PARTE 2

Estudo da musculatura cefálica das espécies de *Triportheus* Cope, 1872

INTRODUÇÃO

A musculatura cefálica de Characiformes tem sido relativamente pouco utilizada em estudos anatômicos com enfoque filogenético, apesar de diversos autores (e.g. Howes, 1976; Vari, 1979; Lucena & Menezes, 1998) terem demonstrado que caracteres derivados desse sistema anatômico contribuem para o suporte da monofilia de diversos táxons. A osteologia, por sua vez é amplamente utilizada na maioria dos trabalhos filogenéticos de cunho anatômico, talvez por não exigir dissecções complexas, demoradas e destrutivas dos espécimes (Datovo, 2010:35) como exige a musculatura.

Em um dos poucos trabalhos que tratam da musculatura cefálica em Characiformes, Alexander (1964) descreve a osteologia e a musculatura da cabeça de sete espécies da ordem (*Creatochanes affinis* (=*Bryconops affinis*), *Myleus rubripinnis* (=*Myloplus rubripinnis*), *Serrasalmus rhombeus*, *Pyrrhulina filamentosa*, *Leporinus friderici*, *Hoplias malabaricus* e *Anisitsia notata* (=*Hemiodus unimaculatus*)). O autor compara as estruturas examinadas dos táxons com as encontradas em *Creatochanes* (examinado pelo autor) e *Brycon* (descrito em Weitzman, 1962), considerados nesse trabalho como Characiformes primitivos (Alexander, 1964:170). Essas comparações não possuem nenhum cunho filogenético. O autor apenas faz comentários sobre as diferenças encontradas entre as espécies estarem relacionados aos hábitos de vida desses animais e, assim, ilustrar a grande

radiação adaptativa presente no grupo (Alexander, 1964:188). Já Howes (1976), um dos poucos trabalhos que trata exclusivamente de musculatura, descreve detalhadamente a musculatura definida pelo autor como facial, hioide, branquial e musculatura da nadadeira peitoral de diversos representantes reconhecidos na época como Cynodontidae e Characinae. O autor então propõe caracteres para sustentar diversos agrupamentos nesses dois táxons, apesar de não utilizar nenhuma metodologia filogenética. Vari (1979, 1983, 1995), utilizando metodologia cladística, propõe alguns caracteres de musculatura para Citharinoidei, Anostomoidea e Erythrinoidea, respectivamente, apesar do autor focar apenas nos músculos *adductor mandibulae*, *dilatator operculi* e *levator arcus palatini*, os quais são os mais laterais da cabeça.

Gosline (1989), em um trabalho focado no *adductor mandibulae*, contesta a homologia das seções desse músculo entre os Ostariophysi e os Teleostei mais derivados, afirmando haver dois caminhos de diferenciação das seções do *adductor mandibulae*: ou como um sistema para elevar a mandíbula (Ostariophysi) ou como um método de movimentar a maxila superior (Teleostei derivados) (Gosline, 1989:658). Nesse estudo há uma breve descrição do ad*ductor mandibulae* de alguns Characiformes, juntamente com algumas ilustrações (Gosline, 1989:652-655).

Devido então a escassez de estudos relacionados a musculatura cefálica em Characiformes, alguns estudos recentes se proposeram a abordar esse tema. Um desses estudos é o de Mattox (2005), que descreve a musculatura cefálica de *Hoplias aimara* e, comparando com a musculatura de outros representantes de Erythrinidae e famílias relacionadas, propõe nove caracteres de musculatura, mesmo sem a apresentação de uma reconstrução filogenética. musculatura cefálica, sendo a maioria relacionada ao *adductor mandibulae*.

O trabalho de Datovo (2010) focado exclusivamente na musculatura de Characiformes apresenta descrições gerais de cada músculo cefálico (Datovo, 2010:51-71), definido pelo autor como todos os músculos da cabeça exceto àqueles estritamente associados aos arcos branquiais e aos globos oculares (Datovo, 2010:41). Em seguida Datovo (2010:71-112) relata as peculiaridades encontradas para cada família que diferenciariam da descrição geral apresentado pelo autor. Além disso, o autor propõe a nomenclatura de diversas estruturas, como por exemplo o tendão intersegmentar (Datovo, 2010:56), referido na literatura como um tendão sem nome que liga a seção A2 do ad*ductor mandibulae* à seção Aω (Winterbottom, 1974: 235; Howes, 1976:212 e 230). Datovo (2010: 118-158) propõe 47 caracteres relacionados à musculatura cefálica sustentando diversos agrupamentos de táxons de Characiformes, sendo que alguns deles foram propostos pela primeira vez (Datovo, 2010:167; 170; 171; 179; 180). O estudo de Datovo foi o único até o momento a examinar a musculatura cefálica de um representante de *Triportheus* (*T. nematurus*), apesar de não ter incluído uma descrição da musculatura desta espécie.

Outros estudos recentes de filogenia utilizaram alguns caracteres de musculatura, como Mirande (2010:458-461), estudando a filogenia de Characidae, apresenta dez caracteres (de um total de 365) de musculatura, e Mattox (2010:30-49), estudando a filogenia de Characinae, apresenta 24 (de um total de 151) caracteres.

OBJETIVOS

Documentar textualmente e através de ilustrações e fotografias a musculatura cefálica de *Triportheus*, evidenciando as variações nesse complexo muscular entre as espécies do gênero.

MATERIAIS E MÉTODOS

Para o exame da musculatura cefálica, termo aqui utilizado para se referir a todos os músculos da cabeça, exceto os músculos extrínsecos dos olhos e os relacionados estritamente aos arcos branquiais (Datovo, 2010:41), em *Triportheus*, foram utilizados exemplares depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) mantidos em álcool etílico 70°GL. Foram examinadas 13 das 16 espécies válidas do gênero, além da espécie nova de *Triportheus* proposta no presente trabalho (ver Parte 1). Não foi possível obter exemplares de *T. culter*, *T. magdalenae* e *T. pictus* devido ao reduzido número de exemplares presentes na coleção do MZUSP. Para se verificar uma possível existência de diferenças ontogenéticas e intraespecíficas na musculatura cefálica, foram examinados oito exemplares de *T. angulatus*, uma das espécies com grande número de exemplares na coleção do MZUSP, de tamanhos diferentes. Tentou-se examinar pelo menos dois exemplares de cada espécie, mas devido ao baixo número de exemplares presentes na coleção do MZUSP, foram examinados somente um exemplar de *T. curtus* e *T. venezuelensis*. Abaixo segue a lista de material examinado, em ordem alfabética por espécie, com o número de catálogo, número de exemplares examinados e o comprimento padrão (CP em milímetros).

- *Triportheus albus*, MZUSP 75710, 2, 86,8 e 90,4 mm CP.

- *Triportheus angulatus*, MZUSP 75738, 2, 50,3 e 54,4 mm CP; MZUSP 5908, 2, 68,7 e 94,6 mm CP; MZUSP 75731, 2, 90,9 e 92,6 mm CP; MZUSP 75726, 1, 128,4 mm CP;MZUSP 59156, 1, 145,2 mm CP.

- *Triportheus auritus*, MZUSP 87132, 2, 168,2 e 173,6 mm CP.

- *Triportheus brachipomus*, MZUSP 4833, 1, 112,5 mm CP; MZUSP 92723, 2, 97,5 e 101,8 mm CP.

- *Triportheus curtus*, MZUSP 26291, 1, 54,0 mm CP.

- *Triportheus guentheri*, MZUSP 19656, 2, 104,2 e 106,5 mm CP.

- *Triportheus nematurus*, MZUSP 79140, 2, 79,2 e 83,8 mm CP.

- *Triportheus orinocensis*, MZUSP 103059, 2, 93,5 e 95,5 mm CP.

- *Triportheus pantanensis*, MZUSP 54147, 2, 74,4 e 76,5 mm CP.

- *Triportheus rotundatus*, MZUSP 5937, 2, 64,0 e 69,7 mm CP; MZUSP 6876, 2, 81,2 e 92,0 mm CP.

- *Triportheus signatus*, MZUSP 37221, 2, 136,1 e 147,2 mm CP.

- *Triportheus trifurcatus*, MZUSP 20326, 2, 136,8 e 144,6 mm CP.

- *Triportheus venezuelensis*, MZUSP 103068, 1, 94,2 mm CP.

- *Triportheus* sp. n., MZUSP 89739, 2, 96,2 e 113,2 mm CP.

Os termos origem e inserção dos músculos empregados no presente trabalho possuem os significados comumente atribuídos pelos livros-texto de anatomia (Kardong, 2006:381). Dessa forma, origem refere-se ao ponto de ligação do músculo com o elemento do esqueleto que permanece imóvel, ou relativamente menos móvel, durante a contração do músculo. Já inserção se refere ao ponto de ligação do músculo com o elemento do esqueleto que é relativamente mais móvel durante a contração do músculo.

Para facilitar a identificação dos pontos de origem e inserção dos músculos, as estruturas cartilaginosas e ósseas foram coradas. As cartilagens foram coradas segundo os métodos de Taylor & van Dyke (1985:), que consiste inicialmente em

desidratar o material gradativamente em soluções de álcool 95°GL e álcool absoluto trocando de solução a cada 24 horas. O material é então transferido para uma solução 40% de ácido acético glacial e 60% de álcool etílico absoluto, misturado com 9 a 30 mg de Alcian Blue 8GX em pó para cada 100ml de solução durante 24 horas. Em seguida, a fim de evitar uma desmineralização em excesso dos ossos, o exemplar é transferido para uma solução neutralizadora de Borato de Sódio supersaturado em água destilada por 24 horas. O segundo método de coloração é empregado a seguir para corar ossos em solução alcoólica de alizarina, seguindo a metodologia de Springer & Jonhson (2000:300) que fornece bons resultados sem macerar ou danificar os músculos. A solução de ETOH-alizarina consiste em álcool etílico a 75ºGL no qual são dissolvidos cristais do corante alizarina até a obtenção de um líquido amarelo-urina. Posteriormente, o exemplar é imerso na solução até se obter uma coloração satisfatória do osso. Em seguida, os exemplares são lavados para retirar o excesso de corante e retornados para a solução de álcool 70°GL. Os exemplares foram examinados com o auxílio de um esteromicroscópio Leica MZ 12,5. Os registros fotográficos foram feitos com uma câmera digital Leica DC 300 acoplada ao estereomicroscópio e uma câmera digital Sony Cyber Shot DSC-H20 encaixada na ocular do estereomicroscópio.

A nomenclatura dos músculos segue Winterbottom (1974), com as modificações propostas por Datovo (2010:44). Os músculos examinados no presente estudo são: *adductor mandibulae*, *adductor arcus palatini*, *levator arcus palatini*, *dilatator operculi*, *levator operculi*, *adductor operculi*, *intermandibularis*, *protractor hyoidei*, *hyohyoideus inferioris*, *hyohyoideus superioris* e *sternohyoideus*. A nomenclatura osteológica segue Weitzman (1962), com as modificações propostas por Vari & Harold (2001) e Castro & Vari (2004). A tradução em português segue a

proposta por Castro & Castro (1987). Além disso, a nomenclatura osteológica foi adaptada para se adequar às novas regras do Acordo Ortográfico da Língua Portuguesa.

Para uma melhor elucidação sobre as origens e inserções dos músculos, foram examinados exemplares diafanizados e corados (Taylor & van Dyke, 1985) de cada espécie incluída no presente estudo. Esse material serviu de base para o estudo de Zanata & Toledo-Piza (ms) e também foi examinado no presente estudo.

As ilustrações foram feitas por uma ilustradora profissional e foram baseadas em fotografias e em observações diretas dos exemplares através do estereomicroscópio.

DESCRIÇÃO DA MUSCULATURA

A seguir serão apresentadas as descrições generalizadas dos músculos cefálicos de *Triportheus*. Quase todos os músculos tratados abaixo são estruturas pares, ou seja, para cada músculo existe um correspondente do lado oposto da cabeça. As exceções são os músculos *intermandibulares* e *sternohyoideus*, que são músculos ímpares.

Adductor Mandibulae

O *adductor mandibulae* é um grande complexo muscular composto por três seções distintas em *Triportheus*: as seções A1 e A2 (figs. 41, 42 e 43), que correspondem ao segmento facial (Datovo, 2010:52) desse complexo muscular; e a seção Aω (fig. 43), que corresponde ao segmento mandibular (Datovo, 2010:52) ou

intramandibular (Winterbottom, 1974:235) do *adductor mandibulae*. Apesar dessas divisões anatômicas, todo o *adductor mandibulae* deriva de uma única massa muscular durante o desenvolvimento ontogenético (Winterbottom, 1974:231; Hernandez, Patterson & Devoto, 2005:327). Os segmentos facial e mandibular são conectados por um tendão intersegmentar (Datovo, 2010:52) (figs. 42 e 43). Esse tendão possui dois ramos posteriores: o tendão suborbital (Datovo, 2010:56) (figs. 41, 42 e 43) que acompanha a borda ventral e posteroventral do olho e o tendão facial acessório (Datovo, 2010:57) (fig. 42), que se liga na região média da face lateral do ramo horizontal do pré-opérculo, medialmente a seção A1 do *adductor mandibulae*. O tendão intersegmentar também possui dois ramos anteriores: o tendão mandibular axial (Datovo, 2010:58) (fig. 43), que se conecta com as fibras musculares da seção Aω do *adductor mandibulae*, e, o tendão mandibular acessório (Datovo, 2010:58) (fig. 43), que se liga na porção média da face medial do dentário. Algumas fibras do *adductor mandibulae* estão inseridas no tendão meckeliano (fig. 43). Essa estrutura apresenta na sua extremidade anterior uma ossificação do próprio tendão, denominada coronomeckeliano (Jollie 1984; Britz & Kottelat, 2003). A porção posterior do tendão meckeliano está unida ao tendão intersegmentar.

