UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA

João Gabriel Genova

Miologia comparada e suas implicações filogenéticas para
Carangidae (Teleostei: Percomorphacea: Carangiformes)

São Paulo
2018

JOÃO GABRIEL GENOVA

Miologia comparada e suas implicações filogenéticas para
Carangidae (Teleostei: Percomorphacea: Carangiformes)

Versão original

Dissertação/Tese apresentada ao
Programa de Pós-Graduação do Museu
de Zoologia da Universidade de
São Paulo para obtenção do título de
Mestre em Ciências (Sistemática,
Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Orientador: Prof. Dr. Aléssio Datovo da
Silva

São Paulo
2018

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Catálogo na publicação

Genova, João Gabriel

Miologia comparada e suas implicações filogenéticas para Carangidae (Teleostei: Percomorphacea : Carangiformes)./ João Gabriel Genova; orientador Aléssio Datovo da Silva. São Paulo 2018.

109 fls.

Dissertação - Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2018.

Versão original

Miologia - Carangiformes. 2. Teleostei – Percomorphacea. I. Título. II. Aléssio Datovo da Silva, orient.

CDU 597.55

Nome: GENOVA, João Gabriel

Título: Miologia comparada e suas implicações filogenéticas para Carangidae
(Teleostei: Percomorphacea: Carangiformes).

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação do Museu de Zoologia da
Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências
(Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Aprovado: ____ / ____ / ____

Comissão Julgadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

“Not all those who wander are lost.”

A todos que continuam sua jornada

Agradecimentos

Primeiramente gostaria de agradecer aos meus pais pelo amor, suporte, colaboração e paciência ao longo não só dos últimos dois anos, mas de toda minha vida. Saibam que vocês são a base de tudo.

Agradeço imensamente ao meu orientador, o Prof. Dr. Aléssio Datovo da Silva pela ajuda, paciência e oportunidades oferecidas, não só de trabalhar com um grupo tão interessante como também de conhecer todo trabalho relacionado à curadoria da coleção ictiológica do MZUSP.

Agradeço aos ictiólogos que foram e sempre serão fonte de inspiração tanto pelos seus trabalhos na área como pelas pessoas que são: A Profa. Dra. Mônica de Toledo-Piza Ragazzo, do IB-USP, pelo primeiro contato com a Ictiologia em suas disciplinas oferecidas. Aos professores Naércio de Aquino Menezes, Heraldo Britski e José Lima de Figueiredo, gigantes da ciência brasileira com quem tive o prazer e a honra de conviver pelos corredores e salas do laboratório de ictiologia do MZUSP. Ao Prof. Dr. Mário César Cardoso de Pinna e novamente ao Prof. Dr. Aléssio Datovo da Silva por todo conhecimento compartilhado, seja ele sobre ciência ou não.

Sou grato aos meus colegas de laboratório da Seção de Peixes do Museu de Zoologia da USP. Vítor “Vitim” Abrahão, Luiz “Paysandu” Peixoto, Manoela “Manu” Marinho, Priscila “Baiana” Camelier, Vinícius “Sad” Carvalho, Vinícius “Nosferatu” Espíndola, Henrique “Cabelinho” Varella, Gustavo “Gustavito” Ballen, Paulo Presti, Marina Loeb, Murilo “Vaca” Pastana, e todos os demais com quem dividi o porão do Museu nos últimos anos. Ao Michel “Chincho” Gianetti e Osvaldo Oyakawa por sempre ajudarem a evitar “cagalhufas”. Vocês foram essenciais para esse trabalho, desejo só sucesso na vida e nas carreiras de todos (e muita tese de mosquito também).

Aos amigos para todas as horas: Caio Maezano, Larissa Zattar, Léo Novaes Lucila Barreiros, Igor Cassiolato, Isabela Rodrigues, Maira Neves Tiago Molina e Vítor Dalseno pelas conversas jogadas foras, memes, jogos, piadas, cervejas e batatas fritas que também serviram de combustível para esse mestrado. A Fernanda Akie por toda confidencialidade, incentivo, amor, carinho, risadas dentro e fora de hora, hambúrgueres, aprendizado e apoio. Vamos cada vez mais longe, te

admiro muito!

Ao meu irmão de outra mãe, João Pedro Fontenelle, mesmo longe, sempre perto, por todas as conversas, desabafos, causos e referências. Tá fazendo falta.

A Bárbara Sarri pela paciência, puxões de orelha, lamens, basquete, discordar por esporte, não só durante o mestrado, mas desde sempre!

Agradeço também aos outros inúmeros amigos que não caberiam listar aqui, da Biologia USP ao mesão do Magic ao sagrado futebol de domingo.

Por fim agradeço as instituições que me concederam apoio financeiro e material para realização desta pesquisa. O Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo pela oportunidade cedida em seu programa de pós graduação, a sua imensa coleção e equipe essenciais para este trabalho. A California Academy Sciences e ao Sr. Dave Catania pelo empréstimo de material da fauna do Pacífico para estudo. E a CAPES pelo apoio financeiro concedido através da bolsa de mestrado.

"If I have seen further it is by standing on ye shoulders of giants"
Sir Isaac Newton

RESUMO

A família Carangidae Rafinesque 1815 (Teleostei: Percomorphacea: Carangiformes) é tradicionalmente reconhecida como um grupo monofilético, tanto em hipóteses baseadas em dados moleculares quanto morfológicos. O monofiletismo do grupo, entretanto, é sustentado por um baixo número de sinapomorfias e suas relações internas ainda apresentam conflitos. O status filético e inter-relações das tribos Trachinotini, Scomberoidini, Naucratini e Carangini variam de acordo com autores e metodologias empregadas na reconstrução evolutiva da família. As propostas morfológicas mais recentes para os Carangidae datam de 30 anos atrás e empregam maciçamente dados de morfologia externa e osteologia, sendo a miologia do grupo praticamente inexplorada. O presente estudo analisou extensamente a miologia facial, gular e das nadadeiras peitorais, pélvicas e caudal dos Carangidae e grupos proximamente relacionados. Novos caracteres de origem miológica foram levantados e analisados sob um paradigma cladístico em conjunto com os demais caracteres morfológicos disponíveis na literatura especializada. Uma nova hipótese filogenética foi proposta e comparada com as disponíveis, tanto baseadas em dados morfológicos como moleculares. Os novos dados miológicos reforçam as hipóteses de monofiletismo das tribos de Carangidae, bem como a presença de dois grandes clados irmãos, um formado por Trachinotini e Scomberoidini e outro por Carangini e Naucratini. O estudo da musculatura também forneceu pistas sobre o posicionamento do historicamente problemático gênero *Parastromateus* dentro de Carangini. Além disso, a descrição de complexos musculares nunca antes estudados forneceu dados sobre a evolução de músculos considerados erráticos em Percomorphacea e que podem contribuir para o entendimento das inter-relações deste grande grupo.

Palavras-chave: Miologia. Anatomia comparada. Sistemática. Nadadeiras.

ABSTRACT

The Carangidae Rafinesque 1815 (Teleostei: Percomorphacea: Carangiformes) is traditionally recognized as a monophyletic group in both morphological and molecular hypotheses. The monophyly of the family, however, is supported by a surprisingly low number of synapomorphies and the internal resolution of the group is contentious. The phyletic status and interrelationships of the tribes Trachinotini, Scomberoidini, Naucratiini, and Carangini vary across different studies. The most recent morphological hypothesis for carangids dates back to 30 years and is based solely on data from osteology and external morphology. The myology of the family remained nearly unexplored. The present study analyzed the facial, gular, pectoral, pelvic, and caudal muscles of carangids and closely related outgroups. Several characters from myology were discovered and analyzed under a cladistic paradigm. The new myological data were combined with the morphological data available in the literature in order to produce more robust and up to date phylogenetic hypotheses. The four traditional carangid tribes are herein recognized as monophyletic and the family is basally divided into two major sister clades: one composed by Trachinotini and Scomberoidini and another by Carangini and Naucratiini. Also, the historically problematic genus *Parastromateus* was allocated into an apical clade within the Carangini. The study of the fin musculature provided insights on the occurrence of muscles considered erratic across the Percomorphacea. Those new discoveries might be helpful for a better understanding of the phylogenetic relationships of that large group.

Keywords: Myology. Comparative anatomy. Systematics. Fins.

Índice

1. Introdução.....	13
1.1. Informações gerais.....	13
1.2. As relações filogenéticas de Carangidae	14
1.3. A importância da musculatura	16
1.4. Objetivos	17
2.1. Lista de Exemplares Analisados	20
2.1.1. Grupo Interno	20
2.1.2. Grupos externos.....	21
2.2. Listas de abreviações anatômicas	22
2.2.1. Abreviações osteológicas.....	22
2.2.2. Abreviações miológicas	23
2.3. Metodologia para análise filogenética	25
3. Resultados.....	26
3.1. Descrição anatômica e caracteres oriundos da miologia	26
3.1.1. Musculatura facial	26
3.1.2. Musculatura gular	36
3.1.3. Musculatura do tronco	38
3.1.4. Musculatura peitoral.....	40
3.1.5. Musculatura pélvica	43
3.1.6. Musculatura caudal.....	48
3.2. Inferência Filogenética	50
3.2.1. Informações gerais	50
3.2.2. Otimizações.....	52
4. Discussão.....	59
4.1. Anatomia comparada dos Carangidae	60
4.2. Relações filogenéticas de Carangidae	63
4.3. Conclusões e perspectivas futuras	66
5. Referências Bibliográficas	68
6. Anexos	75
6.1. Lista de Caracteres descritos por Gushiken (1988).....	75

6.2.	Tabelas	84
6.3.	Figuras.....	86

1. Introdução

1.1. Informações gerais

A família Carangidae Rafinesque 1815 (Teleostei: Percomorphacea: Carangiformes) engloba 149 espécies viventes distribuídas em 30 gêneros (Eschmeyer & Fong, 2018), entre eles alguns de grande importância ecológica e econômica. O relatório mais recente da *Food and Agriculture Organization of the United Nations* lista 4.373.544 toneladas de carangídeos pescados apenas no ano de 2016 (FAO, 2016). O grupo inclui membros popularmente conhecidos como carapaus, cavalinhas-de-reis, garapoás, guaiviras, peixes-galo, peixes-piloto, olhetes, olhos-de-boi, palombetas, pampas, pitangolas, remeiros, xareletes, xaréus e xixarros (Menezes & Figueiredo, 1978). Os Carangidae são peixes predadores exclusivamente marinhos (Menezes & Figueiredo, 1978) que se distribuem através dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico (Nelson *et al.*, 2016).

Os Carangidae pertencem à divisão Percomorphacea *sensu* Wiley & Johnson (2010), o grupo mais diverso de peixe ósseos que abriga mais de 17.000 espécies (Near *et al.*, 2013) e cujas relações internas são mal resolvidas e com conflitos marcantes entre hipóteses baseadas em dados moleculares e morfológicos. Classificações antigas assinalavam os Carangidae como estando, de alguma forma, relacionados aos Scombriformes (Jordan & Evermann, 1896; Starks, 1909, 1911; Boulenger, 1904; Gregory, 1933). Hipóteses mais modernas, entretanto, indicam que a família é mais proximamente relacionada a Nematistiidae, Echeneidae (rêmoras; = Echeneididae, Van der Laan, 2014), Coryphaenidae (dourados marinhos) e Rachycentridae (bijupirás; Freihof, 1978; Johnson, 1984; Smith-Vaniz, 1984; Wiley & Johnson, 2010). O grupo formado por essas cinco famílias têm sido denominado de “carangoid lineage” (Smith-Vaniz, 1984; Nelson, 2016) ou, mais recentemente, ranqueado como a ordem Carangiformes (Wiley & Johnson, 2010; Betancur-R *et al.*, 2013). Dados morfológicos indicam que Nematistiidae é o grupo mais basal da ordem e Echeneidae, Coryphaenidae e Rachycentridae formam um grupo monofilético (“echeneoid lineage”) que é o clado irmão de Carangidae (Johnson, 1984; Smith-Vaniz, 1984). Algumas hipóteses moleculares recuperam relações ligeiramente divergentes entre as famílias de Carangiformes, porém ao

menos parte deste arranjo é invariavelmente recobrado (Reed et al., 2012; Betancur-R et al., 2013; Miya et al., 2013; Near et al., 2013, Damerauet al.,2018).

1.2. As relações filogenéticas de Carangidae

Em um estudo seminal sobre as relações internas de Carangidae, Starks (1911) utilizou dados osteológicos para delimitar quatro subfamílias dentro do grupo, mas foi incapaz de esclarecer as relações entre elas. Smith-Vaniz (1984) conduziu o primeiro estudo sobre relações intra- e interfamiliares de Carangidae feito em um paradigma cladístico explícito (Fig. 1). Utilizando dados morfológicos, em sua maioria caracteres de morfologia externa e de esqueleto, o autor corroborou a subdivisão de Carangidae nos mesmos quatro subgrupos reconhecidos por Starks (1911), porém ranqueando-os como tribos e atualizando seus gêneros constituintes. Sob este esquema, Scomberoidini, Trachinotini e Naucratini são compostos por três, dois e cinco gêneros, respectivamente; Carangini é a tribo mais diversa, abrigando os demais vinte gêneros que compõem a família. Esta composição foi corroborada por estudos subsequentes e é a classificação mantida até os dias atuais. Smith-Vaniz (1984) também recuperou Scomberoidini, Naucratini e Carangini como monofiléticas, porém os dois gêneros de Trachinotini são alocados em uma politomia na base de Carangidae, juntamente com Scomberoidini e o clado formado por Naucratini e Carangini. Das quatro tribos, apenas Scomberoidini possui suas relações internas resolvidas. Gushiken (1988) através de uma análise cladística predominantemente baseada em caracteres osteológicos conduz uma revisão filogenética de Carangidae (Fig. 2) que recobra o arranjo geral obtido por Smith-Vaniz (1984) e resolve a politomia em Naucratini daquele estudo. A família aparece subdividida em dois clados basais, um que inclui Scomberoidini e Trachinotini (cujo monofiletismo continua não sendo recobrado) e outro formado por Naucratini e Carangini. As relações entre os gêneros destas duas últimas tribos também são parcialmente resolvidas por Gushiken (1988). O enigmático gênero *Parastromateus* aparece como sendo o táxon mais basal de Carangini. O posicionamento deste gênero monotípico tem sido bastante controverso ao longo da história sistemática dos Carangidae. Autores como Greenwood et al. (1966), Suzuki (1962) e Deng & Zahn (1986) alocavam *Parastromateus* em uma família monotípica distinta

(Apolectidae ou Formionidae) de afinidades incertas. Apsangikar (1953) posicionou o gênero na subfamília Parastromatinae, que seria grupo irmã de todos os demais carangídeos (alocados por ele na subfamília Caranginae). Smith-Vaniz (1984) demonstrou que, apesar de possuir várias particularidades anatômicas e reversões de características comuns aos demais Carangidae, *Parastromateus* compartilha uma série de caracteres derivados com os demais Carangini, o que justificava sua realocação nessa tribo. Recentemente, Hilton et al. (2010) estudaram a osteologia do gênero e reforçaram seu posicionamento dentro de Carangini. Os autores, porém, reportam semelhanças nos arcos branquiais de *Hemicaranx* e *Parastromateus*, mas não propõem uma realocação formal desses táxons dentro da tribo.

