

Der Kolibrisalmler *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. – ein neuer Salmler aus Peru (Teleostei: Characiformes: Characidae)

AXEL ZARSKÉ

¹ Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden, Museum für Tierkunde, A.-B.-Meyer-Bau
Königsbrücker Landstraße 159, D-01109 Dresden
axel.zarske(at)senckenberg.de

Received on July 14, 2010, accepted on August 2, 2010.

Published online at www.vertebrate-zoology.de on August 16, 2010.

> Abstract

Trochilocharax ornatus gen. et spec. nov. – a new, small (up to 17.0 mm SL) characid fish from Peru is described. Presumably it has an internal insemination. The new genus and species is characterized by a naked, scaleless body. Only the sexually ripe males have a puoch scale like the members of the subfamilies Glandulocaudinae and Stevardiinae. The females and sexually immature specimens of both sexes have no scales. The puoch scale covers a convexity (a gland?), what indicates to an internal insemination. Further features are: D ii 7; A iv 22–24, seven (fourth to tenth) anal-fin rays with one relatively large hook in the anterior part of the fin; all other fins without hooks; maxilla long and narrow, with five to eight conical teeth on the anterior part of the bone; praemaxilla and anterior part of lower jaw with irregularly distributed conical teeth, partly protruding out of the mouth. 34–35 (4+8+22–23) vertebrae. There is a remarkable sexual dimorphism and sexual dichromatism. The phylogenetical position of the genus is unknown. It belongs to the Stevardiinae but not to the Xenurobryconini, because there is no synapomorphy of the Xenurobryconini developed. For this reason a new tribus – Trochilocharacini trib. nov. – is created for the new genus *Trochilocharax*.

> Resumen

Se describe *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. – un nuevo Characidae del Perú. Es pequeño (max. 17,0 mm LS) y presuntamente tiene fecundación interna. El nuevo género y especie se caracteriza por un cuerpo desnudo desprovisto de escamas. Solamente los machos sexualmente maduros poseen una escama en forma de bolsa en la base de la aleta caudal en forma semejante a los representantes de las subfamilias Glandulocaudinae o Stevardiinae. Las hembras y los inmaduros de ambos sexos no poseen escama alguna. La escama bolsa cubre una convexidad (glándula?), lo que hace suponer una fecundación interna. Características adicionales son: D ii 7; A iv 22–24, siete (cuarto a décimo) radios con un gancho relativamente grande en la parte anterior de la aleta; todas las demás aletas sin ganchos; maxilar largo y angosto con cinco a ocho dientes cónicos en su mitad anterior; premaxilar y dental por delante con dientes cónicos irregulares que en parte se ubican fuera de la boca. 34–35 (4+8+22–23) vértebras. Dimorfismo y dicromatismo sexual marcados. La posición filogenética del género no está aclarada. Pertenece a la subfamilia Stevardiinae pero no a los Xenurobryconini, por no haber una sinapomorfía de esta tribu. Por esta razón se crea una nueva tribu – Trochilocharacini trib. nov. – que comprende el nuevo género.

> Kurzfassung

Trochilocharax ornatus gen. et spec. nov. – ein neuer, kleiner (bis max. 17,0 mm SL) Salmler mit vermutlich innerer Befruchtung aus Peru wird beschrieben. Die neue Gattung und Art ist charakterisiert durch einen nackten, schuppenlosen Körper. Lediglich die sexuell reifen Männchen besitzen eine Taschenschuppe auf der Caudalbasis ähnlich den Vertretern der Unterfamilien Glandulocaudinae und Stevardiinae. Die Weibchen und die geschlechtlich unreifen Tiere beiderlei Geschlechts verfügen über keinerlei Schuppen. Die Taschenschuppe bedeckt eine Wölbung (Drüse?), was eine innere Besamung/Befruchtung vermuten läßt. Weitere Merkmale sind: D ii 7; A iv 22–24, sieben (vierter bis zehnter) Flossenstrahlen mit einem vergleichsweise großen Häkchen im vorderen Teil der Flosse; alle weiteren Flossen ohne Häkchen; Maxillare lang und schmal, mit fünf bis acht konischen Zähnen in der vorderen Hälfte des Kiefers; Praemaxillare und Dentale vorn mit unregelmäßig, teilweise außerhalb des Mundes angeordneten, konischen Zähnen. 34–35 (4+8+22–23) Wirbel. Ein deutlicher Sexualdimorphismus und –dichromatismus ist ausgeprägt. Die stammesgeschichtliche Stellung der Gattung ist unklar. Sie gehört zu den Stevardiinae aber nicht zu den Xenurobryconini, da keine Synapomorphie dieser Tribus ausgeprägt ist. Aus diesem Grunde wird eine neue Tribus – Trochilocharacini trib. nov. – für die neue Gattung aufgestellt.

> Key words

Teleostei, Characiformes, Characidae, *Trochilocharax*, new species, Trochilocharacini, Peru, South America, Biogeography.

Einleitung

Bereits vor einigen Jahren wurde erstmalig für die Aquarienfremde ein kleiner, hübscher Salmmler aus Peru nach Europa importiert, der großes Aufsehen erregte (ARENDR, 2003; NEUNKIRCHEN, 2003; SCHRAML, 2005; EVERS, 2006). Aufgrund seiner geringen Körpergröße und überaus ansprechenden Färbung erhielt er in Deutschland den Trivialnamen „Kolibrisalmler“. In den englisch sprechenden Ländern wurde ihm der Name „Crystal rainbow Tetra“ gegeben. Der „Kolibrisalmler“ ist ein sehr kleiner und anspruchsvoll zu pflegender Fisch, der sich bislang offenbar nur selten spontan im Aquarium fortgepflanzt hat. Genauere Beobachtungen liegen jedenfalls zurzeit noch nicht vor. Infolge dessen ist er zwar ein sehr beliebter, aber auch ein sehr seltener und vergleichsweise teurer Pflegling. Der wissenschaftliche Name sowie die verwandtschaftliche Stellung dieses Fisches sind ebenfalls bislang vollständig unbekannt. Einige Autoren vermuteten enge Verwandtschaftsverhältnisse mit der Gattung *Tytocharax* FOWLER, 1913 (früher *Glandulocaudinae*, heute *Stevardiinae*) andere mit der Gattung *Heterocharax* EIGENMANN, 1912 (früher *Characinae*, heute *Heterocharacinae*) oder mit Arten der ehemaligen Unterfamilie *Tetragonopterinae*. Gegenwärtig wird dieser Fisch als „*Heterocharax* sp. Orange Tail“ (SCHÄFER, 2010) oder *Tytocharax* spec. „Kolibri“ gehandelt.

Ich erhielt von meinem Freund Herrn DIETER BORK (Bruchköbel) einige Exemplare dieser Art mit der Bitte, den Fisch zu bestimmen. Während der sich nun anschließenden Untersuchung zeigte sich, dass diese Tiere zu einer der Wissenschaft bislang formal unbekanntem Art und Gattung gehören. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Art erstmalig wissenschaftlich zu beschreiben und zu benennen.

Die Zählungen und Messungen wurden auf der linken Körperseite der Exemplare durchgeführt. Die Anzahl der Wirbel und Pterygiophoren wurde mit einem Röntgengerät des Typs Faxitron 43855C bzw. durch Alizarinpräparate mit einer nach TAYLOR & VAN DYKE (1985) modifizierten Methode festgestellt. Die Angabe der Wirbel umfasst alle Wirbel und schließt das Urostyl als letzten Wirbel ein. Der Gesamtanzahl der Wirbel folgt die Auflistung der ersten vier Wirbel des Weberschen Apparates, gefolgt von den praecaudalen und caudalen Wirbeln. Die praecaudalen und caudalen Wirbel wurden anhand des Vorhandenseins

oder Fehlens des Haemalstachels unterschieden. Alle drei Werte sind durch ein Pluszeichen getrennt aufgeführt. Die morphometrischen Maße wurden mit einem Messschieber mit einer Genauigkeit auf 0,1 mm ausgeführt und nach dem Schema von GÉRY (1972) ermittelt. Aufgrund der Kleinheit der Fische wurden diese Maße, soweit möglich, anhand eines Fotos ermittelt. Die Messung der Interorbitale, des Maxillare und der Kopflänge als Vergleichsbasis erfolgte jedoch als Präparat. Die Erfassung der Standardlänge (SL) erfolgte von der Schnauzenspitze bis zum Beginn der mittleren Flossenstrahlen der Caudale. Die Postdorsallänge und die Länge des Schwanzstieles wurden ebenfalls bis zu diesem Punkt gemessen.

Abkürzungen

MTD F	Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden, Museum für Tierkunde, Fischsammlung
SD	Standardabweichung
SL	Standardlänge.

Trochilocharax gen. nov.

Typusart: *Trochilocharax ornatus* spec. nov.

Diagnose: Vergleichsweise kleine Fische (bis max. 17,0 mm SL), die vollkommen schuppenlos und nackt sind. Lediglich die Männchen besitzen eine Schuppe unterhalb und über einer Wölbung (Drüse?) auf der Schwanzwurzel. Die Weibchen sind dagegen absolut schuppenlos. Ebenso die noch nicht geschlechtsreifen Jungtiere beiderlei Geschlechts. Die Ausbildung der Schuppe entspricht einer Taschenschuppe (pouch scale) mit 17 bis 21 vertikal ausgerichteten Radii der Salmmler mit innerer Befruchtung (ehemalige Unterfamilie *Glandulocaudinae*, heute *Stevardiinae*). Die Zähne in den Kiefern sind konisch, im Praemaxillare und Dentale in unregelmäßigen Gruppen, nicht in Reihen, teilweise auch außerhalb des Maules angeordnet und



Abb. 1. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. Lebendaufnahme, Seitenansicht, Männchen, nicht katalogisiert. Foto: D. BORK.

nach innen gebogen. Im Dentale folgt der Gruppe auf jeder Seite eine Reihe von acht bis zehn, zunehmend kleiner werdenden, konischen Zähnen. Das Maxillare ist schmal, lang, bis unterhalb der Pupille reichend und nur in der vorderen Hälfte mit fünf bis acht konischen Zähnen besetzt. D ii 7, neun Pterygiophoren, die ersten vier sind verbreitert, keine Häkchen an den Flossenstrahlen. A iv 22–24, der vierte bis zehnte (letzter ungeteilter bis sechster geteilter) Flossenstrahl mit einem vergleichsweise großen Häkchen, 23–25 Pterygiophoren, erste Pterygiophore vorn basal verbreitert, Pterygiophore 1 und 2 meist miteinander verwachsen. C 1/9–8/1, dorsal neun bis elf und ventral acht bis neun vorgelagerte Strahlen (procurrent caudal rays). Keine Häkchen auf den Flossenstrahlen. Flossenstrahlen der Caudale normal entwickelt, prinzipieller Flossenstrahl 10 und 11 nicht gekrümmt. Parhypurale und Hypurale 1 nicht miteinander verschmolzen. V i 5 i, keine Häkchen. P i 10, keine Häkchen. 35 (4 + 8 + 22–23) Wirbel, Praecaualwirbel sechs bis acht im ventralen Fortsatz mit einer Verbreiterung.

Ein Sexualdichromatismus und -dimorphismus ist deutlich ausgeprägt. Sowohl im männlichen als auch im weiblichen Geschlecht ist eine verschiedenartige Genitalpore ausgebildet.

Die Gattung ist momentan monotypisch.