A seguir serão descritas com mais detalhes as seções do *adductor mandibulae*:

Seção A1 (figs. 41, 42 e 43): apresenta forma de leque, com as fibras musculares dispondo-se amplamente próxima a origem e de maneira convergente na região de inserção. A seção A1 localiza-se ventrolateralmente a seção A2 do *adductor mandibulae*. Apresenta origem tendínea, ocorrendo posteriormente desde o terço ventral do ramo vertical do pré-opérculo até por quase toda a extensão do ramo horizontal do pré-opérculo, exceto na extremidade anterior desse osso. Ainda nessa

região é possível verificar a presença da membrana primordial e do ligamento primordial (fig. 41). O ligamento conecta a margem posterior do ângulo-articular, dorsalmente à articulação com o quadrado, à porção média da face medial do maxilar. Na parte medial da seção A1, algumas fibras se originam no ramo posterovental do quadrado. A inserção desse músculo ocorre no ângulo posterodorsal do dentário através de um pequeno tendão.

Seção A2 (figs. 41, 42 e 43): apresenta fibras musculares dispostas amplamente nas regiões de origem e inserção. Anteriormente, o músculo está localizado medialmente à seção A1, e posteriormente, ventral ao *levator arcus palatini*, estando separado em duas partes, uma dorsoposterior e outra anteroventral. A região dorsoposterior possui forma bipenada devido a presença de uma rafe mediana de tecido conjuntivo para onde convergem as fibras musculares, dorsalmente e ventralmente. Essa rafe mediana é contínua ao ramo suborbital do tendão intersegmentar, posteriormente (obs. pess.). A origem da parte dorsoposterior da seção A2 ocorre na porção média do pterótico e na face lateral do hiomandibular e suas fibras musculares inserem-se na rafe mediana de tecido conjuntivo. A parte anteroventral da seção A2 apresenta fibras inserindo-se apenas na borda ventral do ramo suborbital do tendão intersegmentar, conferindo uma forma unipenada em vista lateral. As fibras laterais da parte anteroventral da seção A2 originam-se tendinosamente ao longo de todo ramo vertical do pré-opérculo e pelo terço posterior do ramo horizontal desse mesmo osso. Já as fibras mediais se originam ao longo da região posterior da face lateral do hiomandibular e da região ventral da face lateral do metapterigoide. Na parte anteroventral, as fibras se inserem principalmente ao longo de todo ramo suborbital do tendão intersegmentar, que, por sua vez, liga-se ao segmento mandibular do *adductor mandibulae*. Algumas fibras mediais da seção A2

se ligam ao tendão meckeliano (fig. 43). Esse tendão se dirige anteriormente e ancora no coronomeckeliano, que nada mais é que a ossificação da porção anterior desse tendão meckeliano, como dito anteriormente.

Datovo (2010:58) afirma que as fibras musculares do *adductor mandibulae* inseridas no tendão meckeliano corresponderiam a seção A3 desse músculo. Em *Triportheus* não é possível visualizar nenhuma separação macroscópica entre a seção A2 do *adductor mandibulae* e a seção A3. Nos casos em que não é possível distinguir uma seção A3 separada das demais, Datovo (2010:59-60) sugere a utilização de uma nomenclatura composta (A2A3 ou A2/3) para essa seção do *adductor mandibulae*. O presente trabalho persiste na utilização apenas do termo A2, pois não é possível delimitar essas duas seções com precisão visto que, além da falta de separação macroscópica, nem todas as fibras da seção A3 se inserem no tendão meckelianon nos táxons que apresentam essa seção separada. Algumas delas inserem-se no tendão intersegmentar, assim como fibras da seção A2, tornando impossível a delimitação desse músculo pela inserção de suas fibras. Datovo (2010) apresenta alguns caracteres envolvendo o A3 e define um estado mesmo para os táxons que não apresentam a seção A3 diferenciada da seção A2. Essa situação condiz com sua proposta de nomenclatura, na qual a seção A3 estaria presente em todos os táxons, mesmo quando não há separação macroscópica. Já Mattox (2010:39) considera os seus caracteres envolvendo a seção A3 inaplicáveis para os táxons que não apresentam essa seção diferenciada da seção A2.

Triportheus angulatus e *T. rotundatus* apresentaram diferenças com relação a origem da seção A2 no pterótico. Alguns exemplares de ambas as espécies (*T. angulatus*: MZUSP 5908; 68,7 e 94,6 mm CP *T. rotundatus*: MZUSP 6876; 81,2 e 92,0 mm CP) não apresentam fibras musculares se originando diretamente no

pterótico, como foi observado para os demais exemplares dessas espécies e de todas as outras examinadas no presente trabalho, mas sim um tendão delgado adjacente à extremidade posterior do hiomandibular se ligando na região ventral da porção média do pterótico (fig. 44). Os exemplares de *T. angulatus* que apresentam essa condição são provenientes do rio Solimões, próximo de Manacapuru (MZUSP 5908), enquanto que os exemplares de *T. rotundatus*, são também do rio Solimões, no lago Janauari (MZUSP 6876). Já os exemplares que apresentam fibras da seção A2 originando-se diretamente no pterótico são provenientes de localidades próximas dos que possuem um tendão, como a boca do rio Purus (*T. rotundatus*, MZUSP 5937), Ilha de Marchantaria (*T. angulatus*, MZUSP 75726) e até no lago Janauari (*T. angulatus*, MZUSP 75731), não havendo aparentemente uma correlação geográfica com esse tipo de variação. Além disso, exemplares de tamanhos semelhantes apresentavam essa diferença, excluindo a possibilidade de ser uma causa ontogenética. Desta forma essa variação parece ser uma variação interespecífica nessas espécies.

Seção Aω (fig. 43): apresenta forma parcialmente bipenada na porção dorsal do músculo em vista medial, com a maioria das fibras se originando a partir da porção dorsal e ventral de uma rafe mediana de tecido conjuntivo, a qual é continua com o tendão mandibular axial. No entanto, algumas fibras ventrais se originam no tendão mandibular acessório, não dando a essa região da seção Aω uma forma bipenada. As fibras inserem-se na porção dorsal da face medial do ângulo-articular, ao longo da face medial da cartilagem de Meckel, exceto em seu terço posterior, e na porção dorsal da face medial do dentário. O músculo está localizado medialmente à maxila inferior e anteriormente a seção A1 do *adductor mandibulae*.

Adductor arcus palatini

O *adductor arcus palatini* (figs. 41, 42, 45 e 46) não apresentou diferenças entre as espécies. É um músculo que recobre, juntamente com o suspensório, a sparede ventral da câmara ocular. Possui uma forma laminar em vista lateral, com suas fibras se dispondo amplamente tanto na origem como na inserção. Anteriormente as fibras se originam na porção posterior da região lateral do paresfenoide. Em sentido posterior, o músculo sofre uma inclinação posterodorsal e as fibras posteriores se originam na face lateral da porção anterior do pró-ótico e na região ventral da face lateral do pterótico. As fibras anteriores se inserem na porção posterior da face lateral do endopterigoide e na porção dorsal da face lateral do metapterigoide. Em direção posterior, as fibras se inserem ao longo de uma grande área da região anterior da face medial do hiomandibular.

Levator arcus palatini

O *levator arcus palatini* (figs. 41, 42, 45 e 46) é um músculo que apresenta forma de leque, com as fibras musculares dispondo-se convergentemente na origem e amplamente na inserção. O músculo situa-se posterior à órbita, ventralmente ao *dilatator operculi* e com grande parte de suas fibras localizadas medialmente à seção A2 do *adductor mandibulae*, sendo parcialmente encoberto por esse último em vista lateral. Origina-se na região ventral da face lateral do processo pós-orbital do esfenótico. Na inserção existe variação entre as espécies de *Triportheus*. Em *T. angulatus*, *T. brachipomus*, *T. curtus*, *T. nematurus*, *T. orinocensis*, *T. pantanensis*, *T. rotundatus*, *T. signatus*, *T. trifurcatus*, *T. venezuelensis* e *T.* sp. n., as fibras inserem-se

amplamente ao longo de uma concavidade na região anterodorsal da face lateral do hiomandibular.

Em *T. albus*, *T. auritus* e *T. guentheri*, as fibras inserem-se amplamente ao longo de toda região anterior da face lateral do hiomandibular, com as fibras mais anteriores inserindo-se também na porção posterior da face lateral do metapterigoide (fig. 46).

Dilatator operculi

O *dilatator operculi* (figs. 41 e 47) não apresentou diferenças entre as espécies. É um músculo com forma bipenada em vista lateral (fig. 41), possuindo uma rafe mediana de tecido conjuntivo para onde convergem as fibras musculares mais laterais. Esse músculo está posterior a borda posterodorsal da órbita e dorsalmente ao *levator arcus palatini*. Origina-se na *fossa dilatatoris operculi* (Datovo, 2010:64) (fig. 42, 45 e 46), que é uma região côncava do crânio formada pela parte medioventral da face lateral do frontal, por grande parte da face lateral do esfenótico, pela porção anterior da face lateral do pterótico e pela porção dorsal da face lateral do hiomandibular. Insere-se no ângulo anterodorsal do opérculo através de um tendão. A rafe mediana de tecido conjuntivo é contínua com a porção ventral do tendão de inserção do *dilatator operculi*. Na face medial, o *dilatator operculi* não apresenta a forma bipenada, pois as fibras musculares terminam diretamente na porção dorsal do tendão de inserção (fig. 47).

Levator operculi

O *levator* operculi (figs. 41, 47, 48 e 49) é um músculo laminar em vista lateral, possuindo fibras musculares dispostas amplamente nas regiões de origem e inserção. O músculo está localizado posteriormente ao *dilatator operculi*. Existe variação na origem desse músculo nas espécies de *Triportheus*. Em *T. albus*, *T. auritus*, *T. brachipomus*, *T. curtus*, *T. guentheri*, *T. nematurus*, *T. orinocenisis*, *T. venezuelensis* e *T.* sp. n., as fibras se originam na região ventral da face lateral do pterótico.

Em *T. angulatus*, *T. pantanensis*, *T. rotundatus*, *T. signatus* e *T. trifurcatus*, além da origem no pterótico, algumas fibras posteriores laterais do *levator operculi* se originam na porção posterior da face lateral do extraescapular (fig. 49).

A inserção do *levator operculi* ocorre numa ampla área médioposterior do terço dorsal da face medial do opérculo em todas as espécies examinadas.

Adductor operculi

O *adductor operculi* (figs. 42 e 47) não apresentou diferenças entre as espécies. Possui um formato cilíndrico, com as fibras musculares dispondo-se num formato aproximadamente circular tanto na origem como na inserção. Esse músculo se encontra encoberto pelo opérculo, não sendo visível em vista lateral. As fibras se originam na região posterior da face lateral do pró-ótico. A inserção das fibras ocorre na região medioanterior do terço dorsal da face medial do opérculo.

Intermandibularis

O *intermandibularis* (figs. 41, 42, 50 e 51) é um músculo ímpar que conecta as extremidades anteriores das duas hemimandíbulas. O músculo é dividido em duas

partes, uma dorsal e outra ventral (fig. 51), ambas possuindo um formato cilíndrico. A primeira está conectada à porção anterior da face medial do dentário, ventralmente a porção anterior da seção Aω do *adductor mandibulae*, o qual possui uma leve concavidade para a passagem dessa seção do *intermandibulares* até o dentário (fig. 43). A parte ventral está conectada na porção anteroventral da face medial do dentário, imediatamente ventral a seção dorsal do *intermandibularis*. Entre as duas partes do *intermandibularis* é possível reconhecer o tendão da porção ventral do *protractor hyoidei*.

Protractor hyoidei

O *protractor hyoidei* (figs. 41, 42, 50, 51) não apresentou diferenças entre as espécies. É um músculo com várias divisões, apresentando duas cabeças de origem anteriormente, uma ventral e outra dorsal, e três caudas de inserção posteriormente. Na sua origem, a cabeça dorsal se liga através de um tendão na face medial da região anterior do dentário, próximo à sínfise, dorsalmente à seção dorsal do *intermandibularis* (fig. 51). A cabeça ventral também se liga na face medial da região anterior do dentário através de um tendão, que passa entre as seções dorsal e ventral do *intermandibularis* (fig. 51). Posteriormente, a maioria das fibras se insere na região medioposterior da face lateral do cerato-hial anterior. Algumas fibras se inserem no ângulo anterior e na face lateral da extremidade anterior do segundo e do terceiro raio branquistégio.

Durante a ontogenia o *protractor hyoidei* é formado pela fusão de dois pacotes musculares o *intermandibularis posterior* (anteriormente) e pelo *interhyoideus* (posteriormente) (Edgeworth, 1935:101; Winterbottom, 1974:243). Na região média

do músculo, em vista lateral, encontram-se dois mioseptos (obs. pess.; Edgeworth, 1935:101; Winterbottom, 1974:244) transversais de tecido conjuntivo, um ventral bem evidente, e outro dorsal, menos conspícuo. Esses mioseptos poderiam ser a região de conjunção entre dois pacotes musculares primordiais para formar o *protractor hyoidei* (Datovo, 2010:68). Anteriormente, é possível reconhecer uma porção dorsal e outra ventral do músculo, mas posteriormente ao *intermandibularis* não é mais possível reconhecer tal divisão. Em direção anterior, as seções ventrais contralaterais se encontram na região média dos músculos, sendo unidas por uma facia de tecido conjuntivo.

