MUSEU DE ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

VITOR PIMENTA ABRAHÃO

**NEUROANATOMIA E FILOGENIA DA FAMÍLIA CETOPSIDAE
(OSTEICHTHYES, OSTARIOPHYSI, SILURIFORMES) COM
ANÁLISES SIMULTÂNEAS DE DADOS MORFOLÓGICOS E
MOLECULARES**

SÃO PAULO

2018

VITOR PIMENTA ABRAHÃO

NEUROANATOMIA E FILOGENIA DA FAMÍLIA CETOPSIDAE (OSTEICHTHYES,
OSTARIOPHYSI, SILURIFORMES) COM ANÁLISES SIMULTÂNEAS DE DADOS MORFOLÓGICOS
E MOLECULARES

TESE DE DOUTORADO

MUSEU DE ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

TESE DE DOUTORADO
APRESENTADA COMO UM DOS
REQUISITOS PARA A
OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
DOUTOR PELO MUSEU DE
ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE
DE SÃO PAULO.

ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

ORIENTADOR: MÁRIO CÉSAR CARDOSO DE PINNA

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.

I AUTHORIZE THE REPRODUCTION AND DISSEMINATION OF THIS WORK IN PART OR ENTIRELY BY ANY MEANS ELETRONIC OR CONVENTIONAL, FOR STUDY AND RESEARCH, PROVIDE THE SOURCE IS CITED.

Abrahão, Vitor Pimenta

Neuroanatomia e filogenia da família Cetopsidae (Ostariophysis, Siluriformes) com análises simultâneas de dados morfológicos. / Vitor Pimenta Abrahão ; orientador Mário César Cardoso de Pinna. São Paulo, 2018. 367 p.

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

Versão original

1. Neuroanatomia – Cetopsidae 2. Cetopsidae - Filogenia. I. Pinna, Mário César Cardoso de, orient. II. Título.

CDU 597.55

CDU 597.551.4

BANCA EXAMINADORA

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: _____

*Aos meus pais Gilmar e Mônica, minha irmã Camila
e minha esposa Natália*

AGRADECIMENTOS

Este projeto foi financiado diretamente através de Bolsas de Doutorado concedidas pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES; vigência 01/05/2014 a 01/10/2016), pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2014/11397-1; vigência 01/11/2016 a 02/08/2018), e também pela Bolsa Estágio de Pesquisa no Exterior (BEPE-FAPESP 2017/17957-7; vigência 01/01/2018 a 31/03/2018). A bolsa de doutorado foi vinculada ao projeto de auxílio “Integrando dados morfológicos e moleculares na sistemática de três subgrupos de Siluriformes: subfamília Copionodontinae (Trichomycteridae), gênero Pimelodella (Heptapteridae) e família Cetopsidae” (FAPESP 2015/26804-4; vigência 01/08/2016 a 31/07/2018), sob coordenação de Mário C. C. de Pinna, que forneceu grande parte da infraestrutura utilizada na condução do presente estudo.

A falsa impressão de que uma tese é construída somente pelo esforço próprio é superada nos primeiros obstáculos encontrados desse novo e desafiador universo de possibilidades. Esse processo rapidamente passa a ser compartilhado por um número cada vez maior de pessoas. E esses agradecimentos não poderiam ser dedicados se não à elas que se fizeram presentes e fundamentais durante toda a construção desse manuscrito.

Eu agradeço imensamente e sinceramente ao meu orientador Mário C. C. de Pinna. Não agradeço somente pela sua orientação, mas também pela sua amizade, apoio, liberdade e confiança em mim depositada durante todos esses anos de excelente convívio. Mário é um brilhante professor e um grande amigo.

Agradeço a Mark H. Sabaj por ter me recebido na *The Academy of Natural Sciences of Drexel University (ANSP)*, e ter me dado todo o suporte para a condução das minhas pesquisas. Além disso, também agradeço sinceramente a Maria Angeles A. Hernández por ter me recebido tão gentilmente também na mesma instituição e por todo o apoio possível e imaginável para o desenvolvimento de minhas pesquisas.

A generosidade de alguns pesquisadores também foi fundamental durante todo esse processo. Agradeço a Aléssio Datovo, Heraldo Britski, Mônica Toledo-Piza, Naércio Menezes e Oscar Shibatta pelas inúmeras discussões sobre anatomia, ictiologia, filogenia, além de incontáveis outros temas.

Além disso, não poderia deixar de agradecer a todo o apoio e ajuda dos curadores, pesquisadores e técnicos de outras instituições que foram fundamentais para aquisição de todo o material examinado no presente estudo: Melanie Stiassny, Barbara Brown e Radford Arrindell do *American Museum of Natural History*, New York (AMNH), Mark Sabaj e Maria Angeles Arce da *The Academy of Natural Sciences of Drexel University*, Philadelphia (ANSP), Jonathan Armbruster e David Werneck do *Auburn University Natural History Museum*, Auburn (AUM), Dave Catania da *California Academy of Sciences*, San Francisco (CAS), Kevin Swagel do *Field Museum of Natural History*, Chicago (FMNH), Carlos DoNascimento *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander van Humboldt*, Villa de Leyva (IAvH), Ivan Mojica *Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia*, Bogotá (ICNMHN), Christopher Taylor do *Illinois Natural History Survey*, Champaign (INHS), Lúcia Py-Daniel do Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus (INPA), Christine Thacker do *Los Angeles County Musuem of Natural History*, Los Angeles (LACM), Cláudio Oliveira do Laboratório de Biologia e genética de Peixes, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, UNESP-Botucatu, Botucatu, (LBP), Museo de Ciencias Naturales de UNELLEZ, Guanare (MCNG), Roberto Reis do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre (MCP), Karsten Hartel do *Museum of Comparative Zoology, Harvard University*, Cambridge (MCZ), Ramiro Barriga do *Museo de La Escuela Politecnica Nacional*, Quito (MEPN), Marcelo Britto e Cristiano Moreira do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (MNRJ), Wolmar Wosiack do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (MPEG), Saúl Prada e Javier Maldonado-Ocampo do *Museo Javeriano de Historia Natural “Lorenzo Uribe, S.J”*, Pontifica Universidad Javeriana, Bogotá (MPUJ), Hernán Ortega do *Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, Lima (MUSN), Michel Gianetti e Osvaldo Oyakawa do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP), Oscar Shibatta, José Birindelli e Fernando Jerep do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina, Londrina (MZUEL), Sven Kullander do *Swedish Museum of Natural History*, Stockholm (NRM), Carla Pavanelli e Andrea Bialezki do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá (NUPELIA), Hernán Lopez-Fernandez e Erling Holm do Royal Ontario Museum, Toronto (ROM), Luz Jimenez da *Colección de Ictiologia del Instituto de Biologia da Universidad de Antioquia*, Medellín (UDEA:CIUA), Larry Page

do *University of Florida, Florida State Museum*, Gainesville (UF), Douglas Nelson *University of Michigan, Museum of Zoology*, Ann Arbor (UMMZ), Carolina Doria da Universidade Federal de Rondônia, Porto Velho (UNIR), e Richard Vari† e Lynne Parenti do *National Museum of Natural History, Smithsonian Institution*, Washington (USNM).

Também agradeço sinceramente aos técnicos do Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Jaqueline Battilana do laboratório de biologia molecular, Alberto Carvalho do laboratório de Micro Tomografia, e Dione Seripieri e todo a equipe da biblioteca do MZUSP pela enorme ajuda e colaboração intensa durante o andamento do presente manuscrito.

Agradeço imensamente meus companheiros de laboratório Fábio Pupo, Fernando D'agosta, Gustavo Ballen, Henrique Varella, Igor Mourão, João Genova, Luiz Peixoto, Manoela Marinho, Marina Loeb, Murilo Pastana, Paulo Presti, Priscila Camelier, Thiago Loboda, Túlio Teixeira, Verônica Slobodian, Vinícius Espíndola, Vinícius Carvalho e William Ohara pelas inúmeras discussões e auxílios, além de proporcionarem os momentos mais especiais durante todo meu doutoramento. Todas essas pessoas foram importantes de alguma forma para a construção dessa tese, com discussões gerais sobre ciência, discussões sobre assuntos específicos de anatomia, filogenia, taxonomia entre tantas outras coisas, e também discussões sobre tantos outros assuntos da vida. Também agradeço pessoas de outros laboratórios e outras instituições que se fizeram muito importantes durante todo esse tempo, como Natália Friol, Rafael Penha, Luz Ochoa, Marina Mendonça, Gabriel Silva, Guilherme Dutra, David Santana e Guilherme Silva. Agradeço novamente e demasiadamente a Gustavo Ballen e Luiz Peixoto por toda ajuda com as análises filogenéticas, a Fábio Pupo pelas inúmeras discussões sobre sistema nervoso e a Natália Friol e Vinícius Espíndola pela leitura, correção e discussão sobre essa tese.

Por fim, quero expressar minha gratidão para pessoas que não são necessariamente ligadas a academia, mas que contribuíram muito durante meu doutoramento. Quero agradecer toda a minha família, mas em especial algumas pessoas. Meus tios Milton e Neide Mauerwerk que me abrigaram com muito carinho logo que cheguei em São Paulo. Wilson e Noeli Friol, Roberto, Vilma, Tatiana e Erich Gimenes, Carminha Rizo e Flávia Tarifa por toda a ajuda, apoio e momentos ímpares na cidade. Agradeço muito a Maureen

Prewitt pela carinhosa recepção e enorme ajuda na Filadélfia e Brian Lang, Maria Angeles Arce e Alberto Gamboa pelos momentos de diversão e turismo na cidade.

Nada disso seria possível e não faria sentido se não tivesse o apoio e amor de Mônica Pimenta, Gilmar e Elisabeth Abrahão, Camila e Luiz Roberto Dell’Agostinho, Antônio e Clara Pimenta e Zélia Abrahão. Agradeço a Gilmar, Regina, André e Daniele Friol por todo o carinho e confiança durante todo esse tempo. Agradeço aos meus grandes amigos Fábio Fiorotto e Vitor Sartoro por todo apoio e paciência durante todos esses anos. E finalmente, não sei se existem palavras que possam traduzir o quanto sou grato a Natália Friol. Natália esteve ao meu lado durante todas as fases possíveis desse processo, sempre me apoiando, me ensinando, convivendo e vivendo comigo. Por tudo isso, te agradeço do fundo do meu coração.

“Tudo que nele existia era velho, com exceção dos olhos, que eram da cor do mar, alegres e indomáveis.”

Ernest Hemingway – O velho e o mar

“...todo o seu coração ardeu e virou-se para algum tipo de luz, e ele queria viver e viver, seguir em frente por algum caminho, em direção ao novo, acenando para a luz, e apressar-se, apressar-se, agora mesmo, imediatamente! ”

Fyodor Dostoevsky – Irmãos Karamazov (Livro IX, Capítulo 8)

RESUMO

A família de Siluriformes Neotropicais Cetopsidae possui cinco gêneros e 43 espécies válidas, com ampla distribuição nas regiões norte e central da América do Sul, tanto cis- como trans-andina. Cetopsidae é proposta como um grupo monofilético, suportado pela maioria dos estudos morfológicos e moleculares. Os estudos evolutivos sobre o sistema nervoso de bagres neotropicais são bastante escassos, apesar desse complexo apresentar importantes modificações potencialmente informativas para estudos de inferência filogenética. Para testar a significância dos caracteres neuroanatômicos em filogenias, a morfologia externa das principais subdivisões encefálicas de Cetopsidae foi descrita, ilustrada e interpretada. Além disso, análises comparativas do desenvolvimento desse complexo foram realizadas em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* com o intuito de estabelecer homologias e compreender suas modificações ontogenéticas. Os caracteres foram delimitados e testados separadamente em análises filogenéticas e posteriormente combinados com caracteres morfológicos e moleculares com diferentes métodos de análise. Para determinar o volume de cada região analisada, um modelo elipsoide foi utilizado. Amplas comparações baseadas no formato, posição relativa e volume das principais regiões encefálicas são apresentadas para a maioria das espécies representativas de todos os gêneros de Cetopsidae. As mesmas comparações também foram realizadas ao longo do desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Além disso, comparações com integrantes de outras famílias filogeneticamente relacionadas em Siluriformes forneceram um amplo contexto para um maior entendimento das principais modificações evolutivas que moldaram o encéfalo dos cetopsídeos. Análises filogenéticas de todos os caracteres morfológicos foram primeiramente conduzidas em separado, e posteriormente em matrizes concatenadas sob o critério da Parcimônia. Análises Bayesianas com sequências alinhadas e concatenadas de três genes mitocondriais (COI, 16S e Cytb) foram implementadas. Por fim, análises filogenéticas com todos os dados combinados foram conduzidas sob os critérios da Parcimônia e Bayesiano. Padrões morfológicos distintos foram definidos para cada uma das duas principais subdivisões de Cetopsidae, as subfamílias Helogeninae e Cetopsinae. Poucas variações intraespecíficas na morfologia externa do encéfalo existem entre todas

as espécies examinadas aqui. As modificações observadas ao longo do desenvolvimento do encéfalo de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* foram utilizadas para a formulação correta de caracteres e seus estados. Todos os gêneros foram recuperados como grupos monofiléticos pelos caracteres neuroanatômicos. Mapeamentos filogenéticos revelaram alguns padrões morfológicos sugestivos com especializações alimentares e outras características de história de vida correlacionadas ao sistema nervoso central. Os caracteres morfológicos e moleculares se mostraram bastante congruentes nas hipóteses filogenéticas, com as incongruências restritas à tribo Cetopsini. Todas as análises recuperaram Helogeninae como grupo-irmão dos demais cetopsídeos, seguido por Cetopsidiini, Denticetopsini e Cetopsini como grupos-irmãos sucessivos. Os resultados obtidos no presente estudo suportam a ideia de que análises amplas e concatenadas de dados morfológicos e moleculares resultam em hipóteses de relacionamentos robustas e bem suportadas. Os caracteres neuroanatômicos são altamente informativos para inferências filogenéticas, que podem ser explorados para uma maior compreensão da evolução de Otophysi.

ABSTRACT

The Neotropical South American catfish Cetopsidae is a family of Siluriformes that includes five genera and 43 valid species distributed over a large portion of northern and central regions of South America, on both sides of the Andean cordilleras. The monophyly of the family is supported by several previous studies, based on both morphological and molecular characters. Despite the scarcity of evolutionary studies on the nervous system of neotropical catfishes, that complex shows great variation potentially informative for phylogenetic inference. In order to test the significance of neurological traits in a phylogenetic framework, the gross morphology of brain subdivisions in the catfish family Cetopsidae is described, illustrated and interpreted. In addition, comparative analyzes of the development of this complex were carried out in *Helogenes marmoratus* and *Cetopsis gobioides* in order to establish homologies and ontogenetic transformations. Characters were delimited and tested separately in phylogenetic analyzes and later combined with other morphological and molecular characters with different methods of analysis. The volume of major brain subdivision was calculated by an ellipsoid model. A comprehensive comparison based on shape, relative position, and volume of the main brain subdivisions is presented for representative species of all genera and most available species in the family. The same comparisons were also made throughout the development of *Helogenes marmoratus* and *Cetopsis gobioides*. Comparisons with other phylogenetically related siluriform families provide a broader context for the understanding of the main evolutionary transformations which shaped the cetopsid brain. Phylogenetic analyzes of all morphological characters were first conducted separately, and later in matrices concatenated under the Parsimony criterion. Bayesian analyzes of three aligned and concatenated mitochondrial gene sequences (COI, 16S and Cytb) were implemented. Analyzes of all the data combined were conducted under both Parsimony and Bayesian criteria. Profoundly distinct morphological patterns are identified for each of the two main cetopsid subdivisions, subfamilies Helogeninae and Cetopsinae. Little intraspecific variation on major subdivisions of the brain exists in species examined herein. The modifications observed throughout the development of the brain in *Helogenes marmoratus* and *Cetopsis gobioides* were used for the correct delimitation of characters and their states. The

monophyly of all genera is supported by putative neuroanatomic characters. Phylogenetic mapping reveals recurrent morphological patterns suggestive of an association with specific feeding specializations and other life-history traits. Morphological and molecular characters were highly congruent in phylogenetic hypotheses, with inconsistencies restricted to the tribe Cetopsini. All analyzes recovered Helogeninae as the sister group to all remaining cetopsids, followed by Cetopsidiini, Denticetopsini and Cetopsini as successive sister groups. Results of the present study support the idea that large and concatenated analyzes of morphological and molecular characters result in robust well-supported hypotheses of relationships. Neuroanatomical characters are highly informative for phylogenetic inference and area promising field to be explored in understanding the evolution of Otophysi.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1: Valores dos volumes dos encéfalos de espécies de Cetopsidae e famílias proximamente relacionadas. SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb-*corpus cerebelli*; Tect-lobos visuais; DI-*diencephalon*; Hyp-*hypophysis*; Tel-*telencephalon*; Bol-*bulbus olfactorius*. Os valores em porcentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).....100

CAPÍTULO 2

Tabela 1: Séries de transformações ao longo do desenvolvimento do encéfalo de *Helogenes marmoratus*. Bol = *bulbus olfactorius*; Cocb = *corpus cerebelli*; EG = *eminentia granularis*; Hab = *habenula*; HI = *hypothalamus*; Hyp = *hypophysis*; LF = *lobus facialis*; LIH = *lobus inferior hypothalami*; LLL = *lobus linea lateralis*; LV = *lobus vagi*; NII = *nervus opticus*; Of = *órgão olfatório*; PGI = *nucleus lateral preglomerular*; PGr = *nucleus rostral preglomerular*; Tel = *telencephalon*; Tol = *tractus olfactorius*; TS = *torus semicircularis*.....155

Tabela 2: Valores dos volumes dos encéfalos medidos de *Helogenes marmoratus*. SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb-*corpus cerebelli*; Tect-*tectum mesencephali (tectum opticum + torus semicircularis)*; HI-*hypothalamus*; Hyp-*hypophysis*; Tel-*telencephalon*; Bol-*bulbus olfactorius*. Os valores em porcentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).....156

Tabela 3: Séries de transformações ao longo do desenvolvimento do encéfalo de <i>Cetopsis gobioides</i> . Bol = <i>bulbus olfactorius</i> ; Cocb = <i>corpus cerebelli</i> ; EG = <i>eminencia granularis</i> ; Hab = <i>habenula</i> ; HI = <i>hypothalamus</i> ; Hyp = <i>hypophysis</i> ; LF = <i>lobus facialis</i> ; LIH = <i>lobus inferior hypothalami</i> ; LLL = <i>lobus linea lateralis</i> ; LV = <i>lobus vagi</i> ; NII = <i>nervus opticus</i> ; Of = órgão olfatório; PGI = <i>nucleus lateral preglomerular</i> ; PGr = <i>nucleus rostral preglomerular</i> ; Tel = <i>telencephalon</i> ; Tol = <i>tractus olfactorius</i> ; TS = <i>torus semicircularis</i>	159
---	-----

Tabela 4: Valores dos volumes dos encéfalos medidos de <i>Cetopsis gobioides</i> . SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb- <i>corpus cerebelli</i> ; Tect- <i>tectum mesencephali</i> ; HI- <i>hypothalamus</i> ; Hyp- <i>hypophysis</i> ; Tel- <i>telencephalon</i> ; Bol- <i>bulbus olfactorius</i> . Os valores em porcentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).....	160
--	-----

CAPÍTULO 3

Tabela 1: Valores dos volumes dos encéfalos de espécies de Cetopsidae e famílias proximalmente relacionadas. SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb- <i>corpus cerebelli</i> ; Tect-lobos visuais; DI- <i>diencephalon</i> ; Hyp- <i>hypophysis</i> ; Tel- <i>telencephalon</i> ; Bol- <i>bulbus olfactorius</i> . Os valores em porcentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).....	289
---	-----

Tabela 2: Lista dos <i>primers</i> utilizados no presente estudo.....	294
--	-----

Tabela 3: Modelos evolutivos para cada gene e códon encontrados pelo PartitionFinder.....	294
--	-----

Tabela 4: Terminais que compuseram cada diferente conjunto de dados.....	295
---	-----

Tabela 5: Matriz de dados contínuos provenientes das contagens de destruturas ósseas (0-15) e volumes encefálicos (16-22).....	297
---	-----

Tabela 6: Matriz de dados discretos provenientes da morfologia externa e osteologia (<i>sensu</i> de Pinna et al., 2007; 0-126) e de neuroanatomia (127-167).....	301
--	-----

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume, nas vistas: A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*; HTel-altura do *telencephalon*; LTect-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCocb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCocb-largura do *corpus cerebelli*; HCocb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBol-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBol-largura do *bulbus olfactorius*; HBol-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp-comprimento da *hypophysis*; WHyp-largura da *hypophysis*; HHyp-altura da *hypophysis*; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.....67

Figura 2: Encéfalo de *Helogenes marmoratus* MZUSP 64112, 56.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....68

Figura 3: Ilustração do neurocranium e encéfalo de um exemplar adulto de *Cetopsis coecutiens*, MZUSP 43288, 143.1 mm SL, em vistas dorsal (A) e ventral (B). BOC: Basioccipital; EP: Epioccipital; ESC: Extraescapular; EXO: Exoccipital; F: Frontal; LE: Etmóide Lateral; ME: Mesetímóide; N: Nasal; ORB: Orbitosfenoide; PAP_n: Parapófise da vértebra n; PAR: Parasfenoide; PMX: Pre-maxila; PRO: Proótico; PSH: Pteroesfenoide; PT: Pterótico; SO: Supraoccipital; SPH: Esfenótico; V: vomer. Barra de escala = 2 mm.....69

Figura 4: Otimização de máxima parcimônia dos caracteres derivados identificados a partir da morfologia dos encéfalos das espécies de Cetopsidae superpostos no cladograma modificado de de Pinna *et al.* (2007). Os caracteres estão numerados de acordo com o determinado no texto.....70

Figura 5: Encéfalo de <i>Helogenes castaneus</i> MZUSP 63091, 33.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	71
Figura 6: Encéfalo de <i>Cetopsidium minutum</i> MZUSP 108946, 34.3 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	72
Figura 7: Encéfalo de <i>Cetopsidium morenoi</i> MZUSP 92984, 40.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	73
Figura 8: Encéfalo de <i>Cetopsidium orientale</i> MZUSP 98141, 45.2 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	74
Figura 9: Encéfalo de <i>Cetopsidium pemon</i> MZUSP 93068, 39.3 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	75
Figura 10: Encéfalo de <i>Cetopsidium soniae</i> ANSP 178784, 30 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1 mm.....	76
Figura 11: Encéfalo de <i>Cetopsis amphiloza</i> ICNMHN 192, XX mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1 mm.....	77
Figura 12: Encéfalo de <i>Cetopsis arcana</i> MZUSP 41492, 53.7 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	78
Figura 13: Encéfalo de <i>Cetopsis candiru</i> MZUSP 75836, 96.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	79
Figura 14: Encéfalo de <i>Cetopsis coecutiens</i> MZUSP 43288, 143.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	80
Figura 15: Encéfalo de <i>Cetopsis gobioides</i> MCP 44262, 96.76 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	81
Figura 16: Encéfalo de <i>Cetopsis montana</i> ANSP 180808, XX mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1 mm.....	82
Figura 17: Encéfalo de <i>Cetopsis motatanensis</i> USNM 121269, 56.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	83

Figura 18: Encéfalo de <i>Cetopsis oliveirai</i> MZUSP 56428, 23.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	84
Figura 19: Encéfalo de <i>Cetopsis orinoco</i> ANSP 137558, 38.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	85
Figura 20: Encéfalo de <i>Cetopsis othonops</i> USNM 76972, 56.9 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	86
Figura 21: Encéfalo de <i>Cetopsis pearsoni</i> MZUSP 27812, 58.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	87
Figura 22: Encéfalo de <i>Cetopsis plumbea</i> ANSP 180568, 73.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	88
Figura 23: Encéfalo de <i>Cetopsis sandrae</i> MZUSP 41492, 39.4 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	89
Figura 24: Encéfalo de <i>Cetopsis starnesi</i> AUM 23745, 36.4 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	90
Figura 25: Encéfalo de <i>Cetopsis vari</i> MZUSP 123412, 38.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	91
Figura 26: Encéfalo de <i>Denticetopsis epa</i> MPEG 26642, 26.7 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	92
Figura 27: Encéfalo de <i>Denticetopsis praecox</i> MPEG 11823, 27.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	93
Figura 28: Encéfalo de <i>Denticetopsis seducta</i> MZUSP 37813, 31.4 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	94
Figura 29: Encéfalo de <i>Paracetopsis bleekeri</i> CAS 77029, 193 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	95
Figura 30: Encéfalo de <i>Paracetopsis esmeraldas</i> MCZ 162749, 68.3 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....	96

Figura 31: Encéfalos em vistas dorsal, lateral e ventral, da esquerda para direita de a) *Austroglanis barnardi* MZUSP 62630, 56.3 mm SL; b) *Nematogenys inermis* MZUSP 88522, 65.1 mm SL; c) *Diplomystes mesenbrinus* MZUSP 62595, 79 mm SL. Barra de escala com 1mm.....97

Figura 32: Árvore de consenso estrito proposta para as relações de Cetopsidae por de Pinna *et al.* (2007)98

CAPÍTULO 2

Figura 1: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume de *Helogenes marmoratus*, nas vistas A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*; HTel-altura do *telencephalon*; LTect-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCocb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCocb-largura do *corpus cerebelli*; HCocb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBol-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBol-largura do *bulbus olfactorius*; HBol-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp- comprimento da *hypophysis*; WHyp-largura da *hypophysis*; HHyp-altura da *hypophysis*; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.....144

Figura 2: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume de *Cetopsis gobioides*, nas vistas A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*;

HTel-altura do *telencephalon*; LTect-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCocb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCocb-largura do *corpus cerebelli*; HCocb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBol-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBol-largura do *bulbus olfactorius*; HBol-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp-comprimento da *hypophysis*; WHyp-largura da *hypophysis*; HHyp-altura da *hypophysis*; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.....145

Figura 3: Encéfalo de *Helogenes marmoratus* MZUSP 64112, 56.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....146

Figura 4: Encéfalo de *Cetopsis gobioides* MZUSP 44262, 96.7 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.....147

Figura 5a: Encéfalos de exemplares de *Helogenes marmoratus* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 117655, 14.4 mm SL; b) MZUSP117716, 24.5 mm SL; c) MZUSP117655, 33.8 mm SL; d) MZUSP 117716, 42.4 mm SL; e) MZUSP 64112, 56.8 mm SL. Barra de escala com 1 mm.....148

Figura 5b: Ilustrações baseadas nos encéfalos de exemplares de *Helogenes marmoratus* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 117655, 14.4 mm SL; b) MZUSP117716, 24.5 mm SL; c) MZUSP117655, 33.8 mm SL; d) MZUSP 117716, 42.4 mm SL; e) MZUSP 64112, 56.8 mm SL. Barra de escala com 1 mm.....149

Figura 6a: Encéfalos de exemplares de *Cetopsis gobioides* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 119096, 4.2 mm SL; b) MZUEL 6558, 16.6 mm SL; c) MZUSP 23091, 38.8 mm SL; d) MZUSP 99279, 56.5 mm SL; e) MCP 44262, 96.7 mm SL. Barra de escala com 1 mm.....150

Figura 6b: Ilustrações baseadas nos encéfalos de exemplares de *Cetopsis gobioides* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 119096, 4.2 mm SL;

b) MZUEL 6558, 16.6 mm SL; c) MZUSP 23091, 38.8 mm SL; d) MZUSP 99279, 56.5 mm SL; e) MCP 44262, 96.7 mm SL. Barra de escala com 1 mm.....151

Figura 7: ANCOVA robusta indica que existe diferenças estatisticamente significantes entre *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* em relação ao volume encefálico, onde a segunda espécie apresenta maior volume encefálico independentemente do tamanho.....152

Figura 8: Taxas relativas de crescimento para as diferentes subdivisões do encéfalo de *H. marmoratus* e *C. gobioides*. As barras representam os intervalos de confiança de 95%, e os pontos são os coeficientes estimados para cada subdivisão encefálica analisada aqui. Duas estimativas de taxas de crescimento relativo apresentam diferenças estatisticamente significantes sempre que os intervalos de confiança não se sobrepõem (*e.g.* Coch)153

CAPÍTULO 3

Figura 1: Figura 1: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume, nas vistas A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*; HTel-altura do *telencephalon*; LTect-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCocb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCocb-largura do *corpus cerebelli*; HCocb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBol-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBol-largura do *bulbus olfactorius*; HBol-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp-comprimento da *hypophysis*; WHyp-largura da *hypophysis*; HHyp-altura da

<i>hypohysis</i> ; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.....	246
Figura 2: Formato geral do <i>lobus vagi</i> (LV), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; C) <i>Cetopsis coecutiens</i> MZUSP 43288.....	247
Figura 3: Intumescimento da porção anterior do <i>lobus vagi</i> (LV), em vista dorsal. A) <i>Austroglanis barnardi</i> MZUSP 62630; B) <i>Cetopsidium orientale</i> MNRJ 9523.....	247
Figura 4: Região alar da <i>medulla oblongata</i> (MO) e <i>lobus vagi</i> (LV), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Cetopsis motatanensis</i> USNM 121269; C) <i>Bagrus bajad</i> MZUSP 22174.....	248
Figura 5: Formato e posição do <i>lobus facialis</i> (LF), em vista dorsal. A) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; B) <i>Nematogenys inermis</i> MZUSP 88522.....	248
Figura 6: Presença e ausência de intumescência sobre o <i>lobus facialis</i> (LF), em vista dorsal. A) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; B) <i>Pimelodus ornatus</i> MZUEL 3405.....	249
Figura 7: Posição da porção mais posterior do <i>cerebellum</i> em relação ao <i>lobus facialis</i> (LF), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Denticetopsis epa</i> MPEG 26642.....	249
Figura 8: Formato geral do <i>lobus linea lateralis</i> (LLL), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; C) <i>Denticetopsis praecox</i> MPEG 11823; D) <i>Pimelodus ornatus</i> MZUEL 3405.....	250
Figura 9: Posição da margem medial do <i>lobus linea laeralis</i> (LLL) em relação ao <i>lobus facialis</i> , em vista dorsal. A) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; B) <i>Paracetopsis bleekeri</i> CAS 77029.....	250
Figura 10: Posição da margem posterior do <i>lobus linea lateralis</i> (LLL), em vista dorsal. A) <i>Austroglanis barnardi</i> MZUSP 62630; B) <i>Noturus flavus</i> MZUSP 62603; C) <i>Cetopsidium morenoi</i> MZUSP 92984.....	251

Figura 11: Formato da <i>eminentia granularis</i> (EG), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235.....	251
Figura 12: Formato da porção posterior da <i>eminentia granularis</i> (EG), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Cetopsis sandrae</i> MZUSP 41492.....	252
Figura 13: Formato geral do <i>corpus cerebelli</i> (CC), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Nematogenys inermis</i> MZUSP 88522; C) <i>Pimelodus ornatus</i> MZUEL 3405; D) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; E) <i>Denticetopsis praecox</i> MPEG 11823; F) <i>Cetopsis othonops</i> USNM 76972.....	253
Figura 14: Formato da porção anterior do <i>corpus cerebelli</i> (CC), em vista dorsal. A) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; B) <i>Denticetopsis epa</i> MPEG 26642.....	254
Figura 15: Formato da porção póstero-lateral do <i>corpus cerebelli</i> (CC), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Cetopsidium minutum</i> MZUSP 108943.....	254
Figura 16: Formato da margem lateral do <i>corpus cerebelli</i> (CC), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Cetopsis othonops</i> USNM 76972; C) <i>Denticetopsis praecox</i> MPEG 11823.....	255
Figura 17: Formato da margem posterior do <i>corpus cerebelli</i> (CC), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235.....	255
Figura 18: Prolongamento da porção anterior do <i>corpus cerebelli</i> (CC) em relação ao <i>telencephalon</i> (TEL), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Nematogenys inermis</i> MZUSP 88522; C) <i>Cetopsidium pemon</i> MZUSP 93068; D) <i>Cetopsis othonops</i> USNM 76972; E) <i>Cetopsis coecutiens</i> MZUSP 43288.....	256
Figura 19: Posição da porção posterior do <i>corpus cerebelli</i> (CC) em relação ao <i>lobus facialis</i> (LF), em vista dorsal. A) <i>Denticetopsis praecox</i> MPEG 11823; B) <i>Pimelodus ornatus</i> MZUEL 3405; C) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595.....	256

Figura 20: Presença ou não de sobreposição do <i>tectum opticum</i> (TO) ao <i>torus semicircularis</i> (TS), em vista dorsal. A) <i>Nematogenys inermis</i> MZUSP 88522; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235.....	257
Figura 21: Formato geral do <i>tectum opticum</i> (TO) e <i>torus semicircularis</i> (TS), em vista dorsal. A) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; B) <i>Denticetopsis epa</i> MPEG 26642.....	257
Figura 22: Posição da <i>habenula</i> (HAB), em vista dorsal. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Nematogenys inermis</i> MZUSP 88522.....	258
Figura 23: Formato geral do <i>lobus inferior hypothalami</i> (LIH), em vista ventral. A) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; B) <i>Denticetopsis praecox</i> MPEG 11823; C) <i>Cetopsis oliveirai</i> MZUSP 56428.....	258
Figura 24: Posição do <i>lobus inferior hypothalami</i> (LIH) em relação ao <i>hypothalamus</i> (HI), em vista ventral. A) <i>Pimelodus ornatus</i> MZUEL 3405; B) <i>Cetopsidium minutum</i> MZUSP 108943.....	259
Figura 25: Posição do <i>nucleus preglomerulosus lateral</i> (PGl) em relação ao <i>lobus inferior hypothalami</i> (LIH), em vista ventral. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235.....	259
Figura 26: Formato geral do <i>hypothalamus</i> (HI), em vista ventral. A) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; B) <i>Cetopsis oliveirai</i> MZUSP 56428.....	260
Figura 27: Formato geral do <i>nucleus preglomerulosus lateral</i> (PGl), em vista ventral. A) <i>Cetopsis pearsoni</i> MZUSP 27812; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235; C) <i>Cetopsis oliveirai</i> MZUSP 56428.....	260
Figura 28: Presença ou não de subdivisão no <i>nucleus preglomerulosus lateral</i> (PGl), em vista ventral. A) <i>Cetopsis sandrae</i> MZUSP 41492; B) <i>Paracetopsis bleekeri</i> CAS 77029.....	261
Figura 29: Posição do <i>nucleus preglomerulosus lateral</i> (PGl) em relação a margem anterior do <i>hypothalamus</i> (HI), em vista ventral. A) <i>Diplomystes mesembrinus</i> MZUSP 62595; B) <i>Helogenes marmoratus</i> MZUSP 40235.....	261

- Figura 30:** Posição do *nucleus preglomerulosus lateral* (PGl) em relação a margem posterior do *telencephalon* (Tel), em vista ventral. A) *Paracetopsis esmeraldas* MZUSP 120969; B) *Cetopsis candiru* MZUSP 75836.....262
- Figura 31:** Presença do *nucleus preglomerulosus rostral* (PGr), em vista ventral. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235. PGI = *nucleus preglomerulosus lateral*.....262
- Figura 32:** Formato geral da *hypophysis* (Hyp), em vista ventral. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Noturus flavus* MZUSP 62603.....263
- Figura 33:** Formato geral do *telencephalon* (Tel), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis arcana* MNRJ 36156.....263
- Figura 34:** Presença de fenda na margem póstero-lateral do *telencephalon* (Tel), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis candiru* MZUSP 75836. Seta apontando a fenda.....264
- Figura 35:** Posição da fenda na margem lateral do *telencephalon* (Tel), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Paracetopsis bleekeri* CAS 77029. Setas apontando as fendas.....264
- Figura 36:** Formato geral do *bulbus olfactorius* (Bol), em vista ventral. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428.....265
- Figura 37:** Presença do *nervus opticus* (NII), em vista ventral. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428.....265
- Figura 38:** Espessura comparada entre o *tractus olfactorius* e *nervus opticus* (NII), em vista ventral. A) *Pimelodus ornatus* MZUEL 3405; B) *Cetopsis coecutiens* MZUSP 43288.....266
- Figura 39:** Expansão do órgão olfatório, em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsis coecutiens* não catalogado (Foto: F. Pupo)266
- Figura 40:** Formato geral do órgão olfatório, em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsis coecutiens* não catalogado (Foto: F. Pupo); C) *Pimelodus maculatus* DZSJRP 18973 (Foto: A. Rosa)267

Figura 41: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos sem pesagem, de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	268
Figura 42: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos com $k = 0.1$, de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	269
Figura 43: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos com $k = 0.5$ e 1 , de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	270
Figura 44: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos com $k = 2, 3, 5, 10, 50$ e 100 , de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	271
Figura 45: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos sem pesagem, de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	272
Figura 46: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos com $k = 0.1$ e 0.5 , de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	273
Figura 47: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos com $k = 1$, de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	274
Figura 48: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos com $k = 2, 3, 5, 10, 50, 100$, de de Pinna <i>et al.</i> (2007), com a inserção de táxons terminais.....	275
Figura 49: Cladograma de consenso estrito com dados de neuroanatomia discretos sem pesagem, e com $k = 0.1, 0.5, 1, 2, 3, 5, 10, 50$ e 100	276
Figura 50: Cladograma de consenso estrito com dados de neuroanatomia discretos e contínuos sem pesagem, e com $k = 0.5, 1, 2, 3, 5, 10, 50, 100$	277
Figura 51: Cladograma de consenso estrito com dados de neuroanatomia discretos e contínuos com $k = 0.1$	278
Figura 52: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia e neuroanatomia discretos e contínuos sem pesagem, e com $k = 50$ e 100	279

Figura 53: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia e neuroanatomia discretos e contínuos com $k = 0.1$ e 0.5	280
Figura 54: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia e neuroanatomia discretos e contínuos com $k = 2, 3, 5$ e 10	281
Figura 55: Cladograma de maior probabilidade posterior com os dados de sequências de genes mitocondriais (16S, COI e Cytb)	282
Figura 56: Cladograma de consenso estrito com os dados combinados de morfologia e sequências de genes mitocondriais.....	283
Figura 57: Cladograma de consenso estrito com os dados combinados de morfologia e sequências de genes mitocondriais e terminais reduzidos.....	284
Figura 58: Cladograma de maior probabilidade posterior com os dados combinados de morfologia e sequências de genes mitocondriais.....	285
Figura 59: Cladograma de maior probabilidade posterior com os dados de morfologia e sequências de genes mitocondriais.....	286
Figura 60: Boxplot com os valores de distância entre os terminais utilizados para os dados moleculares.....	287

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	10
 <i>CAPÍTULO I</i>	 23
 COMPARAÇÃO DA MORFOLOGIA EXTERNA E EVOLUÇÃO DO ENCÉFALO NA FAMÍLIA CETOPSIDAE (TELEOSTEI, OSTARIOPHISI, SILURIFORMES), COM IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS.....	 24
INTRODUÇÃO	26
MATERIAL E MÉTODOS	28
LISTA DAS INSTITUIÇÕES.....	28
MATERIAL E PREPARAÇÕES.....	28
MATERIAL COMPARATIVO DE OUTRAS FAMÍLIAS	30
ANÁLISE MORFOMÉTRICA	30
RESULTADOS	32
PADRÃO GERAL DO ENCÉFALO DE CETOPSIDAE COM INFORMAÇÕES GENERALIZADAS SOBRE O COMPLEXO ANATÔMICO	 32
<i>RHOMBENCEPHALON</i>	33
<i>MESENCEPHALON</i>	35
<i>DIENCEPHALON</i>	37
<i>TELENCEPHALON</i>	38
DESCRIÇÃO ANATÔMICA ESPECÍFICA E COMPARAÇÃO INTRAFAMILIAR.....	39
<i>RHOMBENCEPHALON</i>	40
<i>MESENCEPHALON</i>	43
<i>DIENCEPHALON</i>	44
<i>TELENCEPHALON</i>	45
COMPARAÇÃO ANATÔMICA INTERFAMILIAR	46
DISCUSSÃO	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	56
<i>FIGURAS</i>	66
<i>TABELA</i>	99

CAPÍTULO II	105
ONTOGENIA COMPARADA DA MORFOLOGIA EXTERNA DO ENCÉFALO DE <i>HELOGENES MARMORATUS</i> GÜNTHER 1863 E <i>CETOPSIS GOBIOIDES</i> KNER 1858 (SILURIFORMES, CETOPSIDAE)	106
INTRODUÇÃO	108
MATERIAL E MÉTODOS	111
MATERIAL E PREPARAÇÕES	111
SUBFAMÍLIA HELOGENINAE	111
SUBFAMÍLIA CETOPSINAE	111
MATERIAL COMPARATIVO DE OUTRAS FAMÍLIAS	112
ANÁLISE COMPARATIVA	113
ANÁLISE MORFOMÉTRICA	113
ANÁLISE ESTATÍSTICA	115
RESULTADOS	116
PADRÃO GERAL DO ENCÉFALO DE <i>HELOGENES MARMORATUS</i> E <i>CETOPSIS GOBIOIDES</i>	116
RHOMBENCEPHALON	116
MESENCEPHALON	117
DIENCEPHALON	118
TELENCEPHALON	118
MODIFICAÇÕES DURANTE O DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO DO ENCÉFALO DE <i>HELOGENES MARMORATUS</i>	119
RHOMBENCEPHALON	119
MESENCEPHALON	121
DIENCEPHALON	122
TELENCEPHALON	123
MODIFICAÇÕES DURANTE O DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO DO ENCÉFALO DE <i>CETOPSIS GOBIOIDES</i>	124
RHOMBENCEPHALON	124
MESENCEPHALON	127
DIENCEPHALON	127
TELENCEPHALON	128
ESCALA DO VOLUME ENCEFÁLICO ENTRE <i>HELOGENES MARMORATUS</i> E <i>CETOPSIS GOBIOIDES</i>	129
DISCUSSÃO	131

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	136
FIGURAS.....	143
TABELAS	154
 CAPÍTULO III.....	 162
 MORFOLOGIA, MOLÉCULAS E CONGRUÊNCIA DE CARACTERES NA FILOGENIA DOS BAGRES NEOTROPICAIS DA FAMÍLIA CETOPSIDAE (OSTEICHTHYES, OSTARIOPHYSI, SILURIFORMES)	 163
INTRODUÇÃO	166
MATERIAL E MÉTODOS	168
AMOSTRAGEM DE TÁXONS.....	168
COMPARAÇÕES COM O GRUPO EXTERNO E DELIMITAÇÃO DOS TERMINAIS	168
LISTA DAS INSTITUIÇÕES.....	169
PREPARAÇÃO DO MATERIAL.....	170
TERMINOLOGIA ANATÔMICA.....	171
DADOS OSTEOLÓGICOS	171
DADOS NEUROANATÔMICOS	172
DADOS CONTÍNUOS	172
DADOS MOLECULARES.....	174
ANÁLISE DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS	174
CONSTRUÇÃO E DESCRIÇÃO DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS.....	176
CONSTRUÇÃO E ALINHAMENTOS DOS CARACTERES MOLECULARES	176
ANÁLISES FILOGENÉTICAS	177
DADOS MORFOLÓGICOS.....	177
DADOS MOLECULARES	178
DADOS COMBINADOS	179
RESULTADOS	180
CARACTERES FILOGENÉTICOS MORFOLÓGICOS	180
ÁRVORES FILOGENÉTICAS DE DADOS MORFOLÓGICOS	213
ÁRVORES FILOGENÉTICAS DE DADOS MOLECULARES.....	215
ÁRVORES FILOGENÉTICAS DE DADOS COMBINADOS	215
DISCUSSÃO	217
CETOPSIDAE COMO GRUPO MONOFILÉTICO	217

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DAS SUBFAMÍLIAS HELOGENINAE E CETOPSINAE.....	219
CONGRUÊNCIAS E INCONGRUÊNCIAS	223
DADOS NEUROANATÔMICOS	225
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	228
<i>FIGURAS</i>	245
<i>TABELAS</i>	288
<i>APÊNDICES</i>	305
GLOSSÁRIO.....	321

INTRODUÇÃO GERAL

A diversidade biológica é o resultado do mecanismo da seleção natural atuando sobre as variações morfogênicas, que podem ser causadas por inúmeros fatores internos e externos (GILBERT ET AL., 1996). Sob esse aspecto, mudanças na estrutura do sistema nervoso central são estabelecidas, a partir de alterações no seu desenvolvimento, ao longo do processo evolutivo (BUTLER & HODOS, 2005). Apesar da enorme diversidade funcional, estrutural e de complexidade encontrada no sistema nervoso, evidências sugerem que a formação dos eixos ântero-posterior (genes *Hox*) e dorso-ventral (genes *Bmp4*), além de outras características homólogas, são coordenadas por um conjunto de genes conservados dentro de Metazoa (HIRTH & REICHERT, 2007).

Entre os vertebrados, as primeiras células neurais são detectadas durante o desenvolvimento de células precursoras do endoderma e do mesoderma, as quais, por sua vez, irão induzir a formação do tubo neural ao decorrer do processo da gastrulação (LANGELAND & KIMMEL, 1997; GILBERT, 2010). O lúmen do tubo neural irá formar o sistema ventricular, enquanto o sistema nervoso central se desenvolve dentro de suas paredes. Na porção anterior do tubo neural uma série de neurômeros (segmentos seriais) se desenvolvem e formam as principais regiões do sistema nervoso central (BUTLER & HODOS, 2005). Todos os peixes gnatostomados compartilham características cerebrais convencionalmente reconhecidas também para os amniotas. Entre tais, as três regiões do encéfalo e suas principais subdivisões (Fig. 1), da porção posterior à anterior: o *rhombencephalon* (*metencephalon* e *myelencephalon*), o *mesencephalon* e o *prosencephalon* (*diencephalon* e *telencephalon*) (WULLIMAN & VERNIER, 2007).

A diversidade de forma, tamanho e funções atreladas às subdivisões encefálicas é fruto de surpreendentes modificações no curso da evolução que podem ser rivalizadas por poucos complexos anatômicos (NIEUWENHUYS ET AL., 1998). O sistema nervoso central é responsável pela coordenação de interações entre animal e ambiente. A percepção do ambiente e comportamento resultante são possíveis devido ao controle que o sistema nervoso central exerce sobre outros complexos anatômicos (MEEK & NIEUWENHUYS, 1998). A associação de tais demandas comportamentais e ecológicas moldaram uma série de modificações individuais resultando na enorme diversidade encontrada atualmente

(KOTRSCHAL ET AL., 1998). Um mosaico de processos evolutivos está envolvido no desenvolvimento e diversificação funcional do sistema nervoso central em diferentes escalas de tempo e espaço (ALBERT ET AL., 1998). Entretanto, padrões são confinados em limites genéticos viáveis que podem ser notavelmente interpretados filogeneticamente (EASTMANN & LANNOO, 1998; ALBERT, 2001; GONZALEZ-VOYER ET AL., 2009; ABRAHÃO ET AL., 2018).

Apesar de todo o conhecimento adquirido durante mais de 200 anos de considerável quantidade de dados sobre o sistema nervoso central de vertebrados, ainda existem enormes lacunas no entendimento desse complexo anatômico. NORTHCUTT (2002) aponta quatro principais questões sobre a evolução do sistema nervoso central: quais as principais mudanças que ocorreram em sua organização; quando essas mudanças ocorreram; a partir de quais mecanismos tais mudanças aconteceram; e por que tais mudanças ocorreram. As duas últimas requerem abordagens interdisciplinares amplas envolvendo, entre outras coisas, ecologia e testes comportamentais. Além disso, não são factíveis sem estudos que contemplem as duas primeiras questões.

A compreensão das mudanças que ocorreram no sistema nervoso central dos vertebrados só é possível a partir de comparações entre grupos de animais. Para tal, análises que interpretem modificações na forma, tamanho e posição tem papel fundamental. Esforços nessa temática têm alcançado importantes êxitos na determinação e reconhecimento de homologias entre os vertebrados (DAVIS & NORTHCUTT, 1983; BUTLER & HODOS, 2005; NIEUWENHUYSEN ET AL., 1998). Além disso, estudos comparativos também fornecem dados para o reconhecimento e compreensão do significado funcional dessas mudanças na organização geral do sistema nervoso central. Tais estudos têm focado principalmente em regiões sensoriais e centros de integração motora (*e.g.* WULLIMAN & NORTHCUTT, 1990; STRIEDTER, 1991; GRILLNER ET AL., 1995). Essas são as maneiras mais simples e eficazes de entender como o sistema nervoso central sofreu modificações entre os diversos grupos existentes.

Questões sobre quando tais modificações ocorreram no sistema nervoso central podem ser respondidas em um contexto histórico e com a integração de duas abordagens diferentes, porém inter-relacionadas: ontogenia e filogenia (NORTHCUTT, 2002). Assim como em qualquer análise morfológica, estudos filogenéticos sobre o sistema nervoso central podem ser conduzidos por meio de análises de representantes do grupo interno e

comparações com um grupo externo. A determinação de um táxon como grupo-externo depende de hipóteses bem corroboradas e estabelecidas com diferentes abordagens. Adicionalmente, análises de desenvolvimento podem ser conduzidas para a determinação de polaridade dos estados de caracteres, especialmente quando se estuda sistema anatômicos com notória variação ontogenética, como é o caso do sistema nervoso central. Alguns estudos demonstraram que a combinação dessas duas abordagens é a forma mais robusta e confiável de produzir filogenias baseadas em caracteres do sistema nervoso central (NORTHCUTT, 1990; NORTHCUTT, 1997; STRIEDTER, 1997).

Não obstante a grande quantidade de literatura com diferentes abordagens sobre alguns principais complexos anatômicos, o que se sabe sobre o sistema nervoso central em Siluriformes é muito pouco em comparação. Avanços foram realizados em alguns grupos de Teleostei não-Siluriformes (EVANS, 1931; EASTMANN & LANNOO, 1995, 2001, 2007, 2008, 2011; KOTRSCHAL ET AL., 1998; ALBERT ET AL., 1998; ALBERT, 2001; ITO ET AL., 2007), e com diferentes abordagens em Siluriformes da família Ictaluridae na América do Norte (FINGER, 1976; KNUDSEN, 1976; LUNDBERG, 1982; TONG & FINGER, 1983; MEEK & NIEUWENHUY, 1998; STRIDTER, 1991; NORTHCUTT ET AL., 2000). Até o momento, somente poucos estudos foram publicados sobre o sistema nervoso central de Otophysi Neotropicais (TRAJANO, 1994; ALBERT ET AL., 1998; ALBERT, 2001; ROSA ET AL., 2014; ABRAHÃO & SHIBATTA, 2015; PEREIRA & CASTRO, 2016; ANGULO & LANGENI, 2017; ABRAHÃO ET AL., 2018).

Muitos estudos com dados de sequências de genes mitocondriais e nucleares foram realizados com êxito em Otophysi. Dentro de Siluriformes, tais estudos foram focados em relações interfamiliares (*e.g.* HARDMAN, 2005 com genes mitocondriais e SULLIVAN ET AL., 2006 com genes nucleares em Siluriformes; SULLIVAN ET AL., 2013 com Pimelodoidea) e intrafamiliares (*e.g.* OCHOA ET AL., 2017 com Trichomycteridae; SHIMABUKURO-DIAS ET AL., 2004 com Callichthyidae; MONTOYA-BURGOS ET AL., 1998 com Loricariidae; CHIACHIO ET AL., 2008 e CRAMER ET AL., 2011 com Hypoptopomatinae e Neoplecostominae; COVAIN ET AL., 2016 com Loricariinae; MONTOYA-BURGOS ET AL., 1997 com Hypostominae e Ancistrinae; AZLINA ET AL., 2013 com Pangasidae; SULLIVAN ET AL., 2008 com Amblycipitidae; PENG ET AL., 2004 com Sisoridae; MOYER ET AL., 2004 e ARCE ET AL., 2013 com Doradidae; HARDMAN & PAGE, 2003 com Ictaluridae, HARDMAN & LUNDBERG, 2006 com um grupo de Pimelodidae; e BETANCUR-R ET AL.,

2007 com Ariidae). Esses estudos trouxeram novas discussões sobre as relações filogenéticas desses grupos, as vezes debatendo sobre as diferenças encontradas entre cada tipo de abordagem, mas muitas vezes em concordância com os estudos prévios de dados morfológicos. Embora poucos estudos incorporaram dados morfológicos e moleculares em análises de “evidência total” em Siluriformes (*e.g.* MOYER ET AL., 2004; BETANCUR-R ET AL., 2007), tal metodologia é tida como a forma mais robusta para testar hipóteses filogenéticas, e foi testada com êxito em diversos grupos (*e.g.* KLUGE, 1989; EERNISE & KLUGE, 1993; NIXON & CARPENTER, 1996; KLUGE, 1998; CARPENTER, 1999; FROST ET AL., 2001; FROST ET AL., 2006).

A ordem Siluriformes constitui o grupo de peixes com a mais ampla distribuição geográfica, conhecidos em todos os continentes (NELSON, 2016), e o segundo mais diverso, com 39 famílias e pelo menos 3.885 espécies válidas, em Ostariophysi (ESCHMEYER & FONG, 2018). Historicamente, Siluriformes já foi alvo de diversos estudos por inúmeros pesquisadores devido a essas intrigantes características e sua enorme diversidade morfológica. Entre os primeiros estudos realizados com esse grupo, os quais buscaram elucidar as relações entre seus diversos representantes, destacam-se CUVIER (1817), BLEEKER (1862 e 1863), GÜNTHER (1864), EIGENMANN & EIGENMANN (1890), BRIDGE & HADDON (1893) e REGAN (1911). Após o surgimento da sistemática filogenética, ou cladística, proposta por HENNIG (1950, 1966), uma nova série de estudos sobre as relações filogenéticas em Siluriformes foi realizada, concentrando-se nas relações intrafamiliares (*e.g.* LUNDBERG, 1970 e 1982 para Ictaluridae; BORNBUCH, 1991 para Siluridae; CHEN & LUNDBERG, 1994 para Amblycipitidae; BOCKMANN, 1998 para Heptapteridae; REIS, 1998 para Callichthyidae; SHIBATTA, 1998 para Pseudopimelodidae; BASKIN, 1973 e WOSIACKI, 2002 para Trichomycteridae; DE PINNA ET AL., 2007 para Cetopsidae) e interfamiliares (*e.g.* BASKIN, 1973, HOWES, 1983 e SCHAEFER, 1990 para Loricarioidea; DE PINNA, 1996 para Sisoroidea).

Os estudos mais abrangentes das relações entre as famílias de Siluriformes são poucos. MO (1991) através do estudo com Bagridae, propôs uma hipótese de relações de várias famílias de Siluriformes, além de ARRATIA (1992), quem realizou uma análise filogenética com oito famílias de Siluriformes. Porém, estas análises apresentaram uma série de problemas metodológicos além da falta de representatividade de vários táxons (DE PINNA & FERRARIS, 1992). A primeira análise filogenética mais abrangente e

completa foi realizada por DE PINNA (1993), onde apresentou uma nova classificação dentro de Siluriformes. Apesar da ênfase na superfamília Loricarioidea, BRITTO (2002) propõe uma nova hipótese filogenética para Siluriformes a partir da reanálise de todos os caracteres propostos por MO (1991), ARRATIA (1992) e DE PINNA (1993).

Já no século XXI os estudos de DIOGO ET AL., (2005), DIOGO (2005), HARDMAN (2005) e SULLIVAN ET AL., (2006), também realizaram análises mais abrangentes e propuseram novos arranjos de relações entre as famílias da ordem Siluriformes. Não obstante, os dois últimos estudos citados, com base em dados moleculares, apresentaram hipóteses distintas entre eles, principalmente em relação à posição de Diplomystidae, grupo tradicionalmente reconhecido e aceito como grupo-irmão de todos os outros Siluriformes (LUNDBERG & BASKIN, 1969; ARRATIA, 1987; GRANDE, 1987; MO 1991; DE PINNA, 1993; DIOGO ET AL., 2005; DIOGO, 2005; HARDMAN, 2005).

As espécies de Cetopsidae, comumente utilizadas nessas análises filogenéticas mais abrangentes, foram expostas, na maioria dos casos, como componentes de um grupo monofilético, com exceção dos estudos de MO (1991), onde Helogeninae (tratado como Helogenidae) se manteve como grupo-irmão de todos os demais Siluriformes não-diplomistídeos, além de Cetopsinae (tratado como Cetopsidae), o qual foi proposto como um grupo não-monofilético, tendo *Hemicetopsis* e o restante dos cetopsídeos em ramos consecutivos na base de seu cladograma. Posteriormente, DE PINNA (1993) com seu cladograma de consenso estrito propõe pela primeira vez Helogeninae (tratado como Helogenidae) e Cetopsinae (tratado como Cetopsidae) em um grupo monofilético, irmão dos demais Siluriformes não-diplomistídeos. Posteriormente, DE PINNA (1998) reformulou e propôs um novo cladograma em acordo com hipóteses prévias (MO, 1991; DE PINNA, 1993; LUNDBERG, 1993; DE PINNA, 1996), onde observou que Cetopsidae não compartilha algumas sinapomorfias entre todas as outras famílias de Siluriformes, exceto com Diplomystidae, além de algumas delas relacionadas com o grupo fóssil Hypsidoridae, mantendo-a na base da linhagem dos Siluriformes.

A partir dos estudos de DE PINNA & VARI (1995) houveram mudanças na composição de Cetopsidae que foi expandida com a inclusão e criação da subfamília Helogeninae (anteriormente Helogenidae) além da criação da subfamília Cetopsinae (anteriormente Cetopsidae). Estas duas subfamílias compartilham algumas sinapomorfias em Siluriformes e se mantiveram como um grupo monofilético em todos os estudos

realizados posteriormente (BRITTO, 2002; DIOGO ET AL., 2005; HARDMAN, 2005; SULLIVAN ET AL., 2006).

Cetopsidae possui então dois clados monofiléticos, sendo um deles correspondente a Helogeninae (*sensu* DE PINNA & VARI, 1995), a qual possui somente um gênero e quatro espécies válidas (VARI & ORTEGA, 1986; DE PINNA ET AL., 2007). As espécies incluídas nessa subfamília podem ser encontradas em pequenos riachos com águas claras ou escuras, nas bacias Amazônica e do Orinoco, e em rios da bacia da Guiana, onde se alimentam principalmente de insetos alóctones, além de predarem outros pequenos invertebrados (VARI & ORTEGA, 1986; DE PINNA & VARI, 1995). O outro clado corresponde aos representantes incluídos em Cetopsinae (*sensu* DE PINNA & VARI, 1995), onde ao todo são descritas 38 espécies, as quais são distribuídas em quatro gêneros (VARI ET AL., 2005). Estas espécies possuem ampla distribuição, ocorrendo desde a região norte até a região central da América do Sul, em ambientes parecidos com os ocupados pelas espécies de Helogeninae (DE PINNA & VARI, 1995). Os peixes incluídos nessa subfamília possuem uma grande diversidade morfológica além de grande variação de comprimento, com alguns exemplares podendo atingir até 30 cm. Estes peixes também possuem variações em relação ao comportamento alimentar, variando desde semi-predadores necrófagos, se alimentando de carne, até predadores ativos de insetos (SAUL, 1975; BASKIN ET AL., 1980; DE PINNA & VARI, 1995).

Após a revisão taxonômica de Cetopsinae, VARI ET AL., (2005) revalidaram e excluíram alguns gêneros, além de criar o novo gênero *Cetopsidium*. Helogenidae (atual Helogeninae) também foi revisada nos estudos de VARI & ORTEGA (1986). Até então somente dois trabalhos não publicados tinham sido feitos com análises osteológicas (OLIVEIRA, 1988; MILANI-DE-ARNAL, 1991), na tentativa de alguma elucidação sistemática, porém em nenhum deles continha qualquer menção a alguma hipótese filogenética. Uma análise filogenética dentro de Cetopsidae só foi realizada recentemente, nos estudos de DE PINNA ET AL. (2007), onde além de organizarem as relações entre os gêneros válidos da família e sua relação de parentesco com outras famílias mais proximamente relacionadas na base de Siluriformes, ainda propuseram hipóteses biogeográficas para várias espécies do grupo. Para isso, foram analisados 127 caracteres relacionados à osteologia e morfologia externa desses peixes, os quais resultaram em 10 caracteres sinapomórficos para Cetopsidae que demonstram o monofiletismo do grupo

mantendo o clado composto por *Helogenes* (subfamília Helogeninae) como grupo-irmão de todos os outros cetopsídeos (Figura 1). No outro clado (subfamília Cetopsinae), o gênero *Cetopsidium* se mantém como grupo-irmão de todos os outros gêneros, e *Cetopsis* em posição mais apical dentro do grupo (Figura 1). Esses autores também organizaram Cetopsinae subdividindo-a em três tribos, a saber: tribo Cetopsidiini a qual compõe o gênero *Cetopsidium*, tribo Denticetopsini, a qual compõe o gênero *Denticetopsis* e a tribo Cetopsini, a qual inclui os gêneros *Cetopsis* e *Paracetopsis*. Este estudo se mostrou bastante resolutivo para muitos clados dentro da família além de dar suporte para novos estudos relacionados à sua posição dentro da ordem Siluriformes e sua história biogeográfica.

Entretanto, algumas relações intragenéricas não se mostraram bem resolutivas, principalmente no clado formado pelas espécies dos gêneros *Cetopsidium*, o qual é polifilético, além do clado composto por *Cetopsis*, que possui dois ramos distintos entre suas espécies componentes. Outro problema enfrentado por esses autores foi a ausência de alguns táxons, devido a sua raridade em coleções ictiológicas e/ou dificuldade de captura em campo. Por outro lado, resultados interessantes foram verificados no clado composto por *Cetopsis coecutiens*, *C. candiru* e *C. oliveirai*, onde as duas primeiras espécies atingem os maiores tamanhos entre todas as outras componentes da família, e a última, reconhecidamente pedomórfica, a qual possui o menor tamanho entre as espécies da família (DE PINNA ET AL., 2007). Estes resultados geram especulações intrigantes sobre a evolução destas espécies em particular.

A posição bastante basal de Cetopsidae na linhagem evolutiva dos Siluriformes foi parcialmente corroborada entre os estudos de MO (1991) E DE PINNA (1993), onde apesar de algumas ressalvas, se manteve como grupo-irmão dos demais Siluriformes não-diplomistídeos, mantendo a família Diplomystidae como grupo-irmão de todos os siluriformes. Posteriormente, BRITTO (2002) propõe, pelo seu cladograma de consenso estrito, que a família Cetopsidae, além de se manter na mesma posição prévia entre os Siluriformes, ainda possui um clado composto pelas famílias Amblycipidae, Akysidae, Aspredinidae, Ersthistidae e Sisoridae como seu próximo grupo-irmão. DIOGO (2005) propôs mudanças entre as relações interfamiliares na base de Siluriformes, realocando as famílias da subordem Loricarioidei como grupo-irmão dos Siluriformes não-diplomistídeos e a família Cetopsidae como seu próximo grupo-irmão, tendo a família

Siluridae no ramo subjacente. No estudo com dados de segmentos de genes mitocondriais, HARDMAN (2005) propõe Diplomystidae como grupo irmão de todos os siluriformes seguido de Cetopsidae. Não obstante, no estudo com dados de segmentos de genes nucleares de SULLIVAN ET AL. (2006) a subordem Loricarioidei forma o grupo-irmão dos Siluroidei, com Diplomystidae como grupo irmão de Cetopsidae e demais famílias. Além disso, no mesmo estudo o grupo formado após o ramo de Cetopsidae é composto pelas famílias Aspredinidae, Auchenipteridae e Doradidae.

Figura 1. Árvore de consenso estrito proposta para as relações de Cetopsidae por DE PINNA ET AL. (2007).

No presente estudo questões sobre variações na morfologia e no desenvolvimento do encéfalo entre representantes de Cetopsidae foram abordadas. Além disso, as relações filogenéticas dentro de Cetopsidae também foram alvo de estudos tanto com dados morfológicos provenientes da osteologia, morfologia externa e neuroanatomia, como dados moleculares provenientes de sequências de genes mitocondriais (COI, Cytb e 16S) e nucleares (RAG1, RAG2 e Myh6). Esse estudo também avaliou a posição de Cetopsidae em Siluriformes e pode servir de base para futuros estudos com sistema nervoso central para a ordem como um todo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHÃO, V.P.; PUPO, F.M.; SHIBATTA, O.A. 2018. Comparative brain gross morphology of the neotropical catfish family Pseudopimelodidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Siluriformes), with phylogenetic implications. *Zoological Journal of Linnean Society*, 2018:1-23.
- ABRAHÃO, V.P.; SHIBATTA, O.A. 2015. Gross morphology of the brain of *Pseudopimelodus bufonius* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes: Pseudopimelodidae). *Neotropical Ichthyology*, 13: 255-264.
- ALBERT, J.S.; LANOO, 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 Zoology, Michigan* 190: 1-127.
- ANGULO, A.; LANGEANI, F. 2017. Gross brain morphology of the armoured catfish *Rineloricaria heteroptera*, Isbrücker and Nijssen (1976), (Siluriformes: Loricariidae: Loricariinae): A descriptive and quantitative approach. *Journal of Morphology* 278(12):1689-1705.
- ARCE, M.; REIS, R.E.; GENEVA, A.J.; PEREZ, M.H.S. 2013. Molecular phylogeny of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 67(3): 560-577.
- ARRATIA, G. 1987. Description of the primitive Family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonner Zoologische Monographien* 24:1-123.

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

AZLINA, Z.M.; DAUD, S.K.; SIRAJ, S.S.; ALIABADIAN, M.; MOGHADDAM, F.Y. 2013. Molecular phylogeny of Malaysian Pangasiid based on cytochrome C oxidase I (COI) DNA sequences. *Iranian Journal of Animal Biosystematics*, 9(1):17-28.

BASKIN, J.N.; ZARET, T.M.; MAGO-LECCIA, F. 1980. Feeding of reportedly parasitic catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Río Portuguesa basin, Venezuela. *Biotropica*, 12: 182-186.

BASKIN, J.N. 1973. *Structure and relationships of the Trichomycteridae*. Tese de Doutorado, City University of New York. 389 p.

BETANCUR-R. R.; ACERO, A.; BERMINGHAM, E.; COOKE, R. 2007. Systematics and biogeography of New World sea catfishes (Siluriformes: Ariidae) as inferred from mitochondrial, nuclear, and morphological evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1): 339-357.

BLEEKER, P. 1862. *Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises. Siluorides, Characoides et Hétérobranchoides*. Amsterdam, Frédéric Muller. v. 2, 112p.

BLEEKER, P. 1863. Systema Silurorum revisum. *Nederlansch Tijdschrift voor de Dierkunde*, 1: 77-122.

BOCKMANN, F.A. 1998. *Análise filogenética da família Heptapteridae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes) e redefinição de seus gêneros*. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 424 p.