Derivatio nominis: Der Gattungsname ist abgeleitet von der wissenschaftlichen Familienbezeichnung der Kolibris *Trochilidae* und der Bezeichnung *Charax*, einer anderen Salmmergeattung. *trochilos* gr. = kleiner Vogel. Ein Vogelname bei ARISTOTELES, der von LINNAEUS als Familienname für die Kolibris übernommen wurde. *charax* gr. = Spitzpfahl, Palisade. Die Bezeichnung nimmt Bezug auf die Bezahnung.

Das Geschlecht des Gattungsnamens ist männlich.

Trochilocharax ornatus spec. nov.

Abb. 1–10 und Tabelle 1

Material: **Holotypus:** MTD F 32167, 17,0 mm SL, Peruimport der Firma Glaser, Rodgau, Männchen, 2010. **Paratypen:** MTD F 32168–32171, 4 Ex. 15,0–16,6 mm SL, gleiche Daten wie Holotypus, ♂♂. MTD F 32172–32178, 7 Ex. 12,1–16,1 mm SL, gleiche Daten wie Holotypus, ♀♀. **Alizarinpräparate:** MTD F 32179–32181, 3 Ex. 12,9–15,9 mm SL, gleiche Daten wie Holotypus, 2 ♂♂, 1 ♀.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung (n=15; Holotypus; Mittelwert; $x_{\min.}$ – $x_{\max.}$): Morphometrische Daten ausgedrückt als Prozent der Körperlänge (SL) bzw. Kopflänge siehe Tab. 1. SL der untersuchten Exemplare 12,1–17,0 mm SL.

Habitus: Körper gestreckt, seitlich stark zusammengedrückt. Die größte Körperhöhe befindet sich kurz vor dem Beginn der Dorsale. Sie ist 3,29; 3,67 (3,29–4,34) mal in der Körperlänge enthalten. Die Männchen scheinen dabei etwas hochrückiger zu sein als die Weibchen: größte Körperhöhe ♂♂ 3,45 (3,29–3,45), ♀♀ 3,86 (3,60–4,34) mal in SL. Dies trifft auch auf die Körperhöhe direkt vor der Dorsale zu: 3,58; 3,71 (3,39–4,12); ♂♂ 3,54 (3,39–3,61); ♀♀ 3,86 (3,51–4,12). Die Rückenlinie steigt etwas flacher an, als sich die Bauchlinie senkt. Nach dem Kopfende befindet sich eine kleine Wölbung. Dann verläuft die Rückenlinie geradlinig bis zum Beginn der Dorsale. Die Dorsale beginnt etwa in der Mitte des Körpers. Sie ist 1,98; 2,00 (1,94–2,04) mal in der SL



Abb. 2. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. Seitenansicht, Holotypus, MTD F 32167, 17,0 mm SL, Männchen.



Abb. 2a. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. Seitenansicht, Paratypus, MTD F 32172, 16,1 mm SL, Weibchen.

enthalten. Die Basis der Dorsale senkt sich geradlinig. Danach verläuft die Rückenlinie, etwas flacher fallend, ebenfalls geradlinig bis zum Beginn der Adipose. Nach dem Ende der Fettflosse senkt sich die Rückenlinie weiter geradlinig oder mit einer schwachen konkaven Wölbung. Die Schnauze ist endständig. Die Kopflänge ist 3,86; 4,23 (3,86–4,57) mal in der SL enthalten. Die Bauchlinie senkt sich bogenförmig bis zum Ende des Kopfes, um dann mehr oder weniger geradlinig bis zum Beginn der Ventrale zu verlaufen. Danach steigt sie leicht an, um besonders bei den geschlechtsreifen Männchen einen Einschnitt vor der Afterflosse zu bilden. Die Ventrale beginnt vor der Körpermitte. Sie ist 2,43; 2,41 (2,24–2,61) mal in der Kopflänge enthalten. An der Basis der Afterflosse steigt die Bauchlinie geradlinig an, um dann nach dem Ende der

Anale ebenfalls geradlinig bis leicht konvex bis zum Beginn der Caudale zu verlaufen.

34–35 (4+8+22–23) Wirbel (Abb. 4). Praecaudalwirbel 6, 7 und 8 ventral mit einer Verbreiterung (Abb. 5). Dorsal und ventral der Wirbelsäule je vier Epipleuralia (=“Gräten“). Keine Supraneuralia. Kein Supraorbitale. Parhypural und Hypural 1 bei sexuell reifen Männchen nicht mit einander verschmolzen (Fehlen der Synapomorphie 1 der Xenurobryconini) (Abb. 6). Caudalstrahlen sexuell reifer Männchen normal entwickelt (Fehlen der Synapomorphie 2 der Xenurobryconini). Die proximalen Spitzen der medialen zwei oder drei Flossenstrahlen der Ventrale sexuell reifer Männchen der Xenurobryconini springen anterior nicht weiter vor als die Spitzen des seitlich anliegenden Flossenstrahls (Fehlen der Synapomorphie 5 der Xenurobryconini).

Tab. 1. Morphometrische Merkmale von *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. ausgedrückt als Prozent der Standard- bzw. Kopflänge (n=15).

	Holotypus	\bar{x}	$X_{\min.} - X_{\max}$	\bar{x}	$X_{\min.} - X_{\max}$
		♂♂		♀♀	
Standardlänge (mm)	17,00		15,0–17,0		12,1–16,1
% der Standardlänge					
Größte Körperhöhe	30,96	29,04	27,68–30,96	25,92	23,00–27,72
Körperhöhe vor D	27,91	28,23	27,68–29,46	25,71	24,27–29,96
Kopflänge	25,88	24,13	22,22–25,88	23,23	21,87–25,00
Basis der Dorsale	13,19	11,07	9,66–13,19	10,76	9,39–11,42
Längster Strahl	43,50	30,26	23,78–43,50	20,75	18,28–22,09
Basis der Anale	36,04	39,31	36,04–41,54	38,19	36,45–39,42
Längster Strahl	16,24	16,68	14,97–18,18	15,44	13,36–16,83
Schwanzstielhöhe	5,58	7,83	5,58–9,17	8,03	7,42–8,41
Schwanzstiellänge	15,73	13,56	11,05–15,73	11,42	10,85–12,50
Praedorsaldistanz	50,25	49,33	48,24–50,27	50,34	49,50–51,07
Postdorsaldistanz	56,34	55,07	51,89–59,17	54,62	52,97–56,00
Praepectoraldistanz	25,38	25,68	24,86–28,14	24,47	22,01–25,71
Praeventraldistanz	41,11	40,89	38,17–43,21	42,01	39,22–43,07
Praeanaldistanz	50,25	51,52	50,00–52,76	52,84	50,53–58,33
% der Kopflänge					
Augendurchmesser	44,18	43,58	37,25–46,34	45,90	42,55–50,00
Schnauzenlänge	21,56	19,64	17,78–21,73	18,99	14,28–23,80
Interorbitale	41,35	41,05	37,77–42,75	43,15	38,54–47,55
Maxillare	23,62	28,06	23,62–33,00	26,32	22,65–29,89
Länge der Pectorale	84,59	82,08	71,42–89,00	63,38	58,76–67,07

Suborbitalia (=Infraorbitalia) reduziert bis auf das zweite Suborbitale.

Beflossung: Die Rückenflosse beginnt etwa in der Körpermitte und ist bei den Männchen verlängert. D ii 7 (alle Exemplare), neun Pterygiophoren, mit craniad und caudad ausgerichteten Verbreiterungen an den ersten vier Pterygiophoren, besonders deutlich jedoch craniad an der vorderen Pterygiophore ausgeprägt (Abb. 7), keine Häkchen. Die Dorsale beginnt mit einer Pterygiophore zwischen dem sechsten und siebten Praecaualwirbel. Die Afterflosse ist bei den Männchen vorn lappenartig verlängert, die letzten sechs bis sieben Flossenstrahlen ragen bei gleicher Größe wie die vorhergehenden Flossenstrahlen über die Membranen hinaus. Bei den Weibchen verläuft die Begrenzung der Flosse mehr oder weniger geradlinig bis leicht konvex. A iv 22–24 (\bar{x} = 22,8), 23–25 Pterygiophoren, craniad an der Basis der ersten Pterygiophore eine Verbreiterung, Verwachsung von Pterygiophore 1 und 2 (Abb. 8). Sieben Flossenstrahlen im vorderen Teil der Flosse (vierter – letzter ungeteilter – bis sechster geteilter Flossenstrahl) mit je einem, vergleichsweise großen Häkchen. Die Anale beginnt mit zwei Pterygiophoren zwischen dem ersten und zweiten Caudalwirbel. Die Schwanzflosse ist unsymmetrisch. Der obere Flossenlappen ist etwas kürzer

und außen abgerundet, während der untere Flossenlappen geringfügig länger ist und spitz ausläuft. C 1/9–8/1 (alle Exemplare), dorsal neun bis elf und ventral acht bis neun vorgelagerte Strahlen (procurrent caudal rays), keine Häkchen. Die Bauchflossen sind deutlich vor der Körpermitte eingelenkt. V i 5 i (alle Exemplare), keine Häkchen. P i 10 (alle Exemplare), keine Häkchen, bei den Männchen größer, jedoch nicht flügelartig verlängert. Die Pectorale ist bei den Männchen 1,21 (1,11–1,40) und bei den Weibchen 1,58 (1,49–1,70) mal in der Kopflänge enthalten.

Beschuppung: Die Beschuppung ist bis auf eine Taschenschuppe (pouch scale) reduziert. Im männlichen Geschlecht liegt sie im sexuell reifen Zustand über und unterhalb einer Wölbung (Pheromondrüse?) auf dem Schwanzstiel bzw. der Caudalbasis (Abb. 6). Bei den Weibchen fehlt sie. Nicht geschlechtsreife Tiere beiderlei Geschlechts verfügen ebenfalls über keinerlei Schuppen. Im Gegensatz zu den Gattungen der Xenurobryconini ist die Taschenschuppe nicht auf der Schwanzflosse sondern weiter vorn auf dem Schwanzstiel angeordnet. Die gesamte Taschenschuppe ist durch etwa 17 bis 21 Radii gekennzeichnet, die nur in einem Feld angeordnet sind, sich über die gesamte Schuppe erstrecken und ausschließlich in vertikaler Richtung verlaufen.



Abb. 3. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. Lebendaufnahme, oben Männchen, unten Weibchen, nicht katalogisiert. Foto: F. SCHÄFER.

Bezahnung (Abb. 9): Die Zähne in den Kiefern sind ausschließlich konisch. Im Praemaxillare und im vorderen Dentale sind sie in unregelmäßigen Gruppen, teilweise auch außerhalb des Mundes, angeordnet und nach innen gebogen. Im Unterkiefer folgt der unregelmäßigen Zahngruppe auf jeder Seite eine Reihe von acht bis zehn, zunehmend kleiner werdenden, konischen Zähnen. Das Maxillare ist lang und schmal, in der vorderen Hälfte mit fünf bis acht konischen Zähnen besetzt.

Lebendfärbung (Abb. 1, 3 und 10): Allgemein sehr hübsch und ansprechend gefärbt. Die Weibchen erscheinen jedoch deutlich schlichter. Die Körpergrundfärbung ist glasig durchscheinend mit silbern bis blau irisierenden, unregelmäßigen Tupfen, die besonders in der Bauchregion und der unteren Körperhälfte angeordnet sind. Die Wirbelfortsätze und die Pterygiophoren der Flossen sind im durchscheinenden Licht gut erkennbar.