Datovo (2010:153-154) afirma que somente o segundo raio branquiostegio participa da inserção do *protractor hyoidei* em *Triportheus*, além do cerato-hial. Devido a isso, seu caráter 41 (Inserção do *protractor hyoidei* envolvendo o terceiro raio branquiostégio: (0) ausente; (1) presente) não está assinalado para *Triportheus*, mas está presente em *Lignobrycon*, *Piabucus* e *Thoracocharax*, os quais formam, com *Triportheus*, seu clado P (Datovo, 2010:fig. 79).

Hyohyoideus inferioris

O *hyohyoideus inferioris* (fig. 52) é um músculo localizado medialmente ao *protractor hyoidei* e dorsalmente ao *hyohyoideus superioris*. O músculo do lado esquerdo se origina na face lateral da região ventral do hipo-hial ventral direito e vice-versa. Dessa forma existe um cruzamento entre os dois *hyohyoideus inferioris*, sendo que o músculo do lado esquerdo do corpo é mais ventral. Sua origem é unida com a origem do *hyohyoideus superiores*, não sendo possível diferenciar esses dois músculos nessa região. Suas fibras se inserem na região posteroventral da face medial

do cerato-hial anterior e na porção anterior da cartilagem entre o cerato-hial anterior e o cerato-hial posterior (ou cartilagem intercerato-hial (Datovo, 2010:69)).

Hyohyoideus superioris

O *hyohyoideus superioris* (fig. 52) é um musculo que possui uma origem várias inserções. O músculo do lado esquerdo se origina na face lateral da região ventral do hipo-hial ventral direito e vice-versa.. Dessa forma, assim como ocorre com o *hyohyoideus inferioris*, existe um cruzamento ente os dois *hyohyoideus superioris*, sendo que o esquerdo é mais ventral. Na região de origem, ele é unido com o *hyohyoideus inferioris*. Sua inserção ocorre na porção posterior da face medial dos raios branquistégios e ao longo de toda face medial do subopérculo e na região ventral da face medial do opérculo, na articulação com o subopérculo.

Sternohyoideus

O *sternohyoideus* (fig. 53) é um músculo ímpar que conecta a cintura peitoral aos arcos branquiais. É um músculo em forma de leque, com as fibras dispondo-se amplamente na origem e convergentemente na inserção. As fibras dorsais se originam no ângulo ventral da porção lateral do cleitro, enquanto as fibras da porção mais ventral do músculo se originam no ângulo anteroventral dos coracóides. As fibras da região média do músculo se originam da fácia de tecido conjuntivo que recobre anteriormente a musculatura hipoaxial. Anteriormente, as fibras se inserem na face medial e ventral de um pequeno tendão ossificado denominado de uro-hial (Arratia & Schultze, 1990:247).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As informações das distribuições geográfica das espécies de *Triportheus* foram atualizadas. As espécies de *Triportheus* da região amazônica se mostraram mais amplamente distribuídas do que o proposto por Malabarba (2004) e os hiatos nos mapas de distribuição apresentados pela autora foram preenchidos após o exame de material adicional não examinado por Malabarba (2004). *Triportheus brachipomus* que, segundo Malabarba (2004:170-171) ocorria apenas nas drenagens do rio Orinoco e rios costeiros entre os rios Essequibo e Araguari, é registrada também em diversos rios da bacia Amazônica, como os rios Xingu, Trombetas, Tapajós, Jari e Negro. *Triportheus signatus*, a única espécie do gênero ocorrendo nos rios costeiros do Nordeste brasileiro, se encontra introduzida nas drenagens do rio Tietê, fato não mencionado por Malabarba (2004). Esta informação já havia sido mencionada peviamente por Portugal (1990:124-125).

Os caracteres propostos como diagnósticos para *T. angulatus* e T. *rotundatus*, duas espécies ocorrendo em simpatria na bacia Amazônica, se mostraram consistentes para a identificação dessas duas espécies, principalmente o número de escamas perfurads na linha lateral que não mostraram sobreposição nos dados levantados pelo presente estudo (34-37 versus 30-33 respectivamente).

Nenhum exemplar proveniente da Ilha de Marajó foi identificado como *T. curtus,* sendo esta a localidade tipo da espécie. Eles foram identificados como *T. rotundatus*. Somente alguns exemplares da região do Allto Amazonas foram identificados como *T. curtus* segundo como foi definido por Malabarba (2004:191-

192). Isso levanta a possibilidade de *T. curtus* ser sinônimo júnior de *T. rotundatus* e haveria a necessidade de um novo nome para os exemplares do Alto Amazonas.

Uma espécie nova de *Triportheus* é aqui proposta ocorrendo nas drenagens do rio Xingu. Essa espécie já havia sido considerada por Portugal (1990:115).

A musculatura cefálica das espécies de Triportheus se mostrou bem conservada. Duas variações interespecíficas foram encontradas. A inserção do *levator arcus palatini* envolve apenas o hiomandibuar em *T. angulatus*, *T. auritus*, *T. brachipomus*, *T. curtus*, *T. nematurus*, *T. orinocensis*, *T. pantanensis*, *T. rotundatus*, *T. signatus*, *T. trifurcatus*, *T. venezuelensis* e *T.* sp. n., e envolve o hiomandibular e o metapterigoide em *T. albus*, *T. auritus* e *T. guentheri*. A origem do *levator operculi* envolve apenas o pterótico em *T. albus*, *T. auritus*, *T. brachipomus*, *T. curtus*, *T. guentheri, T. nematurus, T. orinocensis*, *T. venezuelensis* e *T.* sp. n., e envolve o pterótico e o extraescapular em *T. angulatus*, *T. pantanensis*, *T. rotundatus*, *T. signatus* e *T. trifurcatus*. Uma intraespecífica foi encontrada envolvendo a origem da seção A2 do *adductor mandibulae* em *T. angulatus* e *T. rotundatus*. Enquanto alguns espécimes de ambas espécies apresentavam fibras se originando diretamente no pterótico (condição encontrada em todas as demais espécies), em outros a origem se da através de um tendão que se liga no pterótico. Sem nenhum trabalho publicado tratando da relação filogenética entre as espécies de *Triportheus*, não é possível afirmar se essas variações representariam caracteres sustentando um clado dentro do gênero.

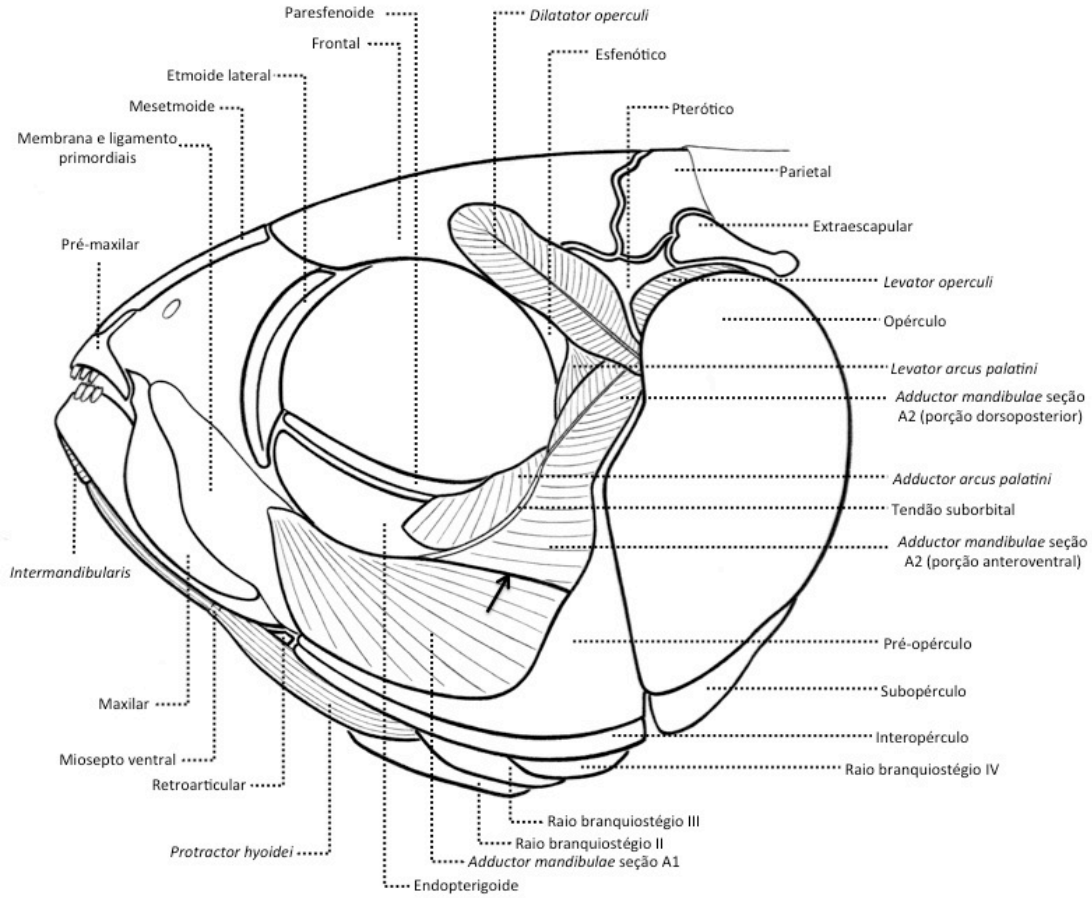


Figura 41: Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de *Triportheus albus* (MZUSP 75710, 90,4 mm CP). Globo ocular e série infraorbital removidos. O epitélio na região da narina, entre o mesetmoide e o etmoide lateral não foi removido.

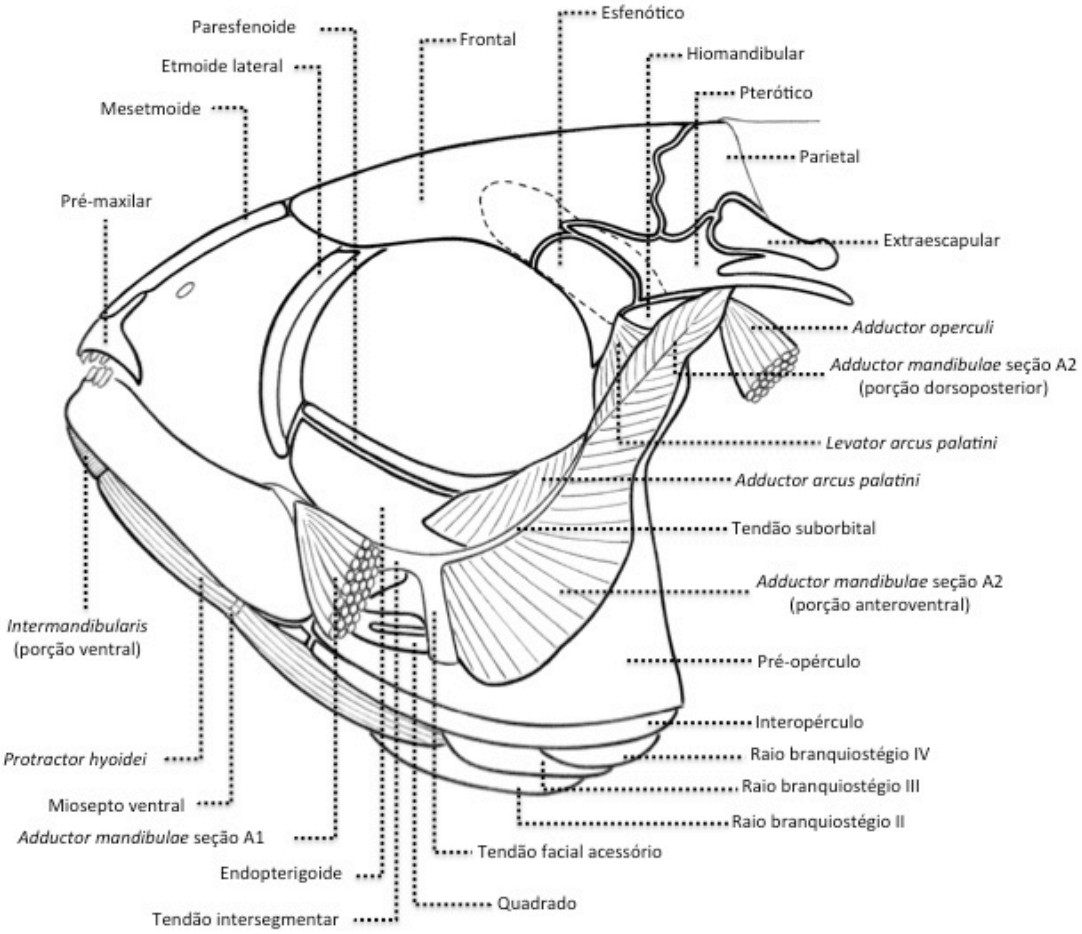


Figura 42: Desenho esquemático da vista lateral esquerda da cabeça de *Triportheus albus* (MZUSP 75710, 90,4 mm CP). Série infraorbital, ectopterigoide, opérculo, subopérculo, *dilatator operculi*, *levator operculi*, membrana primordial, ligamento primordial e parte da seção A1 do *adductor mandibulae* removidos. Tracejado indica *fossa dilatatoris operculi*.