BORNBUSCH, A.H. 1991. Monophyly of the catfish family Siluridae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes), with a critique of previous hypothesis of the family's relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 46: 309-328.

BRIDGE, T.W.; HADDON, A.C. 1893. Contributions to the anatomy of fishes. II. The air-bladder and weberianossicles in the Siluridae. *Phylosophical Transactions of the Royal Society of London, série B*, 84: 65-333.

BRITTO, M.R. 2002. *Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase nas relações da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysi)*. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 512 p.

BUTLER, A.B.; HODOS, W. 2005. *Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. 2 ed. New Jersey, Wiley e Sons. 715p.

CARPENTER, J.M. 1999. Towards simultaneous analysis of morphological and molecular data in Hymenoptera. *Zoologica Scripta*, 28(1-2): 251-260.

CHEN, X.; LUNDBERG, J.G. 1994. *Xiurenbagrus*, a new genus of amblycipitid catfishes (Teleostei: Siluriformes), and phylogenetic relationships among the genera of Amblycopitidae. *Copeia*, 1994: 780-800.

CHIACHIO, M.C.; OLIVEIRA, C.; MONTOYA-BURGOS, J.I. 2008. Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(2): 606-617.

COVAIN, R.; FISCH-MULLER, S.; OLIVEIRA, C.; MOL, J.H.; MONTOYA-BURGOS, J.I.; DRAY, S. 2016. Molecular phylogeny of the highly diversified catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes, Loricariidae) reveals incongruences with morphological classification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94: 492-517.

CRAMER, C.A.; BONATTO, S.L.; REIS, R.E. 2011. Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59(1): 43-52.

CUVIER, G. 1817. *Le Règne Animal, distribué d'après son Organisation. Les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides*. Paris, Deterville. v. 2, 392 p.

DAVIS, R.E.; NORTHCUTT, R.G. 1983. *Fish neurobiology*, Ann Arbor, University of Michigan Press. 2 v.

DIOGO, R.; CHARDON, M.; VANDERWALLE, P. 2004. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Cetopsis coecutiens* Spix & Agassiz, 1829, comparison with other cetopsids, and comments on the synapomorphies and phylogenetic position of the Cetopsidae (Teleostei: Siluriformes). *Belgian Journal of Zoology*, 136: 3-13.

DIOGO, R. 2004. Morphological evolution, aptations, homoplasies, constraints, and evolutionary trends. – Catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution. Enfield, NH: Science Publishers, Inc.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 1995. Diversification of brain morphology in Antarctic notothenioid fishes: basic descriptions and ecological considerations. *Journal of Morphology*, 223: 47-83.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 1998. Morphology of the brain and sense organs in the snailfish *Paraliparis devriesi*: neural convergence and sensory compensation on the Antarctic shelf. *Journal of morphology*, 237(3): 213-236.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 2001. Anatomy and histology of the brain and sense organs of the Antarctic eel cod *Muraenolepis microps* (Gadiformes; Muraenolepididae). *Journal of Morphology*, 250: 34-50.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 2007. Brain and sense organ anatomy and histology of two species of phyletically basal non-Antarctic thornfishes of the Antarctic suborder Notothenioidei (Perciformes: Bovichtidae). *Journal of Morphology*, 268: 485-503.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 2008. Brain and sense organ anatomy and histology of the Falkland Islands Mullet, *Eleginops maclovinus* (Eleginopidae), the sister group of the Antarctic Notothenioid fishes (Perciformes: Notothenioidei). *Journal of Morphology* 269: 84-103.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 2011. Divergence of brain and retinal anatomy and histology in pelagic Antarctic notothenioid fishes of the sister taxa *Dissostichus* and *Pleuragramma*. *Journal of Morphology*, 272: 419-441.

EERNISSE, D.J.; KLUGE, A.G. 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Molecular Biology and Evolution*, 10(6): 1170-1195.

EIGENMANN, C.H.; EIGENMANN, R.S. 1890. A revision of the south American Nematognathi or catfishes. *Occasional Papers of California Academy of Sciences*, 1:1-508.

ESCHMEYER, W.N.; FRICKE, R.; VAN DER LAAN, R. 2018. *Catalog of fishes: genera, species, references*. Available from: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatain.asp>. (08 March 2017).

EVANS, H.M.A. 1931. Comparative Study of the Brains in British Cyprinoids in Relation to their Habits of Feeding, with Special Reference to the Anatomy of the Medulla Oblongata. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 108: 233-257.

FINGER, T.E. 1976. Gustatory pathways in the bullhead catfish. I. Connections of the anterior ganglion. *Journal of Comparative Neurology*, 165(4): 513-526.

FROST, D.R.; ETHERIDGE, R.; JANIES, D.; TITUS, T.A. 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates*, 3343:1-39.

FROST, D.R.; GRANT, T.; FAIVOVICH, J.; BAIN, R.H.; HAAS, A.; HADDAD, C.F.; RAXWORTHY, C.J. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of natural History*, 297:1-291.

GILBERT, S.F.; OPITZ, J.M.; RAFF, R.A. 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Developmental Biology*, 173:357–372.

GILBERT, SF. 2010. *Developmental biology*. 9. ed. Sunderland, MA, Sinauer Associates.

GONZALEZ-VOYER, A.; WINBERG, S.; KOLM, N. 2009. Brain structure evolution in a basal vertebrate clade: evidence from phylogenetic comparative analysis of cichlid fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 238.

GRANDE, L. 1987. Redescription of †*Hypsidoris farsonensis* (Teleostei, Siluriformes), with a reassessment of its phylogenetic position. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7: 24-54.

GRILLNER, S.; DELIAGINA, T.; EKEBERG, O.; EL MANIRA, A.; HILL, R.H.; LANSNER, A.; ORLOVSKY, G.N.; WALLE´N, P. 1995. Neural networks that coordinate locomotion and body orientation in lamprey. *Trends Neuroscience*, 18:270–279.

GÜNTHER, A.C.L.G. 1864. *Catalogue of fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae, Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiatidae in the collection of the Britsih Museum*. London, Order of Trustees. v.5, 455 p.

HARDMAN, M.; LUNDBERG, J.G. 2006. Molecular phylogeny and a chronology of diversification for “phractocephaline” catfishes (Siluriformes: Pimelodidae) based on mitochondrial DNA and nuclear recombination activating gene 2 sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(2): 410-418.

HARDMAN, M.; PAGE, L.M. 2003. Phylogenetic relationships among bullhead catfishes of the genus *Ameiurus* (Siluriformes: Ictaluridae). *Copeia*, 2003(1): 20-33.

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

HENNIG, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutsche Zentralverlag.

HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press. 263p.

HIRTH, F.; REICHERT, H. 2007. Basic nervous system "types": one or many ? In: Reichert, H. *Evolution of nervous systems*. Elsevier Academic Press. v.1, p. 55-72.

HOWES GJ. 1983. The cranial muscles of loricariid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology*, 45: 309-345.

ITO, H.; ISHIKAWA, Y.; YOSHIMOTO, M.; YAMAMOTO, N. 2007. Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche. *Brain Behavior and Evolution* 69: 76– 86.

KLUGE, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Biology*, 38(1): 7-25.

KLUGE, A.G. 1998. Total evidence or taxonomic congruence: cladistics or consensus classification. *Cladistics*, 14(2): 151-158.

KNUDSEN, EI. 1976. Midbrain units in catfish: response properties to electroreceptive input. *Journal of Comparative Physiology*, 109(3): 315-335.

KOTRSCHAL, K.; VAN STAADEN, M.J.; HUBER, R. 1998. Fish brains: Evolution and environmental relationships. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(4): 373-408.

LANGELAND, J.A.; KIMMEL, C.D. 1997. Fishes. In: GILBERT, S. F.; RAUNIO, A. M.(Ed.). *Embryology: construting the organism*. Sunderland, MA, Sinauer Associates. cap. 19, p. 383-407.

LUNDBERG, J.G.; BASKIN, J.N. 1969. The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. *American Museum Novitates*, 2398: 1-49.

LUNDBERG, J.G. 1970. *The evolutionay history of North American catfishes, family Ictaluridae*. Tese de doutorado, The University of Michigan, Ann Arbor. 524 p.

LUNDBERG, J.G. 1982. The comparative anatomy of the toothless blindcat, *Trogloglanis pattersoni* Eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes. *Miscelaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 163:1-85.

LUNDBERG, J.G. 1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm, In: Goldblatt, P. (Ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. New Haven, Yale Univ. Press. p.156-199.

MEEK, J.; NIEUWENHUYIS, R. 1998. Holosteans and teleosts. In: NIEUWENHUYIS, R.; TEN DONKELAAR, H.J.; NICHOLSON, C. (Eds.). *The Central Nervous System of Vertebrates*. Berlin, Springer-Verlag.

MILANI-DE-ARNAL, N. 1991. *Osteologia del bagre ciego Cetopsis coecutiens (Lichtenstein, 1819) (Siluriformes, Cetopsidae) y especies de la familia Cetopsidae presentes en Venezuela*. Tese de Bacharelado, Universidad Central de Venezuela.

MO, T. 1991. *Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) – With a hypothesis of Siluroid Phylogeny*. Köingstein, Koeltz Scientific Books. (Theses Zoologicae, 17)

MONTOYA-BURGOS, J.I.; MULLER, S.; WEBER, C.; PAWLOWSKI, J. 1998. Phylogenetic relationships of the Loricariidae (Siluriformes) based on mitochondrial rRNA gene sequences. *In*: MALABARBA, L.R.; REIS, R.E.; VARI, R.P.; LUCENA, Z.M.S.; LUCENA, C.A.S. (Eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre, EDIPURS. p. 363-374.

MONTOYA-BURGOS, J.I. 2003. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 12(7): 1855-1867.

MONTOYA-BURGOS, J.I.; MULLER, S.; WEBER, C. 1997. Phylogenetic relationships between Hypostominae and Ancistrinae. *Revue Suisse de Zoologie*, 104(1): 185-198.

MOYER, G.R.; BURR, B.M.; KRAJEWSKI, C. 2004. Phylogenetic relationships of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae) inferred from molecular and morphological data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(4): 551-575.

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

NIEUWENHUYS, R.; TEN DONKELAAR, H.J.; NICHOLSON, C. 1998. *The Central Nervous System of Vertebrates*. Berlin, Springer Verlag. 3v., 32219p.

NIXON KC, CARPENTER JM. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics*, 12(3): 221-241.

NORTHCUTT, R.G.; HOLMES, P.H.; ALBERT, J.S. 2000. Distribution and innervation of lateral line organs in the channel catfish. *Journal of Comparative Neurology*, 421(4): 570-592.

NORTHCUTT, R.G. 1990. Ontogeny and phylogeny: A re-evaluation of conceptual relationships and some applications. *Brain Behavior and Evolution*, 36:116–140.

NORTHCUTT, R.G. 1997. Evolution of gnathostome lateral line ontogenies. *Brain Behavior and Evolution*, 50:25–37.

NORTHCUTT, R.G. 2002. Understanding vertebrate brain evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 743-756.

OCHOA, L.E.; ROXO, F.F.; DONASCIMIENTO, C.; SABAJ, M.H.; DATOVO, A.; ALFARO, M.; OLIVEIRA, C. 2017. Multilocus analysis of the catfish family Trichomycteridae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) supporting a monophyletic Trichomycterinae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 115: 71-81.

OLIVEIRA JC. 1998. *Osteologia e revisão sistemática de Cetopsidae (Teleostei, Siluriformes)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.

PENG, Z.; HE, S.; ZHANG, Y. 2004. Phylogenetic relationships of glyptosternoid fishes (Siluriformes: Sisoridae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(3): 979-987.

PEREIRA, T.N.; CASTRO, R. 2016. The brain of *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1850)(Teleostei: Characiformes: Bryconidae): Gross morphology and phylogenetic considerations. *Neotropical Ichthyology*, 14(3):e150051.

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

de PINNA, M.C.C. 1993. *Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order*. Tese de doutorado, City University of New York, New York. 474 p.

de PINNA, M.C.C. 1996. A phylogenetic analysis of the Asian catfish families Sisoridae, Akysidae, and Amblycipitidae, with a hypothesis on the relationships of Neotropical Aspredinidae (Teleostei, Ostariophysi). *Fieldiana*, 1478: 1-83.

de PINNA M.C.C. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. *In*: MALABARBA, L.R.; REIS, R.E.; VARI, R.P.; LUCENA, Z.M.S.; LUCENA, C.A.S. (Eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre, EDIPURS. p. 279-330.

de PINNA, M.C.C.; FERRARIS, C.J.J.R. 1992. Review of Mo's "Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) – with a hypothesis of Siluorid Phylogeny". *Copeia*, 1992: 1132-1134.

de PINNA, M.C.C.; FERRARIS, C.J.J.R.; 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.

de PINNA, M.C.C.; VARI, R.P. 1995. Monophyly and phylogenetic diagnosis of the family Cetopsidae, with synonymization of the Helogenidae (Teleostei: Siluriformes). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 571: 1–26.

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

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

ROSA, A.C.; MARTINS, F.O.; LANGEANI, F. 2014. Miniaturization in *Otothyris* Myers, 1927 (Loricariidae: Hypoptopomatinae). *Neotropical Ichthyology*, 12:53-60.

SAUL, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 127: 93-134.

SCHAFFER, S.A. 1990. Anatomy and relationships of the scolopacid catfishes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 142: 167-210.

SHIBATTA, O.A. 1998. *Sistemática e evolução da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi, Siluriformes), com a revisão taxonômica do gênero Pseudopimelodus*. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 353 p.

SHIMABUKURO-DIAS, C.K.; OLIVEIRA, C.; REIS, R.E.; FORESTI, F. 2004. Molecular phylogeny of the armored catfish family Callichthyidae (Ostariophysi, Siluriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(1): 152-163.

STRIEDTER, G.F. 1991. Auditory, electrosensory, and mechanosensory lateral line pathways through the forebrain in channel catfishes. *Journal of Comparative Neurology*, 312(2): 311-331.

STRIEDTER, G.F. 1991. Auditory, electrosensory, and mechanosensory lateral line pathways through the forebrain in channel catfishes. *Journal of Comparative Neurology*, 312(2): 311-331.

STRIEDTER, G.F. 1997. The telencephalon of tetrapods in evolution. *Brain Behavior and Evolution*, 49:179–213.

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: 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.

SULLIVAN, J.P.; PENG, Z.; LUNDBERG, J.G.; PENG, J.; H.E.S. 2008. Molecular evidence for diphyly of the Asian catfish family Amblycipitidae (Teleostei: Siluriformes) and exclusion of the South American Aspredinidae from Sisoroidea. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 157(1): 51-65.

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.

TRAJANO, E. 1994. Comparative study of the brain and olfactory organ of the troglobitic catfish, *Pimelodella kronei* (Ribeiro 1907), and its putative ancestor, *P. transitoria* (Ribeiro 1912) (Siluriformes Pimelodidae). *Tropical Zoology*, 7(1): 145-160.

VARI, R.P.; FERRARIS, C.J.J.R.; DE PINNA, M.C.C. 2005. The Neotropical whale catfishes (Siluriformes: Cetopsidae: Cetopsinae), a revisionary study. *Neotropical Ichthyology*, 3 (2): 127–238.

VARI, R.P.; ORTEGA, H. 1986. The catfishes of the Neotropical family Helogenidae (Ostariophysi: Siluroidei). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 442: 1-20.

WOSIACK, W.B. 2002. *Estudo das relações filogenéticas de Trichomycterinae (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae) com uma proposta de classificação*. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 324 p.

WULLIMANN, M.F.; VERNIER, P. 2007. Evolution of the nervous system in fishes. In: Kaas, J.H.; Bullock, T.H. *Evolution of nervous system*. Oxford, Academic Press. p. 39-60.

WULLIMANN, M.F.; NORTHCUTT, R.G. 1990. Visual and electrosensory circuits of the diencephalon in mormyrids: An evolutionary perspective. *Journal of Comparative Neurology*, 297:537-552.

CAPÍTULO I

COMPARAÇÃO DA MORFOLOGIA EXTERNA E EVOLUÇÃO DO ENCÉFALO NA FAMÍLIA CETOPSIDAE (TELEOSTEI, OSTARIOPHISI, SILURIFORMES), COM IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS

RESUMO

A morfologia externa das principais subdivisões encefálicas das espécies representativas de Cetopsidae é descrita, ilustrada e interpretada em um contexto evolutivo. Uma ampla comparação com base no formato, posição relativa e volume dessas principais subdivisões é apresentada entre as espécies representantes de todos os gêneros da família. Comparações com espécies de outras famílias de Siluriformes proximamente relacionadas forneceram um amplo contexto de entendimento das principais transformações evolutivas que moldaram o encéfalo dos cetopsídeos. Com isso, padrões morfológicos distintos são identificados para as duas principais subdivisões da família, as subfamílias Helogeninae e Cetopsinae, e para cada um de seus gêneros componentes. A evolução de algumas modificações morfológicas em subdivisões específicas do encéfalo foi interpretada de acordo com hipóteses filogenéticas previamente propostas. O mapeamento filogenético revelou que padrões morfológicos possuem associações sugestivas com especializações na alimentação e outras características de história de vida.

**COMPARATIVE MORPHOLOGY AND EVOLUTION OF THE BRAIN IN THE
FAMILY CETOPSIDAE, WITH PHYLOGENETIC IMPLICATIONS (TELEOSTEI,
OSTARIOPHISI, SILURIFORMES)**

ABSTRACT

The gross morphology of brain subdivisions in the catfish family Cetopsidae is described, illustrated, and interpreted in an evolutionary context. A comprehensive comparison based on shape, relative position and volume of the main brain subdivisions is presented for representative species of all genera in the family. Comparisons with other closely related siluriforms families provide a broader context for understanding the main evolutionary transformations which shaped the cetopsid brain. Profoundly distinct morphological patterns are identified for each of the two main cetopsid subdivisions, subfamilies Helogeninae and Cetopsinae, and for each of their constituent genera. Additional morphological variation is hierarchically interpreted against previously proposed phylogenetic hypotheses. Phylogenetic mapping reveals some recurrent morphological patterns suggestive of an association with specific feeding specializations and other life-history traits.

INTRODUÇÃO

Os Siluriformes estão amplamente distribuídos ao redor do planeta, compondo um grupo primariamente de água doce com cerca de 3800 espécies válidas (Eschmeyer & Fong, 2018). Tamanha diversidade e distribuição é refletida na grande variação morfológica observada no grupo em relação aos Otophysi, um clado monofilético que também inclui peixes das ordens Cypriniformes, Characiformes e Gymnotiformes (Greenwood et al., 1966; Rosen & Greenwood, 1970; Nelson, 2006; Wiley & Johnson, 2010). Historicamente, a grande maioria das descrições e informações anatômicas de Siluriformes foram amplamente exploradas e focadas no sistema esquelético em decorrência de fatores dependentemente interligados como, por exemplo, maior acessibilidade com as técnicas de diafanização, grande quantidade de informação resultante, homologias conhecidas, e uma extensa literatura disponível (Datovo & Bockmann, 2010). Em detrimento disso, abordagens com outros sistemas morfológicos em Siluriformes foram raramente exploradas em comparação ao grande número de trabalhos osteológicos. A exemplo disso, com base em todas as sinapomorfias elencadas por Wiley & Johnson (2010) somente 1% é referente às características neuroanatômicas dentro de Teleostei (Datovo & Vari, 2014).

Apesar dos caracteres neuroanatômicos possuírem sinal filogenético reconhecido em diferentes grupos de peixes (Striedter, 1992; Fink *et al.*, 1984; Carr & Maler, 1986; Fink & Fink, 1996; Kotrschal *et al.*, 1998; Albert, 2001; Fontenelle & Carvalho, 2015; Abrahão *et al.*, 2018), trabalhos com esse enfoque tem sido pobremente explorado na sistemática do grupo. Muito provavelmente, a dificuldade de dissecação, alta demanda de tempo gasto, consequente avaria no material utilizado e escassez de literatura para comparação são alguns dos principais obstáculos enfrentados durante as análises de sistemas morfológicos não tradicionais, justificando em parte tal situação (Datovo & Bockmann, 2010).

Os primeiros trabalhos com neuroanatomia de vertebrados foram conduzidos há mais de 200 anos, e apesar disso, ainda existem inúmeras lacunas que devem ser preenchidas para um melhor entendimento sobre esse complexo anatômico. A neuroanatomia comparada é uma das questões primordiais sobre a evolução do sistema

nervoso central. O entendimento sobre quais foram as principais mudanças que ocorreram na organização do sistema nervoso central é de total relevância e importância para outros estudos mais avançados sobre a evolução desse complexo (Northcutt, 2002). Portanto, análises que interpretem as modificações ocorridas na forma, tamanho e posição relativa, das principais subdivisões encefálicas, tem papel fundamental. Tais estudos comparativos também podem fornecer dados para o reconhecimento e compreensão do significado funcional dessas modificações, focando principalmente em regiões sensoriais e centros de integração motora (Wulliman & Northcutt, 1990; Striedter, 1991). Modificações no formato e posição das principais subdivisões encefálicas são decorrentes da história evolutiva e de restrições durante o desenvolvimento com evidente sinal filogenético implícito (Kotrschal *et al.*, 1984; Brandstätter & Kotrschal, 1989; 1990; Finger, 1982; Kotrschal *et al.*, 1998), porém convergências no volume e aumento/diminuição dessas subdivisões são interpretadas como dependentes das demandas de seleções ambientais (Ridet, 1975; Bauchot *et al.*, 1977; Huber *et al.*, 1997; Gonzalez-Voyer & Kolm, 2010).

No presente estudo foi conduzida uma ampla investigação sobre a morfologia externa do encéfalo de 28 espécies de Cetopsidae, uma linhagem reconhecidamente basal em Siluriformes, e grupo-irmão de Diplomystidae, que por sua vez é grupo-irmão do restante dos grupos da ordem, segundo os estudos morfológicos mais tradicionais (Mo, 1991; de Pinna, 1993; Lundberg, 1993; de Pinna, 1996; Britto, 2002). Devido a esses fatores, caracteres neuroanatômicos em uma família que ocupa uma posição filogenética chave na evolução de Siluriformes é de interesse fundamental. Além disso, estudos morfológicos que complementem o estado de conhecimento atual do grupo são importantes para uma maior abrangência no conhecimento dos traços evolutivos em Siluriformes como um todo.

Cetopsidae é um grupo bem estabelecido sistematica e filogeneticamente, além disso, possui ampla distribuição, grandes variações morfológicas, comportamentais e alimentares (Ortega & Vari, 1986; Vari *et al.*, 2005; de Pinna *et al.*, 2007). Entretanto, apesar de tudo que se sabe sobre a família, sua neuroanatomia ainda é uma lacuna no conhecimento do grupo. Tendo isso em mente, o propósito desse estudo se restringe à descrição detalhada da morfologia externa do encéfalo de 28 espécies de Cetopsidae, além de uma ampla comparação com base no formato, posição relativa e volume da morfologia externa das principais subdivisões do sistema nervoso central.

MATERIAL E MÉTODOS

Esse estudo se baseou em indivíduos majoritariamente adultos de espécies da família Cetopsidae e outras famílias utilizadas como material comparativo de grupos proximamente relacionados, em acordo com as hipóteses mais abrangentes e recentes dentro da ordem Siluriformes (Mo, 1991; de Pinna, 1993; Lundberg, 1993; de Pinna 1996; Britto, 2002; Diogo, 2005; Hardman, 2005; Sullivan *et al.*, 2006; de Pinna *et al.*, 2007).

LISTA DAS INSTITUIÇÕES

ANSP, Academy of Natural Sciences of Drexel University, Philadelphia; AUM, Auburn University Museum Fish Colection, Auburn; CAS, California Academy of Sciences, San Francisco; ICNMHN, Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; INPA, Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus; MCP Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre; MNRJ, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; MPEG, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém; MPUJ, Museo de Pontifica Universidad Javeriana, Bogotá; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; MZUEL, Museu de Zoologia da Universidade de Londrina, Londrina; USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington.

MATERIAL E PREPARAÇÕES

Os exemplares das espécies de Cetopsidae que foram utilizados no presente estudo seguem a taxonomia proposta por Ortega & Vari (1984) e Vari *et al.* (2005). As demais espécies utilizadas não especificadas aqui seguem o recomendado por Eschmeyer & Fong (2018). A seguir estão discriminadas apenas as espécies utilizadas que tiveram os encéfalos retirados da caixa craniana e submetidos às análises neuroanatômicas. As abreviações de cada instituição relacionada ao material disponível aqui seguem Sabaj (2016). **Subfamília Helogeninae:** *Helogenes castaneus* (Dahl 1960) – MZUSP 63091 (1

ex) 33.5 mm SL. *Helogenes marmoratus* Günther 1863 – MZUSP 64112 (1 ex) 56.8 mm SL; MZUSP 109025 (1 ex) 56.3 mm SL; MZUSP 117655 (8 ex) 14.4-55.9 mm SL; MZUSP 117716 (32 ex) 21.1-47.5 mm SL. **Subfamília Cetopsinae:** *Cetopsidium minutum* (Eigenmann 1912) – MZUSP 108943 (2 ex) 31.9-34.3 mm SL. *Cetopsidium morenoi* (Fernández-Yépez 1972): MZUSP 92984 (2 ex) 38.3-40.8 mm SL. *Cetopsidium orientale* (Vari, Ferraris & Keith 2003) – MZUSP 98141 (1 ex) 45.2 mm SL; MNRJ 9523 (1 ex) 33 mm SL. *Cetopsidium pemon* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 93068 (2 ex) 38.8-39.3 mm SL. *Cetopsidium soniae* Vari & Ferraris, 2009 – ANSP 178784 (1 ex) 32.2 mm SL. *Cetopsis amphiloza* (Eigenmann 1914) – ICNMHN 192 (1 ex) 123.54 mm SL; ICNMHN 2268 (1 ex) 125.37 mm SL. *Cetopsis arcana* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 41492 (1 ex) 41 mm SL; MNRJ 36156 (1 ex) 53.7 mm SL. *Cetopsis candiru*: MZUSP 75836 (2 ex) 84.8 – 96.1 mm SL. *Cetopsis coecutiens* – MZUSP 43288 (1 ex) 143.1 mm SL. *Cetopsis fimbriata* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – USNM 257763 (2 ex) 79-101.9 mm SL. *Cetopsis gobioides* Kner 1858 – MZUSP 24455 (1 ex) 31.6 mm SL; MZUSP 23091 (1 ex) 38.8 mm SL; MZUSP 24455 (1 ex) 31.6 mm SL; MZUSP 99279 (1 ex) 56.5 mm SL; MZUSP 119096 (6 ex) 6.12-8.3 mm SL; MZUSP 119098 (1 ex) 7.3 mm SL; MZUSP 119097 (2 ex) 5.4-16.1 mm SL; NUP 15253 (3 ex) 52.1-55.1 mm SL; MCP 44262 (2 ex) 53.1-96.7 mm SL; MZUEL 6558 (3 ex) 15.2-17.5 mm SL. *Cetopsis montana* Vari, Ferraris & de Pinna, 2005 – ANSP 180808 (1 ex) 68.5 mm SL. *Cetopsis motatanensis* (Schultz 1944) – USNM 121269 (1 ex) 56.1 mm SL. *Cetopsis oliveirai* – MZUSP 56428 (2 ex) 21.4-23.5 mm SL. *Cetopsis orinoco* (Schultz 1944) – MPUJ 5636 (1 ex) 56.4 mm SL. *Cetopsis othonops* (Eigenmann 1912) – USNM 76972 (1 ex) 56.9 mm SL. *Cetopsis pearsoni* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 27812 (1 ex) 58.5 mm SL. *Cetopsis plumbea* Steindachner 1882 – ANSP 180568 (1 ex) 73.8 mm SL. *Cetopsis sandrae* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 41492 (1 ex) 39.4 mm SL. *Cetopsis starnesi* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – AUM 23745 (1 ex) 36.5 mm SL. *Cetopsis vari* Abrahão & de Pinna 2018 – MZUSP 123412 (1 ex) 36.31 mm SL. *Denticetopsis epa* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MPEG 26642 (1 ex) 26.7 mm SL. *Denticetopsis praecox* (Ferraris & Brown 1991) – MPEG 11823 (1 ex) 27.1 mm SL. *Denticetopsis seducta* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 37813 (2 ex) 28.8-31.4 mm SL. *Paracetopsis bleekeri* Bleeker 1862 – CAS 77029 (1 ex) 193 mm SL. *Paracetopsis esmeraldas* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 120969 (1 ex) 68.3 mm SL.

MATERIAL COMPARATIVO DE OUTRAS FAMÍLIAS

Diplomystes mesembrinus (Ringuelet 1982) – MZUSP 62595 (1 ex) 79 mm SL. *Nematogenys inermis* (Guichenot 1848) – MZUSP 88522 (1 ex) 65.1 mm SL. *Austroglanis barnardi* (Skelton 1981) – MZUSP 62630 (1 ex) 56.3 mm SL. *Noturus flavus* Rafinesque 1818 – MZUSP 62603 (1 ex) 86.6 mm SL. *Bagrus bajad* (Forsskål 1775) – MZUSP 22174 (1 ex) 118.8 mm SL. *Pimelodus ornatus* Kner 1858 – MZUEL 3405 (1 ex) 216.2 mm SL.

Todos os exemplares foram corados de acordo com as recomendações de Datovo & Bockmann (2010) para coloração da musculatura (modificado de Taylor & Van Dyke, 1985). As preparações de todos os exemplares foram feitas sob um microscópio estereoscópio e de acordo com os procedimentos de dissecação de Abrahão & Pupo (2014) e Abrahão & Shibatta (2015). As imagens dos encéfalos foram feitas com o auxílio de uma câmera acoplada a um microscópio estereoscópio com a opção de automontagem. As ilustrações foram feitas com o auxílio de uma mesa digitalizadora juntamente com os softwares Adobe Creative Cloud Photoshop e Illustrator. Para a nomenclatura osteológica foram utilizadas as mesmas utilizadas por de Pinna *et al.* (2007) para cada região e complexo anatômico. A nomenclatura neuroanatômica utilizada foi a descrita por Meek & Nieuwenhuys (1998).

ANÁLISE MORFOMÉTRICA

Todas as medidas relacionadas às principais regiões encefálicas foram realizadas a partir de imagens digitalizadas obtidas de uma câmera acoplada a um microscópio estereoscópio utilizando o procedimento de automontagem. Os encéfalos foram acondicionados em recipientes preenchidos com álcool a 70%, onde permaneceram submersos sob a mesma profundidade (aproximadamente 1 mm abaixo da superfície), seguindo as recomendações de White & Brown (2014). Desta forma, os índices de refração puderam ser padronizados para todas as fotografias. Um modelo elipsoide foi utilizado para determinar o volume de cada região encefálica (*i.e.* lobos gustativos (*lobus*

vagi e *lobus facialis*), *cerebellum*, lobos visuais (*tectum mesencephali* e *torus semicircularis*), *diencephalon* (*hypothalamus*, *lobus inferior hypothalami*, e *nucleus preglomerulosus lateral*), *hypophysis*, *telencephalon* e *bulbus olfactorius*). Esse método assume que essas regiões possuem uma forma elíptica idealizada (Van Staaden *et al.*, 1995; Huber *et al.*, 1997; Wagner, 2001; Lisney & Collin, 2006; Pollen *et al.*, 2007; Ullman *et al.*, 2010; White & Brown, 2014). Para isso, medidas lineares foram tomadas em imagens padronizadas em vistas dorsal, lateral e ventral com o auxílio do *software* tpsDig 2.10 (Rohlf, 2006). As medidas de comprimento e largura foram obtidas a partir de imagens em vistas dorsal e ventral, e as medidas de altura a partir da vista lateral. As medidas de comprimento foram definidas como uma linha paralela ao ponto central de cada lobo se estendendo até os limites máximos das porções anterior e posterior. Medidas de largura foram definidas como uma linha perpendicular à linha de comprimento cruzando a mesma também no ponto central e se estendendo até os limites máximos das porções laterais de cada lobo. Por fim, as medidas de altura foram definidas também cruzando o ponto central de cada lobo se estendendo até os limites máximos dorsal e ventral (Fig. 1). A partir disso, os valores obtidos das medidas lineares foram transformados em medidas volumétricas (V) a partir da seguinte fórmula para posterior utilização do modelo elipsoide:

$$V = 1/6\pi lwh$$

onde, V representa o volume, *l* o comprimento, *w* a largura e *h* a altura de cada lobo analisado.

Para lobos que possuem hemisférios pareados (*i.e.* lobos visuais, *telencephalon* e *bulbus olfactorius*) somente um hemisfério foi medido e o valor obtido foi duplicado. O volume total do encéfalo foi obtido a partir da mesma fórmula supracitada e das mesmas imagens em vistas dorsal, ventral e lateral se estendendo desde a porção mais anterior do *telencephalon* até a porção mais posterior do *lobus vagi*, na *medulla dorsal*, para o comprimento total; entre as margens mais laterais do *tectum mesencephali*, para a largura total; e entre as margens mais dorsal do *corpus cerebelli* e mais ventral do *hypothalamus*, para a altura total (Fig. 1; Tab. 1).

RESULTADOS

Apesar dos amplos estudos relacionados a família Cetopsidae conduzidos por Ortega & Vari (1984), Oliveira (1988), Milani de Arnal (1991), Vari *et al.* (2005) e de Pinna *et al.* (2007), a morfologia do sistema nervoso central das espécies desse grupo nunca havia sido profundamente explorada e detalhada como no presente estudo. A seguir, a descrição de um padrão geral encontrado entre todas as espécies analisadas de Cetopsidae é realizada. Posteriormente, descrições comparativas são conduzidas enfatizando somente as modificações interespecíficas observadas. Ambas as descrições foram realizadas no sentido póstero-anterior, como foi tradicionalmente realizado por Meek & Nieuwenhuys (1998), estudo amplamente referenciado ao longo de todo a presente análise.

PADRÃO GERAL DO ENCÉFALO DE CETOPSIDAE COM INFORMAÇÕES GENERALIZADAS SOBRE O COMPLEXO ANATÔMICO

A *medulla spinalis* pode exibir muitas modificações e especializações relacionadas ao controle e regulação motora, principalmente do corpo entre os teleósteos. Apesar de realizar funções bastante semelhantes com a porção mais posterior do encéfalo, essa região possui limites definidos e se posiciona separadamente do *rhombencephalon* (Meek & Nieuwenhuys, 1998). A *medulla spinalis* se localiza posteriormente ao *lobus vagi* (Fig. 2) sob a porção mais posterior do processo supraoccipital e se alonga posteriormente até a região caudal do peixe passando dentro de todas as vértebras. Essa região possui a forma de um tubo achatado com pouca variação no diâmetro. A *medulla spinalis* foi a única subdivisão encefálica entre todas as espécies analisadas aqui que não apresentou qualquer variação conspícua na forma, posição ou tamanho (Figs. 2, 5-30).

RHOMBENCEPHALON

O *rhombencephalon* é a região mais posterior do encéfalo compreendendo quatro principais zonas: ventral, intermédio-ventral, intermédio-dorsal e dorsal (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Dentre essas principais zonas, no presente estudo foram analisadas somente as topograficamente visíveis, que se seguem: *lobus vagi*, *lobus facialis*, *eminentia granularis*, *lobus linea lateralis* e *corpus cerebelli*. O *lobus vagi* é o alargamento não lobulado e não laminado da região vicerossensorial do *truncus cerebri* localizado na região intermédio-ventral do *rhombencephalon* (Meek & Nieuwenhuys, 1998) de onde recebe informações gustatórias, táteis e proprioceptivas da cavidade orofaríngea por meio do *nervus vagus* (Kanwal & Caprio, 1983, 1987; Morita & Finger, 1985).

O *lobus vagi* se posiciona sob a porção posterior do processo supraoccipital e sobre a porção posterior do parasfenóide; imediatamente posterior em relação ao *lobus facialis* e com seu limite mais posterior margeado pela porção anterior da *medulla spinalis* em vista dorsal (Fig. 2). Na porção ântero-lateral do *lobus vagi* ramos do *nervus vagus* possuem projeções eferentes que, juntamente com ramos do *nervus glossopharyngeus*, saem do neurocranium através de um forame no exoccipital em todas as espécies examinadas (Fig. 3).

O *lobus facialis* é o alargamento da porção anterior do núcleo do *tractus solitarius* localizado na região intermédio-ventral do *rhombencephalon*, de onde recebe informações sensoriais de papilas gustativas presentes no corpo, cavidade oral e boca a partir do *nervus facialis* (Meek & Nieuwenhuys, 1998). As espécies de siluriformes possuem um dos maiores e mais diversos *lobus facialis* entre os Teleostei, que pode ser relacionado a essa grande quantidade de papilas gustativas espalhadas por todo o corpo desses peixes (Atema, 1971; Meek & Nieuwenhuys, 1998). Em vista dorsal, o *lobus facialis* se posiciona sob a porção posterior do processo supraoccipital e sobre a porção posterior do parasfenóide (Fig. 3); imediatamente anterior em relação ao *lobus vagi*, póstero-ventral em relação ao *corpus cerebelli* e medial aos lobos do *lobus linea lateralis* (Fig. 2). Na região medial entre os lobos do *lobus facialis* e *lobus vagi* se localiza o quarto ventrículo, uma abertura conspícua da zona ventral do *rhombencephalon*. Em Cetopsidae, cada lobo do *lobus facialis* possui formato aproximadamente retangular

longitudinalmente alongado, com todas as margens arredondadas. Esses lobos possuem a superfície lisa, sem subdivisões ou entalhes detectáveis topograficamente (Figs. 2, 5-30).

O *lobus linea lateralis* está localizado também na região dorsal do *rhombencephalon* onde está principalmente envolvida com estímulos eletro e mecanossensores da região da linha lateral (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Em vista dorsal, esse lobo se posiciona aproximadamente sob a sutura entre o processo supraoccipital e o pterótico e sobre o parasfenóide (Fig. 3); lateralmente a *eminentia granularis* e *corpus cerebelli*, posteriormente ao *tectum mesencephali*, ântero-lateralmente ao *lobus facialis* (Fig. 2). Ventralmente à região do *lobus linea lateralis* emergências de ramos dos nervos *oculomotorius*, *trochlearis*, *trigeminus*, *abducens*, *facialis*, *octavus*, *linea lateralis anterior* e *posterior* se projetam a partir do *truncus cerebri* para fora do neurocranium através de dois forames trigeminofaciais, o mais posterior margeado pelo proótico, esfenótico e pterosfenóide, e o mais anterior margeado pelo esfenótico e pterosfenóide em todas as espécies examinadas (Fig. 3).

O *cerebellum* é basicamente formado por três principais regiões: a região vestibulo-lateral em posição mais posterior, o *corpus cerebelli* posicionado centralmente, e a *valvula cerebelli* posicionada anteriormente, sob o *tectum mesencephali* (Meek & Nieuwenhuys, 1998). A região vestibulo-lateral é essencialmente formada pelo *lobus caudalis* e pela *eminentia granularis*, a qual consiste em um aglomerado de células granulares que são visíveis topograficamente e que foi objeto de estudo aqui.

A *eminentia granularis* está localizada na região dorsal do *rhombencephalon* de onde projeta mecano e eletrorreceptores na região da linha lateral (Meek & Nieuwenhuys, 1998). A *eminentia granularis* está posicionada sob a porção medial do processo supraoccipital e sobre o parasfenóide (Fig. 3); margeando posteriormente o *corpus cerebelli*, medialmente o *lobus linea lateralis*, e ântero-dorsal em relação ao *lobus facialis*, em vista dorsal (Fig. 2). De forma geral, a *eminentia granularis* possui formato cilíndrico com as extremidades arredondadas formando aproximadamente um “C” com a porção da curvatura voltada posteriormente. Nas extremidades laterais desse lobo, leves depressões são visíveis tornando a porção medial mais elevada (Figs. 2, 5-30).

O *corpus cerebelli* está centralmente localizado como uma protrusão ímpar na região mais dorsal do *rhombencephalon*, constituída basicamente por uma camada molecular externa, uma camada ganglionar intermediária e uma camada granular interna (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Na região do *corpus cerebelli* informações dos sistemas

vestibular, somatossensorial, auditório e visual, e informações da linha lateral e sinais elétricos provenientes de muitas regiões do encéfalo como um todo são processadas (Finger, 1983). O *corpus cerebelli* está posicionado sob a porção anterior do processo supraoccipital e a porção posterior do frontal (Fig. 3); imediatamente anterior a *eminentia granularis*, medialmente em relação ao *lobus linea lateralis* e *tectum mesencephali* e posteriormente ao *telencephalon*, em vista dorsal (Fig. 2).

O *truncus cerebri* possui diferentes referências quanto à sua localização, podendo ser interpretado como toda a porção ventral do encéfalo excluindo-se somente o *telencephalon*, ou então toda a parte ventral com a adição de porções ou toda a região do *subpallium* (Butler & Hodos, 2005). Para o presente estudo e para evitar maiores confusões na delimitação dessa região, optamos por utilizar a localização mais comumente utilizada, como discriminada a seguir. O *truncus cerebri* está localizado na parte mais ventral do encéfalo, compreendendo o *rhombencephalon* e o *mesencephalon*. Se limita entre a porção posterior do *mesencephalon* até o limite mais anterior da *medulla spinalis*, totalmente sobre o parasfenóide (Fig. 3). Quase todos os nervos cranianos projetam ramos eferentes da região do *truncus cerebri* com exceção do *nervus olfactorius* e *nervus opticus*. Os nervos incluídos nessa região são: *nervus oculomotorius*, *nervus trochlearis*, *nervus trigeminus*, *nervus abducens*, *nervus facialis*, *nervus octavus*, *nervus glossopharyngeus*, *nervus vagi*, *nervus linea lateralis anterior* e *nervus linea lateralis posterior*.

MESENCEPHALON

O *mesencephalon* comumente chamado de cérebro medial por sua localização no encéfalo, compreende três principais regiões: a ventro-medialmente localizada denominada de *tegmentum*, a ventro-lateralmente localizada denominada de *torus semicircularis*, e a dorsalmente localizada denominada de *tectum mesencephali* (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Topograficamente somente é possível observar o *tectum mesencephali* e o *torus semicircularis* (Fig. 2).

O *tectum mesencephali* está localizado na porção dorsal do *tegmentum mesencephali* cobrindo o ventrículo central do encéfalo, posicionando-se na região mais dorsal do *mesencephalon*. Nessa região esse lobo recebe informações visuais

provenientes do *nervus opticus*, a partir de estímulos da retina, que são então processadas juntamente com informações sensoriais de outras regiões encefálicas resultando em gerações e coordenações de respostas motoras (Meek & Nieuwenhuys, 1998). O *tectum mesencephali* está posicionado sob uma porção do frontal e a maior parte sob o esfenótico e sobre o parasfenóide (Fig. 3); lateralmente em relação ao *corpus cerebelli*, anteriormente ao *lobus linea lateralis* e póstero-lateralmente ao *telencephalon* em vista dorsal (Fig. 2).

O *torus semicircularis* é a porção terminal do *lemniscus* lateral e o segundo centro octavolateral do encéfalo. Essa região está localizada na região látero-dorsal periventricular do *tegmentum* (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Em siluriformes o *torus semicircularis* é mais complexo e possui um maior tamanho relativo do que em outros teleósteos que não interpretam sinais elétricos. Desta forma, essa região encefálica pode ser dividida em três principais regiões, cada uma relacionada com uma função específica: uma região medial acústica, uma região intermediária relacionada a mecanossensores da linha lateral, e uma região lateral relacionada a eletorrecepção (Knudsen, 1977). O *torus semicircularis* está também posicionado sob uma porção do frontal e a maior parte sob o esfenótico e sobre o parasfenóide (Fig. 3); imediatamente sob o *tectum mesencephali*, lateralmente em relação ao *corpus cerebelli*, anteriormente ao *lobus linea lateralis* e póstero-lateralmente ao *telencephalon* em vista dorsal (Fig. 2). De forma geral, o *tectum mesencephali* se posiciona sobre o *torus semicircularis* cobrindo mais de sua metade em todas as espécies analisadas no presente estudo (Figs. 2, 5-30). O *nervus opticus* surge a partir da retina e projeta suas emergências até a porção mais ventral do *tectum mesencephali* (Dunn-Meynell & Sharma, 1988). As projeções eferentes do *nervus opticus* saem da região imediatamente anterior ao *hypothalamus*, onde suas fibras se cruzam medialmente no encéfalo formando o *chiasma opticum* em vista ventral (Fig. 2). Essas fibras se contatam somente na base do *chiasma opticum* e a partir daí vão inervar os olhos. As projeções eferentes do *nervus opticus* saem do neurocranium através do forame óptico no orbitosfenóide (Fig. 3). A região do *chiasma opticum* está localizada na porção mais ventral da área pré-óptica, posicionada anteriormente em relação ao *hypothalamus*, e sob a porção mais posterior do *telencephalon* (Fig. 2). O *nervus opticus* sempre possui um diâmetro bastante reduzido em Cetopsidae, principalmente relacionado com o diâmetro do *tractus olfactorius*.

DIENCEPHALON

O *diencephalon* dos Teleósteos pode ser dividido em cinco principais zonas: o *pretectum*, o *epithalamus*, o *thalamus* dorsal, o *thalamus* ventral, e a zona do *hypothalamus*. O *diencephalon* está localizado entre o *mesencephalon* e o *telencephalon* na parte mais ventral do encéfalo, sem divisões muito claras de sua cito-arquitetura (Meek & Nieuwenhuys, 1998). No contexto desse estudo, as subdivisões que foram analisadas e que são visíveis topograficamente foram a *epiphysis*, o *hypothalamus*, o *lobus inferior hypothalami*, a *hypophysis*, o *saccus vasculosus* e o *nucleus preglomerulosus lateral* (Fig. 2). Todas as subdivisões do *diencephalon* estão sobre o parasfenóide (Fig. 3).

O *epithalamus* é a parte mais ântero-dorsal do *diencephalon* localizado dorsalmente ao *thalamus ventral* e anteriormente ao *thalamus dorsal*, o qual compreende a *habenula*, a *epiphysis* e o *saccus dorsalis*, como um padrão nos telésteos (Meek & Nieuwenhuys, 1998). A *epiphysis* é um órgão fotorreceptor envolvido na regulação do ritmo dia/noite (Ekström, 1987). Ela é conectada via pedúnculo com a *habenula*, e está localizada sobre o *corpus cerebelli* se alongando até a porção medial do *telencephalon* (Fig. 2).

O *hypothalamus* dos Teleósteos pode ser subdivido em três principais regiões: periventricular, tuberal e o lobo inferior. Essas regiões recebem estímulos de todas as outras regiões do encéfalo, sendo provenientes do *rhombencephalon*, *mesencephalon* e do *telencephalon* (Kanwal *et al.*, 1988; Striedter, 1990; Wulliman & Meyer, 1990; Lamb & Caprio, 1993). O *hypothalamus* está posicionado ântero-medialmente em relação ao *lobus inferior hypothalami*, e medialmente ao *nucleus preglomerulosus lateral* em vista ventral (Fig. 2).

Cada lobo do *hypothalamus* possui formato cilíndrico com as extremidades arredondadas mantendo contato entre si medialmente, e juntos formam uma estrutura aproximadamente circular (Figs. 2, 5-30). A *hypophysis* está conectada pósteromedialmente ao *hypothalamus* através de um pedúnculo composto por fibras hipotalâmicas e pré-ópticas, envolvidas em regulações neuroendócrinas (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Essa subdivisão é sempre arredondada e ancorada na porção posterior do *hypothalamus* em Cetopsidae (Figs. 2, 5-30). Pósterodorsalmente localizado em relação à *hypophysis* está posicionado o *saccus vasculosus*, uma estrutura também

arredondada e ancorada no *hypothalamus* com coloração conspicuamente escura (Figs. 2, 5-30).

O *lobus inferior hypothalami* está localizado póstero-lateralmente à região tuberal do *hypothalamus*. Esse lobo compreende a parte mais distal do *recessus lateralis*, do *nucleus centralis* e do *nucleus lobus diffusus lateralis* (Meek & Nieuwenhuys, 1998). O *lobus inferior hypothalami* compreende a maior parte da região hipotalâmica dos Teleósteos, o qual recebe informações sensoriais de centros gustativos, de núcleos supra-quiasmáticos, e da região ventral do *telencephalon* (Kanwal *et al.*, 1988; Striedter, 1990; Finger & Kanwal, 1992; Lamb & Caprio, 1993). O *lobus inferior hypothalami* está posicionado imediatamente posterior em relação ao *chiasma opticum*, ventralmente ao *tectum mesencephali* e posterior ao *telencephalon*, em vista ventral (Fig. 2).

Apesar de alguns estudos sobre possíveis subdivisões do “preglomerulosus complex” (Kanwal *et al.*, 1988; Striedter, 1990), os quais possuem pouca concordância sobre suas precisas divisões e nomenclaturas, decidimos utilizar o termo *nucleus preglomerulosus lateral* em concordância com o termo utilizado nos estudos de Striedter (1992) e Meek & Nieuwenhuys (1998). Nesse contexto, o *nucleus preglomerulosus lateral* compreende uma porção anterior, medial e lateral que são envolvidas com conexões telencefálicas (Striedter, 1990) e também com informações gustativas provenientes da região talâmica (Kanwal *et al.*, 1988). Esse lobo está posicionado anteriormente ao *lobus inferior hypothalami*, ântero-lateral ao *hypothalamus* e imediatamente sob o *tectum mesencephali* em vistas ventral e lateral (Fig. 2).

TELENCEPHALON

O *telencephalon* é a parte mais anterior do encéfalo dos Teleósteos, a qual compreende uma área dorsal, uma ventral e o *bulbus olfactorius*. As áreas dorsal e ventral ainda podem ser subdivididas em mais quatro ou cinco áreas cito-arquitetônicas, respectivamente (Nieuwenhuys, 1962, 1963; Northcutt & Braford 1980; Northcutt & Davis 1983; Nieuwenhuys & Meek 1990). Entretanto, para o presente contexto, optamos por utilizar somente a forma mais generalizada do *telencephalon* e do *bulbus olfactorius*. Apesar da significância funcional do *telencephalon* ser amplamente desconhecida, alguns estudos têm apontado que a área dorsal recebe uma série de informações de todas as

principais regiões encefálicas (Finger, 1980; Kanwal *et al.*, 1988; Resink *et al.*, 1989; Striedter, 1991, 1992), enquanto que a área ventral recebe informações principalmente provenientes do *bulbus olfactorius* (Finger, 1975; Bass 1981; Resink *et al.*, 1989). O *telencephalon* está posicionado sob a porção anterior do frontal e também sobre a porção anterior do parasfenóide (Fig. 3); anteriormente em relação ao *tectum mesencephali* e o *corpus cerebelli*, e posterior ao *bulbus olfactorius* (Fig. 2).

O *bulbus olfactorius* é localizado na porção mais anterior do *telencephalon*, conectado à sua porção ântero-ventral via *tractus olfactorius* (Fig. 2). Esse trato se posiciona sobre o parasfenóide e sob o frontal (Fig. 3). O *bulbus olfactorius* é classificado como pedunculado, uma vez que sua conexão com o *telencephalon* é feita através de um longo conjunto de fibras e, por sua vez, sua conexão com o órgão olfatório é feita via *nervus olfactorius*. O *bulbus olfactorius* é formado por uma camada externa aferente, uma camada glomerular, uma camada celular externa e uma camada interna de células granulares, onde recebe informações a partir de células nervosas do órgão olfatório (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Esse lobo está posicionado sob o nasal, próximo ao mesetmóide (Fig. 3).

DESCRIÇÃO ANATÔMICA ESPECÍFICA E COMPARAÇÃO INTRAFAMILIAR

As descrições em detalhe a seguir foram adotadas a partir do padrão geral observado em Cetopsidae evidenciando as modificações encontradas em todas as espécies analisadas no presente estudo. As descrições seguem a mesma sequência e ordem das subdivisões encefálicas feitas na seção anterior com a adição das variações relacionadas à posição, forma e ao tamanho. As comparações relacionadas ao tamanho foram generalizadas para algumas regiões principais. A região dos lobos gustativos compreende o *lobus vagi* e o *lobus facialis*. A região do *cerebellum* compreende a *eminentia granularis* e o *corpus cerebelli*. A região do *tectum mesencephali* compreende o *tectum mesencephali* e o *torus semicircularis*. A região do *hypothalamus* compreende, além dele mesmo, o *lobus inferior hypothalami*, a *hypophysis*, o *saccus vasculosus* e o *nucleus preglomerulosus lateral*.

Entre todas as espécies analisadas de Cetopsidae não houve modificação detectável relacionada à posição do *lobus vagi* entre quase todas as espécies de Cetopsidae, se mantendo posteriormente aos *lobus facialis* e *lobus linea lateralis*. Entretanto, em *Paracetopsis bleekeri* o *lobus vagi* não está em contato com o *lobus linea lateralis* (Figs. 2, 5-30). Em relação à forma foi possível detectar dois padrões principais que puderam ser aplicados para alguns grupos. Nas espécies de *Cetopsidium*, *Denticetopsis*, *Helogenes* e *Paracetopsis* cada lobo do *lobus vagi* possui um formato cilíndrico com as extremidades arredondadas, dispostas obliquamente entre si formando um “V”, com a ponta voltada posteriormente (Figs. 2, 5-10, 26-30). Entretanto, em todas as espécies de *Cetopsis* examinadas, os lobos do *lobus vagi* também possuem formato cilíndrico com as extremidades arredondadas, mas apesar de serem dispostos obliquamente entre si, possuem uma concavidade medial que juntos formam um “U”, com as margens que mantêm contato entre si voltadas para a porção posterior do encéfalo (Figs. 11-25).

As modificações observadas no *lobus facialis* se concentraram somente quanto sua posição em relação à *eminentia granularis*. Em todas as espécies de *Cetopsidium*, *Cetopsis* (exceção de *Cetopsis othonops*), *Helogenes* e *Paracetopsis* analisadas toda a porção anterior do *lobus facialis* está posicionada sob a porção mais posterior da *eminentia granularis*, não sendo visível em vista dorsal (Figs. 2, 5-25, 29-30). Já nas espécies analisadas de *Denticetopsis* o limite da porção mais anterior do *lobus facialis* está logo abaixo do limite da porção mais posterior da *eminentia granularis*, permanecendo visível em vista dorsal (Figs. 26-28). Não foram detectadas variações codificáveis no formato geral do *lobus facialis*, portanto o mesmo padrão morfológico foi considerado para todas as espécies examinadas aqui e descrito na seção anterior.

O volume total da região dos lobos gustativos (*lobus vagi* e *lobus facialis*) em relação ao volume total do encéfalo foi calculado e comparado entre todas as espécies analisadas aqui. *Cetopsis coecutiens* (4.47%), *Cetopsis candiru* (4.10%) e *Cetopsidium minutum* (4.07%) possuem os maiores volumes relativos dos lobos gustativos de Cetopsidae. E, *Cetopsis othonops* (1.19%), *Paracetopsis esmeraldas* (1.24%), *Cetopsis plumbea* (1.58%) e *Cetopsis motatanensis* (1.68%) *Cetopsis gobioides* possuem os menores volumes relativos (Tab. 1).

A maioria das espécies de Cetopsidae possuem tendências em relação ao volume dos lobos gustativos. O volume relativo dos lobos gustativos normalmente é menor em relação ao volume relativo do *cerebellum*, *hypothalamus*, *telencephalon* e lobos visuais, e maior em relação ao volume relativo da *hypophysis* e *bulbus olfactorius* (Tab. 1). Entretanto, foram observadas algumas variações dessa tendência geral em Cetopsidae. Em *Cetopsidium minutum*, *Cetopsis coeutiens*, *Cetopsis candiru* e *Cetopsis oliveirai* o volume dos lobos gustativos é maior que o volume dos lobos visuais (Tab. 1). Em *Cetopsis coeutiens* os lobos gustativos também possuem maior volume que o *diencephalon* (Tab. 1).

Variações a partir do padrão geral no *lobus linea lateralis* foram observadas tanto em relação a sua posição relativa às outras subdivisões, quanto ao seu formato. O *lobus linea lateralis* nas espécies analisadas de *Helogenes* se posiciona lateralmente ao *lobus facialis* com uma divisão facilmente detectável topograficamente entre eles (Figs. 2 e 5). Entretanto, nas espécies analisadas de *Cetopsidium*, *Cetopsis*, *Denticetopsis* e *Paracetopsis*, apesar do *lobus linea lateralis* também se posicionar lateralmente ao *lobus facialis*, sua porção mais medial está sobre a porção mais lateral do segundo lobo. Essa sobreposição é detectável topograficamente uma vez que só é possível observar o limite mais medial do *lobus linea lateralis* tornando o limite mais lateral do *lobus facialis* não visível (Figs. 6-30). Além disso, a porção mais posterior do *lobus linea lateralis* pode variar em sua extensão em comparação ao comprimento do *lobus facialis*. Nas espécies analisadas de *Helogenes* e *Paracetopsis* a porção mais posterior do *lobus linea lateralis* se alonga até a porção mais posterior do *lobus facialis* (Figs. 2, 5, 29-30). Nas espécies analisadas de *Cetopsidium*, *Cetopsis* e *Denticetopsis* esse prolongamento posterior é maior ultrapassando o limite mais posterior do *lobus facialis*, atingindo a região anterior do *lobus vagi* (Figs. 6-28). O *lobus linea lateralis* possui formato reniforme com um prolongamento posterior em sua margem medial (Figs. 2, 5-30).

Entre todas as espécies analisadas no presente estudo, não foram detectadas modificações na posição da *eminencia granularis*, permanecendo posteriormente em relação à toda margem posterior do *corpus cerebelli* (Fig. 2). Entretanto, modificações intergenéricas foram observadas no formato da *eminencia granularis*. Nas espécies de *Helogenes* a margem posterior desse lobo possui forma de uma aba côncava sem alterações conspícuas ao longo de seu contorno (Figs. 2, 5). Nas demais espécies de *Cetopsidium*, *Cetopsis*, *Denticetopsis* e *Paracetopsis* a *eminencia granularis* possui duas

abas conspícuas, sendo formadas por dois bojos côncavos lateralmente posicionados com uma convexidade central separando-os (Figs. 6-30).

A posição da margem mais anterior e o formato geral do *corpus cerebelli* possuem modificações entre os gêneros de Cetopsidae. Em *Helogenes* e *Cetopsidium* essa porção do *corpus cerebelli* alcança a porção mais posterior do *telencephalon* se posicionando sobre a mesma (Figs. 2, 5-10). Já em *Denticetopsis* o *corpus cerebelli* é mais contido e seu prolongamento anterior não alcança o *telencephalon*, permanecendo até o limite mais posterior dessa subdivisão (Figs. 26-28). Em *Cetopsis* uma situação diferente ocorre, onde o *corpus cerebelli* se prolonga bastante anteriormente alcançando desde a porção medial até a porção mais anterior do *telencephalon*, praticamente cobrindo-o (Figs. 11-25). Em *Paracetopsis* o *corpus cerebelli* alcança a porção medial do *telencephalon* (Figs. 29-30). O formato da margem anterior do *corpus cerebelli* é suavemente arredondado em *Helogenes* e *Cetopsidium*, arredondado em *Denticetopsis* e aproximadamente reto em *Cetopsis* e *Paracetopsis* (Fig. 2, 5-30). A margem lateral possui uma ponta arredondada na porção mais posterior em todas as espécies examinadas aqui, porém com maior pronunciamento em *Helogenes* (Figs. 2, 5-30). Por fim, a margem posterior do *corpus cerebelli* é arredondada em todos os gêneros de Cetopsidae (Fig. 2, 5-30), com exceção de *Cetopsis oliveirai*, onde a margem posterior é reta (Fig. 18).

O volume total da região do *corpus cerebelli* em relação ao volume total do encéfalo foi calculado e comparado entre todas as espécies analisadas aqui. *Cetopsis plumbea* (23.93%), *Cetopsis arcana* (23.87%), *Cetopsis sandrae* (22.56%) e *Cetopsis coecutiens* (22.34%) possuem os maiores volumes relativos do *corpus cerebelli* em Cetopsidae (Tab. 1). Enquanto que o menor valor relativo do *corpus cerebelli* foi observado em *Helogenes marmoratus* (8.57%) (Tab. 1). De forma geral, o *corpus cerebelli* é a região com maior volume relativo do encéfalo de Cetopsidae (Tab. 1). As duas únicas exceções encontradas no presente estudo foram os volumes relativos menores do *corpus cerebelli* em relação aos volumes relativos do *telencephalon* em *Cetopsidium minutum* e *Cetopsidium morenoi* (Tab. 1).

MESENCEPHALON

As modificações observadas nas subdivisões do *mesencephalon* competem à sua posição relativa com outras regiões, formato e tamanho. O *mesencephalon* não está em contato com a *eminencia granularis* invariavelmente, porém sua extensão sobre o *diencephalon* possui variações entre as espécies analisadas aqui. O *mesencephalon* se alonga além da porção anterior do *nucleus preglomerulosus lateral* em *Cetopsis coecutiens*, *Cetopsis sandrae* e *Paracetopsis* (Figs. 14, 23, 29-30) até a porção posterior em *Denticetopsis* (Figs. 26-28) e, posteriormente, em *Cetopsis oliveirai* (Fig. 18). Nas demais espécies, o *mesencephalon* se posiciona sobre a porção medial do *nucleus preglomerulosus lateral* (Figs. 2, 5-13, 15-22, 24-25). Além disso, o *mesencephalon* não está em contato direto com o *telencephalon* na maioria das espécies de Cetopsidae, porém em *Cetopsis coecutiens* e *Paracetopsis bleekeri* o contato entre as duas subdivisões foi observado (Figs. 14, 29). Geralmente o formato do *torus semicircularis* é arredondado acompanhando o formato do *tectum mesencephali* na grande maioria dos gêneros de Cetopsidae (Figs. 2, 5-25, 29-30). Entretanto, *Denticetopsis* possui uma modificação única onde o *torus semicircularis* possui formato diferente do lobo imediatamente acima, aproximadamente elíptico. Esse lobo em *Denticetopsis* é alongado póstero-lateralmente, uma modificação completamente distinta de todo o material analisado de Cetopsidae (Figs. 26-28). Entre todas as espécies analisadas de Cetopsidae somente em *Cetopsis oliveirai* não foi observado o *nervus opticus*, a qual não possui nenhum sinal de emergência de nervos na região do *chiasma opticum* (Fig. 18).

O volume total da região dos lobos visuais (*tectum mesencephali* e *torus semicircularis*), em relação ao volume total do encéfalo foi calculado e comparado entre todas as espécies analisadas aqui. *Helogenes marmoratus* (6.89%) e *Helogenes castaneus* (6.30%) possuem os maiores volumes relativos dos lobos visuais em Cetopsidae (Tab. 1). *Cetopsis oliveirai* (1.43%) possui o menor volume relativo dos lobos visuais na família (Tab. 1). Em Cetopsidae essa região do encéfalo possui volume relativo invariavelmente menor que o volume relativo do *corpus cerebelli* e do *telencephalon*, e maior volume relativo em relação ao volume relativo da *hypophysis* (Tab. 1). Somente em *Helogenes* e *Denticetopsis* os lobos visuais possuem maior volume relativo que o *diencephalon* (Tab. 1). Nas demais espécies da família, os lobos visuais possuem menor volume (Tab. 1).

DIENCEPHALON

As comparações entre as várias partes do *diencephalon* foram feitas individualmente para cada subdivisão componente dessa região. As descrições das modificações seguem a mesma organização proposta na seção anterior. O *hypothalamus* não apresentou variação conspícua topograficamente em sua posição e forma entre as espécies analisadas aqui, assim como, a *hypophysis* e o *saccus vasculosus* que possuem o mesmo formato e posição dentro de Cetopsidae (Figs. 2, 5-30). Não obstante, no *lobus inferior hypothalami* foram observadas modificações em relação ao seu formato em vista ventral. Em *Denticetopsis* esse lobo possui formato cilíndrico com as extremidades arredondadas, se posicionando obliquamente em relação à porção lateral do *hypothalamus* (Figs. 26-28). Em *Cetopsis oliveirai* esse lobo também é cilíndrico, porém a extremidade anterior é reta e a posterior arredondada (Fig. 18). Em todas as outras espécies o *lobus inferior hypothalami* possui um formato aproximadamente reniforme, com a porção angulada voltada medialmente em contato com a porção póstero-lateral do *hypothalamus* (Figs. 2, 5-25, 29-30).

O *nucleus preglomerulosus lateral* possui modificações relacionadas a sua posição em relação ao *telencephalon* e seu formato geral entre as espécies analisadas aqui. Em *Cetopsis coecutiens* o *nucleus preglomerulosus lateral* está completamente sob o *telencephalon* (Fig. 14). Em *Cetopsidium*, *Cetopsis* (exceto *C. coecutiens*), *Helogenes* e *Paracetopsis* a porção medial do *nucleus preglomerulosus lateral* está posicionada sob a porção posterior do *telencephalon* (Figs. 2, 5-25, 29-30). Em *Denticetopsis* a porção anterior do *nucleus preglomerulosus* está sob a porção posterior do *telencephalon* (Figs. 26-28). Em *Helogenes* o *nucleus preglomerulosus lateral* possui formato arredondado com uma leve concavidade medial (Figs. 2, 5). Em *Cetopsis oliveirai* esse lobo possui formato cilíndrico (Fig. 18). Nas demais espécies analisadas aqui o *nucleus preglomerulosus lateral* possui formato aproximadamente arredondado sem nenhuma concavidade conspícua medialmente (Figs. 6-30). Em *Paracetopsis* o *nucleus preglomerulosus lateral* possui uma leve subdivisão medialmente, dando a impressão de separação do lobo em duas porções (Figs. 29-30).

O volume total da região do *diencephalon* (*hypothalamus*, *lobus inferior hypothalami*, *nucleus preglomerulosus lateral*), em relação ao volume total do encéfalo foi calculado e comparado entre todas as espécies analisadas aqui. *Cetopsidium minutum*

(8.26%) possui o maior volume relativo do *diencephalon* em Cetopsidae (Tab. 1). Por sua vez, *Helogenes marmoratus* (2.17%) apresentou o menor volume relativo dessa região na família (Tab. 1). Na grande maioria das espécies de Cetopsidae o volume do *diencephalon* é menor que os volumes do *corpus cerebelli* e o *telencephalon*, e maior que os volumes das demais subdivisões encefálicas (Tab. 1). Porém, em *Helogenes* e *Denticetopsis* o volume diencefálico é menor que o volume dos lobos visuais (Tab. 1). Somente em *Cetopsis candiru*, *Cetopsis coecutiens* e *Cetopsis oliveirai* o volume do *diencephalon* é menor que o volume do *bulbus olfactorius* (Tab. 1).