Die Wirbelsäule ist meist als dunkelblaue bis schwärzliche Längsbinde vorm Hinterrand des Kopfes bis zur Schwanzwurzel gut zu erkennen. Die Praedorsalregion ist gelblich, der Bauch silberfarben mit silbern, bläulich und gelblich glänzenden Pünktchen. Die Konturen des gesamten Körpers, besonders jedoch die Praedorsalregion, erscheinen schwärzlich nachgezeichnet. Die Iris des Auges glänzt silberfarben. Die Schnauze und die Kopfoberseite sind schwärzlich; die Kopf- und Bauchunterseite dagegen gelblich gefärbt. Die Urogenitalregion einschließlich der Pore ist bei den Männchen tiefschwarz gefärbt. Die Flossen sind alle zart durchscheinend, jedoch mit unterschiedlichen, geschlechtsabhängigen Farben (Sexualdichromatismus): Die Dorsale der Männchen ist zart gelblich gefärbt und mit einigen Melanophoren auf den Membranen zwischen den vorderen Flossenstrahlen, jedoch nicht auf den Flossenstrahlen selbst. Diese Melanophoren bilden eine unregelmäßige schwarze Binde von der



Abb. 4. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. MTD F 32179, Männchen, Alizarinpräparat, Seitenansicht.

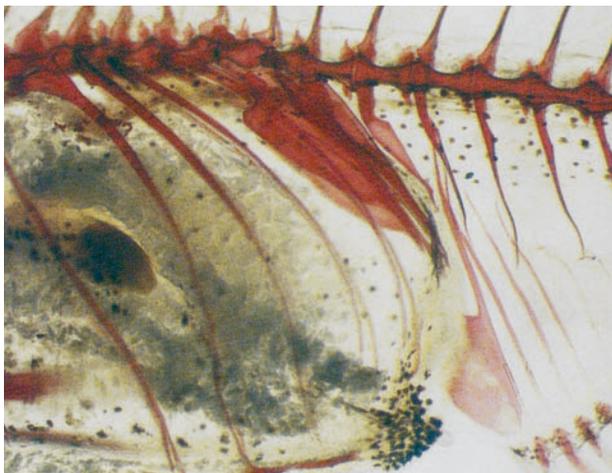


Abb. 5. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. MTD F 32179, Männchen, Alizarinpräparat, Seitenansicht. Beachte die Verbreiterungen der Praecaudalwirbel 6, 7 und 8.

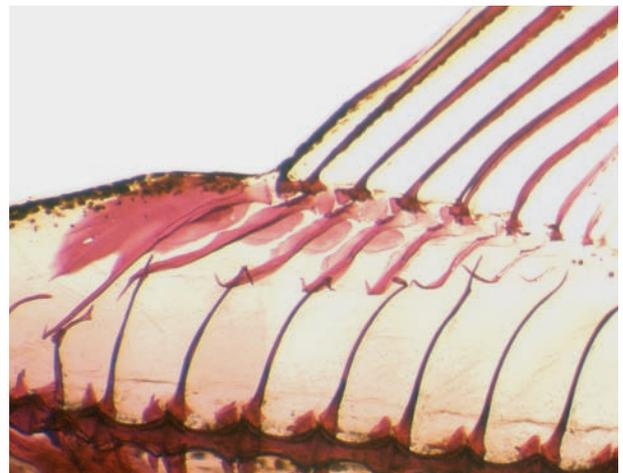


Abb. 7. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. MTD F 32179, Männchen, Alizarinpräparat, Seitenansicht, Pterygiophoren der Dorsale.

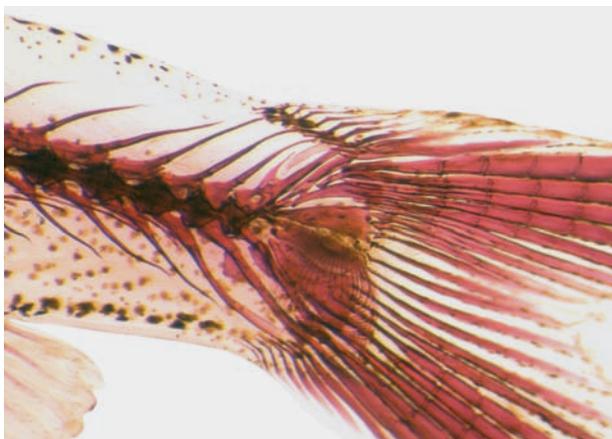


Abb. 6. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. MTD F 32179, Männchen, Alizarinpräparat, Seitenansicht, Schwanzregion. Beachte die Taschenschuppe und den Spalt zwischen Parhypural und Hypural 1.

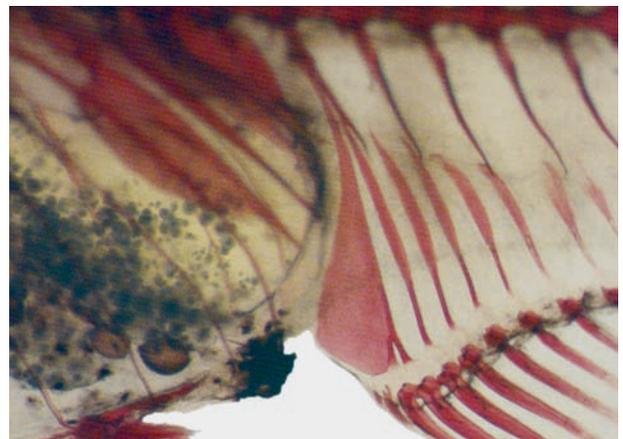


Abb. 8. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. MTD F 31280, Weibchen, Alizarinpräparat. Beachte die Verwachsung der Pterygiophoren 1 und 2 der Anale.

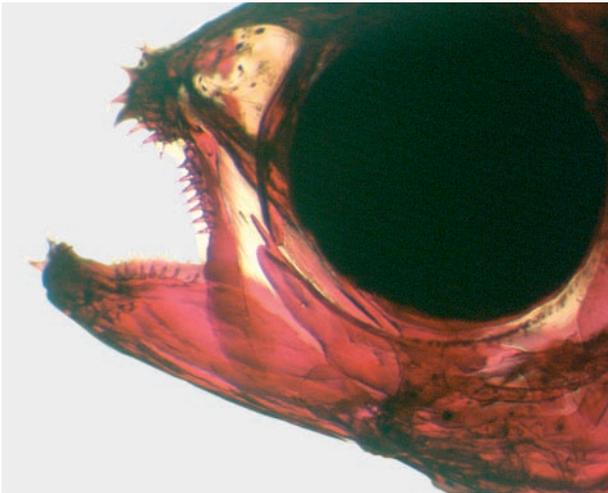


Abb. 9. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. MTD F 32180, Männchen, Alizarinpräparat, Seitenansicht, Kopfreion. Beachte die Bezahnung.

Basis der ersten Flossenstrahlen bis zur Flossenspitze. Besonders häufig sind die schwarzen Pünktchen in der Rückenflossenspitze konzentriert. Die Fettflosse ist außen gelblich gesäumt. Die unsymmetrische Schwanzflosse ist ebenfalls asynchron gefärbt. Der obere Lappen erscheint distal schwarz begrenzt und geht dann von einem kräftigen roten Farbton sehr bald in eine orange und gelbliche Grundfärbung über, um dann bereits etwa auf der Mitte des Flossenlappens vollkommen zu verblassen. Die Spitze des unteren Flossenlappens der Schwanzflosse ist weiß, wobei die Intensität der Farbe ebenfalls nach innen hin abnimmt. Die Ränder der Flossenstrahlen der gesamten Flosse sind schwärzlich, besonders intensiv sind jedoch die äußeren Bereiche der Flossen gefärbt. Die Afterflosse ist an ihrer gesamten Basis durch einen schwarzen Strich gekennzeichnet. Der vordere Flossenlappen ist gelblich oder orange bis leicht bräunlich gesäumt. Ein schwarzes, unregelmäßiges, aus Pünktchen zusammengesetztes Längsband erstreckt sich, wiederum nur die Membranen bedeckend, von der Basis der vorderen Flossenstrahlen bis etwa zum hinteren Drittel der Flosse. Unterhalb des vorderen Flossenlappens verläuft die Binde etwa in der Mitte der Flosse, um dann den Rand zu erreichen. Die aus der Membran herausragenden Spitzen der folgenden Flossenstrahlen der Afterflosse sind weiß. Die Bauchflosse ist in der Regel kräftig gelb gefärbt mit weißen Spitzen. Gelegentlich sind aber auch nur die ersten Flossenstrahlen der Bauchflosse gelblich. Die Brustflossen sind farblos mit einigen schwarzen Pünktchen auf den Membranen zwischen den Flossenstrahlen.

Die Flossenfärbung der Weibchen ist deutlich schlichter. Die schwärzlichen Zeichnungen von Rücken- und Afterflosse fehlen in der Regel vollkommen. Ebenso ist die Bauchflosse vollkommen farblos. Auch

die Färbung der Schwanzflosse ist deutlich weniger farbig.

Färbung (in Alkohol, Abb. 2): Körper einfarbig gelblich oliv mit einem schwarzen Längsstrich, der auf der Körperseite kurz vor der Dorsale beginnt und in der Schwanzwurzel endet. Darunter befinden sich zahlreiche, unregelmäßig angeordnete, kleine, schwarze Pünktchen (=Melanophoren), die im hinteren Körperteil den gesamten Schwanzstiel einnehmen können. Mund schwärzlich, besonders die Region in der sich die nach außen gerichteten Zähne befinden. Kiemendeckel und anschließende Region mit einigen Melanophoren. Die Region um die Urogenitalöffnung ist mit einer Konzentration von Melanophoren versehen. Die Flossen zeigen die in der Lebendfärbung beschriebenen schwarzen Binden. An der Basis der Anale befindet sich ein schwarzer Strich.

Geschlechtsunterschiede: *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. zeigt sowohl einen deutlichen Sexualdimorphismus als auch einen ausgeprägten Sexualdichromatismus (Abb. 3).

Sexuadimorphismus: Die Fische zeigen einen deutlichen Sexualdimorphismus, der in folgenden Merkmalen besteht: (1) Die Männchen werden etwas größer als die Weibchen (größtes Männchen bislang 17,0 mm SL, größtes Weibchen 16,1 mm SL). (2) Die Männchen verfügen über eine verlängerte Dorsale, was bei den Weibchen nicht der Fall ist. (3) Die Anale der Männchen ist vorn lappenartig verlängert, bei den Weibchen nicht. (4) Die letzten Flossenstrahlen der Anale überragen die Membranen. Dies ist beim Weibchen nicht der Fall. (5) Die Männchen verfügen über eine Wölbung (Drüse?) auf dem Schwanzstiel, die ventral mit einer Taschenschuppe (puoch scale) bedeckt ist. Die Weibchen sind völlig nackt ohne jegliche Beschuppung. Eine Wölbung (Drüse?) fehlt. (6) Bei den Männchen befindet sich auf sieben Flossenstrahlen im vorderen Teil der Anale (vierter – letzter ungeteilter – bis sechster geteilter Flossenstrahl) je ein, vergleichsweise großes Häkchen. Die Weibchen besitzen keinerlei Häkchen auf den Flossen. (7) Sowohl die Männchen als auch die Weibchen verfügen über eine geschlechtsabhängig gestaltete Genitalpore. (8) Die Pectorale der Männchen ist größer als bei den Weibchen. Die Pectorale ist bei den Männchen 1,21 (1,11 – 1,40) und bei den Weibchen 1,58 (1,49 – 1,70) mal in der Kopfgröße enthalten.