Reed et al. (2002) apresentam a primeira filogenia de Carangidae publicada baseada em dados moleculares, as topologias obtidas através da análise sob três critérios de otimalidade distintos: máxima parcimônia (Fig. 3), máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Todas as análises recobram o monofiletismo das quatro tribos reconhecidas tradicionalmente na família, exceto Scomberoidini que estranhamente inclui uma rêmora (Echeneidae) nas análises paramétricas. Dentro de Carangini o estudo reconhece três clados de composição parecida, porém não idêntica em cada análise. Os autores sugerem que cada um desses grupos seria supostamente caracterizado por formatos corporais específicos. Tais agrupamentos se opõem à proposta morfológica de Gushiken (1988), que reconhecia dois grandes clados dentro de Carangini que incluíam membros com grandes variações de formatos corporais. A mais recente proposta molecular para os Carangidae e famílias relacionadas foi feita por Damerau et al. (2018), em um estudo utilizando dados concatenados de dois *loci* mitocondriais e um nuclear (Fig. 4). O estudo corrobora o monofiletismo das quatro tribos, porém indicou a família como parafilética, incluindo Coryphaenidae e Rachicentridae como grupo irmão do clado formado por Scomberoidini + Trachinotini. Mesmo com baixo suporte estatístico, o parafiletismo de Carangidae também foi recobrado em outros estudos moleculares. Li et al. (2009) e Santini & Carnevale (2015), alocam os equeneoides (Coryphaenidae, Rachycentridae e Echeneidae) dentro de Carangidae, enquanto R-Betancur et al. (2013) e Santiago et al. (2016) encontraram Carangidae mais relacionada aos Istiophoriformes (Xiphiidae + Istiophoridae; agulhões-bandeira, marlins e espadartes) do que aos equeneoides. Damerau *et al.*, (2018) também

apontam que muitas das incongruências em estudos moleculares, principalmente o parafiletismo de Carangidae, poderiam ser artefatos resultantes de um número limitado de grupos externos, marcadores genéticos ou ambos (e.g., Betancur-R et al., 2013; Miya et al., 2013; Near et al., 2013, Santini & Carnevale, 2015).

1.3. A importância da musculatura

Todos os estudos sobre relações internas de Carangidae baseados em dados morfológicos utilizaram maciçamente a osteologia como principal fonte de dados. Dentre todos os caracteres anatômicos já investigados no grupo, apenas um é de origem miológica: a presença de uma subdivisão anterodorsal no *adductor mandibulae* denominada de A₁', o único caráter que une Naucratiini com Carangini (Smith-Vaniz, 1984; Gushiken, 1988). Conforme demonstrado por Datovo & Vari (2013), a terminologia empregada para divisões no *adductor mandibulae* neste estudo (= nomenclatura alfanumérica) possui pouco significado filogenético por frequentemente não refletir corretamente as relações de homologies entre as subdivisões musculares, o que indica a necessidade de reavaliação desse caráter. Todos os demais estudos publicados até o momento sobre a musculatura craniana dos carangídeos apresentam um enfoque primordialmente descritivo com a amostragem de apenas uma ou duas espécies de Carangini e/ou Naucratiini (Dietz, 1914; Takahasi, 1925; Suda, 1996; Wu & Shen, 2004; Uji et al., 2012). Tais trabalhos basicamente descrevem apenas parte do complexo *adductor mandibulae*, sendo que todos os demais músculos cranianos jamais foram estudados. A musculatura craniana de Scomberoidini e Trachinotini, bem como a de outras famílias de Carangiformes permanece completamente desconhecida.

Pouco se sabe também sobre os complexos musculares relacionados às nadadeiras pares e à nadadeira caudal dos carangídeos. Informações sobre essas estruturas são majoritariamente baseadas em inferências a partir de descrições gerais para grupos taxonômicos superiores (Winterbottom, 1974; Stiassny & Moore, 1992; Yamanoue et al. 2010; Borden et al. 2013). As nadadeiras pélvicas são uma das estruturas que apresentam maior variação entre os Teleostei, sejam modificações relacionadas a especializações, como nas famílias Phallostethidae e Gobiesocidae (Yamanoue et al. 2010) ou mesmo a simples

presença/ausência/redução dos apêndices, como nos carangídeos *Parona*, *Parastromateus* e *Selene*. Os trabalhos disponíveis sobre a miologia da nadadeira caudal geralmente tratam da cinemática e biofísica da estrutura (Lauder, 1989; 2000) e não amostram representantes de Carangidae quando discutem implicações filogenéticas desta em níveis superiores (Borden et al., 2013).

Caracteres oriundos da miologia já se mostraram como sendo excepcionalmente informativos para o entendimento das relações de parentesco de vários outros grupos de Teleostei (e.g. Winterbottom, 1974, 1993; Yabe, 1985; Datovo & Bockmann, 2010; Datovo & Castro, 2012; Datovo & Vari, 2014) e a investigação destes músculos em Carangidae pode ajudar na elucidação de alguns problemas renitentes na filogenia da família. Dada a vasta lacuna de conhecimento sobre a miologia de peixes ósseos (veja Datovo & Vari, 2013, 2014), os resultados do presente projeto forneceram dados úteis para estudos evolutivos envolvendo não apenas os Carangiformes, mas também outros grupos especiosos de Percomorphacea que estão possivelmente relacionados à ordem (Jordan & Evermann, 1896; Starks, 1909, 1911; Boulenger, 1904; Gregory, 1933; Betancur-R et al., 2013; Miya et al., 2013; Near et al., 2013).

1.4. Objetivos

1. Descrição e ilustração da musculatura craniana, das nadadeiras pares e da nadadeira caudal de representantes das principais linhagens de Carangidae;
2. Identificação de novos caracteres de origem miológica que possam ser filogeneticamente informativos para o esclarecimento das relações de parentesco dentro de Carangidae;
3. Proposição de novas hipóteses de relações filogenéticas entre as maiores linhagens de Carangidae empregando os novos caracteres miológicos levantados em conjunto com os caracteres oriundos de outros sistemas anatômicos previamente propostos na literatura.

2. Materiais & Métodos

Os músculos estudados incluem todos os músculos esqueléticos da cabeça, exceto aqueles estritamente associados aos arcos branquiais (musculatura branquial) e aos globos oculares (musculatura ocular extrínseca), englobando as musculaturas mandibular, opercular, suspensorial e hioide; toda musculatura relacionada as nadadeiras pares (peitoral e pélvica) e à nadadeira caudal. Adicionalmente, examinou-se ainda alguns aspectos das regiões craniana, torácica e caudal da musculatura do tronco (hipaxial e epaxial).

Para o exame da musculatura, os exemplares foram preparados de acordo com a técnica de Datovo & Bockmann (2010) que cora diferencialmente ossos e cartilagens sem empregar soluções que danificam tecidos moles. Para melhor compreensão da localização e dos pontos de fixação dos músculos, é necessário também conhecimento da osteologia dos exemplares examinados. Por isso, foram preparados exemplares diafanizados e corados de acordo com a técnica de Taylor & Van Dyke (1985) para estudo exclusivo do esqueleto.

Após a preparação, os exemplares foram dissecados e analisados com um estereomicroscópio Zeiss Discovery V8. A dissecação foi realizada, sempre que possível, preservando uma das laterais do corpo. Fotografias dos caracteres analisados foram capturadas com uma câmera digital Zeiss Axiocam 506 acoplada a um estereomicroscópio Zeiss Discovery V20 (estruturas de pequeno porte) ou com uma câmera digital Nikon D7100 (estruturas de grande porte). Para uma melhor visualização das estruturas fotografadas, montagens multifocais foram feitas com o programa Combine ZP (Hadley, 2009) a partir de múltiplas fotos individuais tiradas em diferentes planos focais. Ilustrações dos principais caracteres estudados também foram confeccionadas com base na observação direta do material utilizando uma *câmara lucida* acoplada à um estereomicroscópio Zeiss Discovery V8 e nas fotografias tomadas de indivíduos dissecados, feitas com o auxílio de uma mesa digitalizadora Wacom Bamboo acoplada a um computador, utilizando-se os softwares Adobe Illustrator CC e Adobe Photoshop CC.

Foram examinados 38 exemplares representantes de 21 gêneros de todas as

tribos de Carangidae (Scomberoidini, Trachinotini, Naucrati e Carangini). Como grupo externo, foram incluídos representantes das famílias Nematistiidae, que é a linhagem mais basal de Carangiformes, Rachycentridae e Coryphaenidae, que constituem as famílias morfologicamente menos modificadas dentre os Echeuoidei. Os espécimes examinados nesse trabalho provêm das coleções ictiológicas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e da California Academy of Sciences (CAS).

2.1. Lista de Exemplos Analisados

Exemplares listados por família com indicação de quantos foram preparados para musculatura (musc) diafanizados e corados (d&c) e comprimento padrão (*standard length: SL*). As abreviações para as instituições são:

MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

CAS – California Academy of Sciences

SU – Stanford University (coleção associada à California Academy of Sciences)

2.1.1. Grupo Interno

Família Carangidae

Tribo Trachinotini:

SU 4280	<i>Lichia glauca</i> (1 musc, SL: 130mm)
MZUSP 8810	<i>Trachinotus cayannensis</i> (2 musc, SL: 54mm, 58mm)
MZUSP 118971	<i>Trachinotus carolinus</i> (1 musc, SL: 76mm)
MZUSP 118973	<i>Trachinotus goodei</i> (1 musc, SL: 87mm)

Tribo Scomberoidini:

MZUSP 51149	<i>Oligoplites palometa</i> (1 musc, SL: 95mm)
MZUSP 118943	<i>Oligoplites saurus</i> (1 musc, SL: 98mm)
MZUSP 64579	<i>Oligoplites saliens</i> (2 musc, SL: 103mm e 101mm)
MZUSP 14053	<i>Parona signata</i> (1 musc, SL: 139mm)

Tribo Naucratiini

CAS 39139	<i>Elagatis bipinnulatus</i> (1 musc, SL: 159mm)
CAS 88760	<i>Naucrates ductor</i> (1 musc, SL: 152mm)
MZUSP 2357	<i>Seriola dumerili</i> (1 musc, SL: 205mm)
MZUSP 7720	<i>Seriola dumerili</i> (2 musc, SL: 155mm)

Tribo Carangini

- CAS 16337 *Atule mate*(1 musc, SL: 207mm)
 CAS 16446 *Ulua mentalis*(1 musc, SL: 160mm)
 CAS 16470 *Carangoides caeruleopinnatus*(1 musc, SL: 146mm)
 CAS 16472 *Pseudocaranx dentex*(1 musc, SL: 147mm)
 CAS 51735 *Parastromateus niger* (1 musc, SL: 133mm)
 CAS 79942 *Megalaspis cordyla*(1 musc, SL: 160mm)
 MZUSP 118880 *Chloroscombrus crysurus*(2 musc, SL: 125mm)
 MZUSP 118959 *Selene setanpinnis*(2 musc, SL: 112mm)
 MZUSP 118960 *Selene vomer* (1 d&c, SL: 39 mm)
 MZUSP 37392 *Trachurus mediterraneus*(1 musc, SL 89mm)
 MZUSP 52883 *Selar crumenophthalmus*(2 musc, SL
 MZUSP 64321 *Caranx hippos*(3 musc, SL: 68mm)
 MZUSP 64457 *Decapterus punctatus*(1 musc, SL: 98mm)
 MZUSP 65871 *Trachurus lathamii*(2 musc, SL: 120mm, 123mm)
 MZUSP 65905 *Uraspis secunda* (1 musc, SL: 257mm)
 MZUSP 80538 *Decapterus tabl*(2 musc, SL: 103mm, 105mm)
 MZUSP 8700 *Hemicaranx amblyrhinchus*(1 musc, SL: 158mm)

2.1.2 Grupos externos

Família Nematistiidae

- MZUSP 119731 *Nematistius pectoralis*(1 musc, SL: 43mm)

Família Rachycentridae

- MZUSP 10167 *Rachycentron canadum*(1 musc, SL: 158mm)

Família Coryphaenidae

- MZUSP XXXX *Coryphaena hippurus*(1 musc, SL: 345mm)

2.2. Listas de abreviações anatômicas

2.2.1. Abreviações osteológicas

A nomenclatura osteológica segue Johnson & Patterson (1993), tradicionalmente utilizada nos estudos de Percomorphacea.

AN: ângulo-articular

BO: basioccipital

BS: basisfenoide

DE: dentário

EC: ectopterigoide

EL: etimoide lateral

EN: endopterigoide

EP: epiótico

ET: mesetmóide

EX: exoccipital

FR: frontal

HY: hiomandibular

IC: intercalar

IN: interopérculo

IO: infraorbital

MA: maxila

MC: cartilagem de Meckel

ME: metapterigoide

OP: opérculo

PA: palatino

PAR: parietal

PAS: parasfenóide

PR: premaxila

PR: preopérculo

PRO: pró-ótico
 PTE: pterosfenóide
 PTO: pterótico
 QU: quadrado
 RE: retroarticular
 SO: sub-opérculo
 SP: esfenótico
 SS: plataforma suborbital
 SU: supramaxila
 SU: supraoccipital
 SY: simplético
 VO: vômer

2.2.2. Abreviações miológicas

A nomenclatura miológica segue Datovo & Vari (2013) para o complexo adductor mandibulae e Winterbottom (1974) para os demais músculos esqueléticos, mantendo-se a grafia em latim para os nomes dos músculos.

AAP.: adductor arcus palatini
 ABP.: abductor profundus
 ABPP.: abductor profundus pelvici
 ABS.: abductor superficialis
 ABSP.: abductor superficialis pelvici
 ADP.: adductor profundus
 ADPP.: adductor profundus pelvici
 ADS.: adductor superficialis
 ADS.P.: adductor superficialis pelvici
 AM.: adductor mandibulae
 ARRD.: arrector dorsalis
 ARRD.P.: arrector dorsalis pelvici
 ARRV.: arrector ventralis
 ARRV.P.: arrector ventralis pelvici

DO.: dilatator operculi
EP.: epaxialis
EXT.P.: extensor proprius
FD.: flexor dorsalis
FDS.: flexor dorsalis superior
FV.: flexor ventralis
FVE.: flexor ventralis externus
FVI.: flexor ventralis inferior
HL.: hypochordal longitudinalis
H.AB.: hyohyoidei abductores
H.AD.: hyohyoidei adductores
HP.: hipaxialis
ICAR.A.: infracarinalis anterior
ICAR.M.: infracarinalis medius
ICAR.P.: infracarinalis posterior
IMB.: intermandibularis
INT.: interradians
LAP.: levator arcus palatini
LOP.: levator operculi
OBL.I.: obliquus inferiores
OBL.S.: obliquus superiores
PR.HY.: protractor hyoidei
SCAR.A.: supracarinalis anterior
SCAR.M.: supracarinalis medius
SCAR.P.: supracarinalis posterior
STH.: sternohyoideus

2.3. Metodologia para análise filogenética

Os novos caracteres morfológicos levantados foram incorporados à matriz de Gushiken (1988), que é a análise morfológica mais recente para a família e inclui também os dados de Smith-Vaniz (1984). As relações filogenéticas entre os táxons incluídos na análise foram inferidas através de uma análise de máxima parcimônia cladística (Farris, 1983) obtida com o programa TNT v. 1.1 (Goloboff, Farris, & Nixon, 2008). Com base no número de táxons analisados, as buscas pelas árvores mais parcimoniosas foram feitas com os algoritmos heurísticos tradicionais do TNT (traditional search), gerando-se árvores de Wagner iniciais (réplicas) através do processo random addition sequences (RAS), com random seed = 0, e subsequente rearranjo de ramos do tipo tree bisection and reconnection (TBR). Foram empregadas um número de réplicas suficientes para que o comprimento mínimo (best score) fosse atingido ao menos 50 vezes independentemente, o que costuma garantir que todos os ótimos globais do espaço de árvores tenham sido encontrados (Datovo, in prep.). Após esse procedimento, as árvores maximamente parcimoniosas (MPTs) obtidas foram submetidas a rodadas adicionais de TBR em busca de possíveis MPTs adicionais que pudessem ter sido descartadas em função de insuficiência de memória (*overflow*). Topologias alternativas igualmente parcimoniosas foram resumidas em um cladograma de consenso estrito. Foram feitas buscas utilizando esquemas de pesagem igualitária (equal weighting) e diferencial de caracteres contra homoplasias (implied weighting e self-weighted optimization; Goloboff, 1993, 1997; Goloboff et al., 2008a) empregando-se diferentes valores para a constante *k*. Para enraizamento do cladograma foi utilizado o único representante da família Nematistidae, *Nematistius pectoralis*, comumente aceito como grupo mais basal de Carangiformes (Johnson, 1984; Smith-Vaniz, 1984).