O volume total da *hypophysis* em relação ao volume total do encéfalo foi calculado e comparado entre todas as espécies analisadas aqui. *Paracetopsis esmeraldas* (0.15%) possui o menor volume relativo da *hypophysis* entre as espécies de Cetopsidae (Tab. 1). *Cetopsis orinoco* (1.58%) é espécie com maior volume relativo do grupo (Tab. 1). A *hypophysis* é a subdivisão encefálica analisada aqui com menor volume relativo encontrado em todas as espécies da família Cetopsidae, invariavelmente (Tab. 1). Apesar de não ter sido medido, o *saccus vasculosus* possui quase sempre o mesmo tamanho da *hypophysis*, entretanto, em *Cetopsis candiru*, *Cetopsis coecutiens* e *Denticetopsis* essa estrutura é menor que a *hypophysis* (Figs. 13, 14, 26-28).

TELENCEPHALON

Foram observadas modificações conspícuas no formato geral do *telencephalon* entre as espécies de Cetopsidae analisadas aqui. Em *Cetopsis arcana*, *Cetopsis candiru*, *Cetopsis montana*, *Cetopsis motatanensis*, *Cetopsis oliveirai*, *Cetopsis orinoco*, *Cetopsis pearsoni* e *Cetopsis sandrae* o *telencephalon* possui formato aproximadamente triangular com a margem anterior arredondada e menos larga que a margem posterior, comparativamente (Figs. 12, 13, 16-19, 21, 23). *Cetopsidium*, *Cetopsis coecutiens*, *Cetopsis gobioides*, *Cetopsis othonops*, *Cetopsis plumbea*, *Denticetopsis*, *Helogenes* e *Paracetopsis* possuem o *telencephalon* com formato aproximadamente cilíndrico com as extremidades arredondadas e sem variação de largura entre as margens anterior e posterior (Figs. 2, 5-10, 14, 15, 20, 22, 26-30). Entalhes laterais conspícuos na margem lateral do *telencephalon* podem ser observadas de várias formas não codificáveis dispersas nas espécies de Cetopsidae (Figs. 2, 5-30).

O volume total do *telencephalon* em relação ao volume total do encéfalo foi calculado e comparado entre todas as espécies analisadas aqui. *Cetopsidium minutum* (21.40%) e *Cetopsidium morenoi* (20.14%) possuem os maiores volumes relativos do *telencephalon* entre todas as espécies de Cetopsidae analisadas aqui (Tab. 1). Enquanto que, *Paracetopsis esmeraldas* (7.63%) e *Cetopsis othonops* (7.81%) possuem os menores volumes relativos dessa subdivisão (Tab. 1). Com exceção de *Cetopsidium minutum* e *Cetopsidium morenoi*, o *telencephalon* possui volume relativo menor que o do *corpus cerebelli* e maior que todas as demais subdivisões encefálicas nas espécies analisadas aqui de Cetopsidae (Tab. 1).

O *bulbus olfactorius* é arredondado com leve tendência a um maior alongamento na porção anterior, na grande maioria das espécies de Cetopsidae (Figs. 2, 5-29). Entretanto, em *Cetopsis oliveirai* esse lobo é bastante robusto em forma retangular (Fig. 19). *Cetopsis oliveirai* (7.27%), *Cetopsis candiru* (6.4%), *Cetopsis coecutiens* (XX%) possuem os maiores volumes relativos do *bulbus olfactorius* entre as espécies de Cetopsidae (Tab. 1). *Denticetopsis epa* (1.07%), *Helogenes marmoratus* (1.19%), *Denticetopsis praecox* (1.52%), *Paracetopsis esmeraldas* (1.63%) e *Helogenes castaneus* (1.64%) possuem os menores volumes relativos do *bulbus olfactorius* entre as espécies de Cetopsidae analisadas aqui (Tab. 1).

Geralmente em Cetopsidae, o *bulbus olfactorius* possui o segundo menor volume relativo entre as subdivisões encefálicas. Entretanto, foram detectadas algumas variações nessas comparações entre as espécies da família. Exceções a esse padrão foram observadas em *Cetopsis candiru*, *Cetopsis coecutiens* e *Cetopsis oliveirai*, onde o volume relativo dessa estrutura possui o terceiro maior valor de volume relativo, ficando atrás somente do *corpus cerebelli* e do *telencephalon* (Tab. 1).

COMPARAÇÃO ANATÔMICA INTERFAMILIAR

Nesta seção serão abordadas as características em comum encontradas entre todas as espécies analisadas de Cetopsidae comparadas com características observadas em espécies de outras famílias de Siluriformes, as mesmas utilizadas por de Pinna *et al.* (2007), discriminadas como “material comparativo” na seção de materiais e métodos. As

comparações a seguir seguem as mesmas propostas das seções anteriores em relação a posição, forma e tamanho no sentido pósterio-anterior.

O *lobus vagi* nessas espécies também está localizado na mesma posição das espécies de Cetopsidae, posteriormente ao *lobus facialis* na região dorsal do *rhombencephalon* (Fig. 31). Os lobos do *lobus vagi* estão em contato entre si na porção posterior em formato aproximado de um cálice em *Diplomystes mesembrinus*, *Nematogenys inermis* e *Austroglanis barnardi* (Fig. 31). Em *Bagrus bajad*, *Noturus flavus* e *Noturus flavus* o *lobus vagi* possui formato “V” com as porções posteriores em contato, como na maioria das espécies em Cetopsidae. O *lobus facialis* também está localizado na mesma posição que em Cetopsidae, anterior ao *lobus vagi*, medial ao *lobus linea lateralis* e posterior e sob a *eminentia granularis*, na região dorsal do *rhombencephalon*. Somente em *Nematogenys inermis* que foi observado uma modificação conspícua e codificável nesse lobo. Os lobos do *lobus facialis* nessa espécie possuem formato aproximadamente oval, ao contrário das demais espécies onde esses lobos possuem formato aproximadamente retangular (Fig. 31). Além disso, em *Nematogenys inermis* e *Austroglanis barnardi* o *lobus facialis* é um pouco deslocado lateralmente, contrário às demais espécies analisadas aqui, onde estão alinhados com o eixo longitudinal do encéfalo (Fig. 31). Por fim, foram detectadas subdivisões superficiais no *lobus facialis* de *Bagrus bajad*, *Nematogenys inermis*, *Noturus flavus* e *Pimelodus ornatus* (Fig. 31). Em *Diplomystes mesembrinus* o *lobus facialis* está completamente coberto pela *eminentia granularis* e pela porção posterior do *corpus cerebelli* (Fig. 31), enquanto que em *Bagre bajad* e *Pimelodus ornatus* somente a porção anterior está abaixo da *eminentia granularis*, e em *Nematogenys inermis*, *Austroglanis barnardi* e *Noturus flavus* o *lobus facialis* está totalmente visível (Fig. 31). O volume dos lobos gustativos possui maior valor relativo em *Nematogenys inermis* (10.42%) e *Austroglanis barnardi* (10.41%). *Diplomystes mesembrinus* (3.02%) e *Pimelodus ornatus* (3.44%) possuem os menores volumes relativos dos lobos gustativos (Tab. 1).

Em todas as espécies analisadas como material comparativo o *lobus linea lateralis* está posicionado lateralmente ao *lobus facialis*, sem cobri-lo, e látero-posteriormente ao *corpus cerebelli* (Fig. 31). Em *Diplomystes mesembrinus*, *Nematogenys inermis* e *Austroglanis barnardi* o *lobus linea lateralis* possui formato arredondado (Fig. 31), e em *Noturus flavus*, *Bagrus bajad* e *Pimelodus ornatus* essa subdivisão é formada por dois bojos, um anterior e um posterior. Essa subdivisão pode se estender até a porção medial

do *lobus facialis* em *Diplomystes mesembrinus* e *Austroglanis barnardi* (Fig. 31), e até a porção posterior do *lobus facialis* em *Bagrus bajad*, *Nematogenys inermis*, *Noturus flavus* e *Pimelodus ornatus* (Fig. 31). A *eminentia granularis* está localizada posteriormente ao *corpus cerebelli* em todas as espécies analisadas como material comparativo aqui (Fig. 31). Essa subdivisão não possui qualquer depressão ao longo de seu formato nessas espécies (Fig. 31).

O *corpus cerebelli* está localizado na região dorsal do *rhombencephalon*, posterior ao *telencephalon*, medial aos lobos visuais (*tectum mesencephali* e *torus semicircularis*) e sobre o *diencephalon* (Fig. 31). Em *Diplomystes mesembrinus* possui formato geral totalmente arredondado, triangular em *Nematogenys inermis*, elíptico em *Bagrus bajad*, *Noturus flavus* e *Pimelodus ornatus* e em forma de sino em *Austroglanis barnardi* (Fig. 31). A margem anterior arredondada em *Diplomystes mesembrinus*, *Nematogenys inermis*, *Austroglanis barnardi*, *Noturus flavus* e *Pimelodus ornatus*, e côncava em *Bagrus bajad* (Fig. 31). A margem lateral não possui nenhuma ponta ou intumescência ao longo de seu comprimento nessas espécies. O *corpus cerebelli* pode se estender até a região medial do *mesencephalon* em *Diplomystes mesembrinus*, até a porção anterior do *mesencephalon* em *Nematogenys inermis* e *Austroglanis barnardi*, sobre a porção mais posterior do *telencephalon* em *Noturus flavus*, e até a porção medial do *telencephalon* em *Bagrus bajad* e *Pimelodus ornatus* (Fig. 31). O volume relativo do *corpus cerebelli* é maior em *Bagrus bajad* (18.47%) e menor em *Nematogenys inermis* (9.47%) (Tab. 1).

O *mesencephalon* nessas espécies está localizado na região central do encéfalo, lateralmente ao *corpus cerebelli*, posteriormente ao *telencephalon*, anteriormente aos lobos gustativos e sobre o *diencephalon* (Fig. 31). Em todas essas espécies o *torus semicircularis* é arredondado e totalmente coberto pelo *tectum opticum* (Fig. 31). O *mesencephalon* se estende até a porção medial do *nucleus preglomerulosus lateral* em todas as espécies analisadas do material comparativo aqui (Fig. 31). A *habenula* somente está visível em *Nematogenys inermis* (Fig. 31). O volume dos lobos visuais (*mesencephalon*) possui maior volume relativo em *Diplomystes mesembrinus* (14.01%), e menor volume relativo em *Pimelodus ornatus* (5.24%) (Tab. 1).

O *diencephalon* está localizado na região mais ventral do encéfalo das espécies analisadas aqui, se localizando abaixo do *mesencephalon*, posterior ao *telencephalon* e anterior ao *truncus cerebri* (Fig. 31). O *lobus inferior hypothalami* possui formato aproximadamente de rim, localizado látero-posteriormente ao *hypothalamus* (Fig. 31).

Somente em *Diplomystes mesembrinus* o *lobus inferior hypothalami* não está em contato com o *nucleus preglomerulosus lateral* (Fig. 31). O *hypothalamus* está localizado entre os lobos do *lobus inferior hypothalamus*, posterior ao *nucleus preglomerulosus lateral*, e possui formato de um semicircular em todas as espécies analisadas aqui (Fig. 31). O *nucleus preglomerulosus lateral* está localizado anteriormente aos *lobus inferior hypothalami* e *hypothalamus*, na região mais anterior do *diencephalon*. Essa subdivisão possui formato arredondado, com a maioria das espécies de Cetopsidae (Fig. 31). A *hypophysis* é arredondada e está localizada na região medial do *hypothalamus*, sobre o *saccus vasculosus* (Fig. 31). Em *Noturus flavus* a *hypophysis* possui formato aproximadamente retangular. Somente em *Diplomystes mesembrinus* o *nucleus electrosensorius* foi observado como uma intumescência conspícua, localizado lateralmente ao *nucleus preglomerulosus lateral* (Fig. 31). O volume relativo do *diencephalon* possui maior valor em *Nematogenys inermis* (11.42%), e menor valor em *Diplomystes mesembrinus* (5.33%) (Tab. 1).

O *telencephalon* está localizado na região mais anterior do encéfalo, anteriormente à todas as outras regiões encefálicas (Fig. 31). Essa região possui variações no formato geral, podendo ser cilíndrico com as margens anteriores arredondadas em *Bagrus bajad*, *Noturus flavus* e *Pimelodus ornatus*, e em formato aproximadamente triangular, com a margem anterior pouco mais estreita que a posterior em *Diplomystes mesembrinus*, *Nematogenys inermis* e *Austroglanis barnardi* (Fig. 31). O volume relativo do *telencephalon* possui maior valor em *Nematogenys inermis* (14.43%), e menor valor em *Bagrus bajad* (6.78%) (Tab. 1).

DISCUSSÃO

Apesar da informação escassa sobre o sistema nervoso central de peixes, é evidente que esse complexo anatômico, grandemente negligenciado durante anos de morfologia comparada, possui informações importantes para uma compreensão dos processos evolutivos que moldaram o grupo mais diverso de vertebrados do mundo. Algumas informações já disponíveis sobre o tema corroboram hipóteses de relacionamento filogenético entre alguns grupos específicos. A relação de grupo irmão entre Siluriformes e Gymnotiformes é corroborada por algumas características neuroanatômicas compartilhadas (Fink & Fink, 1996) (ver em detalhes em Albert *et al.* (1998) e Albert (2001)). Outro exemplo são os padrões morfológicos do encéfalo na família Pseudopimelodidae e grupos relacionados encontrados por Abrahão *et al.* (2018), que igualmente corroboram hipóteses prévias para o grupo.

Cetopsidae exhibe consideráveis variações na morfologia externa do encéfalo, além de modificações pontuais nas subdivisões que os compõem. As variações na morfologia das espécies analisadas foram observadas em relação ao formato geral, posição e volume relativos entre as principais subdivisões encefálicas. Além disso, variações intraespecíficas foram observadas em algumas subdivisões. Essas variações foram mais conspícuas no formato geral do *telencephalon*, com entalhes espalhados por toda a margem lateral da subdivisão espalhados desordenadamente pelas espécies de Cetopsidae. Não obstante tais modificações no *telencephalon*, a combinação de considerável modificação interespecífica e variações intraespecíficas limitadas sugerem que características do sistema nervoso central seguem de forma geral um arcabouço filogenético, e potencialmente fornecem caracteres informativos para a resolução de grupos supraespecíficos.

Com isso, padrões anatômicos puderam ser detectados para Cetopsidae e seus grupos componentes. Helogeninae e Cetopsinae possuem uma série de características neuroanatômicas compartilhadas que os diferenciam de outros grupos de Siluriformes. Espécies de Cetopsidae não possuem um intumescimento na porção anterior do *lobus vagi* [1]; possuem depressões na região lateral da *eminencia granularis* [2]; possuem um intumescimento conspícuo na região posterolateral do *corpus cerebelli* [3]; o *tectum*

mesencephali cobre parcialmente o *torus semicircularis* [4]; e o *nervus opticus* possui menor calibre que o *tractus olfactorius* [5]; o volume relativo dos lobos visuais é diminuído [6] (Figs. 2, 5-31; Tab. 1). Tais características sugerem o monofiletismo de Cetopsidae corroborando as hipóteses em de Pinna & Vari (1995), de Pinna (1998) e de Pinna *et al.*, (2007) (Fig. 4).

A família Cetopsidae (*sensu* de Pinna & Vari, 1995; Vari & Ferraris, 2003) é composta por duas subfamílias: Helogeninae com o gênero *Helogenes* (Vari & Ortega, 1986) e Cetopsinae com os gêneros *Cetopsidium*, *Cetopsis*, *Denticetopsis* e *Paracetopsis* (Vari *et al.*, 2005). As características neuroanatômicas analisadas no presente estudo corroboram a presença desses dois clados distintos.

Na subfamília Helogeninae foram analisadas as espécies *Helogenes marmoratus* e *Helogenes castaneus* e ambas possuem um formato reniforme do *lobus linea lateralis* com um prolongamento posterior que se estende até somente a porção posterior do *lobus facialis* e se mantém lateralmente ao *lobus facilais*, não se sobrepondo a sua porção lateral [7]; um formato mais arredondado do *corpus cerebelli* [8]; e o *nucleus preglomerulosus lateral* arredondado com uma concavidade medial conspícua [9] (Figs 2, 4, 5).

Em Cetopsinae foram analisadas 24 espécies representndo todos os gêneros válidos. Todas possuem um formato reniforme do *lobus lineae lateralis* se alongando até a porção mais anterior do *lobus vagi* com a porção medial sobrepondo-se a porção mais lateral do *lobus facialis* [7]; um formato geral do *corpus cerebelli* menos arredondado, com maior angulação nas margens anterior e posterior [8]; o *nucleus preglomerulosus lateral* arredondado, sem a presença de uma concavidade medial [9]; o *lobus linea lateralis* se estendendo até a porção anterior do *lobus vagi* [10], e o órgão olfatório expandido [11] (Figs. 4, 6-30).

Além desses dois padrões principais, outras características foram observadas nos gêneros de Cetopsinae. Em *Cetopsidium* foram detectados aumentos no volume relativo do *telencephalon* [12] e no *bulbus olfactorius* [13] (Figs. 4, 6-10; Tab. 1). Por sua vez, todas as espécies de *Cetopsis* possuem os lobos do *lobus vagi* cilíndricos com uma angulação posterior formando um “U” [14]; o *corpus cerebelli* se alongando anteriormente a partir da região medial do *telencephalon* [15]; uma diminuição no volume relativo dos lobos visuais [6]; e um aumento no volume relativo do *corpus cerebelli* [16] (Figs. 4, 11-25; Tab. 1). Todas as espécies de *Denticetopsis* possuem o limite anterior do *lobus facialis* sob a porção mais posterior da *eminentia granularis* [17]; o *corpus cerebelli*

em forma de sino, com a margem posterior mais larga que a anterior [8]; a porção posterolateral do *torus semicircularis* alongada [18]; e o *lobus inferior hypothalami* com formato cilíndrico [19] (Figs. 4, 26-28). Nas espécies de *Paracetopsis* o *nucleus preglomerulosus lateral* se posiciona posteriormente ao *telencephalon* [20] e o *nucleus preglomerulosus lateral* possui uma conspícua subdivisão horizontal, separando superficialmente o lobo em duas porções [21] (Figs. 4, 29-30).

Levando-se em consideração a proposta filogenética de de Pinna *et al.* (2007) (Fig. 32) pôde-se observar que o *corpus cerebelli* sofreu um alongamento anterior conspícuo ao longo da história de diversificação de Cetopsidae. Em *Helogenes*, *Cetopsidium* e *Denticetopsis* essa subdivisão é limitada, se alongando somente até a porção mais posterior do *telencephalon* (Figs. 2, 4, 5-10, 26-28). Em *Paracetopsis* o *corpus cerebelli* alcança a porção medial do *telencephalon* (Figs. 4, 29-30). Entretanto, em *Cetopsis* o *corpus cerebelli* é mais alongado anteriormente, alcançando desde a porção medial do *telencephalon* até sobrepor-lo quase por completo, (Figs. 4, 11-25). Além disso, também foram observadas modificações no formato geral do *corpus cerebelli* ao longo das radiações de Cetopsidae. Essa subdivisão encefálica é aproximadamente arredondada em *Helogenes* (Figs. 2, 4, 5), começa a criar angulações nas margens anterior e posterior em *Cetopsidium* (Figs. 4, 6-10), possui formato aproximadamente de sino em *Denticetopsis* (Figs. 4, 26-28), e com as margens anteriores e posteriores com angulação pronunciada, aproximadamente retangular, em *Cetopsis* e *Paracetopsis* (Figs. 4, 11-25, 29-30). Os lobos do *lobus vagi* também apresentaram modificações ao longo da história evolutiva de Cetopsidae. Esses lobos formam um “V”, expondo o quarto ventrículo na maioria das irradiações de Cetopsidae (*Helogenes*, *Cetopsidium*, *Denticetopsis* e *Paracetopsis*) (Figs. 2, 4, 5-10, 26-30). Entretanto, o *lobus vagi* forma um “U”, quase cobrindo todo o quarto ventrículo, na irradiação interpretada como mais recente da família (gênero *Cetopsis*) (de Pinna *et al.*, 2007) (Figs. 4, 11-25). Por fim, foram detectadas modificações no órgão olfatório, que é pequeno em Helogeninae e grande em Cetopsinae, particularmente em *Cetopsis*.

Também foram detectadas modificações em Cetopsidae em comparação a outras famílias de Siluriformes. Em *Diplomystes mesembrinus* e *Nematogenys inermis* o volume relativo dos lobos visuais é o segundo maior em comparação às demais subdivisões encefálicas, somente menor que o volume relativo do *corpus cerebelli* e *telencephalon*, respectivamente (Tab. 1). Todas as espécies examinadas de Cetopsidae possuem os lobos

visuais com volume reduzido, quando comparado às espécies de famílias proximalmente relacionadas (Tab. 1). Dentro de Cetopsidae, em quase todas as espécies o volume relativo dos lobos visuais, com exceção de *Helogenes* e poucas espécies de *Cetopsidium*, é menor que o *corpus cerebelli*, *telencephalon* e *diencephalon*, e as vezes menor que os volumes relativos dos lobos gustativos e *bulbus olfactorius* (Tab. 1). Além disso, em todas as espécies de Cetopsidae o calibre do *nervus opticus* é menor que o *tractus olfactorius*. A redução das regiões e estruturas ligadas ao sistema visual nas espécies de Cetopsidae é acompanhada de outras modificações morfológicas, como a redução dos olhos que também são cobertos por pele. Casos extremos dessas modificações foram observadas no clado que compõe *Cetopsis candiru*, *Cetopsis coecutiens* e *Cetopsis oliveirai*. Nessas espécies o *bulbus olfactorius* possui volume relativo aproximadamente 50%, 50% e 80% maior que o *tectum opticum*, respectivamente (Tab. 1). Essa modificação é extrema em *Cetopsis oliveirai*, sendo acompanhada de ausência de olhos e perda total do *nervus opticus* (Fig. 18).

As variações morfológicas podem refletir respostas comportamentais importantes (Kotrschal et al., 1998). Tal observação pode ser relacionada com os resultados obtidos pelas análises de volume do *bulbus olfactorius* em *Cetopsis candiru*, *Cetopsis coecutiens* e *Cetopsis oliveirai*. Essas três espécies são hipotetizadas compondo um clado monofilético muito peculiar (de Pinna et al., 2007). As duas primeiras espécies alcançam os maiores tamanhos em Cetopsidae e possuem hábito alimentar semelhantes, se alimentando não somente de animais mortos ou moribundos, como peixes vivos e eventualmente até humanos (Goulding, 1989; 1990). Por outro lado, *Cetopsis oliveirai* possui o menor tamanho, sendo caracterizada como uma espécie pedomórfica em Cetopsidae (de Pinna et al., 2007). Além da miniaturização, essa espécie possui características ímpares quando comparada a seus congêneres, sem a presença de olhos e habitando águas profundas na calha de grandes rios amazônicos (com exceção de *C. coecutiens*), onde se alimenta principalmente de pequenos invertebrados alóctones (Lundberg & Py-Daniel, 1994). Muito provavelmente o aumento no volume do *bulbus olfactorius*, região relacionada à recepção de sinais sensoriais ligados ao olfato, está intimamente conectada ao comportamento alimentar dessas espécies, auxiliando os peixes na detecção de partículas com informações químicas, as quais podem direcioná-los com maior acurácia à sua presa (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Apesar dos diferentes tipos de comportamento, estilo de vida e tamanho corporal, aparentemente essa

modificação evoluiu somente uma vez dentro de Cetopsidae e é exclusiva do clado que compõe as três espécies.

As espécies de Cetopsidae possuem olhos bastante reduzidos e/ou cobertos por pele, e provavelmente isso está relacionado a baixa acurácia visual e comportamento majoritariamente noturno (Vari & Ortega, 1986; Vari *et al.*, 2005; de Pinna *et al.*, 2007). O *tractus olfactorius*, a grosso modo, conduz sinais sensoriais relacionados a olfação para o *telencephalon* para posterior tradução, e por sua vez, o *nervus opticus* capta sinais sensoriais visuais provenientes da retina para ser traduzido no *mesencephalon* e *telencephalon* (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Kotrschal *et al.*, 1998). Em todos os exemplares de Cetopsidae, a menor espessura do *nervus opticus* em relação ao *tractus olfactorius* pode ser interpretada como uma especialização comportamental relacionada ao hábito de vida. Esses padrões morfológicos e comportamentais também podem ser observados em Gymnotiformes (Albert, 2001; Dutra *et al.* em prep.). Além disso, as espécies de Cetopsidae possuem o órgão olfatório bastante desenvolvido com numerosas lamelas, o que também reflete tal comportamento, onde aparentemente o sentido primordial que auxilia a procura de alimentos e/ou atração para possíveis presas é o olfato. Essa conexão entre modificações morfológicas com respostas comportamentais tem sido observada em vários grupos independentes de peixes, tanto em Osteichthyes (van Staaden *et al.*, 1995; Kotrschal *et al.*, 1998; Wagner, 2001a, 2001b; Eastman & Lannoo, 2003; Gonda *et al.*, 2009; Gonzalez-Voyer *et al.*, 2009; Gonzalez-Voyer & Kolm, 2010; Eastman & Lannoo, 2011) como em Chondrichthyes (Lisney & Collin, 2006; Lisney *et al.*, 2007).

Esses resultados sugerem que as espécies de Cetopsidae possuem uma série de variações no volume relativo de suas principais subdivisões encefálicas que podem ser diretamente relacionadas ao seu comportamento alimentar e modo de vida. Apesar dessas associações morfologia/comportamento serem eloquentes, permanece apenas como associações, carecendo de conexões causais. Assim, testes empíricos devem ser realizados para a comprovação dessas hipóteses.

As modificações ontogenéticas na morfologia externa das subdivisões do encéfalo em *Cetopsis gobioides* e *Helogenes marmoratus* ocorrem em estágios larval ou juvenil, onde principalmente nas formas do *lobus vagi*, do *lobus linea lateralis* e no comprimento do *tractus olfactorius*. A partir dessas fases, a forma geral se fixa e não existem alterações dramáticas na forma e posição das subdivisões encefálicas. Além disso, não foram

observadas variações morfológicas no encéfalo ligadas ao dimorfismo sexual. Com isso, o presente estudo oferece um primeiro passo para uma maior compreensão sobre quais mudanças ocorreram no encéfalo de Cetopsidae, com algumas propostas sobre quando tais modificações ocorreram baseadas em relações filogenéticas recentemente publicadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHÃO, V.P.; PUPO, F.M.R.S. 2014. Técnica de dissecação do neurocrânio de Siluriformes para estudo do encéfalo. *Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia*, 112: 21-26.
- 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.
- ABRAHÃO, V.P.; PUPO, F.M.; SHIBATTA, O.A. 2018. Comparative brain gross morphology of the neotropical catfish family Pseudopimelodidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Siluriformes), with phylogenetic implications. *Zoological Journal of Linnean Society*, 2018:1-23.
- ABRAHÃO, V.P.; de PINNA, M.C.C. 2018. *Cetopsis varii*, a new species of whale catfish (Siluriformes: Cetopsidae) from the Meta Basin, Colombia. *Journal of fish biology*. doi: 10.1111/jfb.13643
- ALBERT, J.S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Miscelaneous Publications of Museum of Zoology, University of Michigan*, 190: 1-127.
- ATEMA, J. 1971. Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). *Brain Behavior and Evolution*, 4: 273-294.
- BASS, A.H. 1981. Organization of the telencephalon in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Journal of Morphology*, 169: 71- 90.

BASKIN, J.N.; ZARET, T.M.; MAGO-LECCIA, F. 1980. Feeding of reportedly parasitic catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Río Portuguesa basin, Venezuela. *Biotropica*, 12: 182-186.

BAUCHOT, R.; BAUCHOT, M.L.; PLATEL, R.; RIDET, J.M. 1977. Brains of Hawaiian tropical fishes; brain size and evolution. *Copeia*, 1977: 42-46.

BRANDSTÄTTER R, KOTRSCHAL K. 1989. Life history of roach, *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Teleostei). *Brain, behavior and evolution*, 34 (1): 35-42.

BRANDSTÄTTER, R.; KOTRSCHAL, K. 1990. Brain growth patterns in four European cyprinid fish species (Cyprinidae, Teleostei): roach (*Rutilus rutilus*), bream (*Abramis brama*), common carp (*Cyprinus carpio*) and sabre carp (*Pelecus cultratus*). *Brain behavior and evolution*, 35 (4): 195-211.

BRITTO, M.R. 2002. *Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase nas relações da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariphyi)*. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 512 p.

BUTLER, A.B.; HODOS, W. 2005. *Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. 2. ed. New Jersey, Wiley e Sons. 715p.

CARR, C.E.; MALER, L. 1986. Electoreception in gymnotiform fish: central anatomy and physiology. In: Bullock, T.H.; Heiligenberg, W. (Eds.). *Electroreception*. New York, Wiley-Interscience. p. 319–374.

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(2):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*, New York, 115: 84-116.

DATOVO, A.; VARI, R.P. 2014. The adductor mandibulae muscle complex in lower teleostean fishes (Osteichthys: Actinopterygii): comparative anatomy, synonymy, and phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 171 (3): 554-622.

DIOGO, R. 2005. *Morphological evolution, aptations, homoplasies, constraints, and evolutionary trends. Catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution*. Enfield, NH, Science Publishers, Inc.

DUNN-MEYNELL, A.A.; SHARMA, S.C. 1988. Visual system of the channel catfish *Ictalurus punctatus* III. Fiber order in the optic nerve and optic tract. *Journal of Comparative Neurology*, 268: 299-312.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 2003. Diversification of brain and sense organ morphology in Antarctic dragonfishes (Perciformes: Notothenioidei: Bathydraconidae). *Journal of Morphology*, 258 (2): 130-150.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 2011. Divergence of brain and retinal anatomy and histology in pelagic Antarctic notothenioid fishes of the sister taxa *Dissostichus* and *Pleuragramma*. *Journal of Morphology*, 272 (4): 419-441.

EKSTROM, P. 1987. Photoreceptors and CSF contacting neurons in the pineal organ of a teleost fish have direct axonal connections with the brain: an HRP study. *Journal of Neuroscience*, 7: 987-995.

ESCHMEYER, W.N.; FONG, J.D. *Species by family/subfamily*. Electronic version accessed 18 jan. 2017.
(<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>).

FINGER, T.E. 1975. Gustatory pathways in the bullhead catfish. I. Connections of the anterior ganglion. *Journal of Comparative Neurology*, 165: 513-526.

FINGER, T.E. 1980. Nonolfactory sensory pathway to the telencephalon in a teleost fish. *Science*, 210: 671-673.

FINGER, T.E. 1982. Somatotopy in the representation of the pectoral fin and free fin rays in the spinal cord of the sea robin, *Prionotus carolinus*. *The Biological Bulletin*, 163 (1): 154-161.

FINGER, T.E. 1983. The gustatory system in teleost fish. In: NORTHCUTT, R.G.; DAVIS, R.E. (Eds). *Fish neurobiology. 1. Brainstem and sense organs*. Ann Arbor, University of Michigan Press. p. 285-309.

FINGER, T.E.; KANWAL, J.S. 1992. Ascending general visceral pathways within the brainstem of two teleost fishes: *Ictalurus punctatus* and *Carassius auratus*. *Journal of Comparative Neurology*, 320: 509-520.

FINK, S.V.; FINK, W.L. 1996. Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei). – In: Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R. & Johnson, G. D. (Eds.). *Interrelationships of Fishes*. San Diego, Academic Press. p. 405-426.

FINK, S.V.; GREENWOOD, P.H.; FINK, W.L. 1984. A critique of recent work on fossil ostariophysan fishes. *Copeia*, 1984: 1033-1041.

FONTENELLE, J.P.; CARVALHO, M.R. 2016. Systematic implications of brain morphology in Potamotrygonidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Journal of Morphology*, 277 (2): 252-263.

GONDA, A.; HERCZEG, G.; MERILA, J. 2009. Habitat dependent and -independent plastic responses to social environment in the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) brain. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 161–167.

GONZALEZ-VOYER, A.; WINBERG, S.; KOLM, N. 2009. Brain structure evolution in a basal vertebrate clade: evidence from phylogenetic comparative analysis of cichlid fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 238.

GONZALEZ-VOYER, A.; KOLM, N. 2010. Sex, ecology and the brain: evolutionary correlates of brain structure volumes in Tanganyikan cichlids. *PLoS One*, 5:e14355.

GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest*. Berkeley, University of California Press.

GOULDING, M. 1989. *Amazon. The flooded forest*. London, BBC Books.

GREENWOOD, P.H.; ROSEN, D.E.; WEITZMAN, S.H.; MYERS, G.S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin American Museum of Natural History*, 131: 339-456.

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

HUBER, R.; VAN STAADEN, M.J.; KAUFMAN, L.S.; LIEM, K.F. 1997. Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African Cichlids. *Brain Behavior and Evolution*, 50: 167– 182.

KANWAL, J.S.; CAPRIO, J. 1983. An electrophysiological investigation of the oropharyngeal (IX-X) taste system of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Journal of Comparative Physiology*, 150: 345-357.

KANWAL, J.S.; CAPRIO, J. 1987. Central projections of the glossopharyngeal and vagal nerves in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*: clues to differential processing of visceral inputs. *Journal of Comparative Neurology*, 264: 216-230.

KANWAL, J.S.; FINGER, T.E.; CAPRIO, J. 1988. Forebrain connections of the gustatory system in ictalurid fishes. *Journal of Comparative Neurology*, 278: 353-376.

KNUDSEN, E.I. 1977. Midbrain units in catfish. Response properties to electroreceptive input. *Journal of Comparative Physiology*, 109: 215-235.

KOTRSCHAL, K.; WHITEAR, M.; ADAM, H. 1984. Morphology and histology of the anterior dorsal fin of *Gaidropsarus mediterraneus* (Pisces Teleostei), a specialized sensory organ. *Zoomorphology*, 104 (6): 365-372.

KOTRSCHAL, K.; VAN STAADEN, M.J.; HUBER, R. 1998. Fish brains: Evolution and environmental relationships. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8 (4): 373-408.

LAMB, C.F.; CAPRIO, J. 1993. Taste and tactile responsiveness of neurons in the posterior diencephalon of the channel catfish. *Journal of Comparative Neurology* 337: 419-430.

LISNEY, T.J.; COLLIN, S.P. 2006. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. *Journal of Fish Biology*, 68: 532–554.

LISNEY, T.J.; BENNETT, M.B.; COLLIN, S.P. 2007. Volumetric analysis of sensory brain areas indicates ontogenetic shifts in the relative importance of sensory systems in elasmobranchs. *Raffles Bulletin of Zoology*, 14: 7–15.

LUNDBERG, J.G. 1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm, *In*: Goldblatt, P. (Ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. New Haven, Yale Univ. Press. p. 156-199.

LUNDBERG JG, RAPP PY-DANIEL L. 1994. *Bathycetopsis oliveirai*, General. et. sp. nov., a blind and depigmented catfish (Siluriformes: Cetopsidae) from the Brazilian Amazon. *Copeia* 1994: 381–390.

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: 39-53.

MEEK, J.; NIEUWENHUYS, R. 1998. Holosteans and teleosts. *In*: Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H.J. & Nicholson, C. (Eds.). *The Central nervous system of vertebrates*. Berlin, Springer-Verlag. p. 759-937.

MO, T. 1991. *Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei). With a hypothesis of Siluroid Phylogeny*. Köningstein, Koeltz Scientific Books. (Theses Zoologicae, 17).

MORITA, Y.; FINGER, T.E. 1985. Reflex connections of the facial and vagal gustatory systems in the brainstem of the bullhead catfish, *Ictalurus nebulosus*. *Journal of Comparative Neurology*, 231: 547-558.

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

NIEUWENHUYS, R. 1962. Trends in the evolution of actinopterygian fishes. *Journal of Morphology*, 111:69-88.

NIEUWENHUYS, R. 1963. The comparative anatomy of the actinopterygian forebrain. *Journal of Hirnforsch*, 6: 171-200.

NIEUWENHUYS, R.; MEEK, J. 1990. The telencephalon of actinopterygian fishes. *In*: JONES, E.G.; PETERS, A. (Eds). *Comparative structure and evolution of cerebral cortex, part I. Cerebral cortex, vol. 8A*. New York, Plenum. p.31-73.

NORTHCUTT, R.G.; BRADFORD, M.R. 1980. New observations on the organization and evolution of the telencephalon in actinopterygian fishes. *In*: EBBESSON, S.O. (Ed). *Comparative neurology of the telencephalon*. New York, Plenum Press. p. 41-98.

NORTHCUTT, R.G.; DAVIS, R.E. 1983. Telencephalic organization in ray-finned fishes. *In*: DAVIS, K.E.; NORTHCUTT, R.G. (Eds). *Fish neurobiology*. Ann Arbor, University of Michigan Press. p. 203-236.

de PINNA, M.C.C. 1993. *Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order*. Tese de doutorado, New York, University of New York. 474 p.

de PINNA, M.C.C. 1996. A phylogenetic analysis of the Asian catfish families Sisoridae, Akysidae, and Amblycipitidae, with a hypothesis on the relationships of Neotropical Aspredinidae (Teleostei, Ostariophysi). *Fieldiana*, 1478: 1-83.

de PINNA, M.C.C.; VARI, R.P. 1995. Monophyly and phylogenetic diagnosis of the family Cetopsidae, with synonymization of the Helogenidae (Teleostei: Siluriformes). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 571: 1–26.

de PINNA, M.C.C.; FERRARIS, C.J.J.R.; 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.

POLLEN, A.A.; DOBBERFUHL, A.P.; SCACE, J.; IGULU, M.M.; RENN, S.C.P.; SHUMWAY, C.A.; HOFMANN, H.Á. 2007. Environmental complexity and social organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain Behavior and Evolution*, 70: 21–39.

RESINK, J.W.; VOORTHUIS, P.K.; VAN DE HURK, R.; VULLINGS, H.G.B.; VAN OORDT, P.G.W.J. 1989. Pheromone detection and olfactory pathways in the brain of the female African catfish, *Clarias gariepinus*. *Cell Tissue Research*, 256: 337-345.

RIDET, J.M. 1975. Étude quantitative de l'organisation et de la variabilité intraspécifique des principales subdivisions encéphaliques chez deux poissons Téléostéens: *Labrus bergylta* Ascanius, 1767, et *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Zoologie* 3, 340: 1369-1389.

ROHLF, F.J. 2006. *Tps series*. New York, Department of Ecology and Evolution, State University of New York.

ROSEN, D.E.; GREENWOOD, P.H. 1970. Origin of the Weberian apparatus and the relationships of ostariophysan and gonorhynchiform fishes. *American Museum Novitates*, 2428: 1-25.

SAUL, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 127: 93-134.

STRIEDTER, G.F. 1990. The diencephalon of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. I. Nuclear organization. *Brain Behavior and Evolution*, 36: 329-354.

STRIEDTER, G.F. 1991. Auditory, electrosensory and mechanosensory lateral line pathways through the forebrain in channel catfishes. *Journal of Comparative Neurology*, 312: 311-331.

STRIEDTER, G.F. 1992. Phylogenetic changes in the connections of the lateral preglomerular nucleus in ostariophysan teleosts: A pluralistic view of brain evolution. *Brain Behavior and Evolution*, 39: 329-357.

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: 636-662.

ULLMANN, J.F.P.; COWIN, G.; COLLIN, S.P. 2010. Quantitative assessment of brain volumes in fish: comparison of methodologies. *Brain Behavior and Evolution*, 76: 261–270.

VAN STAADEN, M.J.; HUBER, R.; KAUFMAN, L.S.; LIEM, K.F. 1995. Brain evolution in cichlids of the African Great Lakes: brain and body size, general patterns, and evolutionary trends. *Zoology*, 98: 165–178.

VARI, R.P.; FERRARIS, C.J.J.R.; de PINNA, M.C.C. 2005. The Neotropical whale catfishes (Siluriformes: Cetopsidae: Cetopsinae), a revisionary study. *Neotropical Ichthyology*, 3 (2): 127–238.

VARI, R.P.; ORTEGA, H. 1986. The catfishes of the Neotropical family Helogenidae (Ostariophysi: Siluroidei). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 442: 1-20.

WAGNER, HJ. 2001a. Sensory brain areas in mesopelagic fishes. *Brain Behavior and Evolution*, 57: 117–133.

WAGNER, H.J. 2001b. Brain areas in abyssal demersalfishes. *Brain Behavior and Evolution*, 27: 301–316.

WHITE, G.E.; BROWN, C. 2015. Variation in brain morphology of intertidal gobies: a comparison of methodologies used to quantitatively assess brain volumes in fish. *Brain Behavior and Evolution*, 85 (4): 245-256.

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

WULLIMANN, M.F.; MEYER, D.L. 1990. Phylogeny of putative cholinergic visual pathways through the pretectum to the hypothalamus in teleost fish. *Brain Behavior and Evolution*, 36:14-29.

FIGURAS

Figura 1: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume, nas vistas: A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*; HTel-altura do *telencephalon*; LTect-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCoCb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCoCb-largura do *corpus cerebelli*; HCoCb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBoL-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBoL-largura do *bulbus olfactorius*; HBoL-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp-comprimento da *hypophysis*; WHyp-largura da *hypophysis*; HHyp-altura da *hypophysis*; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.

Figura 2: Encéfalo de *Helogenes marmoratus* MZUSP 64112, 56.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 3: Ilustração do neurocranium e encéfalo de um exemplar adulto de *Cetopsis coecutiens*, MZUSP 43288, 143.1 mm SL, em vistas dorsal (A) e ventral (B). BOC: Basioccipital; EP: Epioccipital; ESC: Extraescapular; EXO: Exoccipital; F: Frontal; LE: Etimoide Lateral; ME: Mesetimoide; N: Nasal; ORB: Orbitosfenoide; PAP_n: Parapófise da vértebra n; PAR: Parasfenoide; PMX: Pre-maxila; PRO: Prootico; PSH: Pteroesfenoide; PT: Pterotico; SO: Supraoccipital; SPH: Esfenotico; V: vomer. Barra de escala = 2 mm.

Figura 4: Otimização de máxima parcimônia dos caracteres derivados identificados a partir da morfologia dos encéfalos das espécies de Cetopsidae superpostos no cladograma modificado de de Pinna *et al.* (2007). Os caracteres estão numerados de acordo com o determinado no texto.

Figura 5: Encéfalo de *Helogenes castaneus* MZUSP 63091, 33.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 6: Encéfalo de *Cetopsidium minutum* MZUSP 108946, 34.3 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 7: Encéfalo de *Cetopsidium morenoi* MZUSP 92984, 40.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 8: Encéfalo de *Cetopsidium orientale* MZUSP 98141, 45.2 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 9: Encéfalo de *Cetopsidium pemon* MZUSP 93068, 39.3 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 10: Encéfalo de *Cetopsidium soniae* ANSP 178784, 30 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1 mm.

Medulla spinalis
1. *Medulla spinalis*

Rhombencephalon
2. *lobus vagi*
3. *lobus facialis*
4. *lobus linea lateralis*
5. *eminencia granularis*
6. *ventriculi quari*
7. *corpus cerebelli*

Mesencephalon
8. *tectum mesencephali*
9. *torus semicircularis*
10. *chiasma opticum*

Diencephalon
12. *hypothalamus*
13. *lobus inferior hypothalami*
14. *nucleus preglomerulosus*
15. *hypophysis*
16. *saccus vasculosus*

Telencephalon
17. *telencephalon*
18. *telencephalon*

Nervi cranii
II *nervus opticus*
III *nervus oculomotorius*
IV *nervus trochlearis*
V *nervus trigeminus*
VI *nervus abducens*
VII *nervus trigeminus*
VIII *nervus octavus*
IX *nervus glossopharyngeus*
X *nervus vagi*
11a *nervus linea lateralis anterior*

Figura 11: Encéfalo de *Cetopsis amphiloza* ICNMHN 192, 123 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1 mm.

Figura 12: Encéfalo de *Cetopsis arcana* MZUSP 41492, 53.7 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 13: Encéfalo de *Cetopsis candiru* MZUSP 75836, 96.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 14: Encéfalo de *Cetopsis coecutiens* MZUSP 43288, 143.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 15: Encéfalo de *Cetopsis gobioides* MCP 44262, 96.76 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 16: Encéfalo de *Cetopsis montana* ANSP 180808, XX mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1 mm.

Figura 17: Encéfalo de *Cetopsis motatanensis* USNM 121269, 56.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 18: Encéfalo de *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428, 23.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 19: Encéfalo de *Cetopsis orinoco* MPUJ 5636, 65.4 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm

Figura 20: Encéfalo de *Cetopsis othonops* USNM 76972, 56.9 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 21: Encéfalo de *Cetopsis pearsoni* MZUSP 27812, 58.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 22: Encéfalo de *Cetopsis plumbea* ANSP 180568, 73.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 23: Encéfalo de *Cetopsis sandrae* MZUSP 41492, 39.4 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 24: Encéfalo de *Cetopsis starnesi* AUM 23745, 36.4 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 25: Encéfalo de *Cetopsis vari* MZUSP 123412, 38.5 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

- Medulla spinalis**
1. *Medulla spinalis*
- Rhombencephalon**
2. *lobus vagi*
3. *lobus facialis*
4. *lobus linea lateralis*
5. *eminentia granularis*
6. *ventriculi quari*
7. *corpus cerebelli*
- Mesencephalon**
8. *tectum mesencephali*
9. *torus semicircularis*
10. *chiasma opticum*
- Diencephalon**
12. *hypothalamus*
13. *lobus inferior hypothalami*
14. *nucleus preglomerulosus*
15. *hypophysis*
16. *saccus vasculosus*
- Telencephalon**
17. *bulbus olfactorius*
18. *telencephalon*
- Nervi cranii**
II *nervus opticus*
III *nervus oculomotorius*
IV *nervus trochlearis*
V *nervus trigeminus*
VI *nervus abducens*
VII *nervus trigeminus*
VIII *nervus octavus*
IX *nervus glossopharyngeus*
X *nervus vagi*
Nlla *nervus linea lateralis anterior*
Nllp *nervus linea lateralis posterior*
tol *nervus tractus olfactorius*

Figura 26: Encéfalo de *Denticetopsis epa* MPEG 26642, 26.7 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 27: Encéfalo de *Denticetopsis praecox* MPEG 11823, 27.1 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 28: Encéfalo de *Denticetopsis seducta* MZUSP 37813, 31.4 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 29: Encéfalo de *Paracetopsis bleekeri* CAS 77029, 193 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 30: Encéfalo de *Paracetopsis esmeraldas* MCZ 162749, 68.3 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 31: Encéfalos em vistas dorsal, lateral e ventral, da esquerda para direita de a) *Austroglanis barnardi* MZUSP 62630, 56.3 mm SL; b) *Nematogenys inermis* MZUSP 88522, 65.1 mm SL; c) *Diplomystes mesenbrinus* MZUSP 62595, 79 mm SL. Barra de escala com 1mm.

Figura 32. Árvore de consenso estrito proposta para as relações de Cetopsidae por de Pinna *et al.* (2007).

TABELA

Tabela 1: Valores dos volumes dos encéfalos de espécies de Cetopsidae e famílias proxivamente relacionadas. SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb-corpus cerebelli; Tect-lobos visuais; DI-diencephalon; Hyp-hypophysis; Tel-telencephalon; Bol-bulbus olfactorius. Os valores em porcentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).

Species	SL	HL	BV	GL	Cocb		Tect		DI		Hyp		Tel		Bol		
			Vol (mm ³)	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %
<i>Cetopsidium minutum</i>	31.94- 34.34	7.77- 7.96	6.06- 8.30	0.23- 0.33	3.82- 4.07	0.97- 1.10	11.7- 18.2	0.19- 0.26	3.14- 3.22	0.39- 0.68	6.47- 8.26	0.01- 0.02	0.32- 0.34	1.25- 1.29	15.09- 21.40	0.26- 0.34	4.13- 4.44
<i>Cetopsidium morenoi</i>	38.37- 40.82	10.20- 10.45	12.74- 13.57	0.44- 0.46	3.39- 3.52	2.38- 2.66	17.57- 20.91	0.54- 0.74	4.27- 5.48	0.79- 0.91	5.86- 7.15	0.04- 0.05	0.35- 0.45	2.04- 2.56	15.09- 20.14	0.42- 0.47	3.11- 3.72
<i>Cetopsidium orientale</i>	33.01- 45.26	9.28- 10.98	9.86- 17.24	0.30- 0.39	3.04- 2.28	1.76- 3.33	17.91- 19.31	0.47- 0.82	4.77- 4.82	0.75- 0.88	5.15- 7.68	0.03- 0.07	0.38- 0.43	1.42- 2.28	13.24- 14.48	0.24- 0.37	2.17- 2.44
<i>Cetopsidium pemon</i>	38.82- 39.36	10.15- 10.46	10.85- 12.39	0.38- 0.43	3.51- 3.52	2.08- 2.22	17.92- 19.18	0.50- 0.55	4.46- 4.65	0.71- 0.78	6.31- 6.55	0.04- 0.12	0.38- 1.11	1.42- 1.50	12.17- 13.09	0.25- 0.37	2.32- 3.05
<i>Cetopsidium soniae</i>	30.21	7.23	17.10	0.21	1.24	3.05	17.83	0.95	5.57	0.95	5.59	0.17	1.00	2.57	15.02	0.23	1.34

<i>Cetopsis amphiloxa</i>	123.54- 125.37	34.05- 34.37	97.37- 97.43	1.96- 2.00	2.01- 2.05	16.05- 16.12	16.94- 17.02	6.49- 6.56	6.74- 6.85	4.05- 4.07	4.16- 4.18	0.73- 0.78	0.78- 0.81	16.81- 16.89	17.25- 17.34	2.10- 2.16	2.17- 2.23
<i>Cetopsis arcana</i>	41.03- 53.77	11.37- 14.12	27.64- 38.09	0.63- 1.44	2.30- 3.78	6.60- 7.79	20.45- 23.87	0.78- 1.41	2.82- 3.71	1.44- 2.97	5.21- 7.81	0.06- 0.39	0.25- 1.03	2.53- 3.21	8.43- 9.16	0.56- 0.78	2.03- 2.05
<i>Cetopsis candiru</i>	84.84	19.34	46.91	1.92	4.10	9.48	20.21	1.30	2.77	2.63	5.60	-0.35	0.76-	6.58	14.04	3.00	6.40
<i>Cetopsis coecutiens</i>	143.17	40.12	122.30	5.47	4.47	27.33	22.34	3.62	2.95	5.31	4.34	0.91	0.75	13.82	11.30	7.94	6.50
<i>Cetopsis gobioides</i>	31.65	8.17	17.87	0.37	2.11	3.35	18.78	0.67	3.77	1.17	6.57	0.08	0.45	2.24	12.55	0.64	3.60
<i>Cetopsis montana</i>	68.05	17.13	33.38	0.47	1.43	5.74	17.22	1.68	5.05	2.10	6.30	0.12	0.36	3.66	10.98	1.44	4.32
<i>Cetopsis motatanensis</i>	56.11	15.15	50.59	0.85	1.68	10.27	20.31	1.89	3.74	2.87	5.67	0.12	0.23	6.40	12.65	2.26	4.46
<i>Cetopsis oliveirai</i>	23.55	7.12	5.67	0.16	2.84	1.15	20.35	0.08	1.43	0.37	6.53	0.01	0.23	0.88	15.59	0.41	7.27

<i>Cetopsis orinoco</i>	56.4	13.98	136.18	2.32	1.71	28.36	20.82	4.83	3.55	8.16	5.99	0.31	0.22	17.40	12.78	2.77	2.03
<i>Cetopsis othonops</i>	56.9	14.04	37.59	0.44	1.19	6.93	18.45	1.40	3.73	2.33	6.20	0.10	0.29	2.93	7.81	1.08	2.43
<i>Cetopsis pearsoni</i>	58.58	16.43	74.25	1.64	2.21	15.42	20.77	2.89	3.90	4.24	5.72	0.28	0.37	6.34	8.55	2.04	2.74
<i>Cetopsis plumbea</i>	73.89	19.14	73.17	1.15	1.58	17.51	23.93	2.90	3.96	4.56	6.23	0.08	0.32	6.51	8.90	2.78	3.81
<i>Cetopsis sandrae</i>	39.44	11.07	28.14	0.67	2.40	6.34	22.56	0.97	3.46	1.53	5.44	0.06	0.21	2.82	10.03	1.01	3.81
<i>Cetopsis starnesi</i>	36.51	9.77	57.13	0.68	1.20	11.26	19.72	3.77	6.60	3.26	5.71	0.11	0.20	7.74	13.54	1.59	2.78
<i>Cetopsis vari</i>	36.31- 38.59	9.70- 10.11	14.74- 17.30	0.55- 0.61	3.19- 4.19	2.82- 3.31	19.13- 19.14	0.72- 1.07	4.94- 6.21	0.72- 0.93	4.89- 5.40	0.13- 0.27	0.89- 1.58	1.71- 2.21	11.65- 12.81	0.58	3.99
<i>Denticetopsis epa</i>	26.77	8.17	12.67	0.45	3.59	2.22	17.56	0.76	6.03	0.51	4.07	0.03	0.28	1.19	9.39	0.13	1.07

<i>Denticetopsis praecox</i>	27.18	7.70	8.32	0.20	2.49	1.52	18.30	0.50	6.02	0.37	4.55	0.01	0.20	0.88	10.60	0.12	1.52
<i>Denticetopsis seducta</i>	28.88- 31.46	8.70- 9.21	2.85- 3.48	0.12- 0.14	3.49- 5.21	0.37- 0.42	12.19- 13.01	0.15- 0.17	4.89- 5.50	0.17- 0.20	4.71- 5.94	0.004- 0.007	0.17- 0.20	0.29- 0.36	10.22- 10.46	0.04	1.51
<i>Helogenes castaneus</i>	33.5	6.70	9.46	0.28	3.01	1.50	15.93	0.59	6.30	0.57	6.07	0.03	0.40	0.84	8.97	0.15	1.64
<i>Helogenes marmoratus</i>	44.70- 56.88	8.21- 10.93	9.59- 23.09	0.28- 0.53	2.29- 3.06	1.50- 2.22	8.57- 11.63	0.65- 1.14	4.97- 6.89	0.33- 0.72	2.17- 3.53	0.02- 0.04	0.15- 0.19	1.06- 2.23	9.57- 11.29	0.20- 0.55	1.19- 2.88
<i>Paracetopsis bleekeri</i>	193.00	54.94	135.40	3.25	2.40	25.82	19.07	4.30	3.18	5.46	4.03	0.64	0.47	12.74	9.41	2.34	1.72
<i>Paracetopsis esmeraldas</i>	68.36	17.54	76.94	0.95	1.24	14.17	18.42	2.97	3.86	4.52	5.87	0.12	0.15	5.87	7.63	1.26	1.63
Diplomystidae																	
<i>Diplomystes mesembrinus</i>	79.03	21.72	115.02	3.48	3.02	19.65	17.08	16.12	14.01	6.13	5.33	0.19	0.17	9.41	8.18	1.98	1.72
Nematogenyidae																	

<i>Nematogenys inermis</i>	65.19	16.63	47.39	4.93	10.42	4.49	9.47	6.24	13.17	5.41	11.42	0.04	0.09	6.84	14.43	1.08	2.29
Austroglanididae																	
<i>Austroglanis barnardi</i>	56.34	15.66	44.84	4.66	10.41	7.56	16.87	2.86	6.38	4.38	9.77	0.07	0.16	3.95	8.81	0.73	1.63
Bagridae																	
<i>Bagrus bajad</i>	118.80	37.57	187.18	9.15	4.89	34.57	18.47	13.21	7.06	11.06	5.91	0.36	0.19	12.70	6.78	3.14	1.73
Ictaluridae																	
<i>Noturus flavus</i>	86.60	21.83	68.42	5.02	7.34	9.35	13.67	4.11	6.00	4.37	6.39	0.24	0.36	5.33	7.79	1.20	1.75
Pimelodidae																	
<i>Pimelodus ornatus</i>	216.29	67.11	572.79	19.74	3.44	85.84	14.98	30.02	5.24	36.45	6.36	1.34	0.23	52.38	9.14		

CAPÍTULO II

**ONTOGENIA COMPARADA DA MORFOLOGIA EXTERNA DO ENCÉFALO DE
HELOGENES MARMORATUS GÜNTHER 1863 E *CETOPSIS GOBIOIDES* KNER
1858 (SILURIFORMES, CETOPSIDAE)**

RESUMO

A morfologia externa do encéfalo de *H. marmoratus* e *C. gobioides* da família de bagres neotropicais Cetopsidae foi descrita, ilustrada e interpretada ao longo de seu desenvolvimento. Uma ampla comparação com base no formato, posição e volume relativo das principais subdivisões do encéfalo dessas espécies foi realizada a partir de séries ontogenéticas. Comparações com adultos das demais espécies da família foram realizadas com o intuito de compreender as modificações que se fixaram ao longo da irradiação de Cetopsidae. Padrões morfológicos foram identificados no início do desenvolvimento das duas espécies. Entretanto, modificações que resultam em encéfalos diferentes foram detectadas principalmente entre a fase larval e juvenil. A evolução das principais subdivisões encefálicas foi interpretada de acordo com as principais teorias evolutivas para o desenvolvimento do encéfalo de vertebrados. Os padrões observados revelaram que características morfológicas do sistema nervoso central podem ser utilizadas como caracteres filogenéticos informativos sem ferir as premissas de homologia e independência necessárias para as análises. Modificações ao longo do desenvolvimento do sistema nervoso central dessas duas espécies puderam ser interpretadas de acordo com o comportamento de cada uma.

**COMPARATIVE ONTOGENY OF BRAIN GROSS MORPHOLOGY OF
HELOGENES MARMORATUS GÜNTHER 1863 AND *CETOPSIS GOBIOIDES*
KNER 1858 (SILURIFORMES, CETOPSIDAE)**

ABSTRACT

The gross brain morphology and ontogeny of *Helogenes marmoratus* and *Cetopsis gobioides* of Neotropical catfish family Cetopsidae is described, illustrated and discussed. A comprehensive comparison based on shape, relative position and volume of main brain subdivisions from ontogenetic series is presented. Comparisons with other species of adult cetopsids provide a context for understanding the brain modifications and diversification in the family. The majority of morphological changes in different brains occur between larval and juvenile phases. The brain modifications were interpreted against the context of current theories on vertebrate brain development. Observed patterns demonstrate that morphological characteristics of central nervous system are informative as phylogenetic characters, passing tests of primary homology, independence and congruence. Some developmental modifications of the central nervous system in those two species can be correlated with specific life-history traits.

INTRODUÇÃO

O encéfalo dos teleósteos possui inúmeras modificações em relação ao tamanho relativo e forma de suas subdivisões componentes (Nieuwenhuys, 1982; Meek & Nieuwenhuys, 1998), que podem ser interpretadas como respostas à fatores comportamentais relacionados à alimentação, locomoção, modalidades sensoriais e necessidades ecológicas (Bauchot *et al.*, 1979; Ridet, 1975; Kotrschal *et al.*, 1998). Tamanha diversidade é dificilmente comparada com qualquer outro grupo de vertebrados (Northcutt, 1988; Nieuwenhuys *et al.*, 1998; Wagner, 2003). Apesar de funções neuronais específicas não poderem ser exclusivamente atribuídas à uma só região, existe um consenso geral de que diferentes informações cognitivas são processadas em certas regiões do encéfalo que acarretam em um aumento de seu tamanho relativo (Striedter, 2005; Braithwaite, 2006). Portanto, as modificações encefálicas podem ser interpretadas como o resultado da seleção em estruturas específicas que favorecem o processamento de informações cognitivas, acarretando em um desenvolvimento em mosaico, alterando de forma independente tais regiões. Em complemento, as restrições do desenvolvimento limitam o grau em que essas modificações podem ocorrer aleatoriamente, mantendo de certa forma padrões morfológicos correlacionados (Finlay & Darlington, 1995; Whiting & Barton, 2003; Gonzalez *et al.*, 2009).

Nesse contexto, apesar do encéfalo de indivíduos adultos ser o tópico de interesse em estudos evolutivos e taxonômicos (Davis & Northcutt, 1983; Striedter, 1992; Albert, 2001; Abrahão *et al.*, 2018), o papel da ontogenia na determinação do ponto final do encéfalo adulto é extremamente importante (Gilbert, 2010) e foi até o momento raramente estudado em peixes Neotropicais. Investigações acerca de padrões de desenvolvimento encefálico promovem informações básicas que podem ser utilizadas em estudos evolutivos, fisiológicos e anatômicos relacionados (Leyhausen *et al.*, 1987). Muitos estudos têm reconhecido e considerado que investigações sobre ontogenia tem papel fundamental no acréscimo da compreensão sobre a evolução e desenvolvimento das principais regiões encefálicas de Teleostei (e.g., Gonda, Herczeg, & Merilä, 2009; Ito *et al.*, 2007; Lecchini *et al.*, 2014; Lisney, Yopak, Camilieri- Asch, & Collin, 2017; Northcutt, 2004, 2008; Salas *et al.*, 2015), e promovem a mais robusta abordagem na

compreensão de filogenias (Northcutt, 1997). Em outras palavras, as filogenias dos organismos e de seus respectivos caracteres é o resultado de mudanças em sucessivas ontogenias (Garsgant, 1922).

De forma geral, o encéfalo de Teleostei pode ser subdividido em cinco principais regiões, *rhombencephalon*, *cerebellum*, *mesencephalon*, *diencephalon* e *telencephalon*, e cada região com suas respectivas subdivisões específicas (Nieuwenhuys, 1982). Além disso, abordagens amplas também têm demonstrado que o encéfalo de vertebrados possui um crescimento alométrico ao longo de seu desenvolvimento (Bauchot *et al.*, 1976; McMahon & Bonner, 1983). A maioria das regiões encefálicas dos Teleostei possuem similaridades morfológicas e funcionais com os demais grupos de vertebrados (Northcutt, 2002; Wulliman & Mueller, 2004; Broglio *et al.*, 2011; White & Brown, 2015), porém em alguns casos homologies ainda não possuem uma resolução completa (Butler & Hodson, 2005).

Estudos filogenéticos utilizando dados do sistema nervoso central são muito raros quando comparado com a enorme diversidade de Teleostei (*i.e.* Albert *et al.*, 1998; Albert, 2001; Ito *et al.*, 2007; Eastman & Lannoo, 2011; Abrahão *et al.*, 2018). Comparativamente, estudos relacionados ao desenvolvimento encefálico possuem maior volume para alguns grupos (*i.e.* Geiger, 1956; Bullock, 1983; Leyhausen *et al.*, 1987; Brandstätter & Kotschal, 1990; Wagner, 2002; 2003; Lisney, 2004; Iribarne & Castelló, 2014; Angulo & Langeani, 2017). Entretanto, estudos relacionados ao desenvolvimento do sistema nervoso central em Siluriformes neotropicais nunca foram feitos utilizando séries ontogenéticas de forma comparativas entre duas espécies relacionadas. Para tal, foram estudadas séries ontogenéticas de exemplares de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, incluídas na família Cetopsidae. As duas espécies estão inseridas cada uma em uma subdivisão de Cetopsidae, as subfamílias Helogeninae e Cetopsinae, respectivamente (de Pinna & Vari, 1995). Além disso, *Helogenes* é grupo-irmão dos demais gêneros, com *Cetopsis* em posição mais apical na proposta filogenética de Cetopsidae (de Pinna *et al.*, 2007).

Com isso, o presente estudo tem por objetivos descrever e ilustrar detalhadamente as diferentes fases do desenvolvimento encefálico de *H. marmoratus* e *C. gobioides* evidenciando suas semelhanças e diferenças ao longo do processo de crescimento. Além disso, interpretar as modificações observadas em consideração às teorias mais relevantes sobre o desenvolvimento do sistema nervoso central em vertebrados. E por fim, avaliar a

possibilidade da utilização de caracteres provenientes desse complexo anatômico num contexto filogenético.

MATERIAL E MÉTODOS

MATERIAL E PREPARAÇÕES

Esse estudo foi baseado em diferentes estágios de desenvolvimento de indivíduos adultos das seguintes espécies de Cetopsidae (*sensu* de Pinna *et al.*, 2007):

SUBFAMÍLIA HELOGENINAE

Helogenes castaneus (Dahl 1960): MZUSP 63091 (1 ex) 33.5 mm SL. Colômbia, Meta, afluente do rio Yucao, aprox. 4.7 km a oeste de Puerto Gaitan (bacia do rio Meta).

Helogenes marmoratus: MZUSP 64112 (1 ex) 56.8 mm SL. Brasil, Amazonas, Igarapé do Buriti, afluente do rio Tiquié, comunidade de Caruru. MZUSP 117655 (8 ex) 14.4 – 55.9 mm SL. Brasil, Amazonas, Nova Aripuanã, afluente do rio Juma, entre Novo Aripuanã e o KM 100. MZUSP 117716 (32 ex) 21.1 – 47.5 mm SL. Brasil, Amazonas, Apuí, igarapé Traíra – Transamazônica.

SUBFAMÍLIA CETOPSINAE

Cetopsis gobioides: MZUEL 6558 (3 ex) 15.2 – 17.5 mm SL. MZUSP 24455 (2 ex) 26.7 – 31.6 mm. Brasil, São Paulo, Ilha Solteira, Rio Paraná (ensecadeira na margem direita). MZUSP 23091 (1 ex) 38.8 mm SL. Brasil, São Paulo, Ilha Solteira, Rio Paraná (ensecadeira na margem direita). NUP 15253 (3ex) 52.1 – 55.8 mm SL. Brasil, Paraná, Apucarana, Córrego Juruba, afluente do Rio Tibagi. MCP 44262 (2 ex) 53.1 – 96.7 mm SL, Brasil, Rio Grande do Sul, Nonoai, Rio Passo Fundo, túnel de desvio da UHE Monjolinho. MZUSP 99279 (1 ex) 56.5 mm SL. Brasil, Mato Grosso, Nortelândia, ribeirão Santana (abaixo da PCH Arrosenzal). *Cetopsidium minutum* (Eigenmann 1912) – MZUSP 108943 (2 ex) 31.9-34.3 mm SL. *Cetopsidium morenoi* (Fernández-Yépez 1972): MZUSP 92984 (2 ex) 38.3-40.8 mm SL. *Cetopsidium orientale* (Vari, Ferraris & Keith 2003) – MZUSP 98141 (1 ex) 45.2 mm SL; MNRJ 9523 (1 ex) 33 mm SL.