Sexualdichromatismus: Siehe Farbbeschreibung.

Verbreitung: Peru, Loreto. Über die genaue Herkunft der Fische gibt es in der Literatur unterschiedliche Angaben. Zum einen werden Schwarzwasserzuflüsse des río Ampyiacu genannt, wobei die Fische von Pebas

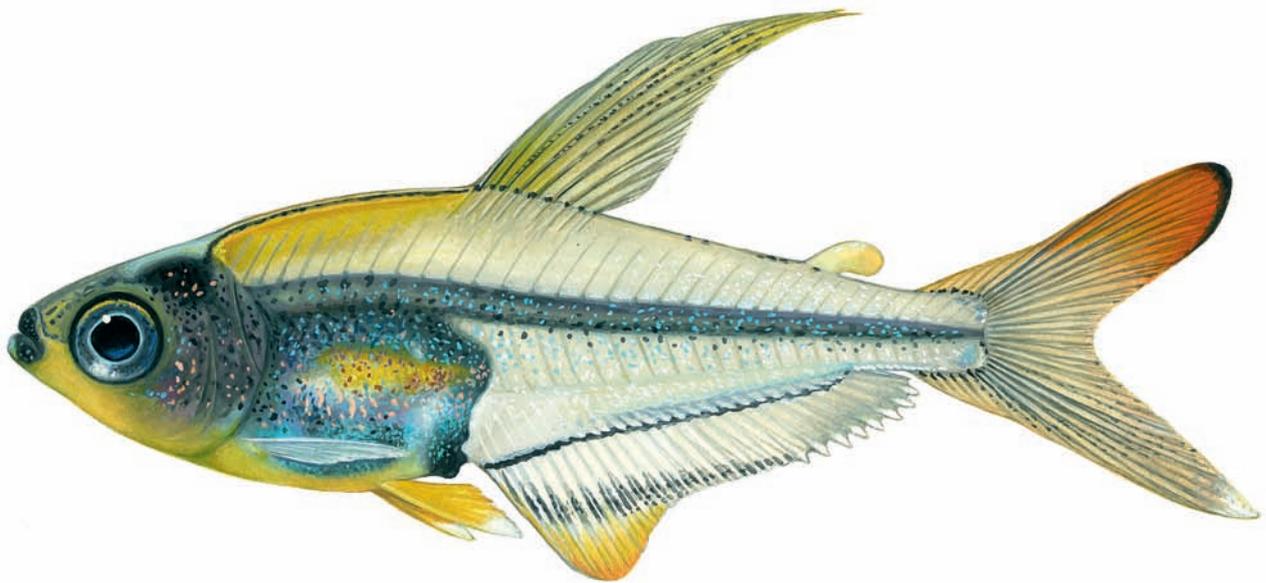


Abb. 10. *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. Männchen, Seitenansicht. Zeichnung: J. SCHOLZ.

nach Iquitos transportiert und von dort exportiert werden sollen (EVERS, 2006). Andere Quellen nennen den río Nanay als Herkunftsgebiet (NUMRICH, persönliche Mitteilung).

Derivatio nominis: Der Name nimmt Bezug auf die ansprechende Lebendfärbung der Fische. Der Artname ist abgeleitet von *ornare* = lat. schmücken, ausrüsten, auszeichnen.

Diskussion

Die genaue verwandtschaftliche Zuordnung der Gattung *Trochilocharax* gen. nov. war ursprünglich schwierig und unter den bislang gegebenen Bedingungen nicht abschließend möglich, da eine korrekte phylogenetische Analyse vieler derzeit als *incertae sedis* eingestufte Characiformes noch aussteht. Die Zugehörigkeit zur sogenannten Klade A im Sinne von MALABARBA & WEITZMAN (2003) und weiter zu den gegenwärtig als Stevardiinae klassifizierten, ursprünglichen Glandulocaudinae scheint jedoch unbestreitbar. Trotz der ursprünglich unklaren phylogenetischen Zuordnung der Gattung *Trochilocharax* gen. nov. war die Verfügbarmachung eines Namens für dieses Taxon (*Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov.) durch eine wissenschaftliche Beschreibung aus rein praktischen Gründen mehr als nötig. Klar ist weiterhin, dass sich alle bislang aufgestellten Vermutungen über die Gattungszuordnung der Kolibrisalmler nicht aufrechterhalten lassen.

Abgrenzung zu den bislang bekannten Gattungen und Arten

(1) Die Gattung *Heterocharax* EIGENMANN, 1912 (Typusart: *Heterocharax macrolepis* EIGENMANN, 1912) ist charakterisiert durch (1) einen vollständig beschupperten Körper (anstatt vollkommen nackt bis auf die Taschenschuppe [pouch scale] sexuell reifer Männchen bei *Trochilocharax* gen. nov.), (2) eine andersartige, in Reihen angeordnete Bezahnung der Kiefer (anstatt in einer unregelmäßigen Gruppe – auch außerhalb der Schnauze – im Praemaxillare und Dentale), (3) ein Maxillare, das mit 20 bis 30 konischen Zähne bei *Heterocharax* vollständig bezahnt ist (EIGENMANN, 1912; TOLEDO-PIZA, 2000). Bei *Trochilocharax* gen. nov. befinden sich dagegen im Maxillare maximal fünf bis acht konische Zähne ausschließlich im vorderen Bereich des Kiefers. Der Hauptunterschied (4) zwischen beiden Gattungen scheint jedoch in der Fortpflanzungsbiologie zu liegen. Das Vorhandensein einer Wölbung (Drüse?) auf der Caudalbasis und einer Taschenschuppe (pouch scale) scheint bei *Trochilocharax* gen. nov. auf eine innere Besamung oder Befruchtung hinzuweisen (Unterfamilien Glandulocaudinae und Stevardiinae), die bei *Heterocharax* nicht vorliegt.

Dies sind nur wenige der auffälligsten Unterschiede zwischen beiden Gattungen. Wahrscheinlich ist die Vermutung, dass es sich bei dem Kolibrisalmler um einen Vertreter der Gattung *Heterocharax* handeln könnte, nur durch die oberflächliche Ähnlichkeit anhand des schwarzen Streifens entlang der Afterflossenbasis entstanden.

(2) Auch in die Gattung *Tytocharax* FOWLER, 1913 (Typusart: *Tytocharax madeirae* FOWLER, 1913) lässt



Abb. 11. *Gymnocharacinus bergii* STEINDACHNER, 1903. Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 50 mm SL. Foto: Dr. FOERSCH.



Abb. 12. *Lepidarchus adonis* ROBERTS, 1966. Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 20 mm SL. Foto: Dr. FOERSCH.

sich der Kolibrismaler nicht einordnen, da er nach der gegenwärtig geltenden Auffassung nicht zu den Xenurobryconini gehört (WEITZMAN & FINK, 1985 und fortlaufend, siehe weiter unten). Nach der ursprünglichen Diagnose der Xenurobryconini von MYERS & BÖHLKE (1956) würde *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. sehr wohl in diese Tribus passen. WEITZMAN & FINK (1985) definieren die Xenurobryconini jedoch anhand von fünf Synapomorphien, die *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. fehlen. Zu den Xenurobryconini gehören gegenwärtig die Gattungen *Tytocharax* FOWLER, 1913 (Typusart: *T. madeirae* FOWLER, 1913) mit derzeit drei Arten (Abb. 14–16), *Argopleura* EIGENMANN, 1913 (Typusart: *Bryconamericus magdalenensis* EIGENMANN, 1913) mit vier Arten, *Xenurobrycon*

MYERS & MIRANDA RIBEIRO, 1945 (Typusart: *X. macrops* MYERS & MIRANDA-RIBEIRO, 1945) mit fünf Arten (Abb. 17–20), *Iotabrycon* ROBERTS, 1973 (Typusart: *I. praecox* ROBERTS, 1973) mit einer Art, *Scopaeocharax* WEITZMAN & FINK, 1985 (Typusart: *Tytocharax rhinodus* BÖHLKE, 1958) mit zwei Arten (Abb. 22–23, 25), *Ptychobrycon* WEITZMAN *et al.*, 1994 (Typusart: *P. rhyacophila* WEITZMAN *et al.*, 1994) mit einer Art und *Chrysobrycon* WEITZMAN & MENEZES, 1998 (Typusart: *Hysteronotus hesperus* BÖHLKE, 1958) mit zwei Arten (Abb. 24). Dabei ist anzumerken, dass nicht alle bislang bekannten Taxa bereits beschrieben wurden.

Neben den fünf anatomischen Merkmalen, die die Xenurobryconini gegenwärtig charakterisieren (siehe



Abb. 13. *Ladigesia roloffi* GÉRY, 1968. Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 25 mm SL. Foto: D. BORK.

weiter unten), gibt es aber auch noch viele leichter erkennbare Unterschiede. Von allen Xenurobryconini ist nur bei der Gattung *Iotabrycon* die Praedorsalregion unbeschuppt. Alle anderen Genera verfügen über eine vollständig ausgeprägte Beschuppung, einschließlich der der Taschenschuppe folgenden, gut sichtbaren Endschuppe, die *Trochilocharax* gen. nov. vollständig fehlt.

Schuppenlosigkeit ist im Verlauf der Evolution bei den Characiformes mehrfach unabhängig voneinander entstanden. So kommt vollständige Nacktheit bei *Gymnocharacinus bergii* STEINDACHNER, 1903 aus Südargentinien vor (Abb. 11). Eine nackte Praedorsalregion haben z. B. *Iotabrycon* ROBERTS, 1973 (wie bereits erwähnt), *Hoplocharax* GÉRY, 1966, *Gymnocorymbus* EIGENMANN, 1908 und einige andere Arten aus Südamerika, z. B. *Moenkhausia dorsinuda* ZARSKE & GÉRY, 2002. Darüber hinaus ist bei den Serrasalimidae die Praedorsalregion unbeschuppt. *Lepidarchus adonis* ROBERTS, 1966 (Abb. 12) besitzt in beiden Geschlechtern nur eine dünne Cycloidschuppe am vorderen Teil der Analbasis, die teilweise auch auf die ersten zwei bis drei Flossenstrahlen und den hinteren Teil der Genitalöffnung ragt. Bei *Ladigesia roloffi* GÉRY, 1968 (Abb. 13) ist eine nackte Praedorsalregion zu beobachten.

Die beiden zuletzt genannten Arten stammen aus Afrika. Vermutlich ist eine Reduktion der Beschuppung bei einigen Entwicklungslinien mit einer Reduktion der Körpergröße im Sinne vom WEITZMAN & VARI (1988) und anderen Merkmalen wie der Reduktion der Suborbitalia (=Infraorbitalia) korreliert. Ein Indiz hierfür dürfte auch die leichte Ablösbarkeit der Schuppen bei einigen kleineren Arten sein, z. B. *Scopaeocharax* oder *Priocharax* WEITZMAN & VARI, 1987. Bei *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. ist dies jedoch nicht

der Fall. Hier gibt es nur eine Schuppe im männlichen Geschlecht bei sexuell reifen Fischen. Die Weibchen und sexuell unreifen Tiere beiderlei Geschlechts verfügen über keinerlei Schuppen.