3. Resultados

3.1. Descrição anatômica e caracteres oriundos da miologia

3.1.1. Musculatura facial

Adductor Mandibulae

O complexo do *adductor mandibulae* ocupa a maior parte da superfície lateral da cabeça (Figs. 5-9) e é responsável pelo fechamento da boca nos carangídeos. Possui dois grandes segmentos de fácil distinção: o *segmentum facialis*, lateral ao suspensório, e o *segmentum mandibularis*, localizado interno aos ossos da mandíbula. Essas seções comunicam-se por uma aponeurose, a aponeurose intersegmentar. A inervação é feita pelo *ramus mandibularis trigeminus* (RMT) derivado do nervo cranial V, cujo tronco principal passa entre determinadas seções do *segmentum facialis*.

O número de subdivisões no *segmentum facialis* dos Carangidae varia entre duas e quatro, sendo a configuração mais simples composta por uma *pars malaris*, que corresponde às fibras anterodorsais ao RMT, e uma *pars ricto-stegalis*, seção composta pelas fibras posteroventrais à passagem do nervo. A *pars malaris* não apresenta subdivisões nos Nematistiidae, Coryphaenidae, Rachycentridae (Fig. 9) e nas tribos Trachinotini (Fig. 5, 10) e Scomberoidini (Fig. 6, 11). As fibras do *pars malaris* originam-se no hiomandibular e na região dorsal do pré-operculo e inserem-se na lâmina retrojugal da membrana bucopalatal, incluindo os tendões endo- e ectomaxilar que se ancoram anteriormente à porção anterior da maxila. A presença de uma subdivisão do *pars malaris* com fibras originando-se primordialmente na plataforma suborbital foi observada por Smith-Vaniz (1984) e reportada como sinapomorfia unindo as tribos Naucratini (Fig. 7, 12) e Carangini (Fig. 8, 13). Nesses carangídeos as fibras dessa divisão estendem-se anteriormente e fazem ligação direta com maxila (ao contrário da ligação membranosa dos demais). Sob a nomenclatura alfanumérica tradicionalmente empregada desde Vetter (1878), essa subdivisão foi nomeada A₁' por estudos precedentes (Smith-Vaniz, 1984; Gushiken, 1988). Como demonstrado por Datovo & Vari (2013), a

nomenclatura alfanumérica é problemática, uma vez que frequentemente não reflete relações de homologia entre partes com o mesmo nome. Sob a ótica da proposta nomenclatural desses autores, a seção de fibras com origem na plataforma suborbital e inserção no maxilar corresponde à *pars promalaris*. Em *Selene*, *Caranx*, *Ulua*, *Carangoides*, *Uraspis*, *Megalaspis* e *Parastromateus*, o ectopterigóide também é um sítio de origem das fibras do *pars promalaris*.

A plataforma suborbital de *Caranx*, *Hemicaranx*, *Trachurus*, *Selar*, *Pseudocaranx*, *Atule* e *Uraspis* possui uma conexão com o pré-opérculo através de uma lâmina delgada de fibras do tecido conjuntivo que recobre a *pars retromalaris* (Fig. 14). Essa lâmina conjuntiva é extremamente delgada e atua como sítio de origem para fibras do *pars promalaris*. O caráter relacionado à lâmina conjuntiva é relativo a sua ocorrência ou não, uma vez que sempre que presente, encontra-se relacionadas às fibras do *pars promalaris*.

Nos Naucrati e Carangini, as fibras do malaris não associadas à plataforma suborbital correspondem à *pars retromalaris*. Originam-se no pré-opérculo e no hiomandibular e sua inserção ocorre na aponeurose intersegmentar e na porção coronoide da membrana bucopalatal.

As fibras da *pars ricto-stegalis* têm origem na região ventral do pré-opérculo e do suspensório, incluindo o quadrado, o simplético e o metapterigóide. Inserem-se na mandíbula próximo ao osso coronomeckeliano através do tendão meckeliano da aponeurose intersegmentar. A separação completa entre *pars rictalis* e *pars stegalis* pode ser observada em *Selene*, onde as fibras da *pars rictalis* originam-se no pré-opérculo e as fibras da *pars stegalis* têm origem nos ossos do suspensório e se encontram mediais a *pars promalaris* (Fig. 13B).

O *segmentum mandibularis* do *adductor mandibulae* dos Carangidae consiste em um conjunto triangular de fibras cuja área é delimitada dorsalmente pelo processo coronoide do dentário, anteriormente pelo limite anterior da cartilagem de Meckel e ventralmente pela margem inferior do dentário e do angular, nunca se estendo sobre o retroarticular. Porém em *Selene*, o *segmentum mandibularis* encontra-se drasticamente reduzido, suas fibras estão limitadas ao anguloarticular, dorsais à cartilagem de Meckel, e nunca se estendem até o dentário (Fig. 13B). Datovo & Vari (2013) caracterizam duas seções típicas no *segmentum mandibularis* de muitos Neoteleostei: *pars coronalis*, cujas fibras, geralmente, estão mais próximas ao processo coronoide do dentário e têm origem na porção dorsal do

tendão mandibular da aponeurose intersegmental; e *pars mentalis*, seção que se estende ventral à cartilagem de Meckel e a origem das fibras está relacionada ao ligamento faucal. Nos Carangidae as seções do *segmentum mandibularis* apresentam particularidades interessantes. A *pars mentalis* é geralmente bem desenvolvida e recobre parte da *pars coronalis* (exceto em *Selene*, onde o segmento como um todo é reduzido). As fibras do *pars mentalis* têm origem nos ligamentos faucal e sub-faucal, exceto em *Trachinotus*, onde só o primeiro participa da origem das fibras (Fig. 10). A *pars mentalis* dos carangídeos estende-se dorsalmente, atingindo a região do processo coronoide do dentário, ao contrário do observado em outros Teleostei, onde essa região é um dos sítios de inserção da *pars coronalis*. A *pars coronalis* por sua vez está restrita ao ângulo articular, dorsal à cartilagem de Meckel e suas fibras originam-se exclusivamente do tendão mandibular.

Caracteres relacionados ao *adductor mandibulae*

0. Divisões no *pars malaris* do *adductor mandibulae*.

(0) *Pars malaris* sem subdivisões:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) *Pars malaris* dividido em *retromalaris* e *promalaris* (corresponde à subdivisão A₁' de Gushiken, 1988).

Elagatis, *Naucrates*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*, *Ulua*, *Selene*, *Hemicaranx*.

1. Diferenciação entre as partes *rictalis* e *stegalis* do *adductor mandibulae*.

(0) Presença de seção composta *pars ricto-stegalis*:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*, *Elagatis*, *Naucrates*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*, *Ulua*, *Hemicaranx*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) Separação completa entre o *pars rictalis* e o *pars stegalis*:

Selene

2. Sítios de origem das fibras da *pars promalaris* do *adductor mandibulae*.

(0) Origem restrita à plataforma suborbital:

Elagatis, Naucrates, Seriola, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Hemicaranx.

(1) Origem envolvendo o ectopterigóide:

Parastromateus, Megalaspis, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene.

Inaplicável em função de possuírem um *malaris* não subdividido (caráter 0): *Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.*

3. Tamanho relativo do *segmentum mandibularis* do *adductor mandibulae*.

(0) *Segmentum mandibularis* bem desenvolvido, com inserções no dentário e anguloarticular:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) *Segmentum mandibularis* reduzido com fibras restritas ao anguloarticular.

Parastromateus, Selene.

4. Ocorrência de membrana conjuntiva conectando o pré-opérculo à plataforma suborbital (Fig. 14).

(0) Membrana ausente:

Lichia, Trachinotus, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus,

Megalaspis, Decapterus, Chloroscombrus, Ulua, Selene; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Membrana presente:

Trachurus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Uraspis, Caranx, Hemicaranx.

Inaplicável em *Oligoplites*, gênero que não possui plataforma suborbital.

5. Origem das fibras *dapars mentalis* do *segmentum mandibularis* do *adductor mandibulae*.

(0) Ligamento sub-faucal participa da origem das fibras *dapars mentalis*:

Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Origem das fibras do *pars mentalis* exclusivamente no ligamento faucal:

Trachinotus, Lichia.

Levator arcus palatini

Músculo em formato cônico com origem na região ventral do espinho esfenótico no neurocrânio e inserção nas regiões dorsais do hiomandibular e metapterigóide. As fibras mais posteriores encontram-se sobrepostas lateralmente pelas fibras dorsais do *segmentum facialis* do *adductor mandibulae*. Nos Naucrati e Carangini, o *Levator Arcus Palatini* encontra-se dividido após a origem de suas fibras (Figs. 15 e 16). Os gêneros representantes destas tribos possuem duas seções com fibras orientadas em sentidos distintos. As fibras da seção mais superficial têm orientação dorsoventral e correspondem a todo *Levator Arcus*

Palatini das tribos Trachinotini e Scomberoidini e da família Nematistiidae. Já as fibras da seção profunda têm orientação mais ventral e, em *Caranxe Carangoides*, estendem-se pelo metapterigóide, margeando a órbita ventralmente. Dentre os representantes do grupo externo, *Coryphaenae Rachycentron* apresentam um *levator arcus palatini* dividido pelo *pars malaris* do *adductor mandibulae*, porém as fibras de cada seção têm a mesma origem, fazendo com que a separação não seja completa como nos Carangini e Naucratiini.

O *Levator Arcus Palatini* dos Carangidae também possui uma característica não-observada nos demais Carangiformes. Um conjunto de fibras passa por um canal no osso hiomandibular e se insere no metapterigoide, próximo ao osso simplético (Figs. 15 e 16).

A presença de divisões no *levator arcus palatini* já foi observada em diversos táxons filogeneticamente distantes dos Carangidae (e.g.; *Harpodon*, Gunther & Deckert, 1960; *Ammodytes*, Kayser, 1962; *Ictalurus*, McMurrich, 1884), porém não há uma nomenclatura específica para suas divisões. Uma vez que o emprego de nomenclatura deveria fornecer informações sobre a homologia das estruturas (Datovo & Vari, 2013) e para isso uma amostragem maior de táxons não-carangídeos seria necessária, este trabalho não empregará nomes particulares para as divisões no *Levator Arcus Palatini*. A terminologia usada para divisões do *Levator arcus palatini* neste trabalho são apenas para referência ao observar o músculo, são elas: *LAP* superior para o conjunto mais lateral de fibras, *LAP* profundo, para as fibras que são recobertas pelo *LAP* superior, e *LAP* tubular para o conjunto de fibras que passam pelo canal no hiomandibular.

Caracteres relacionados ao *levator arcus palatini*

6. Ocorrência de divisões no *Levator Arcus Palatini*.

(0) *Levator arcus palatini* sem divisões:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) *Levator arcus palatini* com divisões:

Elagatis, *Naucratis*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Selar*, *Decapterus*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*,

Ulua, Selene, Hemicaranx.

7. Extensão do *levator arcus palatini*.

(0) *Levator arcus palatini* restrito à região posterior da órbita:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) *Levator arcus palatini* alcançando a margem ventral da órbita:

Caranx, Carangoides.

8. Ocorrência de um conjunto de fibras do *LAP* passando por um canal tubular no hiomandibular.

(0) Ausente:

Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Presente:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx.

Dilatator operculi

Músculo bipenado localizado acima do levator arcus palatini, suas fibras têm origem no frontal, no pterótico e no esfenótico, na região denominada fossa do dilatator. Suas fibras encontram-se oblíquas ao sentido da ação, confluindo em um tendão responsável pela inserção. O local de inserção do *dilatator operculi* é o processo dorsal do opérculo.

Devido ao seu perfil bipenado, podemos dividir subdividir o *dilatator operculi* em uma porção dorsal (com fibras orientadas ventralmente) e uma porção ventral (com fibras orientadas dorsalmente). Nos Scomberoidini estudados (*Oligoplites* e

Parona) e nos gêneros de Carangini *Megalaspis*, *Decapterus*, *Selar* e *Atule*, as regiões dorsal e ventral do *dilatator operculi* têm tamanhos semelhantes (Fig. 6). Nos demais Carangidae e nos representantes do grupo externo, a região dorsal do *dilatator operculi* é sempre mais desenvolvida que a região ventral (Figs. 5, 7, 8 e 15).

Em *Coryphaena* e *Rachycentron*, o *dilatator operculi* encontra-se sobreposto lateralmente pelo *levator arcus palatini*, de modo que não é possível observá-lo em vista lateral sem a remoção deste. Nos representantes de Carangidae e de outras famílias do grupo externo (Nematistidae), o *dilatator operculi* é sempre visível em vista lateral e encontra-se dorsal ao *levator arcus palatini*.

Caracteres relacionados ao *dilatator operculi*

9. Perfil ventral do *dilatator operculi*.

(0) Perfil ventral paralelo ao *levator arcus palatini*:

Lichia, *Oligoplites*, *Parona*, *Naucrates*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Pseudocaranx*, *Ulua*, *Selene*, *Hemicaranx*; *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) Perfil ventral curvado sobre as fibras posteriores do *levator arcus palatini*:

Trachinotus, *Elagatis*, *Atule*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*; *Nematistius*.

10. Relação espacial entre *dilatator operculi* e *levator arcus palatini*.

(0) *Dilatator operculi* dorsal ao *levator arcus palatini*:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*, *Elagatis*, *Naucrates*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*, *Ulua*, *Selene*, *Hemicaranx*; *Nematistius*.

(1) *Dilatator operculi* totalmenterecoberto lateralmente pelo *levator*

arcus palatini:

Coryphaena, Rachycentron.

11. Relação de tamanho entre as porções dorsal e ventral do *dilatator operculi*.

(0) Conjunto de fibras dorsais do *dilatator operculi* maiores que seu conjunto de fibras ventrais:

Lichia, Trachinotus, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Trachurus, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Conjunto de fibras ventrais e dorsais *dilatator operculi* com tamanhos semelhantes:

Oligoplites, Parona, Megalaspis, Decapterus, Selar, Atule.

Levator operculi

Este músculo encontra-se posterior ao *dilatator operculi* e é o único músculo da lateral da cabeça dos Carangidae cuja inervação não está relacionada ao nervo cranial V. Ao invés deste, encontra-se o ramus hyomandibularis do nervo craniano VII (Edgeworth, 1935; Winterbottom, 1974). Nos carangídeos a origem desse músculo está restrita ao pós-temporal e a inserção ocorre na face dorsomedial do opérculo.

O *levator operculi* recobre, parcial ou totalmente, as fibras epaxiais na região pós-temporal, exceto em *Naucrates, Elegatis, Seriola, Parastromateus, Atule, Uraspis, Pseudocaranx, Selar, Trachurus, Chloroscombrus, Ulua* e *Carangoides*. Nesses gêneros é possível observar o limite entre o *levator operculi* e a musculatura epaxial pós-temporal. Nos grupos externos a condição é a mesma observada nos gêneros acima, sendo assim, um *levator operculi* recobrindo a musculatura epaxial pós-temporal é considerado aqui como o estado derivado deste caráter.

Caracteres relacionados ao *levator operculi*

12. Relação espacial entre *levator operculi* e a musculatura epaxial na região pós-temporal (Figs. 5-9).

(0) *Levator operculi* não recobre a musculatura epaxial pós-temporal:

Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Trachurus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Carangoides, Ulua; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) *Levator operculi* recobre a musculatura epaxial pós-temporal parcial ou totalmente:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Megalaspis, Decapterus, Caranx, Selene, Hemicaranx.