Cetopsidium pemon Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 93068 (2 ex) 38.8-39.3 mm SL. *Cetopsidium soniae* Vari & Ferraris, 2009 – ANSP 178784 (1 ex) 3.2 mm SL. *Cetopsis amphiloza* (Eigenmann 1914) – ICNMHN 192 (1 ex) 123.54 mm SL; ICNMHN 2268 (1 ex) 125.37 mm SL. *Cetopsis arcana* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 41492 (1 ex) 41 mm SL; MNRJ 36156 (1 ex) 53.7 mm SL. *Cetopsis candiru*: MZUSP 75836 (2 ex) 84.8 – 96.1 mm SL. *Cetopsis coecutiens* – MZUSP 43288 (1 ex) 143.1 mm SL. *Cetopsis fimbriata* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – USNM 257763 (2 ex) 79-101.9 mm SL. *Cetopsis montana* Vari, Ferraris & de Pinna, 2005 – ANSP 180808 (1 ex) 68.5 mm SL. *Cetopsis motatanensis* (Schultz 1944) – USNM 121269 (1 ex) 56.1 mm SL. *Cetopsis oliveirai* – MZUSP 56428 (2ex) 21.4-23.5 mm SL. *Cetopsis orinoco* (Schultz 1944) – ANSP 137558 (1 ex) 36.31- mm SL. *Cetopsis othonops* (Eigenmann 1912) – USNM 76972 (1 ex) 56.9 mm SL. *Cetopsis pearsoni* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 27812 (1 ex) 58.5 mm SL. *Cetopsis plumbea* Steindachner 1882 – ANSP 180568 (1 ex) 73.8 mm SL. *Cetopsis sandrae* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 41492 (1 ex) 39.4 mm SL. *Denticetopsis epa* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MPEG 26642 (1 ex) 26.7 mm SL. *Denticetopsis praecox* (Ferraris & Brown 1991) – MPEG 11823 (1 ex) 27.1 mm SL. *Denticetopsis seducta* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 37813 (2 ex) 28.8-31.4 mm SL. *Paracetopsis bleekeri* Bleeker 1862 – CAS 77029 (1 ex) 193 mm SL. *Paracetopsis esmeraldas* Vari, Ferraris & de Pinna 2005 – MZUSP 120969 (1 ex) 68.3 mm SL.

MATERIAL COMPARATIVO DE OUTRAS FAMÍLIAS

Diplomystes mesembrinus (Ringuelet 1982) – MZUSP 62595 (1 ex) 79 mm SL. *Diplomystes nahuelbutaensis* Arratia, 1987 – ANSP 177913 (1 ex) 13 mm SL. *Nematogenys inermis* (Guichenot 1848) – MZUSP 88522 (1 ex) 65.1 mm SL. *Austroglanis barnardi* (Skelton 1981) – MZUSP 62630 (1 ex) 56.3 mm SL. *Noturus flavus* Rafinesque 1818 – MZUSP 62603 (1 ex) 86.6 mm SL. *Bagrus bajad* (Forsskål 1775) – MZUSP 22174 (1 ex) 118.8 mm SL. *Pimelodus ornatus* Kner 1858 – MZUEL 3405 (1 ex) 216.2 mm SL.

Todos os exemplares foram corados de acordo com as recomendações de Datovo & Castro (2011) para coloração de musculatura. As preparações de todos os exemplares foram feitas sob um microscópio estereoscópio e de acordo adaptações aos procedimentos de dissecação de Abrahão & Pupo (2014) e Abrahão & Shibatta (2015). As imagens dos encéfalos foram feitas com o auxílio de uma câmera acoplada a um microscópio estereoscópio com procedimento de automontagem. As ilustrações foram feitas com o auxílio de uma mesa digitalizadora juntamente com os *softwares* Adobe Creative Cloud Photoshop e Illustrator. Para a nomenclatura osteológica foram utilizadas as mesmas sugestões de Pinna *et al.* (2007) para cada região e complexo anatômico. A nomenclatura neuroanatômica utilizada foi a recomendada por Meek & Nieuwenhuys (1998).

ANÁLISE COMPARATIVA

Para o entendimento das modificações ocorridas ao longo do desenvolvimento do encéfalo nos exemplares disponíveis para esse estudo, análises comparativas com exemplares de Diplomystidae (juvenil e adultos) foram conduzidas. Além disso, delimitações dos estados puderam ser feitas e suas polarizações puderam ser traçadas a partir dessas comparações. Tal decisão foi tomada em virtude das mais recentes e amplas hipóteses filogenéticas que alocam Diplomystidae como o grupo-irmão de todos os Siluriformes (Lundberg & Baskin, 1969; Arratia, 1987; Grande, 1987; Mo, 1991; de Pinna, 1993; Britto, 2002; Diogo, 2005; Hardman, 2005). Não obstante a hipótese de Sullivan *et al.* (2006), a hipótese de Diplomystidae como grupo-irmão dos demais Siluriformes é bastante aceita para o enraizamento. Portanto, todas as comparações partem do princípio de que o estado plesiomórfico das estruturas encefálicas está presente em Diplomystidae e está codificado como sem modificação nas Tabelas 1 e 3.

ANÁLISE MORFOMÉTRICA

Todas as medidas relacionadas às principais regiões encefálicas foram realizadas a partir de imagens digitalizadas obtidas de uma câmera acoplada a um microscópio estereoscópio utilizando o procedimento de automontagem. Os encéfalos foram

acondicionados em recipientes preenchidos com álcool a 70%, onde permaneceram submersos sob a mesma profundidade (aproximadamente 1mm), seguindo as recomendações de White & Brown (2014). Desta forma, os índices de refração puderam ser padronizados para todas as fotografias. O modelo elipsoide foi utilizado para determinar o volume de cada região encefálica (*i.e.* lobos gustativos (*lobus vagi* e *lobus facialis*), *corpus cerebelli*, lobos visuais (*tectum mesencephali* e *torus semicircularis*), *diencephalon* (*hypothalamus*, *lobus inferior hypothalami*, *nucleus lateralis preglomerular*), *hypophysis*, *telencephalon* e *bulbus olfactorius*). Esse método assume que essas regiões possuem uma forma elíptica idealizada (Van Staaden *et al.*, 1995; Huber *et al.*, 1997; Wagner, 2001; Lisney & Collin, 2006; Pollen *et al.*, 2007; Ullman *et al.*, 2010; White & Brown, 2014). Para isso, medidas lineares foram tomadas em imagens padronizadas em vistas dorsal, lateral e ventral com o auxílio do *software* tpsDig 2.10 (Rohlf, 2006). As medidas de comprimento e largura foram obtidas a partir de imagens em vistas dorsal e ventral, e as medidas de altura a partir da vista lateral. As medidas de comprimento foram definidas como uma linha paralela ao ponto central de cada lobo se estendendo até os limites máximos das porções anterior e posterior. Medidas de largura foram definidas como uma linha perpendicular à linha de comprimento cruzando a mesma também no ponto central e se estendendo até os limites máximos das porções laterais de cada lobo. Por fim, as medidas de altura foram definidas também cruzando o ponto central de cada lobo se estendendo até o limite máximo dorsal e ventral (Figs. 1a, b). A partir disso, os valores obtidos das medidas lineares foram transformados em medidas volumétricas (V) a partir da seguinte fórmula para a utilização do modelo elipsoide:

$$V = 1/6\pi lwh$$

onde V representa o volume, *l* o comprimento, *w* a largura e *h* a altura de cada lobo analisado.

Para lobos que possuem hemisférios pareados (*i.e.* lobos visuais, *telencephalon* e *bulbus olfactorius*) somente um hemisfério foi medido e o valor obtido foi duplicado. O volume total do encéfalo foi obtido a partir da mesma fórmula supracitada e partir das mesmas imagens em vistas dorsal, ventral e lateral se estendendo desde a porção mais

anterior do *telencephalon* até a porção mais posterior do *lobus vagi*, na *medulla dorsal*, para o comprimento total; entre as margens mais laterais do *tectum mesencephali*, para a largura total; e entre as margens mais dorsal do *corpus cerebelli* e mais ventral do *hypothalamus*, para a altura total.

ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os modelos de crescimento em geral são baseados em mínimos quadrados ou seu análogo não-paramétrico, os modelos lineares robustos (CITE) da forma:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X + \varepsilon$$

onde β_0 é o intercepto, β_1 é a inclinação e ε é o termo residual. Para análise morfométrica, a inclinação é interpretada como a taxa de crescimento relativo que descreve quão rápido com que uma estrutura muda em relação à mudança em outra estrutura, especialmente o comprimento da cabeça (HL). Consequentemente, o declive ou β_1 será referido como taxa de crescimento relativo ao longo do manuscrito.

Os métodos estatísticos seguiram Hettmansperger & McKean (2012), e Kloeke & McKean (2014a). Todas as análises foram implementadas no *software* R v.3.4.3 (R Core Team, 2017), utilizando o pacote *Rfit* (Kloeke & McKean, 2012) e *npsm* (Kloeke & McKean, 2014b). Todos esses pacotes estão disponíveis em <http://cran.r-project.org/>. Os *scripts* e os dados brutos para a replicação dos resultados estatísticos e gráficos estão disponíveis gratuitamente em <http://github.com/gaballench/cetopsidaeBrains>.

RESULTADOS

Modificações na forma, posição e tamanho das principais subdivisões encefálicas ao longo do crescimento entre os exemplares das amostras obtidas das duas espécies foram observadas e descritas. Foram estudados 41 exemplares de *H. marmoratus* com um intervalo entre 14.4-56.8 mm SL (Fig. 5a, b) e 16 exemplares de *C. gobioides* com um intervalo entre 4.21-96.76 mm SL (Fig. 6a e b). As principais subdivisões encefálicas que foram analisadas estão ilustradas nas Figuras 2 e 3. As variações no volume de cada subdivisão analisada estão discriminadas nas Tabelas 1 e 2. Descrições detalhadas para cada região seguem o eixo póstero-anterior, tradicionalmente utilizado por Meek & Nieuwenhuys (1998). Devido à complexidade e formato majoritariamente arredondado de cada subdivisão, formas geométricas aproximadas foram designadas, numa tentativa de descrição mais detalhada possível para cada região.

PADRÃO GERAL DO ENCÉFALO DE *HELOGENES MARMORATUS* E *CETOPSIS GOBIOIDES*

A *medulla spinalis* é posicionada posteriormente em relação ao *lobus vagi* (Figs. 2 e 3) sob a porção mais posterior do processo supraoccipital e se alonga posteriormente até a região caudal do exemplar, passando dentro de todas as vértebras. Essa região possui a forma de um tubo achatado com pouca variação no diâmetro ao longo de todo seu comprimento.

RHOMBENCEPHALON

O *lobus vagi* se posiciona sob a porção posterior do processo supraoccipital e sobre a porção posterior do parasfenóide; imediatamente posterior em relação ao *lobus facialis* e com seu limite mais posterior margeado pela porção anterior da *medulla spinalis* em vista dorsal (Figs. 2-4). Também em vista dorsal, o *lobus facialis* se posiciona sob a porção posterior do processo supraoccipital e sobre a porção posterior do parasfenóide

(Fig. 2); localizado imediatamente anterior em relação ao *lobus vagi*, ventro-posterior em relação ao *corpus cerebelli* e medialmente aos lobos do *lobus linea lateralis* (Figs. 3 e 4). Na região medial entre os lobos do *lobus facialis* e *lobus vagi* se localiza o quarto ventrículo, uma abertura conspícua da zona ventral do *rhombencephalon*, em vista dorsal. O *lobus linea lateralis* se posiciona aproximadamente sob a sutura entre o processo supraoccipital e pterótico e sobre o parasfenóide (Fig. 2); em vista dorsal esse lobo é visivelmente localizado póstero-lateralmente à *eminentia granularis* e *corpus cerebelli*, posteriormente ao *tectum mesencephali* e ântero-lateralmente ao *lobus facialis* (Figs. 3 e 4). A *eminentia granularis* está posicionada sob a porção medial do processo supraoccipital e sobre o parasfenóide (Fig. 2); localizada margeando posteriormente o *corpus cerebelli*, medialmente ao *lobus linea lateralis* e anteriormente ao *lobus facialis*, em vista dorsal (Figs. 3 e 4). O *corpus cerebelli* está posicionado sob a porção anterior do processo supraoccipital e a porção posterior do frontal (Fig. 2); localizado, em vista dorsal, imediatamente anterior à *eminentia granularis*, medialmente em relação ao *lobus linea lateralis* e *tectum mesencephali* e posteriormente ao *telencephalon* (Figs. 3 e 4).

MESENCEPHALON

O *tectum mesencephali* está posicionado sob uma porção do frontal e a maior parte sob o esfenótico e sobre o parasfenóide (Fig. 2); localizado lateralmente em relação ao *corpus cerebelli*, anteriormente ao *lobus linea lateralis* e póstero-lateralmente ao *telencephalon*, em vista dorsal (Figs. 3 e 4). O *torus semicircularis* está também posicionado sob uma porção do frontal e a maior parte sob o esfenótico e sobre o parasfenóide (Fig. 2); imediatamente sob o *tectum mesencephali*, lateralmente em relação ao *corpus cerebelli*, anteriormente ao *lobus linea lateralis* e póstero-lateralmente ao *telencephalon*, em vista dorsal (Figs. 3 e 4). De forma geral, o *tectum mesencephali* se posiciona sobre o *torus semicircularis* cobrindo mais de sua metade em todas as espécies analisadas no presente estudo (Figs. 3 e 4).

DIENCEPHALON

Todo o *diencephalon* está localizado sobre o parasfenóide (Fig. 2). A *epiphysis* é conectada via pedúnculo com a *habenula*, e está localizada sobre o *corpus cerebelli* se alongando até a porção medial do *telencephalon*, em vista dorsal (Figs. 3 e 4). O *hypothalamus* está posicionado ântero-medialmente em relação ao *lobus inferior hypothalami*, e medialmente ao *nucleus preglomerulosus*, em vista ventral (Figs. 3 e 4). A *hypophysis* está conectada pósteromedialmente ao *hypothalamus* através de um pedúnculo composto por fibras hipotalâmicas e pré-ópticas (Figs. 3 e 4). Pósterodorsalmente localizado em relação à *hypophysis* está posicionado o *saccus vasculosus*, uma estrutura também ancorada no *hypothalamus* com coloração conspicuamente escura, em vista ventral (Figs. 3 e 4). O *lobus inferior hypothalami* está posicionado imediatamente posterior em relação ao *chiasma opticum*, ventralmente ao *tectum mesencephali* e posterior ao *telencephalon*, em vista ventral (Figs. 3 e 4). O *nucleus preglomerulosus* está posicionado anteriormente ao *lobus inferior hypothalami*, ântero-lateral ao *hypothalamus* e imediatamente sob o *tectum mesencephali* em vistas ventral e lateral (Figs. 3 e 4).

TELENCEPHALON

O *telencephalon* está posicionado sob a porção anterior do frontal e também sobre a porção anterior do parasfenóide (Fig. 2); localizado anteriormente em relação ao *tectum mesencephali* e o *corpus cerebelli*, e posteriormente ao *bulbus olfactorius* (Figs. 3 e 4). O *bulbus olfactorius* possui formato arredondado e está localizado na porção mais anterior do *telencephalon*, conectado à sua porção ântero-ventral via *tractus olfactorius* (Figs. 3 e 4).

MODIFICAÇÕES DURANTE O DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO DO ENCÉFALO DE *HELOGENES MARMORATUS*

RHOMBENCEPHALON

O *lobus vagi* é formado por dois lobos de forma aproximadamente cilíndrica cada, em contato posterior entre eles, em formato aproximadamente de cálice, em vista dorsal. Esse formato foi observado entre exemplares com 14.4 a 47.5 mm SL. Em exemplares com intervalo de tamanho entre 47.5 e 56.8 mm SL o *lobus vagi* perde angulações mediais e seu formato se torna aproximadamente como um “V” (Tab. 1). Cada lobo possui um intumescimento conspícuo na porção posterior onde se conectam, deixando essa região mais espessa que a anterior, em exemplares entre 14.4 e 45.9 mm SL. Em exemplares com intervalo de tamanho entre 47.5 e 56.8 mm SL esse intumescimento posterior regride e cada lobo se mantém com a mesma espessura ao longo de seu comprimento (Figs. 5a, b). Além disso, um intumescimento na porção mais anterior de cada lobo do *lobus vagi* é evidente somente no menor exemplar examinado (14.4 mm SL), porém em todos os outros exemplares esse intumescimento desaparece e o *lobus vagi* se mantém como duas estruturas aproximadamente cilíndricas unidas na porção posterior, formando um “V” sem intumescimentos aparentes em suas porções anterior e posterior (Figs. 5a, b). A largura entre a região alar da *medulla oblongata* e a porção medial, imediatamente medial, do *lobus vagi* não possui variações ao longo do desenvolvimento observado nos exemplares aqui observados. Em todos os exemplares o *lobus vagi* possui menor espessura em relação à *medulla oblongata* (Figs. 5a, b; Tab. 1).

Em vista dorsal, o *lobus facialis* possui formato aproximadamente de um trapézio retângulo com a menor angulação voltada ântero-lateralmente em exemplares com intervalo de tamanho entre 14.4 e 33.6 mm SL. Nos exemplares com intervalo de tamanho entre 33.8 e 56.8 mm SL, o *lobus facialis* possui formato aproximadamente de um retângulo, aparentemente pelo desenvolvimento da região ântero-medial de cada lobo (Figs. 5a, b). Os lobos do *lobus facialis* estão sempre orientados no eixo longitudinal do corpo em todos os exemplares examinados aqui (Figs. 5a, b; Tab. 1). Ao longo do desenvolvimento observado não foi detectada a presença de subdivisões sobre o *lobus facialis* em todos os exemplares (Figs. 5a, b; Tab. 1). A posição do *lobus facialis* também

possui modificações em relação à *eminencia granularis* entre os diferentes estágios de desenvolvimento dos exemplares analisados. Em indivíduos com 14.4 a 28.7 mm SL o limite mais anterior do *lobus facialis* está sob o limite mais posterior da *eminencia granularis*, em vista dorsal. Exemplares com tamanhos entre 29.1 e 33.6 mm SL somente a porção ântero-lateral do *lobus facialis* está totalmente sobre a porção mais posterior da *eminencia granularis*. Toda a porção anterior do *lobus facialis* está sob a porção posterior da *eminencia granularis* em exemplares com intervalo de tamanho entre 33.8 e 56.8 mm SL (Figs. 5a, b). Apesar dessas variações, o *lobus facialis* está sempre exposto, independente do estágio de desenvolvimento, em todos os exemplares examinados (Tab. 1). O volume dos lobos gustativos (*lobus vagi* e *lobus facialis*) possui variação entre 0.11 e 0.58 mm³, e de 2.11 a 3.69% em relação ao volume total do encéfalo de *H. marmoratus* (Tab. 2).

O *lobus linea lateralis* é um intumescimento contínuo à parede do quarto ventrículo somente no menor exemplar examinado aqui (14.4 mm SL). Nos exemplares entre 21 a 27.3 mm SL, esse lobo possui formato reniforme com um prolongamento delgado póstero-lateralmente acentuado. Em indivíduos entre 28.1 e 36.6 mm SL o formato geral desse lobo também é reniforme, porém tal prolongamento é bastante reduzido. O *lobus linea lateralis* possui formato reniforme sem nenhum prolongamento na porção póstero-lateral nos exemplares examinados com intervalo de tamanho entre 38.5 e 56.8 mm SL (Figs. 5a, b; Tab. 1). Ao longo do desenvolvimento observado nos exemplares disponíveis aqui, o *lobus linea lateralis* está sempre lateral ao *lobus facialis*, nunca se sobrepondo sobre o mesmo (Figs. 5a, b; Tab. 1). Além disso, o *lobus linea lateralis* alcança a porção medial do *lobus facialis* no menor exemplar analisado (14.4 mm SL), até a porção posterior do mesmo lobo em exemplares de 21 a 33.8 mm SL, e atingem a porção anterior do *lobus vagi* nos maiores exemplares, de 34 a 56.8 mm SL (Figs. 5a, b; Tab. 1).

A *eminencia granularis* possui formato aproximadamente cilíndrico com uma leve curvatura voltada em sentido anterior nas margens laterais, deixando a margem anterior com uma concavidade medial. O limite entre a *eminencia granularis* e o *corpus cerebelli*, e depressões em suas regiões laterais estão sempre muito evidentes em todos os exemplares examinados aqui. A margem posterior da *eminencia granularis* possui formato aproximadamente arredondado nos exemplares com intervalos de tamanho entre

14.4 a 33.4 mm SL. Em exemplares entre 33.6 e 56.8 mm SL a *eminentia granularis* possui dois bojos por conta de uma concavidade medial (Figs. 5a, b; Tab. 1).

No *corpus cerebelli* foram observadas modificações tanto na forma quanto na posição relativa ao longo do desenvolvimento dos exemplares examinados. De forma geral o *corpus cerebelli* possui formato arredondado no menor exemplar examinado aqui (14.4 mm SL). Possui formato aproximadamente triangular entre os exemplares com intervalo de tamanho entre 21 a 45.7 mm SL, e arredondados com margem posterior recortada em torno da *eminentia granularis* entre 54.8 a 56.8 mm SL (Figs. 5a, b; Tab. 1). A margem anterior do *corpus cerebelli* é arredondada nos exemplares com intervalo de tamanho entre 14.4 a 28.7 mm SL e 33.4 a 56.8 mm SL. Essa região apresentou variações intermitentes, com reversão para o estado inicial nos exemplares maiores (Figs. 5a, b; Tab. 1). Em todos os exemplares examinados aqui uma intumescência conspícua está presente na região póstero-lateral do *corpus cerebelli* (Figs. 5a, b; Tab. 1). No menor exemplar examinado (14.4 mm SL), a margem lateral dessa estrutura é convexa, se torna reta nos exemplares com intervalo de tamanho entre 21 a 33.8 mm SL, se modifica em côncava nos exemplares com 34 a 54.8 mm SL, e sofre reversão ao estado convexo nos exemplares com 54.9 a 56.8 mm SL (Figs. 5a, b; Tab. 1). A margem posterior desse lobo acompanha a concavidade anterior da *eminentia granularis* em todos os exemplares examinados (Figs. 5a, b; Tab. 1). O *corpus cerebelli* no menor exemplar analisado (14.4 mm SL) se prolonga até a região anterior do *tectum opticum* e não está em contato com o *telencephalon*. No restante dos exemplares examinados (21.1 a 56.8 mm SL) a porção anterior do *corpus cerebelli* se posiciona sobre a porção posterior do *telencephalon* (Figs. 5a, b; Tab. 1). Além disso, o *corpus cerebelli* não se sobrepõe ao *lobus facialis* nos exemplares com intervalo de tamanho entre 14.4 a 29.5 mm SL, e se prolonga posteriormente sobre a porção anterior do mesmo lobo nos exemplares com 31.1 a 56.8 mm SL (Figs. 5a, b; Tab. 1). O volume do *corpus cerebelli* pode variar de 0.23 a 1.95mm³, e de 5.78 a 10.18% em relação ao volume total do encéfalo em *H. marmoratus* (Tab. 2).

MESENCEPHALON

O *tectum opticum* possui formato aproximadamente de um triângulo com as pontas arredondadas e a base voltada posteriormente, cobrindo parcialmente o

arredondado *torus semicircularis*, invariavelmente em todos os exemplares examinados aqui (Figs. 5a, b; Tab. 1). A *habenula* está sempre coberta pelo *torus semicircularis* e/ou pela porção anterior do *corpus cerebelli*. O limite anterior do *tectum opticum* em relação a posição do *nucleus lateral preglomerular* possui modificações entre os exemplares analisados aqui, em vista lateral. Nos indivíduos de tamanho entre 14.4 e 38.5 mm SL o limite anterior do *tectum opticum* está sobre a porção posterior do *nucleus lateral preglomerular*. Nos indivíduos com tamanho entre 41.8 e 56.8 mm SL o limite anterior do *tectum opticum* está sobre a porção anterior do *nucleus lateral preglomerular*. O *tectum opticum* está em contato com o *telencephalon* nos exemplares com intervalo de tamanho entre 14.4 e 45.9 mm SL, e permanece sem contato em exemplares entre 47.5 e 56.8 mm SL. Nos exemplares com tamanho entre 14.4 e 24.2 mm SL o *tectum opticum* está em contato com a *eminencia granularis*, nos demais indivíduos não existe tal contato até o maior exemplar examinado (56.8 mm SL) (Figs. 5a, b). O volume do *mesencephalon* pode variar de 0.29 a 1.2 mm³, e de 4.96 a 9.49% em relação ao volume total do encéfalo de *H. marmoratus* (Tab. 2).

DIENCEPHALON

Cada lobo do *lobus inferior hypothalami* possui formato reniforme, com a porção côncava voltada medialmente, posicionado invariavelmente lateral ao *hypothalamus* e em contato com o *nucleus lateral preglomerular* em todos os exemplares examinados aqui (Figs. 5a, b; Tab. 1). Ao longo do desenvolvimento observado aqui o *hypothalamus* é formado por dois lobos pareados em contato medial entre si sempre com o formato aproximadamente de um semicírculo (Figs. 5a, b; Tab. 1). O *nucleus lateral preglomerular* possui formato arredondado nos exemplares com intervalo de tamanho entre 14.4 a 21 mm SL, e possuem uma concavidade conspícua medialmente nos exemplares com 24.2 a 56.8 mm SL (Figs. 5a, b; Tab. 1). Em nenhum exemplar foi observado alguma subdivisão sobre o *nucleus lateral preglomerular* (Figs. 5a, b; Tab. 1). Essa estrutura está invariavelmente anterior ao limite mais anterior do *hypothalamus* e imediatamente abaixo da porção mais posterior do *telencephalon* (Figs. 5a, b; Tab. 1). A *hypophysis* possui formato arredondado, assim com o *saccus vasculosus* (Figs. 5a, b; Tab. 1). O volume do *hypothalamus* pode variar de 0.09 a 0.72 mm³, e de 2.17 a 4.29% em

relação ao volume total do encéfalo de *H. marmoratus* (Tab. 2). O volume da *hypophysis* pode variar de 0.006 a 0.04 mm³, e de 0.12 a 0.20% em relação ao volume total do encéfalo de *Helogenes marmoratus* (Tab. 2).

TELENCEPHALON

O *telencephalon* em todos os exemplares examinados possui formato aproximadamente cilíndrico com as margens anterior e posterior arredondadas. Na região póstero-lateral de cada lobo do *telencephalon* dos exemplares com tamanho entre 14.4 e 24.2 mm SL não existe nenhuma fenda conspícua, mantendo toda a margem lateral reta, sem variações em seu formato. Uma fenda conspícua, como uma reentrância na porção póstero-lateral do *telencephalon* é presente nos exemplares com intervalo de tamanho entre 26.8 e 56.8 mm SL (Figs. 5a, b; Tab. 1). O volume do *telencephalon* pode variar de 0.46 a 2.23 mm³, e de 9.55 a 14.76% em relação ao volume total do encéfalo de *H. marmoratus* (Tab. 2).

O formato do *bulbus olfactorius* é invariavelmente arredondado em todos os exemplares examinados aqui (Figs. 5a, b; Tab. 1). No menor exemplar (14.4 mm SL) não é possível observar a presença do *tractus olfactorius* conectando o *telencephalon* ao *bulbus olfactorius*. Já nos indivíduos com tamanho a partir de 21 mm SL o *nervus tractus olfactorius* está bem visível e desenvolvido conectando os dois lobos supracitados (Figs. 5a, b; Tab. 1). Além disso, a posição do *bulbus olfactorius* varia em relação ao *telencephalon* ao longo do desenvolvimento dos exemplares aqui examinados. Nos indivíduos com tamanho entre 14.4 e 31.6 mm SL o *bulbus olfactorius* se posiciona ântero-ventralmente em relação ao *telencephalon*, enquanto que nos exemplares com tamanho a partir de 31.7 mm SL o *bulbus olfactorius* está posicionado anteriormente em relação ao *telencephalon* (Figs. 5a, b). O volume do *bulbus olfactorius* pode variar de 0.07 a 0.55 mm³, e de 1.19 a 2.87% em relação ao volume total do encéfalo de *H. marmoratus* (Tab. 2). O órgão olfatório não é expandido e possui formato aproximadamente elíptico em todos os exemplares examinados aqui (Figs. 5a, b; Tab. 1).

MODIFICAÇÕES DURANTE O DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO DO ENCÉFALO DE *CETOPSIS GOBIOIDES*

RHOMBENCEPHALON

Em vista dorsal o *lobus vagi* é formado por dois lobos de forma aproximadamente cilíndrica cada, em contato posterior entre eles, formando um “V” em exemplares com tamanho entre 4.2 e 17.5 mm SL. Os exemplares examinados com tamanho entre 26.7 a 96.7 mm SL os lobos formam um “U”, se mantendo em contato posterior entre eles (Figs. 6a, b; Tab. 3). Cada lobo possui um intumescimento conspícuo na porção anterior, deixando essa região mais espessa que a posterior nos menores exemplares (4.2 a 9.6 mm SL) examinados. Em exemplares com intervalo de tamanho entre 15.2 e 96.7 mm SL esse intumescimento anterior regride e a porção posterior de cada um deles se torna mais intumescido na região de contato (Figs. 6a, b; Tab. 3). A largura entre a região alar da *medulla oblongata* e região medial, imediatamente medial, do *lobus vagi* possui variações ao longo do desenvolvimento dos exemplares examinados. Exemplares com intervalo de tamanho entre 4.2 a 9.6 mm SL, a largura do *lobus vagi* é menor que a região alar da *medulla oblongata*, por sua vez, nos exemplares com tamanho a partir de 15.2 mm SL a largura entre as duas estruturas se mantém aproximadamente igual (Figs. 6a, b; Tab. 3).

Assim como em *H. marmoratus*, nos exemplares examinados de *C. gobioides*, em vista dorsal, o *lobus facialis* possui formato aproximadamente de um trapézio retângulo com a menor angulação voltada ântero-lateralmente em exemplares com intervalo de tamanho entre 4.2 e 17.5 mm SL. Nos exemplares com intervalo de tamanho entre 26.7 a 96.7 mm SL, o *lobus facialis* possui formato aproximadamente de um retângulo. A orientação dos lobos do *lobus facialis* é sempre longitudinal ao longo do desenvolvimento dos exemplares examinados (Figs. 6a, b; Tab. 3). Não foi observado nenhuma subdivisão sobre o *lobus facialis* em nenhum estágio de desenvolvimento dos exemplares examinados (Figs. 6a, b; Tab. 3). A posição do *lobus facialis* também possui modificações em relação à *eminencia granularis* entre os diferentes estágios de desenvolvimento dos exemplares analisados. Não existe contato entre dois lobos no menor exemplar examinado (4.2 mm SL). Em indivíduos com 9.6 a 17.5 mm SL o limite anterior do *lobus facialis* está sob o limite posterior da *eminencia granularis*, em vista dorsal. Toda a porção anterior do *lobus facialis* está sob a porção posterior da *eminencia granularis* em

exemplares com intervalo de tamanho entre 26.7 e 96.7 mm SL. Apesar de todas essas modificações, o *lobus facialis* está sempre exposto em todos os exemplares examinados (Figs. 6a, b; Tab. 3). O volume relativo dos lobos gustativos (*lobus vagi* e *lobus facialis*) pode variar de 0.002 a 0.9 mm³, e de 1.1 a 6.12% em relação ao volume total do encéfalo de *C. gobioides* (Tab. 4).

O *lobus linea lateralis* é um intumescimento contínuo à parede do quarto ventrículo nos exemplares com intervalo de tamanho entre 4.2 a 9.6 mm SL. Nos exemplares com 15.2 a 52 mm SL essa estrutura é como um bojo circular com um prolongamento delgado póstero-lateralmente acentuado. Nos exemplares com 53 a 96.7 mm SL o *lobus linea lateralis* perde o prolongamento póstero-lateral, porém adquire um formato de bojo circular com um prolongamento medial (Figs. 6a, b; Tab. 3). A posição do *lobus linea lateralis* possui modificações ao longo do desenvolvimento dos exemplares analisados aqui. Em exemplares com tamanho entre 4.2 e 9.6 mm SL o *lobus facialis* está localizado póstero-medialmente em relação ao *lobus linea lateralis*, entretanto, em exemplares com tamanho a partir de 15.2 mm SL o primeiro lobo está medialmente posicionado em relação ao segundo (Figs. 6a, b). Em exemplares com intervalo de tamanho entre 4.2 a 15.2 mm SL o *lobus linea lateralis* está posicionado lateralmente em relação ao *lobus facialis*, enquanto em exemplares com tamanho a partir de 16.6 mm SL o *lobus linea lateralis* avança sobre a porção mais lateral do mesmo (Figs. 6a, b; Tab. 3). O prolongamento do *lobus linea lateralis* alcança a porção medial do *lobus facialis* em exemplares com intervalo de tamanho de 4.2 a 9.6 mm SL, até a porção posterior do mesmo lobo em exemplares com 15.2 a 17.3 mm SL, e até a porção anterior do *lobus vagi* em exemplares com tamanho de 17.5 a 96.7 mm SL (Figs. 6a, b; Tab. 3).

O formato da *eminentia granularis* em *C. gobioides* é o mesmo descrito para *H. marmoratus* acima. O limite conspícuo entre *eminentia granularis* e *corpus cerebelli* só não é evidente no menor exemplar examinado aqui (4.2 mm SL), nos demais esse limite é bem visível e demarcado entre as duas regiões (Figs. 6a, b; Tab. 3). Além disso, em todos os exemplares examinados, com exceção do menor (4.2 mm SL), existem depressões nas porções laterais da *eminentia granularis* (Figs. 6a, b; Tab. 3). A margem posterior da *eminentia granularis* é formado por dois bojós, por causa de uma concavidade medial, na maioria dos exemplares examinados aqui (26.7-56.5 mm SL). Entretanto, nos exemplares com tamanho entre 4.2 e 17.5 mm SL essa região possui um intumescimento maior formando um tipo de aba pronunciado posteriormente. No maior

exemplar examinado aqui (96.7 mm SL) a margem posterior da *eminentia granularis* possui uma concavidade conspícua (Figs. 6a, b; Tab. 3).

O *corpus cerebelli* possui uma série de modificações tanto na forma quanto na posição relativa ao longo do desenvolvimento observado aqui. Em exemplares com tamanho entre 4.2 e 9.6 mm SL esse lobo possui formato arredondado com curvaturas mediais nas margens póstero-laterais, formando uma aba nessa região. Nos exemplares com intervalo de tamanho entre 15.2 e 17.5 mm SL ocorre um prolongamento da porção anterior tornando o *corpus cerebelli* com formato aproximadamente de sino. Esse lobo com formato aproximadamente oval, sendo a porção anterior mais angulada que a posterior, está presente nos exemplares com intervalo de tamanho entre 26.7 e 38.7 mm SL. Nos demais exemplares com tamanho superior a 52 mm SL o *corpus cerebelli* possui formato retangular, com a porção posterior um pouco mais expandida que a anterior (Figs. 6a, b; Tab. 3). A margem anterior desse lobo pode ser arredondada nos exemplares entre 4.2 e 9.6 mm SL, formando uma ponta nos exemplares com 15.2 a 52 mm SL, e novamente arredondada nos exemplares com 53 a 96.7 mm SL (Figs. 6a, b; Tab. 3). A margem lateral do *corpus cerebelli* possui um formato convexo nos exemplares entre 4.2 a 9.6 mm SL, e se torna reta a partir de 15.2 mm SL (Figs. 6a, b; Tab. 3). No menor exemplar examinado (4.2 mm SL) a porção posterior do *corpus cerebelli* é convexa e em todos os demais (4.2 a 96.7 mm SL) possui entalhes laterais, acompanhando o limite anterior da *eminentia granularis* (Figs. 6a, b; Tab. 3). Além disso, o *corpus cerebelli* pode se alongar anteriormente desde a porção medial (4.2 a 5.4 mm SL) e anterior (9.6 mm SL) do *tectum mesencephali*, não mantendo contato com o *telencephalon* nesses exemplares, se alongando sobre a porção mais posterior do *telencephalon* nos exemplares com 15.2 a 31.6 mm SL, até a porção medial em exemplares com 38.8 a 56.5 mm SL, e por fim, até a porção anterior do *telencephalon* no maior exemplar examinado (96.7 mm SL) (Figs. 6a, b; Tab. 3). O *corpus cerebelli* não cobre nenhuma parte do *lobus facialis* nos exemplares examinados com 4.2 a 15.2 mm SL, porém cobre a porção anterior dos exemplares com 16.6 a 96.7 mm SL (Figs. 6a, b; Tab. 3). O volume do *corpus cerebelli* pode variar de 0.23 a 1.95 mm³, e de 6.06 a 15.11% em relação ao volume total do encéfalo em *C. gobioides* (Tab. 4).

MESENCEPHALON

O *tectum opticum* e o *torus semicircularis* de *C. gobioides* possuem os mesmos formatos e posições descritos para *H. marmoratus* acima (Figs. 6a, b; Tab. 3). Assim como em *H. marmoratus* a *habenula* em *C. gobioides* nunca está exposta, permanecendo coberta pelo *torus semicircularis* e/ou *corpus cerebelli* (Figs. 6a, b; Tab. 3). O limite anterior do *tectum opticum* em relação à posição do *nucleus lateral preglomerular* possui modificações entre os exemplares analisados aqui, em vista lateral. No menor exemplar analisado o limite anterior do *tectum opticum* se alonga até o limite anterior do *nucleus lateral preglomerular* (5.4 mm SL). Nos demais indivíduos (9.6-96.7 mm SL) o limite anterior do *tectum opticum* está sobre a porção medial do *nucleus lateral preglomerular*. O *tectum opticum* está em contato com o *telencephalon* nos exemplares com intervalo de tamanho entre 5.4 e 17.5 mm SL, e permanece sem contato nos demais exemplares examinados aqui (26.7-96.7 mm SL) (Figs. 6a, b). O volume do *mesencephalon* possui variação de 0.004 a 2.42 mm³, e de 3.43 a 12.16% em relação ao volume total do encéfalo de *C. gobioides* (Tab. 4).

DIENCEPHALON

O formato do *lobus inferior hypothalami*, *hypothalamus* e *hypophysis* de *C. gobioides* é semelhante ao descrito acima para *H. marmoratus*. O *lobus inferior hypothalami* é localizado látero-posteriormente ao *hypothalamus* nos exemplares examinados com intervalo de tamanho entre 4.2 a 9.6 mm SL. O posicionamento lateral ao *hypothalamus* é observado nos exemplares com tamanho a partir de 15.2 mm SL. Em todos os exemplares o *lobus inferior hypothalami* está em contato com o *hypothalamus* (Figs. 6a, b; Tab. 3). O formato do *nucleus lateral preglomerular* é arredondado e não possui nenhuma subdivisão em todos os exemplares examinados aqui (Figs. 6a, b; Tab. 3). O *nucleus lateral preglomerular* possui sua porção anterior no mesmo limite anterior do *hypothalamus* nos exemplares com intervalo de tamanho entre 4.2 a 5.4 mm SL. Por sua vez, nos exemplares com tamanho a partir de 9.6 mm SL o *nucleus lateral preglomerular* ultrapassa o limite mais anterior do *hypothalamus*. Nos exemplares com tamanho entre 4.2 a 9.6 mm SL o *nucleus lateral preglomerular* se posiciona

posteriormente ao *telencephalon*, enquanto que nos demais exemplares examinados se posiciona sobre a porção posterior do mesmo (Figs. 6a, b; Tab. 3). O volume do *hypothalamus* pode variar de 0.002 a 2.83 mm³, e de 4.39 a 7.34% em relação ao volume total do encéfalo de *C. gobioides* (Tab. 4). O volume da *hypophysis* pode variar de 0.0001 a 0.42 mm³, e de 0.09 a 0.96% em relação ao volume total do encéfalo de *C. gobioides* (Tab. 4).

TELENCEPHALON

O *telencephalon* possui formato aproximadamente triangular em exemplares com tamanhos entre 5.4 a 9.6 mm SL e 26.7 e 96.7 mm SL, onde as margens anterior e posterior são arredondadas e a porção posterior é um pouco mais expandida que a anterior. Já nos exemplares com tamanho entre 15.2 a 17.5 mm SL o *telencephalon* possui formato aproximadamente cilíndrico, semelhante ao descrito acima para *H. marmoratus*. Não existe alguma fenda ou variação na forma da margem lateral desse lobo em todos os exemplares examinados (Figs. 6a, b; Tab. 3). O volume do *telencephalon* pode variar de 0.002 a 5.32 mm³, e de 7.05 a 15.05% em relação ao volume total do encéfalo de *C. gobioides* (Tab. 4). O formato do *bulbus olfactorius* é arredondado em todos os exemplares examinados (Figs. 6a, b; Tab. 3). Nos indivíduos com tamanho entre 5.4 e 9.6 mm SL não é possível observar a presença do *nervus tractus olfactorius* conectando o *telencephalon* ao *bulbus olfactorius*. Já nos indivíduos com tamanho a partir de 15.2 mm SL o *nervus tractus olfactorius* está bem visível e desenvolvido, conectando os dois lobos supracitados e com maior espessura que o *nervus opticus* (Figs. 6a, b; Tab. 3). Além disso, a posição do *bulbus olfactorius* varia em relação ao *telencephalon* ao longo do desenvolvimento dos exemplares aqui examinados. Nos indivíduos com tamanho entre 5.4 e 17.5 mm SL o *bulbus olfactorius* se posiciona ântero-ventralmente em relação ao *telencephalon*, enquanto que nos exemplares com tamanho a partir de 26.7 mm SL o *bulbus olfactorius* está posicionado anteriormente em relação ao *telencephalon* (Figs. 6a, b). O volume do *bulbus olfactorius* pode variar de 0.0003 a 1.92 mm³, e de 0.89 a 4.38% em relação ao volume total do encéfalo de *C. gobioides* (Tab. 2). O órgão olfatório em todos os exemplares examinados aqui é expandido e possui formato aproximadamente oval em exemplares com intervalo de tamanho entre 4.2 a 9.6 mm SL, se tornando

aproximadamente elíptico nos exemplares com tamanho a partir de 15.2 mm SL (Figs. 6a, b; Tab. 3).

ESCALA DO VOLUME ENCEFÁLICO ENTRE *HELOGENES MARMORATUS* E *CETOPSIS GOBIOIDES*

O volume do encéfalo possui uma relação linear positiva em relação ao comprimento da cabeça nas duas espécies examinadas. Uma ANCOVA robusta foi conduzida a fim de testar se o volume encefálico difere entre *H. marmoratus* e *C. gobioides* quando controlado por diferenças no tamanho. Com isso, foi observado que *C. gobioides* possui maior volume encefálico, independentemente do tamanho total (F -value = 46.93982; p -value = 1.243238e-08), e que hipóteses de declives homogêneos não podem ser rejeitadas (F -value = 3.2940616; p -value = 0.07591507). Tal resultado implica que o modelo de crescimento entre as espécies não difere em relação as taxas de crescimento relativa, porém somente no que diz respeito ao deslocamento vertical, ou seja, em termos de interceptação (Fig. 7).

Modelos mais detalhados que consideram o volume de cada região encefálica sugerem diferenças na taxa de crescimento entre as espécies (inclinação - β_1), mas somente em relação às subdivisões encefálicas analisadas aqui. Ambas as espécies tendem a apresentar taxas relativas de crescimento estatisticamente indistinguível para a *hypophysis* e para os lobos gustativos (*lobus vagi* e *lobus facialis*), assim como para os lobos visuais (*tectum opticum* e *torus semicircularis*). Entretanto, taxas de crescimento são consistentemente maiores para *C. gobioides* em relação à *H. marmoratus* no *bulbus olfactorius*, *telencephalon*, *diencephalon* e *corpus cerebelli*. Portanto, as três primeiras subdivisões do encéfalo (*hypophysis*, *lobus vagi* e *lobus facialis*) aparentam se comportar como porções de ancoragem, enquanto a alometria interespecífica ocorre no último conjunto de subdivisões encefálicas (Fig. 8).

A relação ordenada entre os coeficientes e espécies também apresentam o mesmo padrão volume global do encéfalo. *Cetopsis gobioides* não somente apresenta maior volume encefálico, mas também maior taxa de crescimento relativo em relação à *H. marmoratus* sempre que tal relacionamento existe. Ou seja, o volume encefálico de *C.*

gobioides não é só maior que o volume encefálico de *H. marmoratus*, ele também possui um crescimento mais acelerado.

DISCUSSÃO

A evolução dos teleósteos inclui uma série de adaptações correlacionadas a modificações morfológicas no sistema nervoso central, principalmente em regiões sensoriais (Wagner 2001a, 2001b; 2003; Lisney & Collin, 2006; Gonzalez *et al.*, 2009). Tais modificações podem ter papel fundamental em respostas comportamentais importantes (Kotrschal *et al.*, 1998). Informações sobre o desenvolvimento do encéfalo de peixes são bastante escassas, dificultando o teste de propostas sobre a evolução desse sistema. A descrição e comparação do desenvolvimento do encéfalo em diferentes estágios no ciclo de vida de duas espécies pertencentes à mesma família respondem algumas perguntas básicas. Além disso, uma melhor compreensão sobre filogenia exige alguns passos, tais como o reconhecimento de estágios de desenvolvimento de caracteres neuroanatômicos, a formulação de hipóteses de homologia, o teste de tais hipóteses e a determinação da polaridade das transformações observadas, e a identificação dos processos de desenvolvimento que acarretaram em tais modificações (Northcutt, 1992; 1996).

Durante a fase larval de *C. gobioides* os volumes relativos das subdivisões encefálicas sofrem variações entre si e em comparação com as fases juvenil/adulta. Essas modificações são comuns e bem documentadas em diversos grupos de vertebrados (Gilbert, 2010). Nos exemplares examinados aqui existe um aumento no volume relativo do *corpus cerebelli*, *telencephalon* e *bulbus olfactorius* entre a fase larval e juvenil/adulta. O volume relativo do *hypothalamus* e da *hypophysis* se mantém aproximadamente com a mesma proporção, e o volume relativo dos lobos gustativos e do *tectum mesencephali* diminuem durante o desenvolvimento entre as fases larval e juvenil/adulta. O decréscimo do volume relativo do *tectum opticum* já foi observada em espécies de ciprinídeos (Brandstätter & Kotrschal, 1989; 1990), ciclídeos (Gonzalez *et al.*, 2009), gymnotídeos (Leyhausen *et al.*, 1987; Lannoo *et al.*, 1990; Iribarne & Castelló, 2014) e mormirídeos (Haugedé-Carré *et al.*, 1979). Esses diferentes padrões de crescimento das subdivisões encefálicas entre larvas e juvenis/adultos podem acentuar diferenças iniciais entre as diferentes espécies. Junto a isso, tais variações ontogenéticas podem refletir mudanças comportamentais e de capacidades sensoriais de cada espécie (Evans, 1931; 1932; 1952;

Brandstätter & Kotrschal, 1990; Kotrschal, 1998). Pode-se então concluir que ao longo de seu desenvolvimento, os indivíduos de *C. gobioides* alteram seu comportamento alimentar até a fase de juvenil/adulto, possivelmente devido às limitações morfológicas de uma larva. Entretanto, essas interpretações são somente especulativas, uma vez que dados detalhados sobre hábitos alimentares ao longo do ciclo de vida não estão disponíveis.

Devido à indisponibilidade de exemplares na fase larval de *H. marmoratus*, uma comparação com *C. gobioides* não pôde ser realizada, porém os resultados obtidos demonstraram que existem diferenças significativas entre os volumes de algumas regiões específicas. As diferenças se concentram nas regiões ligadas a comportamento alimentar e de controle motor. *Cetopsis gobioides* é comumente encontrada em leitos e margens de riachos e rios, principalmente em regiões com material orgânico em decomposição. Tais preferências são refletidas no sistema nervoso central desses peixes com um maior desenvolvimento do *bulbus olfactorius*, *telencephalon* e *diencephalon*. Essas regiões são ligadas aos sistemas sensoriais gustativos (Finger, 1975; Finger, 1980; Bass 1981; Kanwal *et al.*, 1988; Resink *et al.*, 1989; Striedter, 1991, 1992; Meek & Nieuwenhuys, 1998). O *corpus cerebelli* está correlacionado às regulações de controle motor e o aumento do volume nessa região é interpretada como fundamental em peixes que vivem em ambientes complexos e possuem boa natação (Finger, 1983; Bauchot *et al.*, 1989; Kotrschal *et al.*, 1998). Por sua vez, *Helogenes marmoratus* é comumente encontrado em margens de pequenos riachos com águas calmas, possuindo natação restrita quando comparado à *Cetopsis gobioides*, onde se alimenta principalmente de insetos alóctones. O menor volume das regiões encefálicas, as quais são relacionadas à alimentação e controle motor, podem ser interpretadas e correlacionadas ao comportamento alimentar e estilo de vida de *Helogenes marmoratus*.

As afirmações sobre as modificações encontradas ao longo do desenvolvimento das duas espécies foram baseadas em comparações feitas no encéfalo de *Diplomystes* (Fig. 9). As modificações encontradas no formato das principais subdivisões do encéfalo demonstraram que existem diferenças fundamentais no desenvolvimento entre *H. marmoratus* e *C. gobioides*. *Helogenes marmoratus* é caracterizado por possuir um encéfalo menos modificado em relação às demais espécies de Cetopsidae. O *lobus vagi* possui formato caliciforme no início do desenvolvimento, até perder as angulações mediais na fase adulta, se assemelhando a um “V”; o formato do *corpus cerebelli* é

arredondado e mais contido, se alongando somente até a porção mais posterior do *telencephalon*; e o *nervus tractus olfactorius* não se alonga muito anteriormente, se mantendo próximo ao *telencephalon*. Por outro lado, o encéfalo de *C. gobioides* sofre mais modificações ao longo do desenvolvimento. Nessa espécie o *lobus vagi* possui variações de sua morfologia desde o formato de um “V”, na fase larval, até o formato aproximadamente de um “U” com as porções anteriores de cada lobo menos intumescidas que a junção posterior entre eles; o *corpus cerebelli* passando de arredondado a um formato aproximadamente retangular e se alongando bastante anteriormente, alcançando até a porção mais anterior do *telencephalon*; e o *nervus tractus olfactorius* bastante alongado anteriormente, deixando o *bulbus olfactorius* distante do *telencephalon* (Figs. 5 e 6). As principais modificações das subdivisões encefálicas ocorrem entre o período larval e juvenil de *C. gobioides*. Na fase larval algumas regiões sensoriais medulares (*lobus facialis*, *lobus linea lateralis* e *medulla oblongata*) ainda estão, de certa forma, indiferenciadas. Tal padrão foi observado em outros grupos de teleósteos, não necessariamente relacionados (Evans, 1952; Brandstätter & Kotrschal, 1990; Barton & Harvey, 2000; Wagner, 2003; Lisney, 2004; Gonzalez *et al.*, 2009).

Apesar das modificações observadas entre *H. marmoratus* e *C. gobioides*, padrões morfológicos semelhantes são compartilhados entre as duas espécies desde os estágios iniciais de desenvolvimento. O formato do *lobus facialis* e sua posição em relação à *eminentia granularis*, formato do *lobus linea lateralis*, formato da *eminentia granularis* com a presença de depressões laterais, *tectum mesencephali* deslocado anteriormente deixando o *torus semicircularis* evidente, formato dos lobos que compõem o *hypothalamus* e formatos tanto do *telencephalon* e *bulbus olfactorius* na região mais anterior do encéfalo de ambos. Todas essas características foram observadas nos exemplares adultos das demais espécies de Cetopsidae utilizadas como material comparativo. Tais observações demonstram padrões morfológicos compartilhados de um determinado grupo, evidenciando a existência de sinal filogenético em caracteres neuroanatômicos.

O desenvolvimento dos *lobus vagi*, *lobus linea lateralis* e *corpus cerebelli* são casos de especial interesse, uma vez que as direções das transformações foram observadas e podem ser utilizadas em análises filogenéticas, podendo ser incorporadas em hipóteses de enraizamento de cladogramas (de Pinna, 1994). No início do desenvolvimento dos exemplares observados de *Diplomystes*, *H. marmoratus* e *C. gobioides* o *lobus vagi*

possui um formato caliciforme com a porção posterior, onde os dois lobos se juntam, mais intumescida que a anterior (Figs. 5, 6 e 9). Ao longo do desenvolvimento esse lobo vai tomando forma de “V” com a porção posterior em forma de ponta e mais intumescida que a anterior. Esse formato geral é mantido de certa forma em *H. marmoratus*, onde a única modificação observada é a perda da intumescência posterior, deixando o lobo em formato de “V” sem modificações de espessura entre as porções anterior e posterior nos exemplares maiores. Em contrapartida, ao longo do desenvolvimento de *C. gobioides* o formato de “V” vai se modificando em indivíduos cada vez maiores adquirindo formato de “U” com as porções anterior e posterior de cada lobo com a mesma espessura entre elas. O *lobus linea lateralis* em *Diplomystes* é um intumescimento contínuo à parede do quarto ventrículo ao longo de seu desenvolvimento. Em *H. marmoratus* e *C. gobioides* essa região se transforma nos indivíduos juvenis em um bojo circular que avança pósterolateralmente à parede do quarto ventrículo. Entretanto, em *H. marmoratus* esse lobo avança até somente a região posterior do *lobus facialis*, medialmente localizado. Já em *C. gobioides* o *lobus linea lateralis* avança mais posteriormente até a porção anterior do *lobus vagi*, medialmente localizado. Por último, o *corpus cerebelli* em *Diplomystes* é uma estrutura circular com a porção anterior atingindo somente a região medial do *mesencephalon*. Em *H. marmoratus* a porção anterior desse lobo avança até a porção posterior do *telencephalon*, e em *C. gobioides* até a porção anterior do *telencephalon*. Em todos esses casos é possível observar que existem clinas evidentes de variação.

Cetopsidae é composta por espécies de *Helogenes*, *Cetopsis*, *Cetopsidium*, *Denticetopsis* e *Paracetopsis* (Cetopsinae) (de Pinna *et al.*, 2007). As modificações observadas no *lobus vagi*, *lobus linea lateralis* e *corpus cerebelli* traçam a hipótese evolutiva para Cetopsidae, uma vez que o cladograma conhecido representa fielmente a evolução desses caracteres. Dentro de Cetopsidae, *H. marmoratus* possui características menos modificadas em relação à *Cetopsis gobioides* quando comparados à *Diplomystes*. Apesar de *Cetopsis gobioides* compartilhar os mesmos padrões morfológicos no início do desenvolvimento, quando comparado à *Helogenes marmoratus*, uma série de modificações observadas são interpretadas como derivadas. Levando em consideração esse processo, *H. marmoratus* possui a forma menos modificada, corroborando sua posição como grupo-irmão dos restantes Cetopsidae, enquanto que *C. gobioides* ocuparia posição mais apical.

Como mencionado acima, *H. marmoratus* e *C. gobioides* possuem algumas características compartilhadas por indivíduos adultos de espécies congêneres. Apesar da teoria mais aceita para o desenvolvimento do sistema nervoso central ser a hipótese da evolução em mosaico (*mosaic evolution hypothesis*), onde esse processo acontece diferencialmente em sistemas funcionais e de desenvolvimento em escalas temporais e espaciais diferentes, aumentando regiões específicas de acordo com comportamento ou habilidade cognitiva (Northcutt, 1992; Striedter, 1992; Barton & Harvey, 2000; de Winter & Oxnard, 2001; Iwaniuk *et al.*, 2004; Gonzalez-Voyer *et al.*, 2009). A teoria concorrente de evolução combinada (*concerted evolution hypothesis*) também tem um papel fundamental nesse processo, uma vez que as restrições do desenvolvimento limitam a evolução em mosaico, e ao invés disso a seleção agiria em qualquer parte constituinte do sistema nervoso central podendo modificá-la independentemente, mantendo padrões dependentes de formas anteriores, em outras palavras, ao longo da filogenia dos grupos (Finlay & Darlington, 1995; Finlay *et al.*, 2001). De forma geral, com os resultados obtidos a partir das análises feitas com *H. marmoratus* e *C. gobioides*, esses dois processos poderiam agir de forma conjunta, modificando subdivisões de acordo com o comportamento adaptativo em certos ambientes, porém com um padrão de desenvolvimento conservado e compartilhado entre elas. Resultados convergentes com essas interpretações também alcançados em outros grupos não relacionados de peixes (Gonzalez-Voyer *et al.*, 2009; Gonzalez-Voyer & Kolm, 2010).

As análises e observações do presente estudo demonstram que características morfológicas do sistema nervoso central podem ser utilizadas como fonte confiável de caracteres filogeneticamente informativos em análises cladísticas. As modificações encontradas ao longo do desenvolvimento das duas espécies de Cetopsidae são passíveis de incorporação objetivo em cladogramas. Os padrões de desenvolvimento observados em *H. marmoratus*, *C. gobioides* e *Diplomystes* (na medida do possível) são informações valiosas para um maior entendimento da evolução do sistema nervoso central em Siluriformes. Tais padrões devem ser levados em consideração em análises filogenéticas do grupo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAHÃO, VP, PUPO, FMRS. 2014. Técnica de dissecação do neurocrânio de Siluriformes para estudo do encéfalo. *Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia*, 112: 21-26.
- ABRAHÃO, VP, SHIBATTA, OA. 2015. Gross morphology of the brain of *Pseudopimelodus bufonius* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes: Pseudopimelodidae). *Neotropical Ichthyology*, 13 (2): 255-264.
- ABRAHÃO, V.P.; PUPO, F.M.; SHIBATTA, O.A. 2018. Comparative brain gross morphology of the Neotropical catfish family Pseudopimelodidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Siluriformes), with phylogenetic implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2018:1-23.
- ALBERT, J.S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Miscellaneous Publications of Museum of Zoology, University of Michigan* 190: 1-127.
- ALBERT, J.S.; LANNOO, M.J.; YURI, T. 1998. Testing hypotheses of neural evolution in gymnotiform electric fishes using phylogenetic character data. *Evolution*, New York, 52: 6: 1760–1860.
- BARTON, R.A.; HARVEY, P.H. 2000. Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, 405:1055-1058.
- BASS, A.H. 1981. Organization of the telencephalon in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Journal of Morphology*, 169: 71- 90.
- BAUCHOT, M.L.; RIDET, J.M.; DIAGNE, M.; BAUCHOT, R. 1989. Encephalization in Gobioidae (Teleostei). *Japanese Journal of Ichthyology*, 36 (1): 63-74.

BRAITHWAITE, V. 2006. Cognitive ability in fish. *In*: Sloman, K.; Balshine, S.; Wilson, R. (Eds.). *Fish physiology*. San Diego, Associated Press. v. 24, p.1-37.

BRANDSTÄTTER, R.; KOTRSCHAL, K. 1989. Life history of roach, *Rutilus rutilus* (Cyprinidae, Teleostei): a qualitative and quantitative study on the development of sensory brain areas. *Brain Behavior and Evolution*, 34: 35–42.

BRANDSTÄTTER, R.; KOTRSCHAL, K. 1990. Brain growth patterns in four European cyprinid fish species (Cyprinidae, Teleostei): roach (*Rutilus rutilus*), bream (*Abramis brama*), common carp (*Cyprinus carpio*) and sabre carp (*Pelecus cultratus*). *Brain Behavior and Evolution*, 35: 195–211.

BULLOCK, T.H. 1983. Why study fish brains? Some aims of comparative neurology today. *Fish neurobiology*, 2: 361-368.

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

DAVIS, R.E.; NORTHCUTT, R.G. 1983. *Fish neurobiology*. Ann Arbor, The University of Michigan.

EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 2011. Divergence of brain and retinal anatomy and histology in pelagic Antarctic notothenioid fishes of the sister taxa *Dissostichus* and *Pleuragramma*. *Journal of Morphology*, 272(4): 419-441.

EVANS, H.M. 1931. A comparative study of the brains in British cyprinoids in relation to their habits feeding, with special reference to the anatomy of the medulla oblongata. *Proc. R. Soc. Lond. B* 108: 233-257.

EVANS, H.M. 1932. Further observations on the medulla oblongata in cyprinoids, and a comparative study of the medulla of clupeoids and cyprinoids with the special reference to the acoustic tubercles. *Proceedings of Royal Society of London, B*, 111: 247-280.

EVANS, H.M. 1952. The correlation of brain patterns and feeding in four species of cyprinids fishes. *Journal of Comparative Neurology*, 97: 133-142.

FINGER, T.E. 1975. Gustatory pathways in the bullhead catfish. I. Connections of the anterior ganglion. *Journal of Comparative Neurology*, 165: 513-526.

FINGER, TE. 1980. Nonolfactory sensory pathway to the telencephalon in a teleost fish. *Science* 210: 671-673

FINLAY, B.L.; DARLINGTON, R.B. 1995. Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science*, 268: 1578-1584.

FINLAY, B.L.; DARLINGTON, R.B.; NICASTRO, N. 2001. Developmental structure in brain evolution. *Behavior and Brain Science*, 24: 263-308.

GEIGER, R.S. 1956. In vitro studies on the growth properties of brain cortex cells of adult individuals. *Progress in neurobiology*, 2: 83-97; discussion 97-9.

GILBERT, SF. 2010. *Developmental biology*. 9.ed. Sunderland, MA Sinauer Associates, Inc.

GONZALEZ-VOYER, A.; WINBERG, S.; KOLM, N. 2009. Brain structure evolution in a basal vertebrate clade: evidence from phylogenetic comparative analysis of cichlid fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 238.

HAUGEDÉ-CARRÉ, F.; SZABO, T.; KIRSCHBAUM, F. 1979. Development of the gigantocerebellum of the weakly electric fish *Pollimyrus*. *Journal of Physiology, Paris*, 75: 381-395.

HETTMANSPERGER, T.P.; MCKEAN, J.W. 2010. Robust nonparametric statistical methods. 2nd ed. London, CRC Press.

HUBER, R.; VAN STAADEN, M.J.; KAUFMAN, L.S.; LIEM, K.F. 1997. Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African Cichlids. *Brain Behavior and Evolution*, 50: 167– 182.

IRIBARNE, L.; CASTELLÓ, M.E. 2014. Postnatal brain development of the pulse type, weakly electric gymnotid fish *Gymnotus omarorum*. *Journal of Physiology*, Paris, 108 (2): 47-60.

ITO, H.; ISHIKAWA, Y.; YOSHIMOTO, M.; YAMAMOTO, N. 2007. Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche. *Brain Behavior and Evolution*, 69: 76– 86.

IWANIUK, A.N.; DEAN, K.M.; NELSON, J.E. 2004. A mosaic pattern characterizes the evolution of the avian brain. *Proceedings of Royal Society of London, B*, 271: 148-151.

KANWAL, J.S.; FINGER, T.E.; CAPRIO, J. 1988. Forebrain connections of the gustatory system in ictalurid fishes. *Journal of Comparative Neurology*, 278: 353-376.

KLOKE, J.D.; MCKEAN, J.W. 2012. Rfit: Rank-based estimation for linear models. *The R Journal*, 4: 57-64.

KLOKE, J.D.; MCKEAN, J.W. 2014a. *Nonparametric Statistical Methods Using R*. 2nd ed. London, CRC Press.

KLOKE, J.D.; MCKEAN, J.W. 2014b. *npsm: Package for Nonparametric Statistical Methods using R. R package version 0.5*. <https://CRAN.R-project.org/package=npsm>

KOTRSCHAL, K.; VAN STAADEN, M.J.; HUBER, R. 1998. Fish brains: Evolution and environmental relationships. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(4): 373-408.

LANNOO, M.J.; VISCHER, H.A.; MALER, L. 1990. Development of the electrosensory nervous system of *Eigenmannia* (Gymnotiformes). *Journal of Comparative Neurology*, 294: 37–58.

LISNEY, T.J. 2004. *Neuroethology and Vision in Elasmobranchs*. PhD Thesis, The University of Queensland.

LISNEY, T.J.; COLLIN, S.P. 2006. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. *Journal of Fish Biology*, 68: 532–554.

LEYHAUSEN, C.; KIRSCHBAUM, F.; SZABO, T.; ERDELEN, M. 1987. Differential growth in the brain of the weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus* (Gymnotiformes), during Ontogenesis (Part 1 of 2). *Brain behavior and Evolution*, 30 (3-4): 230-238.

MEEK, J.; NIEUWENHUYIS, R. 1998. Holosteans and teleosts, 759-937. In: NIEUWENHUYIS, R.H.J.; Donkelaar T.; Nicholson, C. (Eds.). *The central nervous system of vertebrates*. Berlin, Springer-Verlag.

NIEUWENHUYIS, R. 1982. An overview of the organization of the brain of actinopterygian fishes. *American Zoologist*, 22 (2): 287-310.

de PINNA, M.C.C. 1994. Ontogeny, rooting, and polarity. In: Scotland, R.W.; Siebert, D.J.; Williams, D.M. *Models in phylogeny reconstruction*. Oxford, Claredon Press. p. 157-157. (Systematics Association Special Volume52)

de PINNA, M.C.C.; VARI, R.P. 1995. Monophyly and phylogenetic diagnosis of the family Cetopsidae, with synonymization of the Helogenidae (Teleostei: Siluriformes). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 571: 1–26.

de PINNA, M.C.C.; FERRARIS, C.J.J.R.; 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.

POLLEN, A.A.; DOBBERFUHL, A.P.; SCACE, J.; IGULU, M.M.; RENN, S.C.P.; SHUMWAY, C.A.; HOFMANN, H.Á. 2007. Environmental complexity and social organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain Behavior and Evolution*, 70: 21–39.

R CORE TEAM. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, R Foundation for Statistical Computing. URL <https://www.R-project.org/>.

RESINK, J.W.; VOORTHUIS, P.K.; VAN DE HURK, R.; VULLINGS, H.G.B.; VAN OORDT, P.G.W.J. 1989. Pheromone detection and olfactory pathways in the brain of the female African catfish, *Clarias gariepinus*. *Cell Tissue Research*, 256: 337-345.

RIDET, J.M. 1975. Étude quantitative de l'organisation et de la variabilité intraspecifique des principales subdivisions encephaliques chez deux poissons Teleosteans: *Labrus bergylta* Ascanius, 1767, et *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. *Bulletin du Museun National d'Histoire Naturelle*, 3 (340): 1369-1389.

ROHLF, F.J. 2006. *Tps series*. New York, Department of Ecology and Evolution, State University of New York.

STRIEDTER, G.F. 1991. Auditory, electrosensory and mechanosensory lateral line pathways through the forebrain in channel catfishes. *Journal of Comparative Neurology*, 312: 311-331.

STRIEDTER, G.F. 1992. Phylogenetic changes in the connections of the lateral preglomerular nucleus in ostariophysan teleosts: A pluralistic view of brain evolution. *Brain Behavior and Evolution*, 39: 329-357.

STRIEDTER, G.F. 2005. *Principles of brain evolution*. Sunderland, MA, Sinauer Associates Inc.

ULLMANN, J.F.P.; COWIN, G.; COLLIN, S.P. 2010. Quantitative assessment of brain volumes in fish: comparison of methodologies. *Brain Behavior and Evolution*, 76: 261–270.

VAN STAADEN, M.J.; HUBER, R.; KAUFMAN, L.S.; LIEM, K.F. 1995. Brain evolution in cichlids of the African Great Lakes: brain and body size, general patterns, and evolutionary trends. *Zoology*, New York, 98: 165–178.

WAGNER, H.J. 2001a. Sensory brain areas in mesopelagic fishes. *Brain, Behavior and Evolution*, 57: 117–133.

