UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA

Luiz Antônio Wanderley Peixoto

Implicações filogenéticas e taxonômicas na miologia facial comparada de Gymnotiformes e
Siluriformes (Teleostei; Ostariophysi)

São Paulo
2018

Luiz Antônio Wanderley Peixoto

Implicações filogenéticas e taxonômicas na miologia facial comparada de Gymnotiformes e
Siluriformes (Teleostei; Ostariophysi)

Versão original

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
para obtenção do título de Doutor em Sistemática,
Taxonomia Animal e Biodiversidade.

Orientador: Mário C. C. de Pinna, PhD.

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.

Catálogo na Publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Peixoto, Luiz Antônio Wanderley

Implicações filogenéticas e taxonômicas na miologia facial comparada de Gymnotiformes e Siluriformes (Teleostei; Ostariophysi). / Luiz Antônio Wanderley Peixoto; orientador Mário César Cardoso de Pinna. São Paulo, 2018.

603 p.

Tese de Doutorado – Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2017.

Versão original

1. Anatomia comparada – Teleostei. 2. Musculatura. 3. Siluriphysi - filogenética. I. Pinna, Mário César Cardoso de, orient. II. Título.

CDU 597.55

Nome: PEIXOTO, Luiz Antônio Wanderley

Título: Implicações filogenéticas e taxonômicas na miologia facial comparada de Gymnotiformes e Siluriformes (Teleostei; Ostariophysi).

Tese apresentada ao Programa de Pós Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade.

Aprovado: ____ / ____ / ____

Comissão Julgadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

ABSTRACT

Skeletal musculature is among the most important anatomical complexes of vertebrates, however, this source of information is barely explored in most groups of fishes, with knowledge restricted to superficial features in a few species or brief descriptions of specific muscles. Such is the case in two of the most important groups of freshwater fishes, Gymnotiformes and Siluriformes. Anatomical studies in those orders have followed the usual trend in Teleostei, with an inordinate emphasis on osteology. Other relevant anatomical systems, such as myology, remain mostly unknown. The present study attempts to fill this gap by focusing on the head musculature Gymnotiformes and Siluriformes. Each order is treated in a separate chapter, including descriptive, comparative and phylogenetic sections. Chapter 1 describes and illustrates the facial muscles of 83 gymnotiform species. The descriptions are accompanied by a comparative analysis intended to establish relationships of homology. The conclusions in that portion of the study are summarized in a nomenclatural list including 15 muscles and respective valid names, plus 18 synonyms. The comparative anatomical study identified 56 discrete myological characters which were analyzed with phylogenetic methodology. The resulting tree topology, based exclusively on myological characters, agrees with many previously-proposed hypotheses of relationships for Gymnotiformes. In a second analysis, characters derived from myology were concatenated with a larger phenotypic matrix including characters from several different sources. Results of the concatenated analyzes demonstrate that facial myological characters are highly informative for relationships of Gymnotiformes, especially for more inclusive groups. Chapter 2 offers the same kind of study as Chapter 1, but this time applied to Siluriformes, a much larger and more complex group. A comprehensive comparative analysis of the myological components of the dorsolateral head muscles of the Siluriformes is offered, with detailed descriptions and illustrations of the facial muscles of 124 species in 39 families of the order. Countless homology and nomenclatural problems are identified and resolved, with the resulting synonymic list containing 215 names for 44 valid muscles. As done for Gymnotiformes, comparative information is organized into 67 discrete myological characters. Those characters were concatenated with a previously-available morphological database, and resulted in a set of new synapomorphies within Siluriformes and discussions about new evidences for relationships within the order. Results presented herein comprise the synthesis of the knowledge of the facial myology of Gymnotiformes and Siluriformes through the detailed documentation of the main groups and subgroups of these orders. The nomenclatural standardization of muscles, as well as the proposition of new characters from the myology, provide the basis for future investigations on

potential phylogenetic signals from this anatomical complex, in addition to motivating contributions directed to the search in sources of information unexplored in Gymnotiformes and Siluriformes.

Keywords: Comparative anatomy. Musculature. Phylogenetics. Siluriphysi.

RESUMO

A musculatura esquelética representa um dos principais complexos anatômicos dos vertebrados, contudo, esta fonte de informação é escassamente estudada em alguns grupos de peixes, com o conhecimento atual limitado em observações de aspectos superficiais da musculatura de poucas espécies ou descrições sucintas de componentes miológicos pontuais. Este cenário ilustra o conhecimento em dois importantes grupos de Ostariophysi (Teleostei), os Gymnotiformes e os Siluriformes. Os estudos anatômicos nestas ordens acompanham a tendência dos esforços em outros grupos de Teleostei e apresentam uma ênfase excessiva na osteologia. Outros complexos anatômicos relevantes, como os miológicos, permanecem amplamente desconhecidos. O presente estudo foi concebido objetivando preencher a lacuna no conhecimento da musculatura dorsolateral da cabeça em Gymnotiformes e Siluriformes. Cada ordem é tratada em um capítulo separado, incluindo seções descritivas, comparativas e filogenéticas. O capítulo 1 descreve e ilustra os músculos faciais de 83 espécies de Gymnotiformes. As descrições são acompanhadas por uma análise comparativa destinada a estabelecer relações de homologia. As conclusões nessa parte do estudo estão resumidas em uma lista nomenclatural, incluindo 15 músculos, e os respectivos nomes válidos, mais 18 sinônimos. O estudo anatômico comparativo identificou 56 caracteres miológicos discretos que foram analisados com metodologia filogenética. A topologia resultante da árvore, baseada exclusivamente em caracteres miológicos, concorda com muitas hipóteses de relacionamentos anteriormente propostas para Gymnotiformes. Em uma segunda análise, os caracteres derivados da miologia foram concatenados com uma matriz fenotípica maior, que inclui caracteres de várias fontes diferentes. Os resultados das análises concatenadas demonstram que os caracteres de miologia facial são altamente informativos para os relacionamentos em Gymnotiformes, especialmente para grupos mais inclusivos. O Capítulo 2 oferece o mesmo tipo de estudo que o Capítulo 1, mas desta vez aplicado a Siluriformes, um grupo muito maior e mais complexo. Uma análise comparativa abrangente dos músculos dorsolaterais da cabeça dos Siluriformes é oferecida, com descrições detalhadas e ilustrações dos músculos faciais de 124 espécies em 39 famílias da ordem. Inúmeros problemas de homologia e nomenclatura são identificados e resolvidos, com a lista sinônima resultante contendo 215 nomes para 44 músculos válidos. Conforme feito para Gymnotiformes, a informação comparativa é organizada em 67 caracteres miológicos. Esses caracteres foram concatenados com um banco de dados morfológico disponível e resultaram em um conjunto de novas sinapomorfias em Siluriformes e discussões sobre novas evidências para os relacionamentos na ordem. Os resultados apresentados neste estudo compreendem na síntese

do conhecimento da miologia facial dos Gymnotiformes e Siluriformes através da documentação detalhada dos principais grupos e subgrupos destas ordens. A padronização nomenclatural dos componentes musculares, bem como a proposição de novos caracteres oriundos da miologia, fornecem base para investigações futuras sobre a detecção de potenciais sinais filogenéticos oriundos deste complexo anatômico, além de estimular contribuições direcionadas para a busca em fontes de informações ainda inexploradas em Gymnotiformes e Siluriformes.

Palavras-chave: Anatomia Comparada. Musculatura. Filogenética. Siluriphysi.

CAPÍTULO I

**A MUSCULATURA DORSOLATERAL DA CABEÇA DE GYMNOTIFORMES
(TELEOSTEI; OSTARIOPHYSI): DESCRIÇÃO ANATÔMICA, SINONÍMIA E
IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS**

RESUMO

Com uma diversidade estimada em cerca de 250 espécies alocadas em 34 gêneros, os peixes da ordem Gymnotiformes (Teleostei; Ostariophysi) têm sido foco de estudos voltados às características eletrofisiológicas, comportamentais e ecológicas. Os trabalhos de anatomia comparada têm se concentrado em aspectos descritivos de diferentes complexos osteológicos, neuroanatômicos ou componentes associados à eletrogênese e eletorrecepção. Dentro desse cenário, informações oriundas das partes moles de Gymnotiformes ainda permanecem, dentro de um contexto amplo, inexploradas. O presente estudo oferece uma ampla análise comparativa dos componentes miológicos da musculatura dorsolateral da cabeça, resultando na descrição detalhada e ilustração dos músculos faciais de 83 espécies, contemplando todos os gêneros disponíveis para estudo. A parte descritiva do trabalho fornece a base para a confecção de uma lista sinonímica miológica, composta por 33 nomes disponíveis para os 15 músculos reconhecidos neste trabalho. A variação morfológica oriunda da miologia facial é sintetizada na forma de 56 caracteres discretos que são descritos, discutidos e analisados pelo método de parcimônia. A hipótese com base nos caracteres miológicos da face é concordante com diversas hipóteses prévias, recuperando Gymnotidae como grupo-irmão das demais famílias de Gymnotiformes, além do monofiletismo de Rhamphichthyoidea e Sternopygoidea e, dentro deste último clado, o monofiletismo de Sternopygidae e Aptereronotidae. Os caracteres são além disso concatenados em um conjunto de dados fenotípicos mais amplo, para inferir a concordância entre as topologias através de um Diagrama de Congruência de Partições (DCP) e a influência destes caracteres nos suportes dos clados na análise global utilizando o suporte de Bremer particionado (SBP). Com base nas evidências favoráveis para o suporte para relacionamentos mais profundos na filogenia de Gymnotiformes em combinação com evidências desfavoráveis/neutras para componentes intra- e intergenéricos, demonstra-se que os caracteres de miologia facial são mais informativos para os relacionamentos mais inclusivos (*e.g.* relacionamentos interfamiliares) em Gymnotiformes.

1. INTRODUÇÃO

Conhecidos popularmente como “tuvíras”, “sarapós”, “knifefishes” ou “enguia elétricas”, os peixes da ordem Gymnotiformes possuem distribuição restrita a ambientes fluviais neotropicais, ocorrendo do sul do México ao norte da Argentina (Albert & Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001; Ferraris *et al.*, 2017), nas vertentes cis- e transandinas, com grande diversidade estimada para a super-bacia Amazonas-Orinoco-Guiana (Albert & Crampton, 2005a). Estes peixes são importantes componentes da ictiofauna noturna (Albert, 2001), com apenas uma minoria diurna, ocupando diversos habitats, desde pequenos igarapés até grandes rios, incluindo cachoeiras, florestas inundáveis e cavernas (Alves-Gomes *et al.*, 1995; Albert & Crampton, 2005b). A diversidade atual de Gymnotiformes compreende cerca de 250 espécies válidas, alocadas em 34 gêneros (Albert & Fink, 2007; Ferraris *et al.*, 2017), distribuídos em cinco famílias (Apteronotidae, Gymnotidae, Hypopomidae, Rhamphichthyidae e Sternopygidae; Albert, 2001; Tagliacollo *et al.*, 2016).

Os Gymnotiformes são facilmente distintos de outros peixes pelo padrão corpóreo único, caracterizado pelo corpo extremamente alongado, cilíndrico ou comprimido lateralmente, com nadadeira anal estendendo-se por grande parte da margem ventral e ausência das nadadeiras dorsal, adiposa e pélvicas. A nadadeira caudal é presente apenas em Apteronotidae e em *Electrophorus electricus* (Linnaeus, 1766) (Gymnotidae) (de Santana *et al.*, 2013). Este padrão corpóreo é intimamente relacionado às mais relevantes características biológicas ostentadas por este grupo: a eletorrecepção e eletrogênese (Albert, 2001). Estes peixes movem-se por movimentação ondular dos raios da nadadeira anal, permitindo a estabilidade corpórea durante o nado, característica fundamental para a uniformidade do campo elétrico gerado em torno do peixe, utilizado na detecção de presas, orientação, comunicação ou predação (Albert & Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001). As descargas provenientes dos órgãos elétricos podem ser do tipo pulso, caracterizadas por descargas sequenciais de curta duração geradas em taxas de 1 a 120Hz, com um longo período de pausa (Gymnotidae, Hypopomidae e Rhamphichthyidae) ou do tipo onda, que não apresentam intervalos de “silêncio elétrico” e com longa duração de cada descarga, em taxas de 20 a 2200 Hz (Sternopygidae e Apteronotidae) (Albert & Crampton, 2006).