Adductor arcus palatini

Com origem no parasfenoide e no proótico, esse músculo liga o neurocrânio ao arco hiopalatino, preenchendo ao mesmo tempo a superfície ventral da *fissura orbitalis*. É innervado pelo *ramus hyomandibularis* do nervo craniano VII (Edgeworth, 1935). Nos representantes da tribo Carangini, um conjunto triangular de fibras destaca-se lateralmente do corpo principal do músculo e liga-se à face lateral do hiomandibular (Fig. 16). Essa seção fica sobreposta lateralmente às fibras do *levator arcus palatini* e sob as fibras das *pars retromalaris* do *adductor mandibulae*. Nos demais carangídeos e nos representantes do grupo externos não há subdivisões no *adductor arcus palatini*. A inserção do músculo dá-se no metapterigóide e na membrana hiopalatina. Em alguns representantes de Carangini, o músculo estende-se anteriormente (Figs 15 e 16), chegando em alguns casos (*Selene, Ulua*) a preencher totalmente a superfície ventral da órbita, sendo o limite para sua extensão anterior no endopterigoide.

Caracteres relacionados ao *adductor arcus palatini*

13. Extensão do *adductor arcus palatini*.

(0) Restrito à região posterior da órbita:

Lichia, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Hemicaranx; Coryphaena.

(1) Preenchendo totalmente ou quase totalmente a superfície ventral da órbita:

Trachinotus, Parastromateus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene; Nematistius, Rachycentron.

14. Ocorrência de divisões no *adductor arcus palatini*.

(0) Músculo sem divisões aparentes:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Naucrates, Seriola; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Presença de seção lateral no *adductor arcus palatini* com inserção na face lateral do hiomandibular:

Elagatis, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx.

Adductor operculi

Conecta a porção póstero-lateral do neurocrânio à face dorsomedial do opérculo. Têm origem no pró-ótico e inserção no opérculo próximo à sua articulação com o hiomandibular. Assim como o *adductor arcus palatini*, é innervado pelo *ramus hyomandibularis* do nervo craniano VII (Edgeworth, 1935). Em Carangidae não há variação significativa na morfologia desse músculo que possa fornecer pistas para a resolução de suas relações intrafamiliares.

3.1.2. Musculaturagular

Intermandibularis

Localizado na região anterior da mandíbula, suas fibras dispostas transversalmente unem os dentários contralaterais. Músculo amplamente distribuído entre os Teleostei, ausente apenas em alguns Tetraodontiformes (Winterbottom, 1974), não apresenta variações morfológicas nos Carangidae bem como nas famílias do grupo externo.

Protractor hyoidei

Músculo responsável pela conexão entre o a barra hioide e o dentário. Sua origem embriológica é controversa, sendo a hipótese mais aceita a de que é formado pela fusão do intermandibularis posterior e do interhyoideus (Winterbottom, 1974). É comum a presença de rafes transversais delimitando, parcial ou totalmente, as regiões anterior e posterior do músculo. Suas fibras têm origem nas faces laterais do cerato-hial posterior e inter-hial. Winterbottom (1974) reporta três ocorrências para o tipo de inserção do *protractor hyoidei* nos Teleostei: dorsal ao *intermandibularis*, ventral ao *intermandibularis*, ou em ambas posições, envolvendo o *intermandibularis*. Em todos os representantes de Carangidae e no grupo externo, a inserção do *protractor hyoidei* envolve dorsal a ventralmente o *intermandibularis*. Nenhuma variação filogeneticamente informativa para as inter-relações de Carangidae foi identificada nos táxons examinados.

Hyohyoideus superioris(= *Hyohyoides abductores* + *Hyohyoides adductores*)

Segundo Winterbottom (1974), os *hyohyoides abductores* se desenvolvem a partir do *constrictor hyoideus ventralis* e é innervado pelo ramus hyoideus VII. Suas fibras inserem-se no raio branquiostégio mais anterior e tem origem cruzada nos Carangidae. Isto é, as fibras que se inserem no primeiro raio branquiostégio esquerdo têm origem no ceratohyal direito; as fibras que se inserem no raio direito, originam-se no lado esquerdo do corpo. O músculo é relativamente pequeno e suas fibras são delgadas, o que dá uma aparência quase transparente a ele (Fig. 17).

Os *hyohyoides adductores* têm a mesma origem embriológica e inervação dos *abductores* (Winterbottom, 1974). Nos Carangidae estão dispostos entre os raios branquiostégios e entre o último destes e a face medial do opérculo. Suas fibras também são bastante delgadas e, em vista medial, não é possível separar sua origem do *hyohyoides abductores*. A não separação das fibras mediais desses dois músculos permite trata-los como um só complexo, denominado *hyohyoides superiores* na maior parte dos estudos miológicos anteriores ao de Winterbottom (1974). Não foi detectada variação informativa nesse músculo entre os Carangidae examinados.

3.1.3. Musculatura do tronco

Epaxialis

A musculatura epaxial está localizada acima do septo lateral e constitui a porção dorsal da musculatura do tronco. Nos Carangiformes (sensu Willey & Johnson, 2010), suas fibras estendem-se anteriormente sobre o neurocrânio, chegando em casos extremos a alcançar o mesetmoide. Dentro da ordem, essa característica não é observada apenas nas famílias Echeneidae (rêmoras) e Rachycentridae (bijupirás), onde a conexão com o neurocrânio fica restrita à sua região posterior.

Em Nematistiidae, Coryphaenidae e Carangidae existe ainda um conjunto lateral de fibras do epaxialis que se destaca de seu corpo principal e preenche uma fossa no neurocrânio formada pela região ventrolateral do frontal e pelo esfenótico. O avanço dessa seção lateral varia dentro dos carangídeos em relação à linha média vertical da órbita. Nos gêneros *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*, *Naucrates*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Caranx*, *Ulva*, *Selene*, bem como no grupo externos, as fibras da seção lateral do epaxialis nunca ultrapassam a linha média da órbita (Fig. 6, 7). Em *Lichia*, *Elagatis*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Carangoides* e *Hemicaranx* as fibras da seção lateral desse músculo ultrapassam a linha média da órbita, chegando a atingir o etmoide lateral (Fig. 8).

Caracteres relacionados à musculatura epaxial

15. Extensão anterior da porção medial do epaxialis.

(0) Nunca alcança o mesetmoide:

Rachycentron.

(1) Alongado anteriormente e alcançando o mesetmoide:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*, *Elagatis*, *Naucrates*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*, *Ulua*, *Selene*, *Hemicaranx*; *Nematistius*, *Rachycentron*.

16. Extensão anterior da porção lateral do epaxialis.

(0) Nunca ultrapassando a linha média da órbita:

Trachinotus, *Oligoplites*, *Parona*, *Naucrates*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Caranx*, *Ulua*, *Selene*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) Ultrapassando a linha média da órbita e atingindo o etmoide lateral:

Lichia, *Elagatis*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Carangoides*, *Hemicaranx*.

Sternohyoideus

Músculo de perfil triangular que conecta a região posteroventral da cintura pélvica ao arco hioide. Se desenvolve a partir da região ventral das placas musculares hipobranquiais dos primeiros miômeros espinhais e é innervado por ramos dos nervos occipto-espinhais (Winterbottom, 1974). Suas fibras têm origem na face anterodorsal do cleitro, estão orientadas anteriormente, e inserem-se ao longo da face lateral do urohial. Também se encontram lateralmente contínuas às fibras mais mediais da musculatura hipaxial, de modo que a aparência seja de um único músculo contínuo, porém encontram-se separadas por um miosepto de tecido conjuntivo.

Nos representantes do gênero *Selene*, a face ventral do urohial não está

alinhada coma a margem ventral do corpo, estando deslocada dorsalmente. A silhueta ventral ao *sternohyoideus* então é completada por uma quilha sinuosa, composta de elementos de tecido conjuntivo duro e por fibras musculares.

Caracteres relacionados ao *sternohyoideus*

17. Fibras do *sternohyoideus* associadas à face ventral do urohial.

(0) Ausentes:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*, *Elagatis*, *Naucrates*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*, *Ulua*, *Hemicaranx*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) Presentes:

Selene.

3.1.4. Musculaturapeitoral

As nadadeiras peitorais dos Carangidae são servidas por três pares de músculos cada: um par de *abductores* (*superficialis* e *profundus*), um de *adductores* (também composto por um *superficialis* e um *profundus*) e um par de *arrectores* (componentes *ventralis* e *dorsalis*). A região lateral da cintura peitoral é servida pelos *abductores* e pelo *arrector ventralis*. Músculos que partem da face interna do cleitro em direção à nadadeira, alongados dorsoventralmente, onde a origem mais distal das fibras fica próxima à margem ventral do corpo e a musculatura infracarinal. A morfologia dos músculos peitorais dos Carangidae se mostrou bem conservada (Fig. 18 e 19). Não foram observadas diferenças entre os sítios de inserção e origem, ou na posição dos músculos descritos para a região nos exemplares examinados. Porém, a presença de um músculo cuja ocorrência na família não era conhecida até então, o *adductor medialis*, é listada como um novo caráter (Fig. 19).

O *adductor medialis* ocorre em três das quatro tribos tradicionalmente reconhecidas em Carangidae. Está presente em Scomberoidini, Naucrati e Carangini, e ausente em Trachinotini e nos representantes do grupo externo.

Abductor superficialis

Músculo formado pelas fibras mais superficiais da massa muscular ligada à face lateral da nadadeira peitoral. Tem origem na face posteroventral do cleitro e inserção na base dos raios da nadadeira, exceto no raio marginal. Nos Carangidae, a região mais posterior do *abductor superficialis*, próxima à sua inserção, é visível lateralmente sem que seja necessário rebater o *hypaxialis*. Porém a maior parte de suas fibras encontra-se recoberto pela musculatura ventral do corpo. O *abductor superficialis*, por sua vez, recobre lateralmente o *abductor profundus* e o *arrector ventralis*.

Abductor profundus

Formado pelas fibras mais mediais da musculatura que serve a face lateral da nadadeira peitoral. Nos Carangidae o *abductor profundus* encontra-se quase totalmente recoberto pelo *abductor superficialis*. De perfil alongado, alcançando a margem ventral do corpo, o *abductor profundus* tem origem na face lateral do coracoide, com as fibras mais próximas à inserção originando-se na escápula. A inserção ocorre na face lateral da base dos raios ramificados através de uma lâmina tendinosa. Apenas o raio marginal (primeiro raio da nadadeira) não é servido pelo *abductor profundus*.

Arrector ventralis

Músculo que serve exclusivamente o primeiro raio da nadadeira peitoral. O *arrector ventralis* dos carangídeos têm origem na região posterolateral do cleitro e inserção tendinosa na base do raio marginal. Suas fibras correm paralelas às do *abductor profundus* e ambos estão sobrepostos lateralmente pelo *abductor superficialis*.

Adductor superficialis

O *adductor superficialis* é o conjunto de fibras mais dorsais que serve a face medial das nadadeiras peitorais. Tem origem na face dorsomedial do cleitro e inserção tendinosa na base medial dos raios ramificados da nadadeira. Assim como seu correspondente lateral (*abductor superficialis*), o *adductor superficialis* não serve ao raio marginal da nadadeira peitoral.

Adductor profundus

Winterbottom (1974) descreve o *adductor profundus* como sendo “a subdivisão lateral da massa muscular disposta na face medial da cintura peitoral”. Porém nos Carangiformes, o *adductor profundus* é o componente mais ventromedial da musculatura relacionada à cintura e nadadeira peitorais. A origem de suas fibras ocorre na face medial do coracoide e da escápula e a inserção na base dos raios ramificados na face medial da nadadeira.

Arrector dorsalis

A posição do *arrector dorsalis* dos Carangidae difere do padrão de Teleostei reportado por Winterbottom (1974). Sua descrição para o músculo coloca como sítio de origem das fibras a face posteroventromedial do cleitro e áreas adjacentes do coracoide. Porém nos Carangiformes examinados, o local de origem das fibras do *arrector dorsalis* é a face interna do cleitro, adjacente à origem das fibras do *abductor superficialis*. A inserção, porém é a mesma em ambos os casos, a face dorsal da base do raio marginal da nadadeira peitoral.

Adductor medialis

O *adductor medialis* é reportado por Winterbottom (1974) como um músculo cuja ocorrência é errática nos teleósteos, mas ocorre principalmente em Perciformes *sensu lato*. Dentre os representantes de Carangidae analisados neste estudo, o

adductor medialis está presente em todas as tribos exceto em Trachinotini (Fig. 18). Nos representantes do grupo externo esse músculo também não foi observado. A origem do *adductor medialis* ocorre nas faces mediais do cleitro e do coracoide. A inserção é tendinosa e encontra-se entre os tendões do *adductor superficialis* e *adductor profundus*.

Caracteres relacionados à musculatura peitoral

18. Ocorrência do *adductor medialis*.

(0) *Adductor medialis* ausente:

Lichia, *Trachinotus*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) *Adductor medialis* presente:

Oligoplites, *Parona*, *Elagatis*, *Seriola*, *Naucrates*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*, *Ulua*, *Selene*, *Hemicaranx*.

3.1.5. Musculatura pélvica

A cintura e nadadeiras pélvicas são estruturas cuja morfologia e funcionalidade têm alta variação dentre os Teleostei (Stiassny & Moore, 1993; Yamanoue et al., 2010). Sua musculatura origina-se a partir da diferenciação de fibras da musculatura hipaxial. A musculatura pélvica nos Teleostei geralmente é composta de seis músculos para cada lado da pélvis (Winterbottom, 1974). Ventralmente, o *arrector ventralis pelvici* serve ao raio marginal da nadadeira e os demais raios são servidos pelo *abductor superficialis pelvici* e *abductor profundus pelvici*. Medialmente se encontram os músculos análogos a esses, o *arrector dorsalis pelvici*, o *adductor superficialis pelvici* e o *adductor profundus pelvici*. Há ainda o *extensor proprius*, músculo dorsal ao *adductor superficialis pelvici* que

ser apenas aos raios mais interiores da nadadeira, porém sua distribuição varia dentro dos Teleostei, tendo sido reportado anteriormente em Salmonidae (Greenholm, 1923), Cichlidae (Baerends et al., 1950), Scombridae (Nakae *et al.*, 2014) e algumas famílias de Scorpaeniformes (Yabe, 1985). O presente estudo reporta, pela primeira vez, a ocorrência desse músculo também em Carangiformes (Fig. 20).

Dos 30 gêneros válidos para Carangidae, três apresentam modificações nas nadadeiras pélvicas. Os Carangini *Parastromateus* e *Selene* apresentam redução das nadadeiras pélvicas nos indivíduos adultos. Os adultos de *Parastromateus* retêm apenas resquícios de lepidotríquias associadas ao osso pélvico (basipterígio). *Selene* ainda apresenta uma nadadeira completa, porém extremamente diminuta em comparação com os juvenis do gênero e com os demais Carangidae portadores de nadadeiras pélvicas totalmente desenvolvidas. Em ambos os casos acima, apenas parte da musculatura dorsal à cintura pélvica foi retida. *Selene* apresenta um pequeno par de músculos, que corresponde ao *adductor superficialis pelvici* e *adductor profundus pelvici* dos demais carangídeos, servindo os raios da nadadeira, exceto o primeiro. *Parastromateus* apresenta um conjunto de fibras na mesma posição das observadas na cintura pélvica de *Selene*, porém indiferenciadas entre si e conectando-se às lepidotríquias restantes. Em ambos os gêneros os *arrectores* e *abductores* são completamente perdidos nos indivíduos adultos.

O terceiro e último caso de Carangidae com modificações na cintura pélvica é o gênero *Parona*, da tribo Scomberoidini. Os indivíduos de *Parona* não apresentam nadadeira pélvica em qualquer estágio de seu desenvolvimento, porém retêm o basipterígio. Não há musculatura especializada associada a essa cintura pélvica vestigial, sendo o único tecido muscular na região as fibras indiferenciadas do hypaxialis que se ancoram ali.

Arrector ventralis pelvici

O *arrector ventralis pelvici* é o músculo que serve ao primeiro raio da nadadeira pélvica dos Carangiformes. A origem ocorre na porção mais anterior da face ventral do basipterígio e a inserção ocorre na face ventrolateral do primeiro raio pélvico (Fig. 20B). Suas fibras são parcialmente contínuas com as fibras mais

ventrais da musculatura hipaxial, cuja separação mais evidente é feita por um miossepto.