WAGNER, H.J. 2001b. Brain areas in abyssal demersal fish. *Brain, Behavior and Evolution*, 57: 301–316.

WAGNER, H.J. 2002. Sensory brain areas in three families of deep-sea fish (slickheads, eels and grenadiers): comparison of mesopelagic and demersal species. *Marine Biology*, 141: 807–817.

WAGNER, H.J. 2003. Volumetric analysis of brain areas indicates a shift in sensory orientation during development in the deep-sea grenadier *Coryphaenoides armatus*. *Marine Biology*, 142: 791–797.

WHITE, G.E.; BROWN, C. 2015. Variation in brain morphology of intertidal gobies: a comparison of methodologies used to quantitatively assess brain volumes in fish. *Brain, Behavior and Evolution*, 85 (4): 245-256.

WHITING, B.A.; BARTON, R.A. 2003. The evolution of the cortico-cerebellar complex in primates: anatomical connections predict patterns of correlated evolution. *Journal of Human Evolution*, 44: 3-10.

de WINTER, W.; OXNARD, C.E. 2001. Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. *Nature*, 409: 710-714.

FIGURAS

Figura 1: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume de *Helogenes marmoratus*, nas vistas A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*; HTel-altura do *telencephalon*; LTect-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCocb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCocb-largura do *corpus cerebelli*; HCocb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBol-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBol-largura do *bulbus olfactorius*; HBol-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp- comprimento da *hypophysis*; WHyp-largura da *hypophysis*; HHyp-altura da *hypophysis*; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.

Figura 2: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume de *Cetopsis gobioides*, nas vistas A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*; HTel-altura do *telencephalon*; LTect-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCocb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCocb-largura do *corpus cerebelli*; HCocb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBol-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBol-largura do *bulbus olfactorius*; HBol-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp-comprimento da *hypophysis*; WHyp-largura da *hypophysis*; HHyp-altura da *hypophysis*; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.

Figura 3: Encéfalo de *Helogenes marmoratus* MZUSP 64112, 56.8 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 4: Encéfalo de *Cetopsis gobioides* MZUSP 44262, 96.7 mm SL. a) vista dorsal, b) vista lateral e c) vista ventral. Barra de escala com 1mm.

Figura 5a: Encéfalos de exemplares de *Helogenes marmoratus* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 117655, 14.4 mm SL; b) MZUSP117716, 24.5 mm SL; c) MZUSP117655, 33.8 mm SL; d) MZUSP 117716, 42.4 mm SL; e) MZUSP 64112, 56.8 mm SL. Barra de escala com 1 mm.

Figura 5b: Ilustrações baseadas nos encéfalos de exemplares de *Helogenes marmoratus* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 117655, 14.4 mm SL; b) MZUSP117716, 24.5 mm SL; c) MZUSP 117655, 33.8 mm SL; d) MZUSP 117716, 42.4 mm SL; e) MZUSP 64112, 56.8 mm SL. Barra de escala com 1 mm.

Figura 6a: Encéfalos de exemplares de *Cetopsis gobioides* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 119096, 4.2 mm SL; b) MZUEL 6558, 16.6 mm SL; c) MZUSP 23091, 38.8 mm SL; d) MZUSP 99279, 56.5 mm SL; e) MCP 44262, 96.7 mm SL. Barra de escala com 1 mm.

Figura 6b: Ilustrações baseadas nos encéfalos de exemplares de *Cetopsis gobioides* em vistas, de cima pra baixo, dorsal, lateral e ventral. a) MZUSP 119096, 4.2 mm SL; b) MZUEL 6558, 16.6 mm SL; c) MZUSP 23091, 38.8 mm SL; d) MZUSP 99279, 56.5 mm SL; e) MCP 44262, 96.7 mm SL. Barra de escala com 1 mm.

Figura 7: ANCOVA robusta indica que existe diferenças estatisticamente significantes entre *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* em relação ao volume encefálico, onde a segunda espécie apresenta maior volume encefálico independentemente do tamanho.

Figura 8: Taxas relativas de crescimento para as diferentes subdivisões do encéfalo de *H. marmoratus* e *C. gobioides*. As barras representam os intervalos de confiança de 95%, e os pontos são os coeficientes estimados para cada subdivisão encefálica analisada aqui. Duas estimativas de taxas de crescimento relativo apresentam diferenças estatisticamente significantes sempre que os intervalos de confiança não se sobrepõem (*e.g.* Cocb).

TABELAS

Tabela 1: Séries de transformações ao longo do desenvolvimento do encéfalo de *Helogenes marmoratus*. Bol = *bulbus olfactorius*; Cocb = *corpus cerebelli*; EG = *eminencia granularis*; Hab = *habenula*; HI = *hypothalamus*; Hyp = *hypophysis*; LF = *lobus facialis*; LIH = *lobus inferior hypothalami*; LLL = *lobus linea lateralis*; LV = *lobus vagi*; NII = *nervus opticus*; Of = órgão olfatório; PGI = *nucleus lateral preglomerular*; PGr = *nucleus rostral preglomerular*; Tel = *telencephalon*; Tol = *tractus olfactorius*; TS = *torus semicircularis*.

Tabela 2: Valores dos volumes dos encéfalos medidos de *Helogenes marmoratus*. SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb-*corpus cerebelli*; Tect-*tectum mesencephali* (*tectum opticum* + *torus semicircularis*); HI-*hypothalamus*; Hyp-*hypophysis*; Tel-*telencephalon*; Bol-*bulbus olfactorius*. Os valores em porcentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).

N	SL	HL	BV	GL	Cereb		Tect		HI		Hyp		Tel		Bol		
			Vol (mm ³)	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %
1	21.09	4.72	3.38	0.11	3.52	0.23	7.01	0.29	8.75	0.09	2.71	-	-	0.46	13.79	0.08	2.61
2	24.22	5.09	3.74	0.13	3.61	0.3	8.11	0.31	8.47	0.1	2.89	-	-	0.49	13.11	0.07	2.08
3	24.52	5.05	4.88	0.14	2.9	0.34	6.99	0.45	9.22	0.14	3.02	-	-	0.7	14.36	0.09	1.99
4	26.85	5.62	5.36	0.16	3.09	0.35	6.57	0.41	7.67	0.15	2.95	-	-	0.71	13.36	0.1	2.02
5	27.01	5.5	4.83	0.13	2.83	0.34	7.1	0.36	7.49	0.15	3.14	-	-	0.61	12.79	0.11	2.38
6	27.35	5.64	5.17	0.17	3.46	0.42	8.15	0.47	9.18	0.13	2.7	0.006	0.13	0.65	12.63	0.13	2.52
7	28.73	5.61	5.92	0.21	3.54	0.45	7.6	0.44	7.55	0.18	3.16	-	-	0.7	11.85	0.12	2.16
8	29.14	5.68	5.01	0.16	3.35	0.39	7.88	0.4	8.04	0.12	2.53	0.006	0.12	0.7	14.01	0.09	1.98
9	29.52	5.6	5.59	0.16	3	0.46	8.34	0.46	8.29	0.15	2.79	-	-	0.67	11.99	0.11	2.14
10	31.16	5.96	6.49	0.2	3.21	0.57	8.79	0.54	8.39	0.19	2.92	0.008	0.12	0.81	12.56	0.14	2.27
11	31.23	6.05	6.22	0.19	3.18	0.53	8.53	0.49	7.95	0.2	3.21	0.007	0.12	0.87	14	0.13	2.2
12	31.49	6.23	5.65	0.19	3.46	0.53	9.39	0.4	7.23	0.17	3.11	0.006	0.12	0.65	11.64	0.09	1.76
13	31.69	5.97	6.46	0.21	3.32	0.45	7	0.61	9.49	0.23	3.65	-	-	0.94	14.62	0.15	2.32

14	31.69	5.92	6.7	0.21	3.24	0.53	8.02	0.54	8.18	0.23	3.55	-	-	1.01	15.09	0.13	2.03
15	31.73	6.27	7.55	0.22	2.96	0.47	6.25	0.53	7.12	0.28	3.74	-	-	0.86	11.4	0.14	1.88
16	32.03	6.31	6.96	0.18	2.68	0.55	8	0.58	8.4	0.26	3.74	-	-	0.88	12.68	0.15	2.16
17	33.24	6.41	6.34	0.19	3.08	0.47	7.51	0.5	8	0.22	3.62	0.012	0.18	0.93	14.76	0.1	1.69
18	33.43	6.39	7.17	0.25	3.53	0.52	7.26	0.54	7.6	0.28	4.01	-	-	0.84	11.83	0.15	2.18
19	33.45	6.36	7.74	0.22	2.93	0.63	8.15	0.54	7.05	0.24	3.17	-	-	0.89	11.6	0.14	1.88
20	33.69	6.43	7.17	0.26	3.69	0.62	8.76	0.47	6.62	0.3	4.29	-	-	0.7	9.88	0.15	2.11
21	33.85	6.54	7.44	0.26	3.5	0.54	7.34	0.6	8.14	0.26	3.51	-	-	0.94	12.72	0.14	2.01
22	34.07	6.63	7.42	0.24	3.31	0.56	7.66	0.57	7.76	0.27	3.71	-	-	0.84	11.38	0.16	2.2
23	34.2	6.74	6.87	0.24	3.58	0.58	8.45	0.55	8.08	0.21	3.13	-	-	0.8	11.71	0.15	2.19
24	36.54	6.85	7.93	0.23	2.94	0.65	8.22	0.64	8.07	0.22	2.77	0.013	0.16	0.92	11.7	0.15	1.93
25	36.69	7.08	8.4	0.28	3.36	0.65	7.8	0.48	5.82	0.31	3.73	-	-	0.98	11.76	0.17	2.09
26	38.52	7.38	8.51	0.24	2.9	0.72	8.47	0.64	7.58	0.29	3.48	0.015	0.17	1.18	13.95	0.18	2.18
27	38.58	7.68	10	0.28	2.81	0.96	9.57	0.58	5.79	0.37	3.7	-	-	1.1	10.98	0.21	2.11
28	41.81	7.88	8.81	0.28	3.26	0.76	8.64	0.75	8.57	0.26	3.03	0.015	0.17	0.97	11.1	0.18	2.12
29	42.4	8.05	9.47	0.24	2.58	0.89	9.47	0.66	6.98	0.29	3.15	0.018	0.19	1.12	11.83	0.19	2.1
30	44.7	8.21	9.61	0.28	2.94	0.8	8.41	0.65	6.8	0.33	3.52	0.013	0.14	1.06	11.1	0.2	2.14
31	45.95	8.99	13.15	0.33	2.55	1.2	9.19	0.9	6.87	0.39	2.98	-	-	1.48	11.26	0.28	2.17

32	47.53	9.03	13.54	0.32	2.41	1.37	10.18	0.81	5.99	0.43	3.22	0.028	0.2	1.48	10.96	0.3	2.23
33	54.81	9.93	18.11	0.43	2.41	1.5	8.33	1.2	6.64	0.5	2.77	-	-	1.73	9.55	0.25	1.4
34	54.92	10.05	21.12	0.44	2.11	1.22	5.78	1.08	5.13	0.72	3.42	0.032	0.15	2.14	10.15	0.25	1.19
35	55.98	10.35	19.2	0.58	3.05	1.39	7.24	1.06	5.55	0.41	2.17	-	-	1.99	10.38	0.55	2.87
36	56.88	10.93	21.13	0.53	2.29	1.95	8.44	1.14	4.96	0.71	3.09	0.044	0.19	2.23	9.64	0.51	2.22

Tabela 3: Séries de transformações ao longo do desenvolvimento do encéfalo de *Cetopsis gobioides*. Bol = *bulbus olfactorius*; Cocb = *corpus cerebelli*; EG = *eminencia granularis*; Hab = *habenula*; HI = *hypothalamus*; Hyp = *hypophysis*; LF = *lobus facialis*; LIH = *lobus inferior hypothalami*; LLL = *lobus linea lateralis*; LV = *lobus vagi*; NII = *nervus opticus*; Of = órgão olfatório; PGI = *nucleus lateral preglomerular*; PGr = *nucleus rostral preglomerular*; Tel = *telencephalon*; Tol = *tractus olfactorius*; TS = *torus semicircularis*.

Estado/Exemplar	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Formato LV	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	2°	2°	2°	2°	2°	2°	2°	2°	2°
Intumescimento LV	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Largura LV em relação MO	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato LF	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Eixo LF	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Subdivisão LF	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição LF em relação Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato LLL	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição LLL em relação LF	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Prolongamento LLL	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Limite EG	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Depressões EG	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato posterior EG	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato anterior Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Intumescimento Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato lateral Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato posterior Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Prolongamento anterior Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Prolongamento posterior Cocb	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição TS	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato TS	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição Hab	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato LIH	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição LIH em relação HI	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Contato LIH com PGI	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato HI	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato PGI	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Subdivisão PGI	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição PGI em relação HI	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição PGI em relação Tel	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição PGr	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato Hyp	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Largura Tel	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Entalhe Tel	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição entalhe Tel	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato Bol	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Posição NII	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Espessura NII	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Tamanho Of	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°
Formato Of	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°	1°

Sem modificação 1° Modificação 2° Modificação
 3° Modificação 4° Modificação Inaplicável

Tabela 4: Valores dos volumes dos encéfalos medidos de *Cetopsis gobioides*. SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb-*corpus cerebelli*; Tect-*tectum mesencephali*; HI-*hypothalamus*; Hyp-*hypophysis*; Tel-*telencephalon*; Bol-*bulbus olfactorius*. Os valores em porcentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).

N	SL	HL	BV	GL	Cereb		Tect		HI		Hyp		Tel		Bol		
			Vol (mm ³)	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %
1	4.27	1.12	0.03	0.002	6.12	0.002	6.29	0.004	12.16	0.002	7.34	0.0001	0.31	0.002	7.05	0.0003	0.89
2	5.42	1.38	0.1	0.003	3.27	0.006	6.06	0.008	8.02	0.005	5.7	0.0002	0.25	0.01	10.66	0.001	1.52
3	9.68	2.54	1.14	0.04	3.79	0.08	7.63	0.08	7.55	0.06	5.69	0.003	0.34	0.11	10.29	0.01	0.96
4	15.28	4.56	4.22	0.08	2.05	0.41	9.76	0.4	9.48	0.23	5.64	0.004	0.09	0.45	10.75	0.07	1.74
5	16.65	4.71	4.55	0.14	3.12	0.44	9.82	0.38	8.51	0.28	6.21	0.005	0.11	0.52	11.45	0.15	3.31
6	17.39	4.98	4.12	0.17	4.20	0.45	10.96	0.25	6.09	0.25	6.21	0.01	0.29	0.6	14.77	0.12	3.05
7	17.52	4.96	3.62	0.1	3.01	0.41	11.37	0.24	6.89	0.22	6.15	0.01	0.44	0.48	13.46	0.13	3.8
8	26.74	7.36	14.86	0.35	2.41	2.45	16.52	0.61	4.12	0.65	4.39	0.03	0.24	2.21	14.91	0.33	2.25
9	31.65	8.17	17.87	0.37	2.11	3.35	18.78	0.67	3.77	1.17	6.57	0.08	0.45	2.24	12.55	0.64	3.6
10	38.87	10.36	30.56	0.7	2.3	3.86	12.63	1.04	3.43	2.04	6.7	0.05	0.18	4.59	15.05	0.65	2.12
11	52.05	13.63	37.37	0.72	1.94	4.28	11.47	1.78	4.76	1.98	5.32	0.05	0.16	5.15	13.78	1.4	3.74
12	53.05	13.78	33.17	0.42	1.29	5.01	15.11	1.38	4.17	1.63	4.92	0.09	0.29	4.56	13.77	0.9	2.73
13	55.12	14.67	40.24	0.44	1.1	5.22	12.99	1.95	4.86	2.56	6.38	0.17	0.42	4.8	11.93	1.38	3.43

14	55.84	14.99	44.91	0.9	2.01	5.98	13.32	2.42	5.39	2.27	5.06	0.12	0.28	5.32	11.85	1.4	3.13
15	56.55	15.67	38.74	0.62	1.61	5.36	13.83	1.59	4.12	2.78	7.19	0.14	0.38	4.2	10.85	1.11	2.87
16	96.76	24.02	43.76	0.77	1.76	6.44	14.71	1.74	3.99	2.83	6.47	0.42	0.96	5.05	11.55	1.92	4.38

CAPÍTULO III

**MORFOLOGIA, MOLÉCULAS E CONGRUÊNCIA DE CARACTERES NA
FILOGENIA DOS BAGRES NEOTROPICAIS DA FAMÍLIA CETOPSIDAE
(OSTEICHTHYES, OSTARIOPHYSI, SILURIFORMES)**

RESUMO

As relações filogenéticas da família de bagres neotropicais Cetopsidae foram examinadas utilizando 191 caracteres morfológicos e um conjunto de dados moleculares consistindo em três genes mitocondriais. O conjunto de caracteres morfológicos foi construído com dados de morfologia externa, osteologia, neuroanatomia e contínuos merísticos e de volume encefálico. O conjunto de dados moleculares foi composto por um total de 2410 caracteres provenientes de sequências dos genes mitocondriais rRNA ribossômico (16S), citocromo oxidase I (COI) e citocromo b (Cytb). Análises com cada conjunto de dados em separado foram conduzidas primeiramente e posteriormente foram feitas combinações com todos os caracteres disponíveis. Ao final dos testes uma matriz com todos os dados concatenados foi construída e analisada. Pesagens diferenciais contra homoplasias foram implementadas durante as buscas das árvores mais parcimoniosas com os caracteres morfológicos separados e combinados. Análises de Máxima Parcimônia e Inferência Bayesiana foram realizadas nas buscas de melhores árvores com os dados combinados de morfologia e molecular. Topologias produzidas pelos dados morfológicos, moleculares e combinados foram contrastantes sob diferentes critérios de buscas. As diferenças se concentraram principalmente na posição de *Cetopsis oliveirai*, e o gênero *Cetopsis* como um grupo parafilético contendo *Paracetopsis*. A congruência entre os diferentes tipos de partições foi analisada. Potenciais efeitos da incongruência dos caracteres e padrões evolutivos de Cetopsidae nas resoluções filogenéticas foram discutidas. As interações entre os caracteres morfológicos e os moleculares nas análises combinadas produziram topologias bem resolvidas e suportadas em relação a propostas prévias. Análises combinadas recuperaram Cetopsidae fortemente suportada como um grupo monofilético, assim como suas duas subfamílias, Helogeninae e Cetopsinae. Dentro de Cetopsinae *Cetopsidium* é grupo-irmão dos demais gêneros com *Denticetopsis*, e *Paracetopsis* + *Cetopsis* em ramos consecutivos. As relações internas de *Cetopsidium* e *Denticetopsis*

foram altamente concordantes com propostas prévias morfológicas. Dentro de *Cetopsis* alguns clados são recuperados com todos os conjuntos de dados analisados.

**MORPHOLOGY, MOLECULES, AND CHARACTER CONGRUENCE IN
PHYLOGENY OF THE NEOTROPICAL CATFISH FAMILY CETOPSIDAE
(OSTEICHTHYES, OSTARIOPHYSI, SILURIFORMES)**

ABSTRACT

Phylogenetic relationships among the Neotropical Catfish family Cetopsidae were examined using 191 morphological characters and sequences derived from three mitochondrial genes. The morphological dataset was constructed with external morphology, osteology, neuroanatomy, measurements, and brain volume. The molecular dataset was composed of a total of 2410 characters from mitochondrial genes sequences of rRNA ribosomal (16S), cytochrome oxidase I (COI), and cytochrome b (Cytb). Analyzes were first conducted separately and later implemented in various combinations. Lastly, a single matrix with all available data was built and analyzed. Implied Weighting was implemented both with the morphological partition and with total evidence including all datasets. Maximum Parsimony (MP) and Bayesian Inference (BI) analysis were conducted for all combined morphological and molecular datasets. Topological differences concerned mainly the position of *Cetopsis oliveirai* and the phyletic status of *Cetopsis*. Congruence among different partitions was investigated as to the potential effects of character incongruence on evolutionary patterns of Cetopsidae. Combined analyses of morphological and molecular data produced topologies more resolved and better supported than previous hypotheses. Combined analyzes recovered a strongly supported monophyletic Cetopsidae and subfamilies Helogeninae and Cetopsinae. Within Cetopsinae *Cetopsidium* is sister-group of the remaining genera with *Denticetopsis*, *Paracetopsis* plus *Cetopsis* in subsequent branches. Internal relationships of *Cetopsidium* and *Denticetopsis* were largely concordant with previously morphological hypothesis.

INTRODUÇÃO

A ordem Siluriformes é o terceiro maior grupo de peixes vivos com aproximadamente 3900 espécies válidas (Eschemeyer & Fong, 2018). Espécies de Siluriformes estão distribuídas por todos os continentes (exceto Antártica), em ambientes de água doce, salgada e estuarinas (de Pinna, 1998; Nelson *et al.*, 2016). A soma de tempo, evolução e ampla distribuição em variados ambientes pode ter resultado na enorme variação morfológica, ecológica e comportamental encontrada nessa ordem (de Pinna, 1993; 1998; Arratia *et al.*, 2003; Chardon *et al.*, 2003; Diogo, 2003; Teugels, 2003; Ferraris, 2007; Nelson *et al.*, 2016; Pupo, 2016).

Entre os estudos mais abrangentes em Siluriformes que foram explorados com abordagens a partir de dados morfológicos (Mo, 1991; de Pinna, 1993; 1998; Britto, 2002; Diogo, 2005; Diogo *et al.*, 2005) e moleculares (Hardman, 2005; Sullivan *et al.*, 2006), existe um consenso (exceto em Sullivan *et al.*, 2006) de que Diplomystidae é o grupo-irmão de todos os outros siluriformes. Nessas análises a família Cetopsidae representa uma importante linhagem precoce na evolução de Siluriformes, se posicionando como grupo-irmão dos demais Siluriformes não-diplomistídeos.

Cetopsidae é composta por duas subfamílias Helogeninae e Cetopsinae (*sensu* de Pinna & Vari, 1995). Helogeninae é composta por um gênero e quatro espécies válidas (Eschemeyer & Fong, 2018), restritamente distribuídas pela região Amazônica, nas bacias Amazônica, do Orinoco e da Guiana. Essas espécies habitam pequenos riachos de águas claras ou escuras onde se alimentam principalmente de insetos alóctones e outros invertebrados aquáticos (Vari & Ortega, 1986; de Pinna & Vari, 1995; de Pinna *et al.*, 2007). Já Cetopsinae é composta por quatro gêneros e 39 espécies válidas (Eschemeyer & Fong, 2018), amplamente distribuídas pela América do Sul, ocorrendo desde a região central até a região norte do continente, tanto trans quanto cis-andina. Essas espécies habitam desde pequenos riachos até leitos principais de grandes rios, se alimentando principalmente de pequenos invertebrados alóctones (Saul, 1975; Baskin *et al.*, 1980; Lundberg & Rapp Py-Daniel, 1994; de Pinna & Vari, 1995; de Pinna *et al.*, 2007). *Cetopsis candiru* Spix & Agassiz 1829 e *Cetopsis coecutiens* (Lichtenstein 1819) atingem os maiores tamanhos e possuem hábitos alimentares peculiares dentro de Cetopsidae, atacando vorazmente tanto animais doentes e moribundos como saudáveis (Goulding,

1980; 1989). De um outro lado do espectro de variação, *Cetopsis oliveirai* (Lundberg & Rapp Py-Daniel 1994) atinge o menor tamanho dentro de Cetopsidae e habita águas mais profundas em calhas principais de grandes rios, além de ser completamente cego (Lundberg & Rapp Py-Daniel, 1994).

Não obstante os estudos de Mo (1991) e Hardman (2005), a família Cetopsidae sempre foi recuperada como monofilética (de Pinna, 1993; 1998; Britto, 2002; Diogo, 2005; Diogo *et al.*, 2005, Sullivan *et al.*, 2006; de Pinna *et al.*, 2007). Junto a isso, as duas subfamílias de Cetopsidae possuem vários caracteres que recuperam esses grupos como monofiléticos (de Pinna & Vari, 1995; de Pinna *et al.*, 2007). Os cinco gêneros da família também são suportados como monofiléticos a partir de caracteres morfológicos analisados por de Pinna *et al.* (2007). De acordo com esses autores, Helogeninae é tida como grupo-irmão dos demais cetopsídeos. Dentro de Cetopsinae, *Cetopsidium* é grupo-irmão dos demais gêneros, seguido por *Denticetopsis* como próximo grupo-irmão, e *Paracetopsis* como grupo-irmão de *Cetopsis*.

A síntese de dados morfológicos e moleculares é proposta como o melhor e mais forte teste em hipóteses filogenéticas, além de ser o melhor sumário de sinais comuns na enorme diversidade de dados disponíveis e possíveis em análises filogenéticas (Eernisse & Kluge, 1993; Gatesy *et al.*, 1999). Poucas publicações sobre as análises de “evidência total” com dados morfológicos e moleculares em Siluriformes (*e.g.* Moyer *et al.*, 2004; Arce, 2012). Além disso, quase nenhum estudo utilizou os caracteres contínuos (Ferrer *et al.* 2014), da forma que é proposto por Goloboff *et al.* (2006), Catalano *et al.* (2010), e Goloboff & Catalano (2010), sem a discretização dos dados. Por fim, caracteres neuroanatômicos só foram implementados formalmente em Dutra *et al.* (2018, no prelo). A compilação desses diferentes e independentes tipos de caracteres em uma análise filogenética ampla é bastante interessante para testar a congruência de cada conjunto dados.

Após de Pinna *et al.* (2007), nenhum estudo subsequente foi realizado com a família Cetopsidae. Portanto, nós apresentamos a primeira análise filogenética em Cetopsidae baseada em dados de anatomia externa, osteologia, neuroanatomia, dados contínuos, e dados moleculares (três genes mitocondriais). O propósito foi testar Cetopsidae como grupo monofilético, identificar nós estáveis entre as diferentes árvores, propor hipóteses robustas, e testar a classificação taxonômica baseada em caracteres morfológicos.

MATERIAL E MÉTODOS

AMOSTRAGEM DE TÁXONS

As espécies utilizadas são as mesmas diagnosticadas para Helogeninae (*sensu* Vari & Ortega, 1986), assim como para Cetopsinae (*sensu* Vari *et al.*, 2005). O apêndice 1 contém as informações completas de cada espécie que foi utilizada aqui. A autoria e data de descrição de cada espécie está descrita em acordo com Vari & Ferraris (2003), Vari *et al.* (2005) e Eschmeyer & Fong (2018). Foram utilizados diferentes conjuntos de táxons para cada diferente conjunto de caracteres, de acordo com a disponibilidade de cada um para as várias abordagens realizadas aqui. Os números seguidos dos números de catálogo das instituições são referentes a quantidade de exemplares que foram diafanizados, corados para musculatura e utilizados nas contagens e medidas. Informações sobre quando os espécimes pertencem a série tipo das espécies, a natureza da preparação osteológica e o intervalo de tamanho do material estão mostradas entre parênteses. Espécimes corados somente para ossos e que foram utilizados em análises neuroanatômicas são indicados como B; aqueles que foram clareados e corados para cartilagem e ossos estão indicados como C&S; a letra C indica os indivíduos que foram utilizados para as contagens; e os espécimes que estão indicados como S são relacionados à esqueletos secos. Por fim, as espécies em que foram analisadas sequências de genes estão indicadas como T. A lista completa de todo material examinado e seus detalhes sobre qual abordagem foi realizada está presente no Apêndice 1.

COMPARAÇÕES COM O GRUPO EXTERNO E DELIMITAÇÃO DOS TERMINAIS

As relações de parentesco entre os terminais do grupo interno e externo são melhores alcançadas com a inclusão do maior número possível de táxons relevantes e diferentes fontes caracteres independentes em uma análise global como demonstrado em

diversos artigos que demonstram tais relações (*e.g.* Nixon & Carpenter, 1993; Eernisse & Kluge, 1993; Wiens & Reeder, 1995; Gatesy *et al.*, 1999). Em todas as análises realizadas aqui *Diplomystes mesembrinus* foi escolhido como raiz. Essa decisão foi tomada em decorrência dos diversos estudos, principalmente morfológicos, que propõem hipóteses que a família Diplomystidae é grupo-irmão de todos os demais Siluriformes, tanto recente como fósseis (Lundberg & Baskin, 1969; Arratia, 1987; Grande, 1987; Mo, 1991; de Pinna, 1993; Britto, 2002; Diogo, 2005; Hardman, 2005). Não obstante a hipótese de Sullivan *et al.* (2006), a hipótese de Diplomystidae como grupo-irmão dos demais Siluriformes é bastante aceita para o enraizamento.

A maioria das espécies de Cetopsidae pôde ser inserida nas análises morfológicas, apesar do escasso material disponível em coleções ictiológicas do mundo. No presente estudo foram incluídas espécies novas e de novos materiais disponíveis a partir de coletas recentes. Com isso a presente análise é a maior e mais completa feita em Cetopsidae.

LISTA DAS INSTITUIÇÕES

A seguir os acrônimos e a descrição de cada instituição das quais exemplares foram analisados: AMNH, American Museum of Natural History, New York; ANSP, Academy of Natural Sciences of Drexel University, Philadelphia; AUM, Auburn University Natural History Museum, Auburn; CAS, California Academy of Sciences, San Francisco; FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago; IAVH, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander van Humboldt, Villa de Leyva; ICNMHN, Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; INHS, Illinois Natural History Survey, Champaign; INPA, Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus; LACM, Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles; LBP, Laboratório de Biologia e genética de Peixes, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, UNESP-Botucatu, Botucatu; MCNG, Museo de Ciencias Naturales de UNELLEZ, Guanare; MCP, Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Porto Alegre; MCZ, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge; MEPN, Museo de La Escuela Politecnica

Nacional, Quito; MNRJ, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro; MPEG, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém; MPUJ, Museo Javeriano de Historia Natural “Lorenzo Uribe, S.J”, Pontifica Universidad Javeriana, Bogotá; MUSN, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima; MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo; MZUEL, Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Londrina, Londrina; NRM, Swedish Museum of Natural History, Stockholm; NUPELIA, Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá; ROM, Royal Ontario Museum, Toronto; UDEA:CIUA, Colección de Ictiología del Instituto de Biología da Universidad de Antioquia, Medellín; UF, University of Florida, Florida State Museum, Gainesville; UMMZ, University of Michigan, Museum of Zoology, Ann Arbor; UNIR, Universidade Federal de Rondônia, Porto Velho; USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington.

PREPARAÇÃO DO MATERIAL

Os espécimes utilizados para as análises de osteologia foram diafanizados de acordo com as recomendações de Dingerkus & Uhler (1977) e Taylor & Van Dyke (1985). Os espécimes utilizados para as análises neuroanatômicas foram somente corados com alizarina seguindo o protocolo de diafanização de Taylor & Van Dyke (1985) com as modificações recomendadas por Datovo & Bockmann (2010). As preparações de todos esses exemplares foram feitas em um microscópio estereoscópio e de acordo com os procedimentos de dissecação de Abrahão & Pupo (2014) e Abrahão & Shibatta (2015). As ilustrações osteológicas foram preparadas tanto via observação direta em câmera lúcida acoplada ao estéreo microscópio, como por meio de fotografias digitalizadas por meio de câmera acoplada ao estéreo microscópio. A luz polarizada de transmissão foi utilizada para a observação de ossos, tendões, ligamentos e raios de nadadeiras do material diafanizado. As ilustrações neuroanatômicas foram feitas com o auxílio de uma câmera acoplada a um microscópio estereoscópio com a opção de automontagem. Todas as ilustrações foram feitas com o auxílio de uma mesa digitalizadora juntamente com os *sotwares* Adobe Creative Cloud Photoshop ® e Illustrator ®.

As amostras de tecidos foram retiradas de exemplares fixados em álcool absoluto ou adquiridas de outras instituições com o mesmo protocolo de extração de tecido de exemplares, comumente empregados em estudos moleculares. Todos os tecidos foram armazenados em álcool absoluto dentro de freezers com temperatura média de -10°C.

TERMINOLOGIA ANATÔMICA

A nomenclatura utilizada para os ossos foram as mesmas padronizadas por de Pinna *et al.* (2007), para cada região em específico. A nomenclatura muscular foi utilizada como recomendado por Winterbottom (1974). E por fim, a nomenclatura neuroanatômica foi a mesma utilizada por Meek & Nieuwenhuys (1998).

DADOS OSTEOLÓGICOS

Os caracteres osteológicos foram revisados de forma comparativa entre todas as espécies analisadas por de Pinna *et al.* (2007). Algumas espécies terminais foram incluídas na matriz osteológica (ver material analisado no Apêndice 1). Além disso, alguns caracteres foram modificados em acordo com novas formas de analisar dados contínuos, sem sua discretização (Goloboff *et al.*, 2006; Catalano *et al.*, 2010; Goloboff & Catalano 2010). Com isso os seguintes caracteres originais de de Pinna *et al.* (2007) foram modificados em caracteres contínuos:

“Character 4: Number of dentary tooth rows in adult specimens (multistate ordered).

Character 93: Number of pleural ribs.

Character 118: Number of principal caudal-fin rays.

Esses caracteres estão formalmente descritos na seção de descrição de caracteres (Caracteres 133, 135, 136 e 138)”.

DADOS NEUROANATÔMICOS

Os caracteres neuroanatômicos discretos das espécies de Cetopsidae e famílias mais proximamente relacionadas foram descritos a partir da posição, formato e tamanho relativo das principais subdivisões encefálicas. As espécies utilizadas aqui foram as mesmas utilizadas previamente por de Pinna *et al.* (2007), com a adição de alguns terminais (ver material analisado no Apêndice 1).

DADOS CONTÍNUOS

Uma parte dos caracteres contínuos foi construída a partir de contagens de raios de nadadeiras, dentes, vértebras e costelas de espécies de Cetopsidae e famílias proximamente relacionadas. Esses dados foram recuperados das análises de Vari *et al.* (2005) com acréscimo de dados e terminais que foram incorporados no presente estudo. Portanto, a lista completa do material utilizado para os dados contínuos está disponível no Apêndice 1 em associação com os dados disponíveis em Vari *et al.* (2005).

A outra parte dos caracteres contínuos foi construída a partir de dados dos volumes de cada região encefálica específica e analisada separadamente das demais. Todas as medidas relacionadas às principais regiões encefálicas foram realizadas a partir de imagens digitalizadas obtidas de uma câmera acoplada a um microscópio estereoscópio utilizando o procedimento de automontagem. Os encéfalos foram acondicionados em recipientes preenchidos com álcool a 70%, onde permaneceram submersos sob a mesma profundidade (aproximadamente 1mm abaixo da superfície), seguindo as recomendações de White & Brown (2014). Desta forma, os índices de refração puderam ser padronizados para todas as fotografias. Um modelo elipsoide foi utilizado para determinar o volume de cada região encefálica (*i.e.* lobos gustativos (*lobus vagi* e *lobus facialis*), *cerebellum*, lobos visuais (*tectum opticum* e *torus semicircularis*), *diencephalon* (*hypothalamus*, *lobus inferior hypothalami*, e *nucleus lateralis preglomerular*), *hypophysis*, *telencephalon* e *bulbus olfactorius*). Esse método assume que essas regiões possuem uma forma elíptica idealizada (Van Staaden *et al.*, 1995; Huber *et al.*, 1997; Wagner, 2001; Lisney & Collin,

2006; Pollen *et al.*, 2007; Ullman *et al.*, 2010; White & Brown, 2014). Para isso, medidas lineares foram tomadas em imagens padronizadas em vistas dorsal, lateral e ventral com o auxílio do *software* tpsDig 2.10 (Rohlf, 2006). As medidas de comprimento e largura foram obtidas a partir de imagens em vistas dorsal e ventral, e as medidas de altura a partir da vista lateral. As medidas de comprimento foram definidas como uma linha paralela ao ponto central de cada lobo se estendendo até os limites máximos das porções anterior e posterior. Medidas de largura foram definidas como uma linha perpendicular à linha de comprimento cruzando a mesma também no ponto central e se estendendo até os limites máximos das porções laterais de cada lobo. Por fim, as medidas de altura foram definidas também cruzando o ponto central de cada lobo se estendendo até os limites máximos dorsal e ventral (Fig. 1). A partir disso, os valores obtidos das medidas lineares foram transformados em medidas volumétricas (V) a partir da seguinte fórmula para posterior utilização do modelo elipsoide:

$$V = 1/6\pi lwh$$

onde, V representa o volume, *l* o comprimento, *w* a largura e *h* a altura de cada lobo analisado.

Para lobos que possuem hemisférios pareados (*i.e.* lobos visuais, *telencephalon* e *bulbus olfactorius*) somente um hemisfério foi medido e o valor obtido foi duplicado. O volume total do encéfalo foi obtido a partir da mesma fórmula supracitada e das mesmas imagens em vistas dorsal, ventral e lateral se estendendo desde a porção mais anterior do *telencephalon* até a porção mais posterior do *lobus vagi*, na *medulla dorsal*, para o comprimento total; entre as margens mais laterais do *tectum mesencephali*, para a largura total; e entre as margens mais dorsal do *corpus cerebelli* e mais ventral do *hypothalamus*, para a altura total (Fig. 1; Tab. 1). Os volumes de cada subdivisão encefálica estão expressos em porcentagem em relação ao volume total do encéfalo de cada espécie.

DADOS MOLECULARES

O DNA foi extraído dos tecidos disponíveis de espécies de Cetopsidae e grupos proximalmente relacionados. Tais tecidos estavam preservados em álcool 95% e foram extraídos com o PureLink® Spin Column-Based Kits (ThermoFisher Scientific) seguindo as instruções do fabricante. Sequências parciais de três genes mitocondriais (16S rRNA, cytochrome C oxidase subunit I - *coi*, e cytochrome B - *Cytb*) foram amplificados por meio da polimerase chain reaction (PCR) (Kocher *et al.*, 1989; Irwin *et al.*, 1991; Palumbi, 1996; Lovejoy & Collette, 2001; Ward *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2011; Ochoa *et al.*, 2017). Todos os *primers* utilizados no processo de amplificação estão descritos na Tabela 2.

As amplificações foram feitas com um volume total de 12.5 µl com 1.25 µl de buffer 10X (10 mM Tris-HCl + 15 mM MgCl₂), 0.5 µl dNTPs (200 nM de cada), 0.5 µl de cada *primer* com 5 mM, 0.05 µl Platinum™ *Taq* DNA Polymerase (ThermoFisher), 1µl de DNA genômico (10-50 ng), e 8.7 µl de ddH₂O. A programação do termociclador para cada *primer* utilizado está descrita no Apêndice 2. Todos os produtos de PCR foram previamente visualizados em gel de agarose 1%. Tais produtos de PCR foram posteriormente enviados para purificação e sequenciamento na Macrogen (Coreia do Sul). Todas as sequências utilizadas no presente estudo foram lidas duas vezes (forward e reverse).

ANÁLISE DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

A busca dos caracteres foi feita a partir de comparações morfológicas sistematicamente organizadas entre cada sistema anatômico, região, estrutura, formato, posição e tamanho. Dessa forma, os caracteres foram escolhidos e codificados a partir de esforços direcionados para evitar ideias pré-concebidas sobre relacionamentos estabelecidos previamente, que poderiam atrapalhar nesse processo. Caracteres autapomórficos foram incluídos na matriz com intuito de melhorar algumas relações entre as espécies de Cetopsidae.

A codificação dos caracteres foi realizada de forma redutiva (Strong & Lipscomb, 1999; Brazeau, 2011). A codificação dos caracteres osteológicos foi realizada sem polarizações a priori de acordo com as análises de de Pinna *et al.* (2007). Toda a polarização foi derivada a posteriori a partir da raiz da árvore. Por sua vez, a polarização dos caracteres neuroanatômicos também foi realizada com base nas análises de séries ontogenéticas de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Tal estratégia é a mais indicada para determinação de cada estágio (primitivo ou derivado) e codificação dos caracteres neuroanatômicos (Northcutt, 2002). Apesar disso, a codificação final para caráter e espécie foi utilizada de acordo com o estado observado nos adultos somente. Todos os caracteres discretos foram codificados com 0 no terminal utilizado como raiz, independente da condição encontrada. Essa decisão só possui fins estéticos e não influencia em nada o comportamento dos demais caracteres.

Com o intuito de evitar um excesso de peso nas transformações dos caracteres, principalmente nos terminais com maiores amplitudes de variação, todos os dados contínuos foram normalizados entre valores de 0-1 (0 sendo o menor valor observado e 1 o maior valor observado). Dessa forma, o peso de qualquer caráter contínuo é idêntico ao de qualquer caráter binário.

A matriz de caracteres morfológicos foi construída com o *software* Microsoft Excel 2016 16.0.6741.2048. Todos os caracteres, tanto os discretos como os contínuos, foram construídos com o Microsoft Excel ® e posteriormente transportados para o Bloco de Notas em formato .txt para a correta leitura nos programas de análise filogenética. Foram criadas duas partições diferentes para cada conjunto de dados morfológicos. A primeira partição, referente aos dados contínuos, foi organizada com os intervalos normalizados dos exemplares de cada espécie observada. A segunda partição, referente aos dados discretos, foi organizada com os dados binários para cada espécie observada (Apêndice 3).

CONSTRUÇÃO E DESCRIÇÃO DOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

As descrições dos caracteres anatômicos seguem as recomendações de Sereno (2007) com algumas modificações pontuais. Com isso, cada caráter possui o localizador (L), a variável (V) e os estados (v). Para alguns caracteres foi necessário incluir um qualificador (q). Dessa forma, cada caráter é brevemente descrito seguido pelos índices de consistência e retenção (CI e RI), relacionados às árvores mais parcimoniosas encontradas nas análises de buscas concatenadas. Caracteres com diferenças nos valores entre as árvores mais parcimoniosas das análises combinadas de dados morfológicos são apresentados com valores de mínimo e máximo para cada índice. A seguir, os diferentes estados de cada caráter são apresentados brevemente. Informações adicionais relevantes para uma maior compreensão de nossa interpretação de cada caráter e informações sobre a polarização desses caracteres são fornecidas na sequência.

As descrições dos caracteres neuroanatômicos estão organizadas por região encefálica, ordenadas da melhor forma possível do que pode ser observado no encéfalo da maioria dos Siluriformes. As descrições seguem o eixo posterior-anterior como são feitas as mais tradicionais descrições encefálicas já publicadas, como por exemplo em Meek & Nieuwenhuys (1998). As descrições dos caracteres contínuos estão organizadas utilizando os valores mínimos e máximos de cada variável analisada. Para os caracteres relacionados aos volumes das subdivisões encefálicas, as proporções estão expressas entre os valores mínimos e máximos para cada caráter.

CONSTRUÇÃO E ALINHAMENTOS DOS CARACTERES MOLECULARES

Os consensos das sequências para cada gene individual foram construídos a partir de cromatogramas para as leituras forward e reverse no *software* Geneious v7.1.7 (Biomatters Ltd., Auckland, New Zealand). Inicialmente foram construídas matrizes para cada gene independentemente, e posteriormente cada uma delas foi alinhada no *software* MUSCLE ® com os parâmetros dos algoritmos em default (Edgar, 2004). Todos os alinhamentos foram exaustivamente inspecionados com os olhos com o intuito de corrigir

possíveis óbvios alinhamentos errôneos. Para isso cada sequência observada foi conferida com os cromatogramas disponíveis com intuito de evitar ao máximo codificações errôneas, e consequentemente alinhamentos equivocados. Para avaliar a ocorrência de saturação nas substituições, foi utilizado o índice de saturação de substituição (Iss), como descrito no teste proposto por Xia *et al.* (2003) e Xia & Lemey (2009). Tal teste foi implementado no *software* DAMBE 5.3.8 (Xia, 2013).

Os alinhamentos com todos os loci foram concatenados em uma única matriz com 2410 pares de base e 25 terminais, incluindo três terminais do grupo-externo. A matriz foi construída com o auxílio dos *softwares* Sequence Matrix (Vaidya *et al.*, 2011) e DAMBE 5.3.8 (Xia, 2013). Com exceção do 16S, os outros genes foram particionados entre os genes e posições dos códons para determinar modelos específicos de evolução molecular no *software* PartitionFinder v1.1.1 (Lanfear *et al.*, 2012). Os melhores modelos foram escolhidos a partir do melhor valor para o índice do Critério de Informação Bayesiano (BIC), detalhado na Tabela 3.

ANÁLISES FILOGENÉTICAS

DADOS MORFOLÓGICOS

A metodologia utilizada para as hipóteses de relacionamento entre os táxons foi o cladístico (Hennig, 1950; 1966; 1968; Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; 2011; Schuh & Brower, 2009). O método de busca das melhores relações cladísticas suportadas pelos dados foi a parcimônia (Farris, 1983; Swofford & Maddison, 1987). A análise de parcimônia foi realizada com o *software* TNT v1.5 (Goloboff *et al.* 2016). As buscas de melhores árvores foram realizadas em diferentes etapas e de acordo com cada complexo anatômico explorado. Os detalhes de cada análise realizada estão discriminados nas seções correspondentes dos resultados. Alterações na pesagem dos caracteres foram feitas com o intuito de favorecer a congruência cladística dos caracteres e implementadas durante as buscas por melhores árvores (Goloboff *et al.*, 2013). As alterações foram realizadas a partir de pesagens implícitas (*Implied Weighting*) utilizando valores

crescentes de k. A reconstrução do estado ancestral e visualização dos caracteres nas árvores mais parcimoniosas foi realizada pelo *software* WinClada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002). Todos os caracteres com estados ambíguos foram otimizados como ACCTRAN, dessa forma hipóteses de homologia primária são mais eficientemente preservadas (de Pinna, 1991). As análises de suporte de Bremer relativo foram feitas a partir de comando por script com até 5 passos a mais das árvores subótimas. As análises de Bootstrap foram conduzidas a partir de comando por script (resample boot rep 100000 freq;) sobre a árvore de consenso estrito.

DADOS MOLECULARES

As hipóteses com os dados moleculares foram inferidas a partir de dois métodos de reconstrução utilizando as matrizes particionadas. Primeiramente, foram conduzidas análises de Inferência Bayesiana (BI). Tais análises foram realizadas por meio do *software* Mr.Bayes v3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012) via CIPRES web portal (Miller *et al.*, 2010). As análises foram programadas para rodar 60 milhões de gerações, com duas corridas de quatro cadeias independentes MCMC (três quentes e uma fria), amostrando uma árvore a cada mil gerações. Depois de análises gráficas de evolução dos valores de verossimilhança, e de checar a estacionariedade de todos os parâmetros dos modelos, 25% das primeiras gerações foram descartadas como *burn-in*. O restante das árvores foi utilizado para calcular as porcentagens das frequências de cada nó em uma árvore com maior valor bayesiano. Maiores detalhes do *script* utilizado aqui, estão disponíveis no Apêndice 4. Medidas do suporte de ramos foram obtidas com probabilidades posteriores (P).

DADOS COMBINADOS

As matrizes concatenadas com os dados morfológicos (osteologia, morfologia externa, neuroanatomia, contagens e volumes) e moleculares (16S, COI e CytB) foram analisadas sob os critérios de Máxima Parcimônia (MP) e Inferência Bayesiana (BI). Para as inferências de MP foi utilizado o *software* TNT v1.5 (Goloboff *et al.*, 2008). Para tal, foi construída uma matriz com todos os dados separados em blocos diferentes contendo cada conjunto diferente de dados (cont; num; dna) (Apêndice 5). As buscas por árvores mais parcimoniosas foram realizadas através do algoritmo de Novas Tecnologias (*New Technology*). Com isso, todos os quatro algoritmos que compõem esse método foram implementados, como se segue: *Sectorial Searches* (SS; Goloboff, 1999) como default; *Ratchet* (RAT, Nixon, 1999) com 40 iterações totais; *Tree-drifting* (DFT, Goloboff, 1999) com 30 ciclos; e *Tree-fusing* (TF, Goloboff, 1999) com 10 *rounds*. Além disso, foram feitas buscas dirigidas em duas etapas. A primeira delas foi através da busca pelo menor comprimento de árvore, atingindo 50 vezes o objetivo (*Find min. length 50 times*). A segunda foi através da estabilização de consenso, encontrando ao menos 5 vezes a mesma árvore consenso (*Stabilize consensus 5 times*). As análises de Bootstrap foram conduzidas a partir de comando por script (resample boot rep 100000 freq;) sobre a árvore de consenso estrito.

Para as inferências de BI foi utilizado o *software* Mr. Bayes v3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012) via CIPRES web portal (Miller *et al.*, 2010). As análises foram programadas para rodar 60 milhões de gerações, com duas corridas de quatro cadeias independentes MCMC (três quentes e uma fria), amostrando uma árvore a cada mil gerações. Depois de análises gráficas de evolução dos valores de verossimilhança, e de checar a estacionariedade de todos os parâmetros dos modelos, 25% das primeiras gerações foram descartadas como *burn-in*. O restante das árvores foi utilizado para calcular as porcentagens das frequências de cada nó em uma árvore com maior valor bayesiano. Maiores detalhes do *script* utilizado aqui, estão disponíveis no Apêndice 6.

RESULTADOS

As diferentes matrizes de caracteres foram compostas por diferentes espécies. Isso ocorreu devido a disponibilidade de material para cada complexo explorado. Na Tabela 4 estão discriminadas as espécies que foram utilizadas para cada uma das abordagens exploradas no presente trabalho.

CARACTERES FILOGENÉTICOS MORFOLÓGICOS

Como descrito nos materiais e métodos foram utilizados os mesmos caracteres relacionados a morfologia externa e osteologia descritos em de Pinna *et al.* (2007). Somente houveram mudanças em alguns caracteres que foram reinterpretados como contínuos. Os caracteres a seguir seguem a numeração a partir da análise de de Pinna *et al.* (2007). Originalmente de Pinna *et al.* (2007) propuseram 127 caracteres originais, com a alteração de três caracteres discretizados a numeração se iniciou em 124 aqui.

125. Número de raios na nadadeira dorsal (CI = 58, RI = 28).

Mínimo = 3

Máximo = 11

Entre os vários grupos de Siluriformes o número de raios na nadadeira dorsal pode variar bastante. A nadadeira dorsal em *Diplomystes mesembrinus* possui sete raios e é considerado aqui como plesiomórfico. Entretanto, foi observada alguma variação entre os demais táxons analisados. Normalmente a nadadeira dorsal possui entre cinco e seis raios em Cetopsidae. Três ou quatro raios estão presentes em *Denticetopsis sauli*, essa redução pode ser considerada como um evento independente ligado ao esquema filogenético final.

126. Número de raios na nadadeira peitoral (CI = 33, RI = 53).

Mínimo = 6

Máximo = 10

A quantidade de raios na nadadeira peitoral possui certa variação entre os grupos de Siluriformes. *Diplomystes mesembrinus* possui entre oito e 10 raios e a variação total encontrada entre as espécies examinadas foi de seis a 10. Apesar da pouca diferença observada existem intervalos que ajudaram nas relações internas de Cetopsidae. *Cetopsis baudoensis*, *Cetopsis coecutiens*, *Cetopsis sandrae* e *Paracetopsis esmeraldas* possuem as maiores quantidades de raios na nadadeira peitoral da família.

127. Número de raios ramificados na nadadeira anal (CI = 34, RI = 51).

Mínimo = 0

Máximo = 34

O número de raios ramificados na nadadeira anal possui informações taxonômicas interessantes entre as espécies de Cetopsidae. Além disso, se mostrou eficaz para as análises filogenéticas também. *Diplomystes mesembrinus* possui entre oito e nove raios ramificados na nadadeira anal. Esse número baixo é interpretado como plesiomórfico aqui. As espécies de Cetopsidae possuem nadadeira anal longa e consequentemente maior número de raios ramificados. Entretanto, Helogeninae possui o maior número de raios ramificados na nadadeira anal entre Cetopsidae. *Denticetopsis sauli* e *Cetopsis oliveirai* não possuem nenhum raio ramificado e essa redução pode ser interpretada com eventos independentes e ligados a otimização da análise.

128. Número total de raios na nadadeira anal (CI = 55, RI = 75).

Mínimo = 10

Máximo = 49

Assim como no caráter anterior o número total de raios na nadadeira anal também possui informações taxonômicas importantes, mas que demonstraram ser úteis para as análises

filogenéticas em Cetopsidae. As espécies de Helogeninae naturalmente também possuem os maiores números de raios na nadadeira anal dentro de Cetopsidae.

129. Número de vértebras pré-anais (CI = 53, RI = 80).

Mínimo = 12

Máximo = 27

Diplomystes mesembrinus possui 20 vértebras pré-caudais e esse número possui uma tendência de aumentar em relação aos demais grupos em Siluriformes. Entretanto, em Cetopsidae o número de vértebras pré-caudais é menor em relação a essa tendência geral. As diferenças encontradas entre as espécies de Cetopsidae possuem informações filogenéticas que ajudaram nas relações entre elas. Geralmente em Cetopsidae o número de vértebras pré-caudais possui intervalos entre 15 e 18. Entretanto, em exemplares de *Denticetopsis sauli* foram observadas entre 13 e 14 vértebras. Em *Cetopsis candiru* e *Cetopsis coecutiens* foram observados os maiores números de vértebras pré-anais em Cetopsidae, com 25 e 24, respectivamente.

130. Número de vértebras pré-caudais (CI = 56, RI = 61).

Mínimo = 9

Máximo = 23

Foi observada uma tendência de diminuição no número de vértebras pré-caudais entre os terminais utilizados no presente estudo. *Diplomystes mesembrinus* possui 23 vértebras pré-caudais. Esse número é reduzido em Cetopsidae, com a maioria das espécies entre 10 e 14 vértebras. Entretanto, *Cetopsis candiru* e *Cetopsis coecutiens* possuem os maiores números de vértebras pré-caudais em Cetopsidae com 18 e 16, respectivamente.

131. Número de vértebras caudais (CI = 25, RI = 50).

Mínimo = 25

Máximo = 40

Entre os grupos de Siluriformes foi notada uma tendência de aumento no número de vértebras caudais. *Diplomystes mesembrinus* possui 26 vértebras e foi interpretado aqui como um estado plesiomórfico dentro de Siluriformes. Cetopsidae e os demais grupos utilizados na presente análise possuem maior número de vértebras caudais. Dentro de Cetopsidae existe uma grande variação, desde 26 em *Cetopsis oliveirai* até 40 em *Cetopsis candiru* e *Paracetopsis esmeraldas*.

132. Número de vértebras totais (CI = 25, RI = 59).

Mínimo = 36

Máximo = 54

O número total de vértebras em Siluriformes pode variar drasticamente entre os grupos. Apesar dessa grande variação a utilização desses dados demonstrou ser útil para as análises filogenéticas presentes. Além disso, esses dados ajudaram durante as buscas de árvores mais parcimoniosas nas relações internas de Cetopsidae. *Paracetopsis* e algumas espécies de *Cetopsis* apresentaram os maiores números de vértebras totais na família.

133. Número de raios principais na nadadeira caudal (CI = 75, RI = 58). Caráter modificado de de Pinna *et al.* (2007) (Character 118: Number of principal caudal-fin rays).

Mínimo = 15

Máximo = 18

Espécies de Diplomystidae possuem 18 raios principais na nadadeira caudal, uma quantidade exclusiva da família e interpretada como um caráter plesiomórfico em Siluriformes (Lundberg & Baskin, 1969; Grande, 1987). Os demais Siluriformes possuem 17 ou menos raios principais na nadadeira caudal. Esse caráter tinha sido incluído por de

Pinna *et al.* (2007) para ajudar na resolução das relações entre os grupos externos e era tido como não informativo para Cetopsidae. Entretanto, com a discretização esse caráter se tornou informativo também a nível intrafamiliar. Dentro de Cetopsidae somente *Helogenes marmoratus* e *Cetopsidium ferreirai* possuem 16 e *Helogenes castaneus* possui 15 raios principais na nadadeira caudal. Todas as demais espécies da família possuem 17 raios principais na nadadeira caudal.

134. Número de raios na nadadeira pélvica (CI = 50, RI = 70).

Mínimo = 6

Máximo = 9

Membros de Siluriformes possuem quase que invariavelmente seis raios na nadadeira pélvica. Essa condição é presente em Diplomystidae e considerada plesiomórfica em Siluriformes. Somente em *Noturus flavus* o número de raios na nadadeira pélvica apresentou variação, onde os exemplares analisados dessa espécie possuem nove raios no total. Esse caráter foi adicionado aqui somente para ajudar nas relações entre as espécies do grupo-externo.

135. Número de fileiras de dentes na porção distal do dentário de exemplares adultos (CI = 40, RI = 45). Caráter modificado de de Pinna *et al.* (2007) (Character 4. Number of dentary tooth rows in adult specimens (multistate ordered)).

Mínimo = 1

Máximo = 8

Variações na quantidade de fileiras de dentes na porção distal do dentário foram detectadas por de Pinna *et al.* (2007). Nesse trabalho foram codificados quatro diferentes estados discretos numa tentativa de cobrir toda a variação presente. Os mesmos autores pedem cautela no uso desse caráter uma vez que existem variações intraespecíficas e ontogenéticas. Portanto, a melhor forma para analisar esse tipo de caráter é através da não discretização no número de fileiras de dentes no dentário desses grupos. O uso desse

caráter não discretizado foi importante para a resolução de algumas relações internas em Cetopsidae.

136. Número de fileiras de dentes na sínfise do dentário em exemplares adultos (CI = 50, RI = 66). Caráter modificado de de Pinna *et al.* (2007) (Character 4. Number of dentary tooth rows in adult specimens (multistate ordered)).

Mínimo = 1

Máximo = 6

Entre todas as espécies examinadas existe uma grande variação em relação ao número de fileiras de dentes próximos a sínfise do dentário. Esse caráter também foi modificado e transformado em contínuo proveniente do descrito por de Pinna *et al.* (2007). Assim como o caráter anterior a não discretização do número de fileiras de dentes próximas a sínfise do dentário possui informações pertinentes para as relações internas de Cetopsidae. *Cetopsidium* possui invariavelmente três fileiras, e *Denticetopsis* e *Paracetopsis* entre três e quatro. *Cetopsis* possui variações intragenéricas, onde *Cetopsis candiru*, *Cetopsis coecutiens* e *Cetopsis parma* possuem somente uma fileira, *Cetopsis arcana* com até quatro fileira, *Cetopsis amphiloza* e *Cetopsis gobioides* com três, e as demais espécies com duas fileiras de dentes próximas a sínfise do dentário.

137. Número de fileiras de dentes no vômer (CI = 37, RI = 46).

Mínimo = 0

Máximo = 4

A presença de dentes no vômer é considerada plesiomórfica em Siluriformes, e está presente em Diplomystidae e †Hypsitoridae (Grande, 1987). Dentro de Cetopsidae somente Helogeninae e *Paracetopsis* possuem duas fileiras de dentes no vômer. Todas as demais espécies possuem uma fileira. E a única espécie que não possui dentes no vômer é *Denticetopsis sauli*, que pode ser interpretado aqui como uma perda secundária já que os demais grupos de Otophysi (Cypriniformes, Gymnotiformes e a maioria de Characiformes) também não possuem dentes no vômer.

138. Número de costelas pleurais (CI = 39, RI = 68). Caráter modificado de de Pinna *et al.* (2007) (Character 93: Number of pleural ribs).

Mínimo = 4

Máximo = 17

A maioria dos Siluriformes possuem normalmente mais de seis costelas pleurais, e essa característica está presente em Diplomystidae e foi interpretada por de Pinna *et al.* (2007) como plesiomórfica. No presente trabalho, esse caráter foi transformado em contínuo devido a grande variação observada entre as espécies utilizadas. Dentro de Cetopsidae, Helogeninae possui redução no número de costelas com quatro em suas espécies componentes. Reduções também foram observadas em exemplares de *Denticetopsis sauli*, com cinco costelas. *Cetopsidium* possui entre nove e 11, *Denticetopsis* invariavelmente oito (com exceção de *D. sauli*), *Paracetopsis* entre 11 e 13, e *Cetopsis* entre 11 e 14. *Cetopsis candiru* e *Cetopsis coecutiens* possuem os maiores números de costelas em Cetopsidae com intervalos de 15 a 17, e por sua vez, *Cetopsis amphiloza* possui o menor número de costelas com nove observadas nos exemplares examinados aqui. Esse caráter possui informações filogenéticas pertinentes para as resoluções internas de Cetopsidae.

139. Número de fileiras de dentes na pré-maxila (CI = 33, RI = 35).

Mínimo = 1

Máximo = 11

A quantidade de fileiras de dentes na pré-maxila possui uma tendência de aumento entre as espécies analisadas aqui. Diplomystidae e †Hypsidoridae (Grande, 1987) possuem ao menos cinco fileiras de dentes e esse estado foi considerado aqui como plesiomórfico por causa disso. Apesar dessa tendência de aumento nas fileiras de dentes na pré-maxila, em Cetopsidae todas as espécies possuem menor número de fileiras de dentes, porém com certa variação entre as espécies. *Cetopsidium ferreirai* e *Cetopsis candiru* possuem somente uma fileira, enquanto que *Cetopsis parma* e *Paracetopsis bleekeri* possuem quatro fileiras de dentes na pré-maxila. Apesar do aparente mosaico de variações esse

caráter possui informações filogenéticas relevantes para as relações intrafamiliares de Cetopsidae e por esse motivo foi utilizado aqui.

140. Número de fileiras de dentes faringo branquiais (CI = 20, RI = 44).

Mínimo = 3

Máximo = 10

O número de fileiras de dentes faringo branquiais é um caráter que aparentemente envolve variações filogenéticas informativas. As fileiras de dentes que fizeram parte das contagens foram aqueles presentes evidentemente ao longo de toda a placa de dentes faríngeos. Dessa forma, sete fileiras de dentes faringo branquiais foi considerado o caráter plesiomórfico por estar presente em *Diplomystes mesembrinus*. Em Cetopsidae, existe uma redução no número total de fileiras de dentes na placa faríngea. Normalmente existem quatro fileiras de dentes faringo branquiais nas espécies da Cetopsidae. Porém em muitas espécies de *Cetopsis* e nas espécies de *Paracetopsis* foi observado aumentos na quantidade de fileiras de dentes com até oito fileiras em alguns casos. Apesar das variações intraespecíficas esse caráter possui informações filogenéticas pertinentes para resolução interespecífica dentro de Cetopsidae.

141. Volume relativo do *telencephalon* (CI = 36, RI = 37).

Mínimo = 6.78

Máximo = 21.40

O volume do *telencephalon* ocupa aproximadamente 8% do encéfalo em *Diplomystes mesembrinus* e esse estado foi considerado aqui como plesiomórfico para Siluriformes. De forma geral, existe uma tendência de aumento dessa região em Teleostei (Ito *et al.*, 2007). Dentro de Cetopsidae, Helogeninae possui proporções semelhantes as espécies utilizadas como grupo externo aqui. Já dentro de Cetopsinae foram observados aumentos no volume relativo do *telencephalon*, principalmente em *Cetopsidium*, *Cetopsis candiru* e *Cetopsis oliveirai*. Esse caráter envolve variações filogenéticas informativas para as

relações internas de Cetopsidae, principalmente em relação as relações dentre de Cetopsinae.

142. Volume relativo dos lobos ópticos (CI = 30, RI = 18).

Mínimo = 1.43

Máximo = 14.01

Membros de Siluriformes geralmente possuem o volume relativo dos lobos ópticos reduzido em comparação com outros grupos de Otophysi, com exceção de Gymnotiformes, (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). Diplomystidae possui lobos ópticos bastante volumosos, cerca de 14% do volume total do encéfalo, em relação aos demais Siluriformes, e essa característica foi considerada aqui como plesiomórfica. Por sua vez, Cetopsidae exibe uma grande redução no volume relativo dos lobos ópticos, onde todas as espécies possuem no máximo cerca de 6% do volume total do encéfalo. Helogeninae e *Denticetopsis* possuem os lobos ópticos mais volumosos da família. Por outro lado, *Cetopsidium*, *Cetopsis* e *Paracetopsis* possuem menores valores para essa região, entre 3 e 4%. *Cetopsis candiru*, *Cetopsis coecutiens* possuem volume relativo entre 2 e 3%, e *Cetopsis oliveirai* tem o menor volume dentro de Cetopsidae, com cerca de 1,5%.

143. Volume relativo do *corpus cerebelli* (CI = 33, RI = 60).

Mínimo = 8.57

Máximo = 23.93

O volume do *corpus cerebelli* em Siluriformes, normalmente ocupa a maior porcentagem do volume total do encéfalo. Essa característica não é encontrada, entretanto, em outros grupos relacionados de Otophysi, com exceção de Gymnotiformes, (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). Esse aumento no volume relativo do *corpus cerebelli* em Siluriformes está presente em Diplomystidae e é considerado aqui como plesiomórfico para a ordem. Dentro de Cetopsidae, *Cetopsis* possui os maiores volumes relativos do *corpus cerebelli*.

Esse caráter demonstrou importância para as relações filogenéticas intrafamiliares de Cetopsidae.

144. Volume relativo do *diencephalon* (CI = 34, RI = 44).

Mínimo = 2.17

Máximo = 11.42

O *diencephalon* é uma das regiões encefálicas mais conservadas dentro de Teleostei (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Essa região possui poucas variações em relação ao volume relativo. Entretanto, foram detectadas variações entre todas as espécies analisadas aqui e esse caráter demonstrou aparente informação filogenética para as relações dentro de Cetopsidae. *Helogenes marmoratus* apresentou o menor volume relativo, enquanto que as espécies de *Cetopsidium* possuem os maiores valores relativos do *diencephalon* no encéfalo.

145. Volume relativo do *bulbus olfactorius* (CI = 32, RI = 24).

Mínimo = 1.07

Máximo = 7.27

O volume relativo do *bulbus olfactorius* possui uma tendência de aumento em Siluriformes (Meek & Nieuwenhuys, 1998). Entretanto, em Cetopsinae o volume relativo do *bulbus olfactorius* tem um volume maior que o geralmente encontrado na ordem. As espécies de *Cetopsidium* possuem volumes entre 3 e 4%, geralmente. Enquanto que algumas espécies de *Cetopsis* possuem volumes de até 7% do volume total do encéfalo, como o observado em *Cetopsis oliveirai*.

146. Volume relativo dos lobos gustativos (CI = 21, RI = 23).

Mínimo = 1.19

Máximo = 10.42

O volume relativo dos lobos gustativos aparentemente possui variações filogenéticas informativas. Apesar das grandes variações interespecíficas, sem necessariamente baseado em padrões para cada grupo, os dados forneceram importantes informações para resoluções de relações interespecíficas dentro de Cetopsidae, assim como dentro das duas subfamílias, Helogeninae e Cetopsinae.