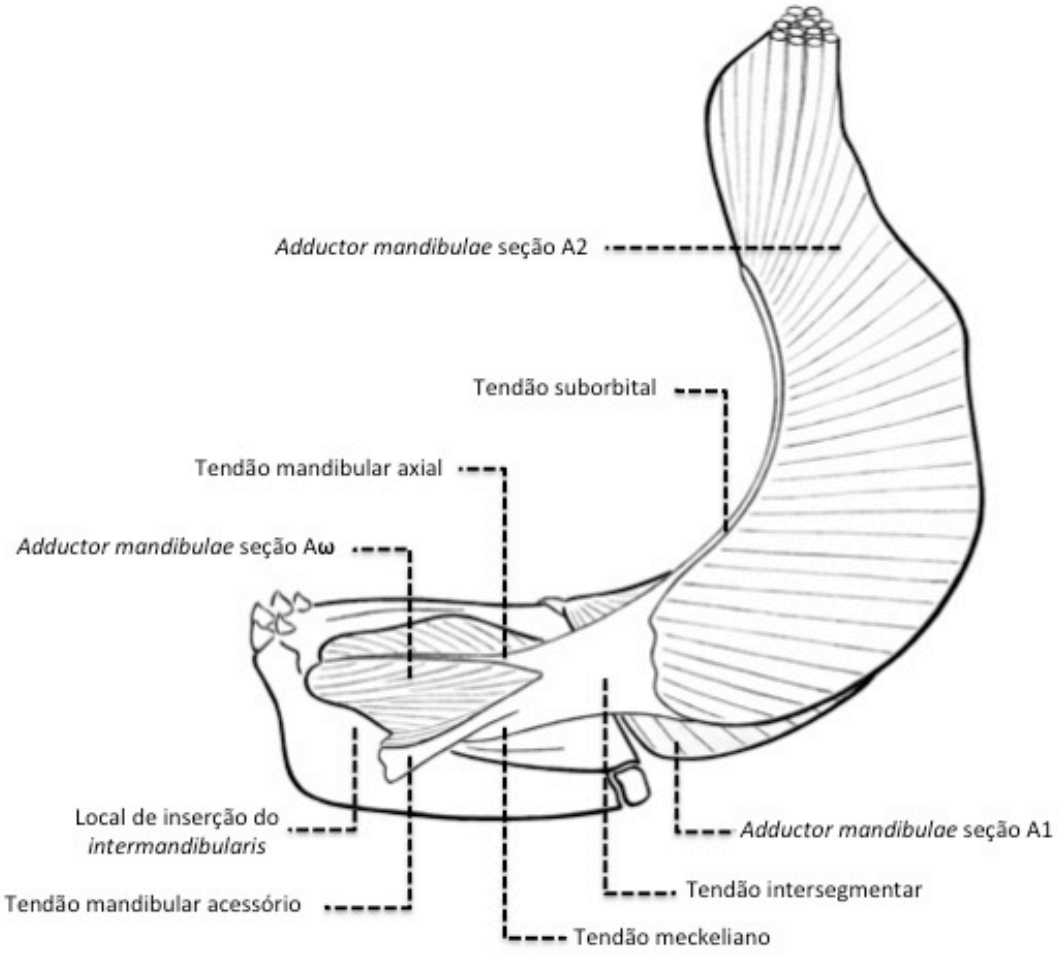


Figura 43: Desenho esquemático da vista medial da hemimandibula esquerda de *Triportheus pantanensis* (MZUSP 54147, 76,5 mm CP). Imagem invertida horizontalmente.

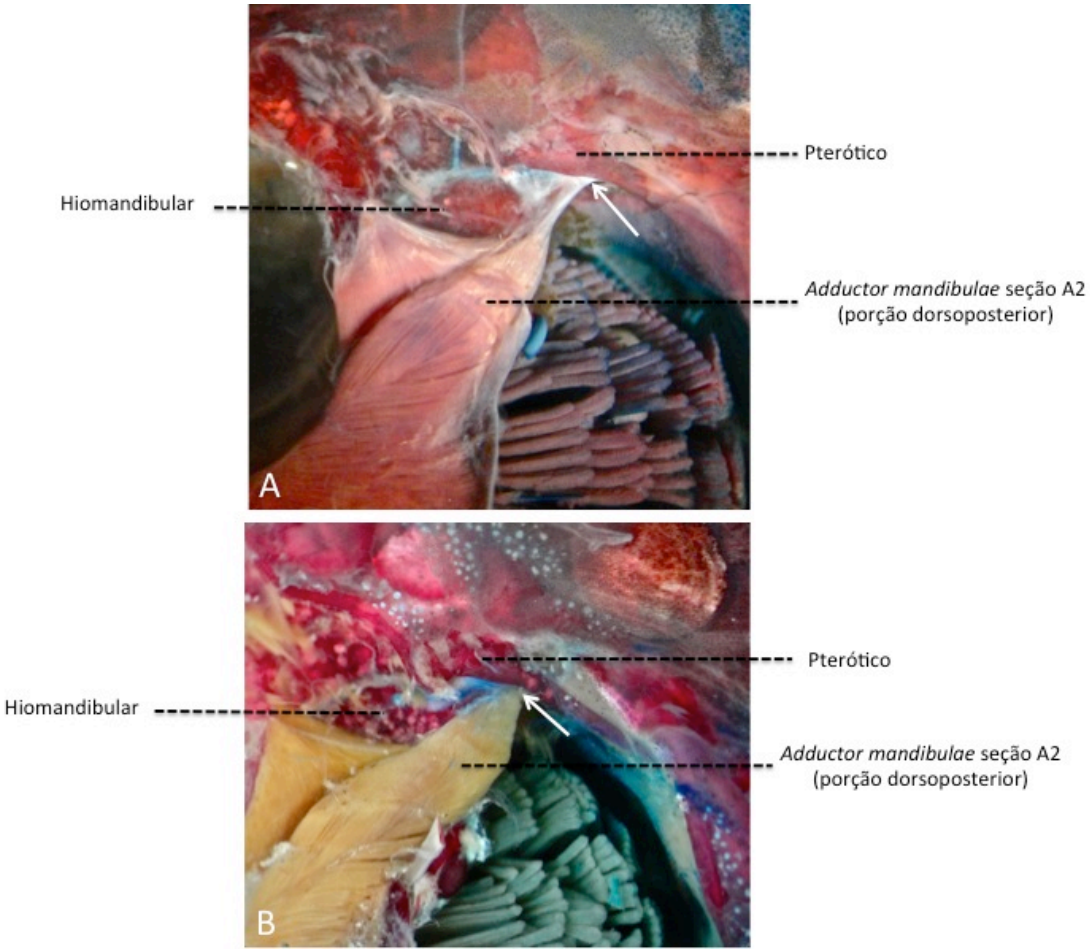


Figura 44: Detalhe da cabeça, na região posterior à órbita, em vista lateral direita, de *Triportheus angulatus*. A:MZUSP 5908, 94,6 mm CP, e B: *T. angulatus,* MZUSP 75726, 128,4 mm CP,. Opérculo, *dilatator operculi*, *levator operculi* e *adductor operculi* removidos. Seta indica o ponto de origem da seção A2 do *adductor mandibulae*.

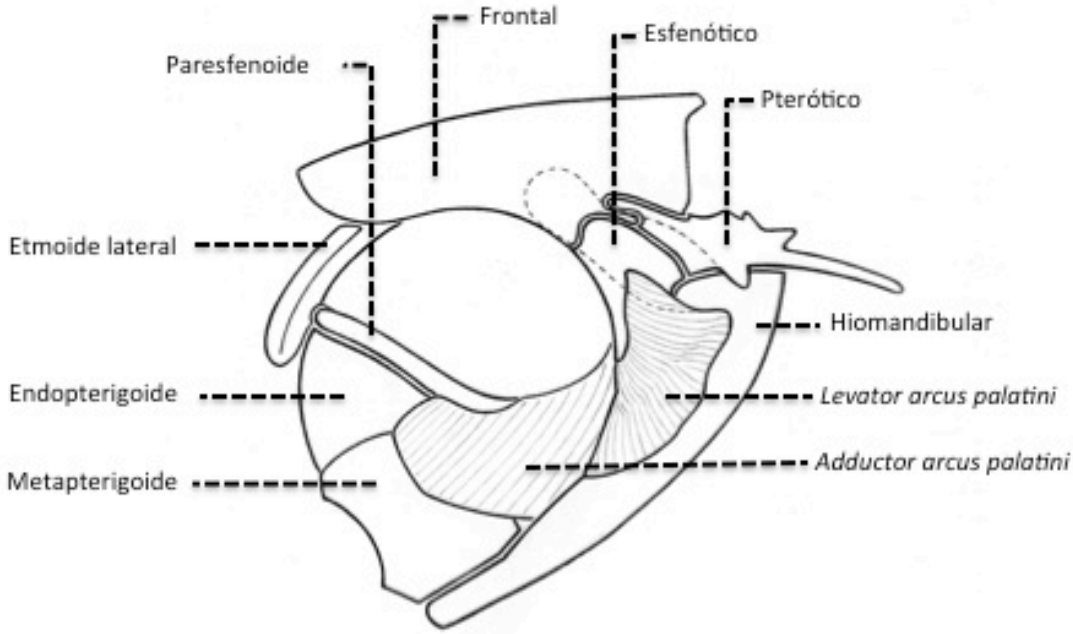
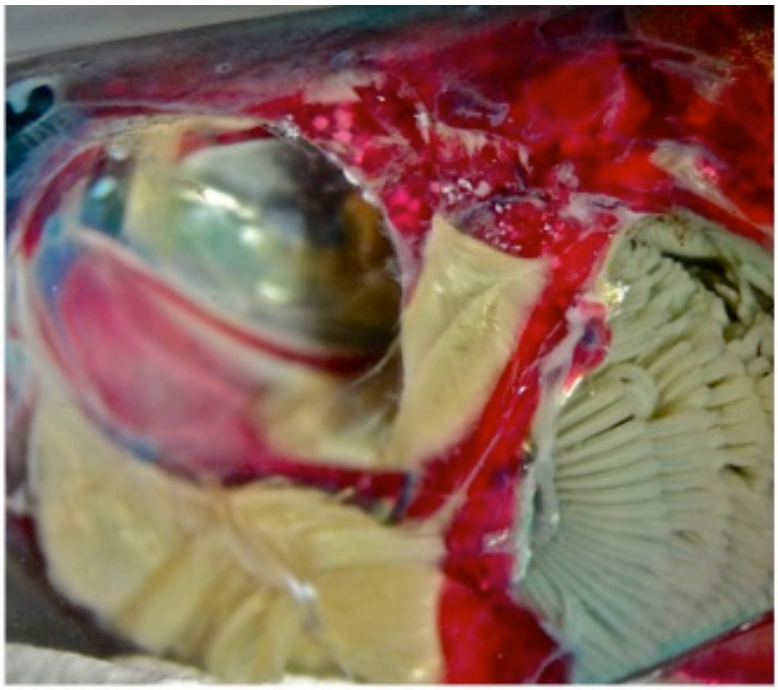


Figura 45: Detalhe da região orbital de *Triportheus* sp. n. (MZUSP 89739, 96,2 mm CP). Vista lateral esquerda. Série infraorbital, *Adductor mandibulae*, opérculo, pré-opérculo, *dilatator operculi* e *levator operculi* removidos. Tracejado indica a *fossa dilatatoris operculi*. Acima é uma fotografia e abaixo é um desenho esquemático da mesma região. Nem todas as estruturas foram representadas no desenho.



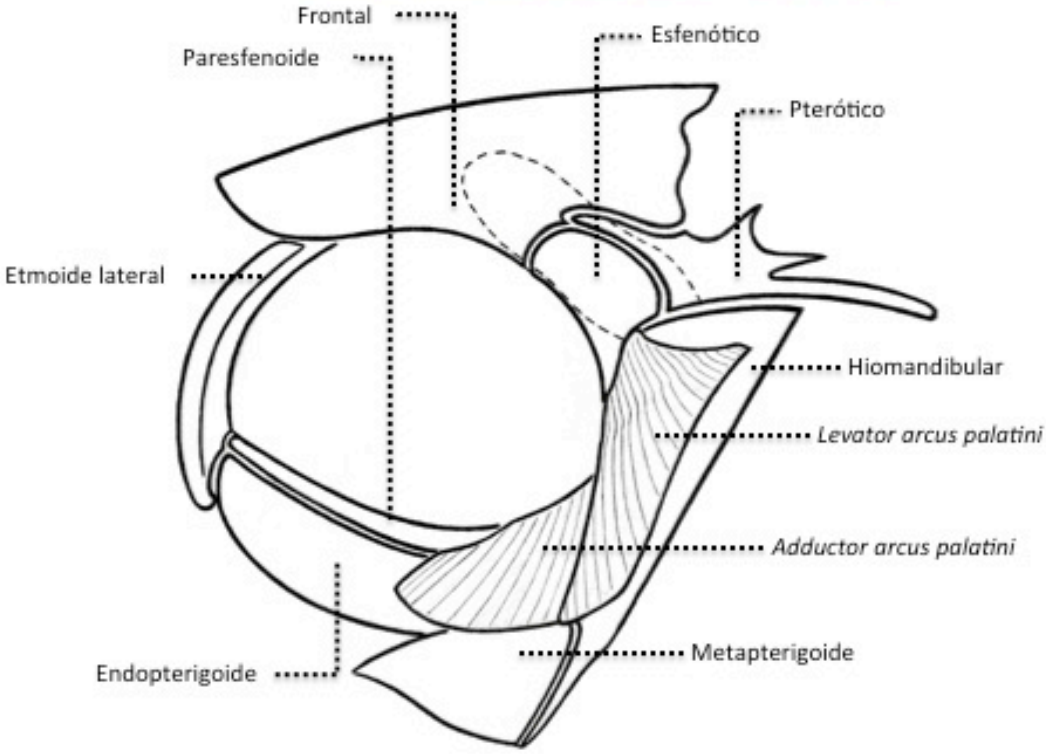


Figura 46: Detalhe da região orbital de *Triportheus albus* (MZUSP 75710, 90,4 mm CP)). Vista lateral esquerda. Série infraorbital, *Adductor mandibulae*, opérculo, pré-opérculo, *dilatator operculi* e *levator operculi* removidos. Tracejado indica a *fossa dilatatoris operculi*. Acima é uma fotografia e abaixo é um desenho esquemático da mesma região. Nem todas as estruturas foram representadas no desenho.