Estudos anatômicos em Gymnotiformes acompanham a tendência dos esforços implementados em outros grupos de Teleostei e concentram-se em descrições moderadamente detalhadas de diferentes complexos osteológicos (*e.g.* Chardon & de La Hoz, 1974, 1977; Mago-Leccia, 1978; Hilton, 2007; Carvalho & Albert, 2011). Outros conjuntos anatômicos contemplados incluem estruturas neuroanatômicas (*e.g.* Albert *et al.*, 1998) e componentes

associados à eletrogênese e eletorrecepção (e.g. Carr *et al.*, 1982; Lanno *et al.*, 1989, 1990; Vischer *et al.*, 1989). Outros trabalhos se ocuparam em descrever estruturas recentemente descobertas em Gymnotiformes, como o esqueleto caudal em *Electrophorus* (de Santana *et al.*, 2013) e o pseudotímpano (Dutra *et al.*, 2015). O dimorfismo sexual secundário em Gymnotiformes tem sido discutido dentro de um paradigma filogenético (Py-Daniel & Cox-Fernandes, 2005). De uma maneira geral, estudos de anatomia comparada em Gymnotiformes têm sido concebidos em fontes tradicionais de informação (e.g. osteologia e anatomia externa), não contemplando complexos anatômicos oriundos de anatomia mole. Isto resulta em um desconhecimento quase que total de diversos complexos potencialmente relevantes, como dos tecidos miológicos.

Apesar de representarem um dos principais complexos anatômicos dos vertebrados, a musculatura esquelética em Gymnotiformes é escassamente estudada, sendo o conhecimento atual limitado a observações da musculatura facial de algumas poucas espécies da ordem ou descrições sucintas de componentes miológicos pontuais. O primeiro trabalho a apresentar informações sobre musculatura na ordem foi Chardon & de La Hoz (1973), que oferece considerações gerais sobre a osteologia, aparato Weberiano e cintura peitoral de *Sternopygus macrurus* (Bloch & Schneider, 1801). Neste trabalho, os autores apresentam descrições sucintas e ilustrações dos músculos da face de *S. macrurus*, além de comparações com outras espécies de Ostariophysi.

Posteriormente, Howes (1983) expõe informações sobre componentes ligamentares de algumas espécies de Gymnotiformes em adição às descrições sucintas sobre a inserção das subseções do *adductor mandibulae* em *Sternopygus*, *Eigenmannia* Jordan & Evermann, 1896 (Sternopygidae) e *Rhamphichthys* Müller & Troschel, 1846 (Rhamphichthyidae). Em seguida, como um primeiro trabalho específico sobre músculos estriados esqueléticos em Gymnotiformes, de La Hoz & Chardon (1984) apresentam uma detalhada descrição anatômica de *S. macrurus* (Sternopygidae), incluindo elementos osteológicos, miológicos e componentes ligamentares. As descrições voltadas à musculatura contemplam detalhes de todos os complexos miológicos acompanhadas de ilustrações dos músculos cranianos, cintura peitoral, arcos branquiais e da musculatura da superfície ventral da cabeça.

Apesar dos trabalhos citados compreenderem importantes fontes de informações sobre a musculatura dos Gymnotiformes, Aguilera (1986) é o primeiro esforço que contemplou a diversidade de musculatura em uma amostragem considerável de táxons. O autor apresenta descrições detalhadas dos componentes miológicos faciais em treze espécies da ordem, contemplando representantes de todas as famílias, com ênfase em Aptereronotidae. Entretanto,

desde então não houve esforços substanciais dirigidos à musculatura facial dos Gymnotiformes, excetuando algumas menções pontuais sobre o *adductor mandibulae* (e.g. Gosline, 1989).

Outra importante contribuição sobre a musculatura em Gymnotiformes é Aguilera & Machado-Allison (1993), onde os autores descreveram e ilustraram detalhadamente a musculatura branquial de Gymnotiformes, além de apresentar discussões sobre potenciais sinais filogenéticos na musculatura branquial. Novamente, o conhecimento sobre a musculatura na ordem percorreu um longo hiato transpassado por contribuições descritivas pontuais (e.g. Diogo & Chardon, 2000; Diogo, 2004) até um extenso estudo sobre o *adductor mandibulae* em Teleostei, no qual Datovo & Vari (2014) apresentaram descrições detalhadas do *adductor mandibulae* de *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758 (Gymnotidae) e *Brachyhypopomus pinnicaudatus* (Hopkins *et al.*, 1990) (Hypopomidae), bem como uma lista sinonímica para este complexo em Gymnotiformes.

Estudos que abordaram os relacionamentos filogenéticos em Gymnotiformes com base em caracteres morfológicos têm priorizado a osteologia e caracteres de anatomia externa. Caracteres miológicos permanecem pouco representativos (e.g. Albert & Campos-da-Paz, 1998; Albert, 2001; Tagliacollo *et al.*, 2016) ou inteiramente ausentes (e.g. Triques, 1993; Alves-Gomes *et al.*, 1995; Triques, 2005). Em um extenso trabalho sobre as relações filogenéticas em Gymnotiformes, Albert & Campos-da-Paz (1998) foram os primeiros a utilizar variações miológicas como potenciais fontes de sinal filogenéticos, e propuseram quatro caracteres oriundos da miologia (car. 45, 46, 47 e 48) em uma matriz de 250 caracteres (os mesmos caracteres foram posteriormente analisados em Albert, 2001). Em um estudo sobre as relações filogenéticas em *Gymnotus*, Albert *et al.* (2005) utilizaram dois caracteres relacionados ao *adductor mandibulae* em uma matriz composta por 113 caracteres e, de modo similar, de Santana & Vari (2010) apresentaram uma matriz com 88 caracteres, sendo apenas um miológico. Recentemente, Tagliacollo *et al.* (2016) propuseram a primeira hipótese filogenética com base em dados fenotípicos concatenados com dados moleculares, onde a matriz de dados morfológicos é composta por 223 caracteres, dos quais apenas quatro são oriundos da miologia (car. 56, 57, 105, 214). Como resultado, os caracteres oriundos da miologia facial representam menos de 0.2% de todo o universo de caracteres morfológicos explorados nos estudos cladísticos implementados até o momento em Gymnotiformes.

A lacuna no conhecimento da miologia em Gymnotiformes resulta do nível mínimo de esforço voltado para esta área, resultando não só na escassez de informações deste importante complexo anatômico, mas também o caracterizando como uma fonte ainda inexplorada de

potenciais caracteres filogeneticamente informativos. Este trabalho visa preencher esta lacuna, apresentando como principais objetivos: I) descrever e ilustrar a musculatura dorsolateral da cabeça dos principais representantes de Gymnotiformes; II) padronizar toda a nomenclatura miológica disponível para a ordem através de uma lista sinonímica exaustiva; III) detectar e sintetizar as variações filogeneticamente informativas em forma de caracteres discretos; IV) analisar filogeneticamente o conjunto de dados oriundos da miologia facial, comparando os resultados com hipóteses prévias; V) concatenação dos caracteres oriundos da miologia facial com uma matriz de caracteres fenotípicos mais ampla (Tagliacollo *et al.*, 2016); VI) comparação e síntese dos resultados em um Diagrama de Congruência de Partições (DCP) dos agrupamentos recuperados a partir de análises particionadas (caracteres gerais vs. caracteres miológicos); e VII) inferência e mapeamento do suporte fornecido pelos caracteres miológicos para os clados recuperados em análises globais (suporte de Bremer particionado; Barker & DeSalle, 1997; Lambkin *et al.*, 2002). Como resultado, novas sinapomorfias para os principais grupos de Gymnotiformes são apresentados, além de discussões sobre a influência da miologia facial em análises filogenéticas fenotípicas, bem como sua relevância para o entendimento de relacionamentos filogenéticos na ordem.

CONCLUSÃO

Destarte, ao analisar a influência dos caracteres da miologia facial na análise global, conclui-se que uma fração considerável dos agrupamentos presentes nas árvores fundamentais das análises isoladas na miologia facial estão presentes na topologia resultante da matriz de caracteres concatenados. Cerca de 20% dos clados presentes no consenso estrito foram recuperados em pelo menos 50% das MPT's de miologia facial. Adicionalmente, os caracteres de miologia facial tendem a fornecer evidências favoráveis (SBP= + n) para cerca de 30% dos agrupamentos dentro de Gymnotiformes, dos quais mais da metade compreendem clados correspondentes a relacionamentos interfamiliares (Sternopygoidei e Rhamphichthyoidea), de família (Gymnotidae, Rhamphichthyidae, Sternopygidae e Aptereronotidae), subfamília (*e.g.* Eigenmanniinae), tribo (*e.g.* Rhamphichthyini) ou alguns relacionamentos intergenéricos (*e.g.* Clado A3; *Sternarchorhamphus* + *Orthosternarchus*; *Archolaemus* + *Distocylus*).

Alternativamente, o mesmo conjunto de caracteres tende a fornecer evidências neutras (SBP= 0) ou contrárias (SBP= -n) para mais da metade dos sub-clados (68.3% e 2.4%, respectivamente), porém majoritariamente correspondendo a agrupamentos intragenéricos (*e.g.* Clados G1, G2 e G3; *Hypopygus* spp.; *Rhamphichthys* spp.) ou intergenéricos (*e.g.*

Porotergus + *Sternarchogiton*), raramente apresentando evidências desfavoráveis para agrupamentos mais inclusivos (*e.g.* Sternopygoidea).

Com base nas evidências favoráveis para o suporte de grandes agrupamentos em Gymnotiformes (*e.g.* subordem, superfamília e família) em combinação com evidências desfavoráveis/neutras para componentes intra- e intergenéricos, pode-se inferir que os caracteres de miologia facial são mais informativos para relacionamentos mais profundos na filogenia da ordem. Por outro lado, estes mesmos dados são mais incongruentes e potencialmente menos informativos para subgrupos menores, quando comparados a outros complexos anatômicos.

7. REFERÊNCIAS

- Aguilera, O. 1986. La musculature estriada en los peces Gymnotiformes (Teleostei-Ostariophysi): Musculatura facial. **Acta Biologica Venezuelica**, 12: 13-23.
- Aguilera, O. & Machado-Allison, A. 1993. La musculatura em los peces Gymnotiformes (Teleostei-Ostariophysi): Arcos Branquiales. **Acta Biologica Venezuelica**, 14: 21-32.
- Albert, J.S. & Fink, W.L. 1996. *Sternopygus xingu*, a new species of electric fish from Brazil (Teleostei: Gymnotoidei), with comments on the phylogenetic position of *Sternopygus*. **Copeia**, 1996: 85-102.
- Albert, J.S.; Froese, R.; Bauchot, R. & Ito, H. 1997. Diversity of brain size in fishes, preliminary analysis of a database including 1174 species in 45 orders. In: Indo-Pacific Fish Conference, 5°. Proceedings. Paris, Société Française d'Ichtyologie. p. 647-656.
- Albert, J.S. & Campos-da-Paz, R. 1998. Phylogenetic systematics of Gymnotiformes with diagnoses of 58 clades: a review of available data. In: Malabarba, L.R.; Reis, R.E.; Vari, R.P.; Lucena, Z.M. & Lucena, C.A.S. (Eds.). **Phylogeny and classification of neotropical fishes**. Porto Alegre, Edipucrs. p. 419-446.
- Albert J.S.; Lannoo, M.J. & Yuri, T. 1998. Testing hypotheses of neural evolution in Gymnotiform electric fishes using phylogenetic character data. **Evolution**, 52: 1760-1780.
- Albert, J.S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). **Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan**, 190: 1-127.
- Albert, J.S. & Crampton, W.G.R. 2003. Seven new species of the Neotropical electric fish *Gymnotus* (Teleostei, Gymnotiformes) with a redescription of *G. carapo* (Linnaeus). **Zootaxa**, 287: 1-54.
- Albert, J.S.; Crampton, W.G.R.; Thorsen, D.H. & Lovejoy, N.R. 2005. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical electric fish *Gymnotus* (Teleostei: Gymnotidae). **Systematics and Biodiversity**, 2: 375-417.