147. Volume relativo da *hypophysis* (CI = 66, RI = 75).

Mínimo = 0.09

Máximo = 1.58

O volume relativo da *hypophysis* possui pouca variação entre os grupos analisados aqui. Entretanto, os dados observados serviram de informações para resoluções interespecíficas dentro de Cetopsidae e suas duas subfamílias. Além disso, foi observado um certo aumento proporção do volume da *hypophysis* de Cetopsidae em relação às espécies do grupo externo. Por esses motivos esses dados foram mantidos na presente análise.

148. Formato geral do *lobus vagi* em vista dorsal (multiestado ordenado) (CI = 66, RI = 75).

0. Caliciforme

1. Formato de V

2. Formato de U

Geralmente os lobos do *lobus vagi* em Siluriformes são conectados entre si na margem posterior de cada um (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Em Diplomystidae o *lobus vagi* possui formato aproximadamente de um cálice, com uma conspícua angulação na porção medial de cada lobo, e com as margens posteriores em contato entre si (estado 0; Fig. 2a). Esse mesmo estado de caráter pôde ser observado nos

estágios mais iniciais de desenvolvimento de *Helogenes marmoratus*. Com base nessas informações, esse estado de caráter é considerado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Na maioria das espécies de Cetopsidae, os lobos do *lobus vagi* também estão em contato entre si na margem posterior, porém não possuem nenhuma angulação na região medial, formando consequentemente um “V” (estado 1; Fig. 2b). Nessas espécies o quarto ventrículo pode ser facilmente observado através do espaço entre as porções anteriores de cada lobo do *lobus vagi*. As espécies analisadas de *Cetopsis* possuem uma angulação na região posterior de cada lobo do *lobus vagi*, formando consequentemente um “U”, cobrindo quase que por completo o quarto ventrículo (estado 2; Fig. 2c).

149. Intumescimento anterior no *lobus vagi* (CI = 100, RI = 100).

0. Presente

1. Ausente

A porção mais anterior dos lobos do *lobus vagi* possuem um intumescimento conspícuo em Diplomystidae (estado 0; Fig. 3a) (Pupo, 2015). Além disso, tal intumescimento foi observado nos estágios iniciais de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Portanto, esse estado de caráter foi considerado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Em todos Cetopsidae examinados a porção mais anterior dos lobos do *lobus vagi* não possui nenhuma diferença de largura em relação à porção mais posterior, portanto sem intumescimento conspícuo (estado 1; Fig. 3b). Aparentemente esse caráter possui surgimentos independentes em Siluriformes (Pupo, 2015), mas possuem informações filogenéticas evidentes, como observado em Cetopsidae e as famílias mais proximamente relacionadas.

150. Largura do *lobus vagi* em relação à largura da porção alar da *medulla oblongata* (multiestado ordenado) (CI = 50, RI = 90).

0. Menor

1. Equivalente

2. Maior

Esse caráter é uma modificação da descrição feita por Pupo (2015). A comparação entre essas duas estruturas possui variações filogenéticas informativas que ajudaram nas relações intrafamiliares de Cetopsidae. Em Diplomystidae e nos estágios iniciais de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* a largura do *lobus vagi* é menor que a largura da porção alar da *medulla oblongata* (estado 0; Fig. 4a). Portanto, esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Com exceção de *Cetopsis* todas as espécies de Cetopsidae possuem essa conformação entre o *lobus vagi* e a *medulla oblongata* (estado 0; Fig. 4a). Em *Cetopsis* o *lobus vagi* possui largura equivalente (estado 1; Fig. 4b), e em espécies do grupo externo a *medulla oblongata* possui maior largura (estado 2; Fig. 4c).

151. Formato geral do *lobus facialis* (CI = 100, RI = 100).

0. Aproximadamente retangular

1. Aproximadamente elíptico

O *lobus facialis*, geralmente, possui formato aproximadamente retangular em Siluriformes (estado 0; Fig. 5a) (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Em Diplomystidae e nos estágios iniciais observados em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, o *lobus facialis* é aproximadamente retangular, e, portanto, esse estado foi considerado aqui como plesiomórfico para Siluriformes. Diferenças no formato geral do *lobus facialis* só foram observadas em *Nematogenys inermis*. Nessa espécie o *lobus facialis* possui formato aproximadamente elíptico, com as margens anterior e posterior arredondadas (estado 1; Fig. 5b). Esse caráter foi inserido aqui somente para ajudar nas relações entre as espécies utilizadas como grupo externo e não influenciou em nada nas relações internas de Cetopsidae.

152. Orientação do eixo principal do *lobus facialis* (CI = 50, RI = 0).

0. Longitudinal

1. Oblíquo

Geralmente em Siluriformes o *lobus facialis* está localizado imediatamente a frente do *lobus vagi*, com algumas exceções a esse padrão (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Em Diplomystidae e nos estágios iniciais observados em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, o *lobus facialis* possui o maior eixo posicionado em sentido longitudinal (estado 0; Fig. 5a). Portanto, esse estado de caráter foi considerado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Entretanto, em *Nematogenys inermis* e *Austroglanis barnardi* o maior eixo do *lobus facialis* está deslocado lateralmente (estado 1; Fig. 5b). Esse caráter também foi inserido para ajudar nas relações entre os grupos externos. Apesar disso, esse caráter não influenciou em nada nas relações internas de Cetopsidae.

153. Subdivisão sobre o *lobus facialis* (CI = 100, RI = 100).

0. Presente

1. Ausente

O *lobus facialis* em Diplomystidae possui uma subdivisão aparente sobre sua superfície dorsal (estado 0; Fig. 6a). Nos estados iniciais de desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* o *lobus facialis* também não possui nenhuma subdivisão na região dorsal. Por essa razão essa característica foi considerada plesiomórfica no presente estudo. Entretanto, em alguns grupos de Siluriformes o *lobus facialis* não possui uma subdivisão aparente ao longo de seu eixo longitudinal (estado 1; Fig. 6b). Essa característica foi observada em grupos não necessariamente relacionados (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Todas as espécies de Cetopsidae não possuem tal subdivisão na superfície do *lobus facialis*.

154. Posição do *lobus facialis* (CI = 100, RI = 100).

0. Completamente coberto

1. Exposto

Na maioria dos Siluriformes o *lobus facialis* está exposto, posteriormente ao *cerebellum* e anteriormente ao *lobus vagi* (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Entretanto, em outros grupos de Otophysi essa região pode ser totalmente coberta pela porção posterior do *cerebellum* (Meek & Niuewenhuys, 1998; Albert *et al.*, 1998; Albert, 2001; Pereira & Castro, 2016). Em Diplomystidae, o *lobus facialis* se encontra totalmente coberto (estado 0; Fig. 7a) e por essa razão esse caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Todas as demais espécies analisadas aqui possuem o *lobus facialis* exposto de alguma forma (estado 1; Fig. 7b). Esse caráter foi considerado aqui com o intuito de auxiliar nas resoluções entre os grupos externo e interno e não modificou as relações internas de Cetopsidae.

155. Formato do lobo da linha lateral em vista dorsal (multiestado ordenado) (CI = 60, RI = 90).

0. Intumescimento contínuo à parede do quarto ventrículo

1. Bojo circular

2. Bojo circular com porção medial prolongada

3. Dois bojos

Geralmente, em Siluriformes os limites dessa região encefálica não são muito claros, principalmente em relação ao *corpus cerebelli* (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Entretanto, existe uma tênue separação entre essas duas regiões que pode ser notada superficialmente. Com isso, padrões morfológicos foram designados para cada grupo analisado (Abrahão, 2013; Pupo, 2015). Em Diplomystidae o lobo da linha lateral é como um intumescimento contínuo da parede lateral do quarto ventrículo (estado 0; Fig. 8a). Essa característica está também presente nos estágios iniciais observados em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Portanto, esse caráter foi considerado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Em Helogeninae existe um intumescimento

significativo nessa região, onde o lobo da linha lateral ocupa uma maior área na região póstero-lateral do *rhombencephalon*, em formato circular (estado 1; Fig. 8b). Já em Cetopsinae, foi observado outro padrão, onde parecido como em Helogeninae, o lobo da linha lateral também possui um maior intumescimento, porém um prolongamento póstero-medial está presente (estado 2; Fig. 8c). Por fim, em algumas espécies do grupo externo foi observado que o lobo da linha lateral possui um enorme intumescimento e uma concavidade conspícua aproximadamente na região medial do lobo, aparentando um bojo duplo (estado 3; Fig. 8d).

156. Posição do lobo da linha lateral em relação ao *lobus facialis* (CI = 100, RI = 100).

0. Lateral

1. Sobre a porção lateral

Geralmente, em Siluriformes o lobo da linha lateral está localizado lateralmente ao *lobus facialis* (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Essa condição está presente em Diplomystidae e nos estágios iniciais observados em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Com isso, esse estado de caráter foi considerado aqui como plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 9a). Entretanto, foi observado em Cetopsinae que o lobo da linha lateral possui um maior intumescimento medial e acaba se sobrepondo a toda a região lateral do *lobus facialis* (estado 1; Fig. 9b).

157. Prolongamento posterior do lobo da linha lateral (multiestado ordenado) (CI = 80, RI = 90).

0. Até porção medial do lobus facialis

1. Até porção posterior do lobus facialis

2. Até porção anterior do lobus vagi

Além das modificações observadas no formato do lobo da linha lateral, esse lobo possui prolongamentos posteriores com variações de alcance em relação à outras regiões medialmente posicionadas. Em Diplomystidae e nos estágios iniciais observados em

Helogenes marmoratus e *Cetopsis gobioides*, o lobo da linha lateral é mais contido e sua margem mais posterior se expande somente até a porção medial do *lobus facialis* (estado 0; Fig. 10a), e essa condição foi considerada aqui como plesiomórfica para Siluriformes. Em algumas espécies do grupo externo a margem posterior do lobo da linha lateral se expande até a porção posterior do *lobus facialis*, quase atingindo a margem anterior do *lobus vagi* (estado 1; Fig. 10b). E por fim, nas espécies de Cetopsidae a margem mais posterior do lobo da linha lateral se expande até a porção anterior do *lobus vagi* (estado 2; Fig. 10c).

158. Limite evidente da *eminencia granularis* (CI = 100, RI = 100).

0. Ausente

1. Presente

O limite entre a região da *eminencia granularis* e o *corpus cerebelli* geralmente não é conspicuamente visível em Siluriformes (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). De fato, esse limite entre essas duas subdivisões da região dorsal do *rhombencephalon* é bem delimitado histologicamente. Em Diplomystidae e na maioria das espécies, a ausência de um limite que possa ser visto topograficamente entre a *eminencia granularis* e *corpus cerebelli* (estado 0; Fig. 11a) é considerado como um estado plesiomórfico em Siluriformes. Entretanto, em Cetopsidae é possível observar claramente as regiões de cada subdivisão com o limite de cada margem conspicuamente demarcados (estado 1; Fig. 11b).

159. Depressões conspícuas nas margens laterais da *eminencia granularis* (CI = 100, RI = 100).

0. Ausente

1. Presente

A região da *eminencia granularis* possui praticamente a mesma superfície que a região do *corpus cerebelli*. Ou seja, as duas regiões possuem o mesmo formato ao longo de toda a superfície do *cerebellum* (estado 0; Fig. 11a). Essa característica está presente em

Diplomystidae e na maioria das espécies examinadas aqui, e, portanto, esse estado de caráter foi considerado como plesiomórfico em Siuriformes. Entretanto, em Cetopsidae as margens laterais da *eminentia granularis* possuem uma depressão conspícua (estado 1; Fig. 11b). A diferença de nivelamento entre a região da *eminentia granularis* e do *corpus cerebelli* é evidente, onde a última está posicionada mais dorsal que a primeira.

160. Formato da margem posterior da *eminentia granularis* (CI = 100, RI = 100).

1. Arredondado

2. Duas abas

A margem posterior da *eminentia granularis* foi codificada em dois estados diferentes aqui, baseado nas espécies examinadas. Em Diplomystidae essa região possui um formato aproximadamente arredondado (estado 0; Fig. 12a), acompanhando o formato do *cerebellum*, como também pôde ser observado nos estágios iniciais de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Por isso, esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Todas as espécies de Cetopsidae possuem uma concavidade medial nessa região formando duas abas laterais conspícuas (estado 1; Fig. 12b).

161. Formato geral do *corpus cerebelli* (multiestado ordenado) (CI = 50, RI = 66).

0. Arredondado

1. Triangular

2. Retangular

3. Helogenes/Cetopsidium

4. Sinoidal

5. Abaloada

O formato geral do *corpus cerebelli* possui alguns formatos gerais que puderam ser caracterizados e separados em estados distintos. De forma geral, o formato dessa subdivisão foi baseado em formas geométricas que melhor representam as modificações

observadas entre as espécies analisadas. Dessa forma, a partir de imagens em vista dorsal a estrutura foi isolada e seu formato geral foi tentativamente “encaixado” em formas geométricas quando possível, respeitando as variações observadas ao longo das espécies de cada grupo. Em Diplomystidae o *corpus cerebelli* possui as margens anterior, laterais e posterior em formato geral arredondado. Tal característica também foi observado nos estágios iniciais de desenvolvimento em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Por essas razões esse estado foi codificado aqui como plesiomórfico para Siluriformes e na presente análise (estado 0; Fig. 13a). Em *Nematogenys inermis* a margem anterior possui um formato pontiagudo, com as margens laterais retas se afastando da porção medial em sentido posterior, e a margem posterior aproximadamente reta, com certa curvatura, resultando em um formato geral aproximadamente triangular (estado 1; Fig. 13b). Em *Pimelodus ornatus* o *corpus cerebelli* possui aproximadamente retangular, com todas as margens retas e o eixo longitudinal mais alongado (estado 2; Fig. 13c). Em *Helogenes* e *Cetopsidium* o formato geral dessa região é aproximadamente arredondada, porém na margem posterior existem duas reentrâncias laterais, na região de contato entre o *corpus cerebelli* e a *eminentia granularis*. Como esse formato não possui uma correspondência geométrica o estado ficou codificado nominalmente com os nomes genéricos dos dois grupos que o possuem (estado 3; Fig. 13d). Em *Denticetopsis* a margem anterior é pontiaguda, as margens laterais são côncavas se afastando da região medial em sentido posterior, e a margem posterior é arredondada, formato geral se assemelhando a um sino (estado 4; Fig. 13e). Por fim, o *corpus cerebelli* é mais robusto em *Cetopsis* e *Paracetopsis* com a margem anterior arredondada, as margens laterais aproximadamente retas, e a posterior aproximadamente reta, em formato geral de bala (estado 5; Fig. 13f).

162. Formato da margem anterior do *corpus cerebelli* (CI = 100, RI = 100).

0. Arredondado

1. Pontiado

Esse e os próximos dois caracteres são relacionados às margens do *corpus cerebelli*, e apesar do caráter anterior ser relacionado ao formato geral em vista dorsal, as variações demonstradas nesses três caracteres se mostraram independentes do caráter 159. Em

Diplomystidae e nos estágios iniciais observados em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, a margem anterior do *corpus cerebelli* é arredondada, assim como o formato geral, aproximadamente. Esse estado de caráter está presente também em outros grupos de Otophysi (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). Dessa forma, a margem anterior arredondada do *corpus cerebelli* foi considerada aqui como um estado de caráter plesiomórfico em Siluriformes. Apesar da relativa variação encontrada no formato da margem anterior do *corpus cerebelli* entre as espécies de Cetopsidae, esse caráter foi codificado somente em dois padrões gerais que puderam ser interpretados dentro de Helogeninae e Cetopsinae (com exceção de *Denticetopsis*) a margem anterior do *corpus cerebelli* é aproximadamente arredondada (estado 0; Fig. 14a). Entretanto, em *Denticetopsis* e *Cetopsis oliveirai* essa região possui uma angulação pronunciada se assemelhando a uma ponta, aproximadamente (estado 1; Fig. 14b).

163. Intumescência na porção póstero-lateral do *corpus cerebelli* (CI = 100, RI = 100).

0. Ausente

1. Presente

Membros de Siluriformes, geralmente possuem a margem lateral do *corpus cerebelli* reta, sem nenhuma intumescência conspícua ao longo de seu comprimento (estado 0; Fig. 15a) como demonstrado por Pupo (2015). Essa característica está presente na maioria das espécies de Otophysi (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016), e foi observada em Diplomystidae e nos estágios de desenvolvimento iniciais de *Cetopsis gobioides*. Por essas razões esse estado de caráter foi considerado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Não obstante, em Cetopsidae uma intumescência na margem póstero-lateral do *corpus cerebelli*, especificamente na região da *eminencia granularis*, está evidentemente presente (estado 1; Fig. 15b). Essa intumescência modifica a linha aproximadamente reta ao longo do comprimento da margem na região.

164. Formato da margem lateral do *corpus cerebelli* (CI = 50, RI = 81).

0. *Convexa*

1. *Reta*

2. *Côncava*

A margem lateral do *corpus cerebelli* possui algumas modificações dentro de Otophysi (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Albert *et al.*, 1998; Albert, 2001; Pupo, 2015; Pereira & Castro, 2016). Em Siluriformes também existem modificações nessa região entre os diversos grupos componentes. Em Diplomystidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento observados em *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, a margem lateral do *corpus cerebelli* é arredondada (estado 0; Fig. 16a) e, portanto, esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico entre os Siluriformes. Helogeninae e *Cetopsidium* possuem esse mesmo estado de caráter. Em *Cetopsis* e *Paracetopsis* essa região é praticamente reta ao longo de seu comprimento (estado 1; Fig. 16b). E em *Denticetopsis* a margem lateral do *corpus cerebelli* possui uma convexidade entre as porções anterior e posterior (estado 2; Fig. 16c).

165. Formato da margem posterior do *corpus cerebelli* (CI = 100, RI = 100).

0. *Convexa*

1. *Com entalhes laterais*

A maioria das espécies de Siluriformes possuem a margem posterior do *corpus cerebelli* convexa, formando um bojo arredondado aproximadamente na região. Essa característica pode ser observada também em outros grupos de Otophysi (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). Essa característica foi observada em Diplomystidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento de *Cetopsis gobioides*. Portanto, a condição da margem posterior do *corpus cerebelli* convexa foi interpretada aqui como um estado de caráter plesiomórfico para Siluriformes (estado 0; Fig. 17a). Em Cetopsidae, a margem posterior do *corpus cerebelli* é arredondada na região medial, porém possui entalhes conspícuos nas regiões laterais (estado 1; Fig. 17b), nas regiões laterais da *eminencia granularis*.

166. Prolongamento anterior do *corpus cerebelli* (multiestado ordenado) (CI = 80, RI = 91).

- 0. Até a porção medial dos lobos ópticos
- 1. Até a porção anterior dos lobos ópticos
- 2. Até a porção posterior do *telencephalon*
- 3. Até a porção medial do *telencephalon*
- 4. Até a porção anterior do *telencephalon*

Geralmente, em Otophysi (com exceção de Gymnotiformes) o *corpus cerebelli* se estende anteriormente até a porção medial dos lobos ópticos (estado 0; Fig. 18a) (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). Essa característica é também presente em Diplomystidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento de *Cetopsis gobioides*, portanto, esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Em Nematogenyidae o *corpus cerebelli* se alonga até porção anterior dos lobos ópticos (estado 1; Fig. 18b). Helogeninae, *Cetopsidium* e *Denticetopsis* possuem a margem anterior do *corpus cerebelli* atingindo a porção posterior do *telencephalon* (estado 2; Fig. 18c). Por sua vez, *Paracetopsis* e *Cetopsis* possuem um *corpus cerebelli* mais alongado anteriormente, atingindo até a porção medial do *telencephalon* (estado 3; Fig. 18d). Somente em *Cetopsis coecutiens* foi observado um avanço além da região medial do *telencephalon*, atingindo até a porção anterior dessa subdivisão (estado 4; Fig. 18e).

167. Prolongamento posterior do *cerebellum* em relação ao *lobus facialis* (CI = 50, RI = 60).

- 0. sem cobrir
- 1. cobrindo só uma parte
- 2. cobrindo totalmente

Ao longo do desenvolvimento do sistema nervoso central regiões sensoriais medulares (*lobus facialis*, *eminentiagranularis* e *lobus linea lateralis*) possuem completa formação

tardia em relação às demais regiões (Evans, 1952, Brandstätter & Kotrschal, 1990, Barton & Harvey, 2000; Wagner, 2003; Lisney, 2004; Gonzalez et al., 2009). Em estágios iniciais de desenvolvimento a região medular está posteriormente localizada em relação ao *cerebellum* e regiões mais anteriores do *rhombencephalon*. Tal configuração foi observada em estágios iniciais de desenvolvimento de *Diplomystes nahuelbutaensis*, *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Nessas espécies o *lobus facialis* está completamente exposto, posicionado posteriormente a região mais posterior do *corpus cerebelli*. Dessa forma, essa condição foi considerada como um estado plesiomórfico na presente análise (estado 0; Fig. 19a). Não obstante a codificação de Pupo (2015), onde somente considerou a exposição ou não do *lobus facialis*, no presente estudo decidimos utilizar mais estados para contemplar de forma mais satisfatória os padrões observados em Cetopsidae. Em Helogeninae e na maioria de Cetopsinae a porção anterior do *lobus facialis* está sob a porção mais posterior do *cerebellum*, na região da *eminencia granularis* (estado 1; Fig. 19b). A exceção a esse padrão foi observada em *Denticetopsis*, onde o limite anterior do *lobus facialis* está na linha transversal da porção mais posterior do *cerebellum*, na região da *eminencia granularis* (estado 0; Fig. 19a), expondo-o completamente. Entretanto, nos exemplares adultos de *Diplomystes* a região posterior do *corpus cerebelli* cobre totalmente o *lobus facialis* (estado 2; Fig. 19c). Essa condição também é observada em Gymnotiformes e Characiformes (Albert *et al.*, 1998; Albert, 2001; Pereira & Castro, 2016). Pode-se entender que nesse caso específico houve um truncamento no desenvolvimento da região posterior do *corpus cerebelli* na base de Siluriformes, visto que a maioria das espécies possui o *lobus facialis* parcial ou completamente expostos. Somente em alguns grupos não relacionados à Diplomystidae, dentro de Loricariidae, possuem tal prolongamento da região posterior do *corpus cerebelli*, cobrindo-o completamente (Pupo, 2015).

168. *Torus semicircularis* completamente coberto pelo *tectum opticum* (CI = 100, RI = 100).

0. Presente

1. Ausente

Membros de Otophysi, geralmente possuem o *torus semicircularis* completamente coberto pelo *tectum opticum* (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). Essa condição também está presente em Diplomystidae (estado 0; Fig. 20a) e na maioria de Siluriformes (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). A cobertura completa do *torus semicircularis* pelo *tectum opticum* é interpretada como um estado de caráter plesiomórfico em Siluriformes. Entretanto, em Cetopsidae o *tectum opticum* está posicionado a frente do *torus semicircularis*, sem necessariamente cobri-lo inteiramente, se assemelhando a uma tampa semiaberta (estado 1; Fig. 20b).

169. Formato geral do *torus semicircularis* (CI = 100, RI = 100).

0. Arredondado

1. Alongado póstero-lateralmente

O *torus semicircularis* fica sob o *tectum opticum* na maioria de Teleostei (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Ito *et al.*, 2007). Dessa forma, o formato que se observa no *tectum opticum* é o mesmo encontrado no *torus semicircularis*, uma vez que o primeiro é como se fosse uma capa cobrindo o segundo (Albert *et al.*, 1998; Pupo, 2015; Pereira & Castro, 2016). Com isso, os formatos dessas subdivisões são aproximadamente arredondados, como observado em Diplomystidae, ao longo do desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* e na maioria das espécies examinadas aqui. Portanto esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 21a). Entretanto, em *Denticetopsis* o *torus semicircularis* possui um prolongamento póstero-lateral, que o diferencia de todos os demais grupos (estado 1; Fig. 21b).

170. *Habenula* visível em vista dorsal (CI = 100, RI = 100).

0. Ausente

1. Presente

A *habenula* normalmente fica coberta pelos lobos ópticos no teto do *diencephalon* em muitos grupos de Teleostei (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Ito *et al.*, 2007). Em Otophysi a *habenula* também é coberta na maioria dos grupos (Albert *et al.*, 1998; Albert, 2001; Pupo, 2015; Pereira & Castro, 2016). Essa característica está presente em Diplomystidae e ao longo do desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* e, portanto, foi considerada aqui como um estado plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 22a). Entretanto, em Nematogenyidae a *habenula* está exposta anteriormente aos lobos ópticos (estado 1; Fig. 22b). Esse caráter foi mantido na presente análise somente para fins de relacionamentos entre o grupo externo, não interferindo nas relações internas de Cetopsidae.

171. Formato geral do *lobus inferior hypothalami* (CI = 80, RI = 90).

0. Reniforme

1. Elíptico

2. Retangular

Membros de Siluriformes geralmente possuem o *lobus inferior hypothalami* em formato reniforme (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Nesse sentido, a margem medial de cada lobo é formada por uma concavidade medial deixando-a com aspecto de dois bojos, um anterior e um posterior, enquanto que a margem lateral é completamente convexa, gerando o formato reniformes (estado 0; Fig. 23a). Diplomystidae e *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, ao longo de seus desenvolvimentos, possuem esse formato e por essa razão esse estado de caráter foi interpretado como plesiomórfico em Siluriformes. Por outro lado, *Denticetopsis* não possui uma concavidade medial e nem uma convexidade acentuada lateral, tornando o *lobus inferior hypothalami* aproximadamente cilíndrico (estado 1; Fig. 23b). E *Cetopsis*

oliveirai possui um formato aproximadamente retangular com uma leve concavidade na margem lateral (estado 2; Fig. 23c).

172. Posição do *lobus inferior hypothalami* em relação ao *hypothalamus* (CI = 100, RI = 100).

0. Látero-posterior

1. Lateral

Geralmente, em Siluriformes o *lobus inferior hypothalami* está posicionado látero-posteriormente ao *hypothalamus*, onde as margens pósteromediais de cada lobo se aproximam bastante, quase se tocando (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Essa característica também está presente em Diplomystidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento de *Cetopsis gobioides* e, por essa razão, foi considerada aqui como um estado de caráter plesiomórfico dentro de Siluriformes (estado 0; Fig. 24a). Entretanto, em Cetopsidae os lobos do *lobus inferior hypothalami* estão deslocados lateralmente, e as margens pósteromediais de cada lobo estão mais distantes entre si (estado 1; Fig. 24b).

173. Contato entre o *lobus inferior hypothalami* e o *nucleus preglomerulosus lateral* (CI = 100, RI = 100).

0. Ausente

1. Presente

O contato entre o *lobus inferior hypothalami* e o *nucleus preglomerulosus lateral* está presente em quase todos os Siluriformes (estado 1; Fig. 25b) e na maioria dos grupos de Otophysi, exceto em Gymnotiformes (Albert *et al.*, 1998; Albert, 2001; Pupo, 2015; Pereira & Castro, 2016). Apesar disso, em Diplomystidae esse contato não existe, onde entre o *lobus inferior hypothalami* e o *nucleus preglomerulosus lateral* está posicionado o *nucleus preglomerulosus rostral* (estado 0; Fig. 25a). Esse caráter foi mantido aqui para auxiliar nas resoluções entre os terminais do grupo externo e não influenciou as relações internas de Cetopsidae.

174. Formato geral do *hypothalamus* (CI = 100, RI = 100).

0. Semicírculo

1. Cilíndrico

A maioria dos membros de Siluriformes possuem os lobos do *hypothalamus* com um formato aproximadamente de semicírculo, com as margens mediais retas, e as margens laterais convexas (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Diplomystidae possui essa característica, assim como está presente ao longo do desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, invariavelmente. Desta forma, esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 26a). Somente *Cetopsis oliveirai* possui os lobos do *hypothalamus* em formato aproximadamente cilíndrico, onde tanto as margens mediais quanto as margens laterais são retas com as margens anterior e posterior arredondadas (estado 1; Fig. 26b).

175. Formato geral do *nucleus preglomerulosus lateral* (CI = 60, RI = 91).

0. Arredondado

1. Arredondado com entalhe medial

2. Cilíndrico

Em Otophysi o *nucleus preglomerulosus lateral* geralmente possui formato arredondado (Striedter, 1992; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998). Essa característica também pôde ser observada em Diplomystidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, e foi aqui determinada como um estado plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 27a). Entretanto, Helogeninae possui um entalhe medial no *nucleus preglomerulosus lateral* que pode ser visualizado conspicuamente em vista ventral (estado 1; Fig. 27b). Por fim, *Cetopsis oliveirai* possui reduções anterior e posterior e o *nucleus preglomerulosus lateral* adquiriu formato aproximadamente cilíndrico, com o maior eixo deslocado transversalmente (estado 2; Fig. 27c).

176. Subdivisão sobre o *nucleus preglomerulosus lateral* (CI = 100, RI = 100).

0. Ausente

1. Presente

Membros de Siluriformes geralmente não possuem subdivisões no *nucleus preglomerulosus lateral*, como foi observado em Diplomystidae e ao longo do desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Tal característica foi interpretada aqui como um estado de caráter plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 28a). Entretanto, em espécies de *Paracetopsis* foram observadas subdivisões ao longo de todo o eixo transversal no *nucleus preglomerulosus lateral* (estado 1; Fig. 28b).

177. Posição do *nucleus preglomerulosus lateral* em relação ao *hypothalamus* (CI = 50, RI = 0).

0. No limite anterior

1. Ultrapassando o limite anterior

A posição do *nucleus preglomerulosus lateral* foi codificada em dois principais padrões encontrados entre as espécies examinadas aqui. Em Diplomystidae, Nematogenyidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento de *Cetopsis gobioides*, a margem anterior do *nucleus preglomerulosus lateral* está posicionada na mesma linha transversal em relação à margem anterior do *hypothalamus* (estado 0; Fig. 29a). Por isso, esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes. Por sua vez, em Cetopsidae todas as espécies possuem a margem anterior do *nucleus preglomerulosus lateral* ultrapassando a linha transversal em relação à margem anterior do *hypothalamus* (estado 1; Fig. 29b).

178. Posição do *nucleus preglomerulosus lateral* em relação a margem posterior do *telencephalon* (CI = 50, RI = 50).

0. Posterior

1. Abaixo

A margem anterior do *nucleus preglomerulosus lateral* está posicionada posteriormente a linha transversal da margem posterior do *telencephalon* em Diplomystidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento de *Cetopsis gobioides* (estado 0; Fig. 30a). Tal característica foi interpretada aqui como um estado de caráter plesiomórfico em Siluriformes. Em Cetopsidae somente *Paracetopsis* possui o mesmo estado de caráter. As demais espécies da família possuem a margem anterior do *nucleus preglomerulosus lateral* posicionada abaixo da margem posterior do *telencephalon* (estado 1; Fig. 30b).

179. *Nucleus preglomerulosus rostral* conspicuamente visível em vista lateral (CI = 100, RI = 100).

0. Presente

1. Ausente

Dentro de Otophysi o *nucleus preglomerulosus rostral* está presente em todos os seus grupos componentes (Maler, 1991; Striedter, 1992; Wulliman & Meyer, 1993). Entretanto, essa região só é completamente evidente em Gymnotiformes através de análises de morfologia externa. Em Siluriformes essa subdivisão somente foi observada pela morfologia externa em Diplomystidae, e conseqüentemente esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico para Suiluriformes (estado 0; Fig. 31a). Em todas as demais espécies examinadas aqui não foi possível observar essa subdivisão (estado 1; Fig. 31b). Esse caráter foi mantido aqui somente para fins de anatomia comparada e posicionamento dos grupos externos em relação aos demais grupos, portanto não interferiu em nada as relações internas de Cetopsidae.

180. Formato geral da *hypophysis* (CI = 100, RI = 100).

0. Arredondada

1. Retangular

Geralmente, em Siluriformes a *hypophysis* possui formato arredondado invariavelmente (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Essa característica foi observada na maioria das espécies examinadas aqui, e esse estado de caráter foi considerado plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 32a). Entretanto, um formato aproximadamente retangular, com o eixo principal posicionado longitudinal, foi observado em *Noturus flavus* (estado 1; Fig. 32b). Esse caráter foi utilizado aqui somente para fins de anatomia comparada e auxiliar nas relações entre as espécies do grupo externo, portanto não teve influência direta nas relações internas de Cetopsidae.

181. Largura equivalente entre as porções anterior e posterior do *telencephalon* (CI = 33, RI = 85).

0. Presente

1. Ausente

O *telencephalon* possui muitas modificações em peixes, de forma geral (Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Albert, 2001; Northcutt, 2009; Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015; Pereira & Castro, 2016). Entretanto, aqui foram codificados dois padrões somente em relação a largura entre as porções anterior e posterior do *telencephalon*. Em Diplomystidae e nos estágios iniciais de desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, o *telencephalon* possui um formato aproximadamente cilíndrico, com as margens anterior e posterior arredondadas e com a mesma largura, em vista dorsal (estado 0; Fig. 33a). Esse estado de caráter foi, portanto, considerado como plesiomórfico na presente análise. Em *Denticetopsis*, *Paracetopsis* e *Cetopsis*, com exceção de *Cetopsis coecutiens* e *Cetopsis plumbea*, o *telencephalon* possui um formato aproximadamente triangular, com a porção anterior mais estreita que a posterior e com as margens anterior e posterior arredondadas (estado 1; Fig. 33b).

182. Entalhe conspícuo na margem lateral do *telencephalon* (CI = 50, RI = 50).

0. Ausente

1. Presente

Não obstante as possíveis curvaturas presentes no *telencephalon* de Siluriformes, a maioria dessas espécies não possui nenhum entalhe conspícuo ao longo de sua margem lateral (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Essa característica foi observada em Diplomystidae e ao longo do desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*. Portanto, esse estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 34a). Entretanto, em Helogeninae e *Paracetopsis bleekeri* um entalhe na margem lateral do *telencephalon* está conspicuamente presente (estado 1; Fig. 34b).

183. Posição do entalhe na margem lateral do *telencephalon* (CI = 100, RI = 100).

0. Pósterio-lateral

1. Ântero-lateral

Em complemento ao caráter anterior duas possíveis codificações foram feitas entre as espécies que possuem o entalhe na margem lateral do *telencephalon*. Em Helogeninae, tal entalhe está localizado na porção pósterio-lateral (estado 0; Fig. 35a), enquanto que em *Paracetopsis bleekeri* na porção ântero-lateral do *telencephalon* (estado 1; Fig. 35b). Todas as demais espécies examinadas aqui, incluindo as espécies do grupo externo, foram codificadas como inaplicável para esse caráter.

184. Formato geral do *bulbus olfactorius* (CI = 100, RI = 100).

0. Arredondado

1. Retangular

Geralmente as espécies de Otophysi possuem um formato aproximadamente arredondado no *bulbus olfactorius* (Brandstätter & Kotschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). O formato geral do *bulbus olfactorius*

normalmente não possui grandes modificações em Siluriformes (Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Entretanto, dois padrões puderam ser codificados entre as espécies examinadas aqui. Em Diplomystidae e na maioria das espécies, incluindo os estágios de desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides*, o *bulbus olfactorius* é aproximadamente arredondado. Tal estado de caráter foi interpretado aqui como plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 36a). Entretanto, *Cetopsis oliveirai* possui o *bulbus olfactorius* com um formato aproximadamente retangular, com o maior eixo em posição longitudinal (estado 1; fig. 36b).

185. *Nervus opticus* (CI = 100, RI = 100).

0. Presente

1. Ausente

O *nervus olfactorius* está presente na maioria dos vertebrados (Donkelaar & Nieuwenhuys, 1998). Além disso, esse nervo está presente em Dilomystidae e, portanto, esse estado de caráter foi considerado aqui como plesiomórfico para Siluriformes (estado 0; Fig. 37a). Em *Cetopsis oliveirai* esse nervo não foi observado em nenhum dos exemplares, sendo considerado um estado derivado desse caráter (estado 1; Fig. 37b).

186. Espessura do *nervus opticus* maior que a do *tractus olfactorius* (CI = 100, RI = 100).

0. Presente

1. Ausente

Uma maior espessura do *nervus opticus* em relação a do *tractus olfactorius* é comumente encontrado em Siluriformes (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Em outros grupos de Otophysi esse mesmo padrão pode ser observado (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). No presente estudo foi observado que o *nervus opticus* possui maior espessura em relação a do *tractus olfactorius* em Diplomystidae, e esse estado de caráter foi interpretado como plesiomórfico (estado 0; Fig. 38a). Em Cetopsidae essa

relação é oposta, onde a espessura do *tractus olfactorius* é maior em relação a do *nervus opticus* (estado 1; Fig. 38b). Tal característica foi observada desde os estágios iniciais de desenvolvimento tanto em *Helogenes marmoratus* como em *Cetopsis gobioides*.

187. Órgão olfatório expandido (CI = 100, RI = 100).

0. Ausente

1. Presente

O órgão olfatório ou roseta olfatória possui variações de tamanho que foram observadas entre os táxons analisados na presente análise. Em Diplomystidae e na maioria dos grupos de Siluriformes o órgão olfatório é relativamente reduzido (Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pupo, 2011; Abrahão, 2013; Rosa, 2015; Pupo, 2015). Esse padrão também pode ser observado em outros grupos de Otophysi (Brandstätter & Kotrschal, 1990; Albert *et al.*, 1998; Meek & Nieuwenhuys, 1998; Pereira & Castro, 2016). Portanto, por essas razões um órgão olfatório não expandido foi codificado como plesiomórfico em Siluriformes (estado 0; Fig. 39a). Em Siluriformes um órgão olfatório expandido está presente em grupos não necessariamente relacionados (Pupo, 2015). Em Cetopsinae essa estrutura é bastante expandida (estado 1; Fig. 39b).

188. Formato do órgão olfatório (CI = 50, RI = 60).

0. Oval

1. Elíptico

2. Alongado

O formato do órgão olfatório foi observado e codificado a partir de imagens em vista dorsal de todas as espécies analisadas na presente análise. Essa estrutura pode se apresentar de várias formas entre os grupos de Siluriformes (Pupo, 2015). Entretanto, aqui só foram observadas três modificações que puderam ser codificadas. Em Diplomystidae o órgão olfatório é ovalado com a porção posterior mais ampla que a anterior. Devido ao fato de Diplomystidae possuir esse padrão, esse estado foi considerado plesiomórfico na presente análise (estado 0; Fig. 40a). Cetopsidae possui o órgão olfatório com formato

elíptico (estado 1; Fig. 40b). Mais um estado foi adicionado para contemplar o formato observado em *Pimelodus ornatus* e ajudar nas relações entre os grupos externos. Essa decisão não alterou em nada as relações do grupo interno. Em *Pimelodus ornatus* o órgão olfatório possui um formato alongado em formato de pena, com muitas lamelas ao longo de seu comprimento (estado 2; Fig. 40c).

ÁRVORES FILOGENÉTICAS DE DADOS MORFOLÓGICOS

Os 127 caracteres morfológicos descritos por de Pinna *et al.* (2007) foram reanalisados com a inserção de novos terminais, totalizando 40 táxons terminais. Posteriormente, foram inseridos mais 15 caracteres contínuos, derivados de contagens de estruturas ósseas, que foram inseridos na matriz previamente elaborada. Com isso, praticamente os mesmos parâmetros de buscas foram utilizados com as duas matrizes em separado e concatenadas (*Traditional Search*, 5000 replicas, 100 trees to save per replication). Os caracteres previamente ordenados por de Pinna *et al.* (2007) foram mantidos com a mesma configuração. Somando-se a isso, foram testados diferentes valores de k com esses conjuntos de dados (Apêndice 7). Todas as diferentes abordagens resultaram em quatro árvores distintas, quando analisados somente os dados discretos de osteologia (Figs. 41-44). As quatro árvores corroboraram a família Cetopsidae como um grupo monofilético. Com exceção da árvore com $k = 0.1$, todas as árvores corroboraram os gêneros como grupos monofiléticos. De forma geral, a conformação entre os gêneros se manteve com *Helogenes* (Helogeninae) como grupo-irmão dos demais cetopsídeos (Cetopsinae), seguido de *Cetopsidium*, *Denticetopsis*, *Paracetopsis* e *Cetopsis*: (*Helogenes* (*Cetopsidium* (*Denticetopsis* (*Paracetopsis* + *Cetopsis*)))). Somente na árvore com $k = 0.1$ *Cetopsis oliveirai* é grupo-irmão dos demais gêneros de Cetopsinae, *Cetopsidium* é grupo-irmão de *Denticetopsis* e esse clado grupo-irmão de *Paracetopsis* e *Cetopsis*: (*Helogenes* (*C. oliveirai* ((*Cetopsidium* + *Denticetopsis*) (*Paracetopsis* + *Cetopsis*)))) (Fig. 42). Para os dados osteológicos discretos combinados com os contínuos também resultaram em quatro árvores distintas, corroborando igualmente Cetopsidae e seus gêneros como grupos monofiléticos, além da mesma configuração da maioria das árvores encontradas acima (Figs. 45-48). As árvores com $k = 0.5$ e 0.1 posicionaram *C.*

oliveirai como grupo-irmão dos demais Cetopsinae (Fig. 46), e as com $k = 1$ (Fig. 47) recuperaram as mesmas relações entre os gêneros que as árvores de $k = 0.1$ com dados discretos somente.

Os 41 caracteres discretos da morfologia externa do sistema nervoso central descritos aqui para 34 táxons terminais, foram inicialmente analisados como um conjunto de dados separado. Posteriormente, foram adicionados mais sete caracteres contínuos derivados do cálculo de volume das principais regiões do sistema nervoso central. A metodologia para encontrar as árvores mais parcimoniosas utilizada em ambas as análises foi por meio de buscas tradicionais, com 1000 réplicas, retendo 50 árvores por replicação (*Traditional Search, 1000 replicas, 50 trees to save per replication*). Alguns caracteres foram ordenados conforme observado nas séries de desenvolvimento de *Helogenes marmoratus* e *Cetopsis gobioides* (ver descrição de caracteres e Tabela 6). Diferentes valores de k também foram testados com esse conjunto de dados (Apêndice 7). Para as análises com caracteres discretos a família Cetopsidae e todos os gêneros (com exceção de *Cetopsidium*) foram corroborados como grupos monofiléticos com e sem pesagem diferencial (Fig. 49). Já nas análises combinadas com dados discretos e contínuos de neuroanatomia, *Cetopsidium* foi corroborado como um grupo monofilético, assim como os demais gêneros de Cetopsidae, com e sem pesagens diferenciais: (*Helogenes (Cetopsidium (Denticetopsis (Paracetopsis + Cetopsis)))*) (Figs. 50-51).

Por fim, todos os 191 caracteres morfológicos dos 40 táxons terminais foram concatenados em uma única matriz e analisados através de buscas tradicionais com 5000 réplicas, retendo 50 árvores por replicação (*Traditional Search, 5000 replicas, 50 trees to save per replication*). Os mesmos caracteres mencionados acima foram mantidos como aditivos. Além disso, diferentes valores de k também foram testados com esses dados concatenados (Apêndice 7). As pesagens diferenciais resultaram em três árvores distintas. Nas três árvores Cetopsidae e todos seus gêneros componentes foram corroborados como grupos monofiléticos. Além disso, em todas as três árvores as mesmas relações intrafamiliares foram recuperadas, com *Helogenes* grupo-irmão dos demais Cetopsidae, e dentro de Cetopsinae o gênero *Cetopsidium* é grupo-irmão dos demais gêneros, seguido por *Denticetopsis*, *Paracetopsis* e *Cetopsis*: (*Helogenes (Cetopsidium (Denticetopsis (Paracetopsis + Cetopsis)))*). Somente foram observadas alterações intragenéricas entre as três árvores distintas (Figs. 52-54).

ÁRVORES FILOGENÉTICAS DE DADOS MOLECULARES

A matriz concatenada de sequências dos três genes mitocondriais foi composta por 25 táxons terminais e 2410 pares de bases depois do alinhamento (589 para o 16S, 671 para o COI, e 1150 para o Cytb). Desse total, 1179 foram considerados invariáveis, 1080 foram considerados variáveis, e 698 foram considerados parcimoniosamente informativos. O índice Iss indicou que as sequências não estavam saturadas, considerando que o índice Iss.c possui maior valor que o Iss. A matrix concatenada foi particionada por gene e posição de códons (exceto o 16S) em 7 seções. O esquema de partições consistiu em 5 sub-amostras e 198 parâmetros. Essas informações sobre cada modelo para cada partição que foi analisada pelo *PartitionFinder* e estão disponíveis na Tabela 3.

Apesar da amostragem a nível específico ter sido baixa, suportes estatísticos altos demonstraram que Cetopsidae é um grupo monofilético com os dados das sequências de genes mitocondriais nas análises de Inferência Bayesiana (BI). Suportes estatísticos que sustentam Cetopsidae e a maioria de seus gêneros como um grupo monofilético foram observados com altos valores nas análises de Inferência Bayesiana (BI) (1.00 para Cetopsidae; 1.00 para *Helogenes* (subfamília Helogeninae); 1.00 para *Cetopsidium*; 1.00 para *Denticetopsis*; 1.00 para *Paracetopsis*) (Fig. 55). Dessa forma, as relações internas de Cetopsidae se aproximam da maioria das encontradas anteriormente com outros métodos utilizados, onde *Helogenes* é grupo-irmão dos demais Cetopsidae, e *Cetopsidium* é o grupo-irmão dos demais gêneros de Cetopsinae, seguido de *Cetopsis oliveirai*, *Denticetopsis* e um clado composto por *Cetopsis* parafilético contendo *Paracetopsis* como um clado monofilético dentro: (*Helogenes* (*Cetopsidium* (*Cetopsis oliveirai* (*Denticetopsis* (*Cetopsis*, *Paracetopsis*))))).

ÁRVORES FILOGENÉTICAS DE DADOS COMBINADOS

As análises combinadas dos conjuntos de dados morfológicos e moleculares consistiram em 42 táxons terminais e 2601 caracteres. As análises de Máxima Parcimônia (MP) com pesos iguais, e interpretando *gaps* tanto como *missing data* ou como um estado

adicional, resultaram em três árvores com (CI = 0.617, RI = 0.627). As três árvores resultantes são completamente resolvidas. Entretanto, a árvore de consenso estrito possui somente uma politomia em um grupo de espécies de *Cetopsis* (Fig. 56). Todas as árvores recuperadas corroboram Cetopsidae como um grupo monofilético. Além disso, elas possuem as mesmas relações intrafamiliares, com Helogeninae como grupo-irmão dos demais cetopsídeos, e dentro de Cetopsinae *Denticetopsis* como grupo-irmão dos demais gêneros, seguido por *Cetopsidium*, *Paracetopsis* e *Cetopsis*: (*Helogenes* (*Denticetopsis* (*Cetopsidium* (*Paracetopsis* + *Cetopsis*)))). Entretanto, em uma análise reduzida utilizando somente os terminais que possuem todos os conjuntos de dados disponíveis, as relações intrafamiliares encontradas foram sensivelmente diferentes. Nessa análise os dados combinados consistiram em 22 táxons terminais e 2601 caracteres. A análise de Máxima Parcimônia (MP) com pesos iguais, e interpretando *gaps* tanto como *missing data* ou como um estado adicional, resultou em uma única árvore, totalmente resolvida (CI = 0.895, RI = 0.929) (Fig. 57). Nessa topologia Helogeninae se mantém como grupo-irmão de todos os Cetopsinae, com *Cetopsidium* como grupo-irmão de todos os gêneros da subfamília, seguido de *Denticetopsis*, *Cetopsis oliveirai*, *Paracetopsis* e *Cetopsis*: (*Helogenes* (*Cetopsidium* (*Denticetopsis* (*Cetopsis oliveirai* (*Paracetopsis* + *Cetopsis*)))))).

As análises de Inferência Bayesiana (BI) resultaram em uma árvore quase completamente resolvida. Assim como nas análises anteriores a topologia encontrada corroborou Cetopsidae como um grupo monofilético (Probabilidade Posterior = 1.00). Com exceção de *Cetopsis*, todos os gêneros da família como grupos monofiléticos possuem um alto suporte estatístico (1.00 para *Helogenes*, 1.00 para *Cetopsidium*; 1.00 para *Denticetopsis* e 1.00 para *Paracetopsis*) (Fig. 58). Na árvore de maior valor bayesiano *Helogenes* é grupo-irmão dos demais Cetopsidae, e dentro de Cetopsinae *Cetopsidium* é grupo-irmão dos demais gêneros, seguido por *Denticetopsis* e *Cetopsis* + *Paracetopsis*: (*Helogenes* (*Cetopsidium* (*Denticetopsis* (*Paracetopsis*, *Cetopsis*)))). Análises reduzidas utilizando somente os terminais com todos os conjuntos de dados também foram realizadas. Praticamente as mesmas relações da análise anterior foram recuperadas, com Cetopsidae, suas respectivas subfamílias e os gêneros como grupos monofiléticos, com exceção à *Cetopsis* parafilético contendo *Paracetopsis* (Fig. 59).

DISCUSSÃO

CETOPSIDAE COMO GRUPO MONOFILÉTICO

Cetopsidae foi primeiramente erigido por Bleeker (1958), originalmente denominada de Cetopsini no clado A dentro da subfamília Silurichthyoidei, com todas as espécies alocadas em *Cetopsis*. Já Helogenidae foi primeiramente proposta por Regan (1911), onde incluía espécies alocadas em *Helogenes*. Algumas propostas de relacionamentos com as duas famílias foram feitas (Günther, 1864; Eigenmann & Eigenmann, 1890; Regan, 1911; Eigenmann, 1912; Miranda Ribeiro, 1912; Jordan, 1923; Gosline, 1945; Greenwood *et al.*, 1966; Chardon, 1968) mas somente Dahl (1960) sugeriu que Cetopsidae e Helogenidae poderiam ser proximamente relacionadas, principalmente com base na ausência da nadadeira adiposa. Cetopsidae como um grupo monofilético foi proposto por de Pinna & Vari (1995) com base em nove sinapomorfias relacionadas ao complexo esquelético. Tal proposta foi posteriormente corroborada em um estudo amplo contendo todos os gêneros após uma extensa revisão do grupo (Vari *et al.*, 2005; de Pinna *et al.*, 2007).

No presente estudo, resultados provenientes de todas as análises dos conjuntos de dados morfológicos (osteologia, morfologia externa e neuroanatomia; com e sem pesagens diferenciais) e de sequências de genes mitocondriais (16S, COI e Cytb; BI e MP) corroboram a família Cetopsidae como um grupo monofilético. Com isso, 63 sinapomorfias de sequências de genes mitocondriais e 30 sinapomorfias morfológicas (Caracteres 2, 15, 22, 23, 24, 25, 91, 94, 100 de Pinna *et al.* (2007); e Caracteres 125, 127, 128, 129, 130, 137, 138, 139, 141, 146, 149, 153, 157, 158, 159, 160, 163, 165, 168, 172 e 186) sustentam Cetopsidae como um grupo monofilético nas análises de Máxima Parcimônia (Fig. 56-57). O mesmo resultado é fortemente corroborado nas análises de Inferência Bayesiana, com probabilidade posterior de 1.00 (Fig. 58-59).

Cetopsidae como um grupo monofilético foi corroborado em hipóteses prévias de estudos com base em dados morfológicos e moleculares (de Pinna, 1993; 1998; Britto, 2002; Diogo, 2005; Diogo *et al.*, 2005, Sullivan *et al.*, 2006; de Pinna *et al.*, 2007) (Apêndice 8). Entretanto, propostas com dados morfológicos (Mo, 1991) e moleculares (Hardman, 2005) não recuperaram a mesma relação (Apêndice 9).

Apesar do trabalho de Mo (1991) ter sido um importante marco para a sistemática filogenética de Siluriformes e possuir uma grande quantidade de informações relevantes, ele apresenta uma série de problemas metodológicos que incluem: falta de detalhamento sobre as implementações feitas durante as buscas das árvores mais parcimoniosas; esquema de pesagem arbitrário empregado para uma “melhor resolução” resultando em agrupamentos incompatíveis com as árvores não pesadas; e dependência excessiva e injustificada da naturalidade das famílias utilizadas como terminais (de Pinna & Ferraris, 1992; Ng, 2004). Nesse trabalho Cetopsidae (= Cetopsinae) não é um grupo monofilético, com *Hemicetopsis* (= *Cetopsis*) e o restante dos Cetopsinae em ramos sucessivos na base do cladograma de Siluriformes e Helogeneidae (= Helogeninae) como grupo-irmão dos demais Siluriformes não-diplomistídeos. Tais resultados são provavelmente espúrios e podem ser explicados pela construção equivocada de alguns caracteres, que não obedeceram à princípios fundamentais de não redundância e exclusividade, e pela quantidade restrita de táxons terminais examinados, que podem ter acarretado em codificações errôneas. Interpretações equivocadas de sinapomorfias de alguns caracteres incluem, por exemplo, a relação entre o hiomandibular, quadrado e o metapterigóide. Claramente existem dois caracteres independentes que deveriam ter sido interpretados como unidades separadas. Além disso, Cetopsidae possui uma junta sobreposta entre a hiomandíbula e o metapterigóide sem a formação de uma sutura verdadeira, como notado por de Pinna (1993). Além disso, a utilização de terminais com acúmulo de modificações no esqueleto também contribuiu para o não-monofiletismo de Cetopsidae. Isso fica evidente em caracteres como a ausência da fontanela anterior, o alargamento abrupto da porção posterior do 3º faringobranquial, e o formato do primeiro centro vertebral, características que são especializações de *Cetopsis coecutiens* (de Pinna *et al.*, 2007), espécie que foi utilizada nesse estudo. Tais interpretações errôneas das sinapomorfias dos táxons utilizados resultaram em ramos subsequentes na árvore de consenso de Mo (1991), não recuperando nem mesmo Cetopsinae (Apêndice 9).

Os resultados obtidos por Hardman (2005) não recuperaram Cetopsidae como um grupo monofilético, posicionando Helogeninae na base de seu cladograma logo após Diplomystidae, e Cetopsinae num clado composto por Trichomycteridae e Callichthyidae, como grupo-irmão de Plotosidae (Apêndice 9). Evidentemente tais relações não fazem nenhum sentido do ponto de vista morfológico. Com exceção das primeiras propostas filogenéticas que relacionaram Cetopsidae com Trichomycteridae,

estudos de anatomia comparada e cladísticos modernos não recuperam tais relações. A utilização de somente sequências do gene mitocondrial Cytb para resoluções filogenéticas apresenta algumas limitações, como: problemas com a composição de bases, ocasionando em resultados enviesados; saturação nas posições de substituição do terceiro códon; taxas de heterogeneidade entre as linhagens; conservação de resíduos de aminoácidos; e informações em escalas de tempo recentes ± 10 a 15 m.a. (Graybeal, 1993; Meyer, 1994; Naylor et al., 1995; Griffiths, 1997; López et al., 2000; Lovejoy and Collette, 2001). Muito provavelmente tais problemas metodológicos/operacionais explicam o não monofiletismo artificial da família Cetopsidae.

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DAS SUBFAMÍLIAS HELOGENINAE E CETOPSINAE

Helogeninae foi primeiramente proposta por de Pinna & Vari (1995), compreendendo as espécies do gênero *Helogenes*. Por sua vez, Cetopsinae foi utilizada por Eigenmann & Eigenmann (1890), Regan (1911) e Miranda Ribeiro (1912), porém como uma subfamília de Trichomycteridae. Cetopsinae, como uma subfamília de Cetopsidae, também foi primeiramente proposta por de Pinna & Vari (1995). Nesse último estudo, as duas subfamílias foram propostas como grupos monofiléticos, e tais hipóteses foram posteriormente corroboradas por de Pinna *et al.* (2007).

Essa conformação também foi corroborada aqui a partir de todos os conjuntos de dados morfológicos e moleculares, e em todas as abordagens exploradas (diferentes metodologias de buscas e pesagens diferenciais). Helogeninae foi originalmente proposta com o suporte de oito sinapomorfias (de Pinna & Vari, 1995) e posteriormente corroborada com 18 (de Pinna *et al.*, 2007). Aqui Helogeninae foi recuperada como um grupo monofilético nas análises de Máxima Parcimônia, sendo suportada por 25 sinapomorfias morfológicas (Caracteres 6, 8, 9, 24, 31, 34, 47, 49, 63, 64, 67, 68, 92, 93, 105, 106 de Pinna *et al.* (2007); e Caracteres 125, 127, 128, 130, 131, 133, 137, 175 e 182) (Figs. 57-58). Essa proposta também é recuperada com alto suporte estatístico pelas análises de Inferência Bayesiana (1.00) (Figs. 58-59). Por sua vez, Cetopsinae, como subfamília de Cetopsidae, foi originalmente proposta com sete sinapomorfias (de Pinna & Vari, 1995), e recuperada posteriormente com 16 (de Pinna *et al.*, 2007). Nas análises

de Máxima Parcimônia realizadas no presente estudo, a subfamília Cetopsinae foi corroborada como um grupo monofilético dentro de Cetopsidae e é sustentada por 35 sinapomorfias de sequências de genes mitocondriais e 18 caracteres morfológicos (Caracteres 4, 7, 16, 17, 21, 39, 52, 82, 102, 110, 112, 115, 117 e 122 (de Pinna *et al.*, 2007); e Caracteres 140, 141, 156 e 187) (Figs. 57-58). Tal proposta também foi corroborada a partir das análises de Inferência Bayesiana com alto suporte estatístico (1.00) (Figs. 58-59). Nos estudos prévios de de Pinna (1993; 1998), Britto (2002), Diogo (2005), Diogo *et al.* (2005) e Sullivan *et al.* (2006) as duas subfamílias também foram recuperadas como grupos monofiléticos dentro de Cetopsidae. Somente em Mo (1991) Cetopsidae (= Cetopsinae) não é corroborada como um grupo monofilético, como discutido acima.

Cetopsinae é composta pelos gêneros *Cetopsidium*, *Denticetopsis*, *Paracetopsis* e *Cetopsis*, com *Cetopsidium* como grupo-irmão de todos os outros gêneros em ramos subsequentes (Vari *et al.*, 2005; de Pinna *et al.*, 2007). As árvores resultantes das diferentes análises realizadas aqui resultaram em árvores parcialmente discordantes sobre as relações internas de Cetopsinae. Apesar da maioria das análises corroborarem todos os gêneros como grupos monofiléticos, algumas não recuperaram *Cetopsis* como tal (Figs. 41-59). A única exceção foi observada nas análises com os dados de neuroanatomia discretos, onde *Cetopsidium* não foi recuperado como um grupo monofilético. Entretanto, o gênero novamente se tornou monofilético quando os caracteres neuroanatômicos contínuos relacionados ao volume das regiões encefálicas foram adicionados. A maioria dos caracteres morfológicos exibem variações quantitativas em que condições intermediárias nem sempre são facilmente perceptíveis e definidas de forma categórica. Para suprir a necessidade de uso de tais caracteres, implementações de dados contínuos em análises filogenéticas são mais fidedignas conceitualmente, além de aumentar o suporte de clados (Goloboff *et al.*, 2006). Os caracteres contínuos possuem sinal filogenético relevante para análises filogenéticas, principalmente em níveis menos inclusivos, auxiliando nas resoluções interespecíficas (Goloboff *et al.*, 2006; Ferrer *et al.*, 2014).

Cetopsidium foi originalmente proposto por Vari *et al.* (2005) e corroborado posteriormente como um grupo monofilético com quatro sinapomorfias em de Pinna *et al.* (2007). Aqui, a partir das análises com as diferentes partições de dados, o gênero

também foi recuperado como um grupo monofilético nas análises de Máxima Parcimônia, contendo 51 sinapomorfias de sequências de genes mitocondriais e oito caracteres morfológicos (Caracteres 65, 91, 94, 100, 104, 121 e 127 (de Pinna *et al.*, 2007); e Caráter 146) (Figs. 56-57). Nas análises de Inferência Bayesiana com os dados combinados o gênero também é corroborado como um grupo monofilético com alto suporte estatístico (1.00) (Figs. 58-59). *Denticetopsis* foi originalmente proposto por Ferraris (2006) para incluir apenas duas espécies e recuperado posteriormente como um grupo monofilético mais amplo, suportado por 10 sinapomorfias (de Pinna *et al.*, 2007). No presente estudo *Denticetopsis* foi recuperado como um grupo monofilético a partir de oito sinapomorfias morfológicas (Caracteres 10, 19, 41, 43, 66, 80, 111 e 116 (de Pinna *et al.*, 2007) nas análises de Máxima Parcimônia (Figs. 56-57). Tal proposta também foi corroborada pelas análises de Inferência Bayesiana com alto suporte estatístico (1.00) (Figs. 58-59). Por fim, o gênero *Paracetopsis* Bleeker (1862), foi corroborado como um grupo monofilético em de Pinna *et al.* (2007). A partir de todos os dados analisados aqui por Máxima Parcimônia, o gênero também é um grupo monofilético com 17 sinapomorfias morfológicas (Caracteres 28, 35, 36, 46, 53, 54, 57, 59, 90, 96, 123 (de Pinna *et al.*, 2007), e Caracteres 148, 150, 176 e 178) (Figs. 56-57). Nas análises de Inferência Bayesiana o gênero é monofilético com alto suporte estatístico (1.00) (Figs. 58-59).

O gênero *Cetopsis* foi originalmente proposto por Spix & Agassiz (1829) e recuperado como um grupo monofilético posteriormente por de Pinna *et al.* (2007). Nessa ocasião esses autores encontraram seis sinapomorfias para o gênero. *Cetopsis* foi corroborado como um grupo monofilético nas análises utilizando dados de osteologia, neuroanatomia e morfologia externa no presente estudo. Entretanto, nas análises de Máxima Parcimônia com todos os terminais incluídos, *Cetopsis* é parafilético (Fig. 56). Já nas análises de Máxima Parcimônia reduzida com apenas os terminais com dados completos para todos os conjuntos de dados, somente *Cetopsis oliveirai* está fora do clado incluindo os outros *Cetopsis*, seguido de *Paracetopsis* e *Cetopsis* em ramos subsequentes (Fig. 57). Na Inferência Bayesiana, tanto nas análises com todos os terminais incluídos como nas reduzidas com somente os terminais com todos os conjuntos de dados, *Cetopsis* também é parafilético (Figs. 58-59).

De forma geral, nas análises com dados morfológicos (combinados ou não) as relações internas de Cetopsinae são as mesmas propostas por de Pinna *et al.* (2007).

Exceções a isso foram somente encontradas quando utilizados métodos de pesagem diferencial com fortes funções de concavidade (*i.e.* $k \leq 1$). Nesses casos, além de modificações nas relações internas de *Cetopsis*, *Cetopsis oliveirai* se posicionou fora do gênero, como grupo-irmão da tribo Cetopsini (*sensu* de Pinna *et al.*, 2007). Apesar do elevado número de caracteres compartilhados por *Cetopsis oliveirai* e os demais *Cetopsis*, em especial no clado composto por *Cetopsis parma*, *Cetopsis candiru* e *Cetopsis coecutiens*, tal fenômeno pode ser explicado pela série de caracteres compartilhados com táxons localizados na base do cladograma de Cetopsidae que a primeira espécie possui. A grande maioria desses estados de caráter são reversões no cladograma proposto por de Pinna *et al.* (2007), que estão intimamente relacionados com as características pedomórficas da espécie. *Cetopsis oliveirai* possui o teto do crânio com uma ampla fontanela e consequente grande separação dos ramos do sistema de canais laterosensoriais e não possui o *adductor mandibulae* nem o *levator arcus palatini* hipertrofiados como observado nas demais espécies de *Cetopsis*. Tais estados de caráter estão presentes muitas vezes em Helogeninae e no grupo-externo, resultando na atração desse ramo para fora de *Cetopsis*.

Além disso, nas análises combinadas de Máxima Parcimônia e Inferência Bayesiana (dados morfológicos e moleculares com todos os terminais e reduzidas sem os terminais com *missing data*), *Cetopsis oliveirai* também é grupo-irmão das demais espécies da tribo Cetopsini. Essa espécie possui uma série de autapomorfias morfológicas e de genes mitocondriais. Esse acúmulo de caracteres em *Cetopsis oliveirai* pode ter influência nos resultados obtidos das análises combinadas devido ao comprimento de seu ramo. Ramos muito longos podem causar ruídos durante as análises acarretando em topologias equivocadas (Felsenstein, 1978; Huelsenbeck, 1995; Parks & Goldman, 2014). Análises de distância demonstram que os dados de sequências de genes de *Cetopsis oliveirai* possuem comportamento totalmente distintos de seus congêneres (Fig. 60). Portanto, tais topologias podem estar ligadas a diferentes fatores que devem ser levados em consideração, como: comportamento conhecido dos genes mitocondriais, que resgatam, em sua maioria, informações em escalas de tempo recentes; alta taxa de substituição nucleotídica resultando em maior variação genética (Vawter & Brown, 1986; Graybeal, 1993; Meyer, 1994; Naylor *et al.*, 1995; Griffiths, 1997; López *et al.*, 2000; Lovejoy and Collette, 2001); e erros durante as análises de buscas devido aos terminais

com ramos desproporcionalmente longos em relação aos demais em uma dada topologia (Kolaczowski & Thornton, 2009; Parks & Goldman, 2014).

CONGRUÊNCIAS E INCONGRUÊNCIAS

A família Cetopsidae, assim como Helogeninae e Cetopsinae foram recuperados como grupos monofiléticos em 100% das diferentes análises conduzidas (Figs. 41-59). Análises de Bremer Particionado demonstram que tanto os caracteres morfológicos como os moleculares suportam o monofiletismo de Cetopsidae, Cetopsinae e Helogeninae (Figs. 56-57). Tais resultados corroboram as propostas prévias de de Pinna & Vari (1995). Em Cetopsinae, as buscas com dados morfológicos combinados (osteológicos, neuroanatômicos, morfologia externa e contínuos) recuperaram com altos suportes estatísticos *Cetopsidium* como grupo-irmão dos demais cetopsídeos, seguido de *Denticetopsis*, *Paracetopsis* e *Cetopsis* (Fig. 54). Essas relações foram as mesmas encontradas por de Pinna *et al.* (2007). Os valores de Bremer Particionado sugerem que as topologias são dominadas por sinais congruentes das diferentes partições. Tanto os dados morfológicos como os dados de sequências de genes mitocondriais recuperaram Cetopsidae e suas subfamílias como grupos monofiléticos, assim como a maioria de seus gêneros. Entretanto, os sinais se mostraram incongruentes em relação à *Cetopsis* como um grupo monofilético e principalmente em relação à posição de *C. oliveirai*.