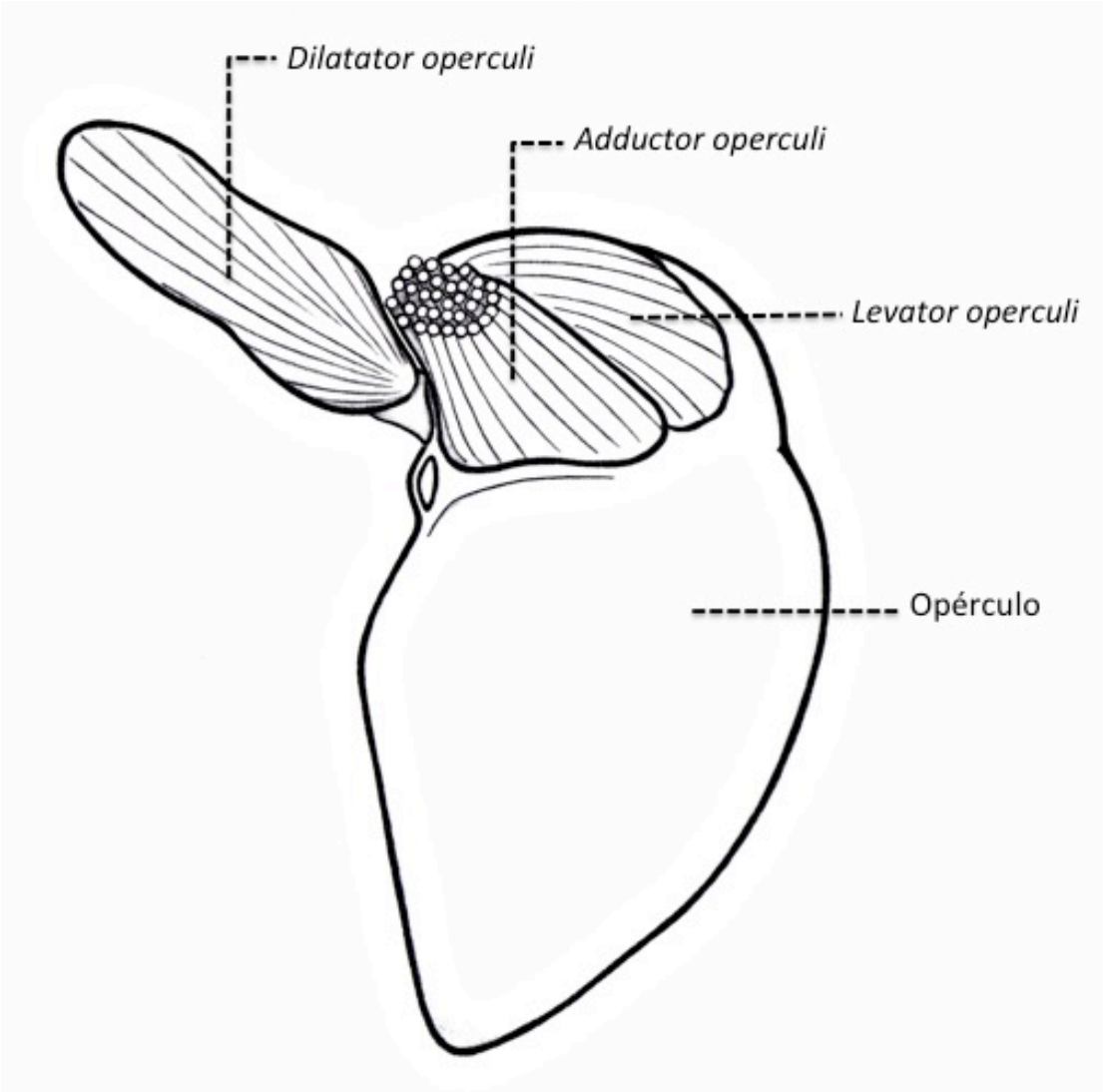


Figura 47: Desenho esquemático da vista medial do opérculo esquerdo de *Triportheus albus* (MZUSP 75710, 90,4 mm CP). Imagem invertida horizontalmente.

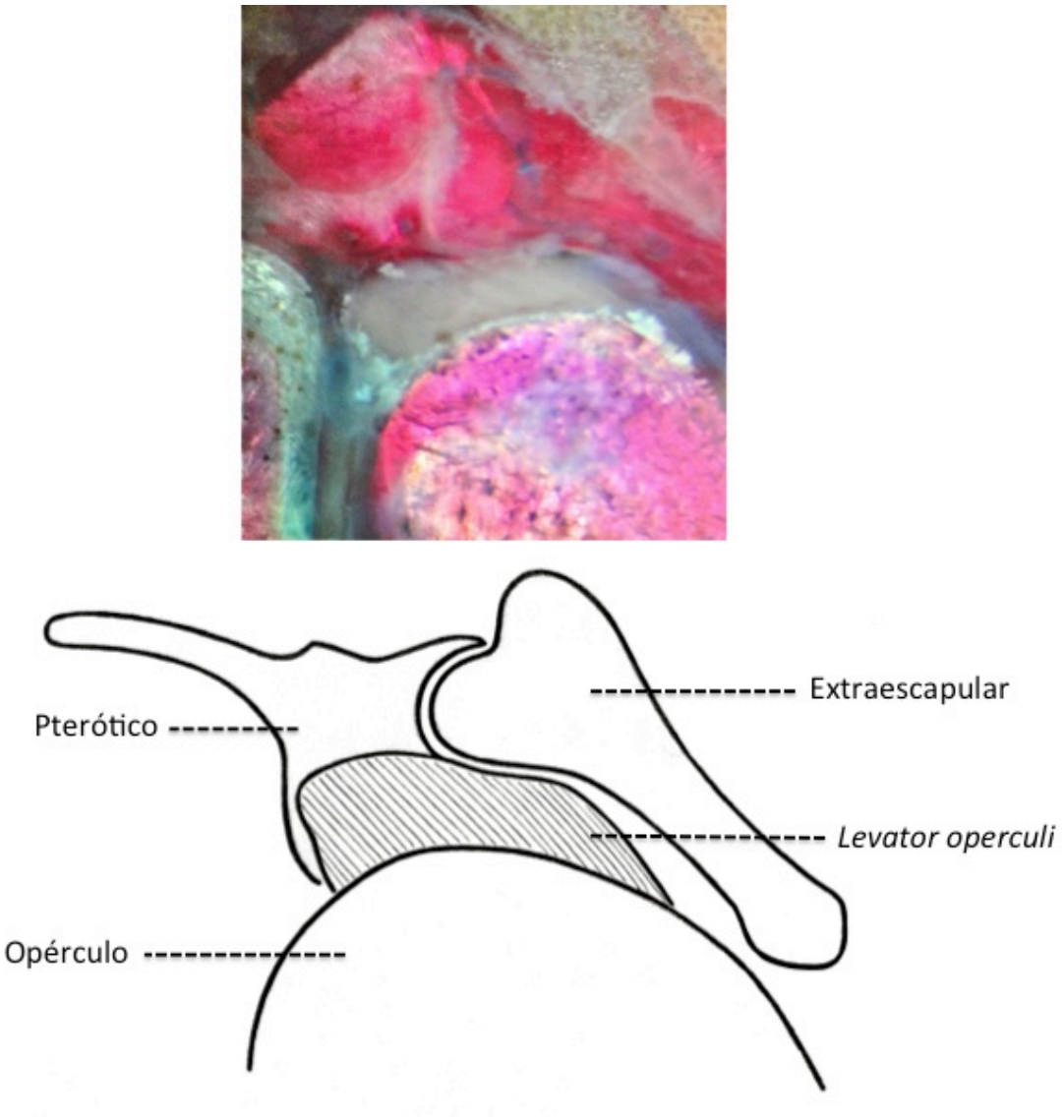


Figura 48: Detalhe da região dorsal do opérculo de *Triportheus albus* (MZUSP 75710, 90,4 mm CP). Vista lateral esquerda. Acima é uma fotografia e abaixo é um desenho esquemático da mesma região.

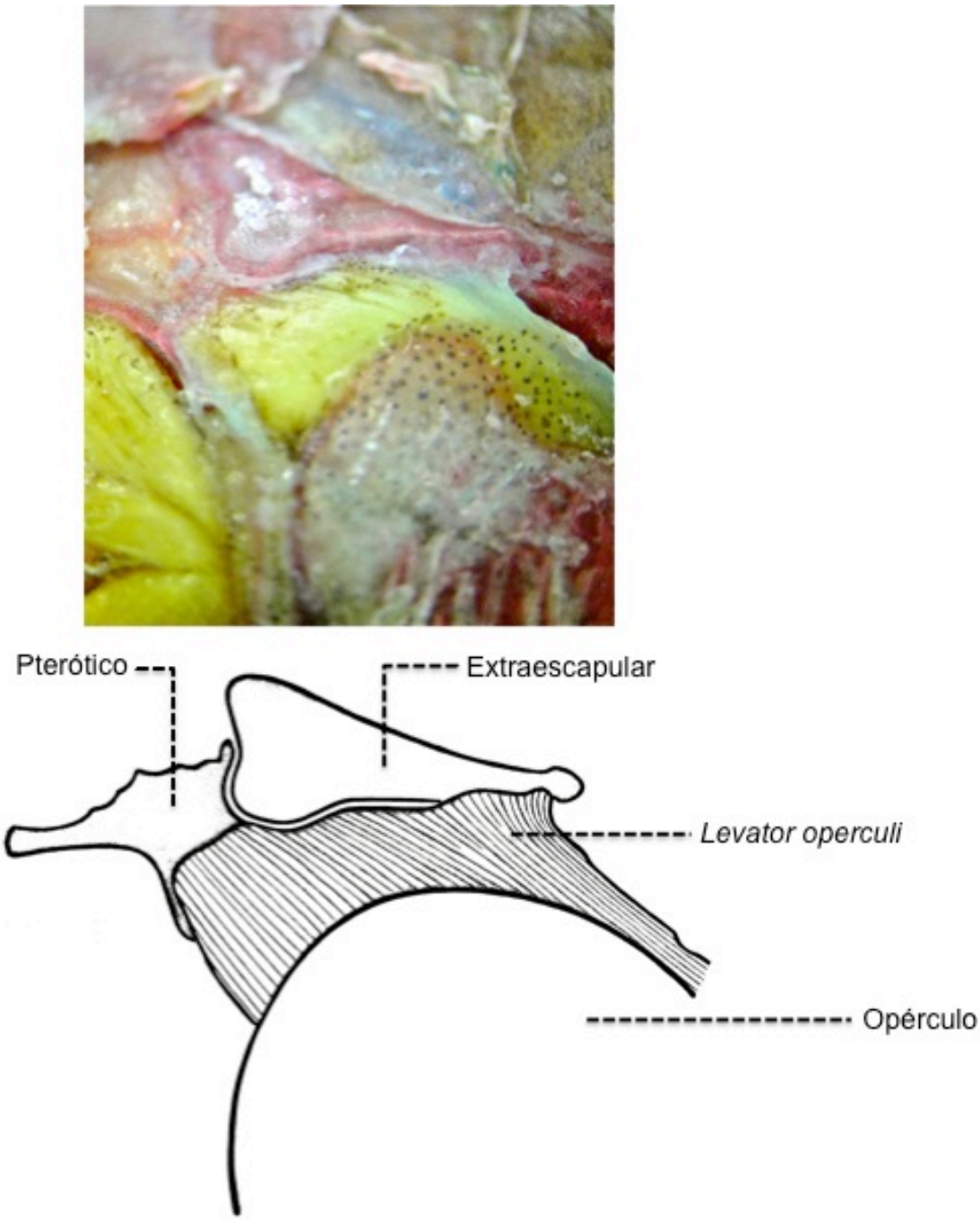


Figura 49: Detalhe da região dorsal do opérculo de *Triportheus signatus* (MZUSP 37221, 147,2 mm CP). Vista lateral esquerda. Acima é uma fotografia e abaixo é um desenho esquemático da mesma região.