- Albert, J.S. & Crampton, W.G.R. 2005a. Diversity and phylogeny of neotropical electric fishes (Gymnotiformes). In: Bullock, T.H.; Hopkins, C.D.; Popper, A.N. & Fay, R.R. (Eds.). **Electroreception**. New York, Springer Handbook of Auditory Research. p. 360-409.
- Albert, J.S. & Crampton, W.G.R. 2005b. Electroreception and electrogenesis. In: Evans, D.H. & Claiborne, J.B. (Eds.). **The Physiology of fishes**. 3. ed. Boca Raton, CRC Press. p. 431-472.
- Albert, J.S. & Fink, W.L. 2007. Phylogenetic relationships of fossil Neotropical electric fishes (Osteichthyes: Gymnotiformes) from the Upper Miocene of Bolivia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 27: 17-25.
- Alves-Gomes, J.; Ortí, G.; Haygood, M.; Heiligenberg, W. & Meyer, A. 1995. Phylogenetic analysis of the South American electric fishes (order Gymnotiformes) and the evolution of their electrogenic system: a synthesis based on morphology, electrophysiology, and mitochondrial sequence data. **Molecular Biology and Evolution**, 12: 298-318.
- Baker, R.H. & DeSalle, R. 1997. Multiple sources of character information and the phylogeny of Hawaiian drosophilids. **Systematic Biology**, 46: 654-673.
- Betancur-R, R.; Wiley, E.O.; Arratia, G.; Acero, A.; Bailly, N.; Miya, M.; Lecointre, G. & Ortí, G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. **BMC Evolutionary Biology**, 17: 162.
- Borden, W.C. 1999. Comparative myology of the unicornfishes, *Naso* (Acanthuridae, Percomorpha), with implications for phylogenetic analysis. **Journal of Morphology**, 239: 191-224.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, 10: 295-304.
- Brooks, D.R. 1996. Explanations of homoplasy at different levels of biological organization. In: Sanderson, M. & L. Hufford (Eds.). **Homoplasy: The recurrence of similarity in evolution**. London, Academic Press. p. 339.
- Carr, C.E.; Maler, L. & Sas, E. 1982. Peripheral organization and central projections of the electrosensory nerves in gymnotiform fish. **Journal of Comparative Neurology**, 211: 139-153.

- Carvalho, T.P. & Albert, J.S. 2011. Redescription and phylogenetic position of the enigmatic Neotropical electric fish *Iracema caiana* Triques (Gymnotiformes: Rhamphichthyidae) using x-ray computed tomography. **Neotropical Ichthyology**, 9: 457-469.
- Castro, R.M.C. & Castro, M.M.C. 1987. Proposta de uma nomenclatura osteológica para Characiformes (Pisces: Ostariophysi). **Boletim do Museu Emílio Goeldi, Série Zoologia**, 3: 25-32.
- Catalano, S.A.; Goloboff, P.A. & Giannini, N.P. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. **Cladistics**, 26: 539-549.
- Chardon, M. & de la Hoz, E. 1973. Notes sur le squelette, les muscles, les tendons et le cerveau des Gymnotoidei. **Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris**, 12(15): 1-10.
- Chardon, M. & de la Hoz, E. 1974. Towards an improved classification of the gymnotiform fishes by the use of the splanchnocranium characters. **Acta Biologica Jugoslavica**, 6: 15-25.
- Chardon, M. & de la Hoz, E. 1977. Remarques anatomiques et fonctionnelles à propos du suspensorium et de la série operculaire chez *Sternopygus macrurus* et *Egenmannia virescens* (Teleostei Gymnotoidei). **Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique**, 106: 177-191.
- Chen, W.; Lavoué, S. & Mayden, R.L. 2013. Evolutionary origin and early biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei). **Evolution**, 67: 2218-2239.
- Chippindale, P.T. & Wiens, J.J. 1994. Weighting, partitioning, and combining characters in phylogenetic analysis. **Systematic Biology**, 43: 278-287.
- Cox-Fernandes, C.; Nogueira, A. & Alves-Gomes, J.A. 2014. *Procerusternarchus pixuna*, a new genus and species of electric knifefish (Gymnotiformes: Hypopomidae, Microsternarchini) from the Negro River, South America. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 163: 95-118.
- Crampton, W.G.R. & Albert, J.S. 2003. Redescription of *Gymnotus coropinae* (Gymnotiformes, Gymnotidae), an often misidentified species of Neotropical electric fish, with notes on natural history and electric signals. **Zootaxa**, 348: 1-20.

- Crampton, W.G.R.; Lovejoy, N.R. & Albert, J.S. 2003. *Gymnotus ucamara*: a new species of Neotropical electric fish from the Peruvian Amazon (Ostariophysi: Gymnotidae), with notes on ecology and electric organ discharges. **Zootaxa**, 277: 1-18.
- Crampton, W.G.R.; Thorsen, D.H. & Albert, J.S. 2005. Three new species from a diverse, sympatric assemblage of the electric fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) in the lowland Amazon Basin, with notes on ecology. **Copeia**, 2005: 82-99.
- Crampton, W.G.R.; de Santana, C. D.; Waddell, J. C. & Lovejoy, N. R. A taxonomic revision of the Neotropical electric fish genus *Brachyhypopomus* (Ostariophysi: Gymnotiformes: Hypopomidae), with descriptions of 15 new species. **Neotropical Ichthyology**, 14(4):e150146.
- Datovo, A. & Bockmann, F.A. 2010. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. **Neotropical Ichthyology**, 8: 193-246.
- Datovo, A. & Castro, R.M.C. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoology**, 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.
- Datovo, A. & Vari, R.P. 2014. The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 171: 554-622.
- Datovo, A. in prep. Análise filogenética de caracteres fenotípicos: teoria e prática. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. 151 p.
- Dietz, P.A. 1914. Beitrage zur Kenntnis der Kiefer und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier, I. Die Kieferund Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygii. **Mitteilungen Stazione Zoologica Neapel**, 22: 99-162.

- Dimmick, W.W. & Larson, A. 1996. A molecular and morphological perspective on the phylogenetic relationships of the otophysan fishes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 6: 120-133.
- Diogo, R. & Chardon, M. 2000. Homologies among different adductor mandibulae sections of teleostean fishes, with special regard to catfishes (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Morphology**, 243: 193-208.
- Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2003. On the osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Liobagrus reini* Hilgendorf, 1878, with a discussion on the phylogenetic relationships of the Amblycipitidae (Teleostei: Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 133: 77-84.
- Diogo, R. 2004. **Morphological evolution, aptations, homoplasies, constraints, and evolutionary trends: catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution**. Boca Raton, CRC Press. 502p.
- Diogo, R.; Doadrio, I. & Vandewalle, P. 2008. Teleostean Phylogeny based on osteological and myological characters. **International Journal of Morphology**, 26: 463-522.
- Diogo, R.; Matthews, L.J. & Wood, B. 2012. A major reason to study muscle anatomy: myology as a tool for evolutionary, developmental, and systematic biology. **Biological Systems: Open Access**, 1(102): 2.
- Dutra, G.M. 2015. **Sistemática de Eigenmanniinae (Teleostei: Gymnotiformes: Sternopygidae)**. Tese (Doutorado em Biologia) - Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- Dutra, G.M.; Jerep, F.C.; Vari, R.P. & de Santana, C.D. 2015. The pseudotympanum in the Gymnotiformes (Teleostei, Ostariophysi, Otophysi): homology and evolution of a previously unexplored system in Neotropical electric fishes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 174: 114-129.
- Edgeworth, F.H. 1929. The development of some of the cranial muscles of ganoid fishes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character**, 217: 39-89.

- Elbassiouny, A.A.; Schott, R.K.; Waddell, J.C.; Kolmann, M.A.; Lehmberg, E.S.; Nynatten, A.V.; Crampton, W.G.R.; Chang, B.S.W. & Lovejoy, N.R. 2016. Mitochondrial genomes of the South American electric knifefishes (Order Gymnotiformes). **Mitochondrial DNA Part B**, 1: 401-403.
- Eldredge, N. & Cracraft, J. 1980. **Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative biology**. New York, Columbia University Press. 329p.
- Eschmeyer, W.N. & Fricke, R. 2017. **Catalog of Fishes: genera, species, reference**. Disponível: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>. Acesso em 2 jan. 2018.
- Evans, K.M.; Crampton, W.G.R. & Albert, J.S. 2017. Taxonomic revision of the deep channel electric fish genus *Sternarchella* (Teleostei: Gymnotiformes: Aptereronotidae), with descriptions of two new species. **Neotropical Ichthyology**, 15: 1-29.
- Farris, J. 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology**, 18: 374-385.
- Farris, J. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (Eds.). **Advances in Cladistics II**. New York, Columbia University Press. p. 7-36.
- Farris, J. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics**, 5: 417-419.
- Farris, J. 1990. Phenetics in camouflage. **Cladistics**, 6: 91-100.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, 125: 1-15.
- Fernandes, F.M.C.; Albert, J.S.; Daniel-Silva, M.D.F.Z.; Lopes, C.E.; Crampton, W.G.R. & Almeida-Toledo, L.F. 2005. A new *Gymnotus* (Teleostei: Gymnotiformes: Gymnotidae) from the Pantanal Matogrossense of Brazil and adjacent drainages: continued documentation of a cryptic fauna. **Zootaxa**, 933: 1-14.
- Ferraris, C.J.; de Santana, C.D. & Vari, R.P. 2017. Checklist of Gymnotiformes (Osteichthyes: Ostariophysi) and catalogue of primary types. **Neotropical Ichthyology**, 15: 1-44.

- Ferrer, J.; Wingert, J.M. & Malabarba, L.R. 2014. Description of a new species and phylogenetic analysis of the subtribe Cynopoecilina, including continuous characters without discretization (Cyprinodontiformes: Rivulidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 172: 846-866.
- Fink, S. & Fink, W. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 72: 297-353.
- Fink, S. & Fink, W. 1996. Interrelationships of Ostariophysan. In: Stiassny, M.L.; Parenti, L.R. & Johnson, D. (Eds.). **Interrelationships of fishes**. San Diego, Academic Press. p. 209-249.
- Freihofer, W.C. 1978. Cranial nerves of a percoid fish, *Polycentrus schomburgkii* (family Nandidae), a contribution to the morphology and classification of the order Perciformes. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences**, 128: 1-178.
- Gayet, M. & Meunier, F.J. 1991. Première découverte de Gymnotiformes fossiles (Pisces, Ostariophysii) dans le Miocene supérieur de Bolivie. **Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre**, 313: 471-476.
- Giribet, G. 2007. Efficient tree searches with available algorithms. **Evolutionary Bioinformatics Online**, 3: 341.
- Goloboff, P.A. & Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. **Cladistics**, 17: 26-34.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S.; Källersjö, M.; Oxelman, B. & Szumik, C.A. 2003. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics**, 19: 324-332.
- Goloboff, P.A.; Mattoni, C. & Quinteros, A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, 22: 589-601.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24: 774-786.
- Goloboff, P.A. & Catalano, S.A. 2010. Phylogenetic morphometrics (II): algorithms for landmark optimization. **Cladistics**, 27: 42-51.

- Goloboff, P.A. & Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, 32: 221-238.
- Gosline, W.A. 1986. Jaw muscle configuration in some higher teleostean fishes. **Copeia**, 1986: 705-713.
- Gosline, W.A. 1989. Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes. **Journal of Zoology**, 218: 649-661.
- Guiasu, R.C. & Winterbottom, R. 1993. Osteological evidence for the phylogeny of recent genera of surgeonfishes (Percomorpha, Acanthuridae). **Copeia**, 1993: 300-312.
- Hadley, A. 2009. **CombineZP: GNU public license software**. Disponível em <http://www.hadleyweb.pwp.blueyonder.co.uk/CZP/News.htm>.>. Acesso em 20 jan. 2017.
- Haines, R.W. 1937. The Posterior End of Meckel's Cartilage and Related Ossifications in Bony Fishes. **Journal of Cell Science**, 2: 1-38.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic systematics**. Urbana-Champaign, University of Illinois Press. 280p.
- Hilton, E.J.; Cox-Fernandes, C.; Sullivan, J.P.; Lundberg, J.G. & Campos-da-Paz, R. 2007. Redescription of *Orthosternarchus tamandua* (Boulenger, 1898) (Gymnotiformes, Apterontidae), with reviews of its ecology, electric organ discharges, external morphology, osteology, and phylogenetic affinities. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 156: 1-25.
- Ho, D. 2016. **Notepad++**. 7.5.3. ed. Disponível em <<https://notepad-plus-plus.org/>>. Acesso em 10 nov. 2017.
- Howes, J.G. 1983. Cranial muscles of loricioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). **Bulletin of the British Museum, Natural History, Zoology**, 45: 309-345.
- Hulen, K.G.; Crampton, W.G.R. & Albert, J.S. 2005. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical electric fish *Sternopygus* (Teleostei: Gymnotiformes). **Systematics and Biodiversity**, 3: 407-432.