As relações internas de Cetopsinae foram parcialmente corroboradas em relação a proposta de de Pinna *et al.* (2007) pelos dados combinados nas buscas de Máxima Parcimônia e Inferência Bayesiana. Na análise de Máxima Parcimônia com todos os terminais *Denticetopsis* é grupo-irmão dos demais gêneros de Cetopsinae (Fig. 56). Provavelmente, tal relação pode estar enviesada devido à falta de dados moleculares para outras espécies de *Denticetopsis* que calibrariam o ramo extremamente longo de *Denticetopsis seducta* (Figs. 55, 58-59). Além disso, *Cetopsidium* possui uma série de caracteres plesiomórficos osteológicos e neuroanatômicos para a família Cetopsidae (de Pinna *et al.*, 2007; ver descrição de caracteres neuroanatômicos acima), concordando com a posição basal em Cetopsinae. Nas demais análises, *Cetopsidium* é grupo-irmão dos demais gêneros, com alto suporte estatístico (Figs. 54, 58-59). Com os resultados obtidos

em todas as análises de Máxima Parcimônia e Inferência Bayesiana, as relações internas de *Cetopsidium* e *Denticetopsis* foram praticamente as mesmas recuperadas em todas as análises combinadas e bastante congruentes com as propostas de de Pinna *et al.* (2007).

As principais discordâncias se concentraram em *Cetopsis*. Tais resultados são completamente discordantes dos resultados com dados combinados morfológicos e a hipótese prévia de de Pinna *et al.* (2007) (Fig. 54; Apêndice 8). Nas análises de Máxima Parcimônia e Inferência Bayesiana, *Cetopsis* é parafilético (Figs. 56, 58-59). Em ambas as análises *Cetopsis oliveirai* é grupo-irmão das demais espécies de *Cetopsis*, incluindo *Paracetopsis* num clado com *C. amphiloza*, *C. motatanensis* e *C. othonops* (Figs. 56, 58-59). Por sua vez, *Paracetopsis* é um grupo monofilético com alto suporte estatístico em todas as análises realizadas. A posição desse gênero foi corroborada como grupo-irmão de *Cetopsis*, como originalmente proposto por de Pinna *et al.* (2007) nas análises de Máxima Parcimônia com os terminais reduzidos (Fig. 57). Incongruências entre árvores filogenéticas baseadas em dados de sequências gênicas são comumente reportadas em estudos com vários grupos de organismos, resultando em grupos parafiléticos (Funk & Omland, 2003). Tais incongruências podem estar associadas a fenômenos de introgressão mitocondrial e separação incompleta de linhagens por retenção de polimorfismos ancestrais ou parafiletismo de DNA mitocondrial (Ballard & Whitlock, 2004; Ting *et al.*, 2008; Akishinonomiya *et al.*, 2016). Intogressões são consideravelmente mais comuns em genes mitocondriais do que quando comparados aos genes nucleares (Ballard & Whitlock, 2004; Nyingi & Agnèse, 2007). Entretanto, uma tentativa de associar o parafiletismo de *Cetopsis* a fenômenos de introgressão é difícil sem análises de sequências de genes nucleares. A adição de sequências de genes nucleares seria ideal para uma melhor compreensão sobre as relações de *Cetopsis* e *Paracetopsis*. Cetopsidae é proposta como uma família em posição bastante basal na ordem Siluriformes num ramo subsequente à Diplomystidae (Mo, 1991; de Pinna, 1993; 1998; Britto, 2002; Diogo, 2005; Diogo *et al.*, 2005). Hipóteses biogeográficas inferem que as cladogêneses basais de Siluriformes datam do meio do Jurássico, aproximadamente 180 mya (Golonka & Bocharova, 2000; Golonka & Ford, 2000). Devido a essas discordâncias entre as partições analisadas vimos a necessidade de futura utilização de dados de sequências de genes nucleares para compor uma análise global. Os genes nucleares possuem taxas de substituição mais lentas, e consequentemente, recuperam informações mais profundas sobre a diversificação biológica (Vawter & Brown, 1986; Springer *et al.*, 2001).

As relações internas de *Cetopsis* também são sensivelmente incongruentes entre os diferentes métodos de buscas e as hipóteses prévias. Nas análises de dados morfológicos combinados *C. amphiloza* é grupo-irmão de dois grandes clados, o primeiro composto por *C. othonops*, *C. motatanensis*, *C. baudoensis*, *C. fimbriata* (todos transandinos), *C. oliveirai*, *C. parma*, *C. coecutiens* e *C. candiru* em clados subsequentes; e o segundo composto por *C. pearsoni* e *C. plumbea* em clados consecutivos e grupo-irmão de dois clados, um com *C. montana* grupo-irmão de *C. starnesi* e *C. sandrae* e o outro composto com dois clados com *C. vari* e *C. orinoco*, e *C. gobioides* e *C. arcana* (Fig. 54). Tais relações são bastante congruentes e complementares com a proposta de de Pinna *et al.* (2007). Nas análises combinadas de dados morfológicos e moleculares alguns clados foram recuperados em concordância com as hipóteses de dados morfológicos. Tais clados são *C. parma*, *C. coecutiens* e *C. candiru*; *C. orinoco* e *C. vari*; e *C. amphiloza* como grupo-irmão das demais espécies de *Cetopsis*. Tais agrupamentos se mostraram fortemente estáveis e podem ser explicados por padrões morfológicos que tais espécies compartilham relação em aos demais congêneres como, modificações únicas no esqueleto e no sistema nervoso, tamanho corporal e distribuição semelhantes. Esses clados são recuperados tanto por dados morfológicos como moleculares.

DADOS NEUROANATÔMICOS

Com os resultados provenientes de todas as análises realizadas neste estudo, fica evidente que dados neuroanatômicos incluem sinal filogenético relevante para resoluções de relações filogenéticas. Tal assunto foi abordado por uma série de estudos sobre o sistema nervoso (*e.g.* Northcutt, 1990; 2002; Eastmann & Lannoo, 1995; Huber *et al.*, 1997; Albert *et al.*, 1998; e Albert, 2001). Além disso, caracteres neuroanatômicos são relativamente conservativos, apresentando poucas modificações quando comparados aos osteológicos, por exemplo. O formato e a posição relativa entre as subdivisões encefálicas são pouco variáveis em níveis menos inclusivos, contendo variações detectáveis somente nas proporções volumétricas. Entretanto, modificações encefálicas conspícuas são observadas em níveis mais inclusivos como detectadas por estudos mais amplos, como Pupo (2015) em Siluriformes e Pereira (2016) em Characiformes. Essas observações

também foram comprovadas com os estudos em Cetopsidae, onde os caracteres utilizados nas análises foram informativos em níveis mais inclusivos da filogenia dos grupos analisados. Fenômenos semelhantes, porém com dados de miologia, foram observados por Borden (1999) em Acanthuridae e Peixoto (2018) em Gymnotiformes. No presente estudo as análises de Bremer Particionado evidenciaram que os dados osteológicos recuperam clados tanto mais como menos inclusivos, e as informações provenientes dos dados neuroanatômicos ficaram restritas aos clados mais inclusivos (Fig. 54).

Fink & Fink (1981) propuseram pela primeira vez Siluriformes e Gymnotiformes como grupos-irmãos em Ostariophysi. Mais tarde os mesmos autores propuseram mais algumas sinapomorfias entre os dois grupos (Fink & Fink, 1996). Wiley & Johnson (2010) compilaram 23 sinapomorfias propostas até então para os dois grupos (*e.g.* Fink & Fink, 1981; Fink *et al.*, 1984; 1996; Arratia, 1992; Hoffman & Britz, 1996). Não obstante as listas extensas com prováveis caracteres neuroanatômicos propostos por Albert *et al.* (1998) e Albert (2001), tais caracteres possuem sérios problemas relacionados à construção e codificação, além da baixa amostragem de terminais de Siluriformes. Além disso, uma enorme quantidade de propostas discordantes entre si foram feitas em Ostariophysi com dados de sequências de genes (*e.g.* Ortí & Meyer, 1996; 1997; Dimmick & Larson, 1996; Nakatani *et al.*, 2011; Betancur-R *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2013; Mirande, 2016; Arcila *et al.*, 2017; Betancur-R *et al.*, 2017; Chakrabarty *et al.*, 2017; Hughes *et al.*, 2018), sendo praticamente impossível definir suas relações internas devido à multiplicidade de métodos e diferentes conjuntos de dados utilizados.

Dentro de Siluriformes Diplomystidae é amplamente reconhecida como sendo o grupo-irmão de todos os demais grupos, tanto recentes como fósseis (Lundberg & Baskin, 1969; Arratia, 1987; Grande, 1987; Mo, 1991; de Pinna, 1993; Britto, 2002; Diogo, 2005; Hardman, 2005). Tal hipótese também pode ser interpretada como verdadeira pelos dados neuroanatômicos observados no presente estudo. As espécies de *Diplomystes* analisadas possuem uma série de caracteres plesiomórficos. O formato e posição das principais subdivisões encefálicas se mantêm relativamente fixos entre a fase juvenil e adulta, ao passo que modificações dessas condições primordiais são observadas nas demais irradiações de Siluriformes. Além disso, foram detectados padrões morfológicos em Diplomystidae compartilhados com outros grupos de Otophysi. A porção posterior do *cerebellum* é bastante prolongada posteriormente, cobrindo a porção póstero-dorsal do

rhombencephalon, não permitindo a visualização do *lobus facialis*. Tal migração posterior pôde ser observada a partir de análises de exemplares juvenis e adultos (ver material examinado). No início do desenvolvimento de *Diplomystes nahuelbutaensis* a região posterior do *cerebellum* é contida, se mantendo à frente do *lobus facialis*, como comumente encontrado em Siluriformes, com exceção de alguns grupos não necessariamente relacionados dentro de Loricarioidea, como observado por Pupo (2015). Esse prolongamento posterior também está presente tanto em Characiformes como em Gymnotiformes (Maler *et al.*, 1991; Albert *et al.*, 1998; Meek & nieuwenhuys, 1998; Albert, 2001; Pereira, 2016). Em Diplomystidae também é possível observar o *nucleus preglomerular rostral*, como um bojo adicional lateralmente posicionado em relação ao *lobus inferior hypothami* no *diencephalon*. Apesar dessa estrutura estar presente tanto em Characiformes como em Gymnotiformes, sua visualização somente é possível por análises de morfologia externa em Gymnotiformes (Maler *et al.*, 1991; Albert *et al.*, 1998) e Diplomystidae. Tais características compartilhadas podem ser interpretadas como evidências da posição mais basal de Diplomystidae como grupo-irmão de todos os outros Siluriformes, além de maior proximidade filogenética entre Siluriformes e Gymnotiformes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAHÃO, V.P.; PUPO, F.M.R.S. 2014. Técnica de dissecação do neurocrânio de Siluriformes para estudo do encéfalo. *Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia*, 112: 21-26.

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.

ABRAHÃO, V.P. 2013. *Anatomia comparada do sistema nervoso central e filogenia da família Pseudopimelodidae (Ostariophysi: Siluriformes)*. (Master Dissertation), Universidade Estadual de Londrina, Londrina-PR.

AKISHINONOMIYA, F.; IKEDA, Y.; AIZAWA, M.; NAKAGAWA, S.; UMEHARA, Y.; YONEZAWA, T.; GOJOBORI, T. 2016. Speciation of two gobioid species, *Pterogobius elapoides* and *Pterogobius zonoleucus* revealed by multi-locus nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Gene*, 576(2): 593-602.

ALBERT, J.S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). – *Miscellaneous Publications of Museum of Zoology, University of Michigan*, 190: 1-127.

ALBERT, J.S.; LANOO, M.J.; YURI, T. 1998. Testing hypotheses of neural evolution in gymnotiform electric fishes using phylogenetic character data. *Evolution*, 52:1760–1780.

ARCE, M.A. 2012. *Análise filogenética de Doradidae (Pisces, Siluriformes)*. (Phd Thesis), Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre – RS.

ARCILA, D.; ORTÍ, G.; VARI, R.; ARMBRUSTER, J.W.; STIASSNY, M.L.J.; KO, K.D.; BETANCUR-R, R. 2017. Genome-wide interrogation advances resolution of recalcitrant groups in the tree of life. *Nature Ecology & Evolution*, 1(2): 0020.

ARRATIA, G. 1987. Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonner Zoologische Monographien*, 24: 1–123.

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.; KAPOOR, B.G.; CHARDON, M.; DIOGO, R. 2003. *Catfishes*. Enfield, Science Publishers Inc.

BALLARD, J.W.; WHITLOCK, M. 2004. The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology*, 13: 729-744.

BASKIN, J.N.; ZARET, T.M.; MAGO-LECCIA, F. 1980. Feeding of reportedly parasitic catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Río Portuguesa basin, Venezuela. *Biotropica*, 12: 182-186.

BETANCUR-R, R.; BROUGHTON, R.E.; WILEY, E.O.; CARPENTER, K.; LÓPEZ, J.A.; LI, C.; ZHANG, F. 2013. The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS currents*, 5.

BETANCUR-R, R.; WILEY, E.O.; ARRATIA, G.; ACERO, A.; BAILLY, N.; MIYA, M.; ORTI, G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1): 162.

BLEEKER, P. 1858. De visschen van den Indischen Archipel: Siluri. *Acta Societatis Scientiarum Indo-Neerlandicae*, 4: 1-370.

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

BRANDSTÄTTER, R.; KOTRSCHAL, K. 1990. Brain growth patterns in four European cyprinid fish species (Cyprinidae, Teleostei): roach (*Rutilus rutilus*), bream (*Abramis brama*), common carp (*Cyprinus carpio*) and sabre carp (*Pelecus cultratus*). *Brain Behavior and Evolution*, 35(4): 195-211.

BRAZEAU, M.D. 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(3): 489-498.

BRITTO, M.R. 2002. *Análise filogenética da ordem Siluriformes com ênfase nas relações da superfamília Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysi)*. São Paulo, Tese de doutorado, Universidade de São Paulo. 512 p.

CATALANO, S.A.; GOLOBOFF, P.; GIANNINI, N.P. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics*, 26: 1-11.

CHAKRABARTY, P.; FAIRCLOTH, B.C.; ALDA, F.; LUDT, W.B.; MCMAHAN, C.D.; NEAR, T.J.; SORENSON, L. 2017. Phylogenomic systematics of ostariophysan fishes: ultraconserved elements support the surprising non-monophyly of characiformes. *Systematic biology*, 66(6): 881-895.

CHARDON, M.; PARMENTIER, E.; VANDEWALLE, P. 2003. Weberian Apparatus in catfish,. *In*: Arratia, G.; Kapoor, B. G.; Chardon, M.; Diogo, R. (Eds.). *Catfishes*. Enfield, Science Publ. v. 1, p. 71–120.

CHARDON, M. 1968. Anatomie comparée de l'appareil de Weber et des structures connexes chez les Siluriformes. *Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale, serie in 8°* 169: 1–277.

CHEN, W.J.; LAVOUÉ, S.; MAYDEN, R.L. 2013. Evolutionary origin and early biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Teleostei). *Evolution*, 67:2218–2239.

DAHL, G. 1960. Nematognathous Fishes Collected during the Macarena Expedition, 1959, Part I. *Novedades Colombianas*, 1 (5):302-317.

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(2):193-246.

DIMMICK, W.W.; LARSON, A. 1996. A molecular and morphological perspective on the phylogenetic relationships of the Otophysan fishes. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 6:120–133.

DINGERKUS, G.; UHLER, L.D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 59: 229-232.

DIOGO, R.; CHARDON, M.; VANDERWALLE, P. 2005. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Cetopsis coecutiens* Spix & Agassiz, 1829, comparison with other cetopsids, and comments on the synapomorphies and phylogenetic position of the Cetopsidae (Teleostei: Siluriformes). *Belgian Journal of Zoology*, 136: 3–13.

DIOGO, R. 2003. Higher-level phylogeny of Siluriformes: an overview. In: Arratia, G.; Kapoor, B. G.; Chardon, M.; Diogo, R. (Eds.). *Catfishes*. Enfield, Science Publ. v. 1, p. 353-384.

DIOGO, R. 2005. *Morphological evolution, adaptations, homoplasies, constraints, and evolutionary trends. Catfishes as a case study on general phylogeny and macroevolution*. Enfield, Science Publishers, Inc.

- EASTMAN, J.T.; LANNOO, M.J. 1995. Diversification of brain morphology in Antarctic notothenioid fishes: basic descriptions and ecological considerations. *Journal of Morphology*, 223(1): 47-83.
- EDGAR, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32 (5):, 1792–1797.
- EERNISSE, D.J.; KLUGE, A.G. 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Molecular Biology and Evolution*, 10(6): 1170-1195.
- EIGENMANN, CH. 1912. The Freshwater Fishes of British Guiana, Including a Study of the Ecological Grouping of Species and the Relation of the Fauna of the Plateau to That of the Lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 5: xii + 578 pages.
- EIGENMANN, C.H.; EIGENMANN, R.S. 1888. Preliminary Notes on South American Nematognathi. *Proceedings of the California Academy of Sciences, series 2*, 1:119-172.
- ESCHMEYER, W.N.; FONG, J.D. *Species by family/subfamily*. Electronic version accessed 18 jan. 2018.(<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>).
- FARRIS, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N.I.; Funk, V.A. (Eds.). *Advances in cladistics*. New York, Columbia University Press. v. 2, p. 7–36.
- FELSENSTEIN, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic zoology*, 27(4): 401-410.
- FERRARIS, C.J.J.R. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*, 1418:1-628.

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(4): 846-866.

FINK, S.V.; FINK, W.L. 1981. Interrelationships of ostariophysan fishes. *Zoological Journal of Linnean Society*, 72: 297-353.

FINK, S.V.; FINK, W.L. 1996. Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei). In: Stiassny, M. L. J.; Parenti, L. R. & Johnson, G. D. (Eds.). *Interrelationships of Fishes*. San Diego, Academic Press. p. 405-426.

FINK, S.V.; GREENWOOD, P.H.; FINK, W.L. 1984. A critique of recent work on fossil ostariophysan fishes. *Copeia*, 1984: 1033-1041.

FUNK, D.L.; OMLAND, K.E. 2003. Species level paraphyly and polyphyly: Frequency, Causes, and Consequences, with Insights from Animal Mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 397-423.

GATESY, J.; MATTHEE, C.; DESALLE, R.; HAYASHI, C. 2002. Resolution of a supertree/supermatrix paradox. *Systematic Biology*, 51: 652-664.

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

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

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

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

- GOLOBOFF, PA. 2013. Extended implied weighting. *Cladistics*, 30, 260-272.
- GOLOBOFF, P.A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15: 415-428.
- GOLONKA, J.; BOCHAROVA, N.Y. 2000. Hot spot activity and the break-up of Pangea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161(1-2): 49-69.
- GOLONKA, J.; FORD, D. 2000. Pangean (late Carboniferous–Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161(1-2): 1-34.
- GOSLINE, W.A. 1945. Catalogo dos nematognatos de agua-doce da America do Sul e Central. *Boletim do Museu Nacional, Zoologia*, Rio de Janeiro, 33:1-138.
- GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest*. Berkeley, University of California Press.
- GOULDING, M. 1989. *Amazon. The flooded forest*. London, BBC Books.
- GRANDE, L. 1987. Redescription of †*Hypsidoris farsonensis* (Teleostei, Siluriformes), with a reassessment of its phylogenetic position. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7: 24–54.
- GRAYBEAL, J.D. 1993. *Molecular spectroscopy*. New York, McGraw-Hill College.
- GREENWOOD, P.H.; ROSEN, D.E.; WEITZMAN, S.H.; MYERS, G.S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin American Museum of Natural History*, 131: 339-456.
- GRIFFITHS, C.S. 1997. Correlation of functional domains and rates of nucleotide substitution in cytochrome b. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 7 (3): 352–365.

GÜNTHER, A. 1864. *Catalogue of the fishes in the British Museum*. London, British Musuem (Natural History).

HARDMAN, M. 2005. The phylogenetic relationships among nondiplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome b sequences; the search for the ictalurid sister táxon (Otophysi: Siluriformes). *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 37: 700-720.

HENNIG, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag.

HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press.

HENNIG, W. 1968. *Elementos de Una Sistemática Filogenética*. Rivaldavia, Editorial Universitária de Buenos Aires.

HOFFMAN, M.; BRITZ, R. 2006. Ontogeny and homology of the neural complex of otophysan Ostariophysi. *Zoological Journal of Linnean Society*, 147: 301-330.

HUBER, R.; VAN STAADEN, M.J.; KAUFMAN, L.S.; LIEM, K.F. 1997. Microhabitat use, trophic patterns, and the evolution of brain structure in African cichlids. *Brain Behavior and Evolution*, 50: 167–182.

HUELSENBECK, J.P. 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. *Systematic biology*, 44(1): 17-48.

HUGHES, L.C.; ORTÍ, G.; HUANG, Y.; SUN, Y.; BALDWIN, C.C.; THOMPSON, A.W.; BELLORA, N. 2018. Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(24):6259-6254.

IRWIN, D.M.; KOCHER, T.D.; WILSON, A.C. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, 32 (2): 128–144.

ITO, H.; ISHIKAWA, Y.; YOSHIMOTO, M.; YAMAMOTO, N. 2007. Diversity of brain morphology in teleosts: brain and ecological niche. *Brain Behavior and Evolution*, 69: 76–86.

JORDAN, D.S. 1923. A classification of fishes including families and genera as far as known. *Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences*, 3(2):77-243.

KOCHER, T.D.; THOMAS, W.K.; MEYER, A.; EDWARDS, S.V.; PÄÄBO, S.; VILLABLANCA, F.X.; WILSON, A.C.; 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings National Academy of Science*, 86 (16): :6196–200.

KOLACZKOWSKI, B.; THORNTON, J.W. 2009. Long-branch attraction bias and inconsistency in Bayesian phylogenetics. *PLoS One*, 4(12): e7891.

LANFEAR, R.; CALCOTT, B.; HO, S.Y.W.; GUINDON, S. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1695–1701.

LI, C.; ORTÍ, G.; ZHANG, G.; LU, G. 2007. A practical approach to phylogenomics: the phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii) as a case study. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 44.

LISNEY, T.J.; COLLIN, S.P. 2006. Brain morphology in large pelagic fishes: a comparison between sharks and teleosts. *Journal of Fish Biology*, 68: 532–554.

LÓPEZ, J.A.; BENTZEN, P.; PIETSCH, T.W. 2000. Phylogenetic relationships of esocoid fishes (Teleostei) based on partial cytochrome *b* and 16S mitochondrial DNA sequences. *Copeia*, 2000 (2): 420–431.

- LOVEJOY, N.R.; COLLETTE, B.B. 2001. Phylogenetic relationships of new world needlefishes (Teleostei: Belontiidae) and the biogeography of transitions between marine and freshwater habitats. *Copeia*, 2001: 324–338.
- LUNDBERG, J.G.; RAPP PY-DANIEL, L. 1994. *Bathycetopsis oliveirai*, General. et sp. nov., a blind and depigmented catfish (Siluriformes: Cetopsidae) from the Brazilian Amazon. *Copeia*, 1994: 381–390.
- MALER, L.; SAS, E.; JOHNSTON, S.; ELLIS, W. 1991. An atlas of the brain of the electric fish *Apteronotus leptorhynchus*. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 4(1): 1-38.
- MEEK, J.; NIEUWENHUYIS, R. 1998. Holosteans and teleosts. In: Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H.J. & Nicholson, C. (Eds.). *The central nervous system of vertebrates*. Berlin, Springer-Verlag. p. 759-937.
- MEYER, A. 1994. Shortcomings of the cytochrome *b* gene as a molecular marker. *Trends Ecology and Evolution*, 9 (8): 278–280.
- MILLER, M.A.; PFEIFFER, W.; SCHWARTS, T. 2010. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceeding of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 Nov. 2010. New Orleans, LA. p. 1–8.
- MIRANDA RIBEIRO, A. 1912. Loricariidae, Callichthyidae, Doradidae, e Trichomycteridae. *Publicação. Comissão do Linhas Telegraficas Estrategicas de Matto-Grosso ao Amazonas*, 5:1-31.
- MIRANDE, J.M. 2017. Combined phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) and the use of morphological characters in large-scale analyses. *Cladistics*, 33(4):, 333-350.
- MO, T. 1991. *Anatomy, relationships and systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) with a hypothesis of Siluroid phylogeny*. Kőingstein, Koeltz Scientific Books. (Theses Zoologicae, 17)

- MOYER, G.R.; BURR, B.M.; KRAJEWSKI, C. 2004. Phylogenetic relationships of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae) inferred from molecular and morphological data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(4): 551-575.
- NAKATANI, M.; MIYA, M.; MABUCHI, K.; SAITOH, K.; NISHIDA, M. 2011. Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaeon origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*, 11:177.
- NAYLOR, G.J.P.; COLLINS, T.M.; BROWN, W.M. 1995. Hydrophobicity and phylogeny. *Nature*, 373: 565–566.
- NELSON, G.J.; PLATNICK, N.I. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press.
- NG, H.H. 2004. Phylogeny and systematics of bagridae. *In*: Arratia, G.; Kapoor, B.G.; Chardon, M.; Diogo, R. (Eds.). *Catfishes*. Plymouth, Science Publishers, Inc.p. 439–463.
- NIEUWENHUYIS, R.; TEN DONKELAAR, H.J.; NICHOLSON, C. 1998. The meaning of it all. *In*: Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H.J. & Nicholson, C. (Eds.). *The central nervous system of vertebrates*. Berlin, Springer-Verlag. p. 2135-2195.
- NIXON, K.C.; CARPENTER, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413–426.
- NIXON, K.C. 2002. *WinClada, ver. 1.00.08. Program and documentation*. Ithaca, Distributed by the author.
- NORTHCUTT, R.G. 1990. Ontogeny and phylogeny: A re-evaluation of conceptual relationships and some applications. *Brain Behavior and Evolution*, 36:116–140.
- NORTHCUTT, R.G. 2002. Understanding vertebrate brain evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 743–756.

NORTHCUTT, R.G. 2009. Telencephalic organization in the spotted African Lungfish, *Protopterus dolloi*: a new cytological model. *Brain, behavior and evolution*, 73(1): 59-80.

NYINGI, D.W.; AGNÈSE, J.F. 2007. Recent introgressive hybridization revealed by exclusive mtDNA transfer from *Oreochromis leucostictus* (Trewavas, 1933) to *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) in Lake Baringo, Kenya. *Journal of Fish Biology*, 70: 148-154.

OCHOA, L.E.; ROXO, F.F.; DONASCIMIENTO, C.; SABAJ, M.H.; DATOVO, A.; ALFARO, M.; OLIVEIRA, C. 2017. Multilocus analysis of the catfish family Trichomycteridae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) supporting a monophyletic Trichomycterinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 115: 71-81.

OLIVEIRA, C.; AVELINO, G.S.; ABE, K.T.; MARIGUELA, T.C.; BENINE, R.C.; ORTÍ, G.; VARI, R.P.; CASTRO, R.M.C. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 275.

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.

PALUMBI, S.R. 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. *Molecular Systematics*, 2 (1): 205–247.

PEIXOTO, L.A.W. 2018. *Implicações filogenéticas e taxonômicas na miologia facial comparada de Gymnotiformes e Siluriformes*. PhD. Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo.

PEREIRA, T.N. 2014. *Anatomia encefálica comparada de Characiformes*. PhD. Thesis. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

PEREIRA, T.N.; CASTRO, R. 2016. The brain of *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1850) (Teleostei: Characiformes: Bryconidae): gross morphology and phylogenetic considerations. *Neotropical Ichthyology*, 14(3):e150051.

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

de PINNA, M.C.C. 1993. *Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order*. Tese de doutorado, New York, City University of New York. 474 p.

de PINNA, M.C.C. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. 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. 279–330.

de PINNA, MCC, FERRARIS, C. 1992. Review of "Anatomy, Relationships, and Systematics of the Bagridae (Teleostei: Siluroidei) with a Hypothesis of Siluroid Phytogeny," by Tianpei Mo. *Copeia*, 1992(4):1132-1134.

de PINNA, M.C.C.; VARI, R.P. 1995. Monophyly and phylogenetic diagnosis of the family Cetopsidae, with synonymization of the Helogenidae (Teleostei: Siluriformes). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 571: 1–26.

de PINNA, M.C.C.; FERRARIS, C.J.J.R.; 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.

POLLEN, A.A.; DOBBERFUHL, A.P.; SCACE, J.; IGULU, M.M.; RENN, S.C.P.; SHUMWAY, C.A.; HOFMANN, H.Á. 2007. Environmental complexity and social

organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain Behavior and Evolution*, 70: 21–39.

PUPO, F.M.R.S. 2011. *Anatomia comparada da morfologia externa do sistema nervoso central da família Callichthyidae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) e suas implicações filogenéticas*. (Master Dissertation), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro-RJ.

PUPO, F.M.R.S. 2015. *Anatomia comparada dos encéfalos dos Loricarioidea (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) e suas implicações filogenéticas*. Unpublished D. Phil. Thesis, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

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

ROHLF, F.J. 2006. *Tps series*. New York, Department of Ecology and Evolution, University of New York.

RONQUIST, F.; HUELSENBECK, J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.

ROSA, A.C.; MARTINS, F.O.; LANGEANI, F. 2014. Miniaturization in Otothyris Myers, 1927 (Loricariidae: Hypoptopomatinae). *Neotropical Ichthyology*, 12: 53–60.

SAUL, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 127: 93-134.

SCHUH, R.T.; BROWER, A.V.Z. 2009. *Biological systemics: principles and applications*. Cornell, Comstock Pub. Associates/Cornell University Press.

SPRINGER, M.S.; DEBRY, R.W.; DOUADY, C.; AMRINE, H.M.; MADSEN, O.; JONG, W.W.; STANHOPE, M.J. (2001). Mitochondrial versus nuclear gene sequences

in deep-level mammalian phylogeny reconstruction. *Molecular Biology and Evolution*, 18(2): 132-143.

STRIEDTER, G.F. 1992. Phylogenetic changes in the connections of the lateral preglomerular nucleus in ostariophysan teleosts: A pluralistic view of brain evolution. – *Brain Behavior and Evolution*, 39: 329-357.

STRONG, E.E.; LIPSCOMB, D. 1999. Character coding and inapplicable data. *Cladistics*, 15(4): 363-371.

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: 636-662.

SWOFFORD, D.L.; MADDISON, WP. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences*, 87: 199–229.

TAYLOR, W.R.; VAN DYKE, G. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9: 107–119.

TEUGELS, G. 2004. State of the Art of Recent Siluriform Systematics. In: Arratia, G., Kapoor, B.G., Chardon, M., Diogo, R. (Eds.). *Catfishes*. Plymouth, Science Publishers Inc. p. 317–352.

TING, N.; TOSI, A.J.; LI, Y.; ZHANG, Y.P.; DISOTELL, T.R. 2008. Phylogenetic incongruence between nuclear and mitochondrial markers in the Asian colobines and the evolution of the langurs and leaf monkeys. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 466-474.

ULLMANN, J.F.; COWIN, G.; COLLIN, S.P. 2010. Quantitative assessment of brain volumes in fish: comparison of methodologies. *Brain, Behavior and Evolution*, 76: 261–270.

VAIDYA, G.; LOHMAN, DJ, MEIER, R. 2011. SequenceMatrix: concatenation *sotware* for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27(2): 171-180.

VAN STAADEN, M.J.; HUBER, R.; KAUFMAN, L.S.; LIEM, K.F. 1995. Brain evolution in cichlids of the African Great Lakes: brain and body size, general patterns, and evolutionary trends. *Zoology*, New York, 98: 165–178.

VARI, R.P.; FERRARIS, C.J.J.R. 2003. Cetopsidae. *In*: Reis, R.E.; Kullander, S.O.; Ferraris Jr, C.J. (Eds.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Brazil: Edipurcs. p.257–260.

VARI, R.P.; ORTEGA, H. 1986. The catfishes of the Neotropical family Helogenidae (Ostariophysi: Siluroidei). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 442: 1-20.

VARI, R.P.; FERRARIS, C.J.J.R.; de PINNA, M.C.C. 2005. The Neotropical whale catfishes (Siluriformes: Cetopsidae: Cetopsinae), a revisionary study. *Neotropical Ichthyology*, 3 (2): 127–238.

VAWTER, L.; BROWN, W.M. 1986. Nuclear and mitochondrial DNA comparisons reveal extreme rate variation in the molecular clock. *Science*, 234(4773): 194-196.

WAGNER, H.J. 2001. Sensory brain areas in mesopelagic fishes. *Brain Behavior and Evolution*, 57: 117–133.

WARD, R.D.; ZEMLAK, T.S.; INNES, B.H.; LAST, P.R.; HEBERT, P.D. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions Royal Society of London, B, Biological Science*, 360 (1462): 1847–1857.

WHITE, G.E.; BROWN, C. 2015. Variation in brain morphology of intertidal gobies: a comparison of methodologies used to quantitatively assess brain volumes in fish. *Brain, Behavior and Evolution*, 85(4): 245-256.

WIENS, J.; REEDER, T. 1995. Combining data sets with different numbers of taxa for phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 44: 548–558.

WILEY, E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. New York, John Wiley and Sons.

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

WILEY, E.O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D.R.; FUNK, V.A. 1991. *The compleat cladist: a primer of phylogenetic procedures*. Kansas, University of Kansas Museum of Natural History. 158p. (Special Publication 19)

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

WULLIMANN, MF; MEYER, DL. 1993. Phylogeny of putative cholinergic visual pathways through the pretectum to the hypothalamus in teleost fish. *Brain Behavior and Evolution* 36:14-29.

XIA, X.; XIE, Z.; SALEMI, M.; CHEN, L.; WANG, Y. 2003. An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 26 (1): 1–7.

XIA, X.; LEMEY, P. 2009. Assessing substitution saturation with DAMBE. In: Lemey, P.; Salemi, M.; Vandamme, A.M. (Eds.). *The phylogenetic handbook: A Practical Approach to DNA and protein phylogeny*. 2.ed. Cambridge, University Press. p. 615–630.

XIA, X. 2013. DAMBE5: a comprehensive *software* package for data analysis in molecular biology and evolution. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 30 (7): 1720–1728.

FIGURAS

Figura 1: Figura 1: Ilustração dos métodos utilizados para a obtenção das medidas lineares do comprimento, largura e altura de cada subdivisão encefálica utilizadas para o cálculo de volume, nas vistas A) dorsal, B) lateral e C) ventral. LB-comprimento do encéfalo; WB-largura do encéfalo; HB-altura do encéfalo; LTel-comprimento do *telencephalon*; WTel-largura do *telencephalon*; HTel-altura do *telencephalon*; LTeCt-comprimento do *tectum mesencephali*; WTect-largura do *tectum mesencephali*; HTect-altura do *tectum mesencephali*; LCoCb-comprimento do *corpus cerebelli*; WCoCb-largura do *corpus cerebelli*; HCoCb-altura do *corpus cerebelli*; LHI-comprimento do *hypothalamus*; WHI-largura do *hypothalamus*; HHI-altura do *hypothalamus*; LBol-comprimento do *bulbus olfactorius*; WBol-largura do *bulbus olfactorius*; HBol-altura do *bulbus olfactorius*; LHyp- comprimento da *hypophysis*; WHyp- largura da *hypophysis*; HHyp-altura da *hypophysis*; LGL-comprimento dos lobos gustativos; WGL-largura dos lobos gustativos; HGL-altura dos lobos gustativos.

Figura 2: Formato geral do *lobus vagi* (LV), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; C) *Cetopsis coecutiens* MZUSP 43288.

Figura 3: Intumescimento da porção anterior do *lobus vagi* (LV), em vista dorsal. A) *Austroglanis barnardi* MZUSP 62630; B) *Cetopsidium orientale* MNRJ 9523.

Figura 4: Região alar da *medulla oblongata* (MO) e *lobus vagi* (LV), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsis motatanensis* USNM 121269; C) *Bagrus bajad* MZUSP 22174.

Figura 5: Formato e posição do *lobus facialis* (LF), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Nematogenys inermis* MZUSP 88522.

Figura 6: Presença e ausência de intumescência sobre o *lobus facialis* (LF), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Pimelodus ornatus* MZUEL 3405.

Figura 7: Posição da porção mais posterior do *cerebellum* em relação ao *lobus facialis* (LF), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Denticetopsis epa* MPEG 26642.

Figura 8: Formato geral do *lobus linea lateralis* (LLL), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; C) *Denticetopsis praecox* MPEG 11823; D) *Pimelodus ornatus* MZUEL 3405.

Figura 9: Posição da margem medial do *lobus linea laeralis* (LLL) em relação ao *lobus facialis*, em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Paracetopsis bleekeri* CAS 77029.

Figura 10: Posição da margem posterior do *lobus lineae lateralis* (LLL), em vista dorsal. A) *Austroglanis barnardi* MZUSP 62630; B) *Noturus flavus* MZUSP 62603; C) *Cetopsidium morenoi* MZUSP 92984.

Figura 11: Formato da *eminentia granularis* (EG), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235.

Figura 12: Formato da porção posterior da *eminencia granularis* (EG), em vista dorsal.
A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsis sandrae* MZUSP 41492.

Figura 13: Formato geral do *corpus cerebelli* (CC), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Nematogenys inermis* MZUSP 88522; C) *Pimelodus ornatus* MZUEL 3405; D) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; E) *Denticetopsis praecox* MPEG 11823; F) *Cetopsis othonops* USNM 76972.

Figura 14: Formato da porção anterior do *corpus cerebelli* (CC), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Denticetopsis epa* MPEG 26642.

Figura 15: Formato da porção pótero-lateral do *corpus cerebelli* (CC), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsidium minutum* MZUSP 108943.

Figura 16: Formato da margem lateral do *corpus cerebelli* (CC), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsis othonops* USNM 76972; C) *Denticetopsis praecox* MPEG 11823.

Figura 17: Formato da margem posterior do *corpus cerebelli* (CC), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235.

Figura 18: Prolongamento da porção anterior do *corpus cerebelli* (CC) em relação ao *telencephalon* (TEL), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Nematogenys inermis* MZUSP 88522; C) *Cetopsidium pemon* MZUSP 93068; D) *Cetopsis othonops* USNM 76972; E) *Cetopsis coecutiens* MZUSP 43288.

Figura 19: Posição da porção posterior do *corpus cerebelli* (CC) em relação ao *lobus facialis* (LF), em vista dorsal. A) *Denticetopsis praecox* MPEG 11823; B) *Pimelodus ornatus* MZUEL 3405; C) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595.

Figura 20: Presença ou não de sobreposição do *tectum opticum* (TO) ao *torus semicircularis* (TS), em vista dorsal. A) *Nematogenys inermis* MZUSP 88522; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235.

Figura 21: Formato geral do *tectum opticum* (TO) e *torus semicircularis* (TS), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Denticetopsis epa* MPEG 26642.

Figura 22: Posição da *habenula* (HAB), em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Nematogenys inermis* MZUSP 88522.

Figura 23: Formato geral do *lobus inferior hypothalami* (LIH), em vista ventral. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Denticetopsis praecox* MPEG 11823; C) *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428.

Figura 24: Posição do *lobus inferior hypothalami* (LIH) em relação ao *hypothalamus* (HI), em vista ventral. A) *Pimelodus ornatus* MZUEL 3405; B) *Cetopsidium minutum* MZUSP 108943.

Figura 25: Posição do *nucleus preglomerulosus lateral* (PGL) em relação ao *lobus inferior hypothalami* (LIH), em vista ventral. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235.

Figura 26: Formato geral do *hypothalamus* (HI), em vista ventral. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428.

Figura 27: Formato geral do *nucleus preglomerulosus lateral* (PGI), em vista ventral. A) *Cetopsis pearsoni* MZUSP 27812; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; C) *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428.

Figura 28: Presença ou não de subdivisão no *nucleus preglomerulosus lateral* (PGI), em vista ventral. A) *Cetopsis sandrae* MZUSP 41492; B) *Paracetopsis bleekeri* CAS 77029.

Figura 29: Posição do *nucleus preglomerulosus lateral* (PGI) em relação a margem anterior do *hypothalamus* (HI), em vista ventral. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235.

Figura 30: Posição do *nucleus preglomerulosus lateral* (PGI) em relação a margem posterior do *telencephalon* (Tel), em vista ventral. A) *Paracetopsis esmeraldas* MZUSP 120969; B) *Cetopsis candiru* MZUSP 75836.

Figura 31: Presença do *nucleus preglomerulosus rostral* (PGr), em vista ventral. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235. PGI = *nucleus preglomerulosus lateral*

Figura 32: Formato geral da *hypophysis* (Hyp), em vista ventral. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Noturus flavus* MZUSP 62603.

Figura 33: Formato geral do *telencephalon* (Tel), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis arcana* MNRJ 36156.

Figura 34: Presença de fenda na margem póstero-lateral do *telencephalon* (Tel), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis candiru* MZUSP 75836. Seta apontando a fenda.

Figura 35: Posição da fenda na margem lateral do *telencephalon* (Tel), em vista dorsal. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Paracetopsis bleekeri* CAS 77029. Setas apontando as fendas.

Figura 36: Formato geral do *bulbus olfactorius* (Bol), em vista ventral. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428.

Figura 37: Presença do *nervus opticus* (NII), em vista ventral. A) *Helogenes marmoratus* MZUSP 40235; B) *Cetopsis oliveirai* MZUSP 56428.

Figura 38: Espessura comparada entre o *tractus olfactorius* e *nervus opticus* (NII), em vista ventral. A) *Pimelodus ornatus* MZUEL 3405; B) *Cetopsis coecutiens* MZUSP 43288.

Figura 39: Expansão do órgão olfatório, em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsis coecutiens* não catalogado (Foto: F. Pupo).

Figura 40: Formato geral do órgão olfatório, em vista dorsal. A) *Diplomystes mesembrinus* MZUSP 62595; B) *Cetopsis coecutiens* não catalogado (Foto: F. Pupo); C) *Pimelodus maculatus* DZSJRP 18973 (Foto: A. Rosa).

Figura 41: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos sem pesagem, de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 42: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos com $k = 0.1$, de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 43: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos com $k = 0.5$ e 1 , de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 44: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos com $k = 2, 3, 5, 10, 50$ e 100 , de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 45: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos sem pesagem, de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 46: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos com $k = 0.1$ e 0.5 , de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 47: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos com $k = 1$, de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 48: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia discretos e contínuos com $k = 2, 3, 5, 10, 50, 100$, de de Pinna *et al.* (2007), com a inserção de táxons terminais.

Figura 49: Cladograma de consenso estrito com dados de neuroanatomia discretos sem pesagem, e com $k = 0.1, 0.5, 1, 2, 3, 5, 10, 50$ e 100 .

Figura 50: Cladograma de consenso estrito com dados de neuroanatomia discretos e contínuos sem pesagem, e com $k = 0.5, 1, 2, 3, 5, 10, 50, 100$.

Figura 51: Cladograma de consenso estrito com dados de neuroanatomia discretos e contínuos com $k = 0.1$.

Figura 54: Cladograma de consenso estrito com dados de osteologia e neuroanatomia discretos e contínuos com $k = 2, 3, 5$ e 10 . Valores acima de cada ramo indicam o suporte de Bremer Particionado da matriz dos caracteres de morfologia externa e osteologia / caracteres neuroanatômicos. Valores positivos indicam evidências favoráveis para a manutenção dos clados e valores negativos ou zero indicam evidências contrárias ou neutras. Abaixo de cada clado estão os valores de Bootstrap, Jackknife e Bremer relativo.

Figura 55: Cladograma de maior probabilidade posterior com os dados de sequências de genes mitocondriais (16S, COI e Cytb).

Figura 56: Cladograma de consenso estrito com os dados combinados de morfologia e sequencias de genes mitocondriais. Valores acima de cada ramo indicam o suporte de Bremer Particionado da matriz dos caracteres morfológicos / caracteres de sequências de genes mitocondriais. Valores positivos indicam evidências favoráveis para a manutenção dos clados e valores negativos ou zero indicam evidências contrárias ou neutras. Abaixo de cada clado estão os valores de Bootstrap e Jackknife.

Figura 57: Cladograma de consenso estrito com os dados combinados de morfologia e sequências de genes mitocondriais e terminais reduzidos. Valores acima de cada ramo indicam o suporte de Bremer Particionado da matriz dos caracteres morfológicos / caracteres de sequências de genes mitocondriais. Valores positivos indicam evidências favoráveis para a manutenção dos clados e valores negativos ou zero indicam evidências contrárias ou neutras. Abaixo de cada clado estão os valores de Bootstrap e Jackknife.

Figura 58: Cladograma de maior probabilidade posterior com os dados combinados de morfologia e sequências de genes mitocondriais. Os números próximos aos nós de cada clado correspondem a Probabilidade Posterior Bayesiana.

Figura 59: Cladograma de maior probabilidade posterior com os dados de morfologia e sequências de genes mitocondriais com terminais reduzidos. Os números próximos aos nós de cada clado correspondem a Probabilidade Posterior Bayesiana.

Figura 60: Boxplot com os valores de distância entre os terminais utilizados para os dados moleculares.

TABELAS

Tabela 1: Valores dos volumes dos encéfalos de espécies de Cetopsidae e famílias proxivamente relacionadas. SL-comprimento total; HL-comprimento da cabeça; BV-volume total do encéfalo; GL-lobos gustativos; Cereb-corpus cerebelli; Tect-lobos visuais; DI-diencephalon; Hyp-hypophysis; Tel-telencephalon; Bol-bulbus olfactorius. Os valores em percentagem são vinculados ao volume total do encéfalo (BV).

Species	SL	HL	BV	GL	Cocb		Tect		DI		Hyp		Tel		Bol		
			Vol (mm ³)	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %	Vol (mm ³)	Vol %
<i>Cetopsidium minutum</i>	31.94- 34.34	7.77- 7.96	6.06- 8.30	0.23- 0.33	3.82- 4.07	0.97- 1.10	11.7- 18.2	0.19- 0.26	3.14- 3.22	0.39- 0.68	6.47- 8.26	0.01- 0.02	0.32- 0.34	1.25- 1.29	15.09- 21.40	0.26- 0.34	4.13- 4.44
<i>Cetopsidium morenoi</i>	38.37- 40.82	10.20- 10.45	12.74- 13.57	0.44- 0.46	3.39- 3.52	2.38- 2.66	17.57- 20.91	0.54- 0.74	4.27- 5.48	0.79- 0.91	5.86- 7.15	0.04- 0.05	0.35- 0.45	2.04- 2.56	15.09- 20.14	0.42- 0.47	3.11- 3.72
<i>Cetopsidium orientale</i>	33.01- 45.26	9.28- 10.98	9.86- 17.24	0.30- 0.39	3.04- 2.28	1.76- 3.33	17.91- 19.31	0.47- 0.82	4.77- 4.82	0.75- 0.88	5.15- 7.68	0.03- 0.07	0.38- 0.43	1.42- 2.28	13.24- 14.48	0.24- 0.37	2.17- 2.44
<i>Cetopsidium pemon</i>	38.82- 39.36	10.15- 10.46	10.85- 12.39	0.38- 0.43	3.51- 3.52	2.08- 2.22	17.92- 19.18	0.50- 0.55	4.46- 4.65	0.71- 0.78	6.31- 6.55	0.04- 0.12	0.38- 1.11	1.42- 1.50	12.17- 13.09	0.25- 0.37	2.32- 3.05
<i>Cetopsidium soniae</i>	30.21	7.23	17.10	0.21	1.24	3.05	17.83	0.95	5.57	0.95	5.59	0.17	1.00	2.57	15.02	0.23	1.34

<i>Cetopsis amphiloxa</i>	123.54- 125.37	34.05- 34.37	97.37- 97.43	1.96- 2.00	2.01- 2.05	16.05- 16.12	16.94- 17.02	6.49- 6.56	6.74- 6.85	4.05- 4.07	4.16- 4.18	0.73- 0.78	0.78- 0.81	16.81- 16.89	17.25- 17.34	2.10- 2.16	2.17- 2.23
<i>Cetopsis arcana</i>	41.03- 53.77	11.37- 14.12	27.64- 38.09	0.63- 1.44	2.30- 3.78	6.60- 7.79	20.45- 23.87	0.78- 1.41	2.82- 3.71	1.44- 2.97	5.21- 7.81	0.06- 0.39	0.25- 1.03	2.53- 3.21	8.43- 9.16	0.56- 0.78	2.03- 2.05
<i>Cetopsis candiru</i>	84.84	19.34	46.91	1.92	4.10	9.48	20.21	1.30	2.77	2.63	5.60	-0.35	0.76-	6.58	14.04	3.00	6.40
<i>Cetopsis coecutiens</i>	143.17	40.12	122.30	5.47	4.47	27.33	22.34	3.62	2.95	5.31	4.34	0.91	0.75	13.82	11.30	7.94	6.50
<i>Cetopsis gobioides</i>	31.65	8.17	17.87	0.37	2.11	3.35	18.78	0.67	3.77	1.17	6.57	0.08	0.45	2.24	12.55	0.64	3.60
<i>Cetopsis montana</i>	68.05	17.13	33.38	0.47	1.43	5.74	17.22	1.68	5.05	2.10	6.30	0.12	0.36	3.66	10.98	1.44	4.32
<i>Cetopsis motatanensis</i>	56.11	15.15	50.59	0.85	1.68	10.27	20.31	1.89	3.74	2.87	5.67	0.12	0.23	6.40	12.65	2.26	4.46
<i>Cetopsis oliveirai</i>	23.55	7.12	5.67	0.16	2.84	1.15	20.35	0.08	1.43	0.37	6.53	0.01	0.23	0.88	15.59	0.41	7.27

<i>Cetopsis orinoco</i>	56.4	13.98	136.18	2.32	1.71	28.36	20.82	4.83	3.55	8.16	5.99	0.31	0.22	17.40	12.78	2.77	2.03
<i>Cetopsis othonops</i>	56.9	14.04	37.59	0.44	1.19	6.93	18.45	1.40	3.73	2.33	6.20	0.10	0.29	2.93	7.81	1.08	2.43
<i>Cetopsis pearsoni</i>	58.58	16.43	74.25	1.64	2.21	15.42	20.77	2.89	3.90	4.24	5.72	0.28	0.37	6.34	8.55	2.04	2.74
<i>Cetopsis plumbea</i>	73.89	19.14	73.17	1.15	1.58	17.51	23.93	2.90	3.96	4.56	6.23	0.08	0.32	6.51	8.90	2.78	3.81
<i>Cetopsis sandrae</i>	39.44	11.07	28.14	0.67	2.40	6.34	22.56	0.97	3.46	1.53	5.44	0.06	0.21	2.82	10.03	1.01	3.81
<i>Cetopsis starnesi</i>	36.51	9.77	57.13	0.68	1.20	11.26	19.72	3.77	6.60	3.26	5.71	0.11	0.20	7.74	13.54	1.59	2.78
<i>Cetopsis vari</i>	36.31- 38.59	9.70- 10.11	14.74- 17.30	0.55- 0.61	3.19- 4.19	2.82- 3.31	19.13- 19.14	0.72- 1.07	4.94- 6.21	0.72- 0.93	4.89- 5.40	0.13- 0.27	0.89- 1.58	1.71- 2.21	11.65- 12.81	0.58	3.99
<i>Denticetopsis epa</i>	26.77	8.17	12.67	0.45	3.59	2.22	17.56	0.76	6.03	0.51	4.07	0.03	0.28	1.19	9.39	0.13	1.07

<i>Denticetopsis praecox</i>	27.18	7.70	8.32	0.20	2.49	1.52	18.30	0.50	6.02	0.37	4.55	0.01	0.20	0.88	10.60	0.12	1.52
<i>Denticetopsis seducta</i>	28.88- 31.46	8.70- 9.21	2.85- 3.48	0.12- 0.14	3.49- 5.21	0.37- 0.42	12.19- 13.01	0.15- 0.17	4.89- 5.50	0.17- 0.20	4.71- 5.94	0.004- 0.007	0.17- 0.20	0.29- 0.36	10.22- 10.46	0.04	1.51
<i>Helogenes castaneus</i>	33.5	6.70	9.46	0.28	3.01	1.50	15.93	0.59	6.30	0.57	6.07	0.03	0.40	0.84	8.97	0.15	1.64
<i>Helogenes marmoratus</i>	44.70- 56.88	8.21- 10.93	9.59- 23.09	0.28- 0.53	2.29- 3.06	1.50- 2.22	8.57- 11.63	0.65- 1.14	4.97- 6.89	0.33- 0.72	2.17- 3.53	0.02- 0.04	0.15- 0.19	1.06- 2.23	9.57- 11.29	0.20- 0.55	1.19- 2.88
<i>Paracetopsis bleekeri</i>	193.00	54.94	135.40	3.25	2.40	25.82	19.07	4.30	3.18	5.46	4.03	0.64	0.47	12.74	9.41	2.34	1.72
<i>Paracetopsis esmeraldas</i>	68.36	17.54	76.94	0.95	1.24	14.17	18.42	2.97	3.86	4.52	5.87	0.12	0.15	5.87	7.63	1.26	1.63
Diplomystidae																	
<i>Diplomystes mesembrinus</i>	79.03	21.72	115.02	3.48	3.02	19.65	17.08	16.12	14.01	6.13	5.33	0.19	0.17	9.41	8.18	1.98	1.72
Nematogenyidae																	

<i>Nematogenys inermis</i>	65.19	16.63	47.39	4.93	10.42	4.49	9.47	6.24	13.17	5.41	11.42	0.04	0.09	6.84	14.43	1.08	2.29
Austroglanididae																	
<i>Austroglanis barnardi</i>	56.34	15.66	44.84	4.66	10.41	7.56	16.87	2.86	6.38	4.38	9.77	0.07	0.16	3.95	8.81	0.73	1.63
Bagridae																	
<i>Bagrus bajad</i>	118.80	37.57	187.18	9.15	4.89	34.57	18.47	13.21	7.06	11.06	5.91	0.36	0.19	12.70	6.78	3.14	1.73
Ictaluridae																	
<i>Noturus flavus</i>	86.60	21.83	68.42	5.02	7.34	9.35	13.67	4.11	6.00	4.37	6.39	0.24	0.36	5.33	7.79	1.20	1.75
Pimelodidae																	
<i>Pimelodus ornatus</i>	216.29	67.11	572.79	19.74	3.44	85.84	14.98	30.02	5.24	36.45	6.36	1.34	0.23	52.38	9.14		

Tabela 2: Lista dos *primers* utilizados no presente estudo.

Gene	Primer	Sequência (5'-3')	Referência
COI	FishF1	TCA ACC AAC CAC AAA GAC ATT GGC AC	Ward <i>et al.</i> , 2005
	FishR1	TAG ACT TCT GGG TGG CCA AAG AAT CA	
16S	16Sa-L	ACG CCT GTT TAT CAA AAA CAT	Palumbi <i>et al.</i> , 1996
	16Sb-H	CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG T	
CytB	L14841	AAA TCA AAG CAT AAC ACT GAA GAT G	Kocher <i>et al.</i> , 1989
	H15915	CCA ATT TGC ATG GAT GTC TTC TCG G	Irwing <i>et al.</i> , 1991
Myh6	F549	CAT MTT YTC CAT CTC AGA TAA TGC	Li <i>et al.</i> , 2007
	R1325	ATT CTC ACC ACC ATC CAG TTG AA	
	F507	GGA GAA TCA RTC KGT GCT CAT CA	
	R1322	CTC ACC ACC ATC CAG TTG AAC AT	
RAG2	164F	AGC TCA AGC TGC GYG CCA T	Oliveira <i>et al.</i> , 2011
	RAG2-R6	TGR TCC ARG CAG AAG TAC TTG	
	176R	GYG CCA TCT CAT TCT CCA ACA	Lovejoy & Collette, 2001
	Rag2Ri	AGA ACA AAA GAT CAT TGC TGG TCG GG	Oliveira <i>et al.</i> , 2011
RAG1	2510F	TGG CCA TCC GGG TMA ACA C	Li & Orti, 2007
	4090R	CTG AGT CCT TGT GAG CTT CCA TRA AYT T	
	2535F	AGC CAG TAC CAT AAG ATG TA	
	4078R	TGA GCC TCC ATG AAC TTC TGA AGR TAY TT	

Tabela 3: Modelos evolutivos para cada gene e códon encontrados pelo PartitionFinder.

Subconjunto	Esquema da partição	Partição	Melhor modelo de ajuste
1	16S	1-589	GTR+I+G
2	COI 1º posição	590-1260\3	TIM+I+G
3	COI 2º posição	591-1260\3	HKY+I+G
4	COI 3º posição	592-1260\3	TRNEF+I+G
5	Cytb 1º posição	1261-2410\3	SYM+I+G
	Cytb 2º posição	1262-2410\3	
	Cytb 3º posição	1263-2410\3	
lnL:-17505.72265625		Número de parâmetros: 198	

Tabela 4: Terminais que compuseram cada diferente conjunto de dados.

Táxons	Osteologia	Morfologia Externa	SNC	Volume	Merística	DNA
Grupo-externo						
<i>Diplomystes mesembrinus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Austroglanis barnardi</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Bagrus bayad</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Nematogenys inermis</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Noturus flavus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Pimelodus ornatus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Cetopsidae						
<i>Helogenes marmoratus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Helogenes castaneus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Cetopsidium ferreirai</i>	✓	✓			✓	
<i>Cetopsidium minutum</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Cetopsidium morenoi</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsidium orientale</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsidium pemon</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsidium_soniae</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Denticetopsis epa</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Denticetopsis macilenta</i>	✓	✓			✓	
<i>Denticetopsis praecox</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Denticetopsis sauli</i>	✓	✓			✓	
<i>Denticetopsis seducta</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Paracetopsis atahualpa</i>	✓	✓			✓	✓
<i>Paracetopsis bleekeri</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Paracetopsis esmeraldas</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis amphiloza</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis arcana</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis baudoensis</i>	✓	✓			✓	
<i>Cetopsis caiapo</i>		✓			✓	✓
<i>Cetopsis candiru</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis coecutiens</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓

<i>Cetopsis fimbriata</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Cetopsis gobioides</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis montana</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis motatanensis</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis oliveirai</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis orinoco</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis othonops</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Cetopsis parma</i>	✓	✓			✓	
<i>Cetopsis pearsoni</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis plumbea</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Cetopsis sandrae</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Cetopsis starnesi</i>	✓	✓	✓	✓	✓	
<i>Cetopsis spnov</i>					✓	✓
<i>Cetopsis varii</i>	✓	✓	✓	✓	✓	

Tabela 5: Matriz de dados contínuos provenientes das contagens de estruturas ósseas (0-15) e volumes encefálicos (16-22).

Diplomystes_mesembrinus	0	0.5-0.5	0.5-1	0.235294-0.264706	0.051282-0.102564	0.533333-0.533333	1-1	0.066667-0.066667	0.333333-0.444444	0.75-1	0-0	0.6-0.6	0.75-0.75	0.538462-0.538462	0.4-0.4	0.571429-0.571429	0.095881261-0.095881261	1-1	0.554301435-0.554301435	0.340987941-0.340987941	0.104228989-0.104228989	0.199014856-0.199014856	0.050926914-0.050926914		
Austroglanis_barnardi	0	0.375-0.375	0.25-0.25	0.352941-0.352941	0.153846-0.153846	0.866667-0.866667	0.428571-0.428571	0.333333-0.333333	0.5-0.5	0.5-0.5	0-0	1-1	0-0	0.384615-0.384615	0.6-0.6	0.714286-0.714286	0.138532273-0.138532273	0.393220933-0.393220933	0.540399707-0.540399707	0.821095692-0.821095692	0.090709813-0.090709813	0.998960986-0.998960986	0.044961043-0.044961043		
Bagrus_bayad	0	0.75-0.75	0.75-0.75	0.264706-0.264706	0.051282-0.051282	1-1	0.428571-0.428571	0.666667-0.666667	0.833333-0.833333	0.5-0.5	0-0	0.8-0.8	1-1	0.769231-0.769231	0.4-0.4	0.714286-0.714286	0-0	0.447039958-0.447039958	0.644376557-0.644376557	0.403841574-0.403841574	0.106370394-0.106370394	0.400815405-0.400815405	0.065968034-0.065968034		
Nematogenys_inermis	0	1-1	0.25-0.25	0.205882-0.205882	0-0	0.866667-0.866667	0.357143-0.357143	0.2-0.2	0.333333-0.388889	0.5-0.5	0-0	0.6-0.6	0-0	0.615385-0.692308	0.5-0.5	0.714286-0.714286	0.523335311-0.523335311	0.933234951-0.933234951	0.058735452-0.058735452	1-1	0.197023043-0.197023043	1-1	0-0		
Noturus_flavus	0	0.5-0.5	1-1	0.323529-0.323529	0.128205-0.128205	0.666667-0.666667	0.357143-0.357143	0.333333-0.333333	0.444444-0.444444	0.5-0.5	1-1	0.4-0.4	0-0	0.461538-0.461538	0.4-0.4	0.714286-0.714286	0.069262557-0.069262557	0.363089632-0.363089632	0.332140807-0.332140807	0.4564101-0.4564101	0.109517421-0.109517421	0.666555064-0.666555064	0.179053781-0.179053781		
Pimelodus_ornatus	0	0.375-0.375	1-1	0.264706-0.264706	0.076923-0.076923	0.8-0.866667	0.142857-0.214286	0.533333-0.6	0.388889-0.5	0.5-0.5	0-0	0.6-0.6	0-0	0.538462-0.538462	0.9-1	1-1	0.161357627-0.161357627	0.30226171-0.30226171	0.41749187-0.41749187	0.452761752-0.452761752	?	0.244472204-0.244472204	0.093715026-0.093715026		
Helogenes_marmoratus	0	0.25-0.25	0.25-0.25	0.676471-0.941176	0.74359-0.974359	0.066667-0.133333	0.071429-0.071429	0.6-0.733333	0.166667-0.5	0.25-0.25	0-0	0.4-0.6	0.5-0.5	0-0	0.1-0.1	0.142857-0.142857	0.19076017-0.296900001	0.433388446-0.280930429	0.199152858-0	0-0	0.146907682-0.019250667-0.292002076	0.119859333-0.20312552	0.030435752-0.075660732		
Helogenes_castaneus	0	0.25-0.25	0.25-0.25	0.823529-1	0.846154-1	0.066667-0.133333	0-0	0.071429	0.6-0.666667	0.166667-0.444444	0-0	0-0	0.4-0.6	0.5-0.5	0-0	0.1-0.1	0.142857-0.142857	0.149461424-0.149461424	0.386862446-0.386862446	0.479439169-0.479439169	0.421188656-0.421188656	0.091385183-0.091385183	0.197715312-0.197715312	0.208507313-0.208507313	
Cetopsidium_ferreirai	0	0.25-0.375	0.25-0.25	0.558824-0.617647	0.333333-0.358974	0.066667-0.266667	0.142857-0.357143	0.066667-0.2	0.166667-0.222222	0.5-0.5	0-0	0.4-0.4	0.25-0.25	0.384615-0.384615	0-0	0.142857-0.142857	??????	??????	??????	??????	??????	??????	??????		
Cetopsidium_morenoi	0	0.25-0.375	0-0.5	0.470588-0.617647	0.25641-0.358974	0.066667-0.266667	0.071429-0.285714	0-0	0.266667	0-0	0.222222	0.5-0.5	0-0	0.4-0.4	0.25-0.25	0.384615-0.384615	0.2-0.2	0.142857-0.142857	0.56831873-0.913759542	0.321448654-0.225782715	0.586252476-0.803311256	0.398667476-0.538124217	0.329232962-0.426687024	0.238657937-0.252641273	0.171481474-0.244376759
Cetopsidium_orientale	0	0.125-0.375	0.25-0.5	0.529412-0.647059	0.333333-0.435897	0.066667-0.333333	0.071429-0.285714	0.066667-0.333333	0.055556-0.333333	0.5-0.5	0-0	0.4-0.4	0.25-0.25	0.384615-0.384615	0.1-0.1	0.142857-0.142857	0.526860126-0.441434023	0.269474217-0.265175303	0.608083628-0.699531806	0.321666744-0.5959098	0.220324782-0.177045816	0.119041684-0.201161181	0.194100061-0.228062199		
Cetopsidium_pemon	0	0.25-0.375	0-0.5	0.5-0.617647	0.282051-0.410256	0.066667-0.266667	0.071429-0.357143	0.066667-0.266667	0.055556-0.277778	0.5-0.5	0-0	0.4-0.4	0.25-0.25	0.384615-0.461538	0.2-0.2	0.142857-0.142857	0.368478395-0.431406543	0.240486593-0.25580458	0.608518965-0.691023863	0.447913457-0.473421042	0.319657463-0.20098164	0.251767433-0.252619588	0.192443903-0.683951555		

Cetopsidium_soniae 0 0.375-0.375 0-0.25 0.470588-0.617647 0.230769-0.358974 0.2-0.266667 0.214286-0.285714 0.133333-0.2 0.166667-0.222222 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.25-0.25 0.538462-0.538462 0.2-0.2 0.142857-0.142857 0.563752928-0.563752928 0.328463612-0.328463612 0.603198367-0.603198367 0.369605515-0.369605515 0.044152395-0.044152395 0.006156968-0.006156968 0.612673622-0.612673622

Cetopsidium_minutum 0 0.375-0.375 0.25-0.25 0.529412-0.558824 0.333333-0.358974 0.2-0.266667 0.142857-0.142857 0.2-0.266667 0.166667-0.222222 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.25-0.25 0.384615-0.384615 0.1-0.1 0.142857-0.142857 0.568150504-1 0.142231517-0.135788302 0.205452861-0.627070687 0.464679643-0.658221697 0.493391181-0.544235483 0.284993071-0.312647518 0.155323603-0.167429721

Denticetopsis_epa 0 0.375-0.375 0-0.5 0.558824-0.647059 0.384615-0.435897 0.133333-0.2 0.142857-0.285714 0.066667-0.2 0.111111-0.222222 0.5-0.5 0-0 0.4-0.6 0.25-0.25 0.307692-0.307692 0.1-0.2 0.142857-0.142857 0.178297191-0.178297191 0.365311674-0.365311674 0.585478924-0.585478924 0.205287198-0.205287198 0-0 0.260529735-0.260529735 0.126673812-0.126673812

Denticetopsis_macilenta 0 0.25-0.375 0.25-0.5 0.558824-0.647059 0.358974-0.487179 0.133333-0.266667 0.142857-0.285714 0.2-0.333333 0.166667-0.222222 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.25-0.25 ? 0.2-0.2 ? ? ? ? ? ?

Denticetopsis_praecox 0 0.25-0.375 0.25-0.5 0.617647-0.735294 0.384615-0.487179 0.133333-0.2 0.142857-0.214286 0.133333-0.333333 0.111111-0.277778 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.25-0.25 0.307692-0.307692 0.2-0.2 0.142857-0.142857 0.261244395-0.261244395 0.364698733-0.364698733 0.633871352-0.633871352 0.25705031-0.25705031 0.072211126-0.072211126 0.141104308-0.141104308 0.050699937-0.050699937

Denticetopsis_sauli 0 0-0.125 0-0.25 0-0 0.487179-0.564103 0-0.066667 0.142857-0.142857 0.2-0.333333 0.277778-0.166667 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0-0 0.076923-0.076923 0.1-0.1 ? ? ? ? ? ?