Sexuell reife Männchen der Gattung *Tytocharax* FOWLER, 1913 (Abb. 14–16) besitzen Häkchen auf den hinteren sechs bis acht Flossenstrahlen (*T. madeirae* und *T. cochui*; GÉRY, 1963, 1978; WEITZMAN & FINK, 1985; WEITZMAN & BRUNS, 1997). Bei *Trochilocharax* gen. nov. sind die Häkchen dagegen auf den vorderen Teil der Flosse beschränkt. Sieben Flossenstrahlen sind hier mit je einem vergleichsweise großen Häkchen versehen (vierter, letzter ungeteilter bis sechster geteilter Flossenstrahl). *Tytocharax tambopatensis* (Abb. 16 und 17) besitzt ebenfalls im vorderen Teil der Anale Häkchen, jedoch keine Fettflosse (WEITZMAN & ORTEGA, 1995), die bei *Tytocharax madeirae* FOWLER, 1913, *T. cochui* LADIGES, 1950 und *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. dagegen anzutreffen ist.

Die Vertreter der Gattung *Argopleura* EIGENMANN, 1913 besitzen zwei Zahnreihen vielspitziger Zähne im Praemaxillare (höchstens ein oder zwei konische Randzähne bei Jungfischen) anstatt ausschließlich konischer, in einer Gruppe angeordneter Zähne, die zum Teil auch außerhalb des Mundes angesetzt sind wie bei *Trochilocharax* gen. nov.

Die Gattung *Xenurobrycon* MYERS & MIRANDA-RIBEIRO, 1945 unterscheidet sich durch die großen, fast flügelartigen Pectoralen der sexuell reifen Männchen (Abb. 18 und 20) von der Gattung *Trochilocharax* gen. nov., deren Männchen über derartig verlängerte Brustflossen nicht verfügen. Die Brustflossen der Männchen von *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. sind zwar etwas größer als bei den Weibchen, erreichen aber bei weitem nicht die Ausdehnung wie in der Gattung *Xenu-*



Abb. 14. *Tyttocharax madeirae* FOWLER, 1913. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 15 mm SL. Foto: D. BORK.



Abb. 15. *Tyttocharax cochui* LADIGES, 1950. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 15 mm SL. Foto: D. BORK.

robrycon (MAHNERT & GÉRY, 1984; WEITZMAN, 1987; MOREIRA, 2005).

Iotabrycon besitzt neben der nackten Praedorsalregion ein zahnloses Maxillare. Bei *Trochilocharax* gen. nov. ist das Maxillare nur im vorderen Bereich mit fünf bis acht konischen Zähnen besetzt.

Bei den Arten der Gattung *Scopaeocharax* WEITZMAN & FINK, 1985 (Typusart: *Tyttocharax rhinodus* BÖHLKE, 1958; Abb. 22–23, 25) ist das Maxillare vollständig bezahnt und nicht nur die vordere Hälfte wie bei *Trochilocharax ornatus* gen. nov. et spec.

Ptychocharax rhyacophila WEITZMAN *et al.*, 1994 besitzt fünf- bis siebenspitziige Zähne in den Kiefern, die im Praemaxillare in zwei Reihen angeordnet sind. *Trochilocharax* gen. nov. besitzt stattdessen aus-

schließlich konische Zähne, die im Praemaxillare und im vorderen Dentale in unregelmäßigen Feldern und zum Teil auch außerhalb des Mundes angeordnet sind.

In der Gattung *Chrysobrycon* WEITZMAN & MENEZES, 1998 ist die Taschenschuppe anders gestaltet. Außerdem verfügen die beiden Vertreter ebenfalls über ein zweireihig bezahntes Praemaxillare und über mehrere Häkchen auf fast jedem Flossenstahl der After-, Bauch- und Schwanzflosse. Bei *Trochilocharax* gen. nov. sind die Zähne unregelmäßig in einer Gruppe und zum Teil außerhalb der Mundspalte angeordnet und zudem befindet sich nur ein vergleichsweise großes Häkchen auf den Flossenstrahlen im vorderen Teil der Anale. Auf den



Abb. 16. *Tyttocharax tambopataensis* WEITZMAN & ORTEGA, 1995. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 15 mm SL. Foto: D. BORK.



Abb. 17. *Tyttocharax tambopataensis* WEITZMAN & ORTEGA, 1995. Weibchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 15 mm SL. Foto: D. BORK.

Flossenstrahlen der Ventrals und Caudals fehlen sie vollständig. Hinzu kommt, dass die Vertreter dieser Gattung deutlich größer werden als *Trochilocharax* (bis zu 80 mm SL anstatt nur etwa 20 mm SL).

Dies sind nur einige der wichtigsten Unterschiede zwischen den Gattungen *Tyttocharax*, *Argopleura*, *Xenurobrycon*, *Iotabrycon*, *Scopaeocharax*, *Ptychobrycon* und *Chrysobrycon* im Vergleich zu *Trochilocharax* gen. nov. Für weitere Unterschiede siehe BÖHLKE (1958, 1958a), GÉRY (1963, 1978), MAHNERT & GÉRY (1984), MOREIRA (2005), ROBERTS (1973), WEITZMAN & FINK (1985), WEITZMAN (1987), WEITZMAN & MENEZES (1989), WEITZMAN *et al.* (1994) und WEITZMAN & BRUNS (1997).

Phylogenetische Zuordnung der Gattung *Trochilocharax* gen. nov.

Das sogenannte Klade A ist nach MALABARBA & WEITZMAN (2003) durch folgende Merkmale charakterisiert: (1) Vorhandensein von Häkchen auf den Flossenstrahlen, (2) Fehlen eines Supraorbitals, (3) Flossenstrahlen in der Dorsale reduziert zu zwei ungeteilten und acht geteilten Flossenstrahlen und (4) Vorhandensein von vier Zähnen in der inneren Reihe des Praemaxillare. Während die Merkmale (1) und (2) auf *Trochilocharax* gen. nov. absolut zutreffen, bedürfen die Merkmale (3) und (4) einer Diskussion.

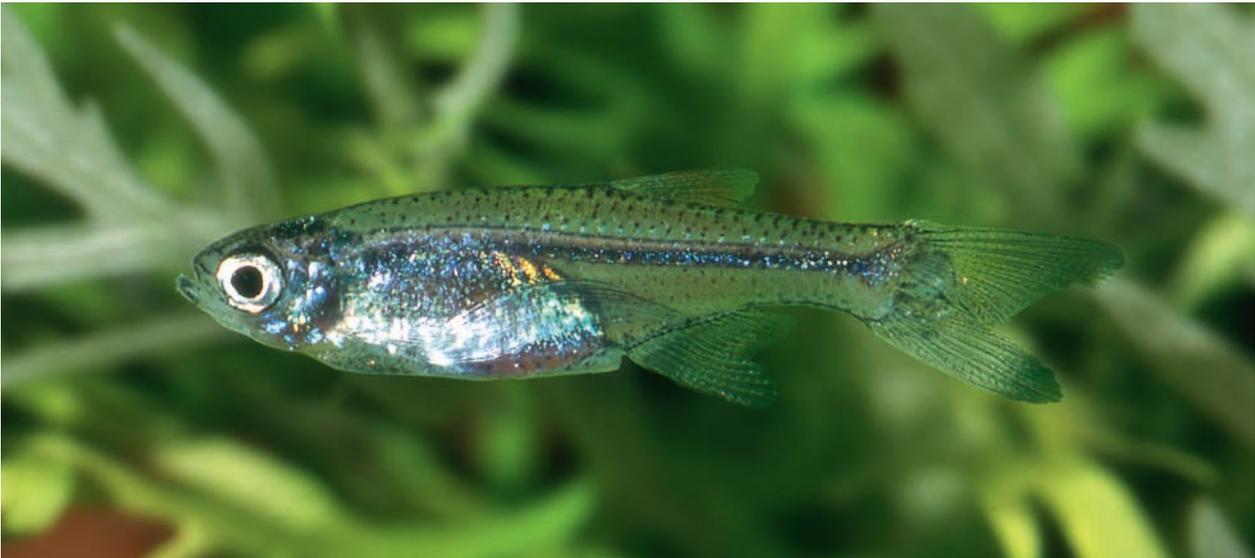


Abb. 18. *Xenurobrycon macrops* MYERS & MIRANDA-RIBEIRO, 1945. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 20 mm SL. Foto: D. BORK.



Abb. 19. *Xenurobrycon macrops* MYERS & MIRANDA-RIBEIRO, 1945. Weibchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 15 mm SL. Foto: D. BORK.

Die Merkmalsausprägung (3) in der Anzahl der Rückenflossenstrahlen ii 9 (wie bei den meisten der Characidae) wird als ursprünglich und die Kombination ii 8 als abgeleitet betrachtet (MALABARBA & WEITZMAN, 2003; WEITZMAN *et al.*, 2005). FERREIRA & NETTO-FERREIRA (2010) führen weitere Beispiele für eine Merkmalsausprägung von ≤ 8 geteilten Rückenflossenstrahlen auf, betonen aber auch, dass noch weitere Untersuchungen nötig sind, um die Bedeutung der vermutlichen Synapomorphie für diese Gruppe richtig einschätzen zu können.

In diesem Zusammenhang scheint die Gattung *Knodus* EIGENMANN, 1910 von besonderer Bedeutung zu sein, da in ihr bislang Arten vereinigt wurden, die sowohl über eine innere Besamung/Befruchtung verfü-

gen als auch solche, bei denen normale Aquaspermien nachgewiesen wurden (BRUNS & WEITZMAN, 2005). Somit dürfte die Aufspaltung dieses Genus kurz bevor stehen. Gerade in letzter Zeit sind in dieser Gattung mehrere neue Taxa entdeckt worden, die bezüglich ihrer Fortpflanzungsbiologie noch nicht eingehend untersucht wurden: LIMA *et al.* (2003), FERREIRA & LIMA (2006), ZARSKE & GÉRY (2006), FERREIRA & CARVAJAL (2007), ZARSKE (2007, 2008), FERREIRA & NETTO-FERREIRA (2010). Trotz gegenteiliger Berichte (siehe ZARSKE, 2008a) scheint die lange unter dem Namen *Boehlkea fredcochui* GÉRY, 1966 von den Aquaristenliebhabern gepflegte Art, die tatsächlich *Knodus borki* ZARSKE, 2008 darstellt, keine Aquaspermien zu besitzen. So konnten bei der Vermehrung dieser Art ständig nur



Abb. 20. *Xenobrycon polyancistrus* WEITZMAN, 1987. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 20 mm SL. Foto: D. BORK.



Abb. 21. *Xenobrycon polyancistrus* WEITZMAN, 1987. Weibchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 15 mm SL. Foto: D. BORK.

kleine und kleinste Jungfische, nie jedoch Eier (auch keine verpilzten und unbefruchteten Eier!) beobachtet werden.

Bei den *Xenobrycon*ini variiert die Anzahl der geteilten Rückenflossenstrahlen ebenfalls von sechs bis acht in den Gattungen *Xenobrycon*, *Scopaeocharax* und *Tytocharax*. Andere Genera verfügen dagegen über eine erhöhte Anzahl von neun bis zehn geteilter Rückenflossenstrahlen (*Ptychocharax*, *Chrysobrycon*), was durch eine Entwicklung eines speziellen Abblanchverhaltens diskutiert wird. Auf jeden Fall ist die Merkmalsausprägung von zwei ungeteilten und sieben geteilten Rückenflossenstrahlen in Kombination mit einer bis auf die Taschenschuppe der geschlechtsreifen Männchen vollständigen Reduktion der Beschuppung,

sowie weiteren Reduktionen z.B. der Suborbitalia, wie es bei *Trochilocharax* gen. nov. zu beobachten ist, als abgeleitet zu betrachten.