- Huysentruyt, F.; Moerkerke, B.; Devaere, S. & Adriaens, D. 2009. Early development and allometric growth in the armoured catfish *Corydoras aeneus* (Gill, 1858). **Hydrobiologia**, 627: 45-54.
- Ivanyisky III, S.J. & Albert, J.S. 2014. Systematics and biogeography of Sternarchellini (Gymnotiformes: Apterontidae): Diversification of electric fishes in large Amazonian rivers. **Neotropical Ichthyology**, 12: 565-584.
- Koch, N.M; Soto, I.M. & Ramírez, M.J. 2015. First phylogenetic analysis of the family Neriidae (Diptera), with a study on the issue of scaling continuous characters. **Cladistics**, 31: 142-165.
- de la Hoz, E. & Chardon, M. 1984. Skeleton, muscles, ligaments and swim-bladder of a gymnotid fish, *Sternopygus macrurus* Bloch & Schneider (Ostariophysi: Gymnotoidei). **Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège**, 53: 9-53.
- Lambkin, C.L. 2004. Partitioned Bremer support localises significant conflict in bee flies (Diptera: Bombyliidae: Anthracinae). **Invertebrate Systematics**, 18: 351-360.
- Lambkin, C.L.; Lee, M.S.Y.; Winterton, S.L. & Yeates, D.K. 2002. Partitioned Bremer support and multiple trees. **Cladistics**, 18: 436-444.
- Lannoo, M.J.; Maler, L. & Tinner, B. 1989. Ganglion cell arrangement and axonal trajectories in the anterior lateral line nerve of the weakly electric fish *Apteronotus leptorhynchus* (Gymnotiformes). **Journal of Comparative Neurology**, 280: 331-342.
- Lannoo, M.J.; Maler, L. & Vischer, H.A. 1990. Development of the electrosensory nervous system of *Eigenmannia* (Gymnotiformes): II. The electrosensory lateral line lobe, midbrain, and cerebellum. **Journal of Comparative Neurology**, 294: 37-58.
- Lavoué, S.; Miya, M.; Inoué, J.G.; Saitoh, K.; Ishiguro, N.B. & Nishida, M. 2005. Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: implications for higher-level relationships within the Otocephala. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 37: 165-177.

Lundberg, J.G. & Mago-Leccia, F. 1986. A review of Rhabdolichops (Gymnotiformes, Sternopygidae), a genus of South American freshwater fishes, with descriptions of four new species. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 138: 53-85.

Lundberg, J.G. & Cox-Fernandes, C. 2007. A new species of South American ghost knifefish (Apteronotidae: Adontosternarchus) from the Amazon Basin. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 156: 27-37.

Mago-Leccia, F. 1978. Los peces de la familia sternopygidae de Venezuela, incluyendo una descripción de la osteología de Eigenmannia virescens y una nueva definición y clasificación del Orden Gymnotiformes. **Acta Científica Venezolana**, 29: 1-51.

Mago-Leccia, F. & Zareti, T.M. 1978. The taxonomic status of Rhabdolichops troscheli (Kaup, 1856), and speculations on gymnotiform evolution. **Environmental Biology of Fishes**, 3: 379-384.

Mago-Leccia, F. 1994. Electric fishes of the continental water of America: classification and catalogue of the electric fishes of the order Gymnotiformes (Teleostei: Ostariophysi), with descriptions of new genera and species. **Fundacion para el desarrollo de las Ciencias Fisicas, Matematicas y Naturales**, 29: 1-206.

Maldonado-Ocampo, J.A. & Albert, J.S. 2004. Gymnotus ardilai: a new species of Neotropical electric fish (Ostariophysi: Gymnotidae) from the Rio Magdalena Basin of Colombia. **Zootaxa**, 759: 1-10.

Maldonado-Ocampo, J.A.; López-Fernández, H.; Taphorn, D.C.; Bernard, C.R.; Crampton, W.G.R. & Lovejoy, N.R. 2014. Akawaio penak, a new genus and species of Neotropical electric fish (Gymnotiformes, Hypopomidae) endemic to the upper Mazaruni River in the Guiana Shield. **Zoologica Scripta**, 43: 24-33.

Maxime, E.L. & Albert, J.S. 2009. A new species of Gymnotus (Gymnotiformes: Gymnotidae) from the Fitzcarrald Arch of southeastern Peru. **Neotropical Ichthyology**, 7: 579-585.

Miyake, T.; McEachran, J.D. & Hall, B.K. 1992. Edgeworth's legacy of cranial muscle development with an analysis of muscles in the ventral gill arch region of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). **Journal of Morphology**, 212: 213-256.

- Nakatani, M.; Miya, M.; Mabuchi, K.; Saitoh, K. & Nishida, M. 2011. Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaean origin and Mesozoic radiation. **BMC Evolutionary Biology**, 11: 177.
- Nelson, G. & Platnick, N. 1981. **Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance**. New York, Columbia University Press. 567p.
- Ortí, G. & Meyer, A. 1996. Molecular evolution of ependymin and the phylogenetic resolution of early divergences among euteleost fishes. **Molecular Biology and Evolution**, 13: 556-573.
- Ortí, G. & Meyer, A. 1997. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. **Systematic Biology**, 46: 75-100.
- Osse, J.W.M. 1969. Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): an electromyographic study. **Netherlands Journal of Zoology**, 19: 289-392.
- Peixoto, L.A.W.; Dutra, G.M. & Wosiacki, W.B. 2015. The electric glass knifefishes of the *Eigenmannia trilineata* species-group (Gymnotiformes: Sternopygidae): monophyly and description of seven new species. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 175: 384-414.
- Peixoto, L.A.W. & Wosiacki, W.B. 2016. *Eigenmannia besouro*, a new species of the *Eigenmannia trilineata* species-group (Gymnotiformes: Sternopygidae) from the rio São Francisco basin, northeastern Brazil. **Zootaxa**, 4126: 262-270.
- Peña, C.; Wahlberg, N.; Weingartner, E.; Kodandaramaiah, U.; Nylin, S.; Freitas, A.V.L & Brower, A.V.Z. 2006. Higher level phylogeny of Satyrinae butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) based on DNA sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 40: 29-49.
- de Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7: 367-394.
- de Pinna, M.C.C.; Ferraris, C.J. & Vari, R.P. 2007. A phylogenetic study of the neotropical catfish family Cetopsidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Siluriformes), with a new classification. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 150: 755-813.

- Py-Daniel, L.H.R. & Cox-Fernandes, C. 2005. Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. **Acta Amazonica**, 35: 97-110.
- Rae, T.C. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. **Cladistics**, 14: 221-228.
- Richer-de-Forges, M.M.; Crampton, W.G.R. & Albert, A.S. 2009. A new species of *Gymnotus* (Gymnotiformes, Gymnotidae) from Uruguay: description of a model species in neurophysiological research. **Copeia**, 2009: 538-544.
- Ridewood, W.G. 1904. On the cranial osteology of the clupeoid fishes. **Journal of Zoology**, 74: 448-493.
- Sabaj, M.H. 2016. **Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: an Online Reference**. 6.5. v. Disponível em <<http://www.asih.org/>>. Acesso em 1 nov. 2017.
- Saitoh, K.; Miya, M.; Inoué, J.G.; Ishiguro, N.B. & Nishida, M. 2003. Mitochondrial genomics of ostariophysan fishes: perspectives on phylogeny and biogeography. **Journal of Molecular Evolution**, 56: 464-472.
- de Santana, C.D. & Vari, R.P. 2009. The South American electric fish genus *Platyurosternarchus* (Gymnotiformes: Apterontidae). **Copeia**, (2009): 233-244.
- de Santana, C.D. & Vari, R.P. 2010. Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus* (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes); phylogenetic and revisionary studies. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 159: 223-371.
- de Santana, C.D.; Vari, R.P. & Wosiacki, W.B. 2013. The untold story of the caudal skeleton in the electric eel (Ostariophysi: Gymnotiformes: Electrophorus). **PLoS One**, 8(7): e68719.
- Schuh, R.T. & Brower, A.V.Z. 2009. **Biological systematics: principles and applications**. 2. ed. Ithaca, Cornell University Press. 328p.
- Springer, V.G. & Johnson, G.D. 2000. Use and advantages of ethanol solution of alizarin red S dye for staining bone in fishes. **Copeia**, 2000: 300-301.

- Starks, E.C. 1916. **The sesamoid articular: a bone in the mandible of fishes**. Stanford, Stanford University Press. 48p.
- Swofford, D.L. & Maddison, W.P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. **Mathematical Biosciences**, 87: 199-229.
- Tagliacollo, V.A.; Bernt, M.J.; Craig, J.M.; Oliveira, C. & Albert, J.S. 2016. Model-based total evidence phylogeny of Neotropical electric knifefishes (Teleostei, Gymnotiformes). **Molecular phylogenetics and evolution**, 95: 20-33.
- Takahasi, N. 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. **Journal of Morphology**, 40: 1-109.
- Taylor, W.R. & Dyke, G.C,V. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, 9: 107–109.
- Triques, M.L. 1993. Filogenia dos gêneros de Gymnotiformes (Actinopterygii, Ostariophysi), com base em caracteres esqueléticos. **Comunicações do Museu de Ciências de PUCRS, Série Zoologia**, 6: 85-130.
- Triques, M.L. 1996. *Eigenmannia vicentespelaea*, a new species of cave dwelling electrogenic neotropical fish (Ostariophysi: Gymnotiformes: Sternopygidae). **Revue Française d'Aquariologie**, 23: 1-4.
- Triques, M.L. 2005. Análise cladística dos caracteres de anatomia externa e esquelética de Apterodontidae (Teleostei: Gymnotiformes). **Lundiana**, 6: 121-149.
- Triques, M.L. 2011. *Apterodontus acidops*, new species of long snouted electric fish (Teleostei: Gymnotiformes: Apterodontidae) from the upper rio Paraná basin in Brazil, with a key to the apterodontid species from the area. **Vertebrate Zoology**, 61: 299-306.
- Vari, R.P.; de Santana, C.D. & Wosiacki, W.B. 2012. South American electric knifefishes of the genus *Archolaemus* (Ostariophysi, Gymnotiformes): undetected diversity in a clade of rheophiles. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 165: 670-699.
- Vetter, B. 1878. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. II Theil. **Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft**, 12: 431-550.

Vischer, H.A.; Lannoo, M.J. & Heiligenberg, W. 1989. Development of the electrosensory nervous system in *Eigenmannia* (Gymnotiformes): I. The peripheral nervous system. **Journal of Comparative Neurology**, 290: 16-40.

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: 1-130.

Weitzman, S.H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. **Stanford Ichthyological Bulletin**, 8: 1-77.

Wheeler, W.C. 2012. **Systematics: a course of lectures**. Chichester, John Wiley & Sons. 446p.

Wiley, E.O. & Lieberman, B.S. 2011. **Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics**. 2. ed. Hoboken, Wiley-Blackwell. 432p.

Winterbottom, R. 1974a. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 125: 225-317.

Winterbottom, R. 1974b. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology. **Smithsonian Contributions to Zoology**, 155:1-201.

CAPÍTULO II

**A MUSCULATURA CEFÁLICA DE SILURIFORMES (TELEOSTEI;
OSTARIOPHYSI): HOMOLOGIAS, NOMENCLATURA REVISADA E
INFERÊNCIA FILOGENÉTICA**

RESUMO

Siluriformes é uma das ordens mais diversas de Ostariophysi, com 40 famílias, 490 gêneros e mais de 3.700 espécies, com a sua maior diversidade estimada para as Américas, com pouco mais de 2.000 espécies. Este grupo é considerado o táxon morfológicamente mais diverso de Ostariophysi, sendo explorada em diversos estudos que direcionaram esforços majoritariamente para aspectos da osteologia e anatomia externa, apesar do número expressivo de contribuições na miologia, alocando os Siluriformes entre as ordens de peixes que mais recebeu contribuições nesta área. Apesar dos esforços para a compreensão da anatomia miológica em bagres, a ausência de padronização nomenclatural da miologia facial ainda compreende um dos maiores hiatos nos estudos anatômicos em peixes neotropicais, fato que impede o emprego desta importante fonte de dados em estudos cladísticos de amplo espectro. Deste modo, o presente estudo objetivou a descrição da miologia facial dos principais representantes de Siluriformes, que serviram como base para a padronização nomenclatural deste complexo anatômico. Para tanto, a análise descritiva foi fundamentada em 126 espécimes, representando 124 espécies de 39 famílias (além de *Conorhynchos- Incertae Sedis*) de Siluriformes, que serviu como base para a confecção da lista sinonímica que contempla 215 nomes aplicados aos 44 músculos da face aqui reconhecidos. Adicionalmente, inferências sobre a homologia de músculos característicos em bagres são apresentadas, a exemplo do músculo anteriormente nomeado como “*retractor tentaculi*”, que sintetiza, na verdade, sete componentes miológicos distintos. Mediante análises descritivas da miologia facial e padronização nomenclatural, foi possível detectar variações filogeneticamente informativas, que foram sintetizadas em 67 caracteres discretos e concatenados com uma base de dados fenotípicos previamente proposta. A hipótese de relacionamento filogenético resultante da análise concatenada apresenta grande concordância com proposições prévias, como o posicionamento de Diplomystidae, Cetopsidae e o monofiletismo de alguns subgrupos, à exemplo de Amphiliidae + Loricarioidei e Doradoidea. Outros resultados são discordantes com alguns estudos, como o parafiletismo de Sisoroidea. Como resultados adicionais da análise, recuperou-se Lacantuniidae como grupo-irmão de Auchenoglanididae + Malapteruridae, fomentado a hipótese de um elemento biogeográfico Afro-mesoamericana outrora proposta. Adicionalmente, *Heteropneustes* foi recuperado como um subgrupo de Clariidae e *Kryptoglanis* como um ramo interno de Siluridae, sugerindo

a sinonímia de Heteropneustidae em Clariidae e Kryptoglanididae com Siluridae. Finalmente, análises filogenéticas simulando o “*retractor tentaculi*” como um músculo único foram implementadas e os resultados demonstraram que o sinal filogenético ainda permite a inferência da não-homologia entre os diferentes “*retractor tentaculi*”, uma vez que a distribuição deste caráter corresponde à reversões e reaquisições em diferentes subgrupos de Siluriformes.