Denticetopsis_seducta 0 0.25-0.375 0.25-0.5 0.588235-0.705882 0.358974-0.512821 0.133333-0.266667 0.357143-0.142857 0.066667-0.4 0.166667-0.277778 0.5-0.5 0-0 0.4-0.6 0.25-0.25 0.307692-0.307692 0.1-0.1 0.142857-0.142857 0.235103216-0.251351931 0.323318715-0.274747134 0.236075424-0.289386897 0.274610887-0.406915537 0.071609382-0.071609382 0.249737295-0.436144764 0.050806576-0.074485894

Paracetopsis_atahualpa 0 0.375-0.375 0.75-0.75 0.676471-0.735294 0.461538-0.538462 0.333333-0.466667 0.214286-0.357143 0.733333-0.866667 0.777778-0.777778 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.5-0.5 0.692308-0.692308 0.3-0.3 0.571429-0.571429 ? ? ? ? ? ?

Paracetopsis_bleekeri 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.676471-0.794118 0.461538-0.589744 0.266667-0.4 0.142857-0.428571 0.6-0.866667 0.611111-0.777778 0.5-0.5 0-0 0.6-0.6 0.5-0.5 0.692308-0.692308 0.3-0.3 0.428571-0.428571 0.179626672-0.179626672 0.138506294-0.138506294 0.683565388-0.683565388 0.200823393-0.200823393 0.097884892-0.097884892 0.13120902-0.13120902 0.254029903-0.254029903

Paracetopsis_esmeraldas 0 0.375-0.375 0.5-1 0.676471-0.764706 0.461538-0.564103 0.4-0.6 0.214286-0.428571 0.8-1 0.777778-0.944444 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.5-0.5 0.538462-0.538462 0.2-0.2 0.285714-0.285714 0.058298559-0.058298559 0.193245103-0.193245103 0.641159571-0.641159571 0.400300683-0.400300683 0.09086336-0.09086336 0.00587735-0.00587735 0.040556581-0.040556581

Cetopsis_amphiloxa 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.676471-0.823529 0.589744-0.487179 0.133333-0.266667 0.071429-0.214286 0.4-0.533333 0.277778-0.388889 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.25-0.25 0.384615-0.384615 0.1-0.1 0.428571-0.428571 0.715987473-0.715987473 0.421843159-0.421843159 0.545098779-0.545098779 0.214720401-0.214720401 ? 0.09415205-0.09415205 0.481576139-0.481576139

Cetopsis_arcana 0 0.375-0.375 0.5-0.5 0.529412-0.647059 0.333333-0.461538 0.2-0.333333 0.142857-0.285714 0.2-0.4 0.277778-0.388889 0.5-0.5 0-0 0.6-0.6 0.25-0.25 0.538462-0.538462 0.2-0.2 0.142857-0.428571 0.112968034-0.16260034 0.180604072-0.110139114 0.773831238-0.996463276 0.328869146-0.60917444 0.154855673-0.154855673 0.120960933-0.28132929 0.105505336-0.630724432

Cetopsis_baudoensis 0 0.375-0.375 0.75-1 0.588235-0.647059 0.333333-0.435897 0.4-0.533333 0.357143-0.5 0.533333-0.666667 0.611111-0.722222 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.692308-0.692308 0.2-0.2 0.428571-0.428571 ? ? ? ? ? ?

Cetopsis_caiapo 0 0.375-0.375 0.5-0.5 0.529412-0.529412 0.307692-0.307692 0.466667-0.466667 0.428571-0.428571 0.266667-0.266667 0.444444-0.444444 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? ?

Cetopsis_candiru 0 0.25-0.375 0.5-0.5 0.705882-0.852941 0.461538-0.641026 0.6-0.866667 0.357143-0.642857 0.6-1 0.722222-1 0.5-0.5 0-0 0-0 0.25-0.25 1-1 0-0 0.428571-0.428571 0.496209318-0.496209318 0.106566594-0.106566594 0.758024047-0.758024047 0.370782206-0.370782206 0.859690897-0.859690897 0.315621251-0.315621251 0.560435156-0.560435156

Cetopsis_coecutiens 0 0.375-0.375 0.75-1 0.529412-0.617647 0.307692-0.410256 0.466667-0.8 0.214286-0.5 0.466667-0.8 0.611111-0.777778 0.5-0.5 0-0 0-0 0.25-0.25 0.846154-1 0.2-0.2 0.571429-0.714286 0.309195951-0.309195951 0.120917907-0.120917907 0.896653344-0.896653344 0.234895411-0.234895411 0.892039589-0.892039589 0.356056627-0.356056627 0.440661785-0.440661785

Cetopsis_fimbriata 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.588235-0.647059 0.384615-0.461538 0.2-0.466667 0.214286-0.428571 0.4-0.666667 0.555556-0.666667 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.615385-0.692308 0.2-0.2 0.428571-0.428571 ? ? ? ? ? ?

Cetopsis_gobioides 0 0.25-0.5 0.25-0.75 0.5-0.647059 0.307692-0.435897 0.266667-0.4 0.142857-0.428571 0.266667-0.533333 0.333333-0.5 0.5-0.5 0-0 0.4-0.4 0.25-0.25 0.538462-0.615385 0.2-0.2 0.285714-0.428571 0.394518266-0.394518266 0.185688554-0.185688554 0.664961542-0.664961542 0.475061314-0.475061314 0.4075509-0.4075509 0.100228222-0.100228222 0.240275593-0.240275593

Cetopsis_montana 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.558824-0.617647 0.333333-0.461538 0.266667-0.333333 0.214286-0.357143 0.266667-0.533333 0.333333-0.444444 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.615385-0.615385 0.2-0.2 0.142857-0.142857 0.287208853-0.287208853 0.287826327-0.287826327 0.563146868-0.563146868 0.44666284-0.44666284 0.524560339-0.524560339 0.026578456-0.026578456 0.183931796-0.183931796

Cetopsis_motatanensis 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.617647-0.676471 0.410256-0.487179 0.4-0.533333 0.428571-0.571429 0.533333-0.666667 0.666667-0.777778 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.769231-0.769231 0.2-0.2 0.428571-0.428571 0.401644078-0.401644078 0.182991635-0.182991635 0.764374112-0.764374112 0.378204691-0.378204691 0.547657004-0.547657004 0.053707794-0.053707794 0.096308386-0.096308386

Cetopsis_oliveirai 0 0.375-0.375 0.5-0.5 0-0 0.179487-0.25641 0.333333-0.466667 0.285714-0.428571 0-0.066667 0.166667-0.222222 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.692308-0.692308 0.1-0.1 0-0 0.602194195-0.602194195 0-0 0.766736854-0.766736854 0.471437359-0.471437359 1-1 0.179674335-0.179674335 0.094351597-0.094351597

Cetopsis_orinoco 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.558824-0.705882 0.333333-0.512821 0.2-0.466667 0.142857-0.428571 0.333333-0.666667 0.388889-0.555556 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.615385-0.615385 0.2-0.2 0.285714-0.285714 0.410051979-0.410051979 0.168084306-0.168084306 0.797879678-0.797879678 0.413234206-0.413234206 0.15489166-0.15489166 0.056314006-0.056314006 0.088884059-0.088884059

Cetopsis_othonops 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.588235-0.676471 0.333333-0.461538 0.266667-0.466667 0.285714-0.428571 0.333333-0.6 0.5-0.666667 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.692308-0.692308 0.2-0.2 0.285714-0.285714 0.070156123-0.070156123 0.182201729-0.182201729 0.643262508-0.643262508 0.435373652-0.435373652 0.219257672-0.219257672 0-0 0.131607319-0.131607319

Cetopsis_parma 0 0.375-0.375 0.5-0.75 0.529412-0.588235 0.333333-0.384615 0.266667-0.533333 0.428571-0.428571 0.266667-0.266667 0.444444-0.5 0.5-0.5 0-0 0-0 0.25-0.25 0.692308-0.692308 0.3-0.3 0.571429-0.571429 ? ? ? ? ? ?

Cetopsis_pearsoni 0 0.25-0.5 0.5-0.5 0.588235-0.617647 0.384615-0.410256 0.2-0.333333 0.285714-0.357143 0.266667-0.4 0.388889-0.444444 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.615385-0.615385 0.2-0.2 0.142857-0.142857 0.120696167-0.120696167 0.195964733-0.195964733 0.794564041-0.794564041 0.383287686-0.383287686 0.26976833-0.26976833 0.111202387-0.111202387 0.19053179-0.19053179

Cetopsis_plumbea 0 0.375-0.5 0.5-1 0.588235-0.764706 0.384615-0.538462 0.2-0.466667 0.071429-0.357143 0.466667-0.866667 0.5-0.777778 0.25-0.25 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.615385-0.615385 0.2-0.2 0.285714-0.285714 0.145157912-0.145157912 0.201089406-0.201089406 1-1 0.439103781-0.439103781 0.44157362-0.44157362 0.042546664-0.042546664 0.15548832-0.15548832

Cetopsis_sandrae 0 0.375-0.375 0.5-0.5 0.529412-0.588235 0.333333-0.358974 0.133333-0.333333 0.142857-0.285714 0.2-0.266667 0.222222-0.277778 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.538462-0.538462 0.2-0.2 0.142857-0.142857 0.222314088-0.222314088 0.161298405-0.161298405 0.910683091-0.910683091 0.353456991-0.353456991 0.409260612-0.409260612 0.13157174-0.13157174 0.080332145-0.080332145

Cetopsis_spnov 0 ?

Cetopsis_starnesi 0 0.375-0.375 0.5-0.5 0.647059-0.676471 0.435897-0.461538 0.266667-0.333333
 0.142857-0.214286 0.533333-0.533333 0.444444-0.5 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.615385-0.615385
 0.2-0.2 0-0 0.46234622-0.46234622 0.41057924-0.41057924 0.725898402-0.725898402 0.382976535-
 0.382976535 0.27610637-0.27610637 0.001645155-0.001645155 0.070968368-0.070968368
Cetopsis_vari 0 0.375-0.375 0.5-0.5 0.588235-0.588235 0.410256-0.410256 0.266667-0.266667
 0.214286-0.214286 0.466667-0.466667 0.444444-0.444444 0.5-0.5 0-0 0.2-0.2 0.25-0.25 0.615385-
 0.615385 0.2-0.2 0-0 0.332790201-0.412317954 0.278833232-0.379814271 0.687481422-0.687799661
 0.294185919-0.349136696 0.471087382-0.471087382 0.217324582-0.325500591 0.536883954-1

Tabela 6: Matriz de dados discretos provenientes da morfologia externa e osteologia (*sensu* de Pinna et al., 2007; 0-126) e de neuroanatomia (127-167).

Diplomystes_mesembrinus

[illegible]

Austroglanis_barnardi

```
0010000000111100000000000010000000011??000000001000000000000000000000001000111
00010000110010000?0?000001000001000??00010000000011020101000000210202200000100011100
0?00001
```

Bagrus_bayad

```
00100000001101000000000000100000000100?00000000100000000000000000000000100101
100010000110010000000100001000000000??0001000000000102000130100020010210000010001110
00?00001
```

Nematogenys_inermis

```
0010000000001000000000000010000010??1??000000?010000001000?000000010001000111
00010000?112??00?????00000121110000??00010001000020001101000000100001200100100001100
0?00001
```

Noturus_flavus

```
0010000000110100000000000010000000? ?1? ?000000001000000000000000000000001000111
00010000110010000000100001000000000? ?00000000000011020001301000200102200000100011110
0?00001
```

Pimelodus ornatus

```
0010000000110100000000000010?10000011??0000000010000000000?0000000001000111
0001000011001000?000?000010000000?0??00010000000001020001301000200103100000100011100
0?00002
```

Helogenes_marmoratus

0110010110001010010001121000001001000000000001110?0000000000011001100100011
00000000000000?111000001000121100000?0001000000000110001110211130101211000110101110
01000101

Helogenes_castaneus

0110010110001010010001121000001001000000000001110?0000000000011001100100011
000000000000001111000001000121100000?0001000000000110001110211130101211000110101110
01000101

Cetopsidium_ferreirai

0?110010000010111000111110000000000001000000001000100000000010100010100011
01???1?00000000000000000010000001???0?202110?100002?????????????????????????????
?????

Cetopsidium morenoi

```
0111001000001011100011111000000000000100000001000100000000??01000101000110  
100110000000000000000000000010000001102001021111100002110001121211130101211000110001110  
00?00111
```

Cetopsidium orientale

Ottopalaudum_Orientale
0111001000001011110001111100000000000001000000001000100000000000100000100011
01001100000000000000000000100000011020020211110000211000112121113010121100011000111
000?00111

Cetopsidium pemon

[illegible]

Cetopsidium soniae

[illegible]

[illegible]

```

111100100100102111101111110100011000001110100001000100000100000100011
01011110110110100100000101010011011200211110010001111000112121114112122110111000111
010?00111

```

```

011100100100102111101111100100001000001010100001000100000100000010000110011
010111001101101001000001010100110112002111100100011????????????????????????
??????

```

```

1?11001001001021111011111001000110000011101000010001000001000000010000110011
01011110010110100100000101010011011200211110010001111000112121114112122110111000111
010?00111

```

```

2111001001001021111011111?00000010001???101000010001000001?000000100101000110
00101101101101011000001010100100112002111200100002????????????????????????????
????

```

```
111100100100102111101111100100011000001110100001000100000100000010000110011
01011100010110100100000101010010011200211110010001111000112121114112122110111000111
010?00111
```

```

0111001000001021100011111000100010100010000101010001110002000110000000110011
010011000101101001010001010101000102002021011100000????????????????????????
??????

```

0111001000001021100011111000100010100010000101010001110001000110000000110011
01001100010110100101000101010100?10200202101110000011000112121115011131100011001101
011100111

0?11001000001021100011111000100010100010000101010001110001000110000000110011
0100?100010110100101000101010100010?0020210??100000110001121211150111311000110011010
10?00111

0111001000001021100011111001000010010020001100010011000011100110000000110011
010011000101111001000001110101000102002021100110000211001121211150111?1100011000111
010?00111

0110001000001021100011111001000110010020000000010001000?11100110000000110011
01001100010113100100111101010100110211202111111000021100112121115011131100011000111
010?00111

```
0112001000001021100011111001010110010030000000010001000011100110000000110011
010011000101121001000001010101001102102021111110000????????????????????????
??????
```

[illegible]

```

011320100000102110001111001110010010130010000010111001011100110000000111011
0010110101012110010000111101111011010?100101112010021100112121115011131100011000111
010?00111

```

Cetopsis_cocutiens

011310100000100110001111100111011001013001000001010100101211?110000000111111
00101101010121100110100111010100110200102102111110021100112121115011141100011000111
000?00111

Cetopsis_fimbriata

0112001000001021100011111001110110010030000000010001000012100110000000110011
010011000101111001001001110101001102002021111110000211001121211150111?1100011000111
010?00111

Cetopsis_gobioides

0111001000001021100011111001000110010020000000010001000111100110000000110011
01001100010113100100111101010100110211202101111000021100112121115011131100011000111
010?00111

Cetopsis_montana

0111001000001021100011111001?00010010010000010010001000011100110000000110011
01001100010112100100101101010100110211202101111000021100112121115011131100011000111
010?00111

Cetopsis_motatanensis

0111001000001021100011111001100010010030000100010001000011100110000000110011
01001100010111100100000111010100110200202101111000021100112121115011131100011000111
010?00111

Cetopsis_oliveirai

0112000000001020100001111001000010010030000000010001001012021000000000110011
0010110001012?1001101011010101011100??1021020111200211001121211150111311002111201110
10?11111

Cetopsis_orinoco

0111001000001021100011111001000010010010000000010011000?12100110000000110011
010011000101131001000011110101001102012021011110000211001121211150111?1100011000111
010?00111

Cetopsis_othonops

0?11001000001021100111111001100010010010000100010001000011100110000000100011
0100?100010111100100100101010100110200202111111000021100112121115011131100011000111
010?00111

Cetopsis_parma

0113010000010211000111110011101100100300000000101010010121001100000001110110
100110001012210010000?101010100?102011021020110000?????????????????????????????
???

Cetopsis_pearsoni

0?11001000001021100011111001000010010010000100010001000011100110000000110011
01001100010111100100100101010100110211202101111000021100112121115011131100011000111
010?00111

Cetopsis_plumbea

0111001000001021100011111001000010010020000100010011000011100110000000110011
01001100010112100100101101010100110211202101111000021100112121115011131100011000111
000?00111

Cetopsis_sandrae

0111001000001021100011111001000010010010000100010001000011100?10001001100011
01001100010112100100011101010100110211202101111000021100112121115011131100011000111
010?00111

Cetopsis_spnov

??
??

Cetopsis_starnesi

0112001000001021100011111001000010010010000000010011000011100110000001110011
01001100010112100100111101010100110200202101111000021100112121115011131100011000111
010?00111

Cetopsis_vari

0111001000001021100011111001000010010010001010010011000011100110000000100011
01001100010113100100001111010100110200202111111000021100112121115011131100011000111
010?00111

APÊNDICES

Apêndice 1: Lista de material examinado.

Cetopsidium ferreirai Vari, Ferraris & de Pinna, INPA 6501, 1 (paratype, C&B, C, 37 mm). INPA 10193, 2 (paratype, C, 31-32 mm). MZUSP 101906, 2 (C).

Cetopsidium minutum (Eigenmann 1912), ANSP 175839, 1 (C, 32 mm). MZUSP 108943, 2 (B, C, 31-34 mm).

Cetopsidium morenoi (Fernández-Yépez), ANSP 139574, 2 (C, 28-31 mm). ANSP 160772, 1 (C, 35 mm); ANSP 165734, 2 (C&S). ANSP 182967, 2 (T). ANSP 185054, 1 (C, T, 29 mm). ANSP 189393, 1 (C, 32 mm). ANSP 188962, 2 (C, T, 28-31 mm). ANSP 196785, 2 (C, T, 27-30 mm). ANSP 196757, 5 (C, T, 24-32 mm). INHS 69416, 1 (C&B, C). IAvH 12469, 1 (C, 39 mm). IAvH 12476, 1 (C, 36 mm). IAvH 12580, 1 (C, 38 mm). IAvH 12890, 1 (C, 38 mm). ICNMHN 19505, 1 (C, 39 mm). LBP 5178, 1 (C, T, 34 mm). MPUJ 3435, 1 (C, 37 mm). MPUJ 5577, 4 (C, 27-37 mm). MZUSP 92984, 37 (B, C, 38-40 mm). MZUSP 106062, 3 (C). MZUSP 92511, 1 (C).

Cetopsidium orientale (Vari, Ferraris & Keith), ANSP 197942, 3 (C, T, 25-32 mm). LBP 12123, 1 (C, T, 28 mm). MNRJ 9523, 1 (B, C, 33 mm). MZUSP 98141, 1 (B, C, 45 mm). MZUSP 79285, 1 (C&B, C, 22 mm). MZUSP 87008, 3 (C). MZUSP 97185, 18 (C). MZUSP 116049, 1 (C). MZUSP 94922, 1 (C). MZUSP 97264, 1 (C). MZUSP 96996, 3 (C). MZUSP 97193, 1 (C). MZUSP 86229, 3 (C). MZUSP 92464, 2 (C). MZUSP 98141, 19 (C). MZUSP 96751, 4 (C, T). MZUSP 96993, 1 (C). USNM 226147, 2 (C&B, C, 21 mm).

Cetopsidium pemon Vari, Ferraris & de Pinna, MZUSP 93068, 2 (B, C, 38-39 mm). UF 26156, 2 (C&B, 25–27 mm). ANSP 180959, 3 (C). ANSP 190907, 1 (C). ANSP 192390, 1 (C).

Cetopsidium soniae Vari & Ferraris, 2009 – ANSP 178784, 3 (B, C&S, C, 30 mm). ANSP 198233, 1 (C, T, 26 mm). ANSP 202208 9 (C, 24-32 mm). ANSP 178783, 2 (25-27 mm). MHNG 1652.014, 2 (T, 30-35 mm).

Cetopsis amphiloza (Eigenmann), IAvH 6605, 1 (C). IAvH 6606, 1 (C). ICNMHN 192, 1 (B, C, 123 mm). ICNMHN 2268, 1 (B, C, 125 mm). MEPN 85-140, 1 (C&B, C, 80 mm). MZUSP 123038, 3 (C, T, 82-88 mm).

Cetopsis arcana Vari, Ferraris & de Pinna, ANSP 194572, 2 (C, T, 47-49 mm). LBP 64712, 1 (C, T, 48 mm). LBP 65518, 1 (C, T, 54 mm). MNRJ 36156, 1 (B, C, 53 mm). MZUSP 55965, 1 (paratype, C&B, C, 85 mm). MZUSP 41492, 3 (B, C&B, C, 35-43 mm). MZUSP 31432, 1 (C). MZUSP 41462, 1 (C). MZUSP 24217, 1 (C). MZUSP 88571, 1 (C). MZUSP 30694, 1 (C). MZUSP 95482, 1 (C). MZUSP 88569, 3 (C). MZUSP 88570, 2 (C).

Cetopsis baudoensis (Dahl), ICNMHN 100, 1 (holotype, C). ICNMHN 118, 6 (paratypes, C). NRM 31747, 1 (C&B, 77 mm).

Cetopsis candiru Spix & Agassiz, ANSP 178321, 1 (C, T, 78 mm). ANSP 192615, 1 (C, 62 mm). ANSP 192626, 1 (C, 57 mm). ANSP 193963, 3 (C, 47-65 mm). ANSP 196254, 4 (C). ANSP 196255, 1 (C). IAvH 410, 1 (C). IAvH 1393, 1 (C). IAvH 2835, 1 (C). IAvH 4834, 1 (C). IAvH 5321, 1 (C). LBP 17017, 1 (C, T). MPEG 3305, 2 (C). MZUSP 6272, 1 (C, 120 mm). MZUSP 24688, 1 (C, 185 mm). MZUSP 48102, 3 (C&B, C, 82-130 mm). MZUSP 75836, 2 (B, C, 84.8 – 96.1 mm). MZUSP 9140, 2 (C). MZUSP 24232, 1 (C). MZUSP 5684, 1 (C). MZUSP 56882, 1 (C). MZUSP 35934, 1 (C). MZUSP 31331, 1 (C). MZUSP 30696, 1 (C). MZUSP 28350, 1 (C). MZUSP 53015, 1 (C). MZUSP 23319, 3 (C). MZUSP 30693, 1 (C). MZUSP 54086, 2 (C). MZUSP 9543, 1 (C). MZUSP 28371, 1 (C). MZUSP 84765, 1 (C). MZUSP 55643, 15 (C). MZUSP 52899, 1 (C). MZUSP 24228, 1 (C). MZUSP 24229, 2 (C). MZUSP 24615, 1 (C). MZUSP 35935, 1 (C). MZUSP 9599, 5 (C). MZUSP 35421, 8 (C). MZUSP 23753, 2 (C). MZUSP 23249, 12 (C). MZUSP 24602, 1 (C). MZUSP 24683, 11 (C). MZUSP 26419, 1 (C). MZUSP 6913, 1 (C). MZUSP 23521, 11 (C). MZUSP 93165, 1 (C). MZUSP 23287, 1 (C). MZUSP 48102, 12 (C). MZUSP 75836, 42 (C). MZUSP 28732, 8 (C). MZUSP 52898, 1 (C). MZUSP 76418, 2 (C). MZUSP 5935, 7 (C). MZUSP 6272, 3 (C). MZUSP 38827, 2 (C). MZUSP 5969, 1 (C). MZUSP 24595, 1 (C). MZUSP 5874, 1 (C). MZUSP 36764, 2 (C). MZUSP 62991, 2 (C). UNIR 6071, 1 (C, T).

Cetopsis coecutiens (Lichtenstein), ANSP 191779, 1 (C, T). LACM 43102-3, 1 (C&B, C, 21 mm). LBP 54068, 1 (C, T). MPEG 6546, 2 (C). MZUSP 23354, 1 (C, 113 mm). MZUSP 23975, 1 (C, 145 mm). MZUSP 24177, 1 (C, disarticulated). MZUSP 38765, 2 (C&B, C, 107–128 mm). MZUSP 83336, 3 (C&S, C, 22–25 mm). MZUSP 43288, 1 (B, C, 143.1 mm). MZUSP 7401, 1 (C). MZUSP 9419, 1 (C). MZUSP 9475, 2 (C). MZUSP 9491, 2 (C). MZUSP 15539, 2 (C). MZUSP 15826, 1 (C). MZUSP 23653, 1 (C). MZUSP 23975, 11 (C). MZUSP 24177, 2 (C). MZUSP 24915, 1 (C). MZUSP 21985, 5 (C). MZUSP 28370, 11 (C). MZUSP 30695, 1 (C). MZUSP 30697, 1 (C). MZUSP 38826, 1 (C). MZUSP 43288, 12 (C). MZUSP 45102, 2 (C). MZUSP 4863, 1 (C). MZUSP 5466, 1 (C). MZUSP 55697, 5 (C). MZUSP 59092, 4 (C). MZUSP 61996, 1 (C). MZUSP 62518, 1 (C). MZUSP 77676, 1 (C). MZUSP 86086, 1 (C). MZUSP 111786, 7 (C). MZUSP 21985, 5 (C). MZUSP 23354, 1 (C). MZUSP 26418, 1 (C). MZUSP 28731, 2 (C). MZUSP 30443, 1 (C). MZUSP 30692, 1 (C). MZUSP 38765, 6 (C). MZUSP 48045, 1 (C). MZUSP 48102, 1 (C). MZUSP 54176, 1 (C). MZUSP 55646, 1 (C). MZUSP 55647, 8 (C). MZUSP 55682, 1 (C). MZUSP 55684, 1 (C). MZUSP 55687, 1 (C). MZUSP 5685, 1 (C). MZUSP 57340, 1 (C). MZUSP 57770, 2 (C). MZUSP 62944, 1 (C). MZUSP 62990, 2 (C). MZUSP 76421, 1 (C). MZUSP 83336, 5 (C). MZUSP 89183, 1 (C). MZUSP 98669, 1 (C). MZUSP 101186, 1 (C). MZUSP 101890, 1 (C). MZUSP 103405, 1 (C). MZUSP 77659, 2 (C). UNIR 4126, 1 (C, T).

Cetopsis fimbriata Vari, Ferraris & de Pinna, IAvH 6602, 1 (C). IAvH 6603, 1 (C). USNM 257763, 47 (B, C&B, C, 84 mm). USNM 372826, 2 (paratypes (C&B, C, 73–87 mm)).

Cetopsis gobioides (Kner), LBP 33195, 1 (C, T). LBP 9088, 1 (C, T). LBP 38283, 1 (C, T). LBP 63815, 1 (C, T). NUP 15253, 3 (B, C, 52–55 mm). MCP 44262, 2 (B, C, 53–96 mm). MZUEL 6558, 3 (B, C, 15–17 mm). MZUSP 22762, 1 (C&B, C, 106 mm). MZUSP 22945, 1 (C, 77 mm). MZUSP 23091, 1 (C, 61 mm). MZUSP 24455, 1 (C, 41 mm). MZUSP 38808, 1 (C, 85 mm). MZUSP 39599, 1 (C&B, C, 98 mm). MZUSP 40217, 1 (C&B, C, 78 mm). MZUSP 38564, 1 (C&B, C, 71 mm). MZUSP 2312, 2 (C). MZUSP 2313, 1 (C). MZUSP 3095, 2 (C). MZUSP 3209, 1 (C). MZUSP 22464, 1 (C). MZUSP 22760, 1 (C). MZUSP 22762, 3 (C). MZUSP 23214, 1 (C). MZUSP 35217, 3 (C). MZUSP 35420, 1 (C). MZUSP 36763, 1 (C). MZUSP 38564, 3 (C). MZUSP 38760, 1

(C). MZUSP 38808, 1 (C). MZUSP 38852, 1 (C). MZUSP 40217, 2 (C). MZUSP 51539, 1 (C). MZUSP 59335, 1 (C). MZUSP 87180, 1 (C). MZUSP 99279, 4 (C). MZUSP 87909, 1 (C). MZUSP 106476, 4 (C).

Cetopsis montana Vari, Ferraris & de Pinna, ANSP 178173, 1 (paratype, C). ANSP 180808, 5 (B, C, T). ANSP 180833, 1 (C, T). LACM 41735-1, 1 (C&B, C, 21 mm). LACM 41736-1, 2 (C&B, C). UNIR 3936, 1 (C, T).

Cetopsis motatanensis (Schultz), IAvH 14303, 1 (C, T). IAvH 3080, 1 (C). USNM 121269, 2 (paratype, B, C&B, C, 77 mm).

Cetopsis oliveirai (Lundberg & Rapp Py-Daniel), MZUSP 56428, 2 (B, C, 21-23 mm). MZUSP 79338, 1 (C&B, C, 33 mm). MZUSP 79337, 1 (C&B, C, 33 mm). UNIR 10214, 1 (C, T, 21 mm). UNIR 10331, 1 (C, T, 23 mm). UNIR 10093, 1 (C, T, 20 mm). UNIR 10207, 1 (C, T, 19 mm).

Cetopsis orinoco (Schultz), MCNG 5375, 1 (C&B, C, 69 mm). ICNMHN 558, 1 (C). ICNMHN 7768, 2 (C). ICNMHN 7783, 6 (C). ICNMHN 7774, 3 (C). ICNMHN 5297, 1 (C). ICNMHN 7770, 2 (C). ICNMHN 7771, 2 (C). ICNMHN 1779, 1 (C). ICNMHN 534, 4 (C). ICNMHN 3721, 1 (C). ICNMHN 7782, 1 (C). ICNMHN 2802, 14 (C). ICNMHN 16982, 5 (C). IAvH 731, 1 (C). IAvH, 1 (C). IAvH, 1 (C). IAvH 2927, 10 (C). IAvH 2995, 2 (C). IAvH 1 (C). IAvH 3768, 15 (C). IAvH 3770, 4 (C). IAvH 10729, 4 (C). MPUJ 2901, 2 (C). MPUJ 3091, 1 (C). MPUJ 5636, 4 (C, B). MPUJ 5920, 3 (C). MPUJ 9318, 5 (C). MPUJ 3219, 1 (C, T). MZUSP 3220, 1 (C, T).

Cetopsis othonops (Eigenmann), USNM 76972, 2 (B, C&B, C, 82 mm). ICNMHN 1782, 1 (C). ICNMHN 15961, 1 (C). ICNMHN 7264, 4 (C). ICNMHN 16145, 1 (C). UDEA:CIUA 975, 1 (C). UDEA:CIUA 1144, 1 (C). UDEA:CIUA 1964, 1 (C). UDEA:CIUA 2526, 3 (C). MZUSP 42207, 1 (C).

Cetopsis parma Oliveira, Vari & Ferraris, ANSP 178105, 1 (C, T). ANSP 192623, 1 (C). ANSP 199719, 1 (C). MZUSP 79993, 1 (C).

Cetopsis pearsoni Vari, Ferraris & de Pinna, MZUSP 27812, 2 (paratype, B, C&B, C, 59-64 mm).

Cetopsis plumbea Steindachner, ANSP 180568, 3 (B, C, T, 73 mm). ICNMHN 7775, 1 (C). ICNMHN 11039, 1 (C). MUSM 4201, 1 (C&B, C, 71 mm). MZUSP 110574, 2 (C). MZUSP 35933, 1 (C). MZUSP 63293, 2 (C). ROM 100252, 2 (C, T).

Cetopsis sandrae Vari, Ferraris & de Pinna, MZUSP 61051, 1 (paratype, C&B, C, 46 mm). MZUSP 41492, 1 (B, C, 39 mm). MZUSP 78768, 1 (C). MZUSP 83845, 2 (C). MZUSP 88458, 1 (C). MZUSP 115704, 1 (C). MZUSP 87128, 1 (C). MZUSP 84044, 3 (C). MZUSP 96801, 3 (C). MZUSP 89814, 1 (C). MZUSP 98055, 1 (C). MZUSP 97163, 1 (C). MZUSP 99378, 2 (C).

Cetopis starnesi Vari, Ferraris & de Pinna, AUM 23745, 1 (C&B, C, B).

Cetopsis varii Abrahão & de Pinna, ANSP 137558 20 (paratypes, B, C&S, C, 36 mm). MPUJ 9321, 1 (tomograph holotype, C, 46 mm). MPUJ 9320, 5 (paratypes, C&S, C, 19.3-23.6 mm).

Denticetopsis epa Vari, Ferraris & de Pinna, MPEG 30556, 1 (C, 41 mm). MPEG 21437, 3 (39-45 mm). MPEG 26642, 1 (B, C, 26.7 mm). MPEG 33445, 1 (C, 29 mm). MPEG 33539, 1 (C, 35 mm). MZUSP 83228, 4 (paratypes C, 27-45 mm). MZUSP 24183, 2 (paratypes, C&B, C, 34-35 mm). MZUSP 105332, 1 (C).

Denticetopsis macilenta (Eigenmann), AMNH 55332 SW, 4 (C&B, C, 29-32 mm). AMNH 27692, 1 (C). AUFT 3309, 1 (C, T). AUFT 3310, 1 (C, T).

Denticetopsis praecox (Ferraris & Brown), ANSP 182967, 2 (C, 31-33 mm). ANSP 188962, 2 (C, T, 39 mm). AMNH 74449, 1 (paratype, C&B, C, 43 mm). MPEG 11823, 1 (B, C, 27.1 mm). MPEG 11824, 2 (C, 34-36 mm). MPEG 12405, 2 (C, 38 mm). MPEG 12569, 2 (41-43 mm). MPEG 13086, 1 (C, 38 mm). MPEG 13127, 1 (C, 29 mm). MPEG 13184, 1 (C, 35 mm). MPEG 16651, 2 (C, 37 mm). MPEG 16652, 1 (C, 29 mm). MPEG 16653, (C, 34 mm).

Denticetopsis sauli Ferraris, ANSP 161432, 4 (paratypes, C&B, C, 20-21 mm).

Denticetopsis seducta Vari, Ferraris & de Pinna, ICNMHN 5032, 13 (23-32 mm). ICNMHN 6276, 6 (C, 24-29 mm). ICNMHN 6216, 3 (C, 25-28 mm). ICNMHN 10447, 1 (C, 27 mm). ICNMHN 7755, 4 (C, 28-31 mm). ICNMHN 7754, 1 (C, 29 mm). ICNMHN 4938, 1 (C, 28 mm). ICNMHN 7753, 1 (C, 31 mm). LBP 70359, 1 (C, T, 31 mm). MZUSP 37813, 27 (B, C&S, C, 27-38 mm). MZUSP 15, 1 (C,T, 24 mm). MZUSP 92, 1 (C, T, 28 mm). MZUSP 93, 1 (C, T, 32 mm). UNIR 6408, 1 (C, T, 28 mm).

Paracetopsis bleekeri Bleeker, AMNH 97234, 1 (C&B, C, 94 mm). CAS 77029, 1 (B, C, 193 mm). LBP 76118, 1 (213 mm). MZUSP 123041, 4 (C, T, 189-235 mm). USNM 163899, 1 (C). USNM 76971, 5 (C). USNM 304883, 4 (C).

Paracetopsis esmeraldas Vari, Ferraris & de Pinna, MZUSP 22328, 1 (C, 58 mm). MZUSP 120969, 1 (B, C, 68.3 mm). MZUSP 123033, 3 (C, T, 190-245 mm). MZUSP 123053, 2 (C, T, 212-234 mm).

Paracetopsis atahualpa Vari, Ferraris & de Pinna, MEPN RBS 04-11 (C&B, C).

Helogenes castaneus (Dahl), ANSP 128702, 1 (C, 32 mm). ANSP 128703, 2 (C, 29-34 mm). ICNMHN 12859, 2 (C, 31-32 mm). ICNMHN 1902, 3 (C, 27-34 mm). MZUSP 63091, 3 (B, C&B, C, 35-37 mm).

Helogenes marmoratus Günther, AMNH 7113 SW, 1 (C, 37 mm). AMNH 13332 SW, 1 (C, 35 mm). ANSP 178745, 1 (C, T, 35 mm). LBP 67182, 1 (C, T, 33 mm). LIA 11383, 1 (T). MZUSP 23858, 2 (C&B, C, 31-40 mm). MZUSP 40235, 1 (C, 58 mm); MZUSP 64112, 1 (B, C, 56.8 mm). MZUSP 109025, 1 (B, C, T 56.3 mm). MZUSP 117655, 8 (B, C, 14.4-55.9 mm). MZUSP 117716, 32 (B, C, 21.1-47.5 mm). MZUSP 31971, 1 (C). MZUSP 35775, 1 (C). MZUSP 88993, 1 (C). MZUSP 88743, 3 (C). MZUSP 53643, 2 (C). MZUSP 88971, 1 (C). MZUSP 79661, 3 (C). MZUSP 25633, 1 (C). MZUSP 86834, 2 (C). MZUSP 53769, 2 (C). MZUSP 79662, 1 (C). MZUSP 59191, 6 (C). MZUSP 85005, 1 (C). MZUSP 81526, 1 (C). MZUSP 81322, 1 (C). MZUSP 64109, 2 (C).

MZUSP 85196, 1 (C). MZUSP 79660, 1 (C). MZUSP 88949, 1 (C). MZUSP 28302, 3 (C). MZUSP 81493, 1 (C). MZUSP 22278, 1 (C). MZUSP 78009, 1 (C). MZUSP 73978, 3 (C). MZUSP 52734, 2 (C). MZUSP 85147, 3 (C). MZUSP 109066, 1 (C). MZUSP 108999, 2 (C). MZUSP 52659, 2 (C). MZUSP 108950, 1 (C). MZUSP 55307, 1 (C). MZUSP 8415, 1 (C). MZUSP 24319, 1 (C). MZUSP 109097, 3 (C). MZUSP 93331, 2 (C). MZUSP 92226, 1 (C). MZUSP 64112, 4 (C). MZUSP 109025, 9 (C). MZUSP 106474, 4 (C). UNIR 6554, 1 (C, T, 37 mm).

Austroglanis barnardi: MZUSP 62630, 2 (B, C&S, C, 54 mm).

Bagrus bayad: MZUSP 22174, 1 (B, C, 118.8 mm). USNM 229884, 1 (C&S, C, 111mm).

Diplomystes mesembrinus: MZUSP 62595 2 (B, C&S, C 79-150 mm). MZUSP 204 1 (T). *Diplomystes nahuelbutaensis*: ANSP 177913 1 (C, C&S, B 13 mm).

Nematogenys inermis: CAS 12692 (1, c&s 164 mm Ls). MZUSP 24 1 (T). MZUSP 88522, 1 (B, C, 65.1 mm).

Noturus flavus: MZUSP 62603, 2 (B, C&S, C 102 mm).

Pimelodus ornatus: LBP 21540, 1 (C, T). MZUSP 79770 (1, c&s 102 mm Ls). MZUEL 3405, 1 (B, C, 216.2 mm).

Apêndice 2: Protocolos de tempo e temperatura de cada *primer* utilizado no presente estudo.

Regular PCR				
COI	95°C	3'	30 ciclos	
	94°C	45"		
	54°C	30"		
	68°C	1'		
	68°C	10'		
	12°C	∞		
16S	95°C	3'	30 ciclos	
	94°C	45"		
	54°C	30"		
	68°C	1'		
	68°C	10'		
	12°C	∞		
CytB	95°C	3'	30 ciclos	
	94°C	45"		
	52°C	30"		
	68°C	1'		
	68°C	10'		
	12°C	∞		

Apêndice 3: Matriz e esquema do *script* de programação utilizado para as análises de Parcimônia com os dados morfológicos contínuos e discretos no *software* TNT.

nstates 32

xread

191 42

& [cont]

Matriz da tabela 5

& [num]

Matriz da tabela 6

;

cocode + 23 26 27 37 46 61 80 82 111 112 134 137 139 141 142 145 147 149 151 153 158 160 164
169;

proc/;

Apêndice 4: Esquema do *script* de programação utilizado para as análises de Inferência Bayesiana (BI) com dados moleculares no *software* Mr.Bayes.

```
Begin mrbayes;
```

```
log start filename = molecular.log;  
set autoclose = yes nowarn = yes;  
outgroup Diplomystes_mesembrinus;
```

```
CHARSET 16S = 1-589;  
CHARSET COI_1st = 590-1260\3;  
CHARSET COI_2nd = 591-1260\3;  
CHARSET COI_3rd = 592-1260\3;  
CHARSET Cytb = 1261-2410;
```

```
partition genes = 5 : 16S , COI_1st , COI_2nd , COI_3rd , Cytb;  
set partition = genes;  
unlink shape = ( all ) pinvar = ( all ) statefreq = ( all ) revmat = ( all );  
prset applyto = (all) ratepr = variable;
```

```
[GTR+I+G]
```

```
lset applyto = (1) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
[TIM+I+G]
```

```
lset applyto = (2) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
[HKY+I+G]
```

```
lset applyto = (3) nst = 2 rates = invgamma;
```

```
[TRNEF+I+G]
```

```
lset applyto = (4) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
[SYM+I+G]
```

```
lset applyto = (5) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
prset applyto = (5) statefreqpr = fixed (equal);
```

```
mcmc ngen=60000000 samplefreq=10000 printfreq=1000 nruns = 2 nchains = 4 relburnin = yes  
burninfrac = 0.25 savebrlens =yes;
```

```
mcmc;  
sump;  
sumt;
```

```
log stop;  
end;
```


Apêndice 5: Esquema do *Script* de programação utilizado para as análises de Máxima Parcimônia (MP) com dados morfológicos e moleculares no *software* TNT.

```
nstates 32;
```

```
xread
```

```
2596 42
```

```
& [cont]
```

```
Matriz da tabela 5
```

```
& [num]
```

```
Matriz da tabela 6
```

```
& [dna]
```

```
Caracteres de sequências de genes mitocondriais 16S, COI e Cytb
```

```
;
```

```
ccode + 23 26 27 37 46 61 80 82 111 112 134 137 139 141 142 145 147 149 151 153 158 160 164  
169;
```

```
proc/;
```

Apêndice 6: Esquema do *script* de programação utilizado para as análises de Inferência Bayesiana (BI) com dados morfológicos e moleculares no *software* Mr.Bayes.

```
Begin mrbayes;
```

```
log start filename = abrahao.log;  
set autoclose = yes nowarn = yes;  
outgroup Diplomystes_mesembrinus;
```

```
CHARSET morphology = 1-163;  
CHARSET 16S = 164-752;  
CHARSET COI_1st = 753-1424\3;  
CHARSET COI_2nd = 754-1424\3;  
CHARSET COI_3rd = 755-1424\3;  
CHARSET Cytb = 1425-2573;
```

```
partition combined = 6 : morphology, 16S , COI_1st , COI_2nd , COI_3rd , Cytb;  
set partition = combined;  
unlink shape = ( all ) pinvar = ( all ) statefreq = ( all ) revmat = ( all );  
prset applyto = (all) ratepr = variable;
```

```
[GTR+I+G]
```

```
lset applyto = (2) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
[TIM+I+G]
```

```
lset applyto = (3) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
[HKY+I+G]
```

```
lset applyto = (4) nst = 2 rates = invgamma;
```

```
[TRNEF+I+G]
```

```
lset applyto = (5) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
[SYM+I+G]
```

```
lset applyto = (6) nst = 6 rates = invgamma;
```

```
prset applyto = (6) statefreqpr = fixed (equal);
```

```
mcmc ngen=60000000 samplefreq=10000 printfreq=1000 nruns = 2 nchains = 4 relburnin = yes  
burninfrac = 0.25 savebrlens =yes;
```

```
mcmc;  
sump;  
sumt;
```

```
log stop;  
end;
```

Apêndice 7: Esquema de pesagem diferencial com as alterações realizadas no valor de k. C = dados merísticos; IC = índice de consistências das árvores; IR = índice de retenção das árvores; O = dados osteológicos; SNC = dados neuroanatômicos; V = dados de volume do SNC. Os valores de *hit* marcados com * foram reanalisados com as árvores contidas na memória devido ao *overflow* da primeira rodada de buscas.

Dados	k	Hit	Passos	IC	IR	Árvores	Dados	k	Hit	Passos	IC	IR	Árvores
O	-	4880*	293*	-	-	968	SNC+V	-	1*	-	0.707	0.883	22
O	0.1	5000	-	0.498	0.816	3	SNC+V	0.1	124*	-	0.695	0.877	25
O	0.5	431	-	0.492	0.816	5	SNC+V	0.5	4501*	-	0.705	0.883	22
O	1	786	-	0.492	0.812	5	SNC+V	1	4818*	-	0.705	0.883	22
O	2	4311	-	0.507	0.823	3	SNC+V	2	4528*	-	0.705	0.883	22
O	3	2476	-	0.507	0.823	3	SNC+V	3	2234*	-	0.705	0.883	22
O	5	3993	-	0.509	0.824	6	SNC+V	5	3620*	-	0.705	0.883	22
O	10	3608	-	0.509	0.824	6	SNC+V	10	4101*	-	0.705	0.883	22
O	50	2430	-	0.509	0.824	6	SNC+V	50	1228*	-	0.705	0.883	22
O	100	2777	-	0.507	0.826	6	SNC+V	100	4673*	-	0.705	0.883	22
O+C	-	1009	-	0.52	0.815	4	O+C+SNC+V	-	3903	-	0.545	0.822	2
O+C	0.1	4476	-	0.508	0.805	3	O+C+SNC+V	0.1	1146	-	0.532	0.813	1
O+C	0.5	4501	-	0.508	0.805	3	O+C+SNC+V	0.5	1006	-	0.532	0.813	1
O+C	1	4479	-	0.511	0.808	6	O+C+SNC+V	1	806	-	0.532	0.813	1
O+C	2	4794	-	0.52	0.815	2	O+C+SNC+V	2	2889	-	0.543	0.813	1
O+C	3	3972	-	0.52	0.815	2	O+C+SNC+V	3	3368	-	0.543	0.813	1
O+C	5	3484	-	0.52	0.815	2	O+C+SNC+V	5	2812	-	0.544	0.822	1
O+C	10	2272	-	0.52	0.815	2	O+C+SNC+V	10	1379	-	0.544	0.822	1
O+C	50	475	-	0.52	0.815	2	O+C+SNC+V	50	3516	-	0.545	0.822	1
O+C	100	398	-	0.52	0.815	2	O+C+SNC+V	100	3737	-	0.545	0.822	1
SNC	-	5000	72	0.806	0.931	2							
SNC	0.1	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	0.5	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	1	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	2	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	3	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	5	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	10	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	50	5000	-	0.806	0.931	1							
SNC	100	5000	-	0.806	0.931	1

Apêndice 8: Árvores de consenso estrito. A) Proposta para Siluriformes por de Pinna (1998). B) Proposta para Cetopsidae por de Pinna *et al.* (2007).

A

B

Apêndice 9: Árvores de consenso estrito. A) Proposta para Siluriformes por Mo (1991). B) Proposta para Siluriformes por Hardman (2005).

GLOSSÁRIO

Abducens: Sexto nervo craniano (VI); um dos três nervos que inervam músculos dos olhos.

ACCTTRAN: Transformação acelerada; movimento das transformações de estado de caráter para o mais próximo possível da base do cladograma, implicando reversões de estados derivados.

Adaptação: Processo geral pelo qual uma espécie se ajusta às mudanças ambientais; uma característica de um organismo que é adequado ao meio ambiente.

Aferente: Axônio de um determinado neurônio que se projeta para o sistema nervoso ou alguma parte específica dentro dele.

Alinhamento: Processo de arranjo de dados de sequências de diferentes organismos onde as posições de nucleotídeos homólogos são correspondentes entre si ao longo dos táxons.

Alometria: Estudo de tamanho relativo ou proporcional, peso, volume ou outra característica desse tipo entre membros de um táxon, como razão peso encefálico/peso corporal.

Amniotas: Mamíferos, répteis e aves; animais caracterizados pelo embrião com âmnio, a membrana que envolve o embrião e o líquido amniótico.

Análises simultâneas: Inclusão de todos os dados disponíveis em análises globais.

Apomorfia: Adjetivo: Apomórfico. Os caracteres que são derivados das especializações de um táxon particular relativo ao táxon ancestral em que a característica não estava presente.

Árvore de consenso: Árvore derivada do padrão de relações compartilhadas entre todas as árvores fundamentais onde todos os nós incongruentes são colapsados em politomias.

Árvore mais parcimoniosa: Árvore com menor comprimento possível computada sob o critério de parcimônia.

Atração de ramos longos: Teoria onde os dados de sequência em táxons terminais em rápida evolução podem conter um grande número de caracteres evoluindo em paralelo, e que podem, portanto, permitir a formação de grupos, embora os táxons terminais não sejam parentes mais próximos um do outro.

Autapomorfia: Característica derivada e exclusiva de um determinado táxon.

Axônio: O longo processo de um neurônio que transporta potenciais de ação para a porção terminal.

Blástula: Estágio inicial do embrião em que as células formam uma esfera oca.

Bootstrap: Técnica que utiliza sub-amostras pseudoreplicadas de caracteres em uma tentativa de entender qual em qual grau um determinado conjunto de dados pode ser replicável estavelmente dada uma topologia.

Bulbus olfactorius: Estrutura par na porção mais rostral do *telencephalon* que recebe sinais olfativos aferentes das células receptoras na mucosa nasal, e projetam para regiões olfativas do *telencephalon*.

Caráter: É uma dada propriedade de um dado organismo. Um estado de caráter é uma característica, atributo ou parte observável de um organismo como interpretado por um pesquisador que pode ser comparado entre táxons.

Caráter aditivo: (*Farris transformation*) diferentes custos implementados em caracteres multiestado como passos adicionais durante as análises cladísticas.

Cerebellum: Região dorsal do *metencephalon*, que consiste em uma folha ou placa cortical, às vezes altamente dobrada, e um ou mais núcleos profundos. Entre suas muitas funções em várias espécies são a coordenação da atividade muscular e tonacidade, equilíbrio, eletorrecepção e alguns aspectos de aprendizagem motora. É altamente desenvolvido em organismos aquáticos eletorreceptivos não-Tetrapoda.

Chiasma opticum: Ponto de decussação dos axônios do *nervus opticus* para o lado contralateral do encéfalo.

Chondrichthyes: Peixes cartilagosos, que compreendem Elasmobranchii (tubarões e raias) e Holocephali (ratfishes).

Cladística: Um método de análise para classificar os animais de acordo com suas relações filogenéticas inferidas com base em conjuntos de caracteres semelhantes compartilhados e/ou para determinar a polaridade de uma determinada característica com base na sua distribuição dentro de um conjunto de relações filogenéticas derivadas de caracteres não relacionados ao caráter sendo analisado.

Cladogênese: É ramificação, evolução divergente. Ao nível das espécies, um evento cladogenético acarreta uma série de mecanismos de especiação que resultam em duas ou mais espécies onde apenas uma espécie existia antes do evento.

Cladograma: Um diagrama que expressa relações hierárquicas de um conjunto de táxons. Onde as relações filogenéticas e as transformações de caracteres podem ser mapeadas.

Codificação de caráter: Processo formal de conversão de características observadas de exemplares em caracteres ou estados de caracteres com transformações específicas em uma matriz de dados.

Comprimento de árvore: Número de passos (transformações de caracteres) em um dado cladograma.

Congruência: A propriedade de dois ou mais caracteres ou árvores descreverem o mesmo esquema hierárquico.

Contralateral: No lado oposto do cérebro ou corpo.

Convergência: Ganhos independentes de características similares em duas ou mais linhagens, comumente explicados por possíveis processos similares de pressão de seleção.

Córtex: Partes do encéfalo em que os corpos celulares do neurônio são organizados em camadas, como no *cerebellum*.

Custo: Valor associado à mudanças caráter-caráter durante análises cladísticas.

Decussação: Um grupo de axônios que atravessa a linha média e conecta diferentes estruturas nos dois lados.

Deleção: Tipo de mutação onde um ou mais nucleotídeos são removidos no meio de uma cadeia.

Dendritos: Os múltiplos processos de um neurônio que recebem sinapses aferentes dos axônios (ou dendritos) de outros neurônios.

Diencephalon: A parte caudal do *prosencephalon*; compreende o *epithalamus*, *thalamus dorsal*, *thalamus ventral*, *hypothalamus*, *pretectum*, e o *tuberculum posterior*.

Ectoderme: A mais superficial das camadas germinativas formadas no estágio de gástrula durante a embriogênese.

Eferente: Axônio de um determinado neurônio que se projeta para longe do sistema nervoso central ou para longe de alguma parte específica dentro dele.

Elasmobranchii: Grupo de peixes cartilaginosos que inclui tubarões e raias.

Eletroforese: Migração de substâncias eletricamente carregadas movidas pela ação de um campo elétrico.

Eletrorreceptores: Receptor sensorial que responde à estímulos de campos elétricos fracos.

Endoderme: A mais profunda das camadas germinativas formadas no estágio de gástrula durante a embriogênese.

Enzima: Catalisador de origem biológica que possui polipeptídeos em sua estrutura.

Epiphysis: Parte do *epithalamus*; compreende estruturas pineais e parapineais.

Epithalamus: A parte mais dorsal do *diencephalon*; posicionado dorsalmente ao *thalamus dorsal*; compreende a *habenula* e a *epiphysis*.

Estado de caráter: Uma das várias condições de uma característica observada entre os táxons.

Estudos filogenéticos: Estudos que tentam reconstruir a história evolutiva de um ou mais caracteres particulares em uma determinada linhagem.

Evolução: Mudança ao longo do tempo.

Evolução em mosaico: Taxas diferenciais de evolução em diferentes caracteres.

Facial: Sétimo nervo craniano (VII); nervo responsável por inervar músculos e glândulas faciais, e papilas gustativas.

Fenótipo: Traços observáveis de um organismo; a expressão observável do genótipo.

Fibra: Em neuroanatomia, um axônio.

Filogenia: A história evolutiva de um ou mais determinados táxons. Processo de diversificação evolutiva.

Forame: Uma perfuração ou abertura.

Fotorreceptor: Receptor sensorial que responde a estímulos de fótons.

Gânglios: Uma coleção de corpos celulares neuronais. Nos vertebrados, muitas vezes se refere a tais coleções fora do encéfalo e da *medulla spinalis*; às vezes refere-se a uma coleção de corpos celulares neuronais no encéfalo, como os gânglios basais. Em alguns invertebrados, o sistema nervoso central é composto de uma série de gânglios.

Gap: Espaço inserido no alinhamento de sequências de DNA com intuito de definir as posições homólogas dos nucleotídeos entre os grupos de interesse que possuem números desiguais de nucleotídeos.

Gástrula: Etapa embrionária após a blástula e em que se formam as três camadas germinativas ectoderma, mesoderma e endoderma.

Gene Homeobox: Também referido como o gene Hox. Um dos vários genes que contêm uma sequência altamente conservada de pares de bases de nucleótidos de DNA e que são envolvidos em padrões rostrocaudais em uma grande variedade de espécies de invertebrados e vertebrados.

Genoma: Conjunto de genes de um lote haploide de um organismo.

Genótipo: Composição genética de um organismo.

Glomérulo: Um complexo sináptico semelhante a uma bola de terminais de axônio e dendritos, como no córtex cerebelar e no *bulbus olfactorius*.

Glossopharyngeus: Nono nervo craniano (IX); nervo responsável por inervar a faringe e papilas gustativas.

Grupo-externo: É uma espécie ou táxon usado na análise filogenética para avaliar quais homólogos presumidos indicam relações genealógicas no grupo estudado (grupo interno) e quais são simplesmente caracteres primitivos.

Grupo-interno: É o grupo a ser estudado pelo pesquisador.

Grupo-irmão: Táxon utilizado para determinar a raiz de um cladograma ou outro diagrama, onde as polarizações dos caracteres podem ser computadas. É uma única espécie ou um grupo monofilético que é o parente genealógico mais próximo de outra única espécie ou grupo de espécies monofiléticas.

Hemisférios cerebrais: Estruturas emparelhadas que formam o *telencephalon*.

Homologia: Reconhecimento de identidades entre estruturas, comportamentos, etc. com base em similaridade e posição ao longo dos táxons.

Homoplasia: Incongruência, convergência, paralelismo. Implementado pela reersão de um ou mais ganhos independentes de estados de caracteres em um dado cladograma. A homoplasia é a semelhança alcançada pela evolução independentemente em diferentes partes da árvore filogenética.

Hypophysis: Glândula pituitária; compreende a *adenohypophysis* rostralmente e a *neurohypophysis* caudalmente.

Hypothalamus: A parte mais ventral do *diencephalon*; conjunto de núcleos envolvidos em muitas funções que são relacionadas à manutenção do meio interno do corpo, emoção, estados motivacionais e controle do sistema nervoso autônomo.

Incongruência: Falta de acordo, como normalmente utilizado em topologias ou caracteres que não concordam entre si.

Índice de consistência: Valores computados como a razão do número mínimo de mudanças de um caráter em uma árvore dividido pelo número observado de mudanças desse caráter. A perfeita consistência possui valor 1, e a completa inconsistência possui valor 0.

Índice de retenção: Fração de sinapomorfias potenciais retidas como sinapomorfias em um dado cladograma.

Inserção: Tipo de mutação onde um ou mais nucleotídeos são inseridos no interior de uma cadeia nucleotídica.

Introgressão: Fluxo gênico unidirecional como consequência de cruzamentos entre indivíduos de espécies, raças, subespécies, variedades ou populações distintas.

Ipsilateral: No mesmo lado do cérebro ou corpo.

Jackknife: Técnica que utiliza sub-amostras de pseudoréplicas de caracteres ou táxons com intuito de entender em que grau um determinado conjunto de dados pode ser estavelmente replicável dada uma topologia.

Lemniscal: Refere-se a caminhos sensoriais que ascendem diretamente ao *thalamus*.

Linea lateralis anterior: Um dos três nervos da região preótica da linha lateral (Nlla).

Linea lateralis posterior: Um dos três nervos da região posótica da linha lateral (Nllp).

Mamíferos: Amniotes com glândulas mamárias e pelos.

Medulla oblongata: Região mais caudal do encéfalo; situada entre a ponte e a *medulla spinalis*. Local de muitos núcleos sensoriais e motores dos nervos cranianos, formação reticular, e caminhos ascendentes e descendentes de axônios.

Merística: Estruturas homólogas seriadas que exibem variações no seu número.

Mesencephalon: Situa-se caudal ao *prosencephalon* e rostral ao *rhombencephalon*. Compreende o *tectum*, *tegmentum* e o *isthmus*.

Mesoderma: A camada medial das três camadas germinativas formadas no estágio gástrula durante a embriogênese.

Metencephalon: Parte rostral do *rhombencephalon*; compreende o *cerebellum*.

Monofilético: Clado onde todos os táxons componentes evoluíram a partir de um único táxon ancestral., definido por sinapomorfias compartilhadas entre si.

Monômeros: Cada uma das estruturas químicas básicas da qual um polímero é formado.

Myelencephalon: Parte caudal do *rhombencephalon*; compreende a *medulla oblongata*.

Nervos cranianos: Conjunto de nervos que emergem do encéfalo, em contraste com os nervos espinhais que emergem da *medulla spinalis*.

Neurômeros: Segmentos embrionários e rostrocaudais do encéfalo.

Neurônio: Uma célula nervosa; uma célula que transmite informações por mudanças na polarização de partes de sua membrana.

Neurotransmissores: Substâncias químicas liberadas pelo neurônio pré-sináptico em locais sinápticos (ou à distância deles) que difundem para os locais receptores pós-sinápticos e afetam o grau de polarização da membrana do neurônio pós-sináptico.

Nó: Ponto de intreseção em uma hierarquia que identifica um componente; um unidade taxonômica hipotética.

Notocorda: Estrutura orientada a rostrocaudalmente de células derivadas do mesoderma ventral a placa neural e/ou tubo neural; presente nos adultos de alguns invertebrados cordados e nos embriões e alguns adultos de vertebrados.

Novidade evolutiva: Uma mudança herdada de um estado de caráter anteriormente existente, a novidade é o homólogo de transformação do estado do caráter preexistente.

Núcleo: No contexto da neuroanatomia, um grupo de corpos celulares neuronais no sistema nervoso central dos vertebrados.

Nucleotídeo: Molécula composta por uma base nitrogenada, um açúcar e um grupo fosfato.

Octavolateral: Sistemas auditivo, vestibular e da linha lateral de peixes; também chamado de sistema acústicolateral.

Octavus: Oitavo nervo craniano (VIII); nervo responsável por inervar órgãos vestibulares.

Oculomotorius: Terceiro nervo craniano (III); um dos três nervos que inervam músculos dos olhos.

Olfactorius: Primeiro nervo craniano (I); nervo responsável por inervar o epitélio olfatório.

Oligonucleotídeo: Polímero de nucleotídeos de cadeia curta (até cerca de 35 monômeros).

Ontogenia: Processo de desenvolvimento. Estágios do ciclo de vida de um dado organismo.

Opticus: Segundo nervo craniano (II); nervo craniano responsável por inervar a retina.

Ostariophysi: Grande táxon de Teleostei.

Otophysi: Grande táxon de Ostariophysi que inclui carpas, bagres e lambaris.

Pallium: A parte dorsal do *telencephalon*, com citoarquitetura que é unicamente cortical (veja Córtex) ou uma combinação de cortical e nuclear.

Parafilético: Um grupo contendo um ancestral comum hipotético e alguns, mas não todos, descendentes.; um grupo conectado na árvore da vida por somente um ramo mas com um ou mais ramos subordinados removidos dele.

Paralelismo: Mudanças evolutivas independentes de caracteres para o mesmo estado de caráter determinado.

Parcimônia: Explicação mais simplista; minimização de hipóteses *ad hoc*;

Partição de dados: Um subconjunto de todos os dados disponíveis.

Passos: Número de mudanças de estados de caracteres de um caráter ou caracteres.

PCR: Sigla de Reação em Cadeia da Polimerase.

Pedomorfismo: Retenção de características juvenis no adulto.

Plesiomorfia: Adjetivo: Plesiomórfico. Caracteres que estão presentes em um táxon ou conjunto de táxons que são semelhantes aos respectivos caracteres primitivos presentes nos táxons ancestrais comuns.

Polaridade: Direção de uma transformação de estado de caráter.

Polimerase: Enzima que catalisa uma reação de polimerização.

Polimerização: Reação química onde monômeros são unidos resultando em cadeias mais longas.

Pretectum: Partes dorsal e caudal do *diencephalon*; conjunto de núcleos envolvidos principalmente em funções visuais motoras.

Primer: Oligonucleotídeo que inicia uma reação de polimerização a partir de sua hibridização com a cadeia molde.

Primitivo: Relativamente mais antigo.

Projeções: Refere-se a um grupo de axônios que nascem em algum grupo de células neuronais e terminam em outro grupo de células neuronais.

Propriocepção: Sentido de posição do corpo e membros derivados de receptores sensoriais nos músculos, tendões e articulações.

Prosencephalon: Encontra-se rostral em relação ao *mesencephalon*; compreende *telencephalon* e o *diencephalon*.

Quarto ventrículo: Cavidade presente na porção posterior do encéfalo e caudalmente contínua com o canal central da *medulla spinalis*.

Raiz: Em análises filogenéticas é o ponto onde o cladograma é hipoteticamente conectado ao restante da árvore da vida dada uma direção; nó utilizado para determinar a polaridade dos caracteres utilizados para computar o cladograma.

Ramo: Um ramo de um nervo, como um nervo espinhal ou craniano.

Recombinação: Processo em que o material genético de um indivíduo forma uma nova combinação com o material genético proveniente de outro indivíduo.

Replicação: Processo pelo qual uma entidade origina duas entidades iguais à original.

Retina: Camada neuronal do olho contendo uma rede neural complexa que inclui fotorreceptores, células bipolares e células ganglionares.

Rhombencephalon: Localiza-se caudal em relação ao *mesencephalon*; compreende o *metencephalon* e o *myelencephalon*.

Sequenciamento: Em genética, a determinação da composição dos nucleotídeos e ordem da uma porção do genoma.

Siluriformes: Ordem de peixes incluída na infraclasse Teleostei.

Sinapomorfia: Caracteres derivados compartilhados.

Sistema nervoso autônomo: Sistema neuronal que regula as vísceras, como os músculos lisos dos sistemas digestivo e circulatório e a secreção de glândulas.

Sistema nervoso central: Neuroeixo do conjunto encéfalo e medula espinhal.

Sistema nervoso periférico: Constituído por fibras de neurônios, gânglios e órgãos terminais.

Sistema nervoso somático: Composto por neurônios sensoriais e motores que estão submetidos ao controle consciente para gerar ações motoras voluntárias, resultantes da contração de um músculo esquelético.

Subpallium: Parte ventral do *telencephalon*.

Suporte de ramo: Medida de evidência de suporte de ramo e um dado cladograma, determinado pelo acesso das diferenças de comprimento de ramo entre a árvore mais curta que pode ou não possuir o clado de interesse.

Suporte de ramo particionado: Medida de contribuição de uma dada partição de dados no suporte geral de um dado ramo em análises combinadas.

Tectum opticum: Parte dorsal do *mesencephalon* que recebe predominantemente informações visuais e somatossensoriais.

Tegmentum: Parte ventral do *mesencephalon*.

Telencephalon: Parte rostral do *prosencephalon*; compreende o *pallium* e o *subpallium*.

Teleostei: A maior radiação, entre as cinco, de peixes com nadadeiras raiadas.

Termociclador: Aparelho que altera ciclicamente a temperatura de soluções utilizado para executar reações de amplificação de DNA.

Thalamus dorsal: Parte dorsal do *diencephalon*, ventral ao *epithalamus* e dorsal ao *thalamus dorsal*; conjunto de núcleos que transmitem informações para o *telencephalon*.

Thalamus ventral: Parte ventral do *diencephalon*, ventral ao *thalamus dorsal* e dorsal ao *hypothalamus*; conjunto de núcleos, alguns dos quais estão envolvidos em vias motoras e visuais.

Torus semicircularis: Parte do *Tectum* do *mesencephalon* que recebe entrada auditiva e, quando presente, entrada de linha lateral.

Tractus olfactorius: Porção dos axônios do *nervus opticus* que continuam centripetamente após o *chiasma opticum*.

Trigeminus: Quinto nervo craniano (V); nervo responsável por inervar motoramente músculos da mandíbula e sensorialmente músculos do rosto, focinho e cavidade oral.

Trochlearis: Quarto nervo craniano (IV); um dos três nervos que inervam os músculos dos olhos.

Tubo neural: Estrutura formada por dobras da placa neural que crescem dorsalmente e se fundem em um tubo de tecido neural com uma luz central durante o desenvolvimento embriológico.

Vagus: Décimo nervo craniano (X); nervo responsável por inervar o sistema visceral, laringe, faringe e papilas gustativas.

Ventrículo: Câmaras ou cavidades; conjunto de cavidades no encéfalo de vertebrados que contêm líquido cefalorraquidiano e são contínuas com o canal central da *medulla spinalis*.

Vertebrados: Grupo de animais de cordados que têm (ou tinham ancestralmente) vértebras, ou coluna vertebral. Os membros existentes são os ciclostomados (feiticeiras e lampreias) e os gnathostomados.