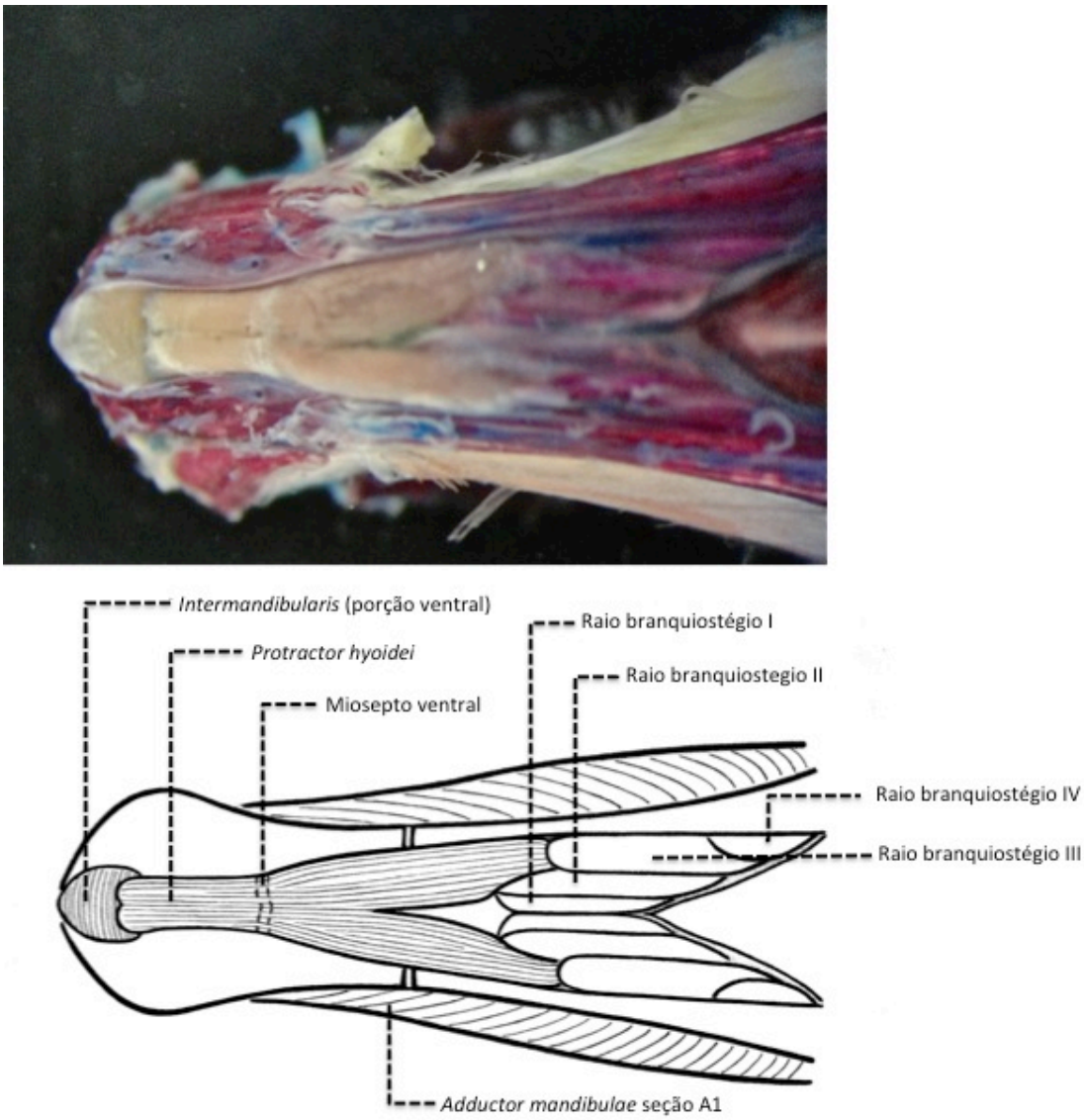


Figura 50: Detalhe da região anterior do corpo de *Triportheus albus* (MZUSP 75710, 86,8 mm CP). Vista ventral. Acima é uma fotografia e abaixo é um desenho esquemático da mesma região.

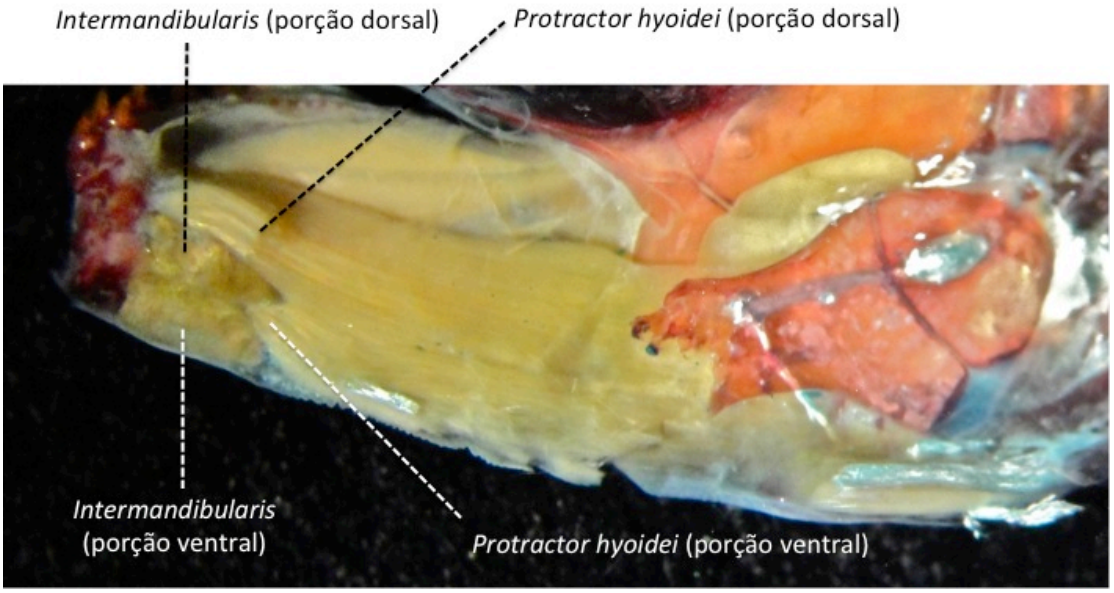


Figura 51: Detalhe da hemimandibula esquerda de *Triportheus brachipomus* (MZUSP 4833, 112,5 mm CP). Vista medial. Imagem invertida horizontalmente.

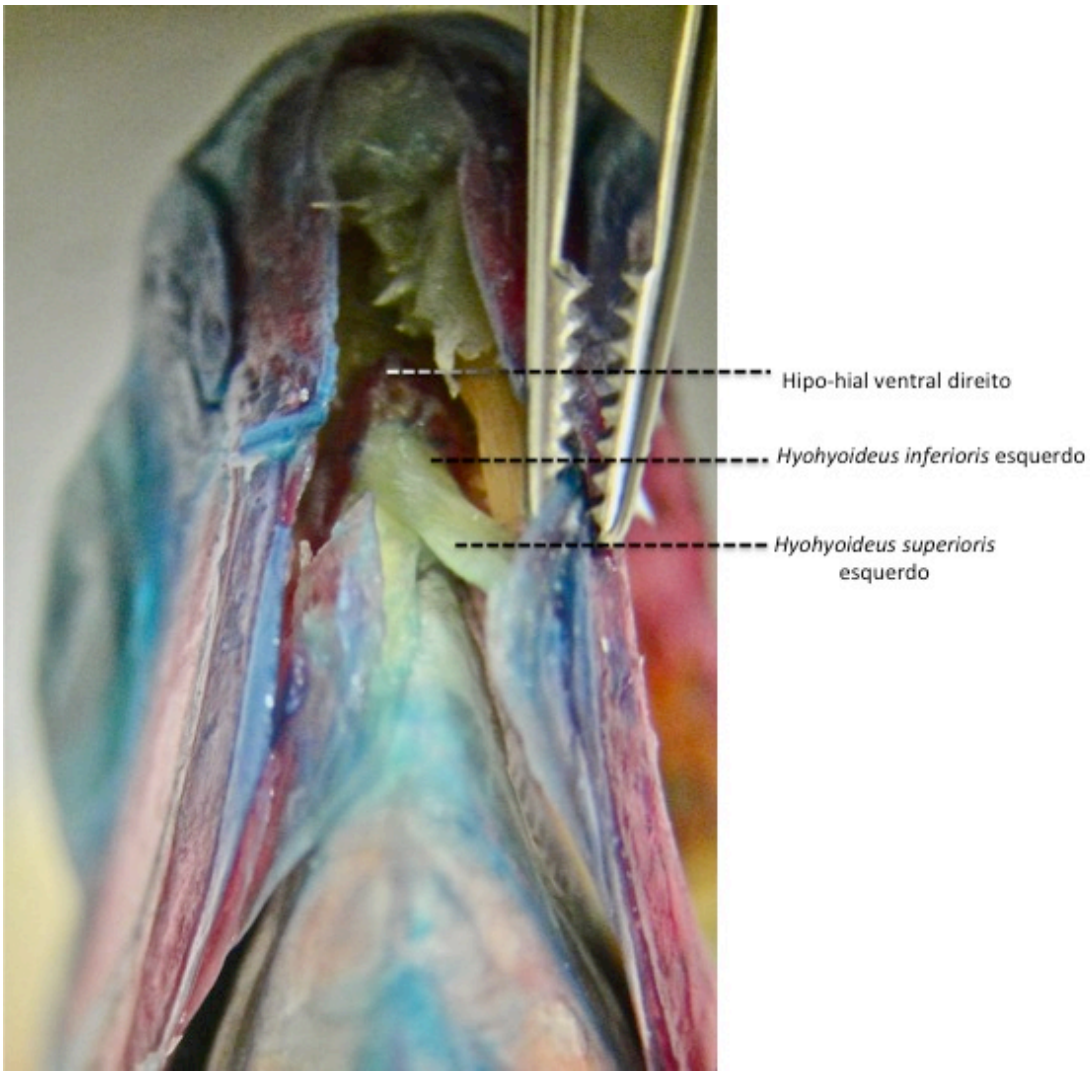


Figura 52: Detalhe da região anterior do corpo de *Triportheus* sp. n. (MZUSP 89739, 96,2 mm CP). Vista ventral. *Protractor hyoidei* removido.

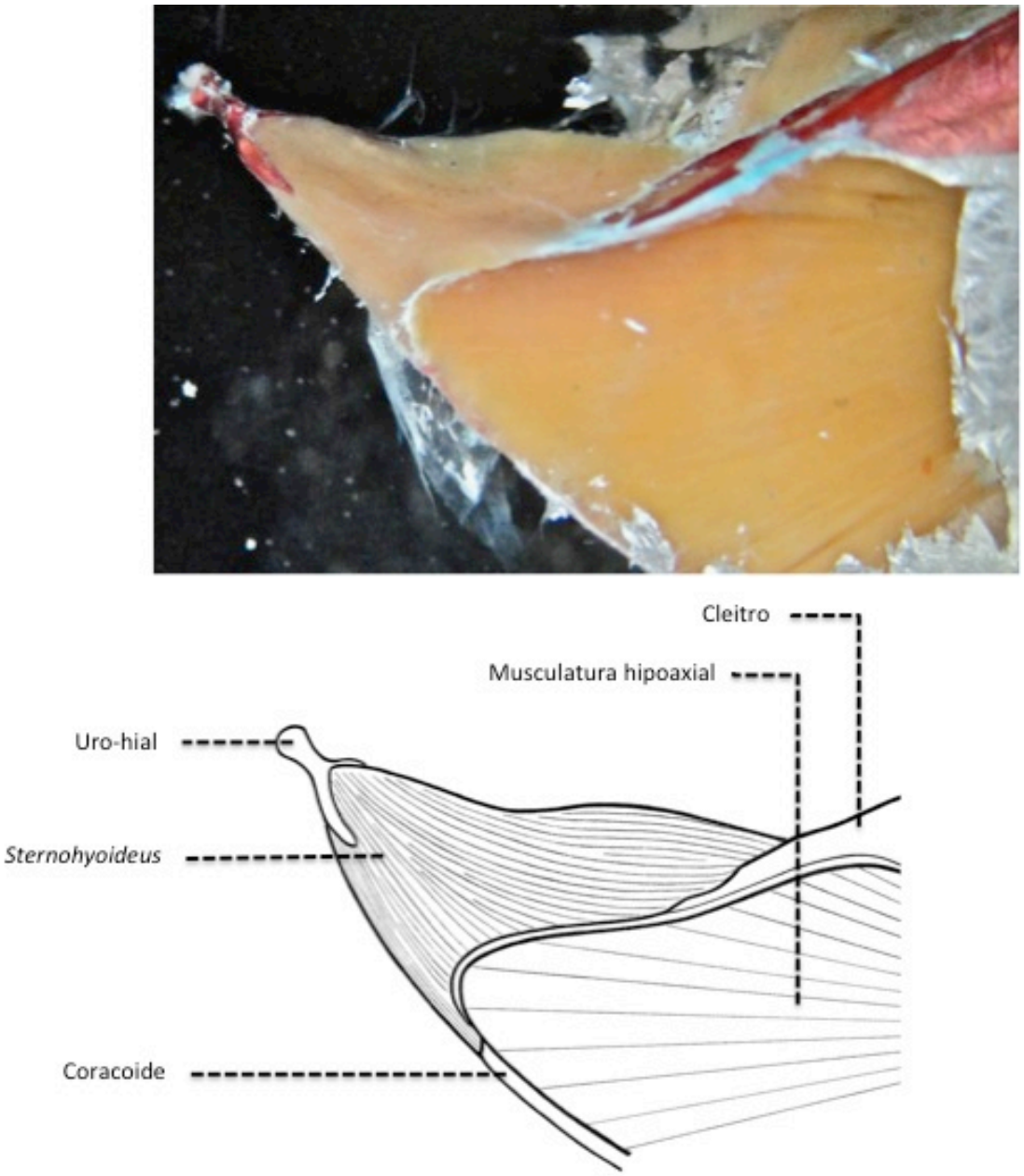


Figura 53: Detalhe da região ventral do corpo, na altura dos arcos branquiais, de *Triportheus brachipomus* (MZUSP 4833, 112,5 mm CP). Vista lateral esquerda. Suspensório, raios branquiostégios e arcos branquiais removidos. Acima é uma fotografia e abaixo é um desenho esquemático da mesma região.

BIBLIOGRAFIA

Alexander, R. McN. 1964. Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fish. J. Linn. Soc. (Zool.), 45(305):169-190.

Amaral, B. D. 2005. Fisheries and fishing effort at the indigenous reserves Ashaninka/Kaxinawá, river Breu, Brazil/Peru. Acta Amazonica, 35 (2): 133-144.

Arratia, G. & Schultze, H. –P., 1990. The urohial: development and homology within osteichthyans. Journal of Morphology, 203: 247-282.