1. INTRODUÇÃO

Conhecidos popularmente por “bagres”, “peixes-gatos”, “candirus” ou “cascudos”, os representantes de Siluriformes representam uma em cada 20 espécies de vertebrados (Nelson, 1994; Hardman, 2005), compondo uma das ordens mais diversas de Ostariophysi, com 40 famílias, 490 gêneros e mais de 3.700 espécies (Nelson, 2016; Eschemeyer & Fong, 2017). Este importante grupo de peixes apresenta sua maior diversidade nas Américas, onde existem pouco mais de 2.000 espécies (Ferraris, 2007; Nelson, 1994; 2016). Os Siluriformes são majoritariamente dulcícolas, excetuando-se Ariidae e Plotosidae, que são em sua maioria de ambientes marinhos, e algumas espécies estuarinas de Aspredinidae e Auchenipteridae (de Pinna, 1998; Nelson, 2016).

Os Siluriformes compõem um grupo monofilético (Arratia, 1987; de Pinna, 1993, 1998; Fink & Fink, 1981, 1996; Soitoh *et al.*, 2003; Sullivan *et al.*, 2006) com ampla variação de hábitos e características fisiológicas, abrangendo táxons lepidófagos ou hematófagos e espécies capazes de gerar descargas elétricas de até 400 V (Burgess, 1989; Baskin, 1973; de Pinna, 1992). A ordem apresenta espécies miniaturas (*sensu* Weitzman & Vari, 1988), como representantes de Scoloplacidae com no máximo 20 mm em espécimes maduros (Schaefer, 1990), até outras que podem ultrapassar 2 m, a exemplo de determinadas espécies de Pimelodidae, Pangasiidae e Siluridae (Burgess, 1989; de Pinna, 1993).

Esta diversidade de hábitos, em associação à capacidade de ocupação dos mais diversos ambientes, reflete a alta diversidade anatômica exibida em Siluriformes, que pode ser considerado o grupo morfologicamente mais diverso de Ostariophysi (Howes, 1989a, b). Esta diversidade foi explorada em diversos estudos (*e.g.* Adams, 1940; Bamford, 1948; Alexander, 1964; Lundberg & Baskin, 1969; Datta *et al.*, 1975; Arratia, 1982, 1990, 1992; Kobayakawa, 1992; Arratia & Huaquín, 1995; Devarere *et al.*, 2001; Diogo *et al.*, 2001), que direcionaram esforços majoritariamente para aspectos da osteologia e anatomia externa. A ênfase nestas fontes de dados permeia inclusive estudos cladísticos implementados em Siluriformes, desde grupos menos inclusivos (*e.g.* Lundberg, 1970; Schaefer, 1990; Bockmann, 1998; Reis, 1998) até a ordem inteira (*e.g.* Mo, 1991; de Pinna, 1993; Britto, 2002). Este cenário é explicado, em parte, pelo desenvolvimento e aprimoramento das técnicas de diafanização e coloração dos elementos ósseos e cartilagosos, que forneceu acesso facilitado a estas fontes de dados em peixes de pequeno porte (Datovo, 2006).

A busca por fontes de informações diferenciais na morfologia de bagres pontualmente contemplou outras artes da anatomia, como a linha lateral (Adriaens *et al.*, 1997), bexiga natatória (Bridge & Chardon, 1889, 1892, 1893; Marцениuk & Birindelli, 2010), órgãos respiratórios acessórios (*e.g.* Dobbin, 1941; Munshi, 1961), sistema nervoso (*e.g.* Herrick, 1901; Atema, 1971; Lundberg, 1982, Tong & Finger, 1983; Rosa *et al.*, 2014; Abrahão & Shibatta, 2015) ou morfologia glandulares (*e.g.* Sneed & Clemens, 1963). Os trabalhos direcionados para a miologia, apesar de proporcionalmente escassos, são superados em número somente pelos estudos osteológicos.

A miologia compreende o segundo complexo anatômico mais investigado em peixes (Datovo & Bockmann, 2010) e apesar das dificuldades relacionadas à aquisição de material, preparo e dissecções miológicas com danos permanentes ao material discutidas em outras contribuições (Borden, 1999; Datovo & Bockmann, 2010; Diogo *et al.*, 2012; Datovo & Vari, 2014), as informações oriundas da musculatura de peixes têm sido consideradas como extremamente relevantes para a compreensão da evolução de vários grupos (*e.g.* Howes, 1983a, b; Winterbottom, 1974a, b; Datovo & Bockmann, 2010; Wiley & Johnson, 2010; Datovo & Castro, 2012; Diogo *et al.*, 2012).

Juge (1898) foi um dos primeiros estudos voltados para a musculatura em bagres. Neste trabalho, o autor descreve a musculatura cefálica, dos flancos e de algumas nadadeiras de *Silurus glanis* Linnaeus, 1758. Outro importante estudo inicial para a musculatura de Siluriformes foi proporcionado por Reichel (1927), que corresponde à um amplo estudo anatômico de *Phreatobius cisternarum* Goeldi, 1905 e incluiu descrições do *adductor mandibulae* e notas sobre suas condições potencialmente exclusivas na ordem. Em outro estudo pioneiro, Eaton (1948) descreve a anatomia cefálica de *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) e em suas descrições apresentou características morfofuncionais da musculatura facial desta espécie, incluindo considerações biomecânicas sobre a movimentação dos barbilhões e influências mecânicas desempenhadas por determinados músculos. Posteriormente, como um outro importante estudo miológico implementado em bagres, Munshi (1960) descreve e ilustra a miologia craniana de *Sperata aor* (Hamilton, 1822), além de outras ordens de peixes.

Em um interessante estudo da morfologia de Siluriformes, Alexander (1965) reporta aspectos anatômicos gerais dos denominados “unspecialized catfish”, como

estruturas associadas ao aparato weberiano e os espinhos da nadadeira peitoral. Este autor refere-se à táxons de algumas famílias (e.g. Loricariidae, Malapteruridae e Siluridae) como “specialized catfish” e apresenta elucubrações sobre um músculo até então ignorado para Loricariidae, nomeado como “*retractor premaxillae*”. Adicionalmente, Alexander (1965) analisou aspectos biomecânicos, como a movimentação dos dentes pré-maxilares em direção posterior causada pela contração do “*retractor premaxillae*”, indispensáveis para o processo de raspagem de algas dos substratos em Loricariidae.

Entre os trabalhos primariamente descritivos, Jayaram & Singh (1982) descreveram a musculatura craniana de Bagridae, incluindo ilustrações em diferentes planos da miologia cefálica dos subgrupos da família. Os autores indicam *Rita* Bleeker, 1853 como grupo-irmão dos demais Bagridae utilizando como base caracteres da miologia (e.g. presença do músculo “*retractor tentaculi*”). Apesar de seu trabalho não utilizar a metodologia cladística, esta proposição foi corroborada em proposições filogenéticas posteriores (Mo, 1991). Similarmente, Shelden (1937) e Royero (1987) descrevem as estruturas miológicas e osteológicas associadas à cintura pélvica e nadadeira peitoral, respectivamente, e compreendem dois dos mais completos trabalhos implementados na musculatura de nadadeiras em Siluriformes. Estudos primariamente descritivos também foram direcionados para a descrição de alguns gêneros (e.g. Huysentruyt *et al.*, 2007; Crop *et al.*, 2013) ou para categorias taxonômicas superiores, como famílias (Stix, 1956; Arce, 2015) ou subfamílias (Sarmiento-Soares & Porto, 2006).

As contribuições de J. Howes em Siluriformes merecem comentários detalhados. Um dos mais relevantes estudos sobre a musculatura craniana em bagres na década de 80, Howes (1983a) descreveu a musculatura laterodorsal da cabeça de representantes de Loricarioidea. Com base nas informações obtidas, este autor apresentou uma hipótese de relacionamento filogenético para Loricariidae, além de evidências para seu relacionamento próximo com Astroblepidae. É um dos primeiros estudos que se fundamentaram majoritariamente em miologia para inferência cladística em Siluriformes. Howes (1983b) evidencia a problemática da morfologia de Siluriformes e com base em evidências miológicas da face e do globo ocular apresenta considerações sobre o posicionamento filogenético de *Hypophthalmus* Cuvier, 1929 na ordem. Além destas contribuições para a miologia de Siluriformes, Howes é um dos primeiros autores

a adereçar atenção para a homologia do enigmático “*retractor tentaculi*” com base em uma vasta amostragem de Siluriformes.

Após pouco menos de 30 anos da principal contribuição sobre musculatura em bagres apresentada por Howes (1983a, b), Datovo & Bockmann (2010) fornecem um dos mais relevantes estudos anatômicos dirigidos aos Siluriformes neotropicais. Esta contribuição descreve e ilustra detalhadamente a musculatura laterodorsal da cabeça de Nematogenyidae e Trichomycteridae e propõe um cladograma resultante da análise de 36 caracteres oriundos da musculatura facial. Um aspecto interessante dos resultados de Datovo & Bockmann (2010) é que boa parte das hipóteses de relacionamentos derivadas da análise miológica são congruentes com a maioria das hipóteses resultantes de análises de outros conjuntos anatômicos.

Estudos sobre o desenvolvimento ontogenético da musculatura de bagres compreendem uma importante fonte de informação. Este é o caso dos estudos sobre Clariidae (e.g. Adriaens & Varres, 1996, 19997; Adriaens, 1998) que proporcionaram descrições e ilustrações detalhadas sobre as diferenciações dos músculos, principalmente cranianos. Com relação a representantes neotropicais, a ontogenia da musculatura foi investigada em Hyusentruij *et al.*, (2009) e Geenrickx *et al.* (2009). Neste último, os autores reportam o desenvolvimento ontogenético dos músculos de Loricariidae e Callichthyidae que atuam na movimentação dos barbilhões maxilares e discutem a homologia entre estes componentes miológicos. O trabalho inclui uma nova proposição nomenclatural miológica para Loricariidae. Recentemente, um estudo inédito aborda a anatomia comparada da miologia em um contexto ecológico (Geenrickx & Kegel, 2014). Estes autores apresentam discussões sobre a convergência anatômica relacionada à fixação e raspagem do substrato nos Loricariidae, Astroblepidae e Mochokidae, e descreveram algumas modificações morfológicas na miologia facial que possivelmente otimizam a ocupação de nichos similares em ambientes neotropical e afro-tropical.

Outros autores apresentam importantes considerações sobre a biomecânica miológica em Siluriformes. Gosline (1975) descreveu características intrínsecas ao mecanismo palatino-maxilar de bagres relacionados à movimentação dos barbilhões maxilares. Apesar do objetivo puramente funcional, é importante salientar que Gosline (1975) refere-se ao *extensor tentaculi*, músculo exclusivo de Siluriformes responsável pela movimentação do barbilhão maxilar via autopalatino, como “palatine

part of *M. adductor arcus palatini*” e aparentemente reconhece a homologia entre o músculo posteriormente nomeado como *extensor tentaculi* e o *adductor arcus palatini*, fornecendo a base para concepções de autores subsequentes (e.g. Geerinckx *et al.*, 2009).

Schaefer & Lauder (1986) abordaram os processos e mecanismos de morfologia funcional direcionados à alimentação nas espécies de Callichthyidae, Astroblepidae e Loricariidae. Neste estudo, os autores proporcionaram interessantes discussões sobre as novidades evolutivas exibidas pelos representantes de Loricarioidea, além das inferências sobre modificações estruturais e funcionais sobre alguns elementos ósseos e miológicos deste grupo. Em suma, o epicentro deste trabalho é uma ampla discussão sobre os elementos morfológicos envolvidos no mecanismo de alimentação de Loricarioidea e, principalmente, o mapeamento dessas modificações dentro de um contexto cladístico, com descrições pontuais da musculatura dos Loricarioidea. Recentemente, a biomecânica envolvida no processo de mordedura de algumas espécies de Clariidae e seus componentes miológicos também foi foco de estudos sobre possíveis relações entre incremento de eficiência e anatomia (e.g. Adriaens *et al.* 2001; Devaere *et al.*, 2001; Herrel *et al.*, 2002).