Abductor superficialis pelvici

O *abductor superficialis pelvici* é o músculo mais superficial que compõe a musculatura ventral pélvica. Tem origem no septo medial e no tendão do *infracarinalis anterior*, e inserção nos raios pélvicos, exceto no raio marginal. Nos Carangiformes o *abductor superficialis pelvici* recobre ventralmente a porção distal do *arrector ventralis pelvici* e grande partedo *abductor profundus pelvici*(Fig. 20B).

Abductor profundus pelvici

As fibras do *abductor profundus pelvici* têm origem na face ventral do basipterígio e no septo medial. A inserção ocorre na base ventral dos raios ramificados pélvicos. A porção mais anterior do *abductor profundus pelvici* encontra-se coberta ventralmente pelo *abductor superficialis pelvici*.

Arrector dorsalis pelvici

Análogo ao *arrector ventralis pelvici*, este músculo serve o primeiro raio pélvico inserindo-se na face dorsomedial da base desse raio. Sua origem ocorre na face dorsomedial do basipterígio. Assim como no seu correspondente ventral, as fibras do *arrector dorsalis pelvici* encontram-se continuas às da musculatura hipaxial que o cerca.

Adductor superficialis pelvici

O *adductor superficialis pelvici* nos Carangidae se encontra dorsal ao *adductor profundus pelvici* e ventral ao *extensor proprius*(Fig. 20A). Tem origem em uma *raphe* na linha medial e inserção difusa na base dos raios pélvicos. Em *Parastromateus*, suas fibras não se diferenciam das fibras do *adductor profundus*

pelvicus.

Adductor profundus pelvici

O *adductor profundus pelvici* é o músculo mais ventral que serve à porção medial da cintura pélvica. Suas fibras têm origem na face dorsal do basipterígio e inserção na base dos raios pélvicos pela face dorsal. Em *Parastromateus* esse músculo encontra-se fusionado ao *adductor superficialis pelvici*.

Extensor proprius

O *extensor proprius* é o músculo mais dorsal dentre os relacionados à nadadeira pélvica (Fig. 20A). Tem origem na fáscia que recobre a superfície dorsal do *adductor superficialis pelvici* e inserção no raio mais interno da nadadeira pélvica. A distribuição do *extensor proprius* em Teleostei não é totalmente conhecida (Winterbottom, 1974), porém estima-se que sua ausência esteja relacionada à hábitos bentônicos ou à falta de mecanismos que mantenham a flutuabilidade neutra (Stiassny & Moore, 1992; Yamanoue *et. Al*, 2010). Dentre os representantes de Carangiformes analisados neste trabalho, o *extensor proprius* não foi observado apenas nos gêneros que apresentam redução ou ausência das nadadeiras pélvicas (e.g. *Parona*, *Parastromateus*, *Selene*).

Caracteres relacionados à nadadeira pélvica:

19. Ocorrência de *arrectores pelvici*.

(0) *Arrector ventralis pelvici* e *arrector dorsalis pelvici* presentes:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Elagatis*, *Naucrates*, *Seriola*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Caranx*, *Carangoides*, *Ulua*, *Hemicaranx*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) *Arrector ventralis pelvici* e *arrector dorsalis pelvici* ausentes:

Parona, Parastromateus, Selene.

20. Ocorrência de *adductores pelvici*:

(0) *Adductor superficialis pelvici* e *adductor profundus pelvici* presentes:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) *Adductor superficialis pelvici* e *adductor profundus pelvici* ausentes:

Parona, Parastromateus, Selene.

21. Ocorrência de *abductores pelvici*:

(0) *Abductor superficialis pelvici* e *abductor profundus pelvici* presentes:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Hemicaranx, Parastromateus, Selene; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) *Abductor superficialis pelvici* e *abductor profundus pelvici* ausentes:

Parona.

22. Diferenciação do *adductor pelvici*:

(0) Diferenciado em *adductor superficialis pelvici* e *adductor profundus pelvici* diferenciados:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus,

Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Indiferenciado em subunidades:

Parastromateus.

Não aplicável em função da ausência de *adductor pelvicius* (caráter 19): *Parona*

23. Ocorrência de *extensor proprius*:

(0) Músculo presente;

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Músculo ausente:

Parona, Parastromateus, Selene.

3.1.6. Musculatura caudal

A musculatura intrínseca à nadadeira consiste de um par de flexores (*flexor dorsalis* e *flexor ventralis*), um *hypochordal longitudinalis* e um *interradialis* (Winterbottom, 1974). Os *epaxialis* e *hipaxialis* prolongam-se até a base dos raios da nadadeira caudal e recobrem a musculatura intrínseca (Fig. 21B). Todo este conjunto encontra-se envolto em uma aponeurose rígida, altamente tendinosa e bem desenvolvida.

Interradialis

O *interradialis* é o músculo que conecta os principais raios da nadadeira

caudal e é responsável pela adução dos mesmos (Fig. 21B). Suas fibras interconectam os raios adjacentes e, nos carangídeos, estão presentes entre raios, porém o conjunto de fibras mais anteriores também sobrepõe os raios lateralmente. Winterbottom (1974) infere que o *interradialis* pode ter se originado dos últimos miômeros, sendo a retenção de vestígios do septo horizontal que separa as musculaturas hipaxial e epaxial em *Elops* evidência para isso. O *interradialis* dos Carangidae e dos representantes do grupo externo apresenta uma condição semelhante à reportada em *Elops* por Winterbottom (1974) com relação à presença de um septo vestigial.

Flexor Dorsalis

Componente dorsal da musculatura intrínseca à nadadeira caudal, o *flexor dorsalis* tem origem nos últimos espinhos neurais e nos hipurais superiores. Carangidae, Coryphaenidae e Nematistiidae têm os hipurais 3 e 4 fundidos (hy3+4), ao contrário de Rachycentridae, que possui todos os hipurais independentes (Hilton *et. al*, 2007). As fibras do *flexor dorsalis* inserem-se na base dos epurais e dos raios do lobo dorsal da nadadeira caudal. Winterbottom (1974) reporta que o número de raios com inserção varia, dando como exemplo oito em *Lepomis* (Centrarchidae) e três em *Canthigaster* (Tetraodontidae), porém não reporta um padrão de variação em qualquer nível taxonômico. Dentro dos grupos aqui estudados, foi observada variação significativa no número de raios com inserção do *Flexor dorsalis*. Nos Carangini *Caranx*, *Carangoides*, *Selene*, *Ulva* e *Hemicaranx*, o número de raios com inserção do *flexor dorsalis* é sempre seis. Nos demais carangídeos representantes do grupo externo esse número varia entre 7 raios (nos representantes que contém 3 epurais: as tribos Trachinotini e Naucrati e no gênero *Parona*) e 8 raios (tribo Scomberoidini, exceto *Parona*, e nos demais Gêneros de Carangini, Fig. 21C).

Hypochordal longitudinalis

O *hypochordal longitudinalis* tem origem na hipurapófise, no uróstilo, uroneural e quinto hipural, (un+ust+hy5 em Carangini; Hilton *et. al*, 2007) e inserção na base dos raios dorsais da nadadeira caudal, geralmente em 3 ou 4 raios (Winterbottom, 1974). Suas fibras são oblíquas, uma vez que a origem se encontra

anteroventral à inserção. O *hypochordal longintudinalis* é bem conservado nos Carangiformes, sua posição em relação aos demais músculos da nadadeira, origem e inserção não variam nos representantes da ordem.

Flexor Ventralis

Músculo que se origina nas faces laterais dos espinhos e arcos hemais, parahipural, face ventrolateral da hipurapófise e nos hipurais inferiores. A inserção é na lateral da base dos raios principais do lobo ventral da nadadeira caudal.

O *flexor ventralis* dos Carangiformes não apresenta variações que possam fornecer informações relevantes para as relações entre os representantes da ordem.

Caracteres relacionados à musculatura da nadadeira caudal.

24. Número de raios na nadadeira caudal com inserção do *flexor Dorsalis*.

(0) Mais de seis raios:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*, *Elagatis*, *Naucrates*, *Seriola*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*; *Nematistius*, *Coryphaena*, *Rachycentron*.

(1) Sempre seis raios:

Caranx, *Carangoides*, *Ulua*, *Selene*, *Hemicaranx*.

3.2. Inferência Filogenética

3.2.1. Informações gerais

A matriz de dados final foi feita concatenando-se os caracteres miológicos

levantados neste estudo com aqueles incluídos no estudo de Gushiken (1988). Além de ser a hipótese morfológica mais recente, tal estudo reuniu a maioria dos caracteres anatômicos usados em análises prévias de Carangidae (e.g., Smith-Vaniz, 1984). A revisão da literatura forneceu ainda dois caracteres adicionais relacionados ao esqueleto caudal que até então não haviam sido incluídos na análise de Gushiken (1988). Estes caracteres são: o número de epurais (Smith-Vaniz, 1984; Hilton et. al, 2007) e a fusão entre uróstilo e uroneural (Hilton et. al, 2007). A matriz final do presente trabalho contém, portanto, 51 caracteres, dos quais 24 são novos oriundos da miologia, 24 são caracteres de morfologia externa e osteologia levantados por Gushiken (1988), dois são referentes ao esqueleto caudal (Smith-Vaniz, 1984; Hilton et. al, 2007) e um (caráter 0 deste estudo) é uma reinterpretação do único caráter miológico descrito previamente (Smith-Vaniz, 1984; Gushiken, 1988). A numeração dos caracteres inicia-se em 0 e vai até 24 para os caracteres miológicos e 25 a 50 para os demais caracteres (Tabelas 1.1. e 1.2.). Os caracteres de Gushiken (1988), Smith-Vaniz (1984) e Hilton et. al (2007) encontram-se listados com seus estados e ocorrência na seção 10.1 deste trabalho (Anexos).

Duas análises principais foram feitas, uma contendo apenas os 24 táxons amostrados neste estudo (21 representantes de Carangidae e três representantes dos grupos externos) e outra incluindo os outros nove gêneros restantes de Carangidae não amostrados para musculatura (*Scomberoides*, *Campogramma*, *Seriolina*, *Alepes*, *Selaroides*, *Pantolabus*, *Gnathonodon*, *Atropus* e *Alectis*). O estado de caráter para os caracteres miológicos destes gêneros foi indicado como incerto, representado por uma interrogação, na matriz.

As matrizes geradas foram analisadas por máxima parcimônia cladística sob os parâmetros descritos na seção 3.3 (Materiais & Métodos – Análise Filogenética). Ambas matrizes foram analisadas com pesagem igualitária de caracteres (*equal weighting*, EW) e com pesagem implícita (*implied weighting*, IW; Goloboff, 1993, 1997; Goloboff et al., 2008a). Os valores de *k* testados nas buscas com pesagem implícita (IW) foram *k*=1 e *k*=10. Tais valores distantes foram escolhidos para observar o comportamento dos caracteres homoplásticos sob forte e fraca penalização, respectivamente. As árvores de consenso estrito para cada caso encontram-se nos Anexos (seção 9.3. Figuras 22-26).

A análise contendo apenas os gêneros amostrados para musculatura e com pesagem igualitária dos caracteres (EW) produziu 18 árvores maximamente

parcimoniosas (*most parsimonious trees*, MPTs), com *best score*= 103 (Fig 22). Para as pesagens implícitas, apenas uma árvore de topologia idêntica foi gerada para os dois valores de k empregados ($k=1$ e $k=10$), com os valores de *best score*= 14,38095 para $k=1$ e 3,97611 para $k=10$ (Fig. 23). A análise contendo todos os táxons com pesagem igualitária (EW) resultou em 212 MPTs com *best score* = 104 (Fig 24). Aplicando pesagem implícita (IW) com $k=1$ resultou em 27 MPTs e *best score* = 14,51429 (Fig 25); para o valor de $k=10$, foram obtidas 22 MPTs e *best score* = 3,97611

A árvore selecionada para descrição nesta seção e que será discutida na seguinte foi a árvore de consenso da análise com pesagem igualitária onde $k=10$ e contendo todos os táxons de Carangidae. Optou-se por escolher essa árvore pois sua topologia apresenta maior congruência tanto com as árvores obtidas sem inclusão dos táxons não examinados (Figs. 22, 23) quanto com as hipóteses morfológicas prévias da literatura (Figs. 1, 2).

3.2.2. Otimizações

As otimizações de estado de caráter foram feitas sobre as MPTs geradas na análise com pesagem implícita e $k=10$. Abaixo são listadas as sinapomorfias não-ambíguas comuns a todas as MPTs que sustentam cada clado do consenso estrito, acompanhadas de seus respectivos índices de consistência e retenção. A numeração dos cladogramas segue a representação gráfica da topologia na figura 25. A descrição segue a seguinte notação:

Numeração do clado (Fig.26): Nome do táxon

Número do caráter (CI, RI): sentido da transformação entre estados

Clado 33: Carangiformes

Sem sinapomorfias listadas

Clado 0: *Nematistius*

Sem autapomorfias listadas

Clado 35: ((Rachycentridae, Coryphaenidae) Carangidae)

Sem sinapomorfias listadas

Clado 34: "*Echeneoid lineage*"(Rachycentridae, Coryphaenidae)

Caráter 10 (CI= 1,0; RI= 1,0): 0→1

Clado 1: Coryphaenidae

Caráter 49 (CI=0,333; RI= 0,778): 0→1

Clado 2: Rachycentridae

Caráter 15 (CI= --; RI= --): 1→0

Clado 38: Carangidae

Caráter 8 (CI= 1,0; RI= 1,0): 0→1

Caráter 25 (CI= 1,0; RI= 1,0): 0→1

Clado 37: (Trachinotini, Scomberoidini)

Caráter 12 (CI= 0,2; RI= 0,2): 0→1

Caráter 26 (CI= 1,0; RI= 1,0): 0→1

Clado 36: tribo Trachinotini

Caráter 5 (CI= 1,0; RI= 1,0): 0 →1

Clado 3: *Lichia*

Caráter 16 (CI= 0,125; RI= 0,125): 0→1

Caráter 32 (CI= 0,5; RI= 0,909): 0→1

Caráter 40 (CI= 0,25; RI= 0,7): 0→1

Clado 4: *Trachinotus*

Caráter 9 (CI= 0,125; RI= 0): 0→1

Caráter 13 (CI= 0,25; RI= 0,625): 0→1

Caráter 35 (CI= 0,333; RI= 0,8333): 0→1

Caráter 38 (CI= 0,5; RI= 0,889): 0→1

Clado 40: tribo Scomberoidini

Caráter 11 (CI= 0,2; RI= 0,2): 0→1

Caráter 27 (CI= 1,0; RI= 1,0): 0→1

Caráter 28 (CI= 1,0; RI= 1,0): 0→1

Clado 39: (Oligoplites, Scomberoides)

Caráter 29 (CI= 0,5; RI= 0,5): 0→1

Caráter 49 (CI= 0,333; RI= 0,778): 0→1

Clado 5: *Scomberoides*

Sem autapomorfias listadas

Clado 6: *Oligoplites*

Sem autapomorfias listadas

Clado 7: *Parona*

Caráter 19 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 20 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 22 (CI= --; RI= --): 0→1

Caráter 23 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 30 (CI= 0,333; RI= 0,6): 0→1

Caráter 41 (CI= 0,2; RI= 0,333): 0→1

Clado 41: (Naucratini, Carangini)

Caráter 0 (CI= 0; RI= 1): 0→1

Caráter 6 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Caráter 30 (CI= 0,333; RI= 0,6): 0→1

Clado 8: *Campogramma*

Sem autapomorfias listadas

Clado 9: *Elagatis*

Sem autapormofias listadas

Clado 42: (*Seriola*, *Naucrates*, *Seriolina*)

Caráter 33 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 10: *Naucrates*

*Caráter 16 (CI= 0,125; RI= 0,125): 1→0

Clado 11: *Seriolina*

Sem autapomorfias

Clado 12: *Seriola*

Caráter 36 (CI= 0,333; RI= 0,833): 0→1

Clado 45: tribo Carangini

Caráter 30 (CI= 0,333; RI= 0,6): 1→0

Caráter 31 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Caráter 32 (CI= 0,5; RI= 0,909): 0→1