Das Vorhandensein von vier Zähnen in der inneren Reihe des Praemaxillare gilt als abgeleitet, das von fünf Zähnen als ursprüngliches Merkmal (Charakter 4). In den Genera *Tytocharax*, *Xenobrycon*, *Iotabrycon* und *Scopaeocharax* ebenso wie in der Gattung *Trochilocharax* gen. nov. sind die Zähne im Praemaxillare vollkommen andersartig gestaltet. Sie sind in einer unregelmäßigen Gruppe und nicht in zwei Reihen angeordnet. Außerdem sind sie konisch, meist nach hinten gebogen und nicht vielspitzig wie bei den als basal charakterisierten Gattungen (z.B. *Ptychocharax*). Dies alles deutet daraufhin, dass es sich bei *Trochilocharax*



Abb. 22. *Scopaeocharax rhinodus* (BÖHLKE, 1958). Seitenansicht, Peru, Ucayali, río Tulumajo, MTD F 17236, 23,4 mm SL.



Abb. 23. *Scopaeocharax atopodus* (BÖHLKE, 1958). Seitenansicht, Peru, Ucayali, Quebrada Santa Rosa, MTD F 20510, 20,5 mm SL.

gen. nov. um eine relativ hoch spezialisierte Gattung des Klade A im Sinne von MALABARBA & WEITZMAN (2003) handelt.

Die Tribus Xenurobryconini ist nach WEITZMAN & FINK (1985) durch fünf Synapomorphien gekennzeichnet, die ausschließlich bei sexuell reifen Männchen zu beobachten sind:

(1) Das Parhypurale und Hypurale 1 sind bei sexuell reifen Männchen der Xenurobryconini und damit auch bei den Angehörigen der Gattung *Tytocharax* miteinander verwachsen (Abb. 25). In der Gattung *Ptychocharax* WEITZMAN *et al.*, 1994 ist dieses Merkmal allerdings nicht immer eindeutig ausgeprägt. Bei *Trochilocharax* gen. nov. ist jedoch dagegen immer ein deutlicher Spalt zwischen beiden Knochen sichtbar (Abb. 6).

(2) Ebenfalls bei sexuell reifen Männchen der Tribus Xenurobryconini ist zwischen den prinzipiellen Flossenstrahlen 10 und 11 der Caudale durch eine Verlängerung an der Basis des Flossenstrahles 10 ein Abstand vorhanden, der größer ist, als der vertikale Rand des Hypurale 3. Dadurch entsteht an der Basis der mittleren Flossenstrahlen der Schwanzflosse eine deutliche Lücke. Diese ist zwar in der Regel durch die Taschenschuppe teilweise verdeckt, meist aber auch im distalen Teil der Schwanzflosse noch erkennbar (Abb. 25). Auch dies ist bei *Trochilocharax* gen. nov. nicht so sichtbar. Vielmehr sind die Flossenstrahlen regelmäßig ausgebildet wie bei den meisten Characiformes (Abb. 6).

(3) Die Endschuppe der Seitenlinie sexuell reifer Männchen (Taschenschuppe = puoch scale) der Tribus Xenurobryconini ist viel größer als bei den Weibchen



Abb. 24. *Chrysobrycon hesperus* (BÖHLKE, 1958). Seitenansicht, Peru, Lebendaufnahme, nicht katalogisiert, etwa 80 mm SL. Foto: BORK.

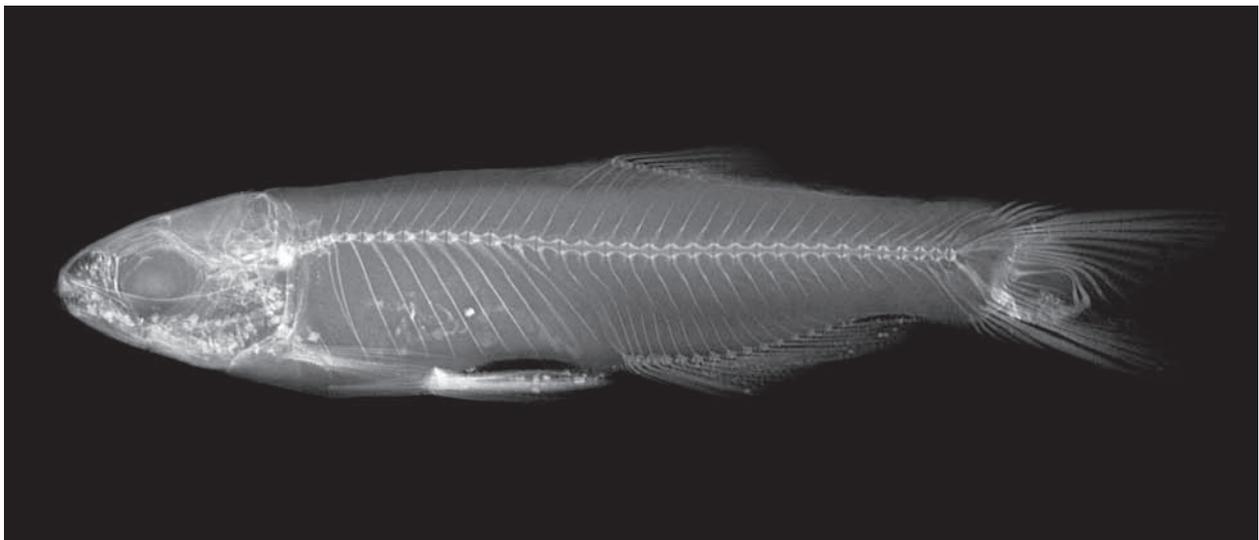


Abb. 25. *Scopaeocharax rhinodus* (BÖHLKE, 1958). Röntgenaufnahme, Seitenansicht, Peru, Ucayali, río Tulumajo, MTD F 17236, 23,4 mm SL.

sowie den unreifen Fischen beiderlei Geschlechts. Sie besitzt zahlreiche Radii, die in zwei Feldern angeordnet sind (posteroventrales Feld mit 25 bis 100 Radii, posterodorsales Feld mit 12 bis 65 Radii). Eine weitere modifizierte Endschuppe folgt dieser Taschenschuppe in enger räumlicher Nähe auf der Caudalbasis. Sexuell reife Männchen der Gattung *Trochilocharax* gen. nov. besitzen dagegen nur eine Schuppe, die Taschenschuppe (Abb. 6). Eine weitere Endschuppe auf der Basis der Caudale fehlt. Außerdem besitzt die Taschenschuppe nur etwa 17 bis 21 Radii in vertikaler Ausdehnung über die gesamte Schuppe und nicht zwei getrennte Felder. Sexuell reife Weibchen und unreife Tiere beiderlei Geschlechts verfügen über keinerlei Schuppen. Hinzukommt, dass die Taschenschuppe bei *Trochilocharax* gen. nov. nicht auf der Schwanzflossenbasis

sondern etwas vor dem Beginn der Caudalbasis auf dem Schwanzstiel angeordnet ist.

(4) Bei sexuell reifen Männchen der Xenurobryconini befindet sich zwischen dem hinteren Teil der Taschenschuppe (pouch scale) und dem Flossenstrahl 10 bzw. 10 und 11 ein starkes Ligament, welches bei *Trochilocharax* gen. nov. fehlt.

(5) Die proximalen Spitzen der medialen zwei oder drei Flossenstrahlen der Ventrals sexuell reifer Männchen der Xenurobryconini springen anterior weiter vor als die Spitzen des seitlich anliegenden Flossenstrahls. Dies ist bei *Trochilocharax* gen. nov. ebenfalls nicht der Fall. Damit lässt sich *Trochilocharax* gen. nov. nicht den Xenurobryconini zuordnen.

Ungeachtet dessen gehört *Trochilocharax* gen. nov. zu den ehemaligen Glandulocaudinae (heute Glandulocaudinae und Stevardiinae). Dies resultiert aus dem Vorhandensein einer Drüse, die zwar bislang noch nicht nachgewiesen, deren Existenz aber mehr als wahrscheinlich ist und der zwar reduzierten aber trotzdem modifizierten Beschuppung der Caudalregion der Männchen. Die untersuchten Männchen von *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. sind geschlechtsreif. Das lässt sich daran erkennen, dass (1) die Anale vorn mit Häkchen versehen, (2) eine Taschenschuppe ausgebildet und (3) hypertrophiertes Gewebe (= eine Pheromondrüse?) vorhanden ist. Das Vorhandensein von hypertrophiertem Gewebe (einer Pheromondrüse?) und die Existenz einer modifizierten Taschenschuppe (puoch scale) lassen weiterhin auf das Vorliegen einer inneren Besamung oder Befruchtung schließen. Obwohl der Nachweis, dass das hypertrophierte Gewebe tatsächlich Drüsengewebe darstellt, bislang nicht erbracht wurde und Spermatozoen in reifen Ovarien der Weibchen noch nicht aufgefunden wurden, scheint das Vorliegen einer inneren Befruchtung aufgrund der morphologischen Befunde mehr als wahrscheinlich. Eine innere Besamung bzw. Befruchtung ist bei den Characiformes bislang bei den Glandulocaudinae, Stevardiinae, Cheirodontinae (*Kolpotocheirodon*, *Actinocheirodon*, *Macropsobrycon*, *Compsura*, *Saccoderma*, *Odontostilbe*) und verschiedenen anderen Gattungen nachgewiesen, die gegenwärtig als *incertae sedis* (=ungewisse taxonomische Stellung) betrachtet werden z.B. *Attonius*, *Brittanichthys*, *Phallobrycon*, *Bryconadenos*, *Hollandichthys* u. a. (BRUNS & WEITZMAN, 2005, MENEZES *et al.*, 2009, 2009a).

Die phylogenetische Interpretation der Fortpflanzungsbiologie, steht jedoch noch am Anfang, da bislang noch lange nicht alle Taxa ausreichend untersucht wurden. Viele dieser Formen werden jedoch der Klade A im Sinne von MALABARBA & WEITZMAN (2003) zugeordnet. Der alleinige Nachweis einer inneren Besamung oder Befruchtung muss jedoch nicht zwangsläufig gegen eine Verwandtschaft mit einer Art sprechen, für die bislang ausschließlich eine traditionelle Befruchtung mit Aquaspermien nachgewiesen wurde (z.B. *Hollandichthys/Pseudochalceus/Dectobrycon*, ZARSKE & GÉRY, 2006a). Zum einen hat sich eine innere Besamung/Befruchtung allem Anschein nach mehrfach unabhängig voneinander bei den Characiformes entwickelt und zum anderen könnte es auch sein, dass aus methodischen Gründen eine innere Besamung/Befruchtung bei der entsprechenden Art einfach nur noch nicht nachgewiesen wurde.

Die morphologischen Strukturen, insbesondere die Bezahnung und die Taschenschuppe, sprechen gegen eine Zugehörigkeit von *Trochilocharax ornatus* gen. et spec. nov. zu den Cheirodontinae oder *incertae sedis*.