Britz, R. & Johnson, G. D., 2003. Descriptive osteology of the Family Chaudhuriidae (Teleostei, Synbranchiformes, Mastacembeloidei), with a discussion of its relationships. American Museum Novitates, 3418: 1-62.

Buckup et al., 2007. Catálogo de Peixes de Água Doce do Brasil. Museu Nacional, 2007. Rio de Janeiro. 195p.

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

Castro, R. M. C. & Vari, R. P., 2004. Dentritivores of the South American Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): a phylogenetic and revisionary study. Smithsonian Contributions to Zoology, 622: 1-190.

Cuvier, G. & Valenciennes, A., 1850. Histoire naturelle des poissons, P. Bertrand, Paris, vol. 22: 395p.

Datovo, A., 2010. Miologia cefálica de Characiformes com ênfase em Characidae (Teleostei: Ostariophysi). Tese não publicada de Doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, São Paulo, 292p.

Doria, C.R.C. & Queiroz L. J., 2008. A pesca comercial das sardinhas (Triportheus spp.) desembarcadas no mercado pesqueiro de Porto Velho, Rondônia (1990-2004): Produção pesqueira e perfil geral. Biotemas, 21(3): 99-106.

Ferreira, J.G.; Zuanon, A.S.; Santos G.M., 1998. Peixes Comerciais do Médio Amazonas: Região de Santaré, - PA. Edição IBAMA. Brasília. 211 p.

Garman, S., 1890. On the species of the genus *Chalcinus* in the Museum of Comparative Zoology at Cambridge, Mass., U.S.A. Bulletin Essex Institute, 22(1-3): 1-7.

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

Graça, W. J. da & Pavanelli, C. S. 2007. Peixes da Planície de Inundação do Alto Rio Paraná e Áreas Adjacentes. Maringá. EDUEM. 241p.

Hernandez, L. P.; Patterson, S. E.; & Devoto, S. H., 2005. The development of muscle fiber type identity in zebrafish cranial muscles. Anatomy and Embriology, 209: 323-334.

Howes, G. J., 1976. The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini. Bulltin of the British Museum, Natural Hystory, Zoology, 29(4): 203-248.

Jollie, M., 1984. Development of the head and pectoral skeleton of *Amia* with a note on the scales. Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch, 130:315-351.

Kardong, K. V., 2006. Vertebrates: Comparative anatomy, function, evolution. Fourth edition. McGraw-Hill. 782 p.

Langeani et al., 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná composição atual e perspectivas futuras. Biota Neotropica, 7(3): 181-197.

Lucena, C.A. & N.A. Menezes. 1998. Phylogenetic analysis of *Roestes* Gunther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), p. 261-268. In: Malabarba, L. R, Reis, R. E, Vari, R. P, Lucena, Z. M, Lucena, C. A. (Ed.). Phylogeny and classification of Neotropical fishes. Porto Alegre: EDIPUCRS.

Malabarba, M.C. 2004. Revision of the Neotropical genus *Triportheus* Cope, 1872 (Characiformes: Characidae). Neotropical Ichthyology 2(4): 167-204.

Mattox, G. M. T., 2005. Revisão taxonômica de *Hoplias aimara* (Valenciennes, 1846) e *Hoplias macrophthamus* (Pellegrin, 1907) e estudo comparado da musculatura facial de *Hoplias aimara* (Valenciennes, 1846) e outros Erythrinidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). Dissertação não publicada de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 103p.

Mattox, G. M. T., 2010. Estudo filogenético de Characinae (Teleostei: Chaaciformes: Characidae). Tese não publicada de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 260p.

Mirande, J. M., 2010. Phylogeny of the Family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. Neotropical Ichthyology, 8(3), 385-568.

Papavero, N., 1971. Essays on the history of Neotropical Dipterology, with special reference to collectors (1870-1905). MZUSP, São Paulo, 2 vols, 446p.

Portugal, L. P. 1990. Revisão sistemática do gênero Triportheus Cope (Teleostei, Characiformes, Characidae). Dissertação não publicada de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 192p.

Schomburgk, R. H., 1841. The natural history of the fishes of Guyana. Part I. In: Jardine, W. (Ed.). The Naturalist`s library, Edinburgh, 3:126-263.

Spix, J. B. von & Agassiz, L., 1829. Selecta genera et species piscium quos in itinere

per Brasiliam annos 1817-1820 jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Selecta genera et species piscium brasiliensium, 138p.

Springer, V. G. & Johnson, G. D., 2000. Use and Advantages of Ethanol Solution of Alizarin Red S Dye for Staining Bone in Fishes. Copeia, 2000(1): 300-301.

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

Vari. R. P., 1979. Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). Bulletin of the British Museum, Natural Hystory, Zoology, 36(5): 261-344.

Vari, R. P., 1983. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). Smithsonian Contributions to Zoology, 1378: 1-70.

Vari, R. P., 1995. The Neotropical fish family Ctenoluciidae (Teleostei, Ostariophysi: Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. Smithsonian Contributions to Zoology, 564: 1-97.

Vari, R. P. & Harold, A. S., 2001. Phylogenetic study of the neotropical fish genera *Creagrutus* Güntheri and *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with a revision of the Cis-Andean species. Smithsonian Contributions to Zoology, 613: 1-239.

Weitzman, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. Stanf. Ichthyol. Bull., 8(1):1-75.

Winterbottom, R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 125 (12): 225-317.

Yamamoto et al. Alimentação de *Triportheus amgulatus* (Spix & Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. Acta Amazonica, 34(4): 653-659.

Zanata, A. & M. Toledo-Piza. ms. Phylogenetic relationships of the genus *Triportheus* Cope, 1872 (Teleostei: Characiformes: Characidae).

APÊNDICE 1

Diferenças entre os trabalhos de Portugal, 1990 e Malabarba, 2004 acerca das espécies de *Triportheus* reconhecidas como válidas

Os trabalhos de Portugal, 1990 e de Malabarba, 2004 foram os dois principais e mais recentes estudos de revisão das espécies de *Triportheus* Cope, 1872. Em sua dissertação de Mestrado, Portugal, 1990 realizou um estudo de revisão do gênero juntamente com uma descrição osteológica de *Triportheus*. No trabalho o autor apresenta a redescrição de 13 espécies já conhecidas previamente e a descrição de duas espécies novas, uma ocorrendo no rio Xingu e outra na bacia do rio Orinoco, além de mapas de distribuição geográfica de cada espécie e uma chave de identificação. Para a realização desse estudo, Portugal, 1990 utilizou-se basicamente de material depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Porém, o autor pode examinar pessoalmente o material tipo de poucas espécies, sendo que da grande maioria, possuía apenas fotografias e dados merísticas e morfométricas enviados a ele. Sua dissertação nunca foi publicada.

O trabalho de Malabarba, 2004, também de revisão do gênero, apresenta a redescrição de 13 espécies já conhecidas e a descrição de 3 novas espécies. A autora teve acesso direto aos diversos materiais tipo os quais Portugal, 1990 só pode examinar através de fotografias e de dados merísticos e morfométricos enviados por terceiros. Esse estudo também abrangeu muito material proveniente do alto Amazonas, rio Orinoco e os rios costeiros entre o rio Demerara e o rio Araguari. No entanto, pouco material da Amazônia brasileira foi incluído nesse trabalho. Essas diferenças com relação ao material examinado em conjunto com diferenças nas interpretações nas descrições originais refletiram nos resultados apresentados por cada

autor. A seguir serão listadas, em ordem alfabética das espécies consideradas válidas por Malabarba (2004), as diferenças mais marcantes entre esses dois trabalhos.

***Triportheus albus* Cope, 1872**

Malabarba (2004:186): examinou holótipo de *Triportheus albus* e mais 81 exemplares.

Portugal (1990:58 e 60-61): examinou holótipo de *Triportheus albus* e mais 90 exemplares.

Informação de distribuição geográfica de Portugal (1990: fig. 19) já indicava uma distribuição mais contínua da espécie em relação aos dados apresentados por Malabarba (2004: fig. 12) e muitas das drenagens acrescidas pelo presente trabalho já haviam sido registradas por Portugal (1990: fig. 19) como pontos de ocorrência da espécie, com exceção do rio Acre e do rio Tiquié.

Portugal (1990:174) considera *Chalcinus kneri* (=*Chalcinus knerii* Steindachner, 1876) como *species inquirenda* por não ter conseguido examinar o material tipo e nem ter tido acesso à publicação com a descrição original. Malabarba (2004: tab. 1 e p. 186) também não conseguiu localizar o material tipo de *C. knerii*, o qual estaria depositado no Naturhistorisches Museum Wien (NMW) em Viena. Baseada na descrição original e em dois exemplares de um outro lote depositado no NMW e identificado como *C. knerii* cujos dados merísticos se encaixariam na descrição do material tipo, a autora considera essa espécie como sinônimo júnior de *T. albus*.

***Triportheus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829)**

Malabarba (2004:172): examinou sintipos de *Chalcinus angulatus fuscus* e *C. angulatus vittatus*, o holótipo de *C. muellerii*, o lectótipo de *Triportheus flavus* e mais 85 exemplares. Designou um neótipo para *T. angulatus*.

Portugal (1990:143 e 147): Considerou *T. angulatus species inquirenda*. Examinou sintipos de *Chalcinus angulatus fuscus* e *C. angulatus vittatus*, o lectótipo de *Triportheus flavus* e mais 179 exemplares.

O material-tipo de *Chalceus angulatus* (= *Triportheus angulatus*) se encontra perdido (Malabarba, 2004:172). Portugal (1990:173) afirma que a descrição original de *T. angulatus*, caberia a mais de uma espécie do gênero, e além disso a localidade tipo não foi especificada, sendo assim o autor considera *T. angulatus* como *species inquirenda*. Malabarba (2004:172) considera a espécie válida e afirma que as informações fornecidas na descrição original, tais como formato geral do corpo, posição da nadadeira dorsal, comprimento da nadadeira peitoral e o número de raios ramificados na nadadeira anal (28) além do desenho fornecido por Spix & Agassiz (1829:fig. 34), seriam suficientes para identificar a espécie a qual os autores se referiam e a autora designa um neótipo para esta espécie nominal (MCP 29943, Brasil, Amazonas, Rio Solimões, Ilha do Prego).

Triportheus flavus Cope, 1872, espécie considerada válida por Portugal (1990:143), foi considerado um sinônimo júnior de *Triportheus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829) por Malabarba (2004:171).

Portugal (1990:174) considerou *Chalcinus muellerii* De Filippi (1853) como *species inquirenda* pelo fato de não ter conseguido examinar o holótipo e por

considerar a descrição original imprecisa. Malabarba (2004: 171) examinou o holótipo de *C. muellerii* (MZUT 92641, Rio Napo, Peru) e considerou essa espécie sinônimo júnior de *T. angulatus*.

Com relação a distribuição geográfica, Portugal (1990: fig. 41) já indicava uma distribuição mais contínua de *T. angulatus* (*T. flavus* daquele autor) em relação aos dados apresentados por Malabarba (2004: fig. 2) e muitas das drenagens acrescidas pelo presente trabalho já haviam sido registradas por Portugal (1990: fig. 19) como localidades de ocorrência da espécie, com exceção dos rios Juruá, Acre e Trombetas.

***Triportheus auritus* (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1850)**

Malabarba (2004:179-180): examinou os holótipos de *Chalcinus elongatus*, *C. amazonensis* e *C. cruzi* e mais 68 exemplares.

Portugal (1990:174): Considerou *T. auritus* como *species inquirenda*. Examinou o tipo de *Chalcinus amazonensis* e *C. cruzi* e mais 146 exemplares. Examinou fotografias e radiografias do holótipo de *C. elongatus*, e obteve dados merísticos e morfométricos tomados por terceiros.

O material tipo de *Chalcinus auritus* (= *Triportheus auritus*) foi perdido (Malabarba, 2004:179) e Portugal (1990:174) por julgar a descrição original imprecisa, considera o nome como *species inquirenda*. Por outro lado, Malabarba (2004:179) considera que os dados fornecidos na descrição original da espécie (Valenciennes, in Cuvier & Valenciennes, 1850:262-263), tais como formato geral do corpo e da cabeça, número de escamas perfuradas na linha lateral (44) e o número de

raios ramificados na nadadeira anal (26), seriam suficientes para associar este nome específico a uma das espécies reconhecidas e com isso um neótipo foi designado pela autora (MZUSP 58859, Brasil, Amazonas, Rio Negro, Anavilhanas). Essa combinação do número de escamas perfuradas na linha lateral e de raios ramificados na nadadeira anal estão dentro dos limites considerados diagnósticos de *Triportheus elongatus* (Gunther, 1864), segundo Portugal (1990:80-81). *T. elongatus* foi considerado um sinônimo júnior de T. auritus por Malabarba (2004:168)

Portugal (1990:75-76) considerou *Chalcinus elongatus iquitensis* Nakashima (1941) como sinônimo de *T. elongatus* examinando apenas as descrições contidas em legendas de ilustrações. Já Malabarba (2004:188), baseada na descrição da espécie, a coloca como sinônimo *Triportheus culter*.

***Triportheus brachipomus* (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1850)**

Malabarba (2004: 177): examinou sintipos de *Chalcinus brachipomus* e mais 40 ex. Designou um lectótipo (MNHN 2004-3095, Guiana Francesa, Mana, Dourmec Leschenault).

Portugal (1990: 91 e 94): examinou fotografias e radiografias e obteve dados merísticos e morfométricos tomados por terceiros do material tipo de *Chalcinus brachipomus*, e mais 138 ex. Considera sinônimo de *T. rotundatus*.