Apesar dos esforços mencionados, estudos cladísticos baseados em caracteres miológicos em Siluriformes ainda permanecem escassos a despeito de seu potencial para a compreensão de relacionamentos evolutivos (Borden, 1994). Caracteres oriundos da musculatura correspondem a uma média de 7.9% em uma amostra dos estudos de inferência filogenética a partir de dados fenotípicos em Siluriformes (Howes, 1983a; Schaefer, 1990; Mo, 1991; de Pinna, 1993, 1996; Bornbusch, 1995; Bockmann, 1998; Britto, 2003; Diogo, 2004; Birindelli, 2014). Estes números são ínfimos se comparados à relevância dos sinais filogenéticos na musculatura já detectados (Borden, 1994; Howes, 1983a, b; Wiley & Johnson, 2010; Datovo & Bockmann, 2010).

A escassez de caracteres ou estudos direcionados para a miologia não é apenas resultado de negligência temática, mas também de uma persistente confusão nomenclatural que permeia a miologia de diversos grupos de peixes. Recentemente, Datovo & Vari (2013; 2014) direcionaram esforços para a padronização da nomenclatura do *adductor mandibulae* e estruturas associadas em Teleostei. Os autores reportaram as inferências de homologias entre os componentes miológicos do *adductor mandibulae* e teceram considerações sobre a utilização de sistemas alfanuméricos na

nomenclatura miológica outrora advogada em outros estudos (*e.g.* Diogo & Chardon, 2000; Gosline, 1989; Wu & Shen, 2004). Como resultado, propuseram uma nomenclatura padronizada com base em inferências de homologia aplicável para Teleostei. No que concerne especificamente a musculatura de Siluriformes, Datovo & Vari (2014) descreveram a musculatura mandibular de dois representantes da ordem (*Nematogenys inermis* e *Silurichthys hasseltii*), além de apresentarem uma lista sinonímica da nomenclatura aplicada para o *adductor mandibulae* na ordem. Certamente, a lista sinonímica para o *adductor mandibulae* de Siluriformes apresentada em Datovo & Vari (2014) é um grande avanço para o entendimento da anatomia miológica.

Apesar dos recentes esforços supracitados para a padronização nomenclatural miológica do *adductor mandibulae*, um grande hiato ainda permeia o conhecimento da miologia em Siluriformes. Parte considerável das contribuições voltadas à musculatura de bagres foram produzidas entre o fim da década de 90 e meados dos anos 2000 (Diogo *et al.*, 1999; Diogo & Chardon, 2000; Diogo *et al.*, 2001; Diogo *et al.*, 2002a, b; Diogo & Vandewalle, 2003a; Diogo *et al.*, 2003a, b, c, d, e; Diogo, 2004; Diogo *et al.*, 2004a, b, c, d; Diogo, 2005; Diogo & Bills, 2006; Diogo *et al.*, 2006a, b; Diogo, 2007a, b; Oliveira *et al.*, 2001, 2002). Estas contribuições ocuparam-se, principalmente, em descrever a musculatura laterodorsal e ventral da cabeça e da nadadeira peitoral, e colocam Siluriformes entre os grupos de Teleostei com o maior número de contribuições miológicas, apesar da problemática que envolve a acurácia destes estudos (Datovo & Vari, 2013; 2014; Arce, 2015).

Portanto, apesar de representar um dos grupos de Teleostei que recebeu o maior número de contribuições sobre a miologia, a ausência de padronização nomenclatural da miologia facial de Siluriformes ainda compreende um dos maiores hiatos nos estudos anatômicos em peixes neotropicais, condição que reflete diretamente a pouca utilização desta importante fonte de dados em estudos cladísticos de amplo espectro. Mediante o exposto, os objetivos primários do presente estudo compreenderam: I) a descrição e ilustração da musculatura dorsolateral da cabeça dos principais representantes de Siluriformes; II) inferência e discussões sobre a homologia entre os componentes miológicos da face da ordem; III) padronização nomenclatural da musculatura facial fundamentada na confecção da lista sinonímica resultante de uma extensa revisão bibliográfica em concomitância à análises comparativas dos mesmos táxons estudados

em contribuições prévias, quando possível. Adicionalmente, as discussões sobre homologia entre os componentes miológicos e padronização nomenclatural forneceram base para a proposição de caracteres oriundos da musculatura facial de Siluriformes, que foram analisados dentro de uma análise de parcimônia global em conjunto com uma matriz de dados fenotípicos previamente proposta (Britto, 2002), objetivando o mapeamento do sinal filogenético a partir dos dados da miologia em Siluriformes.

6. CONCLUSÃO

O presente estudo ocupou-se em reestruturar e reformular o conhecimento da musculatura facial dos Siluriformes, apresentando descrições para os principais representantes dos subgrupos da ordem, que serviram como base para a padronização nomenclatural dos componentes miológicos da face. Espera-se que, com os esforços aqui implementados, outros estudos voltados à miologia sejam confeccionados e que abordem não apenas aspectos puramente descritivos, mas sim de desenvolvimento ontogenético, principalmente com o intuito de testar as hipóteses de homologia aqui propostas.

Apesar das proposições de caracteres oriundos da miologia facial, ressalta-se que estes caracteres correspondem apenas à uma fração do que pode potencialmente ser extraído da musculatura e estudos adicionais objetivando explorar outros complexos miológicos (*e.g.* musculatura branquial) podem elucidar relacionamentos ainda obscuros na ordem, como o posicionamento de Ictaluridae, Phreatobiidae, *Conorhynchos*, entre outros. Adicionalmente, espera-se que as inferências cladísticas aqui apresentadas inspirem a busca por caracteres em outras fontes de informações morfológicas (*e.g.* neuroanatomia, inervação, estrutura gonadal), tendo em vista a quantidade expressiva de sinais filogenéticos inéditos que foram extraídos a partir de uma fonte não tradicional de caracteres. Seguramente, os esforços implementados na busca de novas fontes de informações na morfologia ultrapassam, e muito, os praticados nas fontes tradicionais de caracteres (*e.g.* osteologia e anatomia externa). Porém, ressalta-se que antes do advento das técnicas de coloração de ossos e cartilagens, parte considerável das inferências eram majoritariamente baseadas em suposições a partir da anatomia externa e mediante os esforços implementados na osteologia, novas e consistentes proposições foram apresentadas, constituindo, até hoje, o epicentro do conhecimento morfológico e sistemático em peixes. Finalmente, a osteologia, anatomia externa e miologia

compreendem apenas uma fração da diversidade morfológica, tornando a busca por novas informações fundamentais para a elucidação dos relacionamentos evolutivos em Siluriformes.

6. REFERÊNCIAS

- Abrahão, V.P. & Shibatta, O.A. 2015. Gross morphology of the brain of *Pseudopimelodus bufonius* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes: Pseudopimelodidae). **Neotropical Ichthyology**, 13(2): 255-264.
- Adams, L.A. 1919. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. **Annals of the New York Academy of Sciences**, 28: 51-166.
- Adams, L.A. 1940. Some characteristic otoliths of American Ostariophysi. **Journal of Morphology**, 66: 497-527.
- Adriaens, D.; Verraes, W. & Taverne, L. 1997. The cranial lateral-line system in *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Siluroidei: Clariidae): morphology and development of canal related bones. **European Journal of Morphology**, 35(3): 181-208
- Adriaens, D.; Baskin, J.N. & Coppens, H. 2010. Evolutionary morphology of trichomycterid catfishes: about hanging on and digging in. *In*: Nelson, J.S.; Schultze, H.P. & Wilson, M.V.H. (Eds.). **Origin and phylogenetic interrelationships of Teleosts**. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil. p. 337-362.
- Alexander, R.McN. 1964. The structure of the Weberian apparatus in the Siluriformes. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 142(3): 419-440.
- Alexander, R.McN. 1964. Adaptation in the skull and cranial muscles of South American characinoid fish. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 45: 169-190.
- Alexander, R.McN. 1965. Structure and function of the catfish. **Journal of Zoology**, 148: 88-152.
- Arce, M.A. 2015. Mandibular, hyoid and pectoral musculature of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 164(1): 229-277.
- Arratia, G. 1982. Esqueleto caudal de peces Siluriformes y sus tendencias evolutivas

(Diplomystidae y Trichomycteridae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago**, 39: 49-61

Arratia, G. 1987. Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. **Bonner Zoologische Monographien**, 24: 1-120

Arratia, G. 1990. Development and diversity of the suspensorium of trichomycterids and comparison with loricarioids (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Morphology**, 205: 193-218

Arratia, G. 1992. Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. **Bonner Zoologische Monographien**, 32: 1-149.

Arratia, G. & Huaquín, L. 1995. Morphology of the lateral line system and of the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. **Bonner Zoologische Monographien**, 36: 5-110

Atema, J. 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). **Brain Behavior and Evolution**, 4: 273-294.

Bamford, T. W. 1948. The cranial development of *Galeichthys felis*. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 118(2): 364-391.

Baskin, J.N. 1973. **Structure and relationship of the Trichomycteridae**. Tese (Doutorado em Biologia) - City University of New York, New York.

Birindelli, J.L. 2014. Phylogenetic relationships of the South American Doradoidea (Ostariophysi: Siluriformes). **Neotropical Ichthyology**, 12(3): 451-564.

Bockmann, F.A. 1998. **Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros**. 1. vol. Tese (Doutorado em Biologia) - Universidade de São Paulo, São Paulo.

Borden, W. C. 1999. Comparative myology of the unicornfishes *Naso* (Acanthuridae, Percomorpha), with implications for phylogenetic analysis. **Journal of Morphology**, 239(2): 191-224.

Bornbusch, A.H. 1995. Phylogenetic relationships within the Eurasian catfish family Siluridae (Pisces: Siluriformes), with comments on generic validities and biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 115: 1-46.

Bridge, T.W. & Haddon, A.C. 1889. Contributions to the anatomy of fishes. I. The air bladder and Weberian ossicles in the Siluridae. **Proceedings of the Royal Society of London**, 46: 309-328.

Bridge, T.W. & Haddon, A.C. 1892. Contributions to the anatomy of fishes. II. The air bladder and Weberian ossicles in the Siluridae. **Proceedings of the Royal Society of London**, 52: 139-157.

Bridge, T.W. & Haddon, A.C. 1893. Contribution to the anatomy of fishes. Part II. The air-bladder and Weberian ossicles in the siluroid fishes. Philos. **Proceedings of the Royal Society of London**, 184: 65-334.

Britto, M.R. 2002. **Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase na posição da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysi)**. Tese (Doutorado em Biologia) – Universidade de São Paulo, São Paulo.

Britski, H.A. 1972. **Sistemática e evolução dos Auchenipteridae e Ageneiosidae (Teleostei, Siluriformes)**. Tese (Doutorado em Biologia) - Universidade de São Paulo, São Paulo.

Britz, R.; Kakkassery, F. & Raghavan, R. 2014. Osteology of *Kryptoglanis shajii*, a stygobitic catfish (Teleostei: Siluriformes) from Peninsular India with a diagnosis of the new family Kryptoglanidae. **Ichthyological Exploration of Freshwater**, 24(3): 193-207.

Brower, A.V.Z., de Pinna, M.C.C. 2012. Homology and errors. **Cladistics**, 28: 529-538.

Brower AVZ, de Pinna MCC. 2014. About nothing. **Cladistics**, 30(3): 330-336.

Burgess, W.E. 1989. **An Atlas of Freshwater and Marine Catfishes: a Preliminary Survey of the Siluriformes**. New Jersey, T.F.H. Publications. 784p.

Cabuy, E.; Adriaens, D.; Verraes, W. & Teugels, G.G. 1999. Comparative study on the cranial morphology of *Gymnallabes typus* (Siluriformes: Clariidae) and their less anguilliform relatives, *Clariallabes melas* and *Clarias gariepinus*. **Journal of Morphology**, 240: 169-194.

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

Chardon, M. 1968. Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. **Annales du Musée Royal de L'Afrique Centrale**, 169:1-273.

Chen, W.; Lavoué, S. & Mayden, R.L. 2013. Evolutionary origin and early biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei). **Evolution**, 67: 2218-2239.

Curran, D.J. 1989. Phylogenetic relationships among the catfish genera of the family Auchenipteridae (Teleostei: Siluroidea). **Copeia**, 1989: 408-419.

Datovo, A. 2006. **Miologia cefálica e filogenia de Nematogenyidae e Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidea)**. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

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

Datovo, A. & Castro, R.M.C. 2012. Anatomy and evolution of the mandibular, hyopalatine, and opercular muscles in characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoology**, 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.