Die Differenzierung der Unterfamilien Glandulocaudinae und Stevardiinae erfolgt nach WEITZMAN *et*

al. (2005) aufgrund der nicht vorliegenden Homologie des Caudalorgans und des Vorkommens unterschiedlicher sekretorischer Zellen im Drüsengewebe der sexuell reifen Männchen bei den Glandulocaudinae und Stevardiinae. Während die Sekretionszellen im Drüsengewebe der Vertreter der Glandulocaudinae histologisch nicht von den Kolbenzellen der Haut, die Alarmsubstanzen produzieren (PFEIFFER, 1967, 1977), unterscheidbar sind, gleichen die sekretorischen Zellen der Stevardiinae modifizierten Schleimzellen. Dies deutet auf unterschiedliche Entwicklungslinien hin, die sich von verschiedenen Ausgangsarten des Klade A entwickelt haben.

MIRANDE (2009) fasst die Stevardiinae aufgrund ausschließlich osteologischer Charaktere wesentlich breiter als bislang allgemein üblich, was von MENEZES & WEITZMAN (2009) jedoch nicht akzeptiert wird, weil die Reproduktionsbiologie von MIRANDE nicht berücksichtigt wurde.

Trochilocharax gen. nov. passt in keine der von WEITZMAN & MENEZES (1998) definierten glandulocaudinen Tribus, so dass entweder die Tribus Xenurobryconini neu definiert oder für die Gattung *Trochilocharax* gen. nov. eine neue Tribus aufgestellt werden muss.

Ich halte jedoch die oben aufgeführten Unterschiede der Gattung *Trochilocharax* gen. nov. zu den Xenurobryconini für so gravierend, dass die Notwendigkeit der Aufstellung einer neuen Tribus für diese Gattung zwingend erforderlich ist.

Trochilocharacini trib. nov.

Diagnose: (1) kleine Fische bis maximal etwa 17 mm SL (Männchen), (2) schuppenlos, nackt, lediglich die Männchen verfügen im geschlechtsreifen Zustand über eine Taschenschuppe (puoch scale), (3) die Taschenschuppe ist durch ein Feld von 17 bis 21 vertikalen Radii gekennzeichnet, das sich über die gesamte Schuppe erstreckt, (4) sieben Flossenstrahlen im vorderen Teil der Anale (vierter, letzter ungeteilter bis sechster, geteilter Flossenstrahl) mit einem vergleichsweise großen Häkchen, (5) alle anderen Flossen ohne Häkchen, (6) D ii 7, (7) erste und zweite Pterygiophore der Anale miteinander verwachsen, (8) keine Supraneuralia, (9) kein Supraorbitale, (10) Parhypurale und Hypurale 1 bei sexuell reifen Männchen nicht miteinander verwachsen, (11) prinzipielle Flossenstrahlen 10 und 11 der Caudale normal entwickelt, ohne Abstand zwischen beiden und (12) proximale Spitzen der medialen zwei oder drei Flossenstrahlen der Ventrals nicht verlängert.

Neben den oben bereits abgegrenzten (1) Xenurobryconini bestand die ursprüngliche Glandulocaudinae



Abb. 26. *Pseudocorynopoma doriae* PERUGIA, 1891. Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, als Beispiel für einen Vertreter der Hysteronotini, etwa 80 mm SL. Foto: D. BORK.

nach WEITZMAN & MENEZES (1998) noch aus weiteren sechs Tribus:

(2) Landonini mit der Gattung *Landonia* EIGENMANN & HENN, 1914 mit einer Art, *L. latidens* EIGENMANN & HENN, 1914,

(3) Diapomini mit den drei Gattungen *Planaltina* BÖHLKE, 1954 mit drei Arten (Typusart: *P. myersi* BÖHLKE, 1954), *Acrobrycon* EIGENMANN & PEARSON, 1924 mit zwei Arten (Typusart: *A. ipanquianus* [COPE, 1877]) und *Diapoma* COPE, 1894 mit zwei Arten (Typusart: *D. speculiferum* COPE, 1894),

(4) Phenacobryconini mit der Gattung *Phenacobrycon* EIGENMANN, 1922 mit der Art *P. henni* EIGENMANN, 1922,

(5) Hysteronotini mit den zwei Gattungen *Hysteronotus* EIGENMANN, 1911 mit der Art *H. megalostomus* EIGENMANN, 1911 und *Pseudocorynopoma* PERUGIA 1891 mit zwei Arten (Typusart: *P. doriae* PERUGIA, 1891),

(6) Stevardiini (=Corynopomini) mit den drei Gattungen *Gephyocharax* EIGENMANN, 1912 mit 12 Arten (Typusart: *G. chocoensis* EIGENMANN, 1912), *Pterobrycon* EIGENMANN, 1913 mit zwei Arten (Typusart: *P. landoni* EIGENMANN, 1913) und *Corynopoma* GILL,

1858 mit der Art *C. riisei* GILL, 1858 sowie der ursprünglichen

(7) Glandulocaudini, der heute der Rang einer eigenständigen Unterfamilie (Glandulocaudinae) eingeräumt wird, mit drei Gattungen *Glandulocaudia* EIGENMANN, 1911 mit zwei Arten (Typusart: *G. melanogenys* EIGENMANN, 1911), *Mimagoniates* REGAN, 1907 mit sieben Arten (Typusart: *M. barberi* REGAN, 1907) und *Lophobrycon* CASTRO *et al.*, 2003 mit der Art *L. weit-zmani* CASTRO *et al.*, 2003.

Die Abgrenzung zu den Xenobryconini erfolgte bereits an anderer Stelle (siehe oben). Auch gegenüber den anderen Tribus ist als erstes festzustellen, dass alle Vertreter über eine vollständige Beschuppung verfügen, anstatt nur einer Taschenschuppe, die ausschließlich im männlichen Geschlecht anzutreffen ist, wie bei der Gattung *Trochilocharax* gen. nov.

Für die einzige Art der Landonini ist nach WEITZMAN & MENEZES (1998) (1) ein dickwandiger, membranöser Caudalsack charakteristisch, dessen Öffnung seitlich auf dem unteren Schwanzflossenlappen angeordnet ist. Dieser fehlt *Trochilocharax* gen. nov. Weiterhin ist (2) die letzte Seitenlinienschuppe auf der Schwanzflosse bei *Landonia* nach oben und unten verlängert. Bei *Trochilocharax* gen. nov. gibt es eine solche Schuppe nicht. Und (3) ist die Zahnstruktur von *Landonia* völlig abweichend im Vergleich zu *Trochilocharax* gen. nov.



Abb. 27. *Corynopoma riisei* GILL, 1858. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, als Beispiel für einen Vertreter der Stevardiini, etwa 50 mm SL. Foto: A. ZARSKE.



Abb. 28. *Pterobrycon landonii* EIGENMANN, 1914. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, als Beispiel für einen Vertreter der Stevardiini, etwa 30 mm SL. Foto: D. BORK.

(mehrsitzige bis große messerartige Schneidezähne bei *Landonia* [siehe ROBERTS, 1973: fig. 15–16] im Vergleich zu konischen Zähnen bei *Trochilocharax* gen. nov.).

Bei den Angehörigen der Tribus Diapomini besitzen sowohl die Männchen als auch die Weibchen ein Pheromonorgan auf der Basis der Schwanzflosse von etwa gleicher Größe. Bei *Trochilocharax* ist dies, wie bei allen anderen Glandulocaudinae und Stevardiinae, nur bei den Männchen vorhanden.

Die Tribus Phenacobryconini besteht ebenfalls nur aus einer Art, die vergrößerte Schuppen auf dem unteren Schwanzflossenlappen besitzt. Eine davon betrachten WEITZMAN & MENEZES (1998) als eine ursprüngliche

Taschenschuppe. *Trochilocharax* gen. nov. besitzt dagegen eine spezialisierte Taschenschuppe, die jedoch deutlich weiter vorn angeordnet ist.

Die Vertreter der Tribus Hysteronotini verfügen ebenfalls über eine sehr spezialisierte Taschenschuppe. Diese ist am hinteren Ende zwei- oder dreilappig. Bei *Trochilocharax* gen. nov. ist diese jedoch glatt abgerundet und nicht zwei- bis dreilappig.

Bei den Stevardiini (= Corynopomini) sitzt die Taschenschuppe auf dem unteren Flossenlappen der Caudale und erstreckt sich vom 12. prinzipiellen Flossenstrahl der Caudale bis zu den ventral vorgelagerten Flossenstrahlen der Schwanzflosse (procurrent caudal-fin rays). Bei *Trochilocharax* gen. nov. ist die Taschenschuppe



Abb. 29. *Pterobrycon myrnae* BUSSING, 1974. Männchen, Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, als Beispiel für einen Vertreter der Stevardiini, etwa 30 mm SL. Foto: D. BORK.



Abb. 30. *Mimagoniates inequalis* (EIGENMANN, 1911). Lebendaufnahme, Seitenansicht, nicht katalogisiert, etwa 50 mm SL. Foto: Dr. FOERSCH.

dagegen deutlich weiter vorn angeordnet. Sie befindet sich fast vollständig auf dem Schwanzstiel. Hinzukommt, dass die Radii vollkommen anders verlaufen.

Die Vertreter der ehemaligen Tribus Glandulocaudini werden heute als eigenständige Unterfamilie Glandulocaudinae betrachtet. Sie sind durch folgende Merkmale gekennzeichnet: (1) Die Schuppen des oberen Schwanzflossenlappens bedecken das Caudalorgan teilweise oder vollständig, (2) Die Pheromonpumpe unterscheidet sich von der aller anderen ehemaligen Glandulocaudinae (jetzt Stevardiinae) und (3) die letzten Schuppen der Seitenlinie auf der Caudale sind nicht durchbohrt (WEITZMAN, 1988; MENEZES & WEITZMAN, 1990;

WEITZMAN & MENEZES, 1998). Auf den Unterschied in den sekretorischen Drüsen zwischen beiden Unterfamilien wurde bereits oben hingewiesen. *Trochilocharax* gen. nov. besitzt außer der Taschenschuppe auf dem Schwanzstiel keinerlei Schuppen und somit auch keine weiteren Schuppen auf der Schwanzflosse.

Danksagung

Hiermit möchte ich mich bei allen Freunden und Kollegen bedanken, die mich bei der Abfassung der Arbeit unterstützten.

Über Herr D. BORK (Bruchköbel) erhielt ich von der Firma GLASER (Rodgau) das interessante Fischmaterial. Mit Literatur unterstützten mich Herr M.K. MEYER (Bad Nauheim) und D. BORK. Herr J. SCHOLZ (Dresden) fertigte die Zeichnung und B. BASTIAN (Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden) zwei Fotos. Herr D. BORK und Herr F. SCHÄFER stellten ebenfalls Fotos zur Verfügung. Herr M. RICHTER (SNSD) und Dr. K. BUSSE fertigten die spanische Zusammenfassung. All diesen Personen sei an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt.