Caráter 35 (CI= 0,333; RI= 0,833): 0→1

Caráter 36 (CI= 0,333; RI= 0,833): 0→1

Caráter 49 (CI= 0,333; RI= 0,778): 0→1

Caráter 50 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 44: (*Megalaspis*; (*Uraspis*, *Parastromateus*; (*Atropus*, *Carangoides*; (*Gnathonodon*, *Caranx*); (*Alectis*, *Selene*, *Ulua*))))

Caráter 2 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 14: *Megalaspis*

Caráter 11 (CI= 0,2; RI= 0,2): 0→1

Caráter 12 (CI= 0,167; RI= 0,375): 0→1

Caráter 16 (CI= 0,125; RI= 0,125): 1→0

Caráter 29 (CI= 0,5; RI= 0,5): 0→1

Caráter 40 (CI= 0,25; RI= 0,7): 0→1

Clado 43: (*Uraspis*, *Parastromateus*; (*Atropus*, *Carangoides*; (*Gnathonodon*, *Caranx*); (*Alectis*, *Selene*, *Ulua*)))

Caráter 13 (CI= 0,25; RI= 0,625): 0→1

Caráter 38 (CI= 0,5; RI= 0,889): 0→1

Clado 24: *Uraspis*

Caráter 4 (CI= 0,25; RI= 0,5): 0→1

Caráter 44 (CI= --; RI= --): 0→1

Caráter 9 (CI= 0,125; RI= 0): 0→1

Clado 13: *Parastromateus*

Caráter 3 (CI= 0,5; RI= 0): 0→1

Caráter 19 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 20 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 22 (CI= --; RI= --): 0→1

Caráter 23 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 34 (CI= --; RI= --): 0→1

Caráter 35 (CI= 0,333; RI= 0,833): 1→0

Caráter 36 (CI= 0,333; RI= 0,833): 1→0

Caráter 39 (CI= 0,333; RI= 0,778): 0→1

Clado 52: (*Atropus*, *Carangoides*; (*Gnathonodon*, *Caranx*); (*Alectis*, *Selene*, *Ulua*))

Caráter 24 (CI= 0,5; RI= 0,75): 0→1

Caráter 45 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 26: *Carangoides*

Sem autapomorfias listadas

Clado 31: *Atropus*

Sem autapomorfias listadas

Clado 51: (*Gnathonodon*, *Caranx*)

Caráter 46 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 25: *Caranx*

Caráter 40 (CI= 0,25; RI= 0,7): 0→1

Clado 30: *Gnathonodon*

Caráter 39 (CI= 0,333; RI= 0,778): 0→1

Clado 53: (*Alectis*, *Selene*, *Ulua*)

Caráter 47 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Caráter 48 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 32: *Alectis*

Sem autapomorfias listadas

Clado 27: *Ulua*

Sem autapomorfias listadas

Clado 28: *Selene*

Caráter 1 (CI= --; RI= --): 0→1

Caráter 3 (CI= 0,5; RI= 0): 0→1

Caráter 13 (CI= 0,25; RI= 0,625): 0→1

Caráter 17 (CI= --; RI= --): 0→1

Caráter 19 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 20 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Caráter 23 (CI= 0,333; RI= 0): 0→1

Clado 48: (*Chloroscombrus*; (*Pseudocaranx*; (*Hemicaranx*, *Atule*, *Alepes*, *Pantolabus*, *Selaroides*; (*Selar*; (*Decapterus*, *Trachurus*))))))

Caráter 37 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 23: *Chloroscombrus*

Sem autapomorfias listadas

Clado 47: (*Pseudocaranx*, (*Hemicaranx*, *Atule*, *Alepes*, *Pantolabus*, *Selaroides*; (*Selar*; (*Decapterus*, *Trachurus*))))

Caráter 4 (CI= 0,25; RI= 0,5): 0→1

Clado 22: *Pseudocaranx*

Sem autapomorfias listadas

Clado 46: (*Hemicaranx*, *Atule*, *Alepes*, *Pantolabus*, *Selaroides*; (*Selar*; (*Decapterus*, *Trachurus*)))

Caráter 39 (CI= 0,333; RI= 0,778): 0→1

Caráter 40 (CI= 0,25; RI= 0,7): 0→1

Clado 15: *Selaroides*

Sem autapomorfias listadas

Clado 16: *Pantolabus*

Sem autapomorfias listadas

Clado 17: *Alepes*

Sem autapomorfias listadas

Clado 21: *Atule*

Caráter 9 (CI= 0,125; RI= 0): 0→1

Clado 29: *Hemicaranx*

Sem autapomorfias listadas

Clado 50: (*Selar*; (*Decapterus*, *Trachurus*))

Caráter 42 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 20: *Selar*

Sem autapomorfias listadas

Clado 49: (*Decapterus*, *Trachurus*)

Caráter 43 (CI= 1; RI= 1): 0→1

Clado 18: *Trachurus*

Sem autapormofias listadas

Clado 19: *Decapterus*

Caráter 4 (CI= 0,25; RI= 0,5): 1→0

Caráter 12 (CI= 0,167; RI= 0,375): 0→1

4. Discussão

O presente estudo revela que as musculaturas facial, gular, peitoral, pélvica e caudal exibem morfologias relativamente bem conservadas nos Carangidae. Ainda assim, alguns músculos apresentam variações filogeneticamente informativas e que contribuem para a melhor resolução das relações intra e interfamiliares dos Carangidae.

Algumas características miológicas são aqui reportadas pela primeira vez em Carangidae, tais como a presença de divisões nos músculos associados ao aparato suspensorial (i.e. *levator arcus palatini* e *adductor arcus palatini*). A musculatura associada às nadadeiras também era desconhecida na família. A descrição destes complexos anatômicos se mostrou elucidativa para o mapeamento de músculos

cujas ocorrência e distribuição ainda são pouco conhecidos nos Teleostei, particularmente o *adductor medialis* da nadadeira peitoral e o *extensor proprius* na nadadeira pélvica.

O levantamento de 24 novos caracteres de origem miológica e inclusão de caracteres descritos em outros estudos, mas nunca utilizados em uma análise cladística baseada em morfologia (Smith-Vaniz, 1984; Hilton et al., 2007), dobrou o tamanho da matriz utilizada por Gushiken (1988), até então a hipótese filogenética morfológica mais recente para os Carangidae. A produção de uma topologia baseada em morfologia atualizada para os Carangidae surge em um momento onde as análises filogenéticas da família com dados moleculares são predominantes (Reed et al., 2012; Damerau et al., 2018) e não há um contraponto morfológico atualizado com os avanços da área nos últimos 30 anos. O diálogo entre hipóteses morfológicas e moleculares é extremamente importante para um entendimento amplo da evolução e relações não só dos Carangidae, mas também dos demais grupos de Percomorphacea.

4.1. Anatomia comparada dos Carangidae

Os Carangidae não apresentam variações bruscas quanto ao plano generalizado de seus complexos musculares. As principais diferenças entre os representantes da família se dão pela presença ou ausência de divisões em alguns músculos, sobretudo nos faciais, tais como o complexo do *adductor mandibulae*, o *levator arcus palatini* e o *adductor arcus palatini*. Outras modificações incluem a extensão dos músculos sobre elementos ósseos (ex: *epaxialis*, *adductor arcus palatini*), tamanho relativo e perfil (ex: *dilatator operculi*). Mudanças mais expressivas nos sítios de origem e/ou inserção, muitas vezes comum dentro de famílias especiosas de Teleostei (Datovo & Castro, 2012), não foram observadas em Carangidae.

As variações na musculatura relacionada à protração da boca e movimentação do arco hiopalatino aparentam não ter correlação óbvia com variações na dieta dos carangídeos. Randall (1976) fez uma divisão simplista da família entre predadores de peixes e planctívoros. Todas as tribos possuem

representantes das duas categorias, mesmo com o *adductor mandibulae* de Trachinotini e Scomberoidini sendo bem distintos do encontrado em Naucrati e Carangini. A não diferenciação de *apars promalaris* em Scomberoidini e Trachinotini também aparenta não estar relacionada à capacidade protração da boca. *Oligoplites* é o único carangídeo que não tem a capacidade de protrair a maxila, porém seu *adductor mandibulae* é praticamente idêntico ao de *Parona* (outro Scomberoidini) e de *Trachinotus* e *Lichia* (Trachinotini). Em Carangini e Naucrati, tribos nas quais *apars promalaris* é bem diferenciada, variações no *adductor mandibulae* parecem estar relacionadas com o formato do corpo. Gêneros de corpo alto e achatado lateralmente como *Carangoides*, *Ulva* e *Caranx* têm o *segmentum facialis* mais alongado verticalmente. Já nos representantes de corpo fusiforme e alongado, como os Naucrati *Elagatis* e *Seriola*, e os Carangini *Selar*, *Megalaspis* e *Trachurus*, o *segmentum facialis* é alongado horizontalmente.

Outro aspecto da anatomia comparada dos Carangidae que merece comentários é a presença de músculos anteriormente descritos como erráticos em Teleostei. Nesse caso trata-se do *adductor medialis* nas nadadeiras peitorais e do *extensor proprius* nas nadadeiras pélvicas. Em seu trabalho seminal sob os músculos esqueléticos dos Teleostei, Winterbottom (1974) reporta o *adductor medialis* como sendo um “músculo de ocorrência aparentemente errática (principalmente entre Perciformes) nos Teleostei. Encontra-se na face medial da nadadeira peitoral, entre o *adductor superficialis* e o *adductor profundus*”. Os relatos de ocorrência desse músculo são em *Lota* (Gadiiformes) e *Perca* (Perciformes) por Greenholm (1923) e nos gobiídeos (Eggert, 1929; Harris 1960). Thorsen (2004) conduziu um estudo sobre a estrutura das nadadeiras peitorais em peixes com a chamada “propulsão labriforme”. Entre os táxons analisados por ele, o *adductor medialis* foi observado em *Centropyge flavissimus* (Pomacanthidae), *Chaetodon miliaris* (Chaetodontidae), *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) e *Parupeneus pleurostigma* (Mullidae) e o autor sugere que o músculo tenha surgido independentemente em cada uma dessas famílias. No presente estudo, o *adductor medialis* foi observado em todos os representantes analisados das tribos Scomberoidini, Naucrati e Carangini. Os Trachinotini possuem um conjunto de fibras na mesma região do *adductor medialis*, porém as fibras mais posteriores (i.e. mais próximas da base dos raios ramificados) são confluentes com as do *adductor profundus* e culminam juntando-se à lâmina tendinosa que é a inserção deste

últimos raios ramificados da nadadeira peitoral. A falta de informações na literatura dificulta o estabelecimento de hipóteses de homologia entre os *adductores mediales* reportados em diversos grupos de Teleostei. Uma amostragem mais ampla de táxons e, possivelmente, o uso de dados ontogenéticos seriam altamente elucidativos para o entendimento da evolução dessa estrutura. Na falta dessas informações, é difícil identificar com segurança se o *adductor medialis* evoluiu a partir de subdivisões do *adductor superficialis* ou do *adductor profundus*.

O *extensor proprius* é o outro caso de músculo errático em Teleostei e que é aqui reportado pela primeira vez nos Carangidae. Porém existem mais informações disponíveis na literatura especializada sobre o *extensor proprius* do que sobre o *adductor medialis*. Greenholm (1923) e Harris (1938) foram os primeiros a reportarem a existência do *extensor proprius*. Winterbottom (1974) notou a presença do músculo em *Perca fluviatilis* (Perciformes) como sendo o elemento mais dorsal da nadadeira pélvica, localizado sob o *adductor superficialis pelvici* e servindo os raios mais internos da nadadeira. Yabe (1985) nota que o *extensor proprius* não ocorre nos Cottoidea, porém está presente nos demais Scorpaeniformes examinados por ele. Stiassny & Moore (1992) conduziram uma revisão sobre a estrutura das nadadeiras pélvicas em Acanthomorpha e hipotetizam que a ausência do *extensor proprius* estaria relacionada à hábitos bentônicos ou a ausência de um mecanismo de flutuação neutra, uma vez que a contração do músculo contribuiria para o direcionamento do corpo em direção ao fundo. Além disso sugerem que a distribuição do *extensor proprius* poderia estar restrita aos Euteleostei. As ocorrências reportadas na literatura favorecem a hipótese do *extensor proprius* ocorrer majoritariamente em peixes de hábito pelágico (Yabe, 1985; Yamanoue et al., 2010; Nakae, 2014). Os únicos Carangidae analisados nesse estudo que não apresentaram *extensor proprius* foram os gêneros onde há redução ou perda total da nadadeira pélvica, são eles *Parona*, *Parastromateus* e *Selene*. Em *Parona*, as nadadeiras pélvicas e a musculatura associada a elas nunca se desenvolvem, sendo o osso pélvico vestigial. Já em *Selene* e *Parastromateus*, os juvenis possuem nadadeiras pélvicas desenvolvidas, as quais são drasticamente reduzidas quando os indivíduos atingem a maturidade. Nesses Carangini, os *adductores pelvici* são retidos nos adultos, apesar da perda dos demais músculos relacionados, porém não há diferenciação de um *extensor proprius* servindo os resquícios dos raios mais internos.

4.2. Relações filogenéticas de Carangidae

Em todas análises deste estudo a única tribo que não teve seu monofiletismo recuperada foi Naucratini. Nas topologias geradas contendo apenas os gêneros amostrados para musculatura, Naucratini apareceu como parafilética nas análises com pesagem implícita (para ambos valores de k) com *Seriola* e *Naucrates* grupos irmãos entre si e *Elagatis* como grupo irmão da tribo Carangini (Fig. 23). Na análise com pesagem igualitária contendo apenas os gêneros amostrados para musculatura, os três gêneros de Naucratini são alocados em uma politomia basal com os Carangini (Fig. 22). O arranjo politômico também foi recuperado quando os gêneros não amostrados foram incluídos na análise com pesagem igualitária (Fig. 24). Porém, quando a pesagem diferencial contra homoplasias foi aplicada, *Seriola*, *Seriolina* e *Naucrates* são agrupados em um clado que forma uma politomia basal com os demais Naucratini e com Carangini (Fig. 25). Tanto nas hipóteses anteriores de Gushiken (1988) (Fig. 2) e de Damerau et al. (2018) (Fig. 4), a tribo Naucratini é recuperada como monofilética, com os gêneros *Elagatis* e *Campogramma* basais e irmãos do clado formado por *Seriola*, *Seriolina* e *Naucrates*. Os caracteres que relacionam *Elagatis* aos Carangini são o perfil ventral do *dilatator operculi* recobrimdo o *levator arcus palatini* (caráter 9) e a presença de uma seção lateral triangular no *adductor arcus palatini* (caráter 14). O estudo da musculatura dos gêneros *Campogramma* e *Seriolina*, não amostrados neste estudo, pode se mostrar fundamental para testar as hipóteses prévias sobre o monofiletismo da tribo Naucratini.

A hipótese morfológica de Gushiken (1988; Fig. 2) apresenta a tribo Trachinotini como polifilética na base de Carangidae, com os gêneros *Trachinotus* e *Lichia* numa politomia com a tribo Scomberoidini. As hipóteses moleculares de Reed et al. (2002; Fig. 3) e Damerau et al. (2018; Fig. 4) apresentam Trachinotini como monofilético. Tanto o monofiletismo como a relação de grupo irmão com Scomberoidini foram recuperadas para os Trachinotini no presente estudo. A origem das fibras da *pars mentalis* do *adductor mandibulae* exclusivamente no ligamento faucal (caráter 5) sustenta a relação de grupo-irmão entre *Trachinotus* e *Lichia*. A relação entre Trachinotini e Scomberoidini é concordante com todas as hipóteses anteriores e o

caráter 12, a relação espacial entre *levator operculi* e a musculatura epaxial pós-temporal, é compartilhado entre as tribos.