Datovo, A. & Vari, R.P. 2014. The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthyes: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 171: 554-622.

Datovo, A. *in prep.* Análise filogenética de caracteres fenotípicos: teoria e prática. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. 151 p.

Datta, N.C.; Saha, A.K. & Baidya, A. 1975. Comparative study of osteocranium and Weberian apparatus of *Clarias batrachus* (Linn.) and *Heteropneustes fossilis* (Bl.) (Pisces). **Zoologischer Anzeiger**, 195(5-6): 374-386

Crop, W.; Pauwels, E.; Van Hoorebeke, L. & Geerinckx, T. 2013. Functional Morphology of the Andean Climbing Catfishes (Astroblepidae, Siluriformes): Alternative Ways of Respiration, Adhesion, and Locomotion using the Mouth. **Journal of Morphology**, 274: 1164-1179.

de Pinna, M.C.C. 1989. A new sarcoglanidine catfish, phylogeny of its subfamily, and an appraisal of the phyletic status of the Trichomycterinae (Teleostei, Trichomycteridae). **American Museum Novitates**, 3050: 1-39.

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

de Pinna, M.C.C. 1992. A new subfamily of Trichomycteridae (Teleostei, Siluriformes), lower loricarioid relationships and a discussion on the impact of additional taxa for phylogenetic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 106(3): 175-229.

de Pinna, M.C.C & Ferraris, C. 1992. Review of "Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) with a Hypothesis of Siluroid Phylogeny." **Copeia**, 4: 1132-1134.

de Pinna, M.C.C. 1993. **Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order.** Tese (Doutorado em Biologia) - City University of New York, New York.

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

de Pinna, M.C.C. & Ng, H.H. 2004. The second uveal centrum in Siluriformes and its implication for the monophyly of superfamily Sisoroidea (Teleostei, Ostariophysi). **American Museum Novitates**, 1-23.

de Pinna, M.C.C.; Ferraris Jr, C.J. & Vari, R.P. 2007. A phylogenetic study of the neotropical catfish family Cetopsidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Siluriformes), with a new classification. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 150(4): 755-813.

Devaere, S.; Adriaens, D.; Verraes, W. & Teugels, G.G. 2001. Cranial morphology of the anguilliform clariid *Channallabes apus* (Günther, 1873) (Teleostei: Siluriformes): are adaptations related to powerful biting? **Journal of Zoology (London)**, 255: 235-250.

Devaere, S.; Adriaens, D.; Teugels, G.G. & Verraes, W. 2006. Morphology of the cranial system of *Platyclarias machadoi*: interdependencies of skull flattening and suspensorial structure in Clariidae. **Zoomorphology**, Berlin, 125: 69-85.

Dimmick, W.W. & Larson, A. 1996. A molecular and morphological perspective on the phylogenetic relationships of the otophysan fishes. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 6: 120-133.

Diogo, R.; Vandewalle, P. & Chardon, M. 1999. Morphological description of the cephalic region of *Bagrus docmak*, with a reflection on Bagridae (Teleostei: Siluriformes) autapomorphies. **Animal Biology (Netherlands Journal of Zoology)**, 49: 207-232.

Diogo, R. & Chardon, M. 2000. Homologies among different adductor mandibulae sections of teleostean fishes, with special regard to catfishes (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Morphology**, 243: 193-208.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2001. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Bunocephalus knerii*, and a discussion on the phylogenetic relationships of the Aspredinidae (Teleostei: Siluriformes). **Animal Biology**, 51: 457-481.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2002a. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Glyptothorax fukiensis*, comparison with other sisorids, and discussion on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Sisoridae (Teleostei: Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 132: 95-103.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2002b. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of the Chinese catfish *Cranoglanis boudierius*, with a discussion on the autapomorphies and phylogenetic relationships of the Cranoglanididae (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Morphology**, 253: 229-242.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2003a. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Erethistes pusillus*, comparison with other erethistids, and discussion on the autapomorphies and phylogenetic relationships of the Erethistidae (Teleostei: Siluriformes). **Journal of Fish Biology**, 63: 1160-1176.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2003b. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Heteropneustes fossilis* (Teleostei: Siluriformes), with comments on the phylogenetic relationships between *Heteropneustes* and the clariid catfishes. **Animal Biology**, 53: 379-396.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2003c. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Centromochlus heckelii*, comparison with other auchenipterids, and comments on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Auchenipteridae (Teleostei: Siluriformes). **Animal Biology**, 53: 397-416.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2003d. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Liobagrus reini* Hilgendorf 1878, with a

discussion on the phylogenetic relationships of the Amblycipitidae (Teleostei: Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 133: 77-84.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P.. 2003e. Functional morphology of catfishes: Movements barbels. *In*: Arratia, G.; Kapoor, B.G.; Chardon, M.; Diogo, R. (Eds.). **Catfishes**. Boca Raton, Science Publishers Inc. vol.1, cap. 7, p. 203-220.

Diogo, R. & Vandewalle, P. 2003a. Review of superficial cranial musculature of catfishes, with comments on plesiomorphic states. **Catfishes**, 1: 47-70.

Diogo, R. 2004. **Morphological evolution, aptations, homoplasies, constraints, and evolutionary trends: catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution**. Boca Raton, CRC Press. 502p.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2004a. On the osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Chaca bankanensis* Bleeker 1852, with comments on the autapomorphies and phylogenetic relationships of the Chacidae (Teleostei: Siluriformes). **Animal Biology**, 54: 159-174.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2004b. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Schilbe mystus*, comparison with other schilbids, and discussion on the monophyly and phylogenetic relationships of the Schilbidae (Teleostei: Siluriformes). **Animal Biology**, 54: 91-110.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2004c. On the osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Franciscodoras marmoratus* (Lütken 1874), comparison with other doradids, and comments on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Doradidae (Teleostei: Siluriformes). **Animal Biology**, 54: 175-193.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2004d. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Batrachoglanis raninus*, with a discussion on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Pseudopimelodinae and the Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes). **Animal Biology**, 54: 261-280.

Diogo, R. 2005. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Pimelodus blochii*, comparison with other pimelodines, and comments on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Pimelodinae (Ostariophysi: Siluriformes). **European Journal of Morphology**, 42: 115-126.

Diogo, R. & Bills, R. 2006. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of the South African catfish *Austroglanis gilli* with comments on the autapomorphies and phylogenetic relationships of the Austroglanididae (Teleostei: Siluriformes). **Animal Biology**, 56: 39-62.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2006a. On the osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Nematogenys inermis* (Gichenot, 1848), with comments on the autapomorphies and phylogenetic relationships of the Nematogenyidae (Teleostei: Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 136: 15-24.

Diogo, R.; Chardon, M. & Vandewalle, P. 2006b. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Cetopsis coecutiens*, comparison with other cetopsids, and discussion on the synapomorphies and phylogenetic position of the Cetopsidae (Teleostei: Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 136: 3-13.

Diogo, R. 2007a. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Heptapterus mustelinus*, comparison with other heptapterins, and discussion on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Heptapterinae and the Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes). **International Journal of Morphology**, 25: 735-748.

Diogo, R. 2007b. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Pangasius macronema*, with a discussion on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Pangasiidae (Teleostei: Siluriformes). **International Journal of Morphology**, 25: 453-466.

Diogo, R.; Matthews, L.J. & Wood, B. 2012. A major reason to study muscle anatomy: myology as a tool for evolutionary, developmental, and systematic biology. **Biological Systems: Open Access**, 1(102): 2.

Dobbin, C.N. 1941. A comparative study of the gross anatomy of the air-bladders of ten

families of fishes of New York and other eastern states. **Journal of Morphology**, 68(1): 1-29.

Edgeworth, F.H. 1929. The development of some of the cranial muscles of ganoid fishes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character**, 217: 39-89.

Eaton, T.H.J. 1948. Form and function in the head of the channel catfish, *Ictalurus lacustris punctatus*. **Journal of Morphology**, 83: 181-194.

Edgeworth, F.H. 1935. **The cranial muscles of the vertebrates**. Cambridge, Cambridge University Press. 493 p.

Eldredge, N. & Cracraft, J. 1980. **Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative biology**. New York, Columbia University Press. 329p.

Eschmeyer, W.N. & Fricke, R. 2017. **Catalog of Fishes: genera, species, reference**. Disponível: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>> Acesso em 20 dez. 2017.

Farris, J. 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology**, 18: 374-385.

Farris, J. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (Eds.). **Advances in Cladistics II**. New York, Columbia University Press. p. 7-36.

Farris, J. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics**, 5: 417-419.

Ferraris, C. 1988a. **The Auchenipteridae: Putative monophyly and systematics, with a classification of the Neotropical doradoid catfishes (Ostariophysi, Siluriformes)**. Tese (Doutorado em Biologia) - City University of New York, New York.

Ferraris, C.J. 2007. **Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types**. Auckland, Magnolia Press. 628p.

Fink, S. & Fink, W. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 72: 297-353.

Fink, S. & Fink, W. 1996. Interrelationships of Ostariophysan. *In*: Stiassny, M.L.; Parenti, L.R. & Johnson, D. (Eds.). **Interrelationships of fishes**. San Diego, Academic Press. p. 209-249.

Freihofer, W.C. 1978. Cranial nerves of a percoid fish, *Polycentrus schomburgkii* (family Nandidae), a contribution to the morphology and classification of the order Perciformes. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences**, 128: 1-178.

Geerinckx, T.; Brunain, M.; Herrel, A.; Aerts, P. & Adriaens, D. 2007. A head with a suckermouth: a functional-morphological study of the head of the suckermouth armoured catfish *Ancistrus* cf. *triradiatus* (Loricariidae, Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 137: 47-66.

Geerinckx, T.; Huysentruyt, F. & Adriaens, D. 2009. Ontogeny of the jaw and maxillary barbel musculature in the armoured catfish families Loricariidae and Callichthyidae (Loricarioidea, Siluriformes), with a discussion on muscle homologies. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 155: 76-96.

Ghiot, F.; Vandewalle, P. & Chardon, M. 1984. Comparaison anatomique et fonctionnelle des muscles et des ligaments en rapport avec les barbillons chez deux familles apparentées de poissons Siluriformes Bagroidei. **Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique**, 114:261-272.

Giribet, G. 2007. Efficient tree searches with available algorithms. **Evolutionary Bioinformatics Online**, 3: 341.

Goloboff, P.A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. **Cladistics**, 15(4): 415-428.

Goloboff, P.A. & Farris, J.S. 2001. Methods for quick consensus estimation. **Cladistics**, 17: 26-34.

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

Goloboff, P.A. & Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, 32: 221-238.

Gosline, W.A. 1975. The palatine-maxillary mechanism in catfishes, with comments on the evolution and zoogeography of modern siluroids. **Occasional papers of the California Academy of Sciences**, 120: 1-31.

Gosline, W.A. 1989. Two patterns of differentiation in the jaw musculature of teleostean fishes. **Journal of Zoology (London)**, 218: 649-661.

Gradwell, N. 1971. A muscular oral valve unique in fishes. **Canadian Journal of Zoology**, 49: 837-839.

Hadley, A. 2009. **CombineZP: GNU public license software**. Disponível em <http://www.hadleyweb.pwp.blueyonder.co.uk/CZP/News.htm>.>. Acesso em 03 nov. 2017.

Hennig W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana-Champaign, University of Illinois Press. 280p.

Herrel, A.; Adriaens, D.; Verraes, W. & Aerts, P. 2002. Bite performance in clariid fishes with hypertrophied jaw adductors as deduced by bite modeling. **Journal of Morphology**, 253: 196-205.

Herrick, C.J. 1901. The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American siluroid fishes. **Journal of Comparative Neurology**, 11(3): 177-249.

Ho, D. 2016. **Notepad++**. 7.5.3. ed. Disponível em <<https://notepad-plus-plus.org/>>. Acesso em 03 jan. 2017.

Howes, J.G. 1983a. Cranial muscles of loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). **Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology**, 45: 309-345.

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

Howes, G.J. & Teugels, G.G. 1989. Observations on the ontogeny and homology of the pterygoid bones in *Corydoras paleatus* and some other catfish. **Journal of Zoology**, 219: 441-456.

Howes, G.J. & Fumihito, A. 1991. Cranial anatomy and phylogeny of the South-East Asian catfish genus *Belodontichthys*. **Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology**, 57: 133-160.

Huysentruyt, F. & Adriaens, D. 2005. Descriptive osteology of *Corydoras aeneus* (Siluriformes: Callichthyidae). **Cybium**, 29(3): 261-273.

Huysentruyt, F.; Geerinckx, T. & Adriaens, D. 2007. A descriptive myology of *Corydoras aeneus* (Gill, 1858) (Siluriformes: Callichthyidae), with a brief discussion on adductor mandibulae homologies. **Animal Biology**, 57: 433-452.

