. Bichuette. 2010. Subterranean fishes of Brazil, 331-355. *In*: Trajano, E; Bichuette, M. E. & B. G. Kapoor (eds.). **Biology of subterranean fishes**. Science Publishers. Enfield, 480p.

Trajano, E. & H. A. Britski. 1992. *Pimelodella kronei* (Ribeiro, 1907) e seu sinônimo *Caecorhamdella brasiliensis* Borodin, 1927: Morfologia externa, taxonomia e evolução (Teleostomi, Siluriformes). **Boletim de Zoologia, São Paulo**, **12**: 53-89.

Valença, L. M. M.; Neumann, V. H. & J. M. Mabeoone. 2003. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geologica Acta**, **1** (3): 261-275.

Wesselingh, F. P. & C. Hoorn. 2011. Geological development of Amazon and Orinoco basins. Pp. 59-67. *In*: Albert, J. & R. E. Reis (Eds). **Historical of Neotropical Freshwater Fishes**. University of California Press, Los Angeles. 385p.

Wilkinson, M. J.; Marshal, L. G. & J. G. Lundberg. 2006. River behavior on megafans and potential influences on diversification and distribution of aquatic organisms. **Journal of South American Earth Sciences**, **21**: 151-172.

Zarske, A. 2003 Wiederbeschreibung von *Rhamdia marthae* (Sands & Black, 1985) (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae). **Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museums für Tierkunde in Dresden**, **53**: 47-55.





Zuanon, J.; Bockmann, F. A. & I. Sazima. 2006. A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. **Neotropical Ichthyology**, 4: 107-118.