As relações internas dos Scomberoidini recuperadas neste estudo concordam com todas as hipóteses anteriores: *Parona* aparece como grupo mais basal e irmão do clado formado por *Scomberoides* e *Oligoplites*. Na literatura, a única hipótese discordante desta é a presença de *Echeneis*, uma rêmora, dentre os Scomberoidini nas análises moleculares de Reed et al. (2002; Fig. 3). Porém, como demonstrado por Damerau et al. (2018), tal arranjo não passa de um artefato proveniente da baixa amostragem de grupos externos naquele estudo. Os Scomberoidini partilham o caráter 11 – as porções dorsal e ventral do *dilatator operculi* com tamanhos semelhantes. Porém tal característica não é exclusiva da tribo e ocorre também nos Carangini *Megalaspis*, *Decapterus*, *Selar* e *Atule*. Todos esses gêneros possuem o corpo fusiforme e alongado e possivelmente estas duas condições estão relacionadas.

As relações internas da tribo Carangini são a principal fonte de divergências entre as hipóteses filogenéticas para a família Carangidae. Gushiken (1988) propõe *Parastromateus* como sendo o grupo mais basal da tribo. Todos os demais Carangini são agrupados em uma linhagem contendo uma tritomia basal formada por *Megalaspis* o que o autor denominou como Clado A (contendo *Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Atule*, *Selaroides*, *Pantolabus*, *Alepes*, *Hemicaranx*, *Pseudocaranx* e *Chloroscombrus*) e Clado B (*Uraspis*, *Caranx*, *Gnathonodon*, *Carangoides*, *Atopus*, *Ulua*, *Alectis*, *Selene*). Gushiken (1988) também nota que todos os gêneros em seu Clado B compartilham um formato de corpo alto e comprimido lateralmente. A relação entre o formato dos corpos também é notada por Reed et al. (2002) em sua análise. Nessa hipótese, Carangini contém três clados na tribo: o clado C, mais basal, composto por membros de corpo fusiforme e alongado (*Trachurus*, *Decapterus*, *Selar*, *Alepes*), seria irmão do grupo formado pelos outros dois. O clado B de Reed et al. (2002) contém os gêneros onde o corpo alto e comprimido lateralmente é mais evidente (*Selene*, *Alectis*, *Carangoides*, *Atopus*, *Uraspis*). E por fim, o clado A tem como característica um estado intermediário entre os dois formatos de corpo: comprimido lateralmente e levemente alongado (*Caranx*, *Chloroscombrus*, *Hemicaranx* e *Selaroides*) (Fig. 3). Reed et al. (2002) não amostrou em suas análises táxons de posicionamento historicamente problemáticos em Carangini, como *Megalaspis*, *Pseudocaranx* e

Parastromateus. Para Damerau et al. (2018), Carangini é composto de um clado basal formado por *Selaroides*, *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus* e *Caranx rhonchus*, como grupo irmão dos demais. Interno a este outro clado, a linhagem *Pseudocaranx* + *Carangoides equula* aparecem como irmão do clado formado pelos grupos A + B, onde A contém *Gnathonodon*, *Chloroscombrus*, *Alepes*, *Atule*, *Megalaspis* e as demais espécies de *Caranx*, e B contém *Alectis*, *Selene*, *Parastromateus*, *Uraspis* e as demais espécies de *Carangoides* (Fig. 4). Chama a atenção o fato dos gêneros *Caranx* e *Carangoides* não serem recobrados como monofiléticos no estudo de Damerau et al. (2018).

A análise feita no presente trabalho resgata a presença de dois cladogramas principais em Carangini, os cladogramas 44 e 48 da topologia apresentada na seção 3.2.2 (Fig. 26), semelhante à proposta de Gushiken (1988; Fig. 2). A relação com os formatos do corpo também é recuperada nos membros mais derivados de cada clado. *Megalaspis* aparece como gênero mais basal no clado 42, onde os demais gêneros (clado 43) (Fig. 26) compartilham um *adductor arcus palatini* bem desenvolvido, preenchendo quase ou totalmente o assoalho da cavidade orbital (caráter 13, estado 1). *Megalaspis* compartilha com os Carangini de corpo alto e comprimido lateralmente o estado derivado do caráter 2 – ectopterigóide participando da origem das fibras do *adductor mandibulae*, *segmentum mandibularis*, *pars promalaris*. Ainda dentro deste agrupamento de Carangini, *Caranx*, *Selene* e *Ulua* compartilham um número reduzido de raios com inserção do *flexor dorsalis* na nadadeira caudal. Apesar de não terem sido amostrados, os gêneros *Atropus*, *Alectis* e *Gnathonodon* encontram-se nesse agrupamento pois compartilham com os outros três gêneros acima um ectopterigóide pontiagudo e protraído (Gushiken, 1988).

A análise conjunta dos caracteres miológicos com os caracteres de morfologia externa e osteologia posiciona *Parastromateus* dentro do grupo dos Carangini de corpo alto e comprimido, em uma politomia com *Uraspis* e o clado formado por *Atropus*, *Carangoides*, *Gnathonodon*, *Caranx*, *Alectis*, *Selene* e *Ulua*. O posicionamento de *Parastromateus* é historicamente errático, chegando a ser alocado em uma família própria por Apsangikar (1953). Porém o presente estudo mostra que ele compartilha caracteres derivados com os Carangini de morfologia externa semelhante e acumula diversas autapomorfias.

O clado 48 da análise discutida é formado principalmente pelos Carangini de

corpo fusiforme e alongado, com *Chloroscombrus* e *Pseudocaranx* aparecendo como sucessivos grupos irmãos do clado formado por *Hemicaranx*, *Atule*, *Alepes*, *Pantolabus*, *Selaroides*, *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus*. Os táxons nesse grupo apresentam uma membrana conjuntiva que conecta a plataforma subocular ao pré-opérculo e serve como sítio adicional de origem de fibras do *adductor mandibulae*, *segmentum mandibularis*, *pars promalaris*. A ocorrência dessa membrana em *Caranx* e *Uraspis*, gêneros alocados no outro grande clado de Carangini, é interpretada aqui como um paralelismo. Do mesmo modo, a perda dessa característica é mais parcimoniosamente interpretada como reversão em *Decapterus*.

De modo geral, a hipótese aqui apresentada concorda com a presença de dois grandes clados em Carangini proposta por Gushiken (1988; Fig. 2). A única variação na composição desses clados é a inclusão de *Megalaspis* e *Parastromateus* como mais próximos aos Carangini com perfil alto e achatados. Ambas hipóteses moleculares (Reed et al., 2002; Damerau et al., 2018) (Figs. 3 e 4) amostram poucos Carangini, o que possivelmente resulta nos arranjos diferentes para a tribo. Todas as análises recobram determinados agrupamentos nos membros mais derivados de cada grande clado de Carangini. São eles: o clado composto por *Selar*, *Trachurus* e *Decapterus* e outro formado por *Selene* e *Alectis*. No primeiro caso, a proposta de Gushiken (1988) é a única diferente ao alocar *Trachurus* como grupo irmão de *Selar* e *Decapterus*. Nas propostas moleculares e neste estudo, *Selar* seria o grupo mais basal entre os três. Já no segundo caso, *Selene* aparece sempre como proximamente relacionado a *Alectis* nas análises moleculares. No presente trabalho, os dois gêneros aparecem agrupado em uma politomia com *Ulua*, táxon que não foi amostrado nos estudos moleculares. Por outro lado, não pudemos amostrar *Alectis* para caracteres miológicos.

4.3. Conclusões e perspectivas futuras

A presente análise demonstra o valor filogenético da musculatura dos Carangidae. Novos caracteres miológicos ajudaram na resolução das relações entre as tribos e no posicionamento de gêneros considerados problemáticos na família (e.g., *Megalaspis* e *Parastromateus*). Uma nova sinapomorfia miológica para a

família (a presença de um conjunto de fibras do *levator arcus palatini* atingindo o quadrado) também é apresentada. Muitas das politomias obtidas na presente análise filogenética advêm da não amostragem de caracteres miológicos para alguns táxons. Por exemplo, em um contexto mais amplo, é possível que muitas das autapomorfias aqui listadas para *Selene* sejam na verdade compartilhadas com *Alectis*, gênero tradicionalmente considerado proximamente relacionado ao primeiro. É imprescindível que tais grupos sejam estudados futuramente afim de elucidar ainda mais as relações internas da família.

O formato do corpo parece estar fortemente associado ao componente filogenético dos Carangini. Tal correlação poderia ser testada com a implementação de técnicas recentes que permitem a inclusão de dados de *landmark* sem análises filogenéticas (e.g. Goloboff & Catalano, 2010, 2016). Igualmente importante é a condução de análises cladísticas concatenadas de dados moleculares e morfológicos.

Quanto à miologia comparada, a descrição de músculos tradicionalmente considerados erráticos em Teleostei serve como base para um melhor entendimento sobre a evolução dessas estruturas. Vale ressaltar que vários desses músculos aqui identificados são oriundos de complexos miológicos jamais investigados na maioria dos Teleostei, tais como as musculaturas peitoral, pélvica e caudal. Os estudos desses sistemas em outros grupos de peixes certamente contribuirão para o entendimento das relações entre grupos especiosos de Percomorphacea, um dos maiores desafios atuais da sistemática de peixes.

5. Referências Bibliográficas

APSANGIKAR, D. K. 1953. The systematic position of *Stromateus niger*. **Journal of the University of Bombay, new series**, 21B:41–50.

BETANCUR-R, R.; Willey, E.O.; Arratia, G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. **BMC evolutionary biology**, v. 17, (art.162): 1-40.

BOULENGER, G.A. 1904. Teleostei (Systematic part). *In*: Harmer, S.F.; Shipley, A.E. (Eds.). **The Cambridge Natural History**. London, MacMillan and Co. Vol. 7, p. 539-727.

BORDEN, W. C.; GRANDE, T.; SMITH, W. L. 2013. Comparative osteology and myology of the caudal fin in the Paracanthopterygii (Teleostei: Acanthomorpha). *In*: **Mesozoic fishes**, 5: Global diversity and evolution. Berlin, Verlag Dr. Pfeil. p. 419-455.

DATOVO, A.; CASTRO, R.M.C. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoology**, Jena, 115: 84-116.

DATOVO. A.; VARI, R.P. 2013. The Jaw Adductor Muscle Complex in Teleostean Fishes: Evolution, Homologies and Revised Nomenclature (Osteichthyes: Actinopterygii). **PLoS ONE**, 8(4): e60846. doi: 10.1371/journal.pone.0060846

DAMERAU, M.; FREESE, M.; HANEL, R. 2018. Multi-gene phylogeny of jacks and

pompanos (Carangidae), including placement of monotypic vadigo *Campogramma glaycos*. **Journal of Fish Biology**, 92(1): 190-202.

DE PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. **Cladistics**, 7: 367–394.

DENG, S. & ZAN, H. 1986. Part 3. Osteichthyes. Comparative studies of the lateral line canal system of families to be related with the Carangidae. *In*: Ueno, T.; Arai, R.; Taniuchi, T.; Matsura, K. (Eds). **Indo-Pacific Fish Biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.during tree search**. Tokyo, The Ichthyological Society of Japan. p. 561-569.

DIETZ, P.A. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. I, Die Kiefer und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. **Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel**, 22: 99-162.

EDGEWORTH, F. H. 1935. **The cranial muscles of vertebrates**. Cambridge University Press.

ESCHEMEYER, W.N.; FONG, J.D. Species by Family/Subfamily. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>. Accessed on 22/06/2018.

FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. *In*: Platnick, N.;

Funk, V.A. (Eds.). **Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society. Advances in Cladistics 2**. New York, Columbia University Press. p. 7-36.

FIGUEIREDO, J. L. ; N. A. MENEZES. 1978. **Manual de Peixes Marinhos do Sudeste do Brasil. II. Teleostei (1)**. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. 110p.

GRENHOLM, A. 1923. **Studien über die flossenmuskulatur der teleostier**. Inaugural Dissertation Uppsala Universitets Arsskrift Matematik och Naturvetenskap. v. 2, p. i-ix+ 1-296.

GOLOBOFF, P. A. 1997. Self-weighted optimization: tree searches and character state reconstructions under implied transformation costs. **Cladistics**, 13: 225–245.

GOLOBOFF, P.A.; CATALANO, S.A. 2010. Phylogenetic morphometrics (II): algorithms for landmark optimization. **Cladistics**, 26: 1-10.

GOLOBOFF, P.A.; CATALANO, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, 32: 221-238.

GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J.S.; NIXON, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24: 774-786.

GOLOBOFF, P.A.; MATTONI, C.I.; QUINTEROS, A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, 22: 589-601.

GREENWOOD, P. H.; ROSEN, D. E.; WEITZMAN, S. H.; MYERS, G. S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms.

Bulletin of the American Museum of Natural History, 131:341–455.

GREGORY, W.K. 1933. Fish skulls: a study of the evolution of natural mechanisms. **Transactions of the American Philosophical Society, New Series**, 23: i-vii, 75-481.

GUSHIKEN, S. 1988. Phylogenetic relationships of the perciform genera of the family Carangidae. **Japanese Journal of Ichthyology**, 34:443–461.

HADLEY, A. 2009. **CombineZP: GNU public license software**.

HARRIS, J. E. 1938. The role of the fins in the equilibrium of the swimming fish: II. The role of the pelvic fins. **Journal of Experimental Biology**, 15(1): 32-47.

HILTON, E. J.; JOHNSON, G.D. 2007. When two equals three: developmental osteology of the caudal skeleton in carangid fishes (Perciformes: Carangidae). **Development**, 9:178–189.

JOHNSON, G.D. 1984. Percoidei: development and relationships. *In*: Moser, H.G.; Richards, W.J.; Cohen, D.M.; Fahay, M.P.; Kendall Jr., A.W.; Richardson, S.L. (Eds.). **Ontogeny and systematics of fishes**. Lawrence, American Society of Ichthyologists and Herpetologists. p. 464-498.

JORDAN, D. S.; EVERMANN, B.W. 1896. The fishes of North and Middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the water of

North America, north of the Isthmus of Panama . **Bulletin. United States National Museum**, 47(1-4):1-1240.

MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2014. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**, v. 2.73. Disponível em: <http://mesquiteproject.org>.

MIYA, M.; FRIEDMAN, M.; SATOH, T.P.; TAKESHIMA, H.; SADO, T., et al. 2013. Evolutionary origin of the Scombridae (Tunas and Mackerels): members of a paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families. **PLoS ONE** 8(9): e73535. doi: 10.1371/journal.pone.0073535

NAKAE, M.; Sasaki, K.; Shinohara, G.; Okada, T.; Matsuura, K. 2014. Muscular system in the pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* (Teleostei: Scombridae). **Journal of morphology**, 275(2): 217-229.

NELSON, J.S. 2006. **Fishes of the world**. New York, John Wiley & Sons Inc.

NEAR, T.J.; DORNBURG, A.; EYTAN, R.I.; KECK, B.P, et al. 2013, Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes. **Proceedings National Academy of Science**, 110 (31) 12738-12743.

NIXON, K.; CARPENTER, J. M. 2011. On homology. **Cladistics**, 28: 160-169.

NIXON, K. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. **Cladistics**, 15: 407-414.

RANDALL, J.E. 1967. Food habits of reef fishes in the West Indies. **Studies on Tropical Oceanography**, 5:655-847.

REED, D. L.; CARPENTER, K.E.; DE GRAVELLE, M.J. 2002. Molecular systematics of the jacks (Perciformes: Carangidae) based on mitochondrial cytochrome b sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 23:513–524.

SMITH-VANIZ, W. F. 1984. Carangidae, *In*: Smith, M. M.; Heemstra, P. C. (Eds.). **Smith's Sea Fishes**. Berlin, Springer. p. 638–660.

STARKS, E.C. 1909. The scombroid fishes. **Science**, 30: 572-574.