Huysentruyt, F.; Moerkerke, B.; Devaere, S. & Adriaens, D. 2009. Early development and allometric growth in the armoured catfish *Corydoras aeneus* (Gill, 1858). **Hydrobiologia**, 627: 45-54.

Jayaram, K.C. 1955. Taxonomic status of the Chinese catfish family Cranoglanididae Myers, 1931. **Proceedings of the National Institute of Sciences of India B**, 21(6): 256-263.

Jayaram, K.C. & Singh, R. 1982. Contributions to the study of bagrid fishes. 15. A comparative account of the cranial musculature in four bagrid genera with a note on their phylogeny. **Records of the Zoological Survey of India**, 80: 231-250.

Jayaram, K.C.; Dhanze, J.R. & Singh, R. 1983. Comparative morphology of the cranial muscles in some species of the genus *Arius*, with a note on their utility in taxonomy (Ariidae: Siluriformes). **Records of the Zoological Survey of India**, 5(1): 107-111.

Juge, M. 1898. Recherches sur les nerfs cérébraux et la musculature céphalique de *Silurus glanis*. **Revue Suisse de Zoologie**, 6: 1-171.

Kobayakawa, M. 1992. Comparative morphology and development of bony elements in the head region in three species of Japanese catfishes (*Silurus*: Siluridae; Siluriformes). **Japanese Journal of Ichthyology**, 39(1): 25-36

- Lavoué, S.; Miya, M.; Inoué, J.G.; Saitoh, K.; Ishiguro, N.B. & Nishida, M. 2005. Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: implications for higher-level relationships within the Otocephala. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 37: 165-177.
- Lubosch, W. 1938. Muskeln des Kopfes: Viscerale Muskulatur. 13. Teleostier. *In*: Bolk, L.; Göppert, E.; Kallius, E. & Lubosch, W. (Eds.). **Handbuch der vergleichenden, Anatomie der Wirbeltiere**. Berlin, Urban & Schwarzenberg. v. 5, p. 1011-1024.
- Lundberg, J.G. & Baskin, J.N. 1969. The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. **American Museum Novitates**, 2398: 1-19.
- Lundberg, J.G. 1970. **The evolutionary history of North American catfishes, Family Ictaluridae**. Tese (Doutorado em Biologia) - The University of Michigan, Ann Arbor.
- Lundberg, J.G. 1982. The comparative anatomy of the toothless blindcat, *Trogloglanis pattersonii* Eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. **Miscellaneous Publication of the Museum of Zoology, University of Michigan**, 163: 1-85.
- Lundberg, J.G.; Linares, O.J.; Antonio, M.E. & Nass, P. 1988. *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae, Siluriformes) from the upper Miocene Urumaco formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among south american fishes. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 8: 131-138.
- Lundberg, J.G.; Mago-Leccia, F. & Nass, P. 1991. *Exallodontus aguanai*, a new genus and species of Pimelodidae (Pisces: Siluriformes) from deep river channels of South America, and delimitation of the subfamily Pimelodinae. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 104: 840-869.
- Lundberg, J.G.; Sullivan, J.P.; Rodiles-Hernández, R. & Hendrickson, D.A. 2007. Discovery of African roots for the Mesoamerican Chiapas catfish, *Lacantunia enigmatica*, requires an ancient intercontinental passage. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 156(1): 39-53.

Mahajan, C.L. 1971. *Sisor rabdophorus* – A study in adaptation and natural relationship. 4. The head and pectoral musculature. **Journal of Zoology**, London, 165: 163-182.

Marceniuk, A.P. & Birindelli, J.L. 2010. Morphology of the gas bladder in sea catfishes (Siluriformes: Ariidae). **Zootaxa**, 2579: 59-68.

McMurrich, J.P. 1884. On the osteology of *Amiurus catus* (L.) Gill. **Zoologischer Anzeiger**, 168: 296-299.

Miyake, T.; McEachran, J.D. & Hall, B.K. 1992. Edgeworth's legacy of cranial muscle development with an analysis of muscles in the ventral gill arch region of batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). **Journal of Morphology**, 212(3): 213-256.

Mo, T. 1991. **Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) - with a hypothesis of Siluroid phylogeny**. Königstein, Koeltz Scientific Books. 216p.

Munshi, J.S.D. 1960. The cranial muscles of some fresh-water teleosts. **Indian Journal of Zootomy**, 1: 59-137.

Munshi, J.S. 1961. The accessory respiratory organs of *Clarias batrachus* (Linn.). **Journal of Morphology**, 109: 115-139.

Nakatani, M.; Miya, M.; Mabuchi, K.; Saitoh, K. & Nishida, M. 2011. Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeen origin and Mesozoic radiation. **BMC Evolutionary Biology**, 11: 177.

Nelson, G. & Platnick, N. 1981. **Systematics and biogeography: cladistics and vicariance**. New York, Columbia University Press. 567p.

Nelson, J.S. 1994. **Fishes of the world**. 3 Ed. Hoboken, John Wiley & Sons. 600 p.

Nelson, J.; Grande, T.C. & Wilson, M.V.H. 2016. **Fishes of the World**. 5. ed. Hoboken, John Wiley & Sons. 752p.

Oliveira, C.; Diogo, R.; Vandewalle, P. & Chardon, M. 2001. On the osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Plotosus lineatus*, with a

reflection on Plotosidae (Teleostei: Siluriformes) autapomorphies. **Journal of Fish Biology**, 59: 243-266.

Oliveira, C.; Diogo, R.; Vandewalle, P. & Chardon, M. 2002. On the myology of the cephalic region and pectoral girdle of three ariid species, *Arius heudeloti*, *Genidens genidens* and *Bagre marinus*, and comparison with other catfishes (Teleostei: Siluriformes). **Belgian Journal of Zoology**, 132: 17-24.

Ortí, G. & Meyer, A. 1996. Molecular evolution of ependymin and the phylogenetic resolution of early divergences among euteleost fishes. **Molecular Biology and Evolution**, 13: 556-573.

Ortí, G. & Meyer, A. 1997. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. **Systematic Biology**, 46: 75-100.

Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In: Joysey, K.A., Friday, A.E. (Eds.). **Morphological characters and homology**. Academic Press, London and New York, 21-74.

Peyer, B. 1922. Über die Flossenstacheln der Welse und Panzerwelse, sowie des Karpfens. **Morphologisches Jahrbuch**, 51: 495-554.

Regan, C.T. 1911. The classification of the teleostean fishes of the order Ostariophysi. vol. 2. Siluroidea. **Annals and Magazine of Natural History**, 8: 553-577.

Reichel, M. 1927. Etude anatomique du *Phreatobius cisternarum* Goeldi, silure aveugle du Brésil. **Revue Suisse de Zoologie**, 34: 285-403.

Remane, A. 1952. **Die Grundlagen des natürlichen Systems; der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik**. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig. 400 p.

Reis, R.E. 1998. Anatomy and phylogenetic analysis of the neotropical callichthyid catfishes (Ostariophysi, Siluriformes). **Zoological Journal of the Linnaean Society**, 124: 105-168.

- Rodiles-Hernández, R.; Hendrickson, D.A.; Lundberg, J.G. & Humphries, J.M. 2005. *Lacantunia enigmatica* (Teleostei: Siluriformes) a new and phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. **Zootaxa**, 1000: 1-24.
- Rosa, A.C.; Martins, F.O. & Langeani, F. 2014. Miniaturization in *Otothyris* Myers, 1927 (Loricariidae: Hypoptopomatinae). **Neotropical Ichthyology**, 12: 53-60.
- Royero, R. 1987. **Morfologia de la aleta dorsal en los bagres (Teleostei: Siluriformes), con especial referencia a las familias americanas**. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Sabaj, M.H. 2016. **Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: an Online Reference**. 6.5. v. Disponível em <<http://www.asih.org/>>. Acesso em 20 ago. 2016.
- Saitoh, K.; Miya, M.; Inoué, J.G.; Ishiguro, N.B. & Nishida, M. 2003. Mitochondrial genomics of ostariophysan fishes: perspectives on phylogeny and biogeography. **Journal of Molecular Evolution**, 56: 464-472.
- Sarmiento-Soares, L.M. & Porto, M. 2006. Comparative anatomy of the cheek muscles within the Centromochlinae subfamily (Ostariophysi, Siluriformes, Auchenipteridae). **Journal of Morphology**, 267: 187-197.
- Sarmiento-Soares, L.M. & Martins-Pinheiro, R.F. 2013. *Glanidium botocudo*, a new species from the rio Doce and rio Mucuri, Minas Gerais, Brazil (Siluriformes: Auchenipteridae) with comments on taxonomic position of *Glanidium bockmanni* Sarmiento-Soares & Buckup. **Neotropical Ichthyology**, 11(2): 265-274.
- Schuh, R.T. & Brower, A.V.Z. 2009. **Biological Systematics: Principles and Applications**. 2. ed. Ithaca, Cornell University Press. 328p.
- Singh, B.R. & Munshi, J.S.D. 1969. The Jaw muscles and their mode of working in two Indian siluroid fishes. **Zoologischer Anzeiger**, 181: 356-370.
- Sneed, K.E. & Clemens, H.P. 1963. The morphology of the testes and accessory reproductive glands of the catfishes (Ictaluridae). **Copeia**, 4: 606-611

- Springer, V.G. & Johnson, G.D. 2000. Use and advantages of ethanol solution of alizarin red S dye for staining bone in fishes. **Copeia**, 2000: 300-301.
- Stix, W. 1956. Vergleichende Untersuchungen an der Trigemalmuskulatur der Siluridae (Teleostei). **Morphologisches Jahrbuch**, 97: 45-76.
- Sullivan, J.P.; Lundberg, J.G. & Hardman, M. 2006. A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 41(3): 636-662.
- Sullivan, J.P., Muriel-Cunha, J. & Lundberg, J.G. 2013. Phylogenetic relationships and molecular dating of the major groups of catfishes of the Neotropical superfamily Pimelodoidea (Teleostei, Siluriformes). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 162: 89-110.
- Swofford, D.L. & Maddison, W.P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. **Mathematical Biosciences**, 87: 199-229.
- Swofford, D.L. & Olsen, G.J. 1990. Phylogeny reconstruction. In: Hillis, D.M. & Moritz, C. **Molecular Systematics**. Sunderland, Sinauer Associates. p. 411-501.
- Takahasi, N. 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. **Journal of Morphology**, 40: 1-109.
- Tong, S.-L. & Finger, T.E. 1983. Central organization of the electrosensory lateral line system in bullhead catfish *Ictalurus nebulosus*. **Journal of Comparative Neurology**, 217: 1-16.
- Taverne, L. & Aloulou-Triki, A. 1974. Étude anatomique, myologique et ostéologique du genre *Synodontis* Cuvier. **Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale**, 210: 1-69.
- Tavolga, W.N. 1962. Mechanisms of sound production in the ariid catfishes *Galeichthys* and *Bagre*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 124: 1-30.
- Taylor, W.R. & Dyke, G.C.V. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, 9: 107-109.

- Teugels, G.G. & Adriaens, D. 2003. Taxonomy and phylogeny of Clariidae: an overview. **Catfishes**, 1: 465-487
- Vasisht, H.S. & Aggarwal, S.L. 1972. Cranial musculature of freshwater teleosts, I: *Wallago attu*, *Rita Rita* and *Eutropiichthys vacha*. **Research Bulletin of the Panjab University**, 23: 1330.
- Wang, J.; Lu, B.; Zan, R.; Chai, J.; Ma, W.; Jin, W.; Duan, R.; Luo, J.; Murphy, R.W.; Xiao, H. & Chen, Z. 2016. Phylogenetic relationships of five Asian Schilbid genera including *Clupisoma* (Siluriformes: Schilbeidae). **PloS One**, 11(1): e0145675.
- Weitzman, S.H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. **Stanford Ichthyological Bulletin**, 8: 1-77.
- Wheeler, W.C. 2012. **Systematics: a course of lectures**. Chichester, John Wiley & Sons. 446p.
- Wiley, E.O. & Johnson, G.D. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. *In*: Nelson, J.S.; Schultze, H. & Wilson, M.V.H. (Eds.). **Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts**. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil. p. 123-182
- Wiley, E.O. & Lieberman, B.S. 2011. **Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics**. 2. ed. Hoboken, Wiley-Blackwell. 432p.
- Winterbottom, R. 1974a. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, 125: 225-317.
- Winterbottom, R. 1974b. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology. **Smithsonian Contributions to Zoology**, 155: 1-201.
- Wu, K.Y. & Shen, S.C. 2004. Review of the teleostean *adductor mandibulae* and its significance to the systematic positions of the Polymixiiformes, Lampridiformes, and Triacanthoidei. **Zoological Studies**, 43(4):712-736.