Literatur

- ARENDDT, K. (2003): Der Kolibrismöller, ein interessanter Zwergfisch aus Peru. – *Aquaristik Fachmagazin* (Nr. 172), **35**(4): 24.
- BÖHLKE, J. (1958): Studies on fishes of the family Characidae No. 15. Results of the Catherwood Foundation Peruvian Amazon Expedition. The description of two new Xenobryconine Characids. – *Copeia* 1958(4): 318–325.
- BÖHLKE, J. (1958a): Studies on fishes of the family Characidae. No. 14. A report on several extensive recent collections from Ecuador. – *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **110**: 1–121, Pls. 1–7.
- BURNS, J.R. & WEITZMAN, S.H. (2005): Insemination in ostariophysan fishes. pp. 107–134. – In: URIBE, M.C. & GRIER, H.J. (Eds.): *Viviparous Fishes*. New Life Publications, Homestead, Florida.
- BUSSING, W.A. (1974): *Pterobrycon myrnae*, a remarkable new glandulo-caudine characid fish from Costa Rica. – *Revue Biol. Tropical*, **22**(1): 135–159.
- EIGENMANN, C.H. (1911): New characins in the collection of the Carnegie Museum. – *Annals of the Carnegie Museum*, **8**(1): 164–181, Pls. 4–9.
- EIGENMANN, C.H. (1912): The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. – *Memoirs of the Carnegie Museum*, **5**(1): i–xxii + 1–578, Pls. 1–103.
- EIGENMANN, C.H. (1913): Some results from an ichthyological reconnaissance of Colombia, South America. Part II. – *Indiana University Studies*, **18**: 1–32.
- EVERS, H.-G. (2006): Kolibrismöller. – *Amazonas* (Nr. 8), **2**(6): 81.
- FERREIRA, K.M. & CARVAJAL, F.M. (2007): *Knodus shinahota* (Characiformes: Characidae) a new species from the río Shinahota, río Chapare basin (Mamoré system), Bolivia. – *Neotropical Ichthyology*, **5**(1): 31–36.
- FERREIRA, K.M. & LIMA, F.C.T. (2006): A new species of *Knodus* (Characiformes: Characidae) from the Rio Tiquié, Upper Rio Negro system, Brazil. – *Copeia*, 2006(4): 630–639.
- FERREIRA, K.M. & NETTO-FERREIRA, A.L. (2010): *Knodus dorsomaculatus* (Characiformes: Characidae), a new species from Teles Pires River, Tapajós River basin, Brazil. – *Journal of Fish Biology*: [doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02680.x]
- FOWLER, H.W. (1913): Fishes from the Madeira river, Brazil. – *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **65**: 517–579.
- GÉRY, J. (1963): *Tytocharax madeirae* and other Xenobryconine Characids. – *Tropical Fish Hobbyist*, **12**(2): 11–15, 58–59, 62.
- GÉRY, J. (1966): *Hoplocharax goethei*, a new genus and species of South American characid fishes, with a review of the sub-tribe Heterocharacini. – *Ichthyologica, the Aquarium Journal*, **38**(3): 281–296.
- GÉRY, J. (1968): *Ladigesia roloffi*, a new genus and species of African characid fishes. – *Tropical Fish Hobbyist*, **16**(8): 78–87.
- GÉRY, J. (1972): Poissons Characoïdes des Guyanes. I. Généralités. II. Famille des Serrasalmidae. – *Zoologische Verhandlungen*, **122**: 250 pp.
- GÉRY, J. (1973): New and little known Aphyoditeina (Pisces, Characoidei) from the Amazon Basin. – *Studies of the Neotropical Fauna*, **8**(1): 81–137.
- GÉRY, J. (1978): Characoids of the World. – tfh-publications, Neptune City inc., 672 pp.
- LADIGES, W. (1950): *Microbrycon cochui* spec. nov., eine neue Art der südamerikanischen Glandulo-caudinae. – *Zoologischer Anzeiger*, **145**(11/12): 305–309.
- LIMA, F.C.T., BRITSKI, H. & MACHADO, F.A. (2004): New *Knodus* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from upper rio Paraguay basin, Brazil. – *Copeia*, 2004(3): 577–582.
- MAHNERT, V. & GÉRY, J. (1984): Poissons Characoïdes (Characoidea) du Paraguay I. *Xenobrycon macrops* Myers et Miranda Ribeiro. – *Revue suisse de Zoologie*, **91**(2): 497–513.
- MALABARBA, L.R. & WEITZMAN, S.H. (2003): Description of a new genus with six new species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). – *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Sér. Zoologia*, **16**(1): 67–151.
- MENEZES, N.A., FERREIRA, K.M. & NETTO-FERREIRA, A.L. (2009): A new genus and species of inseminating characid fish from the rio Xingu basin (Characiformes: Characidae). – *Zootaxa*, **2167**: 47–58.
- MENEZES, N.A., NETTO-FERREIRA, A.L. & FERREIRA, K.M. (2009a): A new species of *Bryconadenos* (Characiformes: Characidae) from the rio Curuá, rio Xingu drainage, Brazil. – *Neotropical Ichthyology*, **7**(2): 147–152.
- MENEZES, N.A. & WEITZMAN, S.H. (1990): Two new species of *Mimagoniates* (Teleostei: Characidae: Glandulo-caudinae), their phylogeny and biogeography and a key to the glandulo-caudin fishes of Brazil and Paraguay. – *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **103**(2): 380–426.
- MENEZES, N.A. & WEITZMAN, S.H. (2009): Systematics of the Neotropical fish subfamily Glandulo-caudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). – *Neotropical Ichthyology*, **7**(3): 295–370.
- MENEZES, N.A., WEITZMAN, S.H. & BURNS, J.R. (2003): A systematic review of *Planaltina* (Teleostei: Characiformes:

- Characidae: Glandulocaudinae: Diapomini) with a description of two new species. – Proceedings of the Biological Society of Washington, **116**(3): 557–600.
- MIRANDE, M.J. (2009): Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). – *Cladistics*, **25**: 574–613.
- MOREIRA, C.R. (2005): *Xenurobrycon coracoralinae*, a new glandulocaudine fish (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from central Brazil. – Proceedings of the Biological Society of Washington, **118**(4): 855–862.
- MYERS, G.S. & BÖHLKE, J. (1956): The Xenurobryconini, a group of minute South American Characoid fishes with teeth outside the mouth. – *Stanford Ichthyological Bulletin*, **7**(2): 6–12.
- MYERS, G.S. & DE MIRANDA-RIBEIRO, P. (1945): A remarkable new genus of sexually dimorphic characid fishes from the Rio Paraguay Basin in Matto Grosso. – *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Nova Série*, **32**: 1–7.
- NEUNKIRCHEN, R. (2003): Kostbare Kleinode. Zwergfische aus aller Welt. – *AqualogNews* **52**: 1.
- PFEIFFER, W. (1967): Schreckreaktion und Schreckzellen bei Ostariophysi und Gonorhynchiformes. – *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, **56**: 380–396.
- PFEIFFER, W. (1977): The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. – *Copeia*, 1977: 653–665.
- ROBERTS, T.R. (1966): Description and osteology of *Lepidarchus adonis*, a remarkable new characid fish from West Africa. – *Stanford Ichthyological Bulletin*, **8**(3): 209–227.
- ROBERTS, T.R. (1973): The glandulocaudine characid fishes of the Guayas Basin in western Ecuador. – *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **144**(8): 489–514.
- SCHÄFER, F. (2010): *Heterocharax* sp. „Orange Tail“. – *Aquarienpraxis* 7/2010. Beilage in: *Die Aquarien- und Terrarienzeitschrift (DATZ)*, **63**(7): 7.
- SCHRAML, E. (2005): Neue Klein- und Kleinstsalmmler aus Peru. – *Die Aquarien- und Terrarienzeitschrift (DATZ)*, **58**(12): 59–61.
- STEINDACHNER, F. (1903): Über einige neue Fisch- und Reptilienarten des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. – *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien*, **40**(3): 17–18.
- TAYLOR, W.R. & VAN DYKE, G.C. (1985): Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. – *Cybiurn*, **9**(2): 107–119.
- TOLEDO-PIZA, M. (2000): Two new *Heterocharax* species (Teleostei: Ostariophysi: Characidae), with a redescription of *H. macrolepis*. – *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **11**(4): 289–304.
- WEITZMAN, S.H. (1987): A new species of *Xenurobrycon* (Teleostei: Characidae) from the Río Mamoré basin of Bolivia. – *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **100**(1): 112–120.
- WEITZMAN, S.H. & BURNS, J.R. (1997): The miniature glandulocaudine tetras, tribe Xenurobryconini. – *Tropical Fish Hobbyist*, **45**(6): 136–149.
- WEITZMAN, S.H. & FINK, L.W. (1985): Xenurobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in Glandulocaudine Fishes (Teleostei: Characidae). – *Smithsonian Contributions to Zoology*, **421**: i–iii, 1–121.
- WEITZMAN, S.H. & ORTEGA, H. (1995): A new species of *Tyttocharax* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae: Xenurobryconini) from the Rio Madre de Dios basin in Peru. – *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **6**(2): 129–148.
- WEITZMAN, S.H. & MENEZES, N.A. (1998): Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, *Chrysobrycon*. pp. 171–192. – In: MALABARBA, L.R. *et al.* (edit.): *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*, EDIPUCRS, Porto Alegre.
- WEITZMAN, S.H.; MENEZES, N.A. & WEITZMAN, M.J. (1988): Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distributions of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. Pp. 379–427. – In: HEYER, W.R. & VANZOLINI, P.E. (eds.): *Proc. Workshop Neotrop. Dist. Patterns*.
- WEITZMAN, S.H. & VARI, R.P. (1987): Two new species and a new genus of miniature characid fishes (Teleostei: Characiformes) from northern South America. – *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **100**(3): 640–652.
- WEITZMAN, S.H. & VARI, R.P. (1988): Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. – *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **101**(2): 444–465.
- WEITZMAN, S.H., MENEZES, N.A., EVERS, H.-G. & BURNS, J.R. (2005): Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae). – *Neotropical Ichthyology*, **3**(3): 329–360.
- WEITZMAN, S.H., FINK, L.W., MACHADO-ALLISON, A. & ROYERO, L.R. (1994): A new genus and species of Glandulocaudine (Teleostei: Characidae) from southern Venezuela. – *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, **5**(1): 45–64.
- ZARSKE, A. (2007): *Knodus pasco* sp. n. – ein neuer Salmmler (Teleostei: Characiformes: Characidae) aus Peru. – *Vertebrate Zoology*, **57**(1): 15–21.
- ZARSKE, A. (2008): *Knodus borki* sp. n. – ein neuer Salmmler aus Peru mit einer ergänzenden Beschreibung von *Boehlkea fredcochui* GÉRY, 1966 (Teleostei: Characiformes: Characidae). – *Vertebrate Zoology*, **58**(2): 159–171.
- ZARSKE, A. (2008): Äußerlich zum verwechseln ähnlich: *Boehlkea fredcochui* GÉRY, 1966 und *Knodus borki* ZARSKE, 2008. – *Aquaristik Fachmagazin*, **204**, **40**: 40–45.
- ZARSKE, A. & GÉRY, J. (2002): *Moenkhausia dorsinuda* sp. n. – ein neuer interessanter Salmer (Teleostei, Characiformes, Characidae) aus dem Einzugsgebiet des Rio Manuripi in Bolivien (Departamento Pando). – *Zool. Abh. (Dresden)*, **52**: 11–21.
- ZARSKE, A. & GÉRY, J. (2006): *Knodus longus* sp. n. – ein neuer Salmmler (Teleostei: Characiformes: Characidae) aus den

bolivianischen Anden, Einzugsgebiet des río Beni. – Zoologische Abhandlungen, Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden, Museum für Tierkunde (Dresden), **55**: 51–57.

ZARSKÉ, A. & GÉRY, J. (2006a): Beschreibung einer neuen Salmier-Gattung und zweier neuer Arten (Teleostei: Characiformes: Characidae) aus Peru und Brasilien. – Zool. Abh. (Dresden), **55**: 31–49.