STARKS, E.C. 1911. Osteology of certain scombroid fishes. **Leland Stanford Junior University Publications, University Series**, 5: 1-49 + 42 pl.

STARKS, E. C. 1911. The osteology and relationships of the ships belonging to the Carangidae. **Leland Stanford Junior University Publications, University Series**, 5:27-49.

STIASSNY, M.L.J; MOORE, J. A. 1992. A review of the pelvic girdle of acanthomorph fishes, with comments on hypotheses of acanthomorph intrarelationships. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 104(3): 209-242.

SUDA, Y. 1996. Osteology and muscular attachments of the Japanese jack mackerel, *Trachurus japonicus*. **Bulletin of Marine Science**, 58:438–493.

SUZUKI, K. 1962. Anatomical and taxonomical studies on the carangid fishes of Japan. **Report of Faculty of Fisheries Prefectural University of Mie**, 4:43–232.

TAKAHASI, N. 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. **Journal of Morphology**, 40: 1-103.

THORSEN, D. H.; WESTNEAT, M. W. 2005. Diversity of pectoral fin structure and function in fishes with labriform propulsion. **Journal of Morphology**, 263(2): 133-150.

VAN DER LAAN, R.; ESCHMEYER, W.N.; FRICKE, R. 2014. Family-group names of recent fishes. **Zootaxa Monograph**, 3882 (1):1–230.

WILEY, E.O.; JOHNSON, G.D. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. *In*: Nelson, J.S.; Schultze, H.-P.; Wilson, M.V.H. (Eds.). **Origin and phylogenetic interrelationships of Teleosts**. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil. p.123-182.

WU, K. & SHEN, S. 2004. Review of the teleostean adductor mandibulae and its significance to the systematic positions of the Polymixiiformes, Lampridiformes, and Triacanthoidei. **Zoological Studies**, 43: 712-736.

YABE, M. 1985. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification. **Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University**, 32(1): 1-130.

YAMANOUE, Y.; SETIAMARGA, D. H. E.; MATSUURA, K. 2010. Pelvic fins in teleosts: structure, function and evolution. **Journal of Fish Biology**, 77(6): 1173-1208.

6. Anexos

6.1. Lista de Caracteres descritos por Gushiken (1988).

A numeração dos caracteres neste trabalho não segue a original de Gushiken (1988) devido à inclusão destes em uma nova matriz.

25. Espaçamento entre os dois últimos espinhos anais (Smith-Vaniz, 1984: fig. 278).

(0) Espinhos anais equidistantes entre si:

Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Último espinho anal distante do resto:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx.

26. Costelas pleurais (Smith-Vaniz & Staiger, 1973: fig 23).

(0) Costelas pleurais ligadas ao centro vertebral por parapófises:

Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Costelas pleurais ligadas diretamente ao centro vertebral:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona.

27. Protração da maxila superior.

(0) Maxila superior protrátil:

Lichia, Trachinotus, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Decapterus, Trachurus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Maxila superior não-protrátil:

Oligoplites, Parona.

28. Fusão dos epióticos.

(0) Epióticos separados:

Lichia, Trachinotus, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Decapterus, Trachurus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Epióticos unidos:

Oligoplites, Parona.

29. Ocorrência de *Finlets* nas nadadeiras ímpares.

(0) Ausência de *finlets* nas nadadeiras ímpares:

Lichia, Trachinotus, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Presença de *finlets* nas nadadeiras ímpares:

Oligoplites, Megalaspis.

30. Processo pós-coracoide (Gushiken, 1988: fig. 7):

(0) Processo pós-coracoide pouco desenvolvido:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Processo pós-coracoide bem desenvolvido.

Elagatis, Naucrates, Seriola, Parona.

31. Ocorrência de escudos na linha lateral.

(0) Escamas da Linha Lateral sem modificações:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Seriola, Naucrates; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Escamas da linha lateral modificadas em escudos:

Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx.

32. Forâmen vertebral inferior.

(0) Forâmen vertebral inferior ausente:

Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Forâmen vertebral inferior presente:

Lichia, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx.

33. Quilha carnosa.

(0) Ausência de quilha carnosa no pedúnculo caudal:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Parastromateus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis,

Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Presença de quilha carnosa no pedúnculo caudal
Naucrates, Seriola.

34. Origem dos raios moles da nadadeira dorsal

(0) Origem dos raios moles da nadadeira dorsal posterior à base da nadadeira peitoral:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Origem dos raios moles da nadadeira dorsal justaposta à base da nadadeira peitoral:

Parastromateus

35. Dentes faríngeos (Gushiken, 1988 fig. 5).

(0) Dentes faríngeos uniformes, viliformes e estreitos:

Lichia, Oligoplites, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Dentes faríngeos abaloados, viliformes alargados ou molariformes:

Trachinotus, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx;

36. Processo subocular (Gushiken, 1988 Fig. 3)

(0) Processo subocular ausente:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Elagatis, Naucrates, Parastromateus; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Processo subocular presente, posterior à *subocular shelf*.

Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx;

37. Processo articular premaxilar (Gushiken, 1988 Fig. 4).

(0) Processo articular da pre-maxila menor do que o processo ascensor:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Parastromateus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Processo articular da pre-maxila igual ou maior do que o processo ascensor:

Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Hemicaranx.

38. Aspecto ventral do parasfenoide (Gushiken, 1988 Fig. 2)

(0) Superfície ventral do parasfenóide plana:

Lichia, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Superfície ventral do parasfenóide quilhada:

Parastromateus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene.

39. Dentes pré-maxilares

(0) Maxila superior com dentes pequenos, viliformes, organizados em fileiras múltiplas ou bandas (tipo III):

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Megalaspis, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene;

Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

- (1) Maxila superior com dentes diminutos organizados em fileira única (tipo II):

Parastromateus, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Hemicaranx.

40. Pálpebras adiposas.

- (0) Pálpebras adiposas pouco desenvolvidas:

Trachinotus, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Ulua, Selene; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

- (1) Pálpebras adiposas bem desenvolvidas:

Lichia, Megalaspis, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Caranx, Hemicaranx.

41. Quilha pélvica (Gushiken, 1988 Fig. 10).

- (0) Quilha interpélvica presente:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

- (1) Quilha interpélvica ausente

Parona, Trachurus, Decapterus, Selar, Atule, Pseudocaranx.

42. Processo ascensor da pré-maxila (Gushiken 1988, Fig. 4).

- (0) Processo ascensor maior do que o processo articular da pre-maxila:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Processo ascensor menor do que o processo articular da pre-maxila:

Trachurus, Selar, Decapterus.

43. Papilas nas margens da cintura peitoral (Smith-Vaniz, 1983).

(0) Ausência de papilas nas margens da cintura peitoral:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Selar, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Presença de papila nas margens da cintura peitoral:

Trachurus, Decapterus.

44. Parapófises posteriores (Gushiken, 1988)

(0) Parapófises posteriores finas e leves:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Selar, Trachurus, Decapterus, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Caranx, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Parapófises posteriores grossas e pesadas:

Uraspis.

45. Ectopterigoide (Gushiken, 1988 Fig. 6).

(0) Ectopterigoide nunca protraído e/ou pontiagudo:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Selar, Trachurus, Decapterus, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Ectopterigoide protraído e pontiagudo, culminando em processo na região antero-dorsal:

Caranx, Carangoides, Ulua, Selene.

46. Endopterigoide (Gushiken, 1988 Fig. 6).

(0) Endopterigoide grande e ovalado:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Selar, Trachurus, Decapterus, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Carangoides, Ulua, Selene, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Endopterigoide reduzido e triangular:

Caranx.

47. Lacrimal (Gushiken, 1988 Fig.3)

(0) Lacrimal com comprimento maior que altura:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Selar, Trachurus, Decapterus, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Carangoides, Caranx, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Lacrimal com altura maior que comprimento:

Ulua, Selene.

48. Plataforma interna do cleitro (Gushiken, 1988 Fig. 7).

(0) Plataforma externa do cleitro larga:

Lichia, Trachinotus, Oligoplites, Parona, Elagatis, Naucrates, Seriola, Parastromateus, Megalaspis, Selar, Trachurus, Decapterus, Atule, Pseudocaranx, Chloroscombrus, Uraspis, Carangoides, Caranx, Hemicaranx; Nematistius, Coryphaena, Rachycentron.

(1) Plataforma externa do cleitro estreita:

Ulua, Selene.

49. Número de epurais (Smith-Vaniz, 1984; Hilton et al., 2007), Fig. 21A.

(0) Sempre 3 epurais nos adultos:

Lichia, *Trachinotus*, *Parona*, *Elagatis*, *Naucrates*, *Seriola*; *Nematistius*, *Rachycentron*.

(1) Nunca 3 epurais nos adultos:

Oligoplites, *Scomberoides*, *Parastromateus*, *Megalaspis*, *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Carangoides*, *Caranx*, *Hemicaranx*, *Ulua*, *Selene*; *Coryphaena*

50. Fusão do urohial com o uróstilo (Hilton et Al., 2007), Fig. 21A.

(0) Não fusionados:

Lichia, *Trachinotus*, *Oligoplites*, *Parona*, *Elagatis*, *Seriola*, *Naucrates*; *Nematistius*, *Rachycentron*, *Coryphaena*.

(1) Fusionados:

Parastromateus, *Megalaspis*, *Selar*, *Trachurus*, *Decapterus*, *Atule*, *Pseudocaranx*, *Chloroscombrus*, *Uraspis*, *Carangoides*, *Caranx*, *Hemicaranx*, *Ulua*, *Selene*; *Coryphaena*

Tabela 1.2. Matriz de caracteres utilizada para inferência filogenética. Caracteres de 25 a 51 provenientes de Smith-Vaniz (1984), Gushiken (1988) e Hilton et. Al (2007).

		25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Grupo Externo	Nematistius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Coryphaena	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Rachycentrum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trachinotini	Lichia	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Trachinotus	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scomberoidini	Scomberoides	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Oligoplites	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Parona	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Naucratini	Campogramma	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Elagatis	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Naucrates	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Seriolina	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Seriola	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carangini	Parastromateus	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Megalaspis	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Selaroides	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Pantolabus	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Alepes	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Trachurus	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
	Decapterus	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
	Selar	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
	Atule	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Pseudocaranx	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Chloroscrombus	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Uraspis	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
	Caranx	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
	Carangoides	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
	Ulua	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
	Selene	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
	Hemicaranx	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	Gnathonodon	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
	Atropus	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
	Alectis	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1

6.3. Figuras

Figura 1. Relações entre as linhagens de Carangiformes segundo Smith-Vaniz(1984).

Figura 2.Relações entre as linhagens de Carangiformes segundo Gushiken (1988).

Figura 3. Relações filogenéticas de Carangidae utilizando análise de máxima-parcimônia segundo Reed et al. (2012).

Figura 4. Relações filogenéticas de Carangidae utilizando inferência Bayesiana segundo Damerau et al. (2018).

A

B

Figura 5. Vista lateral direita da musculatura facial de *Trachinotus goodei* (MZUSP 118973, 87mm SL). **A.** Foto. **B.** Desenho esquemático: ossos coloridos em marrom, musculatura em rosa, RMT em verde e tecido conjuntivo em cinza escuro.

A

B

Figura 6. Vista lateral direita da musculatura facial de *Oligoplites saliens* (MZUSP 64579, 103mmSL). **A.** Foto. **B.** Desenho esquemático: ossos coloridos em marrom, musculatura em rosa, RMT em verde e tecido conjuntivo em cinza escuro.

A

B

Figura 7. Vista lateral direita da musculatura facial de *Naucrates ductor* (CAS 88760, 152mmSL). **A.** Foto. **B.** Desenho esquemático: ossos coloridos em marrom, musculatura em rosa, RMT em verde e tecido conjuntivo em cinza escuro.

A

B

Figure 8. Vista lateral direita da musculatura facial de *Parastromateus niger* (CAS 51735, 133mm SL). **A.** Foto. **B.** Desenho esquemático: ossos coloridos em marrom, musculatura em rosa, RMT em verde e tecido conjuntivo em cinza escuro.

A

B

Figura 9. Vista lateralesquerda da musculatura facial de *Nematistius pectoralis* (MZUSP 119731; SL: 43mm). **A.** Foto. **B.** Desenho esquemático: ossos coloridos em marrom, musculatura em rosa, RMT em verde e tecido conjuntivo em cinza escuro.

A

B

Figura10. *Adductor mandibulae* e aparato mandibular direitos de *Trachinotus goodei*(MZUSP 118973; 87mm SL) em vista medial. A barra de escala equivale a 2mm.

A

B

Figura 11. *Adductor mandibulae* e aparato mandibular direitos de *Oligoplites saliens* (MZUSP 64579; 103mm SL) em vista medial. A barra de escala equivale a 2mm.

A

B

Figura 12. *Adductor mandibulae* e aparato mandibular direitos de *Naucrates ductor* (CAS 88760; 152mm SL) em vista medial. A barra de escala equivale a 2mm.

A

B

Figura 13. *Adductor mandibulae* ea parato mandibular direitos de *Selene setanpinnis* (MZUSP 118959; 112mm SL) em vista medial. A barra de escala equivale a 2mm.

Figura 14. Vista lateral direita da musculatura facial de *Trachurus lathami* (MZUSP 65871; 120mm SL). A seta indica a membrana conjuntiva que une a plataforma subocular ao pré-opérculo e tem conexão com fibras do *adductor mandibulae pars promalaris*.

A

B

Figura 15. Vista lateral direita em detalhe da cabeça de *Caranx hippos* (MZUSP 64321; 83mm SL) com remoção do *adductor mandibulae* e do aparato mandibular para visualização da musculatura associada ao suspensório.

Figura 16. Aparato suspensorial e opercular direitos de *Parastromateus niger* (CAS 51735; 133mm SL) com a musculatura associada. A barra de escala equivale a 2mm.

A

B

Figura 17. Arco hioide direito e musculatura associada em *Naucrates ductor* (CAS 88760; 152mm SL) em vista lateral. A barra de escala equivale a 2mm.

A

B

Figure 18. Nadadeira peitoral direita de *Trachinotus goodei* (MZUSP 118973; 87mm SL), raios seccionados distalmente. **A.** Vista lateral. **B.** Vista medial.

Figura 19. Ilustração da nadadeira peitoral direita de *Caranx hippos* (MZUSP 64321; 83mm SL), raios seccionados distalmente. **A.** Vista lateral. **B.** Vista medial.

Figura 20. Nadadeiras pélvica esquerda e musculatura associada em Carangiformes. O desenho não se baseia em um representante específico, mas sim da observação de diversos representantes da ordem a fim de elaborar uma ilustração que represente o padrão geral do grupo. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista ventral.

Figura 21. Osteologia e miologia da nadadeira caudal de *Parastromateus niger*. **A.** Esqueleto da nadadeira caudal de *Parastromateus niger*, imagem retirada de Hilton et. Al (2007). **B.** Ilustração da musculatura caudal de *Parastromateus niger*. Desenho baseado com base na Figura 21A e observação da musculatura do espécimen CAS 51735, 133mm SL sob estereomicroscópio. **C.** *Hyporhodal longitudinalis* e *Interradialis* removidos.

Figura 22.Árvore de consenso estrito para a família Carangidae contendo apenas os táxons amostrados para musculatura e com pesagem igualitária de caracteres (EW).

Figura 23. Árvore filogenética de Carangidae contendo apenas os táxons amostrados para musculatura e com pesagem implícita dos caracteres (IW). A topologia acima foi obtida tanto para $k=1$ como para $k=10$.

Figura 24.Árvore de consenso estrito para a família Carangidae com todos os táxons e pesagem igualitária de caracteres (EW).

Figura 25.Árvore de consenso estrito para a família Carangidae com todos os táxons e pesagem implícita de caracteres (IW), $k=1$.

Figura 26.Árvore de consenso estrito para a família Carangidae com todos os táxons e pesagem implícita de caracteres (IW), $k=10$. A numeração dos clados segue a gerada pelo TNT v1.1. (Goloboff, Farris, & Nixon, 2008) e utilizada na discussão deste trabalho.