Triportheus brachipomus (Valenciennes, in Cuvier & Valenciennes, 1850) foi considerado sinônimo júnior de *T. rotundatus* (Jardine in Schomburgk, 1841) por Portugal (1990:91), o que era aceito historicamente por diversos autores. Portugal (1990:94) menciona ainda que examinou fotografias e possuia dados merísticos e

morfométricos do material tipo de *T. brachipomus*, porém não fornece detalhes sobre esses dados nem sobre de quantos exemplares possuía essa informação. Malabarba (2004:177) examinou três lotes tidos como sintipos de *T. brachipomus*, designou um lectótipo e considerou a espécie válida e bem distinta de *T. rotundatus*. (*T. rotundatus* possui corpo relativamente alto com 2 escamas entre a base do raio mais interno da nadadeira peitoral e a margem ventral da quilha peitoral e 24-32 rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial e *T. brachipomus* possui corpo relativamente alongado com 1 escama entre a base do raio mais interno da nadadeira peitoral e a margem ventral da quilha peitoral e 32-40 rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial).

Malabarba conclui que exemplares de um dos lotes tidos como sintipos de *T. brachipomus* eram na realidade *T. angulatus*, uma espécie de corpo alto. Este fato pode ter sido o que levou autores prévios a considerarem *T. brachipomus* sinônimo de *T. rotundatus*.

Além disso, o material tipo de *Chalceus rotundatus* (= *Triportheus rotundatus*) se encontra aparentemente perdido (Malabarba, 2004:175) e a autora com base em informações fornecidas na descrição original de *Chalceus rotundatus*, tais como formato geral do corpo e número de escamas perfuradas na linha lateral designou um neótipo para esta espécie (MCP 34863, Brazil, Acre, Rio Purus drainage, lago Amapá).

Possivelmente devido à tudo isso, a diagnose de *T. rotundatus* de Portugal (1990) se assemelha na verdade, a diagnose de *T. brachipomus* de Malabarba (2004). Além disso, a discrepância encontrada na distribuição geográfica dessas espécies nos estudos de Portugal (1990: fig. 27), e Malabarba (2004: fig 2) deve-se ao fato dos autores terem examinados amostras proveniente de drenagens distintas (bacia

Amazônica, Tocantins e Araguari no Amapá, e drenagens costeiras do norte da América do Sul, nos rios Orinoco, Essequibo, Demerara, Courantyne, Maroni e Araguari, respectivamente; veja figura 8 e texto referente a *T. brachipomus* para informações atualizadas sobre a distribuição georgráfica da espécie)

Dessa forma, a distribuição dessas espécies nos dois trabalhos pouco coincidem. O presente trabalho identificou exemplares provenientes dos rios Negro, Tapajós, Xingu, Trombetas e Jari como *T. brachipomus*, sendo que uma parte desse material foi identificado por Portugal (1990) como *T. rotundatus*, evidenciando assim que *T. rotundatus* de Portugal (1990) seria o *T. brachipomus* de Malabara (2004) (para mais informações sobre o conhecimento da distribuição geográfica dessas espécies, ver "RESULTADOS E DISCUSSÃO" e as figuras 8 e 26). A grande maioria dos lotes examinados por Portugal (1990:92-93) não haviam sido catalogados no MZUSP na época, mas foi possível encontrar a maior parte desse material através de informações de localidade, coletor e data da coleta.

***Triportheus culter* (Cope, 1872)**

Malabarba (2004:187): examinou o holótipo de *Chalcinus culter* e mais 13 exemplares.

Portugal (1990:68-69): examinou o holótipo de *Chalcinus culter* e mais 10 exemplares.

Os dois trabalhos apresentam distribuições muito semelhantes para *T. culter*, com a espécie ocorrendo nos rios Negro, Solimões, Machado e Ambiyacu. As únicas diferenças são que Malabarba (2004: fig. 12) aponta também uma ocorrência no rio

Madeira e Portugal (1990, fig.21) aponta uma no rio Ucayali, a qual foi também a única ocorrência acrescida no presente trabalho.

***Triportheus curtus* (Garman, 1890)**

Malabarba (2004:192): examinou os sintipos de *Chalcinus angulatus curtus* e mais 4 exemplares.

Portugal (1990:159-160): examinou um sintipo de *Chalcinus angulatus curtus* e mais 75 exemplares.

Do modo como foi apresentado por Malabarba (2004: fig. 8) *Triportheus curtus* possui uma distribuição peculiar, com o material tipo proveniente da Ilha de Marajó e os outros 4 exemplares examinados pela autora oriundos do alto rio Purus, havendo um grande hiato na distribuição da espécie. Portugal (1990: fig. 45) registra *T. curtus* para a bacia do rio Ucayali, Ilha de Marajó e para o rio Solimões próximo da confluência com o rio Negro. Este último registro preencheria parte do hiato da distribuição da espécie na bacia amazônica. No entanto, o exame desse material no presente estudo, revelou que somente os exemplares provenientes do rio Ucayali são *T. curtus*. O material do rio Solimões foi parte identificado como *T. angulatus* e parte como *T. rotundatus* e o material da Ilha de Marajó foi somente identificado como *T. rotundatus*. Dessa forma a distribuição geográfica de *T. curtus* com o material examinado por Portugal (1990) ficaria próxima da apresentada por Malabarba (2004: fig. 8), com o material tipo na Ilha de Marajó e o material não tipo no alto Amazonas. Dessa forma existe a possibilidade de *T. curtus* ser sinônimo júnior de *T. rotundatus*, mas somente um exame do material tipo poderia realmente esclarecer esse problema.

***Triportheus guentheri* (Garman, 1890)**

Malabarba (2004:189): examinou o holótipo de *Chalcinus guentheri* e mais 26 exemplares.

Portugal (1990:101-102): examinou fotografias, obteve dados merísticos e morfométricos tomados por terceiros do holótipo de *Chalcinus guentheri* e examinou mais 38 exemplares.

Existe concordância entre os dois trabalhos quanto a identidade e as informações das distribuições geográficas para essa espécie.

***Triportheus magdalenae* (Steindachner, 1878)**

Malabarba (2004:196): examinou os sintipos de *Chalcinus magdalenae* e mais 44 exemplares.

Portugal (1990:86): examinou fotografias e dados merísticos e morfométricos tomados por terceiros de *Chalcinus magdalenae* e mais 5 exemplares.

Existe concordância entre os dois trabalhos na identidade dessa espécie. Portugal (1990: fig. 25) apresenta uma informação da distribuição geográfica de *T. magdalenae* bem restrita devido ao pouco material da espécie depositado no MZUSP, somente um lote do rio Magdalena. Já Malabarba (2004: fig.23) apresenta a espécie ocorrendo tanto ao longo de todo rio Magdalena, como também em todo rio Cauca.

***Triportheus nematurus* (Kner, 1858)**

Malabarba (2004:184) Examinou os síntipos de *Chalcinus nematurus*, o holótipo de *Chalcinus paranensis* e mais 36 exemplares. Designou um lectótipo (NMW 69034, Brasil, Mato Grosso, Cujaba, Natterer). Considerou *T. paranensis* como sinônimo junior de *T. nematurus*.

Portugal (1990:136-138): Considerou *T. nematurus* e *T. paranensis* espécies distintas e válidas. Examinou fotografias, radiografias e dados merísticos e morfométricos tomados por terceiros do holótipo de *Chalcinus paranensis* e mais 41 exemplares.

Portugal (1990:136 e 166) reconhece duas espécies distintas ocorrendo na bacia do eixo Paraná-Paraguai, *Triportheus nematurus* (Kner, 1858) e *Triportheus paranensis* (Gunther, 1874), as quais eram facilmente separadas pelo número de escamas perfuradas na linha lateral (*T. nematurus* teria 29-32 escamas, versus 31-38 de *T. paranensis*) e pelo número de rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial (*T. nematurus* teria 26-31 rastros, versus 43-48 de *T. paranensis*). No entanto, Malabarba (2004:184) constatou que ambos os tipos remetiam a espécie com o maior número de escamas perfuradas na linha lateral e de rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial. Devido a isso e a prioridade do nome, a espécie com o maior número de escamas perfuradas na linha lateral e de rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial passou a ser *T. nematurus* (com *T. paranensis* considerada sinônimo junior). Já a espécie com o menor número de escamas perfuradas na linha lateral e de rastros no ramo inferior do primeiro arco branquial foi então descrita como *Triportheus pantanensis* por Malabarba (2004:197).

***Triportheus orinocensis* Malabarba, 2004**

Malabarba (2004:199): examinou 59 exemplares, incluindo o exemplar que a autora designou como holótipo.

Portugal (1990:154): examinou 5 exemplares (mas não descreveu a espécie).

Os exemplares presente no lote MZUSP 27968 foram considerados como uma espécie nova de *Triportheus* por Portugal (1990:154) (*Triportheus sp*. n. B). Os exemplares desse lote apresentavam a nadadeira caudal arredondada e escamas por quase todo o comprimentos dos raios da nadadeira (Portugal, 1990: fig.42), características não encontradas em nenhuma outra espécie do gênero. Esse lote foi utilizado na descrição de *Triportheus orinocensis* por Malabarba (2004:198), juntamente com muito mais material, depositado principalmente no National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM). Os exemplares do lote MZUSP 27968 foram utilizados como parátipos na descrição da espécie. Dessa forma, considera-se que a possível espécie nova relatada por Portugal (1990:154) seja *T. orinocensis*.

***Triportheus pantanensis* Malabarba, 2004**

Malabarba (2004:197-198): examinou 32 exemplares, incluindo o exemplar que a autora designou como holótipo.

Portugal (1990:167-168): A espécie descrita por Malabarba como *T. pantanensis* havia sido identificada por Portugal (1990) como *T. nematurus*. Ele

examinou fotografias e os dados merísticos e morfométricos dos sintipos de *Chalcinus nematurus* e mais 36 exemplares.

Para informações sobre *T. pantanensis*, ver discussão sobre *T. nematurus* acima.

***Triportheus pictus* (Garman, 1890)**

Malabarba (2004:191): examinou o holótipo de *Chalcinus pictus* e mais 4 exemplares.

Portugal (1990:108): examinou fotografias e dados merísticos e morfométricos tomados por terceiros do holótipo de *Chalcinus pictus* e mais um exemplar.

Existe concordância entre os dois trabalhos na identidade dessa espécie. Malabarba (2004: fig. 4) descreve *T. pictus* ocorrendo nos rios Jutaí e Nanay, enquanto que Portugal (1990: fig. 31) apresenta a espécie nos rios Tefé e Tapajós. No entanto, Portugal (1990:108) examinou somente um lote, o mesmo examinado pelo presente trabalho, oriundo do rio Tefé contendo *T. pictus*, o que sustentaria que a ocorrência no rio Tapajós seja devido a um erro do mapa.

***Triportheus rotundatus* (Jardine in Schomburgk, 1841)**

Malabarba (2004:175): Designou um neótipo para a espéce nominal e examinou 41 exemplares.

Portugal (1990: 91): Examinou 138 exemplares. Porém considerou *T. brachipomus* sinônimo de *T. rotundatus*.

Para informações sobre *T. rotundatus*, ver *T. brachipomus* acima.

***Triportheus signatus* (Garman, 1890)**

Malabarba (2004:194): examinou os 17 sintipos de *Chalcinus angulatus signatus* e mais 33 exemplares.

Portugal (1990:122): examinou 3 dos 17 sintipos de *Chalcinus angulatus signatus* e mais 34 exemplares.

Os dois trabalhos apresentam distribuições similares para a espécie pelos rios costeiros do Nordeste brasileiro, como o Mearim e o Parnaíba. Portugal (1990:124-125) menciona o fato de *T. signatus* ter sido introduzida no Estado de São Paulo, informação não mencionada por Malabarba (2004).

***Triportheus trifurcatus* (Castelnau, 1855)**

Malabarba (2004:181): examinou uma radiografia do holótipo de *Chalcinus trifurcatus* e tomou as medidas morfométricas a partir dela. Examinou mais 32 exemplares.

Portugal (1990:129): examinou uma radiografia e obteve dados merísticos e morfométricos tomados por terceiros do holótipo de *Chalcinus trifurcatus*. Examinou mais 34 exemplares.

Existe concordância entre os dois trabalhos na identidade desta espécie. Malabarba (2004: fig. 4) mostra a espécie ocorrendo no rio Araguaia e baixo rio Tocantins, a jusante da confluência do rio Araguaia. Portugal (1990: fig. 37) apresenta uma informação de distribuição geográfica similar a de Malabarba (2004: fig. 4), exceto pela ocorrência de *T. trifurcatus* no rio Tocantins a montante da confluência com o rio Araguaia.

***Triportheus venezuelensis* Malabarba, 2004**

Malabarba (2004:200): examinou 56 exemplares, incluindo o espécime designado como holótipo pela autora.

Não há nada no trabalho de Portugal (1990) que sugerisse que o autor considerasse uma outra espécie não descrita ocorrendo no rio Orinoco e tributários.

***Triportheus* sp. n.**

Portugal (1990:115) examinou os exemplares do lote MZUSP 36817 os quais considerou como sendo uma espécie não descrita de *Triportheus* (*Triportheus sp*. n. A), do Rio Xingu. Malabarba (com. pess.) examinou esse mesmo lote, pensou na possibilidade de que pudesse se tratar de uma espécie nova, mas optou por não considerar devido ao pouco material disponível na época. No presente estudo, esse mesmo lote foi examinado, juntamente com outros exemplares coletados mais recentemente (2006, 2007) na drenagem do rio Xingu e depositados no MZUSP e no Museu Nacional do Rio de Janeiro, e são descritos como uma espécie nova.